

УДК 575:576:577:591

ИЗ ИСТОРИИ КАФЕДРЫ ЭМБРИОЛОГИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

© 2017 г. А. К. Дондуа*, А. В. Ересковский, Р. П. Костюченко

Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9

*E-mail: akdondua@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2016 г.

Петербургская эмбриологическая школа зародилась еще в 18–19 веке и известна работами К.Ф. Вольфа и К. Бэра, А.О. Ковалевского, И.И. Мечникова и многих других. Однако как структурная единица Санкт-Петербургского (Петроградского–Ленинградского) университета она появилась лишь в начале 20-х годов 20 столетия, когда была сформирована лаборатория эмбриологии, и первые годы ее существования неразрывно связаны с выдающимся эмбриологом П.П. Ивановым. Окончательно оформленная в непростое для биологов время (1948), кафедра эмбриологии прошла сложный путь становления и является сегодня одним из лидеров в области биологии развития в России.

Ключевые слова: эмбриология, биология развития, кафедра эмбриологии, история науки

DOI: 10.7868/S0475145017030041

Традиции эмбриологических исследований в Санкт-Петербурге восходят ко второй половине 18-го–первой половине 19-го столетия, когда в Петербургской академии наук работали, соответственно, всемирно известные эмбриологи, академики – Каспар Фридрих Вольф (1733–1794) и Карл Максимович Бэр (1792–1876), с именами которых связано утверждение одного из основополагающих обобщений эмбриологии – учения о зародышевых листках.

В Петербургском университете эмбриология зародилась во второй половине 19-го столетия, и долгое время развивалась как отрасль зоологии. Это направление, которое было определено исследованиями А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова, открыло перспективу изучения проблем эволюции животных, и привлекло целую плеяду талантливых зоологов, труды которых позволили говорить о “русском периоде развития эмбриологии”. Не случайно в 1914 г. вышел первый в мире учебник “Эмбриология беспозвоночных”, написанный приват-доцентом Санкт-Петербургского императорского университета К.Н. Давыдовым (Ересковский, 2004). Согласно С.И. Фокину, “В начале XX века анатоми-эмбриологическими и экспериментальными исследованиями на разных объектах занимались многие студенты и молодые ученые в кабинете, возглавляемом В.Т. Шевяковым” (Фокин, 2011). На кафедре зоологии беспозвоночных читалось несколько эмбриологических курсов. А.А. Любичев вспоминает: “Припоминаю курсы, которые мы с В.М. {Исаевым}, посещали

совместно: С.В. Аверинцев (размножение простейших), Д.Д. Педашенко (эмбриология беспозвоночных), Е.А. Шульц (экспериментальная эмбриология), А.С. Щепотьев (эволюционное учение), Г.Г. Шлате (эмбриология человека), К.М. Дерюгин (кажется, океанография), К.Н. Давыдов (сравнительная эмбриология)...” (Цитировано по Фокин, 2011).

В стенах Санкт-Петербургского университета именно выпускники кафедры зоологии беспозвоночных стали основателями обособленной исследовательской и педагогической структуры в области эмбриологии.

Окончивший университет в 1906 г. Ю.А. Филипченко был оставлен для подготовки к профессорской деятельности в лаборатории зоологии беспозвоночных В.Т. Шевякова. Будущего выдающегося генетика в это время интересовали проблемы эмбриологии. Весной 1912 г. Ю.А. Филипченко работает на Неаполитанской морской биологической станции, где проводит исследование эмбриологии ряда ракообразных. В том же году Филипченко защищает магистерскую диссертацию по зоологии и сравнительной анатомии на тему: “Развитие изотомы (*Isotoma cinerea*) из низших насекомых (Collembola)” в которой всесторонне проанализировано понятие “зародышевые листки”, и подчеркнута их специфичность для различных систематических групп насекомых. Как полагают, “эмбриологические и сравнительно-анатомические работы Ю.А. Филипченко стали трамплином для переключения его интересов



Рис. 1. Ю.А. Филипченко (1882–1930).

на другую научную дисциплину — генетику” (Фандо, 2007). После революции, в 1918 г. он получил должность профессора, а в 1919 он возглавил только что организованную при его активном участии кафедру экспериментальной зоологии и генетики.

Активным помощником Ю.А. Филипченко по новой кафедре был В.М. Исаев, талантливый экспериментатор, оставивший глубокий след в изучении процессов регенерации и регуляции у гидры. В.М. Исаев и Ю.А. Филипченко читали курс экспериментальной зоологии. О содержании этого курса красноречиво говорит посмертно изданный в 1932 г. учебник Ю.А. Филипченко “Экспериментальная зоология”. В этом, по существу первом, отечественном учебнике по экспериментальной эмбриологии содержатся такие главы как “Проблема детерминации”, “Проблема оплодотворения”, “Факторы индивидуального развития”, “Регенерация” и т.п.

Решающую роль в становлении кафедры эмбриологии сыграл также выпускник кафедры зоологии беспозвоночных П.П. Иванов, которого по праву можно считать основателем структурно оформленной Петербургской школы эмбриологов. В студенческие годы Петр Павлович выполнил исследование по регенерации малощетинкового червя *Lumbriculus variegatus*, удостоенное золотой медали (1901). Эта студенческая работа, в которой П.П. Иванов проанализировал различия процессов регенерации переднего и заднего отделов червя, стала прологом его дальнейших иссле-

дований регенерации у кольчатых червей, приведших к крупному теоретическому обобщению, известному как теория *первичной гетерономности сегментов* (Светлов, 1957). В 1903 г. П.П. Иванов — ассистент кафедры зоологии беспозвоночных, которую в это время возглавлял проф. В.Т. Шевяков. Молодой П.П. Иванов ведет активную исследовательскую работу, получая необходимые субсидии для поездок на Черное и на Средиземное моря. В 1906 г. он был удостоен учрежденной по инициативе А.О. Ковалевского стипендии для эмбриологических исследований, и совершает поездку на о. Яву, где собрал богатый материал по развитию мечехвоста *Limulus moluccanus* и другим беспозвоночным (Жинкин, 1945). В 1912 г. П.П. Иванов защищает магистерскую диссертацию, в которой на основании сравнительного анализа регенерации у многих видов кольчатых червей формулирует основные понятия своей теории (Кнорре, 1958).

В том же году Петр Павлович получает должность приват-доцента и читает факультативный курс теоретической эмбриологии. В 1918 г. ему присвоено звание профессора (Жинкин, 1945). В 1920-е годы при активном содействии проф. В.М. Шимкевича в Петроградском университете был создан кабинет эмбриологии, заведование которым было поручено П.П. Иванову. Кабинет эмбриологии вошел в состав кафедры экспериментальной зоологии и генетики, которая просуществовала до осени 1948 г. О времени основания кабинета эмбриологии пишет знаток истории биологического факультета проф. В.А. Догель. Он считал, что “С самого основания кафедры генетики при ней состояла (вошедшая в ее состав при соединении с университетом Бестужевских женских курсов) лаборатория эмбриологии. Эта лаборатория целиком связана с именем проф. П.П. Иванова, который заведовал ею с 1923 г.” (Догель, 1948).

После безвременной кончины В.М. Исаева (1924) и Ю.А. Филипченко (1930) ведущую роль в развитии эмбриологического направления в университете стал играть кабинет эмбриологии во главе с П.П. Ивановым, тогда как лаборатория генетики сосредоточилась на исследованиях генетических проблем, в частности, проблем мутационной изменчивости. Кроме Университета Петр Павлович заведовал также кафедрой общей биологии Ленинградского санитарно-гигиенического института, а с 1932 г. по приглашению акад. А.А. Заварзина он руководил лабораторией эмбриологии в Отделе общей морфологии ВИЭМ. В этих лабораториях появляются ученики и сотрудники П.П. Иванова, среди которых такие замечательные исследователи, как П.Г. Светлов, Л.Н. Жинкин, Д.М. Штейнберг, О.М. Иванова-Казас, В.А. Цвиленева, А.Г. Кнорре, С.И. Богомолов, К.А. Мещерская, В.Л. Левин.

Проф. П.Г. Светлов, который заведовал кафедрой экспериментальной зоологии и генетики в 1944–1948 гг., подчеркивает, что “главная за-

слуга П.П. Иванова перед наукой заключается в создании им важного и совершенно нового морфологического обобщения, которое по широте охвата может быть сопоставимо только с теорией зародышевых листков А.О. Ковалевского” (Светлов, 1963). На основании классических сравнительно-эмбриологических исследований членистоногих (мечехвост, сколопендра, некоторые насекомые) и анализа литературных данных П.П. Иванов приходит к заключению, что представление о первичной двойственности состава тела универсально и приложимо не только к беспозвоночным, но и к позвоночным животным. В 1937 г. он публикует оригинальное руководство по сравнительной эмбриологии, капитальную сводку, объемом 72 печатных листа, охватывающую все типы животных. Эта уникальная книга была настольной у зоологов на протяжении многих десятилетий и послужила формированию нескольких поколений эмбриологов. П.П. Иванов не перенес тягот ленинградской блокадной зимы 1941–1942 гг. и скончался во время эвакуации в г. Костроме.

К сожалению, начавшееся после невосполнимых потерь военного времени восстановление кафедры было грубо прервано осенью 1948 г., когда проф. П.Г. Светлов, равно как и ведущий “формальный” генетик кафедры М.Е. Лобашев и другие “вейсманисты-морганисты” были уволены из университета. Вместо расформированной кафедры экспериментальной зоологии и генетики была создана кафедра эмбриологии. В 1948–1949 учебном году обязанности заведующего исполнял проф. Л.Н. Жинкин, а с 1949 г. по 1984 г. кафедру возглавлял проф. Б.П. Токин.

Б.П. Токин, несомненно одаренный, яркий исследователь, с именем которого связано открытие фитонцидов, автор таких понятий, как онтогенеза клетки, соматический эмбриогенез, лауреат Сталинской премии, Герой социалистического труда, к сожалению, в своих теоретических построениях пятидесятых годов был скован некоторыми идеологическими догмами, что вызывало резко негативную реакцию многих биологов (Александров, 1993). Позднее, пыл борьбы “биолога-марксиста” против “идеализма” в значительной степени угас, что, впрочем, характерно для советской биологии 60-х–70-х годов в целом. Оценивая роль Б.П. Токина в истории кафедры, следует подчеркнуть его безусловную заслугу в развитии эмбриологии, в укреплении материальной базы кафедры и ее кадрового состава.

При Б.П. Токине кафедра получила новые помещения в здании Исторического факультета, намного превосходившие по площади те аудитории Бестужевских женских курсов, которые достались кабинету эмбриологии в послереволюционные годы. Кафедре были поручен факультетский курс Общей биологии, и, соответственно, был расширен штат преподавателей. В 70-е годы на кафедре читали лекции четыре профессора



Рис. 2. В.М. Исаев в лаборатории генетики и экспериментальной зоологии Петергофского института (1923 г.).

(Б.П. Токин, О.М. Иванова-Казас, Г.П. Короткова, Т.Б. Батыгина), четыре доцента (Н.С. Габаева, Е.Б. Кричинская, И.Г. Маликова, Д.Г. Полтева). В лабораториях кафедры работало более двадцати научных сотрудников. Несомненной удачей было приглашение в 1954 г. на кафедру ученицы П.П. Иванова – О.М. Ивановой-Казас, которая с 1962 г. стала профессором кафедры и пользовалась всемерной поддержкой Б.П. Токина.

В поисках новых путей развития эмбриологии Б.П. Токин сформулировал два направления – в 50-ые годы он выдвинул проблему иммунитета эмбрионов. По этой проблематике были защищены диссертации молодыми исследователями – А.К. Дондуа, Г.П. Коротковой, Е.Б. Кричинской, И.Г. Михайловой и др. В 1955 г. вышла обобщающая монография Б.П. Токина “Иммунитет зародышей”. Позднее основные усилия Б.П. Токина и его ближайших учеников были направлены на разработку проблемы “соматического эмбриогенеза”. Эти исследования касались важнейших проблем биологии развития – соотношения половых и соматических клеток, роли ядра и цитоплазмы, проблемы полиэмбрионии, клонирования, эволюции онтогенеза и базировались, главным образом, на исследованиях проф. Г.П. Коротковой и сотрудников руководимой ею лаборатории Биологического института ЛГУ. Результаты этих исследований отражены в монографии Б.П. Токина “Регенерация и соматический эмбриогенез” (1959),



Рис. 3. П.П. Иванов (1878–1942).



Рис. 4. Б.П. Токин (1900–1984).

сборнике работ его учеников “Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация” (1972), в монографиях Г.П. Коротковой “Принципы целостности” (1968), “Происхождение и эволюция онтогенеза” (1979), а также в учебном пособии Г.П. Коротковой “Регенерация животных” (1997).

Большой след в развитии отечественной эмбриологии оставили инициированные Б.П. Токиным эмбриологические совещания, периодически проходившие в Ленинграде и в Москве, и способствовавшие интеграции эмбриологов Советского союза. Уместно, вероятно, заметить, что ученики Б.П. Токина — Владимир Леонидович

Касьянов и Валерия Васильевна Исаева в свое время приняли активное участие в организации Института биологии моря РАН и, тем самым, способствовали развитию эмбриологических исследований на Дальнем Востоке.

Третьим и важнейшим направлением работ кафедры стали сравнительно-эмбриологические исследования, связанные с деятельностью выдающегося сравнительно-эволюционного эмбриолога, лауреата учрежденной Президиумом АН СССР премии имени А.О. Ковалевского — О.М. Ивановой-Казас. Большой интерес представляла серия исследований Н.С. Габаевой и ее учеников по сравнительной гистологии и гистогенезу фолликулярных эпителиев.

Непреодолимой заслугой О.М. Ивановой-Казас, как университетского педагога, было воссоздание курса “Сравнительная эмбриология беспозвоночных”, который она читала для студентов, специализирующихся в области эмбриологии. По воспоминаниям слушателей, этот курс отличался фундаментальностью; лекции были насыщены фактическим материалом, и, вместе с тем, они, как правило, содержали подробный анализ теоретических проблем сравнительной и эволюционной эмбриологии. Важное положение в системе образования эмбриологов занял и разработанный О.М. Ивановой-Казас оригинальный курс, посвященный проблемам бесполого размножения. О содержании этого курса можно судить по монографии “Бесполое размножение животных”, изданной в 1977 г., в которой бесполое размножение рассматривается как особый тип индивидуального развития животных — бластогенез. О.М. Ивановой-Казас удалось собрать обширный фактический материал, характеризующий бесполое размножение у представителей 16 типов беспозвоночных от низших до Хордовых, и дать общий очерк возникновения и эволюции бластогенеза, равно как и его связи с восстановительными процессами (Иванова-Казас, 1977б).

Активная работа над курсом по сравнительной эмбриологии беспозвоночных позволила О.М. Ивановой-Казас приступить к изданию занимающей совершенно особое положение в современной эмбриологической литературе шеститомной серии монографий по эмбриологии беспозвоночных. Первая книга, посвященная низшим многоклеточным, вышла в свет в 1975 г. В 1977 г. опубликована книга по эмбриологии трохофорных, щупальцевых, шетинкочелюстных и погонофор. В следующем 1978 г. выходят две книги — одна по эмбриологии иглокожих и полухордовых, а вторая по эмбриологии низших хордовых. Эмбриологии членистоногих посвящены две книги, последняя из которых, рассказывающая о насекомых, увидела свет в 1981 г. Этот капитальный труд, общий объем которого составил примерно 125 печатных листов, как бы подвел итоговую черту сравнительно эмбриологическим

исследованиям морфологов первой половины 20-го столетия, предвзятым новым этапом в истории сравнительной эмбриологии, связанный с изучением молекулярно-биологических механизмов эмбриогенеза (Иванова-Казас, 1975, 1977а, 1978а, 1978б, 1979, 1981). Ничего подобного этому изданию – по обилию фактического материала, ясности изложения, богатству иллюстративного материала нет не только в русской, но и, пожалуй, в мировой литературе. Логическим продолжением сравнительной эмбриологии, продемонстрировавшей удивительное многообразие типов развития в царстве животных, стала “Эволюционная эмбриология животных”, которая была издана в 1995 уже после выхода Ольги Михайловны на пенсию. Как отмечает в предисловии к этой книге автор, “при написании книги мне очень помог опыт чтения лекций на кафедре эмбриологии Петербургского университета... Данная книга может рассматриваться и как расширенное руководство, и как оригинальная монография”. Эволюционная эмбриология О.М. Ивановой-Казас – уникальное произведение в мировой эмбриологической литературе. В этой книге О.М., глубокий знаток индивидуального развития представителей всех типов животного царства, используя широкий спектр объектов, рассматривает эволюционные аспекты гаметогенеза, оплодотворения, дробления формирования зародышевых листков, гаструляции (Иванова-Казас, 1995).

К концу семидесятых годов, а после кончины Б.П. Токина особенно, стала заметной некоторая “пробуксовка” в исследовательской работе, обусловленная отчасти кадровыми изменениями, связанными с выходом ряда сотрудников на пенсию, а отчасти с ограниченностью методических подходов, среди которых преимущественное положение занимали традиционные морфологические. По-видимому, этому способствовало негативное отношение и недоверие ведущих исследователей кафедры к набиравшей все большую силу молекулярно-биологической технологии и их скептическое отношение к возможности приложения генетических подходов к решению проблем эмбриологии (Токин, Короткова, 1976).

В 1987 г. заведующим кафедрой эмбриологии был избран проф. А.К. Дондуа. С этого времени кафедра, сохраняя традиционное направление исследований в области сравнительной и эволюционной эмбриологии (Е.Л. Гонобоблева, А.Г. Десницкий, А.В. Ересковский, С.М. Ефремова, В.И. Ефремов), взяла курс на развитие молекулярной биологии развития. Созданная в лаборатории экспериментальной эмбриологии Биологического института группа молекулярных биологов во главе с доцентом кафедры Т.Ф. Андреевой при поддержке со стороны Российского фонда фундаментальных исследований, Лондонского Королевского общества, коллег из Кембриджского университета (проф. Майкл Эйкем) смогла выявить, клониро-

вать и охарактеризовать кластерные *Hox*-гены одного из видов многощетинковых червей. Полученные данные о структуре этих генов оказались принципиально важными для понимания процессов макроэволюции и были использованы для построения новой филогении многоклеточных животных (De Rosa et al., 1999). Этот успех, равно как и активное развитие международных связей кафедры, послужил толчком для рассмотрения традиционных для кафедры вопросов, в том числе теории первичной гетерономности тела П.П. Иванова у метамерных животных, на принципиально новом уровне. Так Истории было угодно, чтобы первоначально задуманное единство генетики и эмбриологии на кафедре вновь возродилось.

В 2005 г. издательством Санкт-Петербургского государственного университета был опубликован двухтомный учебник почетного профессора СПбГУ А.К. Дондуа “Биология развития”, который является первой русскоязычной попыткой изложить основные проблемы современной эмбриологии в свете молекулярно-биологических данных.

С конца 1999 г. по 2013 г. кафедру возглавлял проф. А.П. Перевозчиков, интересы которого были связаны преимущественно с изучением транспорта липидов в раннем эмбриогенезе млекопитающих. Благодаря развитию грантовой системы, постепенному увеличению финансирования науки и образования появилась возможность частично модернизировать приборную базу кафедры, а в практиках по методам биологии развития значительное место заняли молекулярные методики. Вместе с тем, этот период характеризуется постепенным сокращением числа сотрудников и студентов на кафедре. Научные исследования перешли с уровня лабораторий на уровень отдельных научных групп.

С конца 2013 г. исполнение обязанностей заведующей кафедрой возложено на Р.П. Костюченко.

Направления научной работы современной кафедры эмбриологии охватывают практически все наиболее важные вопросы биологии развития. Причем развитие технологий и появление ресурсных центров в СПбГУ позволяют проведение даже морфологических исследований на самом современном уровне. Глубокие кафедральные традиции в области сравнительной и частной эмбриологии способствуют формулировкам обобщений эволюционного характера.

Так, ученики и последователи Г.П. Коротковой (С.М. Ефремова, А.В. Ересковский, Е.Л. Гонобоблева), создавшей на кафедре эмбриологии российскую спонгиологическую школу, продолжают разработку оригинальной типизации развития губок с учетом возможности чередования в жизненном цикле и в филогенезе губок полового и соматических морфогенозов, активно изучают процессы гаметогенеза, дифференцировки и трансформации одних типов клеток в другие на примере *Porifera*. В результате проведенной рабо-



Рис. 5. Сотрудники и аспиранты кафедры эмбриологии. Фотография 1953 г. Первый ряд (слева направо): А.П. Крылова, Ф.Н. Еричева, Б.П. Токин, И.И. Соколов, О.М. Иванова-Казас. Второй ряд: Н.С. Габаева, Г.П. Короткова, Ю.А. Остромецкая, Н.И. Орехова. Третий ряд: М. Ибрагимов, Е.Б. Кричинская, Б. Месарош, Л.С. Приезжева, А.К. Дондуа.

ты выделено 7 основных типов развития современных губок. Впервые показана эпителиальная организация у губок класса *Nomoscleromorpha*. Обосновано теоретическое положение о коррелятивной изменчивости морфогенезов, проходящих у губок, как при половом, так и бесполом размножении, а также при ростовых и регенерационных процессах, аргументировано представление о губках как модулярных, а не колониальных организмах. Кроме того, была предложена гипотеза происхождения и ранней эволюции *Porifera* и впервые разработана схема филогенетических взаимоотношений различных групп *Porifera* с *Eumetazoa*, основанная на эмбриологических и морфологических данных (подробнее см. Ereskovsky, 2010, Gazave et al., 2012). Е.А. Кондакова и В.И. Ефремов используют сравнительный подход при исследовании формирования систем, связанных с усвоением питательных веществ у костистых рыб (Kondakova, Efremov, 2014; Kondakova et al., 2016; Кондакова и др., 2017). А.Г. Десницкий разрабатывает модели онтогенетических перестроек в развитии, анализирует характер раннего дробления у примитивных позвоночных в связи с проблемами активации зиготического генома (Desnitskiy, Litvinchuk, 2015; Desnitskiy, 2016).

Вопросы биологии стволовых клеток, гаметогенеза и спецификации клеточных линий в развитии, причем не только на эмбриональных моделях, но и моделях бесполого размножения и регенерации активно исследуются сразу на

нескольких группах животных: губках (Borisenko et al., 2015, Ereskovsky et al., 2013, 2015; Fierro-Constain et al., 2016; Гонобоблева, Ефремова, 2017), моллюсках (Козин и др., 2013), аннелидах (Костюченко, Дондуа, 2006; Харин и др., 2006; Novikova et al., 2013; Kozin, Kostyuchenko, 2015; Костюченко и др., 2016, Kozin et al., 2016; Бакаленко и др., 2017; Козин и др., 2017), позвоночных (Давидьян и др., 2017; Захарова, Захаров, 2017; Левчук, Малашичева, 2017), в т.ч. на культурах клеток человека (Malashicheva et al., 2015, 2016). Благодаря Т.Б. Батыгиной и ее коллег по Ботаническому институту РАН многие из этих вопросов изучались и продолжают изучаться на растениях (Batygina, 2013; Сельдимирова и др., 2017).

Работы сотрудников кафедры в области *Evo-Devo*, в том числе, выполненные в составе международных коллективов, связаны, прежде всего, с проблемой становления плана строения, экспрессией *Hox*-генов, вопросами сегментации животных, закономерностями развития зародышевых листков, поиском эволюционно консервативных механизмов в развитии животных (Ereskovsky, Dondua, 2006; Kulakova et al., 2007; Steinmetz et al., 2011; Дондуа, Костюченко, 2013; Bakalenko et al., 2013; Козин, Костюченко, 2016; Borisenko et al., 2016).

Все эти и многие другие направления научных исследований нашли отражение в учебном плане кафедры, в обучении студентов бакалавриата и магистратуры, студентов последипломного обу-



Рис. 6. Сотрудники и аспиранты кафедры эмбриологии. Фотография 1980 г. Первый ряд (слева направо): Е.Б. Кричинская, С.М. Ефремова. Второй ряд: Н.С. Габаева, О.М. Иванова-Казас, А.Н. Шаршукова (уборщица), Б.П. Токин, Г.П. Короткова, А.Г. Синицина (мат. отв.), Е. Гаджиева, В.Т. Винник (мат. отв.). Третий ряд: Т. Снежкова, Д.Г. Полтева, М.В. Папковская, И. Константинова, Н.О. Ермолина, И.Г. Маликова, Н.И. Балахонова, Е.Л. Авенирова, Н.П. Алексеева. Четвертый ряд: А.Н. Суходольская, А.В. Балахонов, Л.Н. Святогор, Л.Г. Маркова, М.С. Манохина, Т.Н. Пескова, И.В. Пылило, А.С. Мельников.

чения. Так, кроме фундаментальных вопросов эмбриологии, обучающиеся в ходе полевых и лабораторных практик знакомятся на живых моделях с разнообразием развития животных, осваивают целый арсенал морфологических и молекулярных методов. Лекционные курсы отражают современное состояние биологии развития. Более того, студенты с самых ранних своих шагов специализации работают под руководством сотрудников, активно занимающихся наукой.

С конца 2013 г. кафедра стала вновь активно выступать в качестве организатора различных научных мероприятий. Огромный интерес вызвала Всероссийская конференция с международным участием “Эмбриональное развитие, морфогенез и эволюция”, в которой приняли участие 85 специалистов по биологии развития, включая около 40 молодых ученых, аспирантов и студентов (Санкт-Петербург, 22–24 октября 2013). Благодаря активности кафедры начиная с 2014 г. на базе СПбГУ проходит ежегодный Научный семинар по эволюционной биологии развития, где с докладом выступает один из мировых научных лидеров, работающих в области Evo-Devo.

Подводя итог можно сказать, что одной из основных задач коллектива кафедры в области научных исследований является дальнейшее развитие сравнительной эмбриологии и эволюционной биологии развития на основе технически совершенных современных методов. Но в тоже время, разработка и применение методов функционального анализа и прижизненных наблюдений поведения клеток и экспрессии в них молекулярных маркеров приобретают первостепенное значение (Яблокова и др., 2012; Backfisch et al., 2014; Kozin et al., 2016). Современный потенциал кафедры позволяет перейти к анализу отдельных звеньев генетической регуляторной сети развития, и применению системных знаний не только для решения фундаментальных вопросов биологии развития, но и прикладных аспектов в области экологической эмбриологии и биомедицины.

Авторы приносят глубокую благодарность проф. И.Л. Тихонову, заведующему Музеем истории СПбГУ, за предоставленные архивные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В.Я. Трудные годы советской биологии: Записки современника. СПб.: Наука, 1993. 262 с.
- Бакаленко Н.И., Позняк А.В., Новикова Е.Л., Кулакова М.А. Влияние ретиноидов на экспрессию *Hox*-гена *Post2* полихет семейства Nereididae // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 248–256.
- Гонобоблева Е.Л., Ефремова С.М. Половые детерминанты в ооцитах пресноводных губок // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 270–274.
- Давидьян А.Г., Кошель Е.И., Лаврова О.Б., Демин А.Г., Галкина С.А., Сайфитдинова А.Ф., Гагинская Е.Р. Функциональные особенности ядрышкового организатора в растущих ооцитах неполовозрелых самок птиц // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 263–269.
- Догель В.А. История зоологических кафедр // В сб. "Ленинградский университет за советские годы. 1917–1947". Изд. ЛГУ. 1948. С. 225–242.
- Дондуа А.К., Костюченко Р.П. Об одной устаревшей традиции: существует ли гастрულიция у губок? // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 5. С. 357–363.
- Ересковский А.В. Гордость отечественной биологии. Профессор Ольга Михайловна Иванова-Казас. К 90-летию со дня рождения // Санкт-Петербургский университет. 2004. № 6 (3662).
- Жинкин Л.Н. Петр Павлович Иванов // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. Наук. 1945. № 20 С. 5–17.
- Захарова Ф.М., Захаров В.В. Обнаружение белков мозга *BASP1* и *GAP-43* в ооцитах и зиготах мыши // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 192–202.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О.М. Трохофорные, щупальцевые, шестикочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977а. 312 с.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977б. 240 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и Полухордовые. М.: Наука, 1978а. 166 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука, 1978б. 166 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука, 1981. 207 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Кнорре А.Г. Петр Павлович Иванов и его научное наследие (К 90-летию со дня рождения и 25-летию со дня смерти) // Арх. анатом., гистол. и эмбриол. 1958. Т. 35. С. 81–92.
- Козин В.В., Бабаханова Р.А., Костюченко Р.П. Участие MAP-киназного сигналинга в спецификации клеточных линий и дорсовентральной оси у примитивной гастроподы *Testudinalia testudinalis* (Patello-gastropoda, Mollusca) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 1. С. 42–56.
- Козин В.В., Костюченко Р.П. Эволюционный консерватизм и вариабельность развития мезодермы у Spiralia: неповторимый паттерн нереидных полихет // Изв. РАН. Сер. Биол. 2016. Т. 43. № 3. С. 265–275.
- Козин В.В., Филиппова Н.А., Костюченко Р.П. Восстановление нервной и мышечной системы в ходе регенерации полихеты *Alitta virens* (Annelida: Nereididae) // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 234–247.
- Кондакова Е.А., Ефремов В.И., Богданова В.А. Структура желточного синцитиального слоя личинок осетровых рыб, гистологическое исследование // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 211–219.
- Костюченко Р.П., Дондуа А.К. Закономерности формирования прототроха в эмбриональном развитии полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 2. С. 91–99.
- Костюченко Р.П., Козин В.В., Купряшова Е.Е. Регенерация и бесполое размножение у аннелид: клетки, гены и эволюция // Изв. РАН. Сер. Биол. 2016. Т. 43. № 3. С. 231–241.
- Левчук К.А., Малашичева А.Б. Региональная функциональная гетерогенность гладкомышечных клеток аорты крысы // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 257–262.
- Светлов П.Г. О первичной гетерогенности состава тела позвоночных // Арх. анатом., гистол. и эмбриол. 1957. Т. 34. № 2.
- Светлов П.Г. Петр Павлович Иванов (1878–1942) // Люди русской науки (под ред. Кузнецова И.В.). 1963. С. 381–390.
- Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н., Титова Г.Е., Батыгина Т.Б. Сравнительный ультраструктурный анализ формирующихся микроспоральных эмбрионидов *in vitro* и зиготических зародышей *in vitro* пшеницы как основа понимания цитофизиологических аспектов развития // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 3. С. 220–233.
- Токин Б.П., Короткова Г.П. Эмбриология и генетика // Научные докл. ВШ. Биол. науки. 1976. № 2. С. 21–35.
- Фандо Р. Юрий Александрович Филипченко и начальные этапы формирования отечественной генетики // Биология. 2007. № 19. С. 19–25.
- Фокин С.И. В.М. Исаев и экспериментальная зоология в Петербургском-Петроградском университете // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3. № 1. С. 17–38.
- Харин А.В., Загайнова И.В., Костюченко Р.П. Формирование зоны паратомии у пресноводных олигохет // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 6. С. 424–437.
- Яблокова Т.В., Челушкин П.С., Дорош М.Ю., Ефремов А.М., Орлов С.В., Буров С.В. Синтез аналогов люлиберина и их использование в системах адресной доставки генов // Биоорг. химия. 2012. Т. 38. № 1. С. 31–39.
- Backfisch B., Kozin V.V., Kirchmaier S., Tessmar-Raible K., Raible F. Tools for gene-regulatory analyses in the marine annelid *Platynereis dumerilii* // PLoS One. 2014. V. 9. № 4. P. e93076.
- Bakalenko N.I., Novikova E.L., Nesterenko A.Y., Kulakova M.A. *Hox* gene expression during postlarval development of the polychaete *Alitta (Nereis) virens* // EvoDevo. 2013. V. 4. № 13. P. 1–17.
- Batygina T.B. Morphogenetic Developmental Programs. Stem Cells. Nova Science Publishers, Inc. New York, 2013. 163 p.

- Borisenko I.E., Adamska M., Tokina D.B., Ereskovsky A.V.* Transdifferentiation is a driving force of regeneration in *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Porifera) // *PeerJ* 3: e1211 2015. <https://dx.doi.org/10.7717/peerj.1211>.
- Borisenko I., Adamski M., Ereskovsky A., Adamska M.* Surprisingly rich repertoire of Wnt genes in the demosponge *Halisarca dujardini* // *BMC Evol. Biol.* V. 16. № 1. Art. 123. doi 10.1186/s12862-016-0700-6
- De Rosa R., Grenier J.K., Andreeva T., Cook C.E., Adoutte A., Akam M., Carroll S.B., Balavoine G.* Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // *Nature*. 1999. V. 399. P. 772–774.
- Desnitskiy A.G.* Major ontogenetic transitions during Volvox (Chlorophyta) evolution: when and where might they have occurred? // *Dev. Genes Evol.* 2016. V. 226. № 5. P. 349–354.
- Desnitskiy A.G., Litvinchuk S.N.* Comparative and phylogenetic perspectives of the cleavage process in tailed amphibians // *Zygote*. 2015. V. 23. № 5. P. 722–731.
- Ereskovsky A.V.* The Comparative Embryology of Sponges. Springer-Verlag, Dordrecht Heidelberg London New York, 2010. 325 p.
- Ereskovsky A.V., Dondua A.K.* The problem of Germ Layers in Sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan Evolution // *Zool. Anz.* 2006. V. 245. P. 65–76.
- Ereskovsky A.V., Renard E., Borchiellini C.* Cellular and molecular processes leading to embryo formation in sponges: evidences for high conservation of processes throughout animal evolution // *Dev. Genes Evol.* 2013. V. 223. P. 5–22.
- Ereskovsky A.V., Borisenko I.E., Lapebie P., Gazave E., Tokina D.B., Borchiellini C.* *Oscarella lobularis* (Homoscleromorpha, Porifera) regeneration: Epithelial morphogenesis and metaplasia // *PLoS One*. 2015. 10(8): e0134566. doi 10.1371/journal.pone.0134566
- Fierro-Constain L., Schenkelaars Q., Gazave E., Hague-nauer A., Rocher C., Ereskovsky A., Borchiellini C., Renard E.* The conservation of the germline multipotency program, from Sponges to Vertebrates: A stepping stone to understanding the somatic and germline origins // *Genome Biology and Evolution*. 2016. In press.
- Gazave E., Lapébie P., Ereskovsky A.V., Vacelet J., Renard E., Cárdenas P., Borchiellini C.* No longer Demospongiae: Homoscleromorph sponges revisited by molecular phylogeny, Linnaean classification and the *PhyloCode* // *Hydrobiologia*. 2012. V. 687. № 1. P. 3–10.
- Kondakova E.A., Efremov V.I.* Morphofunctional transformations of the yolk syncytial layer during zebrafish development // *J. Morphology*. 2014. V. 275. № 2. P. 206–216.
- Kondakova E.A., Efremov V.I., Nazarov V.A.* Structure of the yolk syncytial layer in Teleostei and analogous structures in animals of the meroblastic type of development // *Biology Bulletin*. 2016. V. 43. № 3. P. 208–215.
- Kozin V.V., Filimonova D.A., Kupriashova E.E., Kostyuchenko R.P.* Mesoderm patterning and morphogenesis in the polychaete *Alitta virens* (Spiralia, Annelida): Expression of mesodermal markers Twist, Mox, Evx and functional role for MAP kinase signaling // *Mech. Dev.* 2016. V. 140. P. 1–11.
- Kozin V.V., Kostyuchenko R.P.* Vasa, PL10, and Piwi gene expression during caudal regeneration of the polychaete annelid *Alitta virens* // *Dev. Genes Evol.* 2015. V. 225. № 3. P. 129–138.
- Kulakova M., Bakalenko N., Novikova E., Cook C.E., Eliseeva E., Steinmetz P.R., Kostyuchenko R.P., Dondua A., Arendt D., Akam M., Andreeva T.* Hox gene expression in larval development of the polychaetes *Nereis virens* and *Platynereis dumerilii* (Annelida, Lophotrochozoa) // *Dev. Genes Evol.* 2007. V. 217. P. 39–54.
- Malashicheva A., Bogdanova M., Zabirnyk A., Smolina N., Ignatieva E., Freylikhman O., Fedorov A., Dmitrieva R., Sjöberg G., Sejersen T., Kostareva A.* Various lamin A/C mutations alter expression profile of mesenchymal stem cells in mutation specific manner // *Mol. Genet. Metab.* 2015. V. 115. № 2–3. P. 118–127.
- Malashicheva A., Kostina D., Kostina A., Irtyuga O., Voronkina I., Smagina L., Ignatieva E., Gavriluk N., Uspensky V., Moiseeva O., Vaage J., Kostareva A.* Phenotypic and functional changes of endothelial and smooth muscle cells in thoracic aortic aneurysms // *Int. J. Vasc. Med.* 2016. 2016:3107879
- Novikova E.L., Bakalenko N.I., Nesterenko A.Y., Kulakova M.A.* Expression of Hox genes during regeneration of nereid polychaete *Alitta (Nereis) virens* (Annelida, Lophotrochozoa) // *EvoDevo*. 2013. V. 4. № 1. P. 14.
- Steinmetz P.R.H., Kostyuchenko R.P., Fischer A., Arendt D.* The segmental pattern of *otx*, *gbx*, and *Hox* genes in the annelid *Platynereis dumerilii* // *Evolution and Development*. 2011. V. 13. № 1. P. 72–79.

History of the Department of Embryology, St. Petersburg University

A. K. Dondua*, A. V. Ereskovskii, and R. P. Kostyuchenko

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: akdondua@mail.ru

Received December 14, 2016

St. Petersburg embryological school originated in 18–19 centuries and is known for the works by K.F. Wolff, K. Baer, A.O. Kovalevsky, I.I. Mechnikov and many others. However, as a structural unit of the St. Petersburg (Petrograd–Leningrad) University, it appeared only in the early 1920s, when the laboratory of embryology was formed. The first years of its existence are inextricably associated with outstanding embryologist P.P. Ivanov. Being completely formed in a difficult time for biologists (1948), Department of Embryology has passed a difficult way of formation and is today one of the leading schools in the Developmental Biology in Russia.

Keywords: embryology, developmental biology, department of embryology, history of science