

так как не зависит от уровня специализации к зарыванию. Вероятно, разорванный пластрон ранее сформировался у общего предка обоих семейств как следствие удлинения панциря на начальных этапах адаптации к жизни в толще мягких грунтов. Среди признаков, имеющих явное адаптивное значение, степень удлинения панциря является лучшим показателем уровня специализации к зарыванию. Удлинение панциря, наряду с другими морфо-функциональными адаптациями, развивались в обоих семействах параллельно. Реконструкции показывают, что эволюционная история *Pourtalesiidae* s. str. и нового семейства сложнее, чем предполагалось ранее; в обеих группах она включала как усиление, так и ослабление специализации.

Молекулярно-филогенетические данные согласуются с предположением об антарктическом происхождении *Pourtalesiidae* s. str. и нового семейства. В семействе *Pourtalesiidae* s. str. на начальном этапе происходило расселение наименее специализированных форм (филогенетическая линия *Cystocrepis*) вдоль приконтинентальных областей восточной Пацифики. Следующий этап включал широкое расселение более специализированных представителей по всему Мировому океану. Биогеографическая история нового семейства сложнее и на настоящий момент не может быть детально реконструирована. Вероятно, в обоих семействах ослабление специализации и возвращение к обитанию на поверхности осадка связаны с расселением в высокоширотные области (в том числе предполагаемое обратное расселение в Антарктику).

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ОФИУР В ВЕРХНЕМ КАРБОНЕ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

**Г.В. Миранцев¹, И.В. Колчин², А.А. Ленгин², В.А. Романенко²,
А.А. Хвощев³**

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
gmirantsev@gmail.com

²Самарское палеонтологическое общество, г. Самара
³г. Самара

Находки сочлененных скелетов ископаемых офиур встречаются исключительно редко. До недавнего времени находки таких целых скелетов офиур в карбоне Европейской части России, за исключением нескольких единичных случаев (Иванова, 1958), в литературе не отмечались. Несмотря на это, отдельные позвонки и боковые пластинки офиур являются характерными компонентами нерастворимого карбонатного осадка в среднем и верхнем карбоне Московской синеклизы (Алексеев, 2001). Новые данные показывают их широкое распростра-

нение по всему среднему и верхнему карбону Подмосковья. Редкие целые экземпляры неописанных офиур известны из отложений московского-касимовского ярусов Подмосковья и гжельского яруса Владимирской области. Активное изучение каменноугольных отложений самарскими палеонтологами-любителями, преимущественно участниками самарского палеонтологического общества (СПО), позволило существенно расширить имеющиеся данные о распространении каменноугольных офиур.

Изученные экземпляры офиур собраны в разное время в 2022–2023 гг. палеонтологами-любителями и участниками СПО. Всего было изучено четыре относительно целых экземпляра и фрагменты от, по крайней мере, четырех других. В настоящее время коллекция офиур хранится в фондах Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Все экземпляры были собраны в разных частях Сокского карьера, однако, по всей видимости, находки происходят из одного стратиграфического уровня, из слоя тонкого органогенно-обломочного известняка, относящегося, вероятно, к ногинскому горизонту гжельского яруса. В данном слое отмечен богатый фаунистический комплекс, представленный преимущественно фораминиферами (фузулинидами), кораллами, моллюсками, разнообразными мшанками, брахиоподами, трилобитами, зубами хрящевых рыб. Другие иглокожие в комплексе представлены криноидеями, морскими ежами и морскими звездами (*Urasterella* sp.).

Образцы препарировались механически и химически, с применением таблеток гидроксида калия КОН.

Обнаруженные офиуры имеют разную степень сохранности. Два целых экземпляра лежат на породе оральной стороной, что позволяет изучить некоторые детали строения диска, два других аборальной стороной, благодаря чему видны детали строения рта. Предварительное изучение показало, что все изученные офиуры относятся к одному и тому же роду и виду. Изученные офиуры относительно небольшие, диаметр диска в пределах 3–5 мм. Диск полностью покрыт табличками. Ротовые щитки треугольные, равносторонние. Руки тонкие. Позвонки полностью слиты. Боковые щитки рук слабовыпуклые. Иглы на боковых щитках короткие.

Офиуры из Сокского карьера наиболее близки к родам *Aganaster* Miller et Gurley, 1891 и *Archaeophiomusium* Hattin, 1967. Оба таксона относятся к палеозойским офиурам «современного облика», которые из-за большого сходства традиционно относили к ныне живущим семействам, преимущественно к *Ophiolepididae* (Hattin, 1967; Hotchkiss, Haude, 2004).

Богатый комплекс иглокожих был ранее обнаружен в разновозрастных отложениях гжельского яруса ногинского горизонта

Мелеховского карьера (окрестности г. Ковров, Владимирская обл.). Оттуда происходят находки нескольких целых офиур (в том числе и сходных с описываемыми экземплярами), а также отмечены криноидеи *Ulocrinus grishini* Mirantsev et Rozhnov, 2011 (Миранцев, Рожнов, 2011), обнаруженные в Сокском карьере. Примечательно, что остатки архаичных офиур рода *Furcaster* Stürtz, 1886, изолированные позвонки и редкие фрагменты скелетов которых встречаются по всему среднему–верхнему карбону в разрезах Подмосковья и Окско-Цнинского вала совместно с позвонками офиур «современного облика», в Сокском карьере не найдены.

Ранняя радиация, эволюция и происхождение палеозойских офиур «современного облика», а также их связь с современными семействами офиур дискуссионна, в частности ввиду установленной полифилии ряда ныне живущих семейств. Именно поэтому, благодаря своей хорошей сохранности, изученный материал представляет большой интерес и важен для дальнейшего детального исследования и сравнения с современными таксонами.

Наличие тонкого прослоя с целыми скелетами иглокожих в отложениях ногинского горизонта гжельского яруса двух удаленных регионов (Самарской и Владимирской областей), вероятно, свидетельствует в пользу единого одномоментного события.

Авторы признательны Р.А. Гунчину (СПО, г. Самара) за техническую помощь, оказанную в ходе написания рукописи, а также Д.А. Малиновскому (С.-Петербург) за препаровку одного из образцов.

СИМБИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ У ПАЛЕОЗОЙСКИХ СТЕБЕЛЬЧАТЫХ ИГЛОКОЖИХ

Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов, Г.А. Анекеева, А.А. Крутых

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

gmirantsev@gmail.com

Иглокожие появились в начале кембрийского эволюционного взрыва, а после великой ордовикской эволюционной радиации стали доминирующей группой в палеозойской эволюционной фауне. Благодаря появившимся в ордовике морским лилиям в бентосных сообществах впервые сформировалась метровая ярусность положения над дном (в кембрии она обычно не превышала 10 см). Доминирование во многих бентосных сообществах иглокожих, прежде всего морских лилий, и возникшая ярусность привели к значительной перестройке морских экосистем на рубеже кембрия и ордовика и взаимоотношений между организмами.

Иглокожие обладают прочным известковым скелетом, на котором отражены многие следы симбиотических связей. Современные иглокожие весьма часто выступают в роли хозяев для многих групп бентосных организмов (копеподы, мизостомиды, гастроподы и др). Палеозойское многообразие типа иглокожих способствовало формированию не меньшего разнообразия симбионтов, нередко облигатных. Они хорошо сохраняются в ископаемой летописи и потому позволяют проследить появление и изучить эволюцию симбиотических связей во многих деталях. Часть симбиотических связей появилась еще в кембрии, и в ордовике кембрийские симбионты частично перешли на сформировавшиеся новые группы иглокожих.

Особенно выгодным для организмов являлось поселение на стеблях и теках крупных иглокожих, так как они обеспечивали эпибионту доступ в более высокие слои воды – с большим количеством пищи и лучшими возможностями для расселения личинок. Типичными эпибионтами криноидей были различные кораллы, мшанки, брахиоподы, а также некоторые другие морские лилии. Прижизненный характер обрастания определяется по положению организма-симбионта (полное обрастание фрагмента стебля со всех сторон, направленность верхних частей по направлению вертикальной оси фрагмента), отсутствию обрастания на сочленовных поверхностях организма-субстрата, иногда – реакции со стороны организма-субстрата.

Широкое распространение в палеозое получил криноидно-платицератидный симбиоз, появившийся, начиная с почти одновременного появления морских лилий и гастропод-платицератид, в ордовике. Отмечены случаи сожительства платицератид с другими пельматозойными иглокожими, а именно с бластоидеями и ромбиферами. Характер данных взаимоотношений и отношение платицератид к хозяину могли быть разными: как паразитическими, так и нейтральными (комменсализм).

С палеозойскими иглокожими также связан и целый ряд ихнотаксонов, установленных исключительно по форме внедрения (повреждения) в скелетную ткань хозяина. Систематическое положение оставлявших эти повреждения организмов установить затруднительно. Однако во многих случаях они демонстрируют приуроченность к определенным таксонам иглокожих и исчезают с их вымиранием.

Скелетные образования в форме наружных цист и галлов весьма распространены у современных иглокожих. Как правило, подобные образования являются ответной реакцией на поселение мизостомид и копепод. В ископаемом состоянии цисты и галлы хорошо сохраняются на скелете иглокожих. Для некоторых мезозойских иглокожих, благодаря сравнению с современным материалом, удалось установить

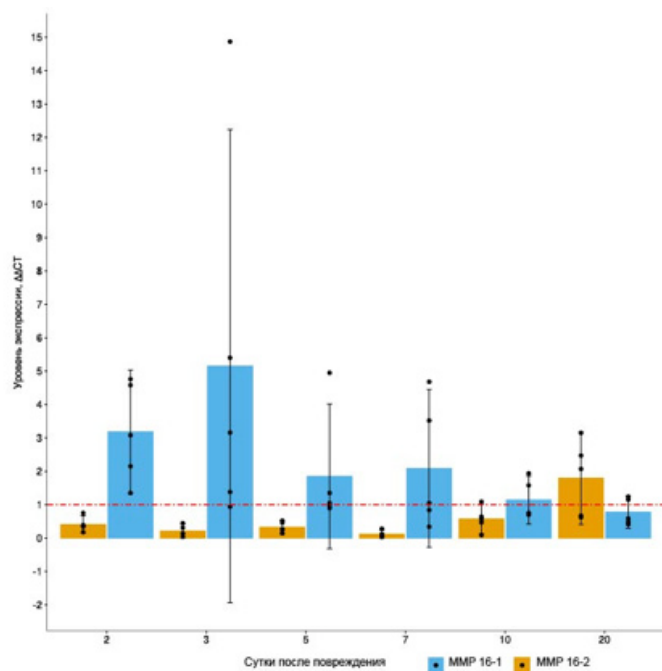


Рис. 1. Изменение уровня экспрессии генов ММП16-1 и ММП16-2 при регенерации стенки тела после повреждения относительно интактных животных. Метод $\Delta\Delta C_t$. Красной пунктирной линией отмечен уровень экспрессии интактных животных (норма).

Для определения роли этих белков в регенерации мышцы проводили анализ экспрессии генов на разных стадиях регенерации ПМЛ методом ПЦР в реальном времени. Исследования проводили на половозрелых особях голотурий *E. fraudatrix*. Повреждение наносили ножницами путем поперечного перерезания стенки тела и правого дорзального амбулакра. Животных фиксировали через 2, 3, 5, 7, 10 и 20 сут после повреждения, использовали по пять животных на каждый срок. Для данных генов провели сравнительный анализ уровня экспрессии в регенерации относительно интактных животных (норма) (рис. 1).

Для ММП16-1 было показано, что наблюдается увеличение транскриптов данного гена на 3 сутки регенерации в среднем в 5.5 раз, затем происходит снижение экспрессии на 5–7 сутки, и к 20 суткам экспрессия приближается к норме. Для гена ММП16-2 показано, что экспрессия значительно снижается относительно нормы к 7 суткам

регенерации, на 10 сутки она стремится к норме, а на 20 сутки регенерации экспрессия увеличивается в 2 раза.

На графике можно отметить животных, уровень экспрессии генов у которых значительно превосходит значение средней экспрессии, а также тех особей, где экспрессия остается в пределах нормы. Данный эффект мы можем объяснить разным физиологическим состоянием голотурий. Так, для гена ММП16-1 показано, что заживление раны после повреждения идет не равномерно, у части животных ген активен уже на 2–3 сутки, а у других животных повышенная экспрессия продолжается и на 5–7 сутки после нанесения раны.

Наши исследования подтверждают роль ММП как белка, участвующего в ремоделировании ВКМ. На первой и второй стадии регенерации ПМЛ мы видим повышение экспрессии ММП16-1, в это время происходят активные процессы перестройки ВКМ, увеличивается количество внеклеточного матрикса, который образует основу для миграции трансдифференцирующих клеток целомического эпителия. В то время как экспрессия ММП16-2 незначительна, а повышается только к 20 суткам, когда активны процессы прорастания мышц, нервов и амбулакров.

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ
ТРЕТЬЕЙ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ИГЛОКОЖИМ
«ОТ ПРОШЛОГО К НАСТОЯЩЕМУ»,
посвященная памяти А.Н. Соловьёва и Ю.А. Арендта
25–26 октября 2023 г.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
2023 г.