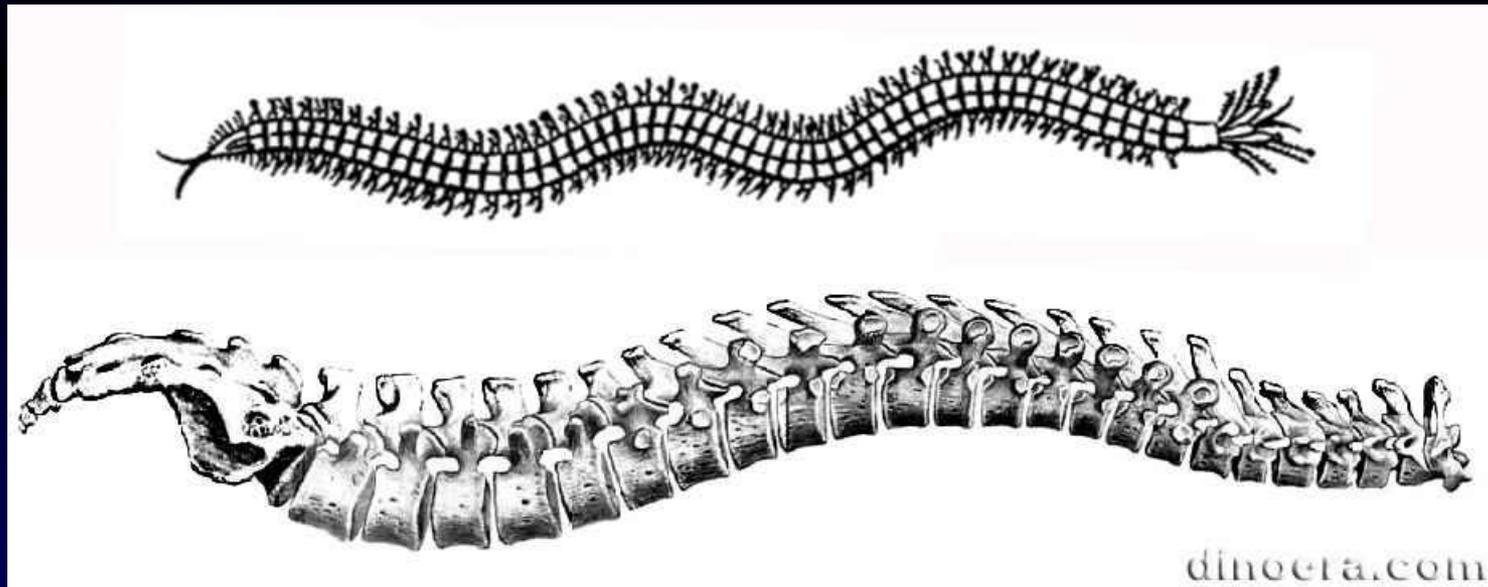


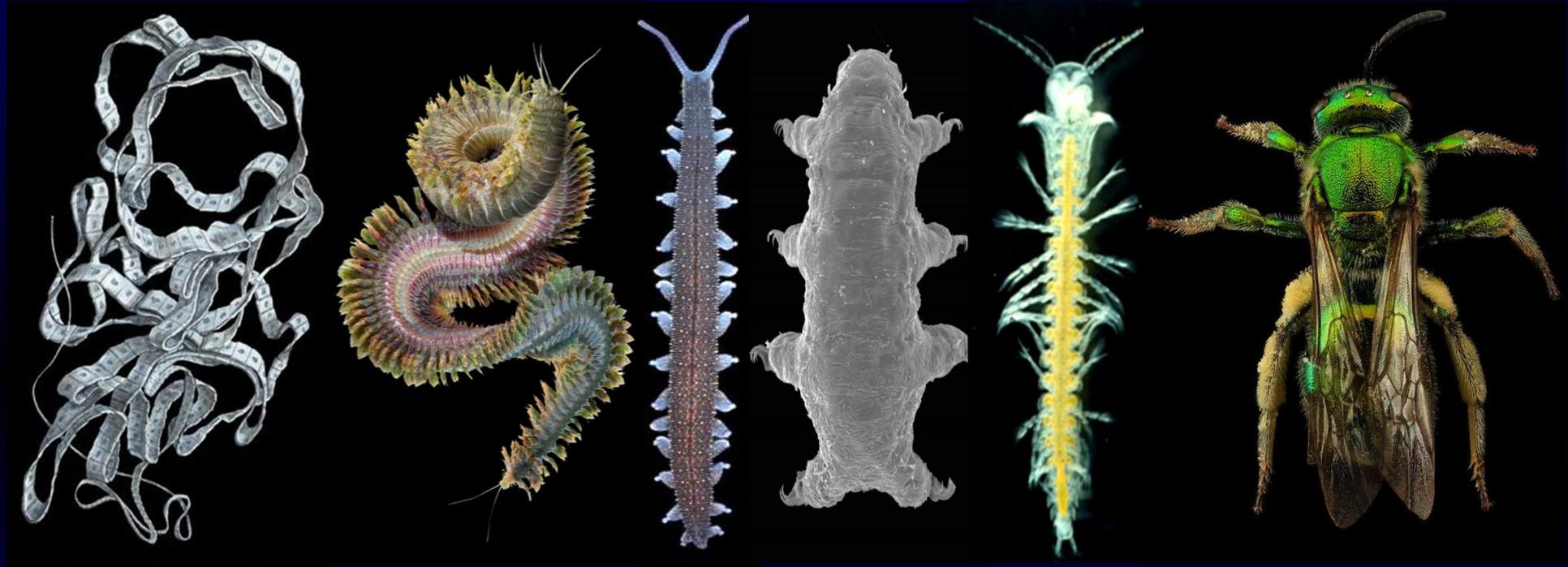
# Метамерия. Сегментация ракообразных

## Что такое сегмент?



# Метамерия и сегменты

Примеры сегментированных беспозвоночных  
(соотношение размеров не соблюдено)



**Метамерия** – повторение элементов тела вдоль его передне-задней оси. Повторяющиеся части называют метамерами.

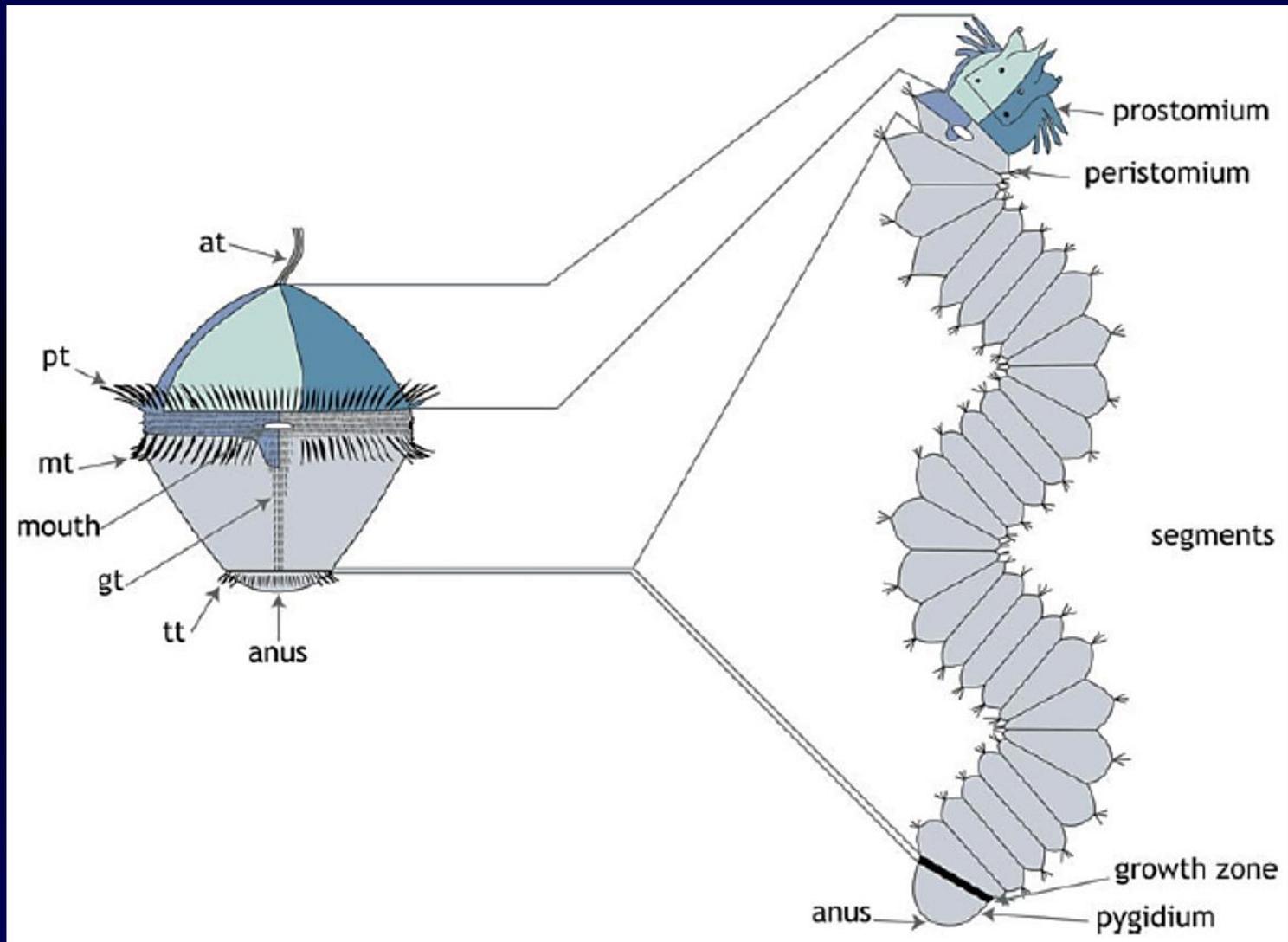
**Сегмент** – результат повторения целого комплекса структур вдоль передне-задней оси тела.

# Признаки «истинного сегмента»

(по Rempel, 1975; Scholtz, 2002 и др.)

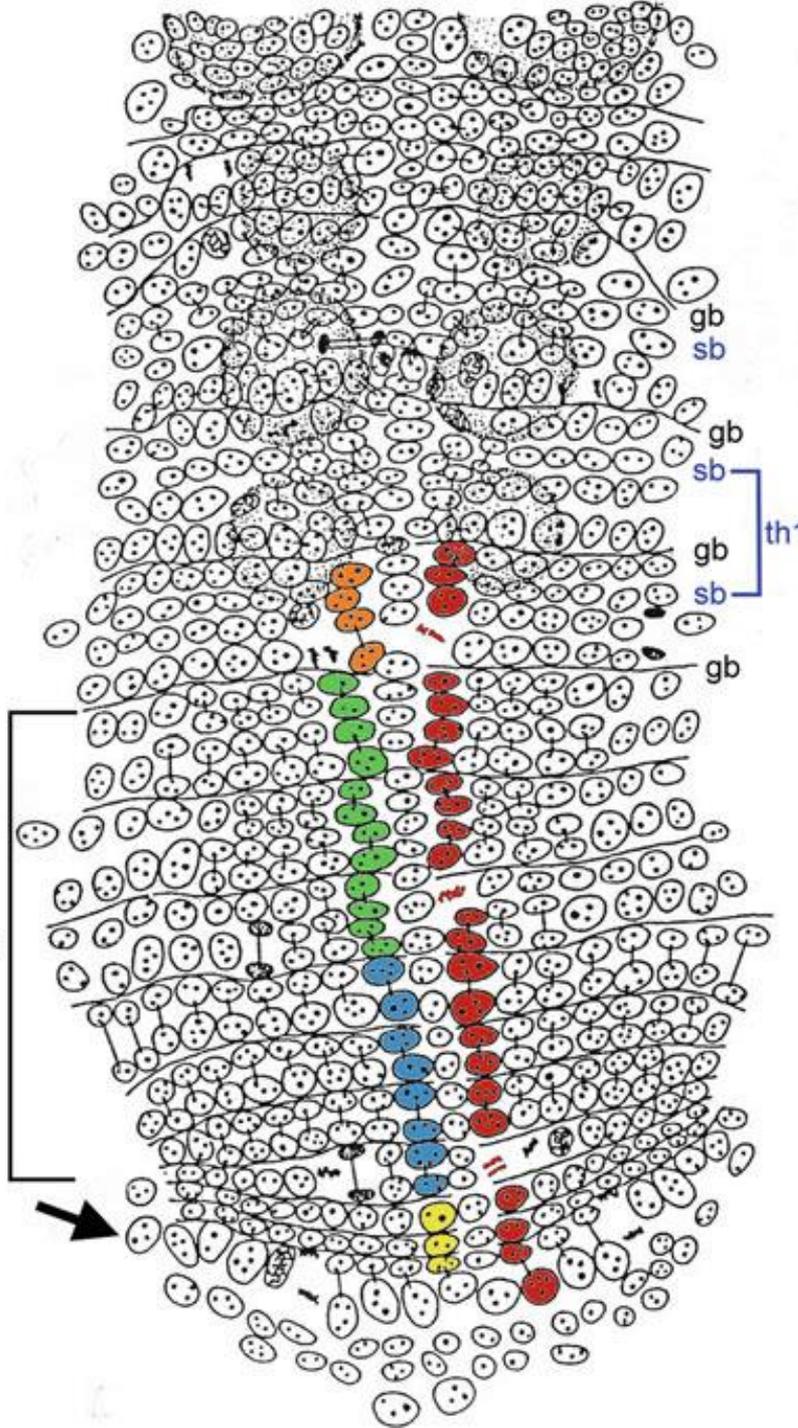
- Элементы стенки тела (кольца, тергиты, стерниты...), включая (у членистоногих) пару аподем - инвагинаций стенки тела, к которым прикрепляется сегментарная мускулатура.
- Сегментарные мышцы.
- Парные придатки - конечности.
- Пары мезодермальных сомитов и целомических полостей (на ранних этапах развития).
- Органы выделения или их производные.
- Пары нейромеров, от которых иннервируются придатки, мускулатура.
- Области экспрессии генов и работы сигнальных систем, обеспечивающих формирование сегментарных структур (например, генов полярности сегментов (*engrailed*, *wingless* и др.), «гены конечностей» (*distalless* и др.)).

# Annelida: соотношение элементов тела трохофоры и взрослого червя



## Часть зародышевой полоски *Neomysis integer* (Malacostraca, Mysidacea)

(Scholtz, 1984, из Scholtz, Wolff, 2013)



Стрелка показывает ряд эктотелобластов.

**Красным** показаны клетки, генеалогически связанные с одним эктотелобластом. Клетки впереди от красных не являются потомками эктотелобластов.

**Желтым** показаны клетки, образованные непосредственно делением эктотелобластов.

**Голубым** – потомки эктотелобластов, претерпевающие первое деление передне-заднем направлении.

**Зеленым** – потомки эктотелобластов, претерпевающие второе деление.

**Оранжевым** – потомки эктотелобластов в начале стадии дифференциального дробления.

**gb** – генеалогические границы между линиями потомков эктотелобластов (парасегментами).

**sb** – границы между сегментами, формирующиеся при закладке межсегментных борозд.

Видно, что каждый сегмент включает переднюю и заднюю части парасегментов.

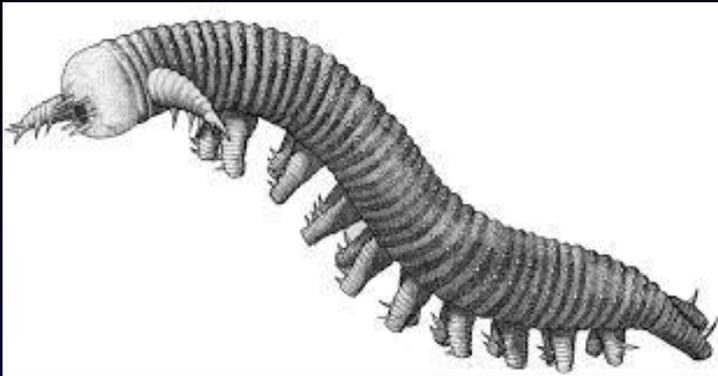
**th1** – первый грудной сегмент

# Типы конечностей.

## Строение конечностей

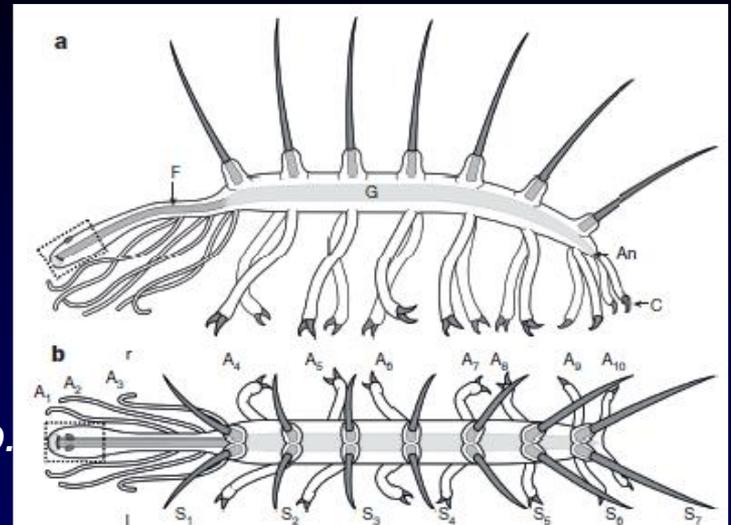
# Типы конечностей

## 1. Лобоподии



*Aysheaia* sp.

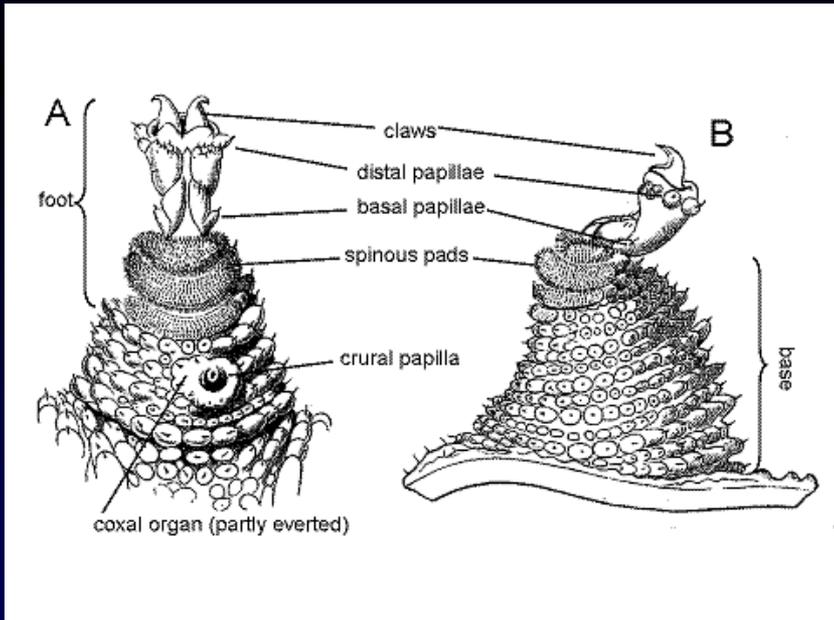
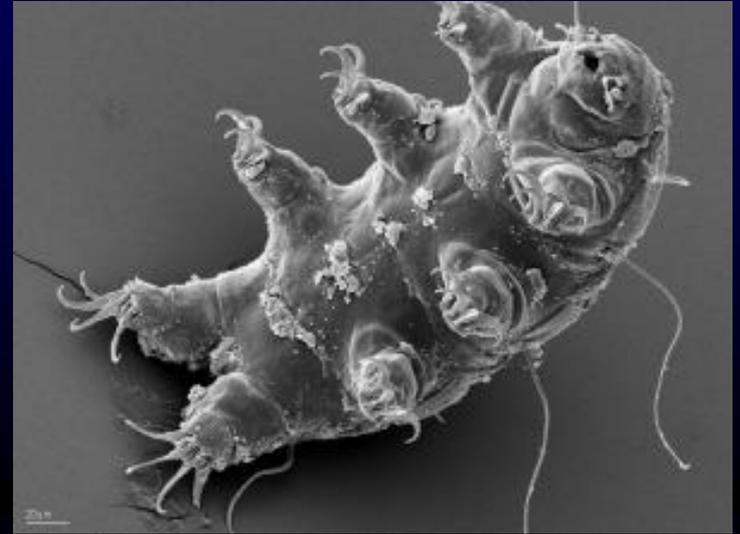
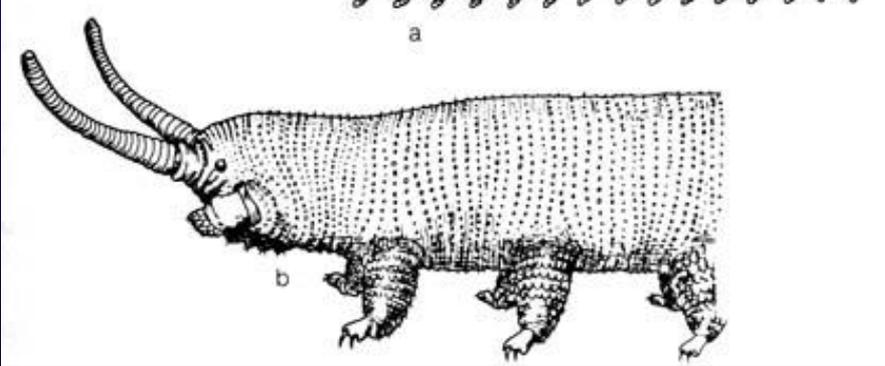
Lobopoda



*Hallucigenia* sp.

# Типы конечностей

## 1. Лобоподии

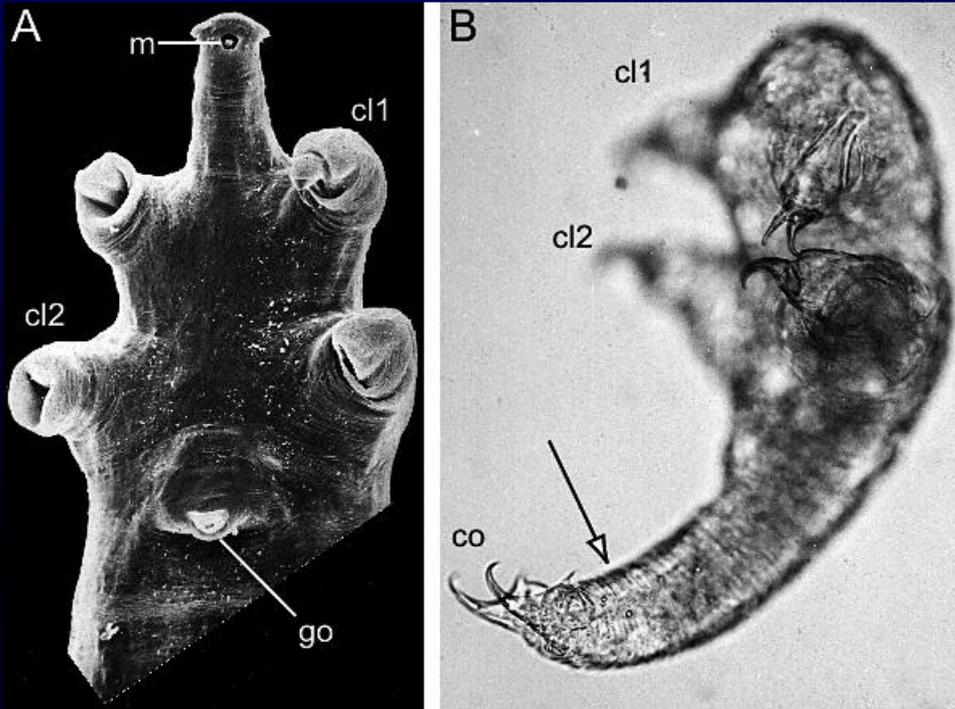


Tardigrada

Onychophora

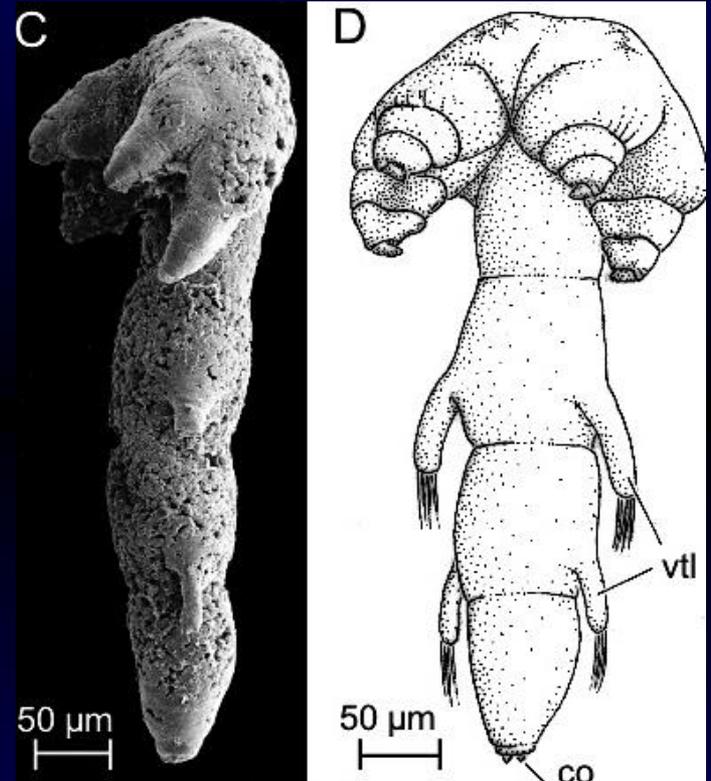
# Типы конечностей

## 1. Лобоподии



(A) Передний конец тела *Cephalobaena tetrapoda* из змеи;  
(B) Личинка *Subtriquetra subtriquetra*  
cl1, cl2 – парные лобоподии, go – половое отверстие

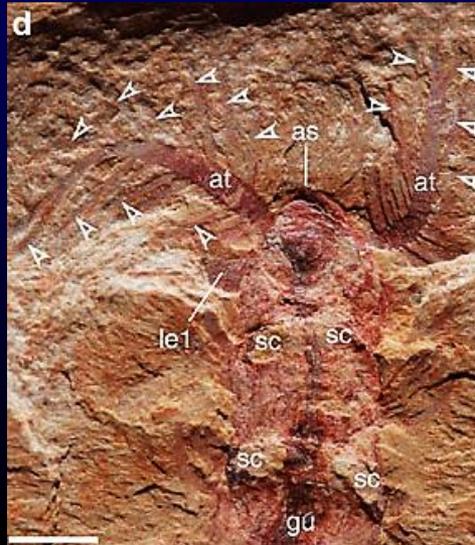
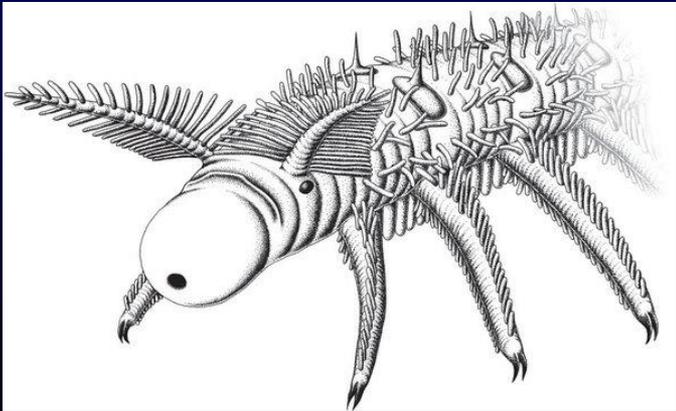
## Pentastomida



(C), (D) SEM и реконструкция личинки (?) *Heymonsicambria scandica* Waloszek & Muller, 1994 из верхнего кембрия. vtl – рудименты туловищных конечностей

# Типы конечностей Panarthropoda

## 2. Передние придатки Lobopoda

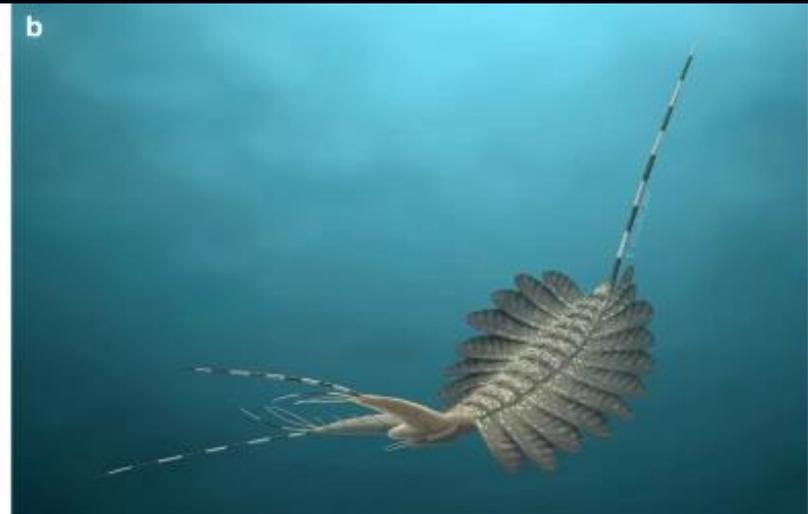
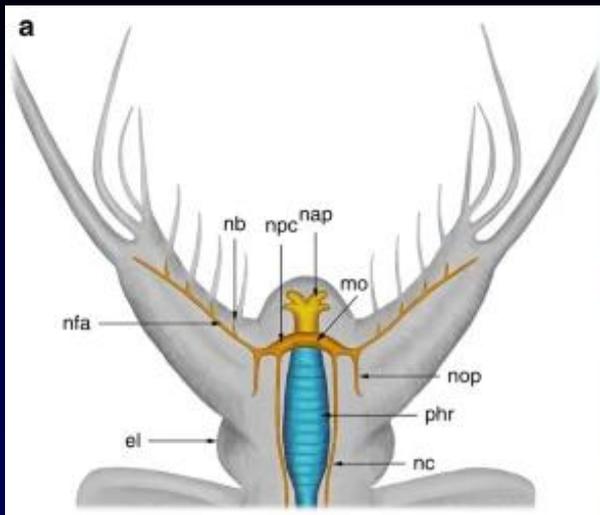


Передние придатки  
*Onychodictyon ferox*

*Ou, Shu, Mayer, 2012*

DOI: 10.1038/ncomms2272

Передние  
придатки  
*Kerygmachela*  
*kierkegaardi*

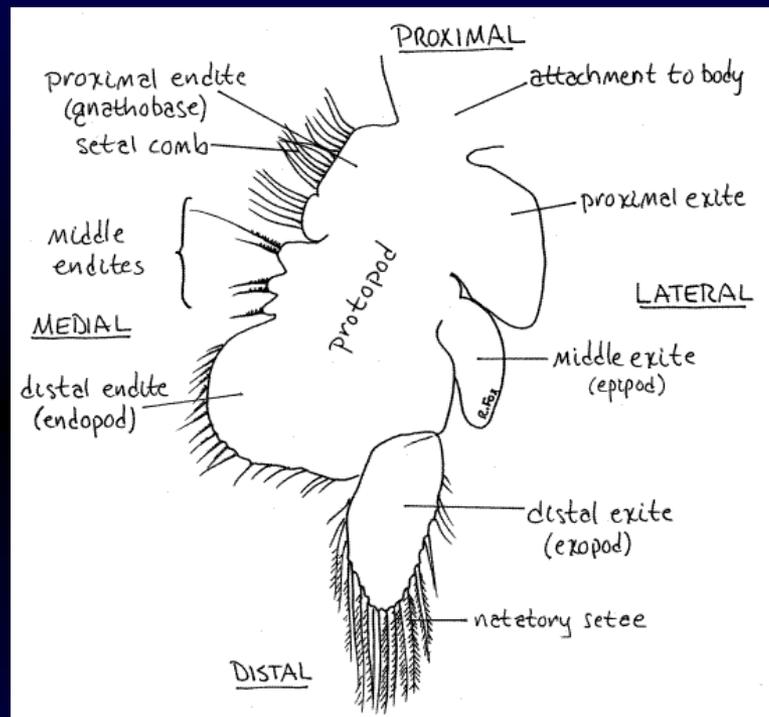
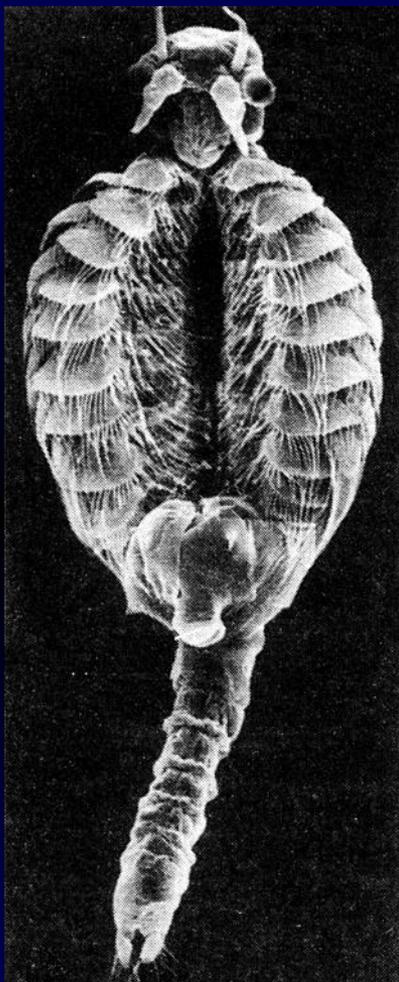


*Park et al, 2012*

DOI: 10.1038/s41467-018-03464-w

# Типы конечностей Panarthropoda

## 3. Филлоподии

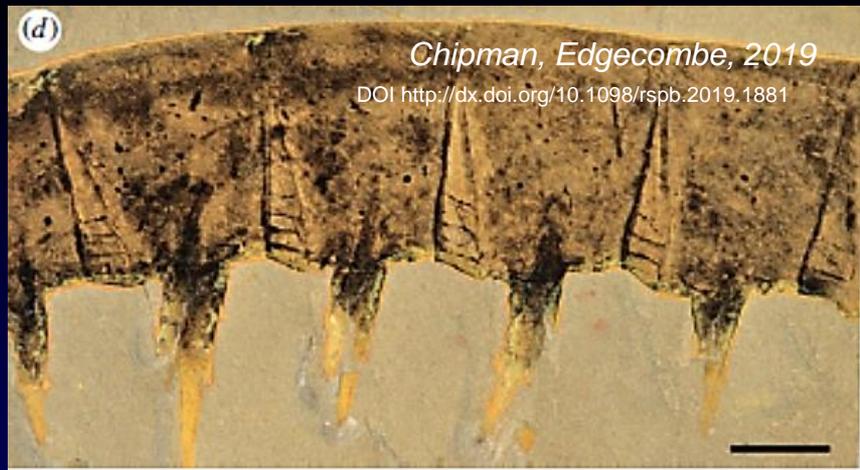
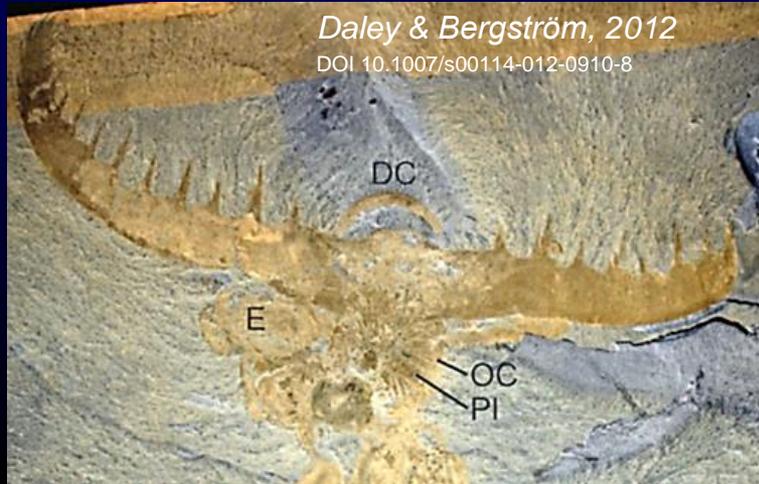


Филлоподии жаброногих ракообразных

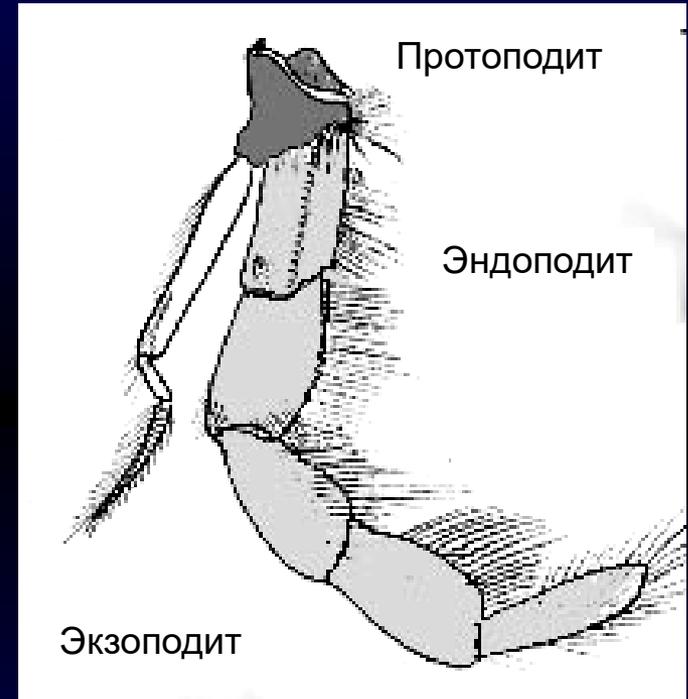
Anostraca (Branchiopoda)

# Типы конечностей

## 4. Артроподии (стеноподии)



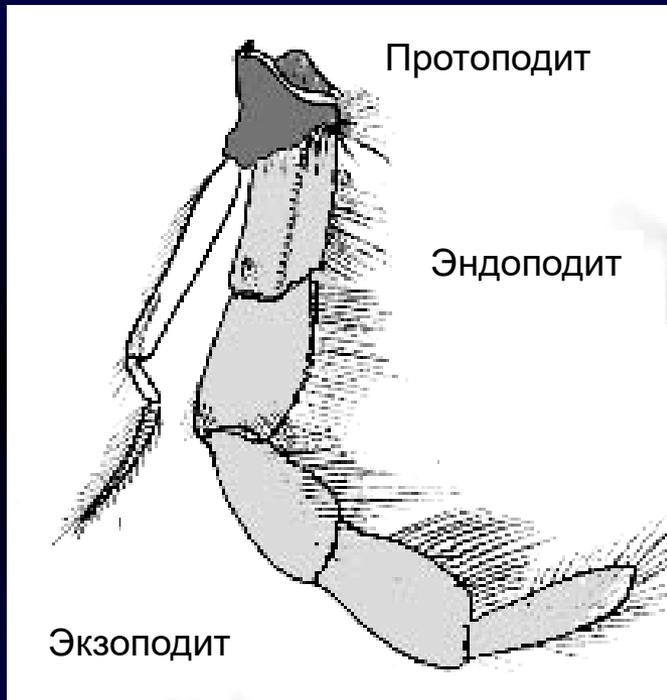
Передние придатки  
*Anomalocarida*



Мхр II Decapoda

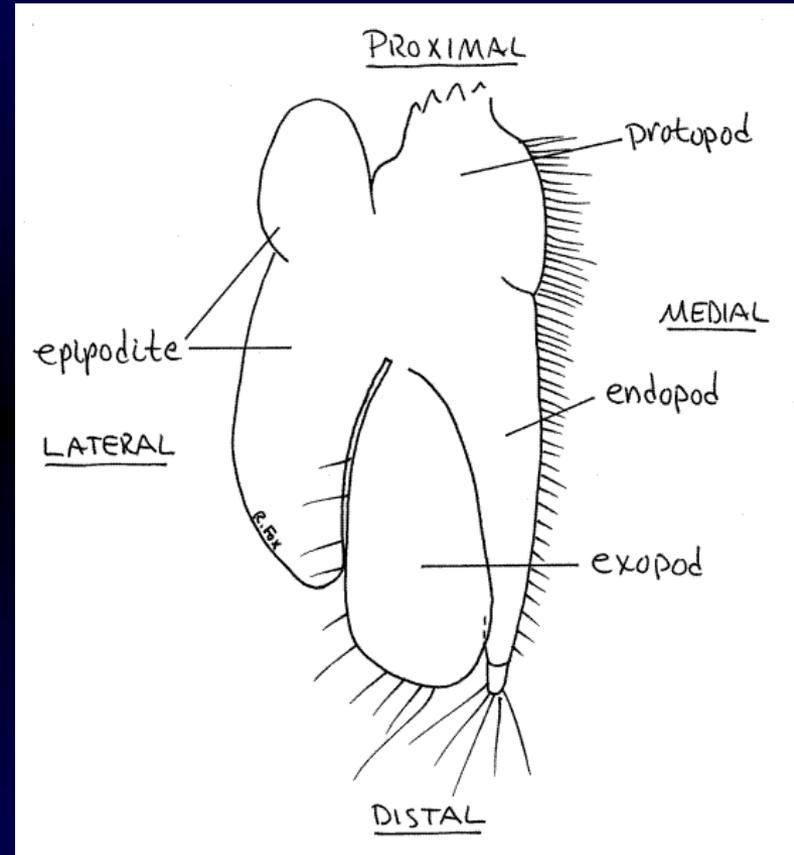
# Типы конечностей

## 4. Артроподии (стеноподии)



Мхр II Decapoda

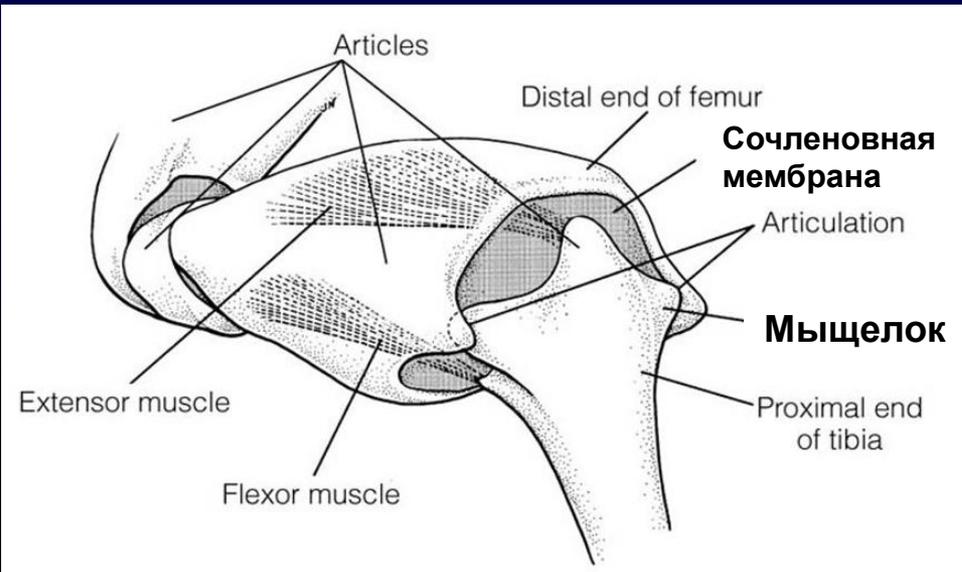
## 5. Миксоподии



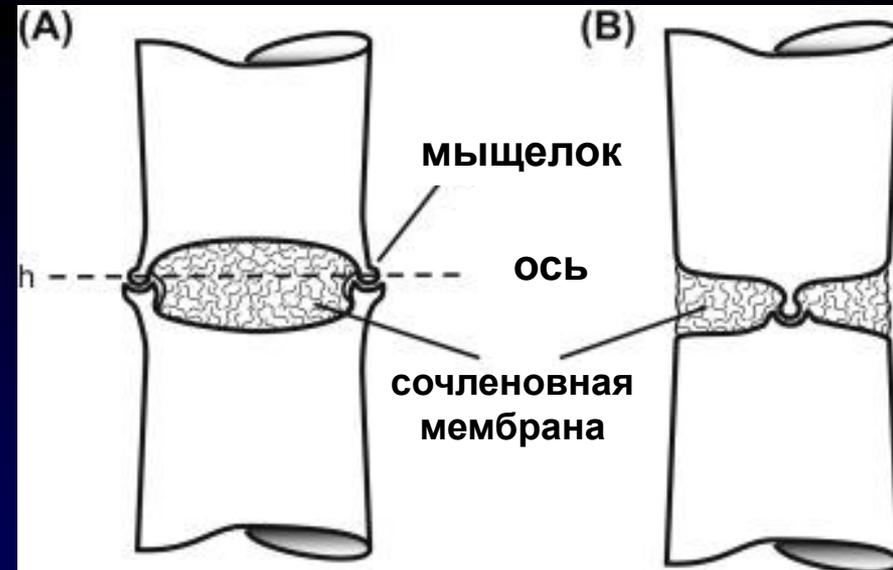
Грудная конечность (I)  
*Nebalia* (Leptostraca)

# Типы конечностей

## 3. Артроподии



Обобщенные схемы сочленения между двумя члениками конечности



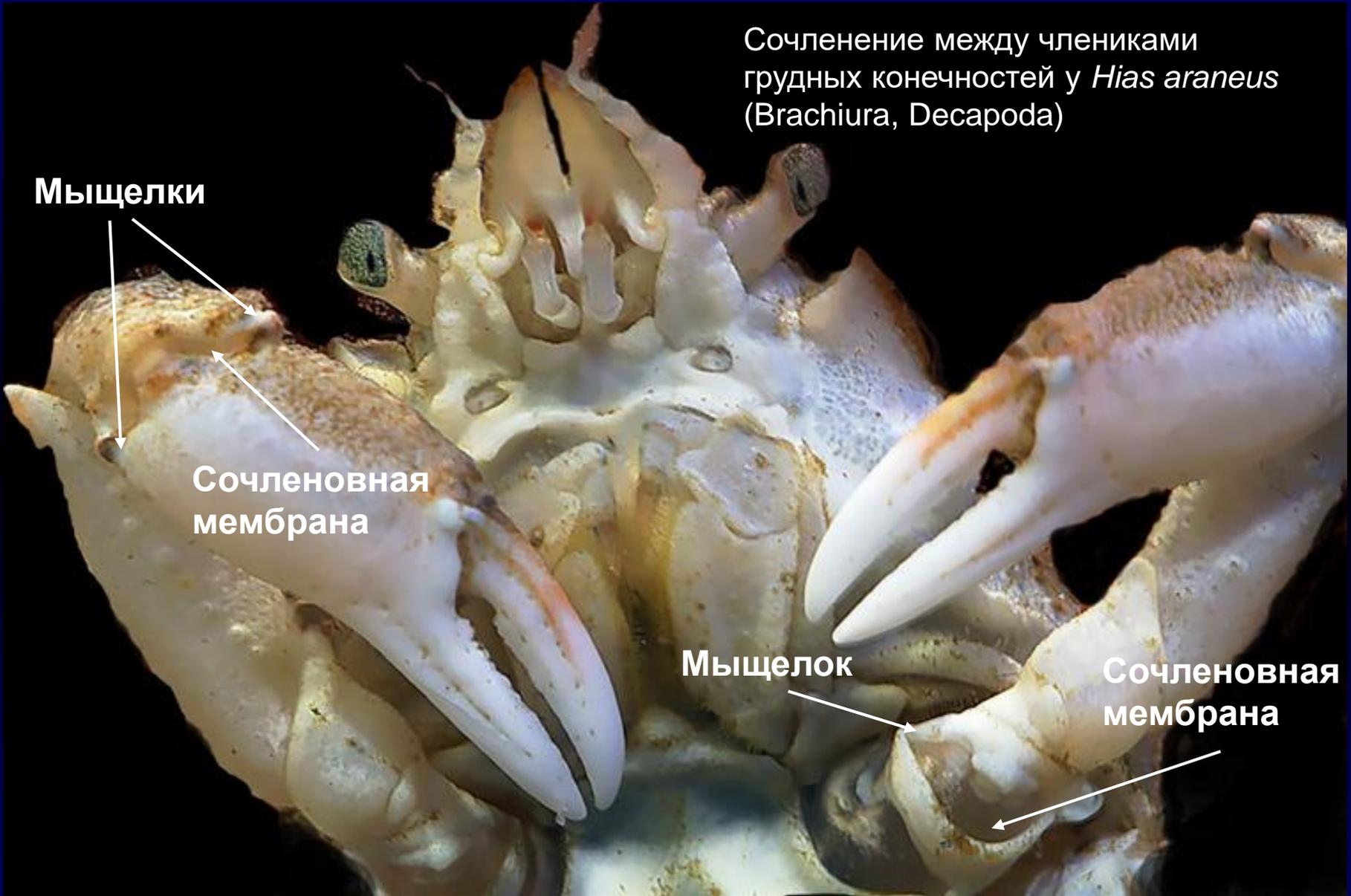
Сочленение между члениками грудных конечностей у *Hias araneus* (Brachiura, Decapoda)

Мыщелки

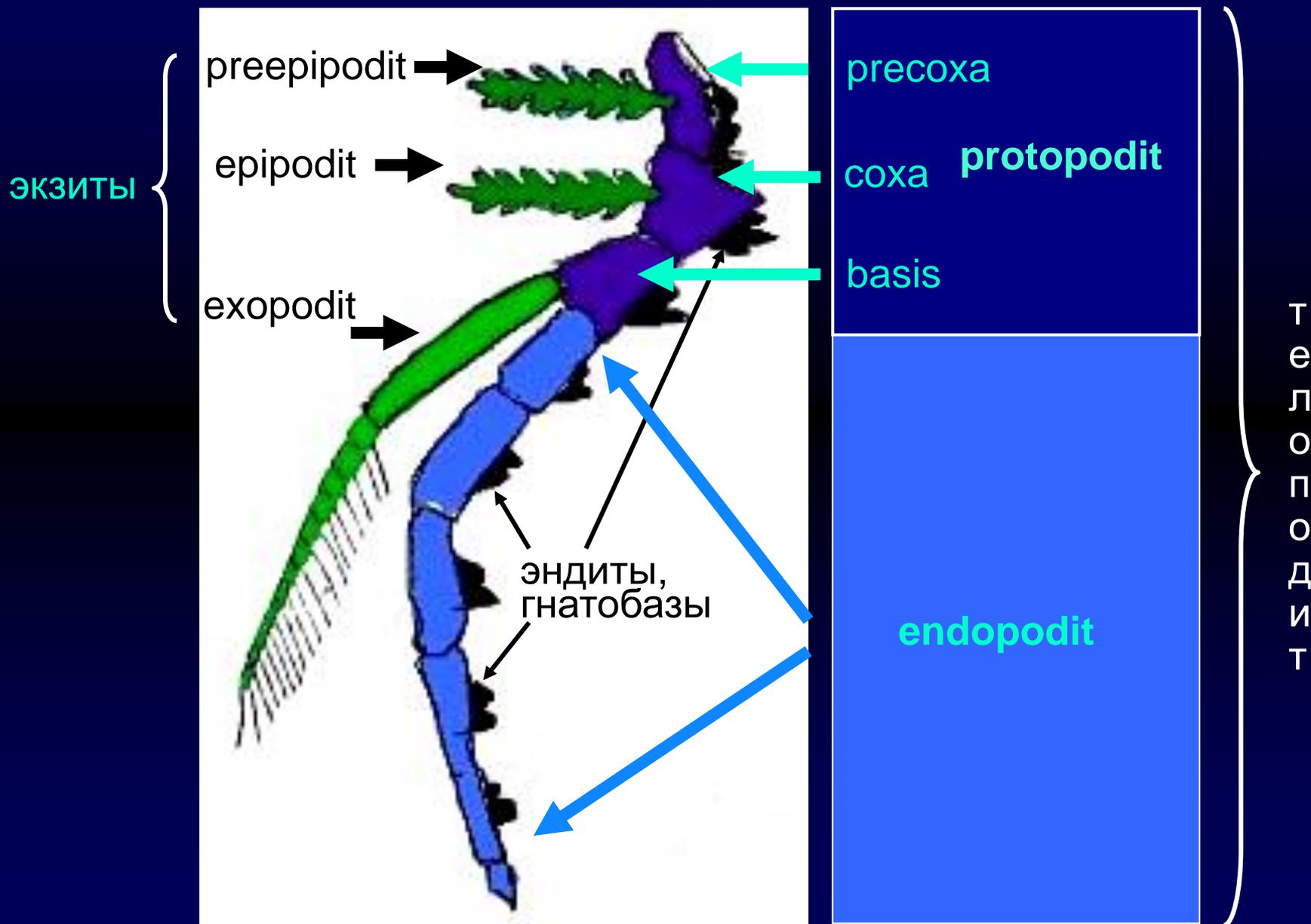
Сочленовная мембрана

Мыщелок

Сочленовная мембрана

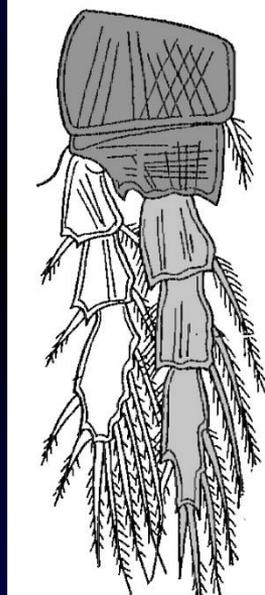


# Обобщенная схема строения двуветвистой артроподии ракообразных



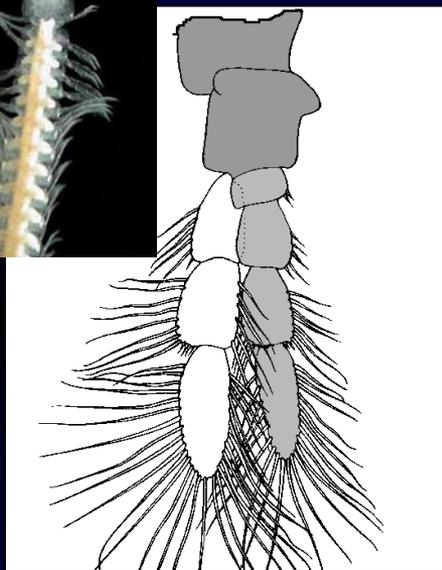
# Разнообразие конечностей ракообразных

## Локомоторные конечности



Cyclops sp. thp4

**двуетвистая**  
плавательная  
конечность  
Copepoda



**двуетвистая**  
плавательная  
конечность  
Remipedia

Телоподит (протоподит  
+ эндоподит) затемнен

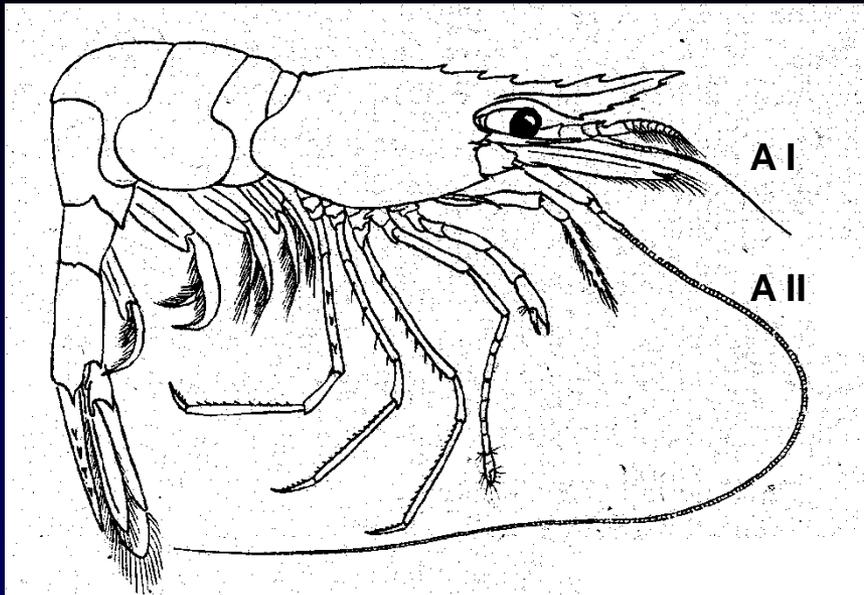


**однорветвистые**  
ходильные и  
плавательные  
конечности  
*Callinectes sapidus*

# Разнообразие конечностей

## Локомоторные и чувствительные конечности

### Decapoda



### Cladocera

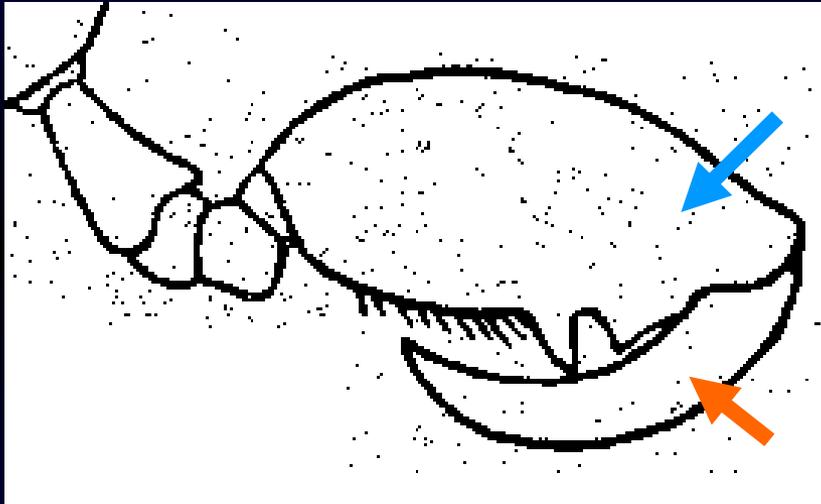


# Разнообразие конечностей

Клешни

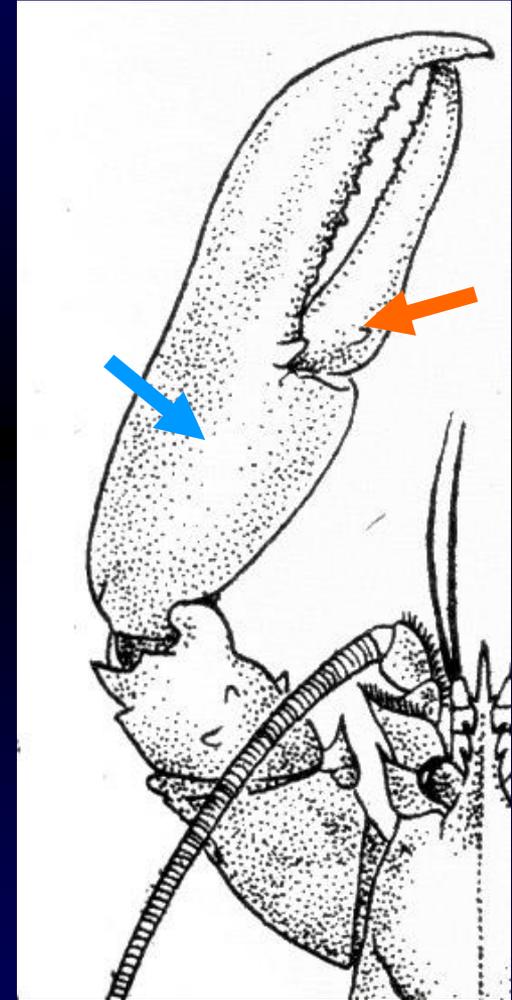
Настоящая клешня

Ложная клешня



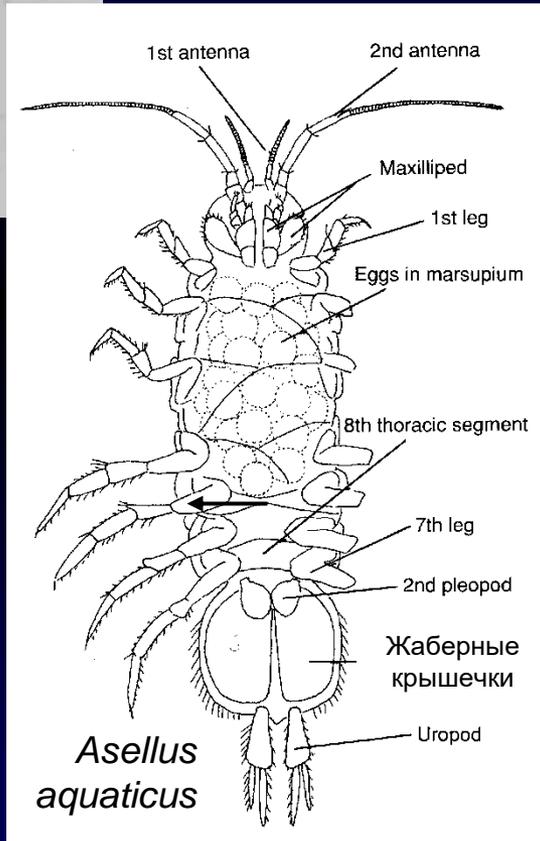
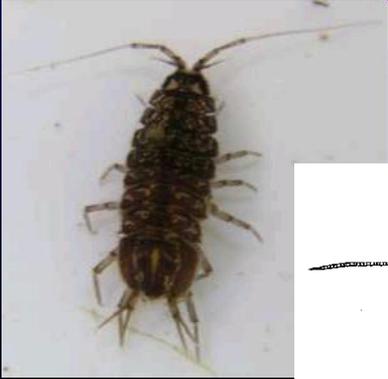
propodus

dactylus



# Разнообразие конечностей

## Дыхательные и защитные конечности



**Isopoda**

# Разнообразие конечностей

Репродукция: захват и удержание самки



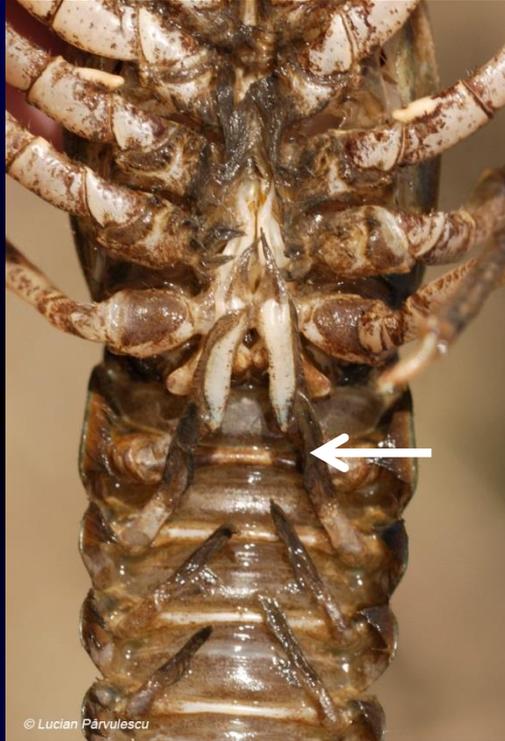
Самец и самка *Artemia sp.*



Самец *Artemia sp.*

# Разнообразие конечностей

Репродукция: перенос спермы, выводковые структуры



Первые  
абдоминаль-  
ные  
конечности  
*Astacus*



*Pl 1*



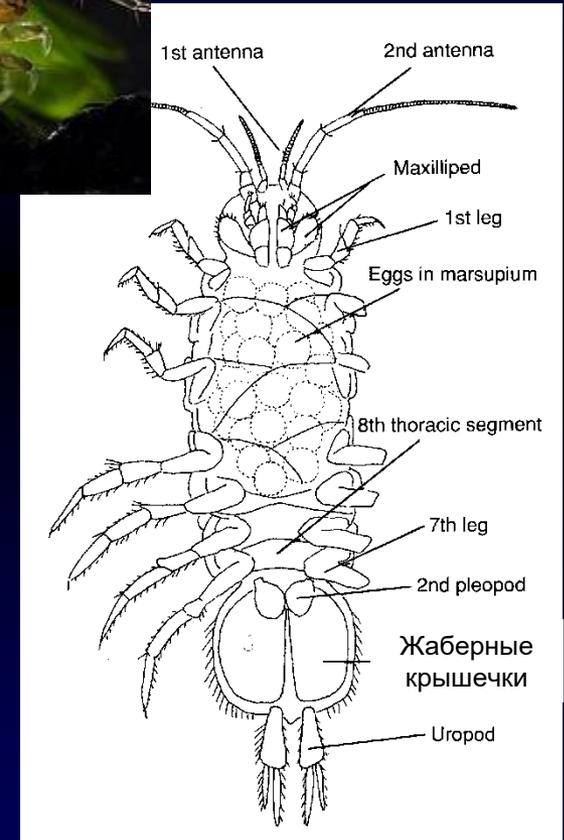
*Pl 2*

Самец *Astacus leptodactylus*

<http://www.crayfish.ro>



Оостегиты  
*Isopoda*



Самка *Asellus aquaticus*

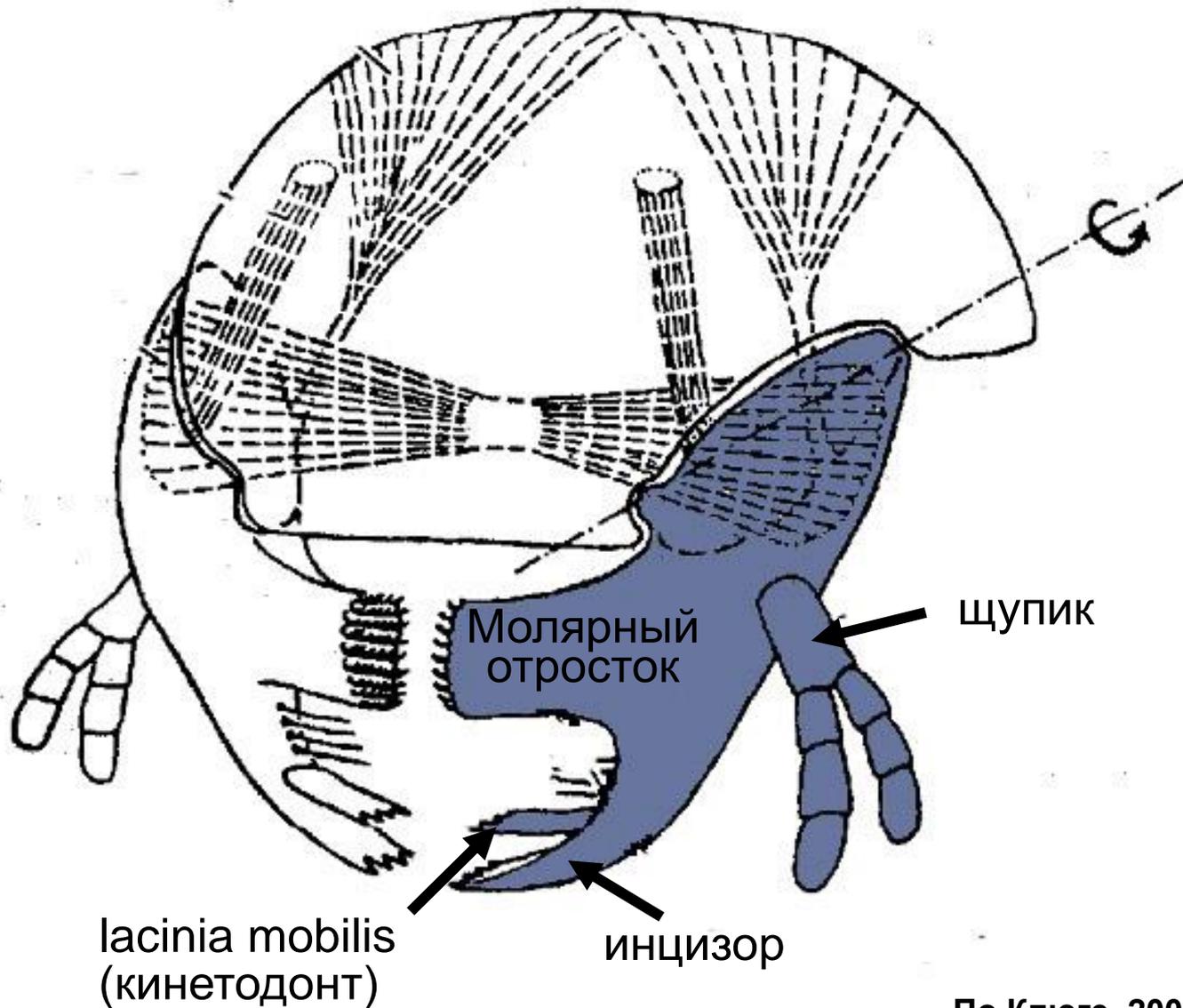
# Разнообразие конечностей

Питание: фильтрация



Cirripedia

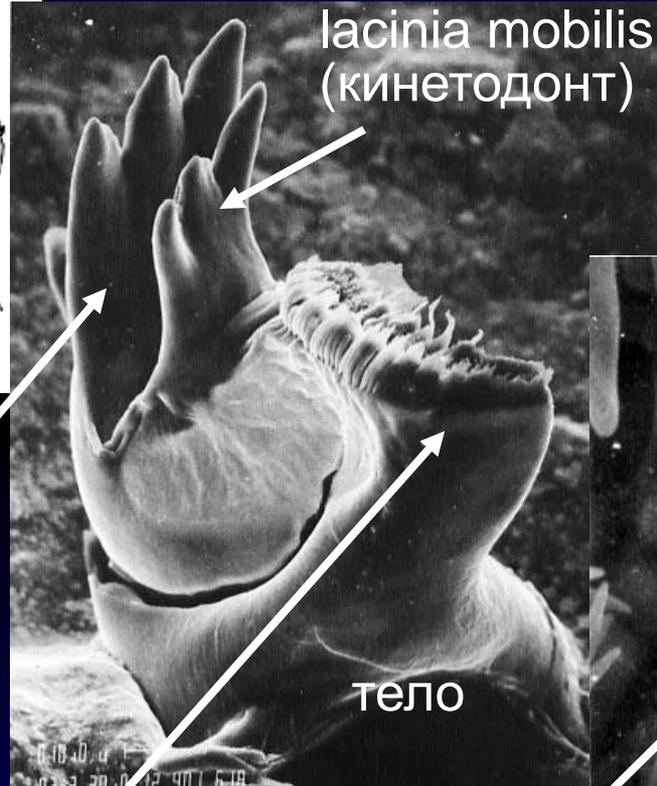
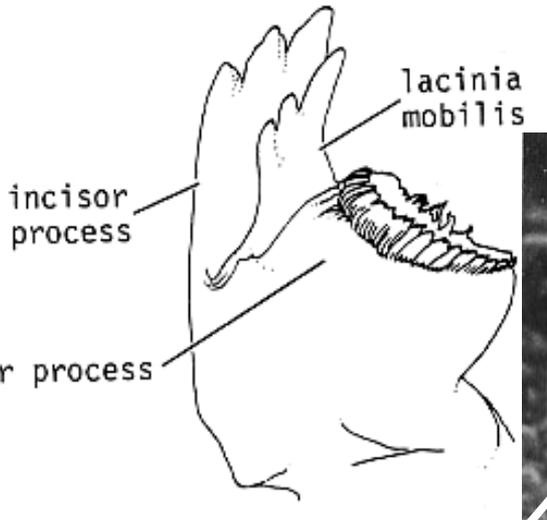
# Генерализованная схема строения мандибулы ракообразных



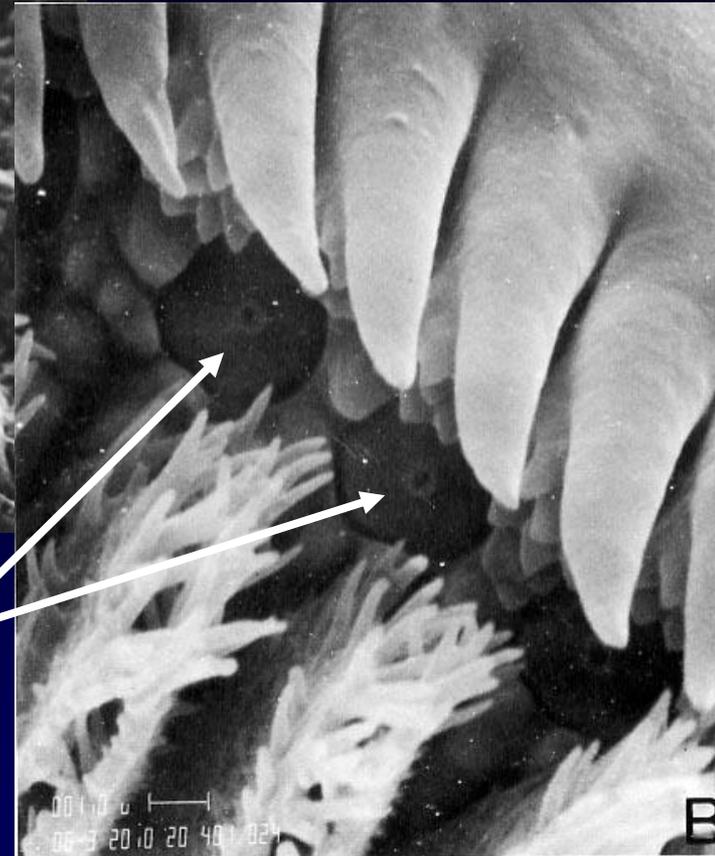
По Клюге, 2000

# Мандибулы Remipedia

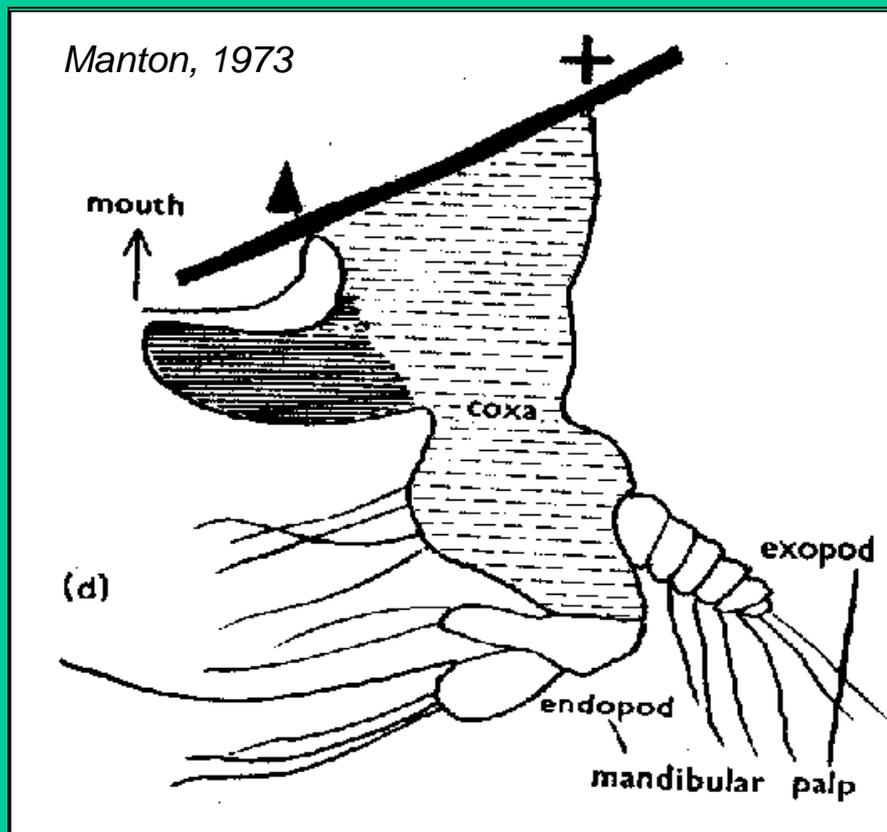
## *Lasionectes entrichoma*



жевательная  
поверхность



## Гнатобазическая мандибула

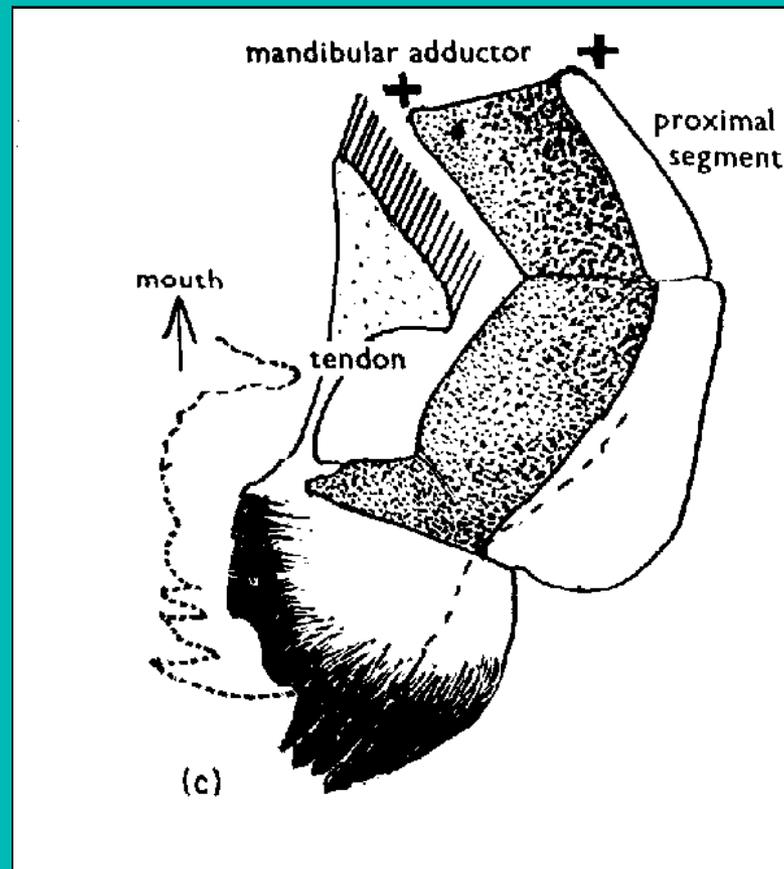


Мандибула метанауплиуса  
*Hutchinsoniella macrocantha*  
(Cephalocarida)

Затемнена гнатобаза. Жирной линией  
показана ось, в которой происходит  
качание мандибулы

## Происхождение мандибул (гипотеза С. Мэнтон)

### Whole-limb jaws (?)

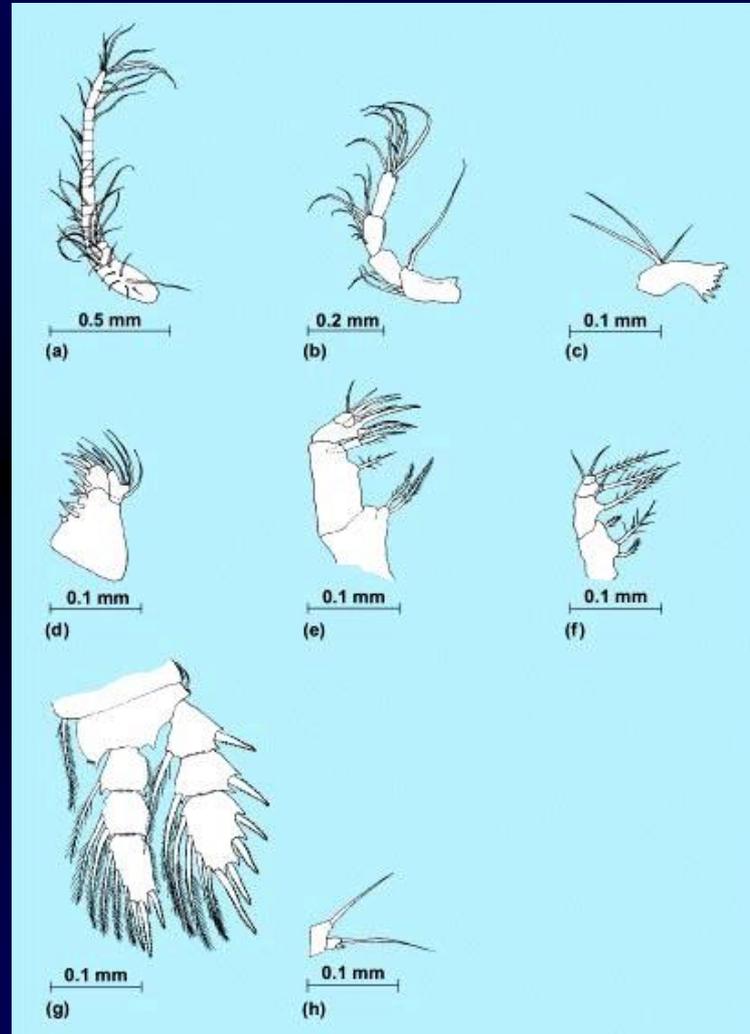


«Трехчлениковая» мандибула  
многоножек Diplopoda

Manton, 1973

# Разнообразие конечностей

*Cyclops sp.*

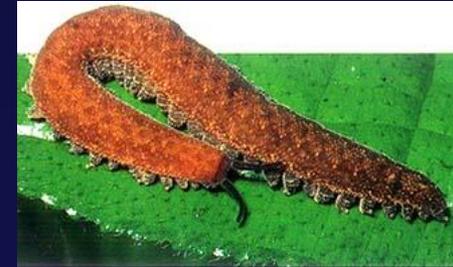
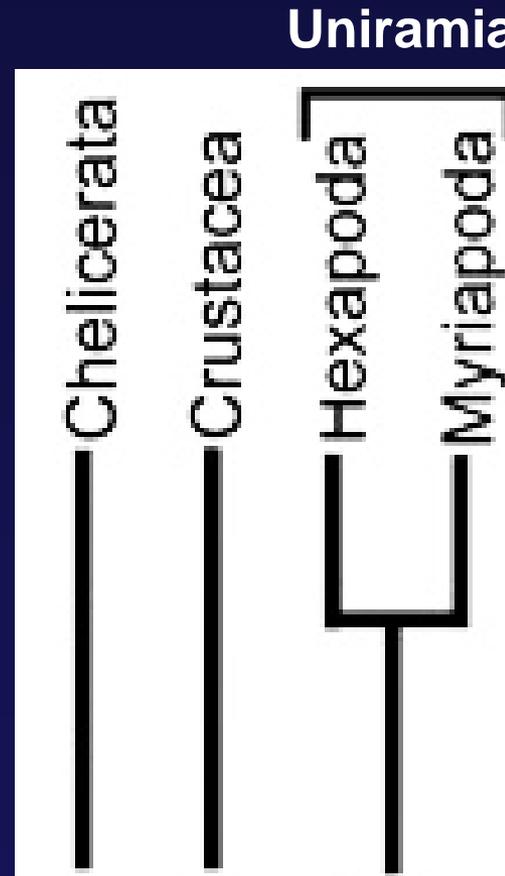


# Происхождение конечностей

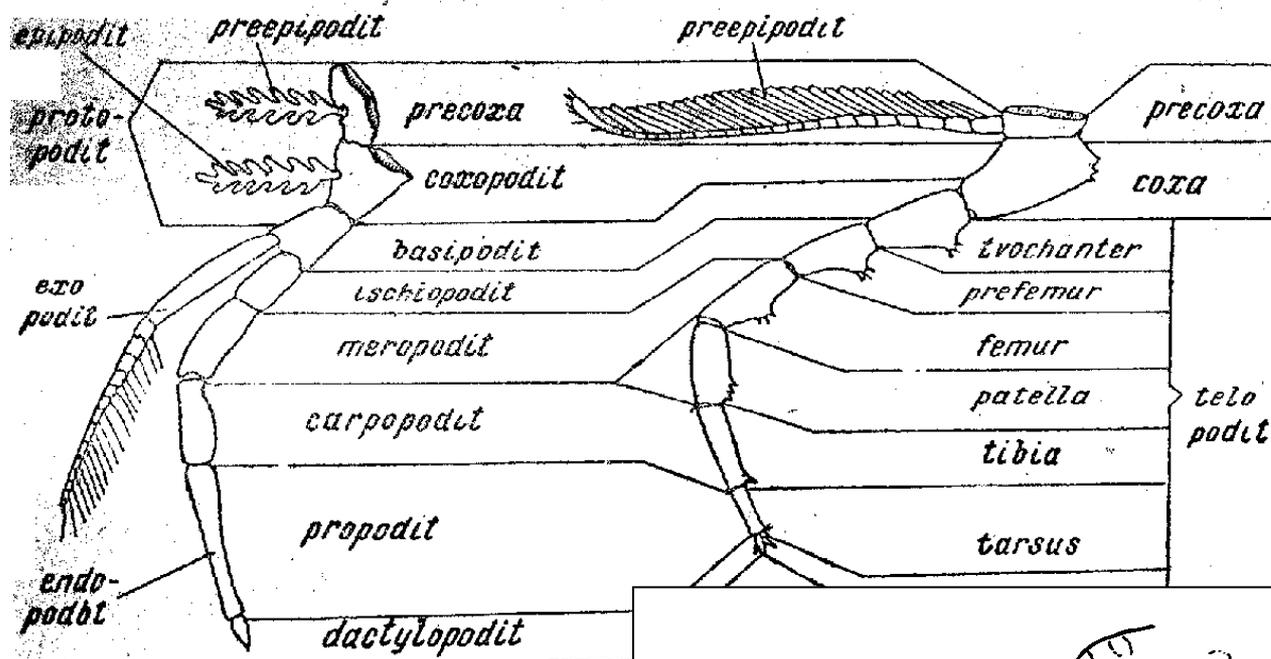
# Гомология конечностей в пределах Arthropoda: две точки зрения

1. Конечности всех  
Arthropoda (Panarthropoda)  
являются гомологами

2. Гипотеза С.Мэнтон:  
конечности Uniramia  
являются исходно  
одноветвистыми и  
гомологичны лобоподиям  
онихофор. Конечности  
ракообразных (и  
хелицероных?) возникли  
независимо



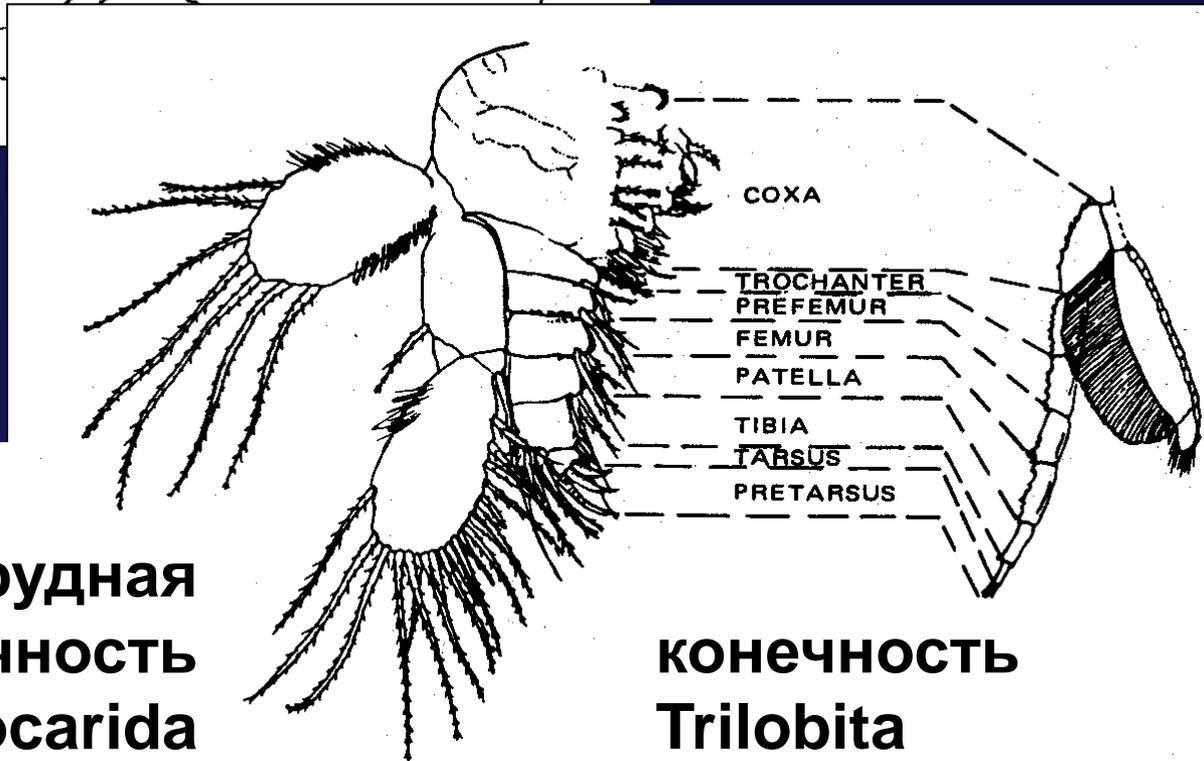
Onychophora -  
предполагаемые  
предки Uniramia



Беклемишев, 1944

Сопоставление конечностей ракообразных и трилобитов

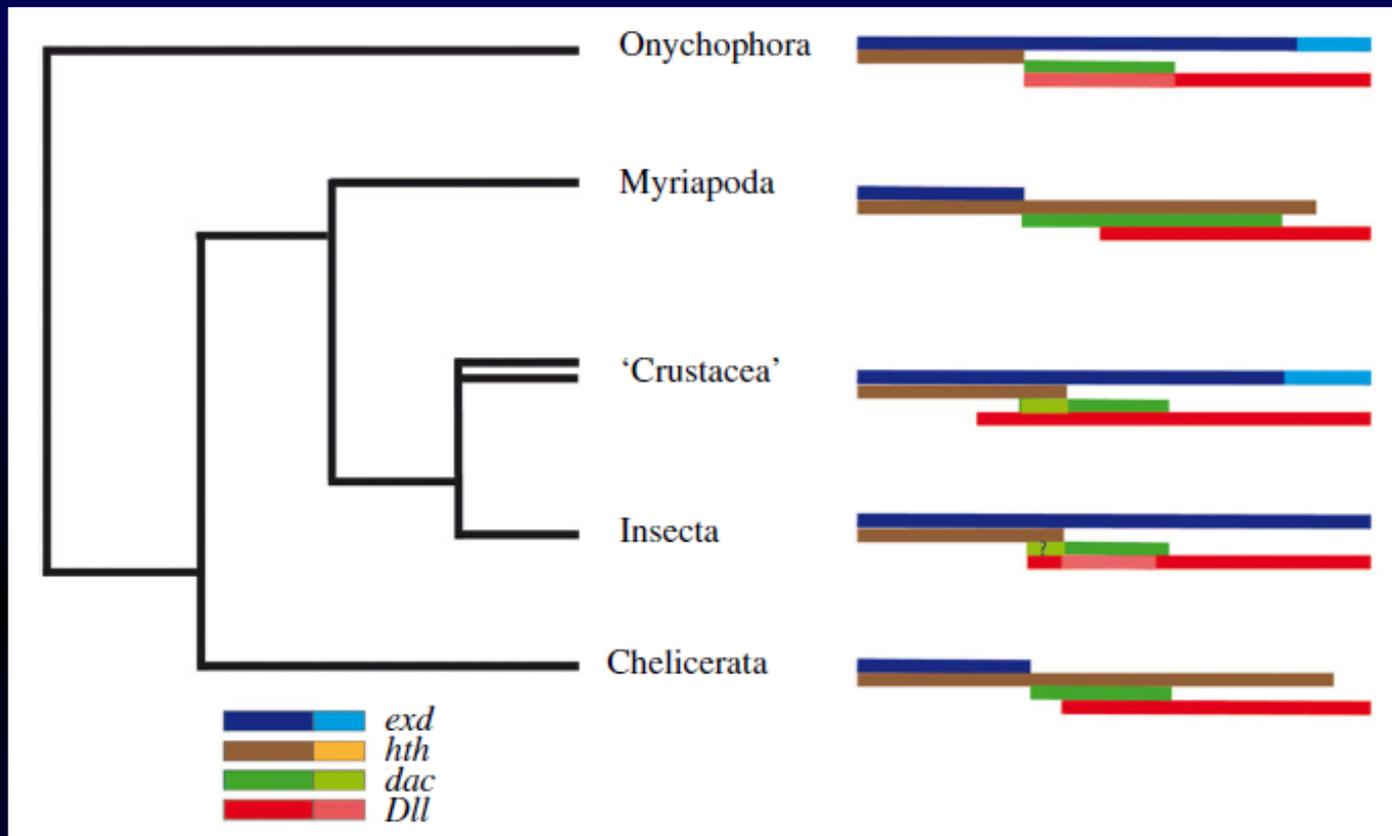
Грудная конечность Cephalocarida



конечность Trilobita

Schram, 1982

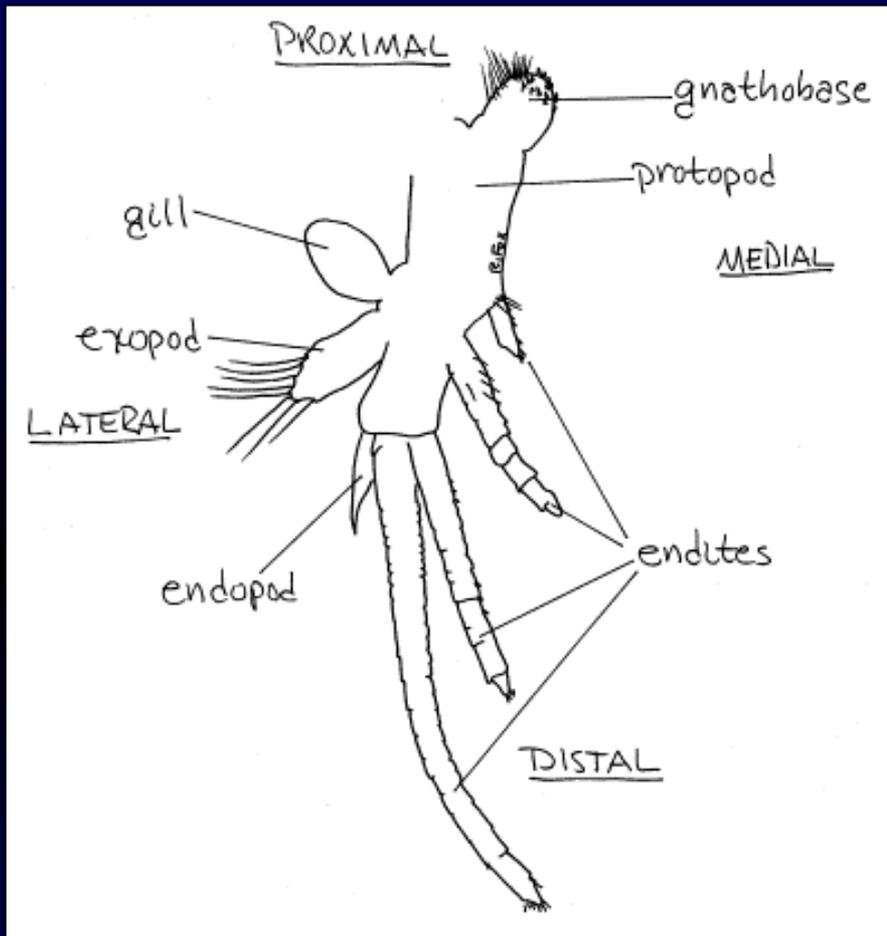
1. Конечности Arthropoda сходны по строению и являются гомологами



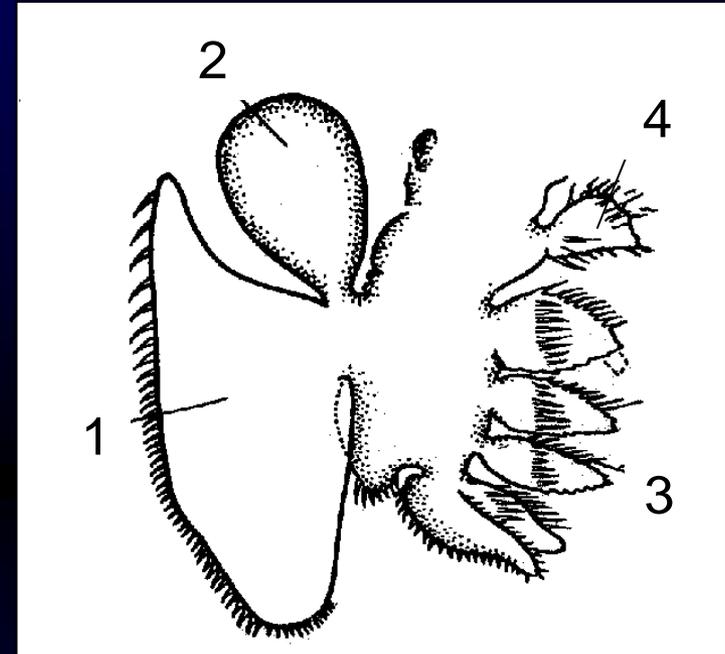
## Области экспрессии гом-генов в ходе развития конечностей различных Panarthropoda

Проксимальная часть – слева. Более светлая заливка отражает пониженный уровень экспрессии или позднее включение

# Конечности *Triops cancriformis* (Notostraca)



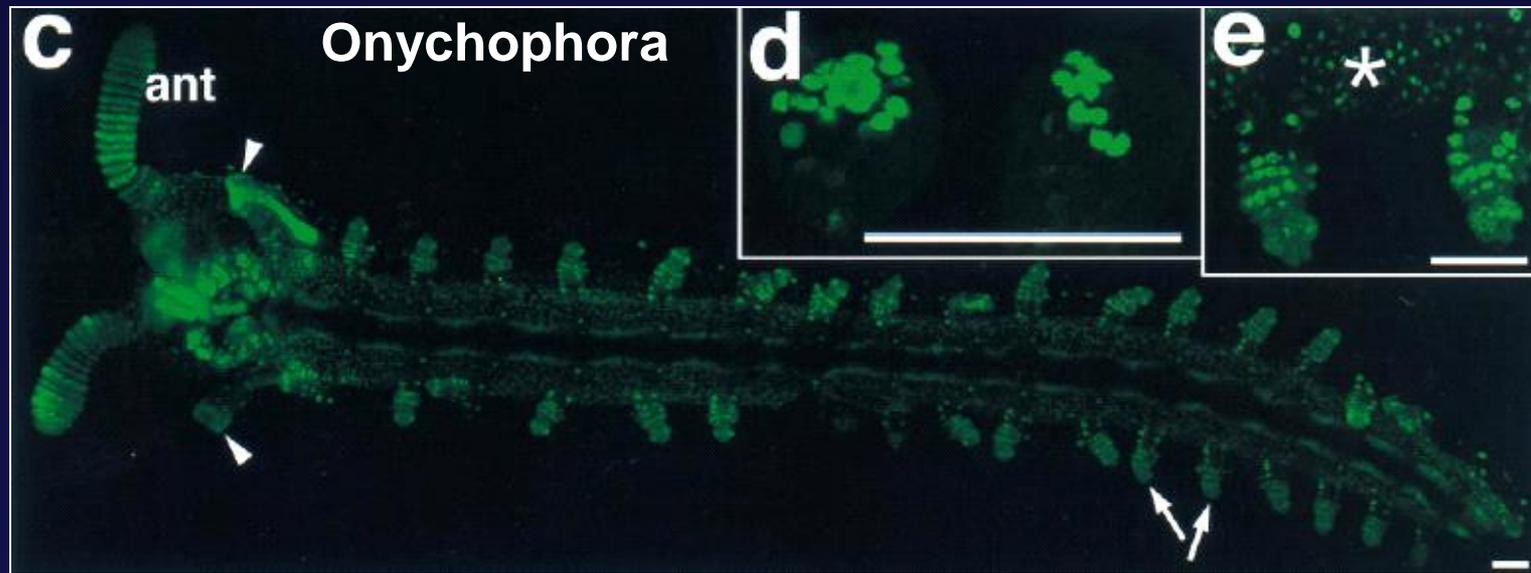
Торакоподия I



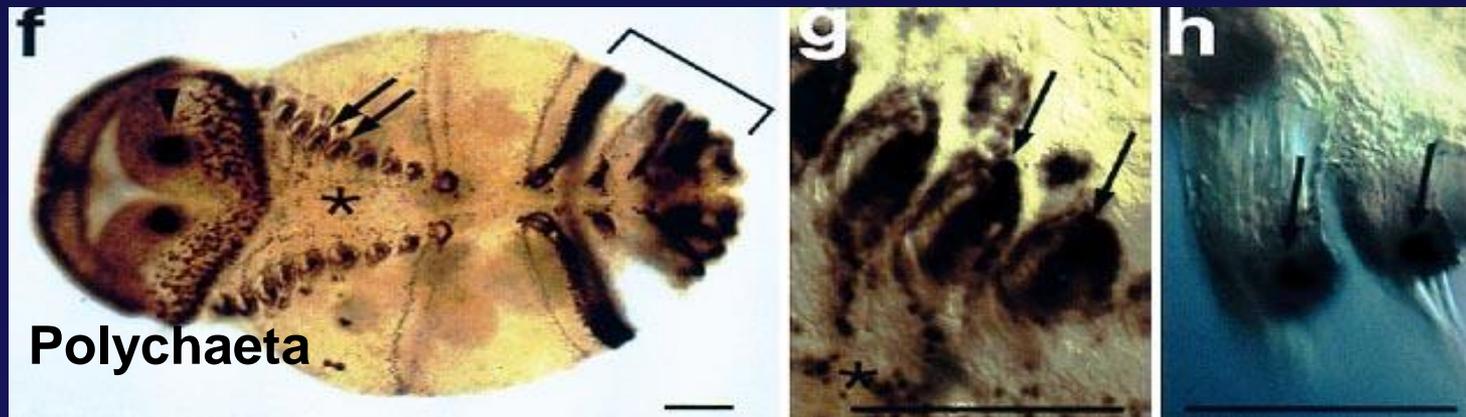
Филлоподия

- 1 - дистальный экзит (плавательная пластина);
- 2 - проксимальный экзит («жабра»);
- 3 - эндиты;
- 4 - гнатобаза (?).

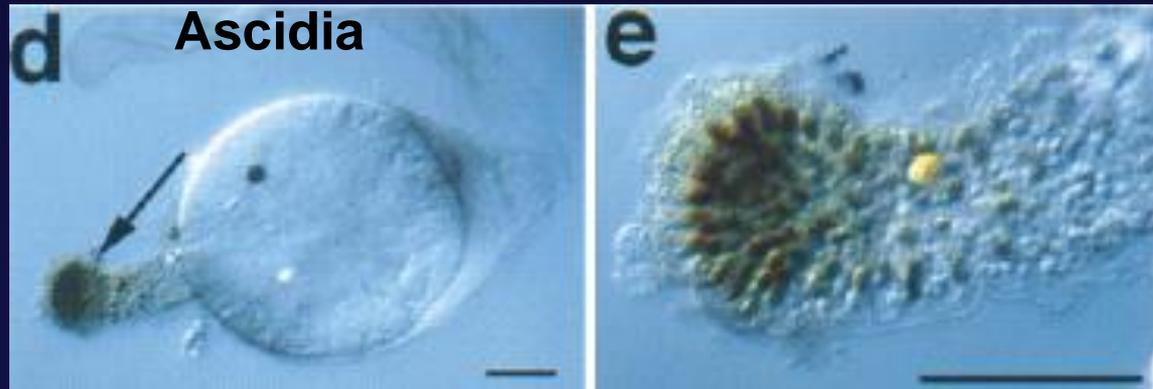
# Области экспрессии генов *distalless* (*Dll*) в ходе развития разных животных



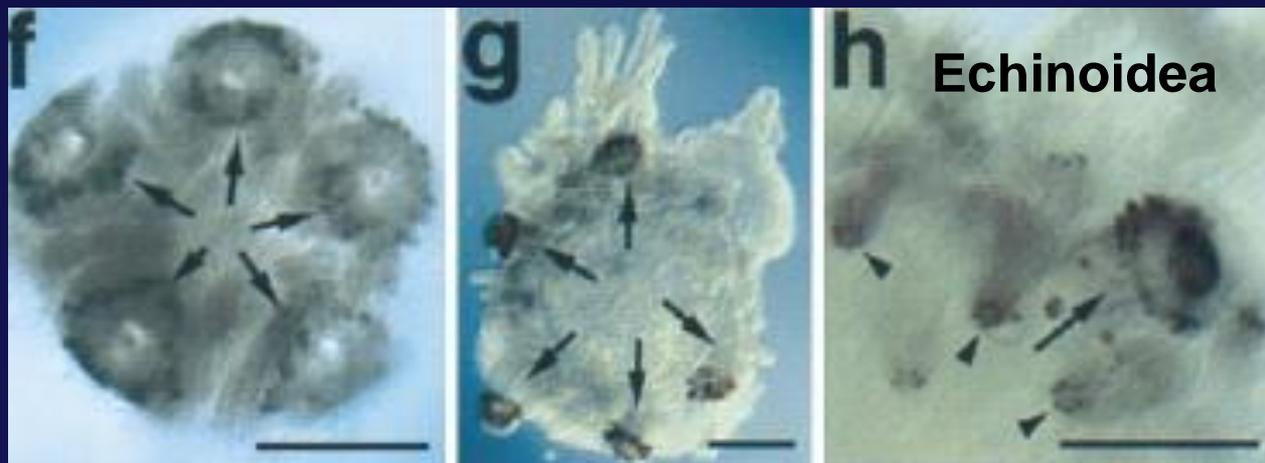
(c) Поздняя стадия развития онихофоры *Peripatopsis capensis*. Обратите внимание на развивающиеся антенны (ant), ротовые папиллы (треугольники) и лобоподии, экспрессирующие *Dll*. (d) и (e) – экспрессия *Dll* в клетках зачатков лобоподий и нейрогенных клетках эктодермы (\*)



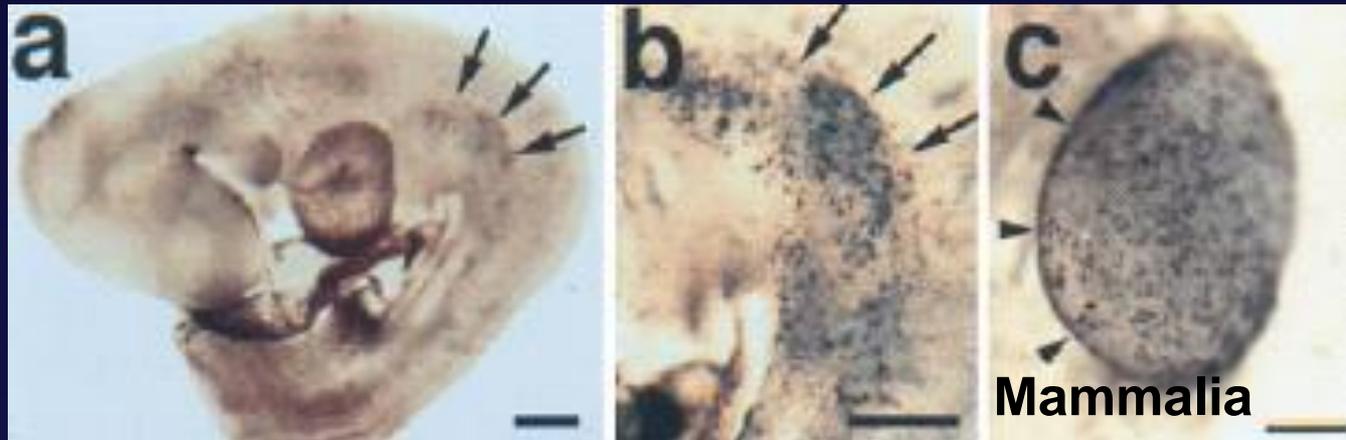
(f) Эмбрион *Chaetopterus variopedatus* (Polychaeta), вентрально. Клетки, экспрессирующие *Dll*, видны в зачатках параподий (стрелки), антенн (треугольник), органов питания (скобка), а также в области нейрогенеза (\*). (g), (h) – параподии при большем увеличении.



(d) У личинки асцидии *Molgula occidentalis* (Ascidia, Chordata) клетки дистальной области ампулы (органа прикрепления) экспрессируют *Dll* (стрелка). (e) - ампула при большем увеличении.

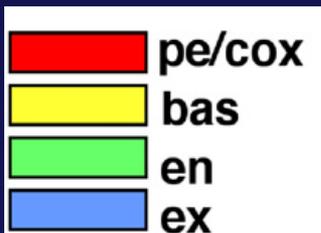
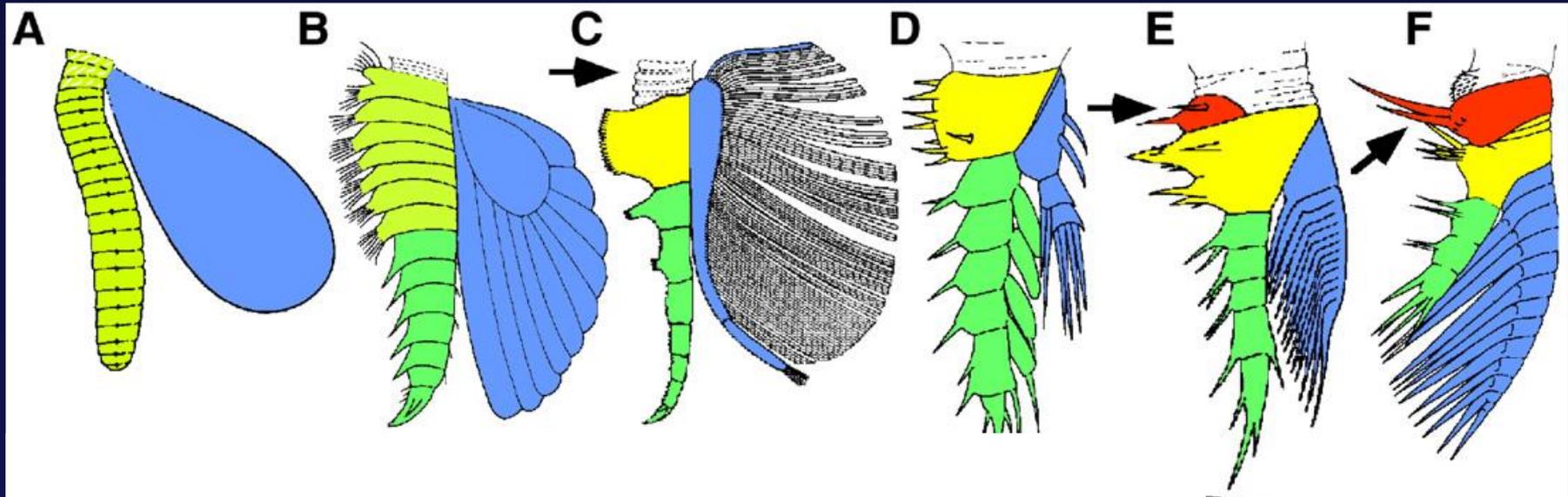


(f, g) Метаморфизирующая личинка морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* экспрессирует *Dll* в клетках зачатков амбулакральных ножек (стрелки) перед (f) и в процессе (g) их образования. (h) – при большем увеличении видны зоны экспрессии и в дистальной области зачатков игл (треугольники).



(a) Эмбрион мыши экспрессирует гены *Dlx* в районе закладки передних конечностей (стрелки). (b), (c) - при большем увеличении.

# Сценарий эволюции конечностей Arthropoda по данным палеонтологии

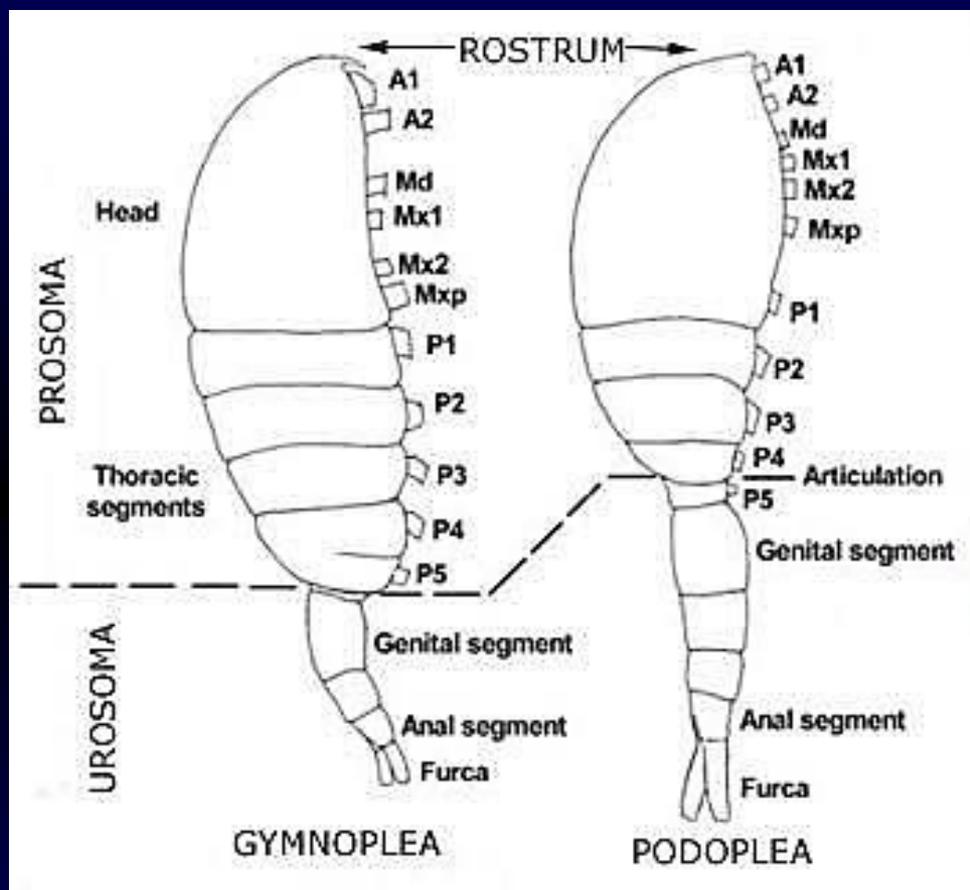


A. Groundpattern level, exemplified by the limbs of *F. protensa*, *Shankouia zhenghei* and *Chengjiangocaris longiformis*, all from the Lower Cambrian of China (from Hou and Bergström, 1998; see also Fig. 3D). B. The lower to Middle Cambrian *Canadaspis* sp., a candidate taxon of the lineage from taxa like *Fuxianhuia* and allied to the Euarthropoda (from Briggs, 1978). C. Euarthropoda level, exemplified by a naraoiid limb from the Chengjiang fauna (from Hou and Bergström, 1997; see also Fig. 3E, F and G); arrow points to pliable arthrodial membrane. D. Trunk limb of the Upper Cambrian 'Orsten' euarthropod *Agnostus pisiformis*, traditionally regarded as minute trilobite, but the anterior two post-antennular limbs are different and all three possibly acted in locomotion and food intake rather than the posterior limbs (from Müller and Walossek, 1987). E. Ground-pattern level of Crustacea, exemplified by the 'Orsten' form *Martinssonella elongata* Müller and Walossek (1986a, b); arrow points to the newly developed 'proximal endite' (from Müller and Walossek, 1986a; see also Fig. 3H). F. Labrophoran/eucrustacean level, exemplified by the second antenna of the 'Orsten' maxillopod *Skara anulata* Müller and Walossek (1985a, b). Arrow points to coxal element below basipod (from Müller and Walossek, 1985b; see also Fig. 3I).

# Сегментация ракообразных

Состав тела и тагмозис

# Расположение подвижного сочленения между просомой и уросомой у Copepoda

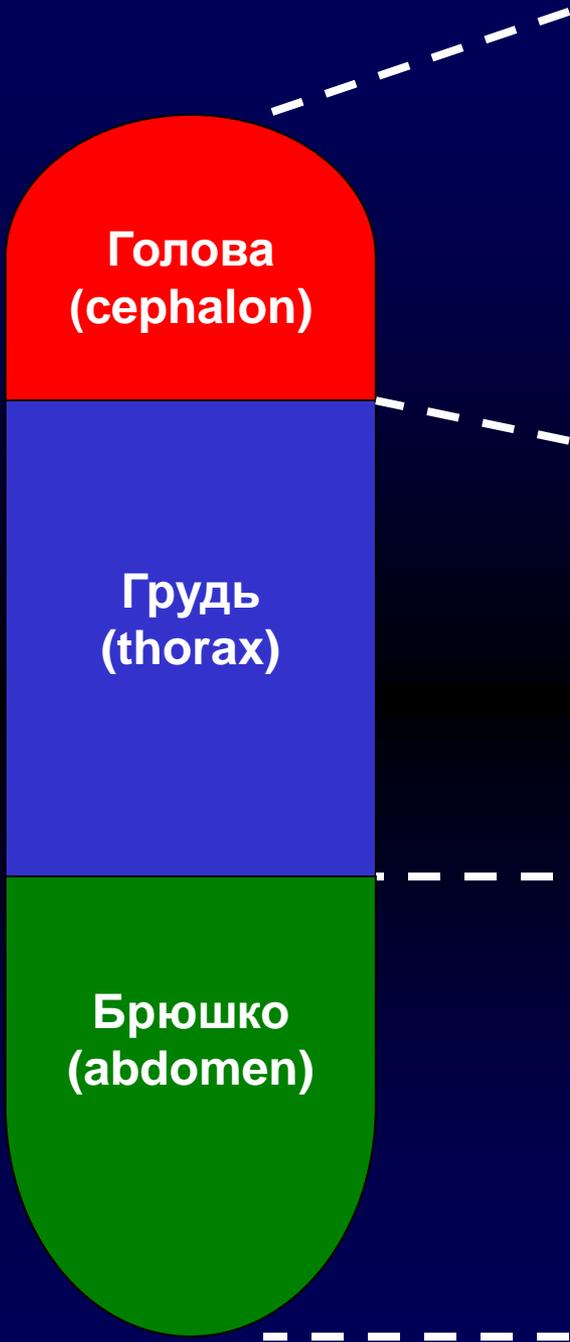


<https://www.pinterest.ru/pin/551479916866207993/>

Туловище свободноживущих веслоногих способно изгибаться в сагиттальной плоскости, т.к. у них имеется подвижное сочленение, расположенное между **просомой** (передний отдел) и **уросомой** (задний отдел), причем эта граница расположена по-разному:

у **Podoplea** («ногобрюхие») (Cyclopoidea и Harpacticoida) – между четвертым и пятым сегментами груди;  
у **Gymnoplea** («голобрюхие») (Calanoida) – позади последнего грудного сегмента.

# Генерализованная схема тагмозиса

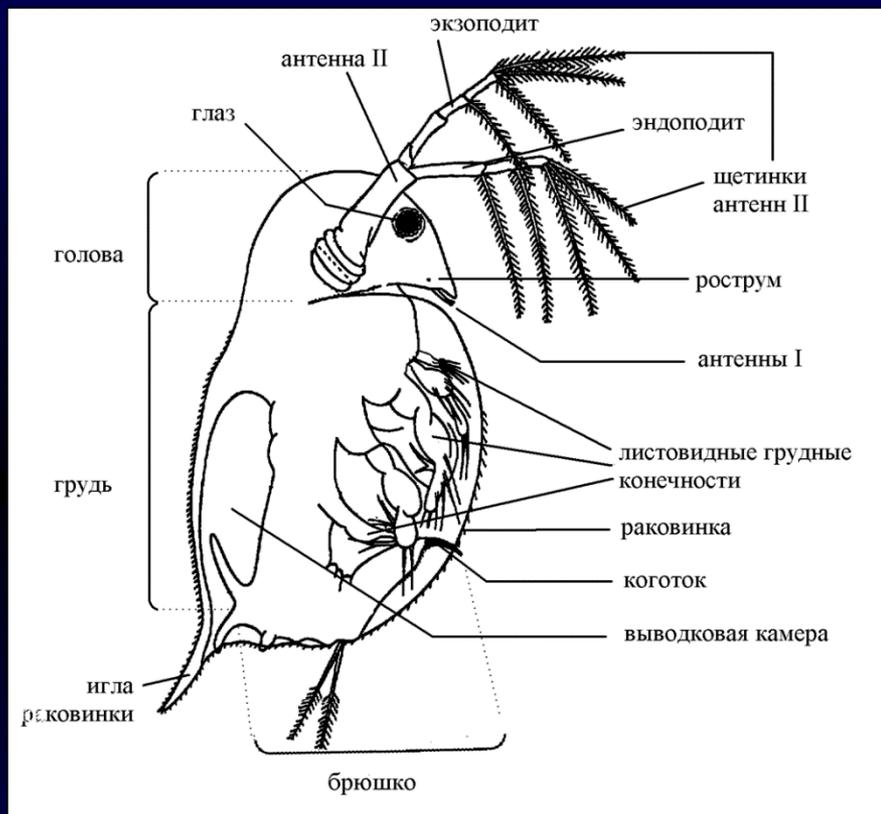


- Глаза
- Предантенны (preantennae - *prA*)
- Антенны I (antennae I – *Ant I*)
- Антенны II (antennae II – *Ant II*)
- Верхняя губа (labrum - *Lbr*)
- Верхние челюсти (mandibulae - *Md*)
- Максиллы I (maxillae I – *MxI*)
- Максиллы II (maxillae II – *MxII*)

Грудные конечности  
- торакоподы

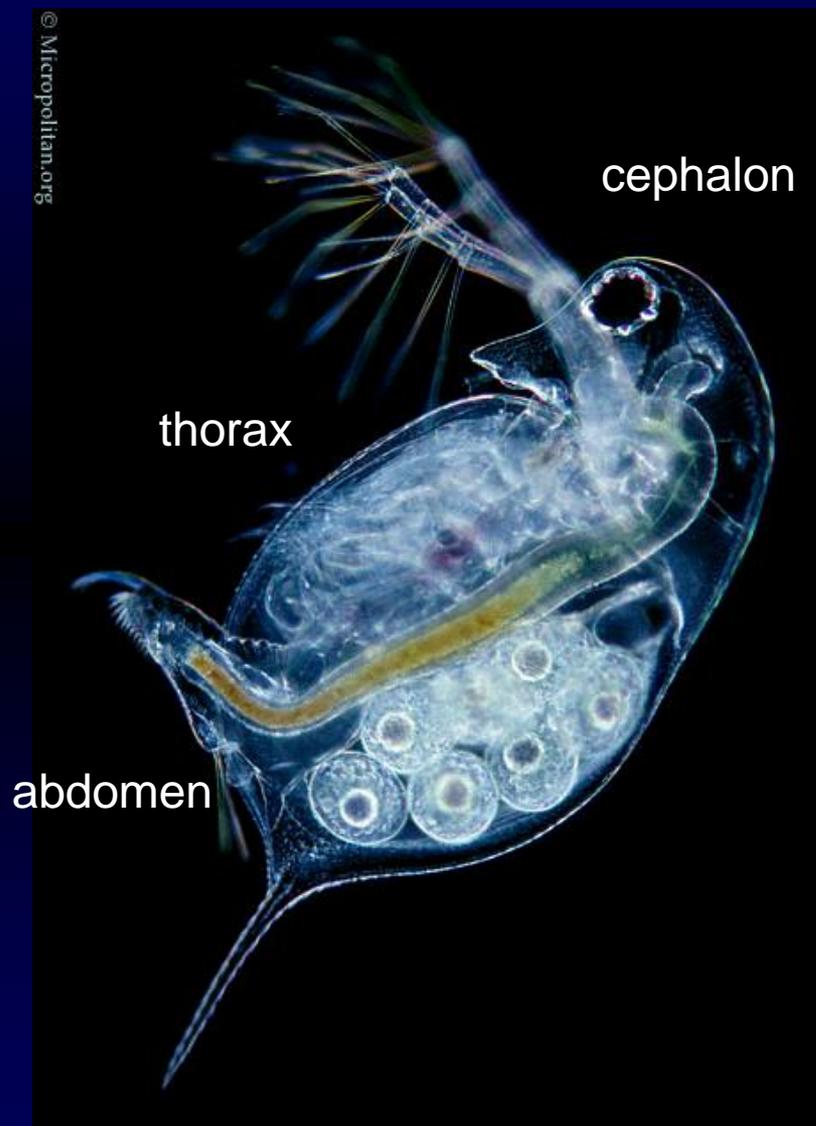
Брюшные  
конечности

# Примеры тагмозиса ракообразных

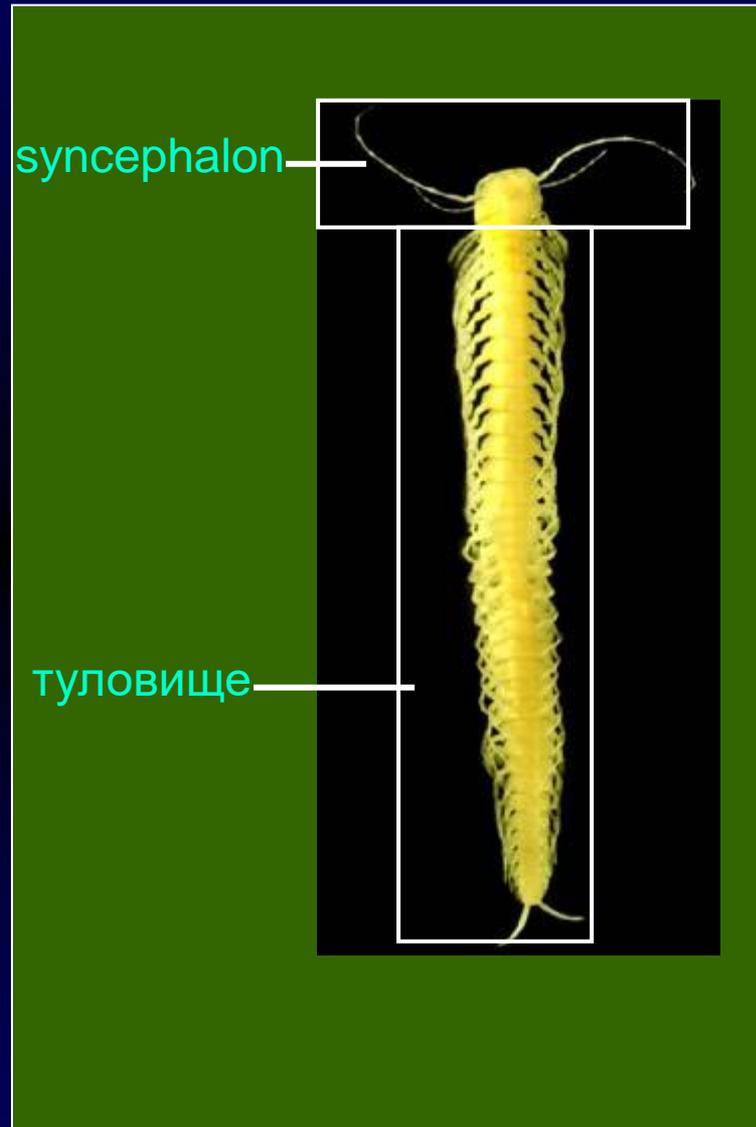


*Daphnia sp.*

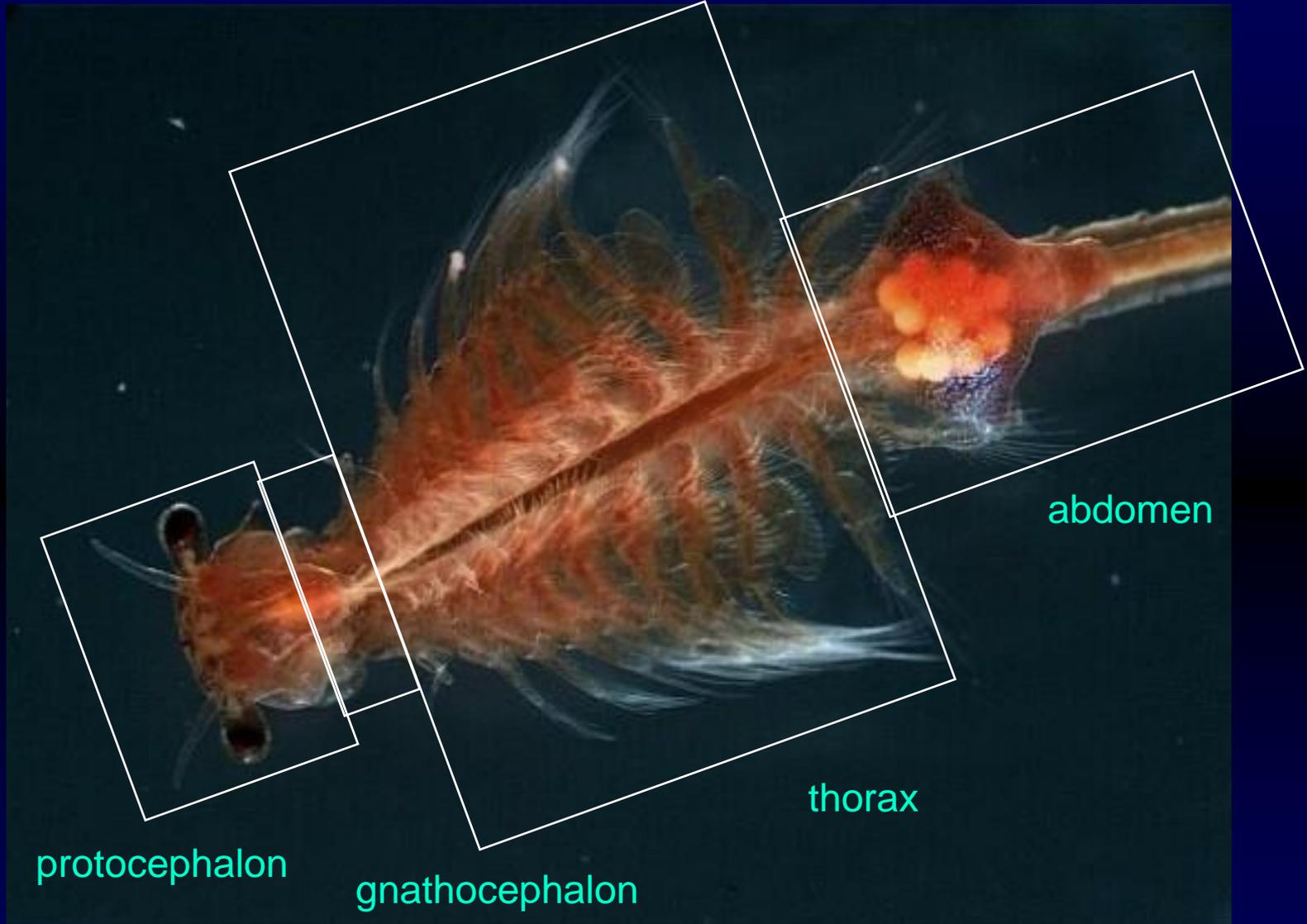
Branchiopoda, Cladocera



# Remipedia



# Аностраса (жаброногие)



protocephalon

Глаза, AI, AII

gnathocephalon

Md, MxI, MxII

thorax

abdomen

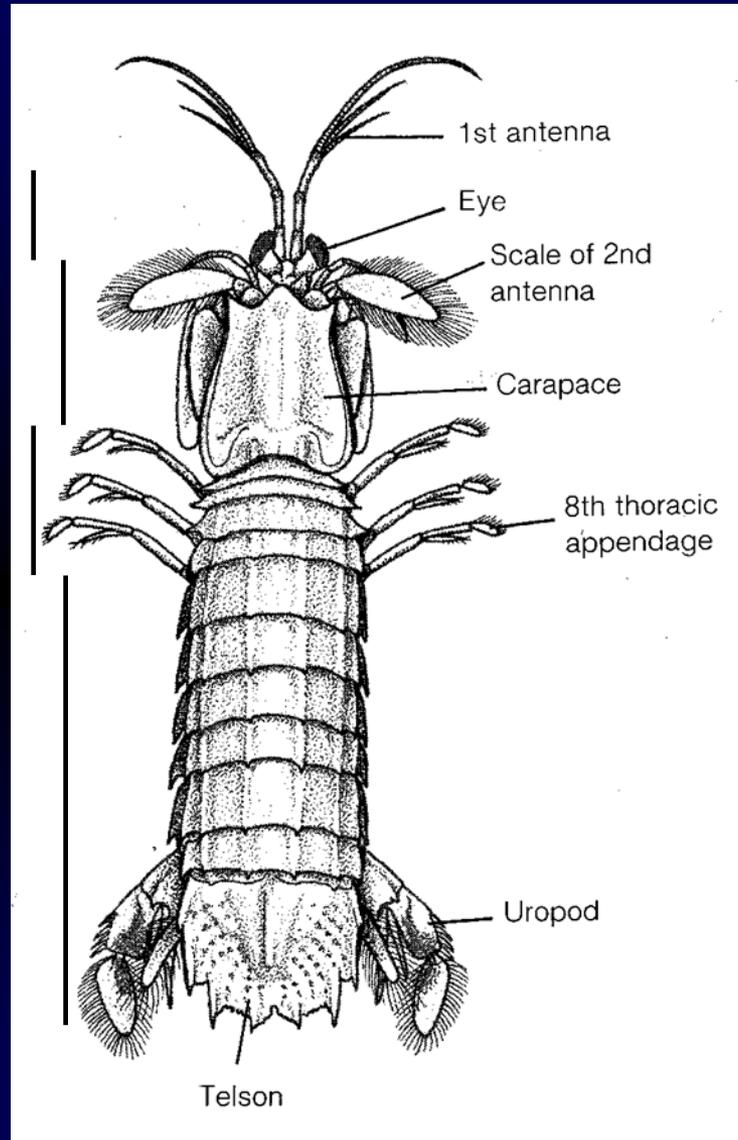
# Stomatopoda (ротоногие)

protocephalon

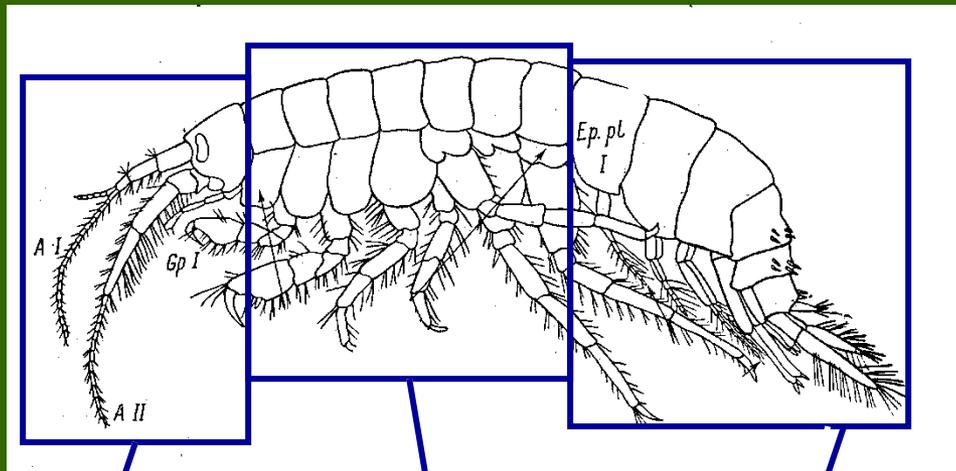
gnathothorax

thorax

abdomen



# Gammaroidea (бокоплав)



syncephalon

thorax  
(pereon)

Abdomen  
(pleon)



# Isopoda (равноногие)



синцефалон

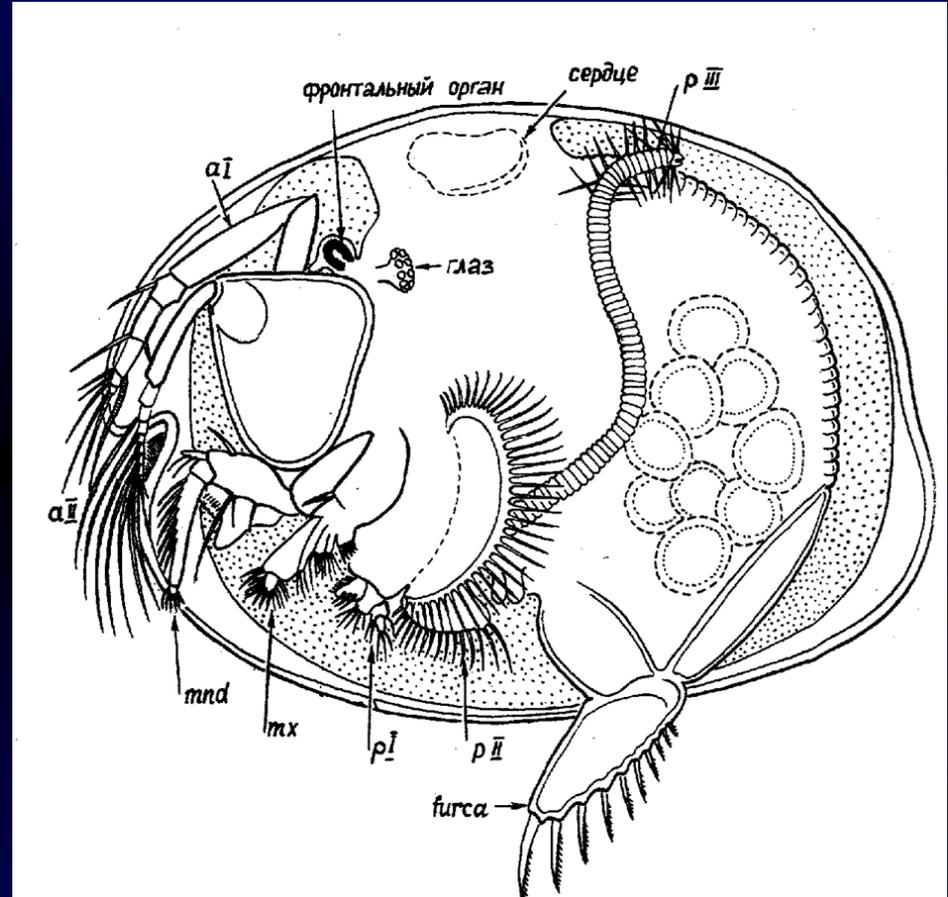
переон

плеон

плейотельсон

*Saduria entomon* («морской таракан»)

# Ostracoda



сифонария сверху: neb-рп



<http://eol.org/info/104>

<http://cifonauta.cebimar.usp.br/photo/5382/>

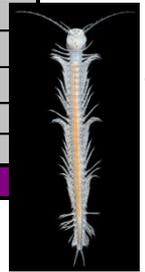
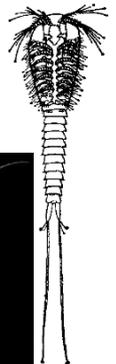
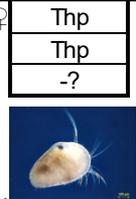
Заренков, 1982

	Remipedia	Cephalocarida	Branchiopoda			Maxillopoda		Ostracoda	Malacostraca			
	Nectiopoda	Brachipoda	Anostraca	Notostraca	Anomopoda	Copepoda	Cirripedia	Podocopida	Leptostraca	Isopoda	Amphipoda	Decapoda
	<i>Speleonectes</i>	<i>Hutchinsoniella</i>	<i>Artemia</i>	<i>Apus</i>	<i>Daphnia</i>	<i>Cyclops</i> , ♀	<i>Balanus</i>	<i>Cypris</i>	<i>Nebalia</i>	<i>Asellus</i> , ♀	<i>Gammarus</i>	<i>Astacus</i>
1	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr
2	Al	Al	Al	Al	Al	Al	rud	Al	Al	Al	Al	Al
3	All	All	All	rud	All	All	-	All	All	All	All	All
4	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md
5	MxI	MxI	MxI	MxI	rud	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI
6	MxII	MxII	MxII	MxII	rud	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII
7	Mxp	Thp	Phy	Thp	Phy	Mxp	Thp	Thp	Thp	Mxp	Mxp	MxpI
8	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Thp	Per	Per	MxpII
9	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Thp	Per	Per	MxpIII
10	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Thp	Per	Per	Per
11	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	rud	rud	Thp	Thp	Per	Per	Per
12	Thp	Thp	Phy	Thp	-	пк	-	Thp	Thp	Per	Per	Per
13	Thp	Thp	Phy	Thp	-?	-	-	Thp	Thp	Per	Per	Per
14	Thp	rud	Phy	Thp	T	-	-	Thp	PI	Per	Per	PI
15	Thp	-	Phy	Thp	-	T	-	PI	PI	PI	PI	PI
16	Thp	-	Phy	Thp	-	-	-	PI	PI	PI	PI	PI
17	Thp	-	-	Phy	-	-	-	PI	PI	Ur	Ur	PI
18	Thp	-	-	Phy	-	-	-	rud	PI	Ur	Ur	PI
19	Thp	-	-	Phy	-	-	-	rud	Ur	Ur	Ur	Ur
20	Thp	-	-	Phy	-	-	-	-	T	T	T	T
21	Thp	-	-	Phy	-	-	-	T	-	-	-	-
22	Thp	-	-	Phy	-	-	-	-	-	-	-	-
23	Thp	-	-	Phy	-	-	-	-	-	-	-	-
24	Thp	-	-	Phy	-	-	-	-	-	-	-	-
25	Thp	T	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	Thp	-	-	-?	-	-	-	-	-	-	-	-
31	Thp	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-
32	Thp	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
33	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	Thp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

**Обозначения:**

- Acr Акрон
- Al Антенны
- Md Мандибулы
- Mx Максиллы
- Mxp Ногочелюсти
- Thp Торакоподы
- Per Переоподы
- PI Плеоподы
- Ur Уроподы
- Phy филлоподии
- rud конечности присутствуют в виде рудииента
- конечности отсутствуют
- пк половые крышечки
- п половые отверстия
- T Тельсон
- \* указано минимально возможное число туловищных сегментов
- ? количество сегментов точно не установлено

**Сегментный состав и тагмозис некоторых ракообразных**



# Основные тенденции эволюции сегментации у членистоногих

1. Усиление гетерономности сегментации. Это выражается в следующем:

1.1. Специализация сегментов и их конечностей. Часто, но не всегда:

- сенсорная функция сосредоточена в передней области тела (глаза, антеннулы, антенны, педипальпы),
- ротовой аппарат - в области ротового отверстия,
- репродуктивная функция у насекомых - в задней области тела (половые отверстия, придатки), у ракообразных и хелицеровых – в средней

1.2. Цефализация: объединение передних сенсорных сегментов, а их – с гнатальными сегментами; это сопровождалось формированием синцеребрума и другими процессами концентрации НС на переднем конце тела. В некоторых случаях процесс цефализации идет и дальше (синцефалон, головогрудь...)

1.3. Формирование тагм в пределах туловища (в области пост-головных сегментов).

# Основные тенденции эволюции сегментации у членистоногих

2. Стабилизация сегментного состава тела и сегментного состава тагм

- Стабилизация состава тела в пределах вида
- Стабилизация сегментного состава в пределах крупных таксонов (Eumalacostraca:  $5(?) + 8 + 6 = 19$ )

3. Слияние сегментов в составе тагм

4. Сокращение количества сегментов, компактизация тела

5. Возврат к гомономности тела (Remipedia ?)

# Сегментация ракообразных

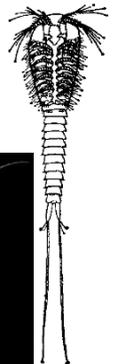
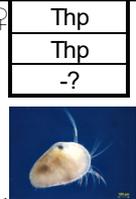
Механизмы преобразований  
сегментации и тагмозиса

RemipediaCephalocarida		Branchiopoda			Maxillopoda		Ostracoda	Malacostraca			
Nectiopoda	Brachipoda	Anostraca	Notostraca	Anomopoda	Copepoda	Cirripedia	Podocopa	Leptostraca	Isopoda	Amphipoda	Decapoda
<i>Speleonectes</i>	<i>Hutchinsoniella</i>	<i>Artemia</i>	<i>Apus</i>	<i>Daphnia</i>	<i>Cyclops</i> , ♀	<i>Balanus</i>	<i>Cypris</i>	<i>Nebalia</i>	<i>Asellus</i> , ♀	<i>Gammarus</i>	<i>Astacus</i>
1	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr	Acr
2	Al	Al	Al	Al	Al	rud	Al	Al	Al	Al	Al
3	All	All	All	All	All	-	All	All	All	All	All
4	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md
5	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI	MxI
6	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII	MxII
7	Mxp	Thp	Phy	Thp	Phy	Mxp	Thp	Thp	Mxp	Mxp	MxpI
8	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Per	Per	MxpII
9	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Per	Per	MxpIII
10	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Per	Per	Per
11	Thp	Thp	Phy	Thp	Phy	Thp	Thp	Thp	Per	Per	Per
12	Thp	Thp	Phy	Thp	-	rud	Thp	Thp	Per	Per	Per
13	Thp	Thp	Phy	Thp	-	пк	-	Thp	Per	Per	Per
14	Thp	Thp	Phy	Thp	-?	-	-	Thp	Per	Per	Per
15	Thp	rud	Phy	Thp	T	-	-	PI	PI	PI	PI
16	Thp	-	Phy	Thp	Thp	T	-	PI	-	PI	PI
17	Thp	-	Phy	Thp	Phy	-	-	PI	PI	PI	PI
18	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	PI	PI	Ur	PI
19	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	rud	PI	Ur	PI
20	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	rud	Ur	Ur	Ur
21	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	T	T	T
22	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	T	-	-	-
23	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
24	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
25	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
26	Thp	T	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
27	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
28	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
29	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
30	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
31	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
32	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
33	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
34	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
35	Thp	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-
36	T	-	Phy	Phy	Phy	-	-	-	-	-	-

**Обозначения:**

- Acr Акрон
- Al Антенны
- Md Мандибулы
- Mx Максиллы
- Mxp Ногочелюсти
- Thp Торакоподы
- Per Переоподы
- PI Плеоподы
- Ur Уроподы
- Phy филлоподии
- rud конечности присутствуют в виде рудииента
- конечности отсутствуют
- пк половые крышечки
- п половые отверстия
- T Тельсон
- \* указано минимально возможное число туловищных сегментов
- ? количество сегментов точно не установлено

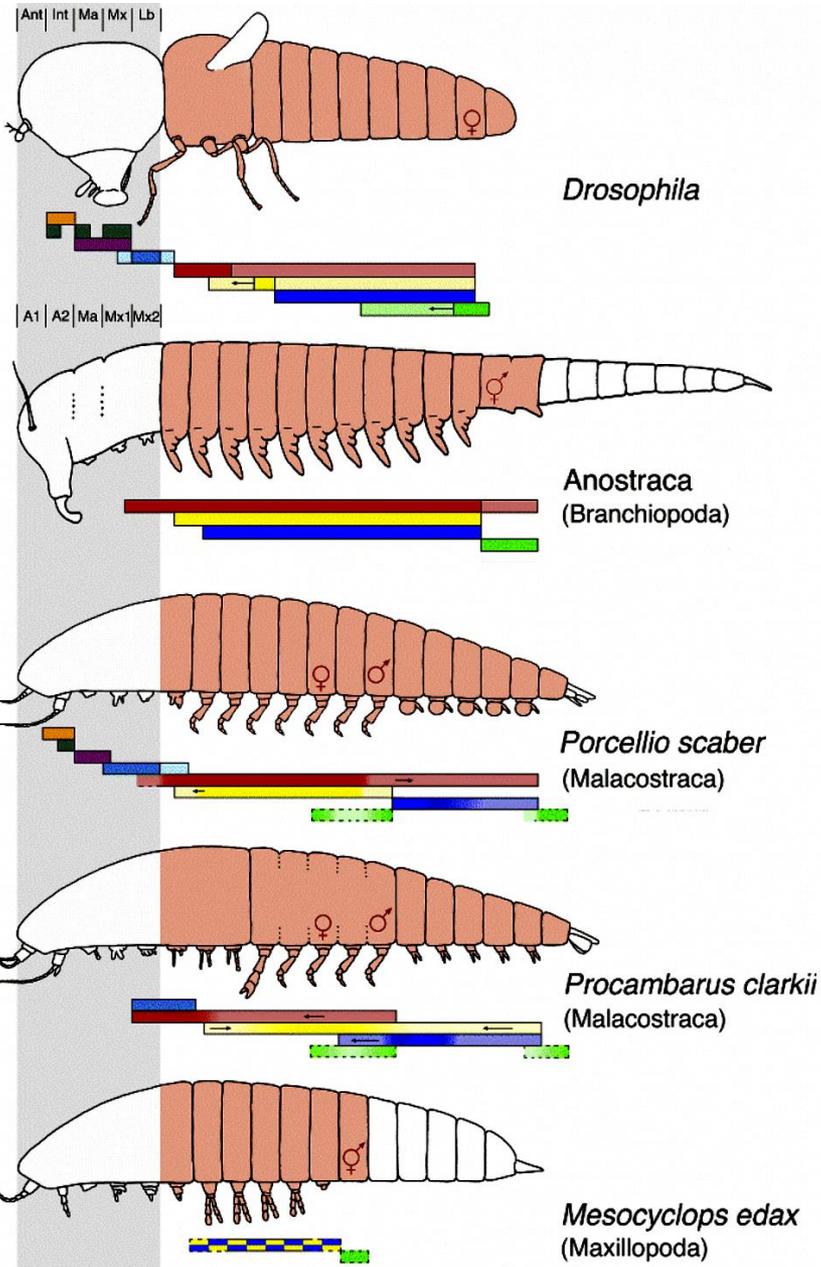
**Сегментный состав и тагмозис некоторых ракообразных**



lab pb z2 zen Dfd Scr ftz Antp Ubx abd-A Abd-B

ANTP-C

BX-C



# Зоны экспрессии *HOX*-генов у членистоногих

Обратите внимание:

Зоны экспрессии генов в ходе онтогенеза часто совпадают с границами областей тела взрослого животного. Их расположение и степень перекрывания коррелирует с характером специализации сегментов.

Например:

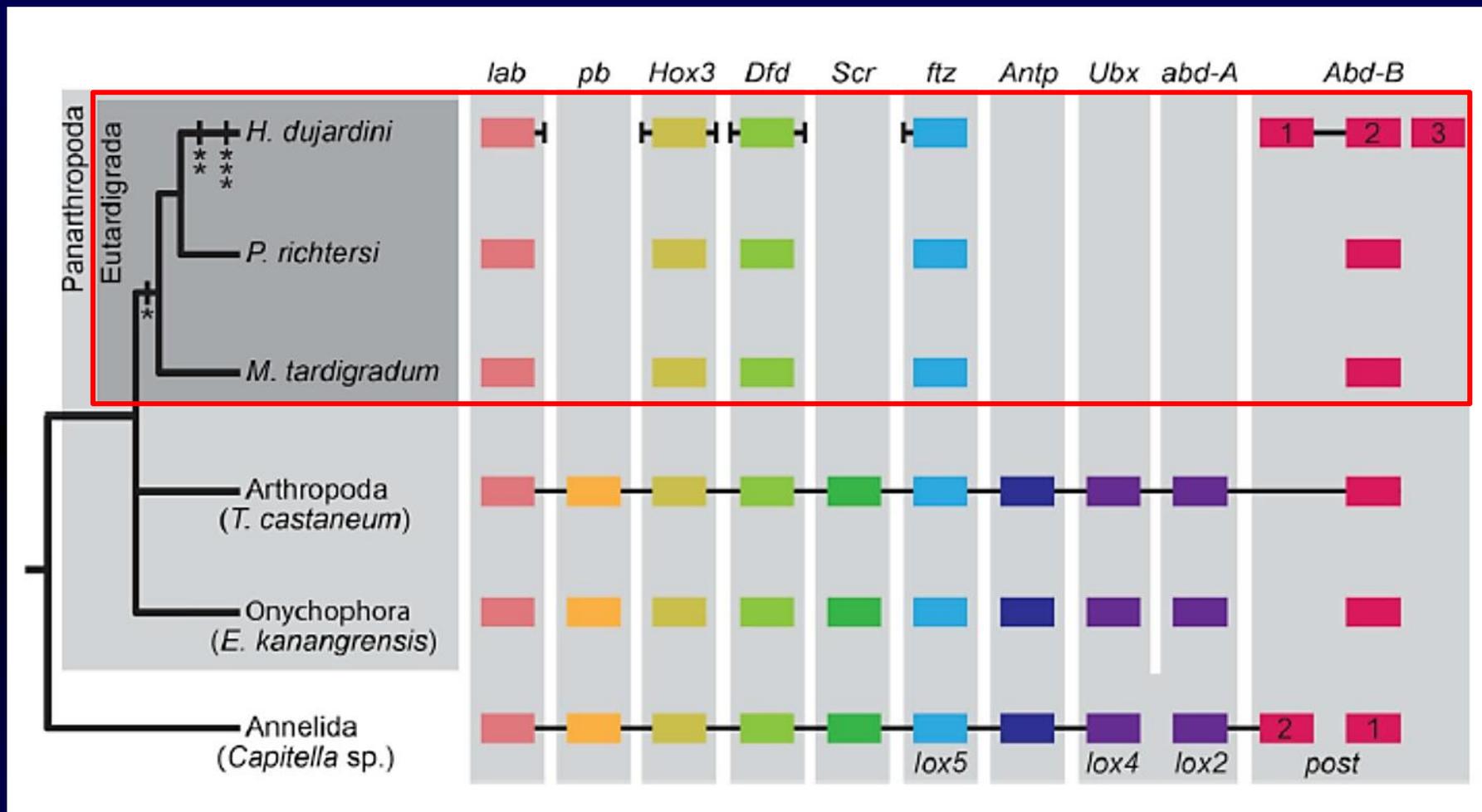
Зона экспрессии гена *Antp* (красная полоса) может перекрываться с зонами экспрессии генов комплекса *Vithorax* (BX-C). Уровень перекрытия обнаруживает очень характерную картину изменчивости, которая коррелирует с изменением плана строения тела

Положение зон экспрессии *Abd-B* коррелирует с положением половых сегментов

Выключение экспрессии *Ubx* в первых туловищных сегментах приводит к превращению грудных ног в ногочелюсти

Делеция генов комплекса BX-C может приводить к компактизации тела (у усоногих раков делеция *abd-A* привела к редукции абдомена)

# Утрата части *Hox*-генов привела к компактизации тела Tardigrada

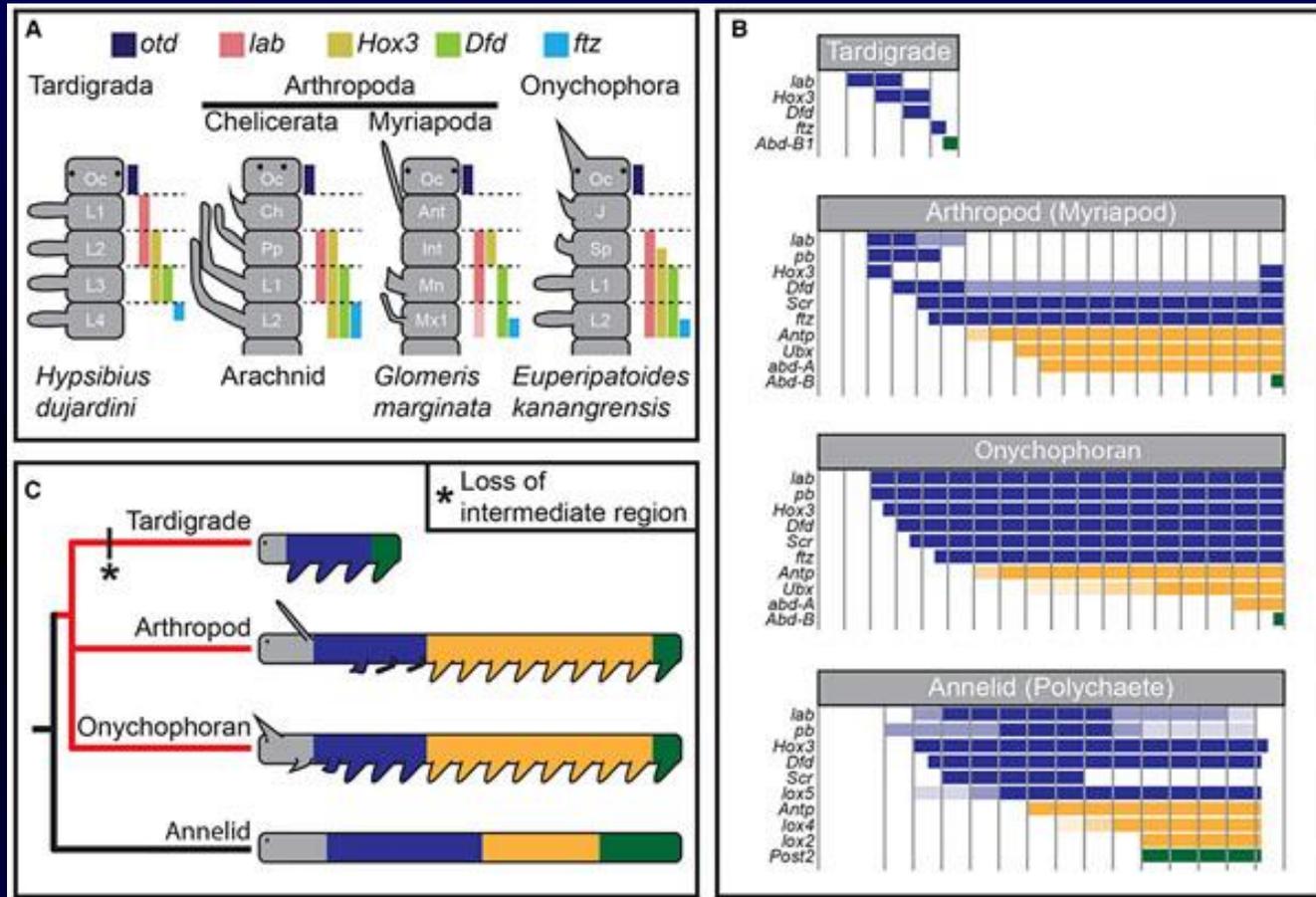


Экспрессия *HOX*-генов у **тихоходок**, онихофор и членистоногих

Smith et al., 2016

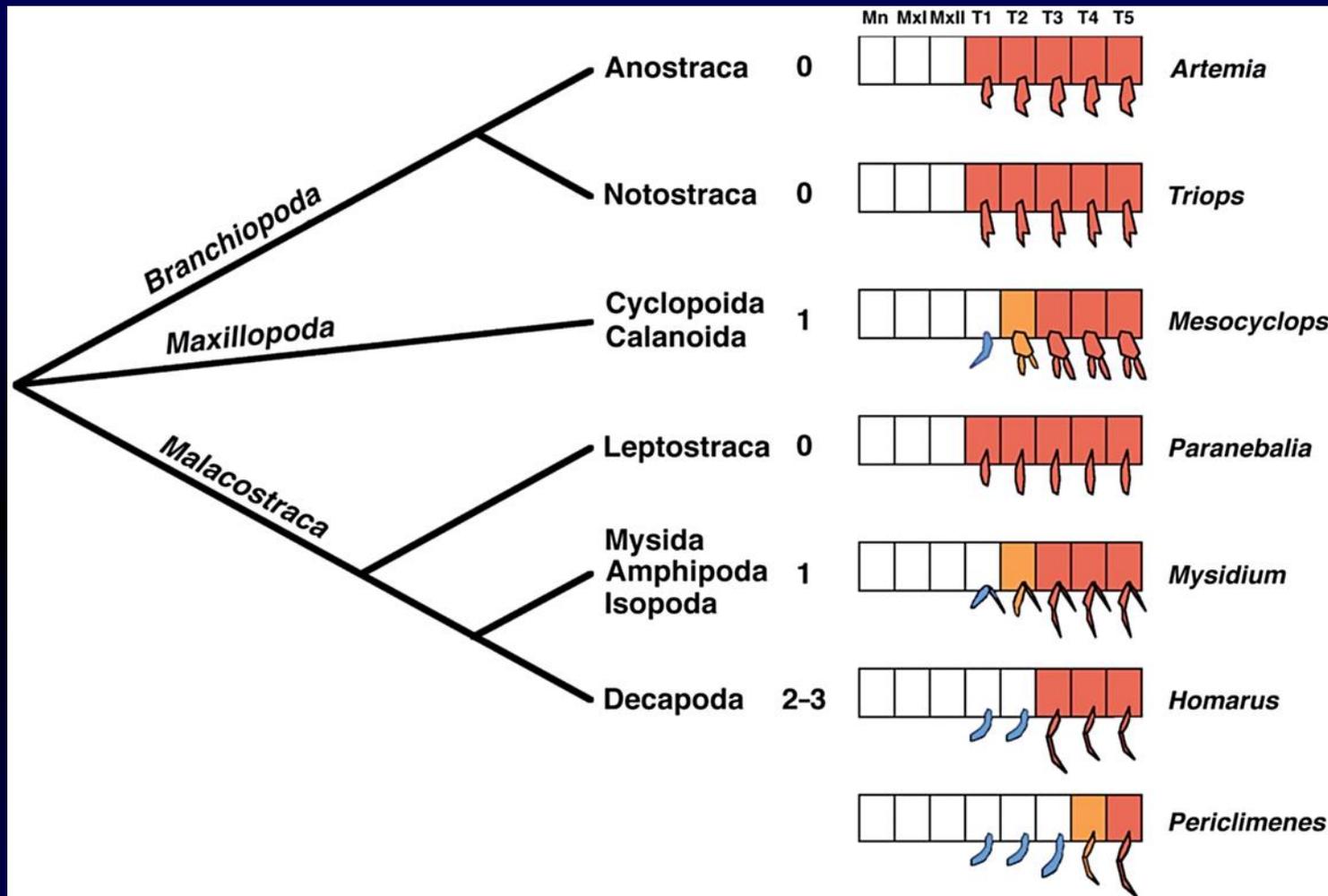
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.11.059>

# Сегментный состав тела Panarthropoda в связи с экспрессией Нох-генов



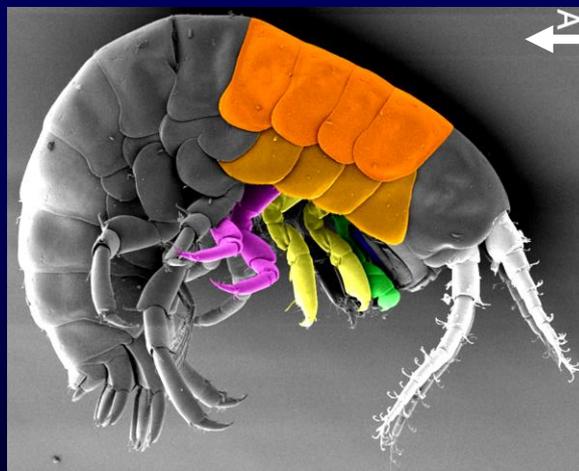
(A) Сопоставление сегментов тела Tardigrada и других панартропод - паукообразных, многоножек и онихофор. (B) Сравнение областей экспрессии Нох-генов у панартропод и кольчатых червей. (C) Гипотеза о происхождении плана строения тихоходок. Средние сегменты тела (желтый цвет) у тихоходок отсутствуют

# Изменение специализации сегментов ракообразных связано с изменением положения зон экспрессии *Ubx*-генов: пример

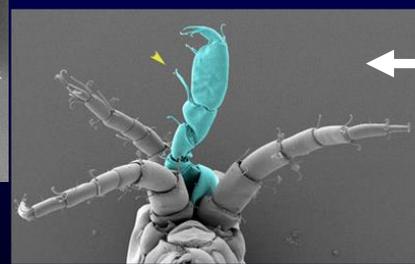


Количество ногочелюстных сегментов в разных таксонах ракообразных и соответствующие изменения экспрессии гена *Ubx*.

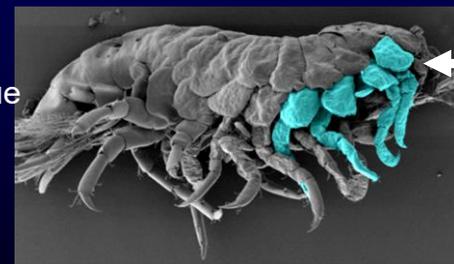
Голубой цвет – ногочелюсти. Оранжевым цветом показаны сегменты, где экспрессируется *Ubx*; интенсивность окрашивания отражает уровень экспрессии (слабая или сильная)



Обычная ювенильная особь бокоплава *Parhyale hawaiiensis* (SEM). Цветом выделены антенны AI и AII (белый); ногочелюсти Mxp/T1 (зеленый), грудные ноги T2–T3 с ложными клешнями (желтый), грудные ноги T4–T5 (фиолетовый) на правой стороне тела, а также тергиты и коксальные пластинки сегментов T2–T5 segments (темно- и светлооранжевый).



← Превращение AI в грудные ноги



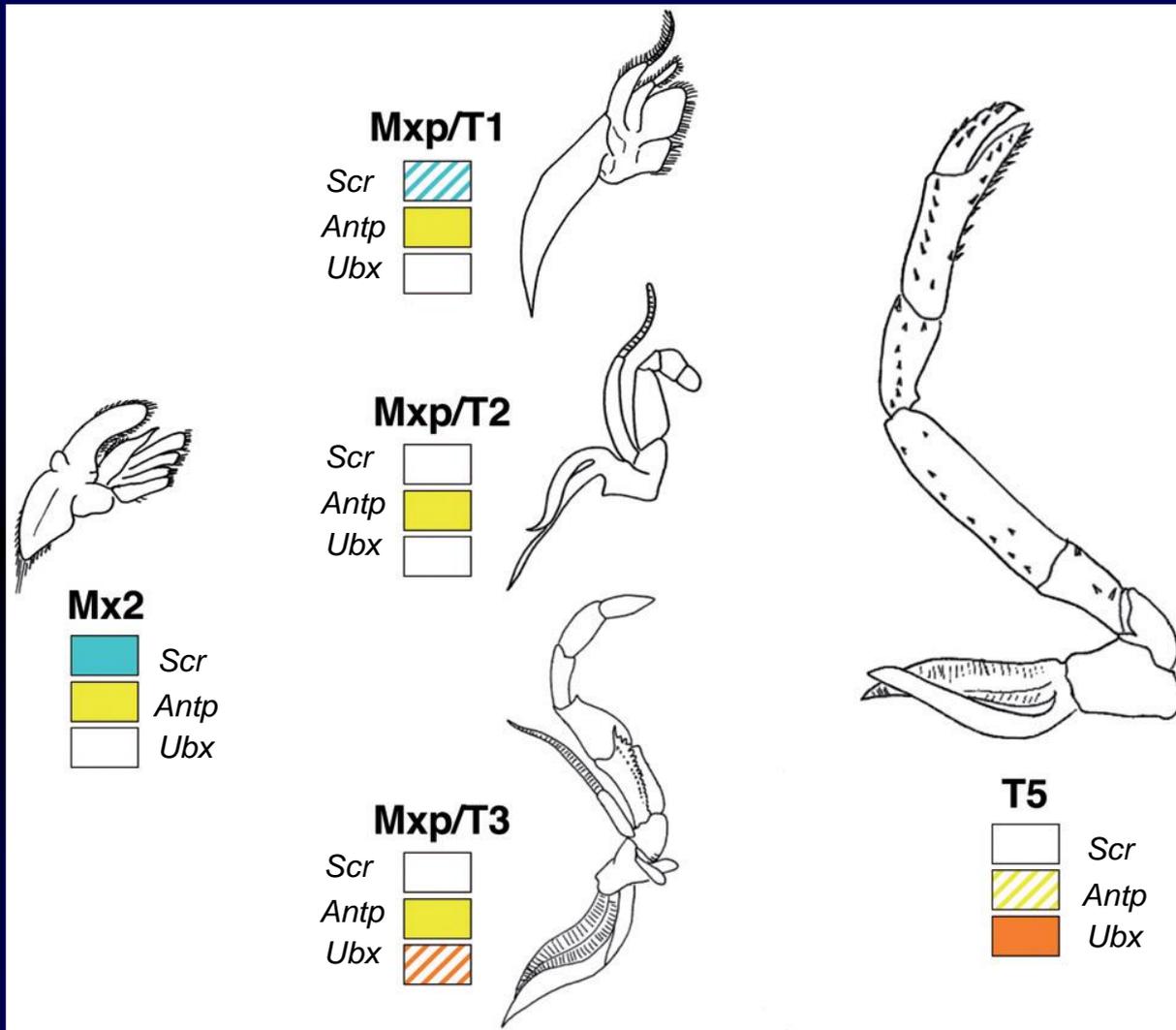
← Превращение максилл (Mx) и ногочелюстей в грудные ноги, а также ног T2-T3 в ноги T4-T5

Трансформация конечностей T1 у бокоплава *Parhyale hawaiiensis* при экспериментальном изменении экспрессии гена *Ubx*. Для сравнения показаны нормальные переоподы I (T4), ногочелюсти (Mxp) и Mx II.



Включение экспрессии гена *Ubx* впереди от области T2 приводит к превращению ногочелюстей (и даже головных конечностей) в конечности, напоминающие грудные. Выключение экспрессии *Ubx* приводит к превращению грудных ног в ногочелюсти

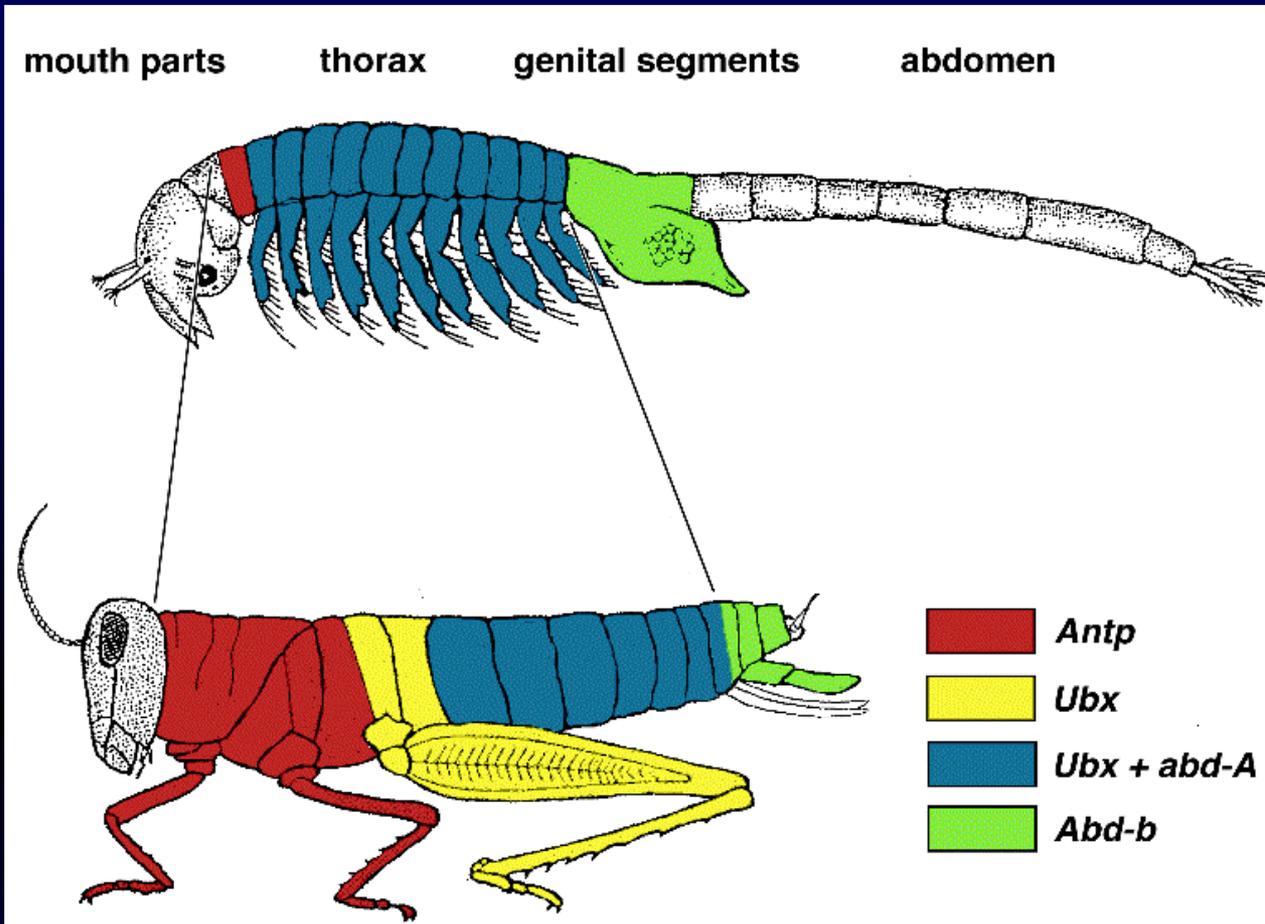
# Строение некоторых конечностей и экспрессия Нох-генов у *Procambarus clarkii* (Decapoda).



Ногочелюсти сочетают признаки ротовых и грудных придатков, что вызывается сочетанием экспрессии разных генов.

## Обозначения:

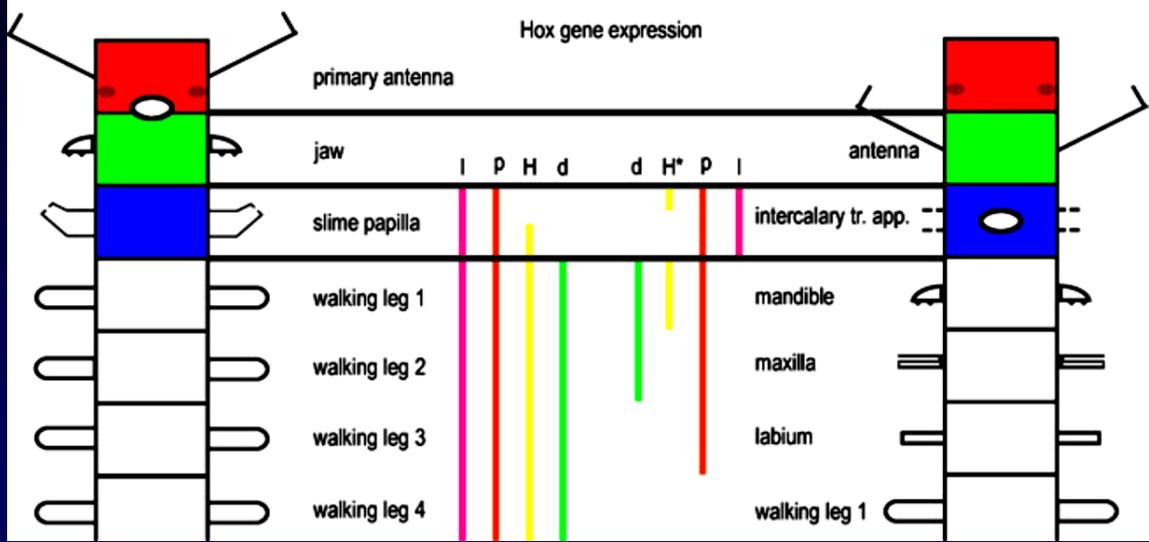
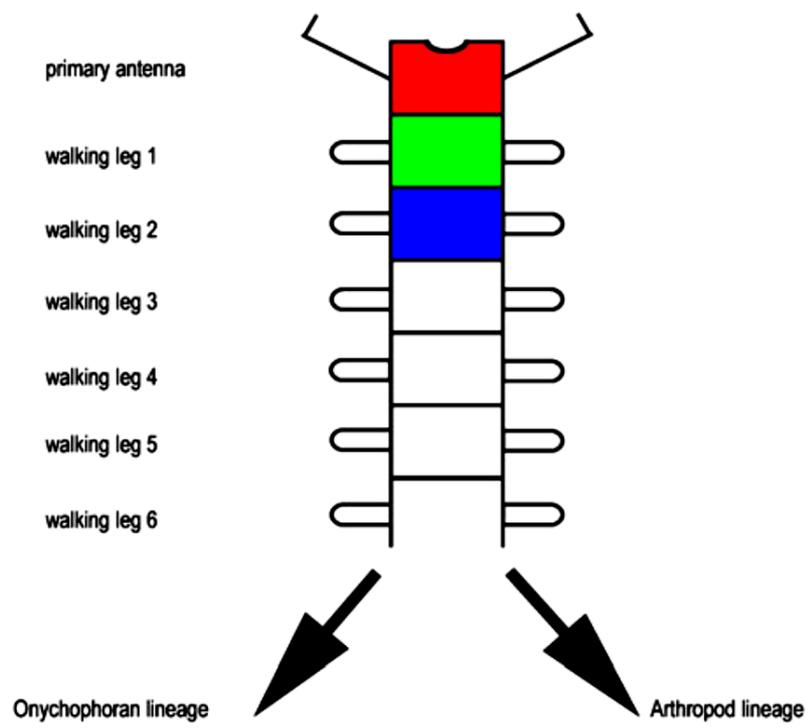
- экспрессия генов показана заливкой прямоугольников: *Scr* – голубой, *Antp* – желтый, *Ubx* – оранжевый;
- полностью закрашенный – высокий и постоянный уровень экспрессии, полосатый – слабая или кратковременная экспрессия



## Сравнение экспрессии *HOX*-генов у насекомого и рачка *Artemia franciscana*.

У артемии три “гена конечностей” (*Antp*, *Ubx* и *Abd-A*) экспрессируются в перекрывающихся областях переднего отдела тела (до первых абдоминальных сегментов), в то время как у саранчи они экспрессируются в различных сегментах. Предполагается (Averof & Akam, 1995), что торакс артемии гомологичен всему прегенитальному туловищу насекомых

Arthropod-Onychophoran Ancestor

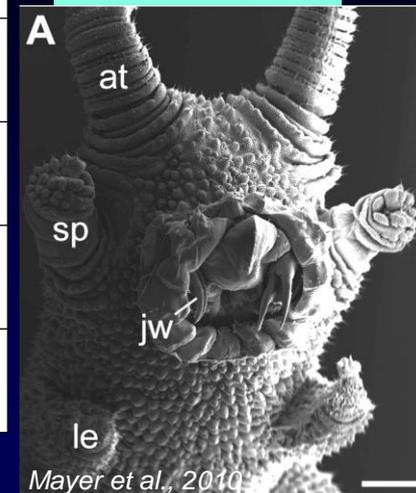


Eriksson et al., 2010

# Сегментный состав и придатки (без учета верхней губы) переднего конца тела некоторых членистоногих и онихофор

Область/ сегмент	<i>Иннервация у Arthropoda</i>	Ракообразные	Насекомые	Пауки	Onychophora
<b>I</b> (Acron?)	Прото- церебрум	Глаза, Предантенны	Глаза	Глаза	Первичные антенны (at)
<b>II</b>	Дейто- церебрум	Антенны I	Антенны	Хелицеры	Челюсти (jw)
<b>III</b>	Трито- церебрум	Антенны II	<i>Интеркалярный сегмент</i>	Педипальпы	Слизистые папиллы (sp)
<b>IV</b>	в.г.	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Ходные конечности	Лобоподии (le)
<b>V</b>	в.г.	Максиллы I	Максиллы (нижние челюсти)	Ходные конечности	Лобоподии (le) и т.д.
<b>VI</b>	в.г.	Максиллы II	Нижняя губа	Ходные конечности	
<b>VII</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	Ходные конечности	
<b>VIII</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	<i>стебелек</i>	
<b>IX</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	Легочные мешки	

и т.д.



Mayer et al., 2010

# Сегментный состав и придатки (без учета верхней губы) переднего конца тела некоторых членистоногих

Область / сегмент	Иннервация	Crustacea	Insecta	Chilopoda	Symphyla	Pauropoda	Diplopoda	Xiphosura	Arachnida
		Ракообразные	Насекомые	Губоногие	Симфилы	Пауроподы	Двупарноногие	Мечехвосты	Паукообразные
<b>I</b> (Acron?)	прото-церебрум	Глаза, Предантенны	Глаза	Глаза	Глаза	Глаз нет	Глаза	Глаза	Глаза
<b>II</b>	дейто-церебрум	Антенны I	Антенны	Антенны I	Антенны I	Антенны I	Антенны I	Хелицеры	Хелицеры
<b>III</b>	трито-церебрум	Антенны II	<b>Интеркалярный сегмент</b>	<b>Интеркалярный сегмент</b>	<b>Интеркалярный сегмент</b>	<b>Интеркалярный сегмент</b>	<b>Интеркалярный сегмент</b>	Ходные конечности	Педипальпы
<b>IV</b>	в.г.	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Мандибулы (верхние челюсти)	Ходные конечности	Ходные конечности
<b>V</b>	в.г.	Максиллы I	Максиллы (Нижние челюсти)	Максиллы I	Максиллы I	Максиллы I	Максиллы I (гнатохиларий)	Ходные конечности	Ходные конечности
<b>VI</b>	в.г.	Максиллы II	Нижняя губа	Максиллы II	Максиллы II	<b>сегмент редуцирован, придатки отсутствуют</b>	<b>придатки отсутствуют (или входят в состав гнатохилария)</b>	Ходные конечности	Ходные конечности
<b>VII</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	Ногочелюсти (с ядовитыми железами)	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности
<b>VIII</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Хилярии	<b>у пауков – стебелек (придатки отсутствуют)</b>
<b>IX</b>	в.г.	Грудные конечности	Грудные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Ходные конечности	Жаберные крышечки	+

# Состав головной тагмы

# Признаки «истинного сегмента»

(по Rempel, 1975; Scholtz, 2002 и др.)

- Элементы стенки тела (кольца, тергиты, стерниты...), включая (у членистоногих) пару аподем - инвагинаций стенки тела, к которым прикрепляется сегментарная мускулатура.
- Сегментарные мышцы.
- Парные придатки - конечности.
- Пары мезодермальных сомитов и целомических полостей (на ранних этапах развития).
- Органы выделения или их производные.
- Пары нейромеров, от которых иннервируются придатки, мускулатура.
- Области экспрессии генов и работы сигнальных систем, обеспечивающих формирование сегментарных структур (например, генов полярности сегментов (*engrailed*, *wingless* и др.), «гены конечностей» (*distalless* и др.)).

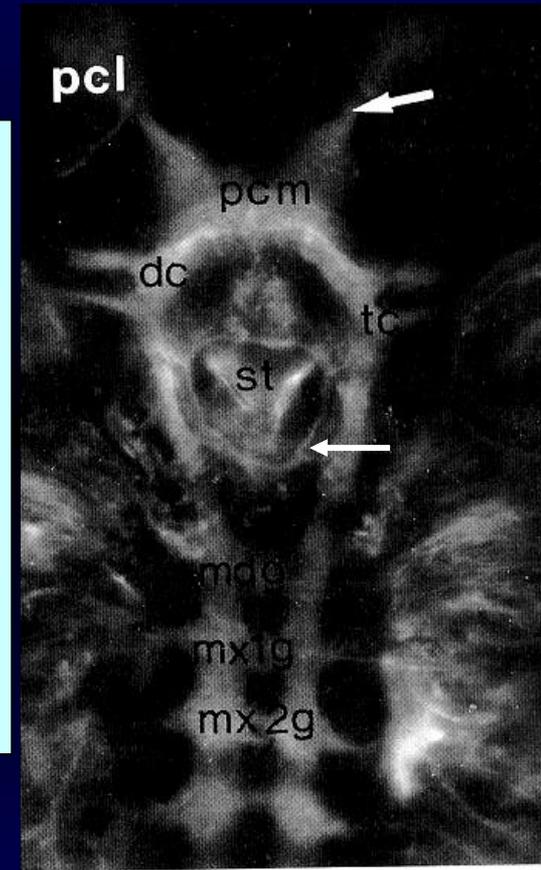
# Придатки головы ракообразных и их иннервация

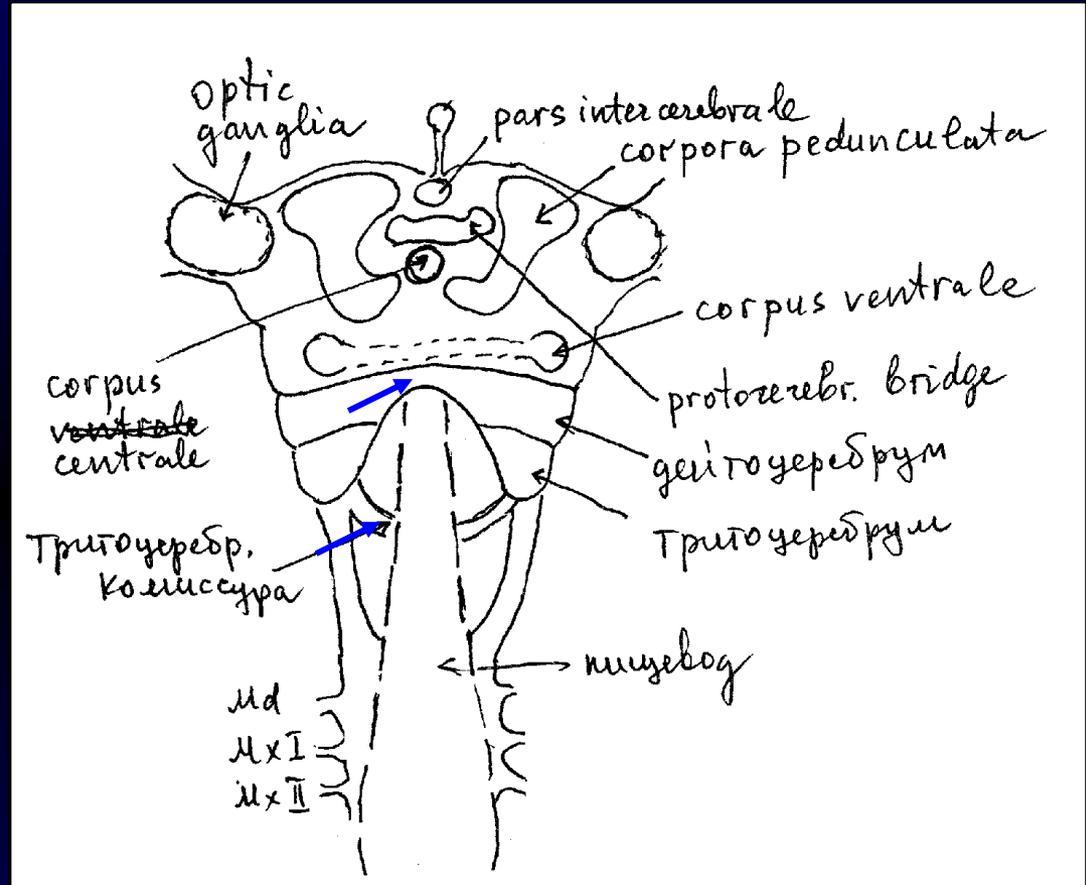
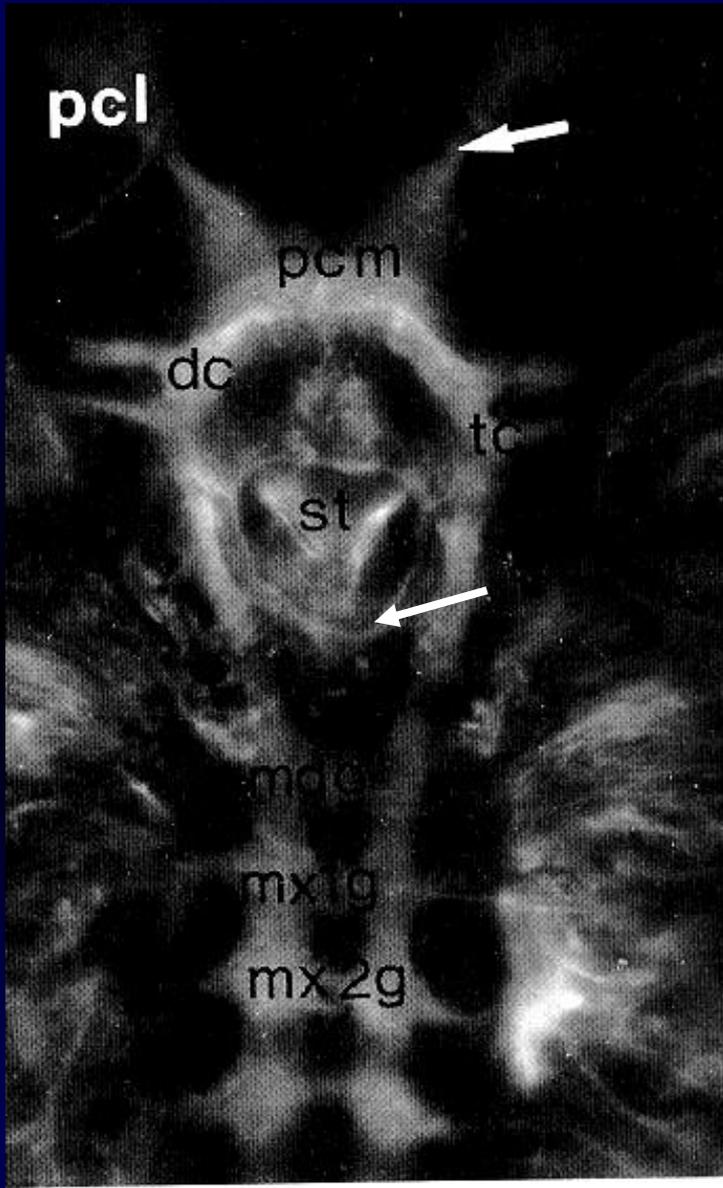
- сложные глаза
- prA (предантенны)
- A1 (антеннулы)
- Labr (верхняя губа)
- A2 (антенны)
- Md (мандибулы)
- Mx1 (максиллы 1)
- Mx2 (максиллы 2)

МОЗГ

- протоцеребрум
- протоцеребрум
- дейтоцеребрум
- тритоцеребрум
- тритоцеребрум

1 вентр. ганглий  
2 вентр. ганглий  
3 вентр. ганглий





# Основные модели сегментного состава головного отдела

Acron			1	2	3	4
Opt	Labrum	Al	All	Md	Mxl	MxII
proto-		deyto-	trito-	1 v.g.	2 v.g.	3 v.g.

*Snodgrass, 1938*  
Acron+4

Acron	1	2	3	4	5	6
Opt	Labrum	Al	All	Md	Mxl	MxII
archi-	proso-	deyto-	trito-	1 v.g.	2 v.g.	3 v.g.

*Rempel, 1975*  
Acron+6

Acron	1	2	3	4	5	6	7
	Labrum	Opt	Al	All	Md	Mxl	MxII
	trito-	proto-	deyto-	trito-	1 v.g.	2 v.g.	3 v.g.

*Schmidt-Ott, 1992, 1994*  
S-модель

Acron - ?		1	2	3	4	5
Opt	Labrum	Al	All	Md	Mxl	MxII
proto-	trito-	deyto-	trito-	1 v.g.	2 v.g.	3 v.g.

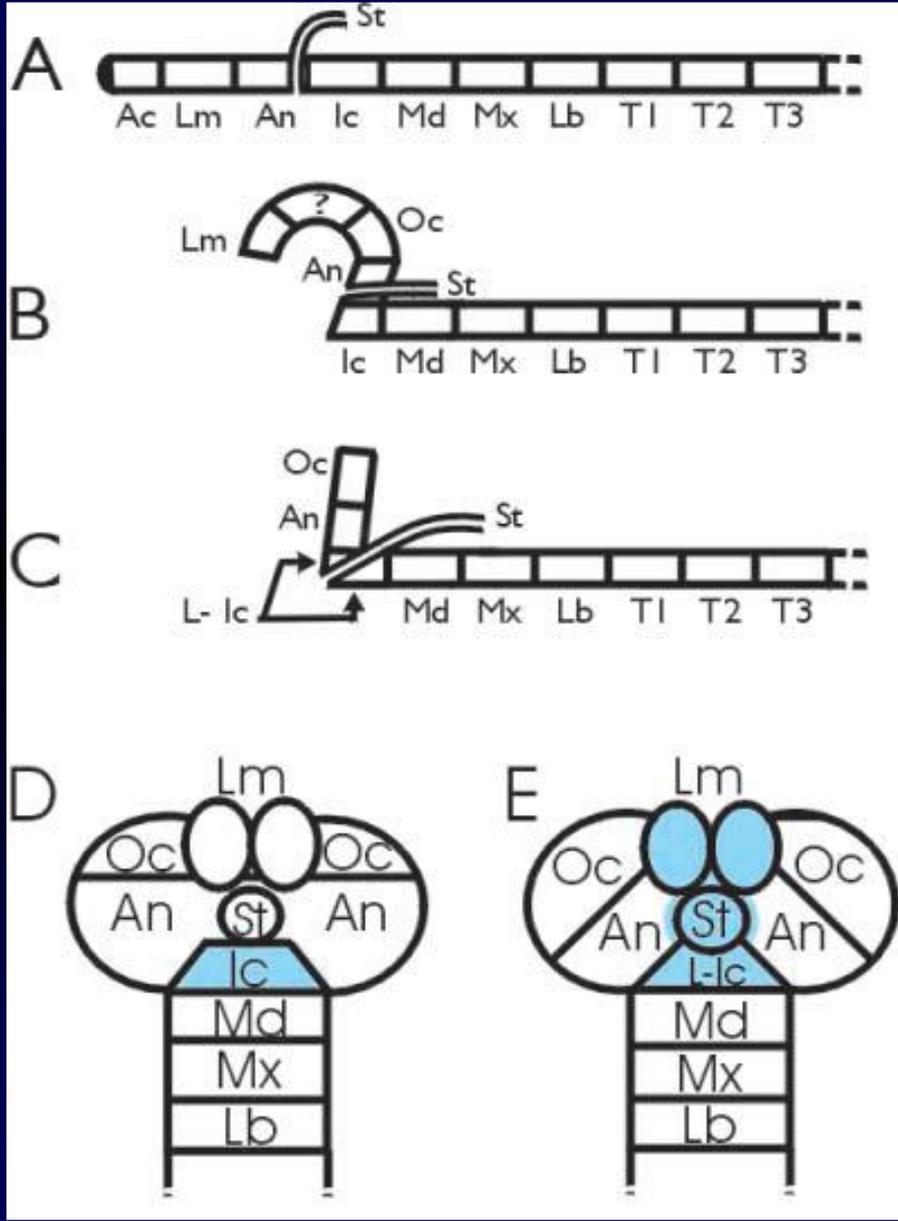
*Scholtz, 1995*  
Acron(?) + 5

1	2	3	4	5	6
Opt	Al	Labr-Int (labrum, All)	Md	Mxl	MxII
proto-	deyto-	trito-	1 v.g.	2 v.g.	3 v.g.

*Haas, Brown, Beeman, 2001*  
L-/Bent-Y-модель

# Основные модели сегментного состава головного отдела

Латерально:



A. *Rempel*, 1975  
Acron+6

B. *Schmidt-Ott*, 1992  
S-модель

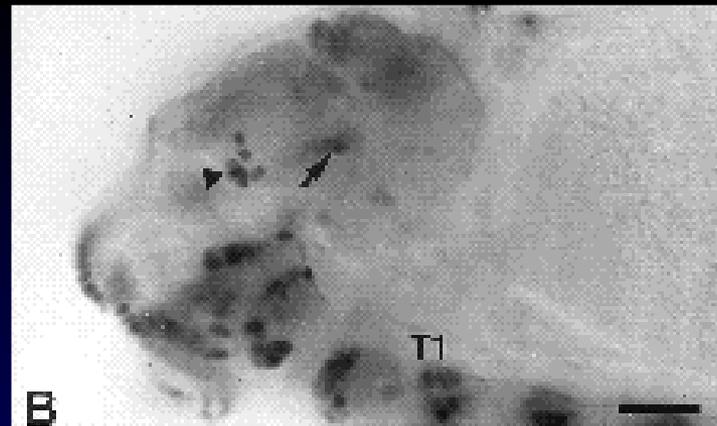
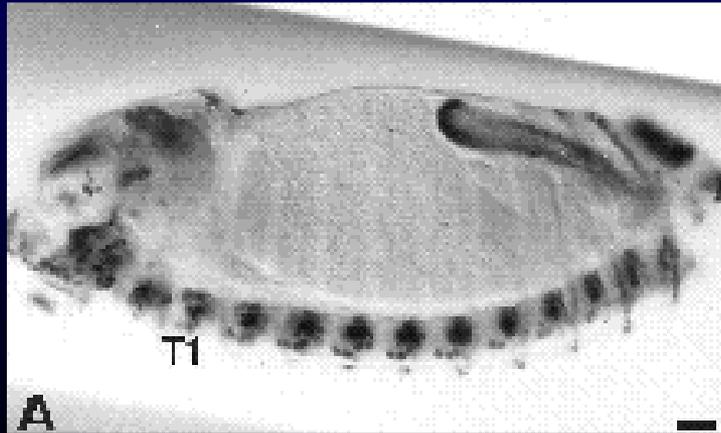
C. *Haas, Brown, Beeman*, 2001  
L-/Bent-Y-модель

Вентрально:

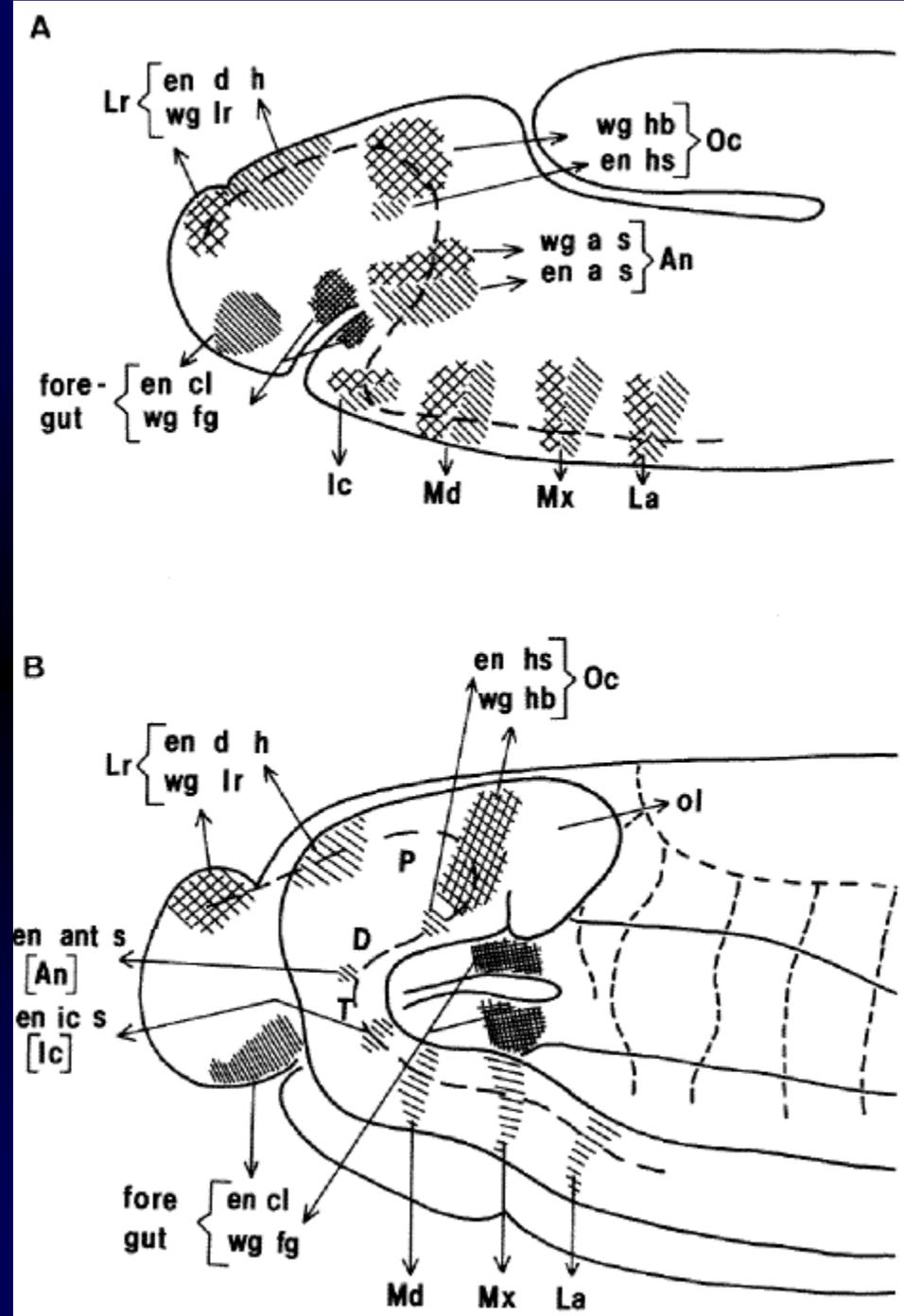
D - *Schmidt-Ott*, 1992  
S-модель;

E - *Haas, Brown, Beeman*, 2001  
L-/Bent-Y-модель

Scheme of the *Drosophila* head indicating expression of *engrailed* (hatched) and *wingless* (crosshatched) at embryonic stage 10/11 (A) and late stage 12 (B).

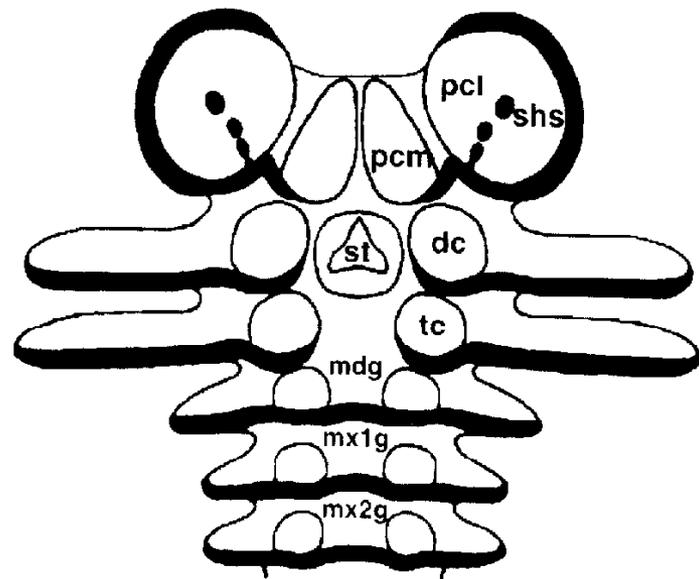


Эмбрион *Drosophila* (stage 14): зоны экспрессии *engrailed* (stained with anti-en antibody). Anterior to the left.

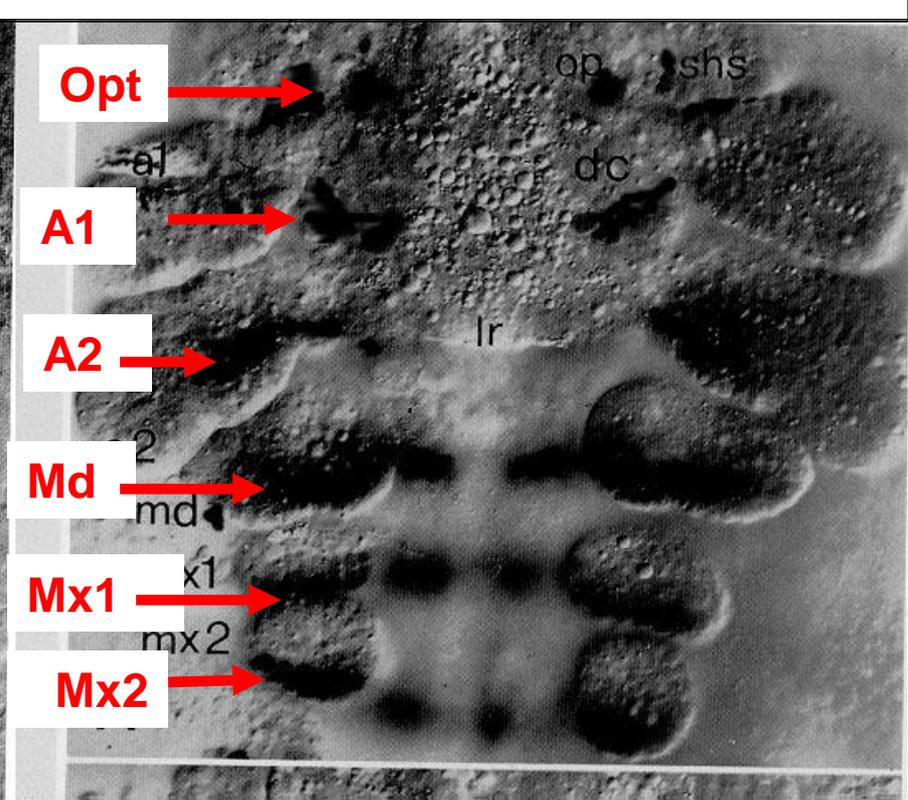
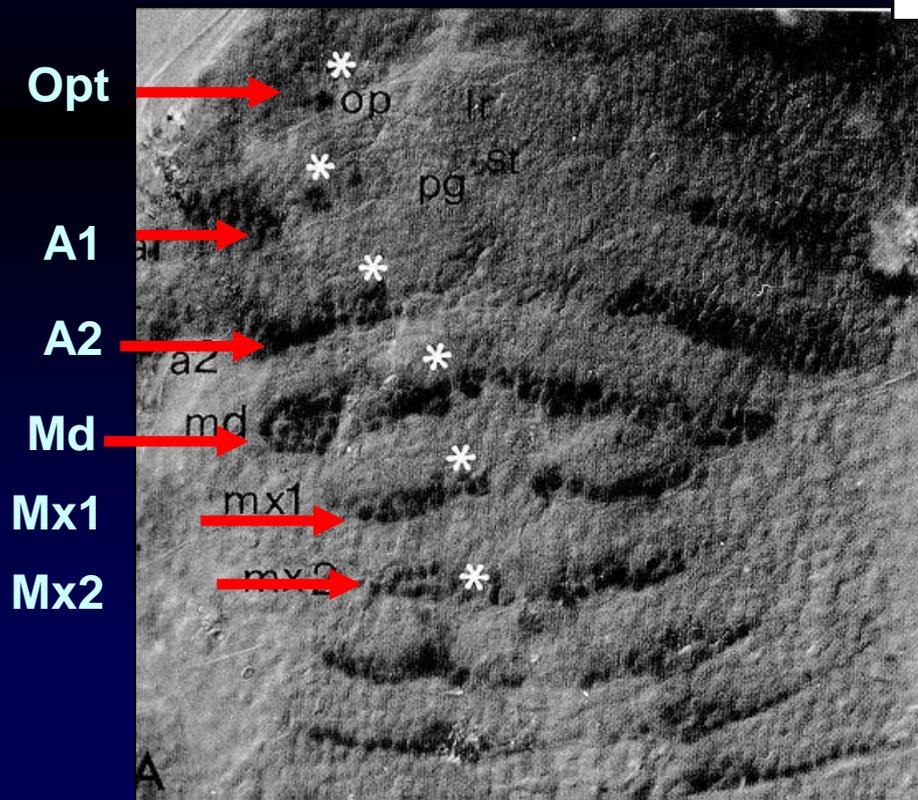


# Расположение зон экспрессии гена *engrailed* на переднем конце тела эмбриона Malacostraca

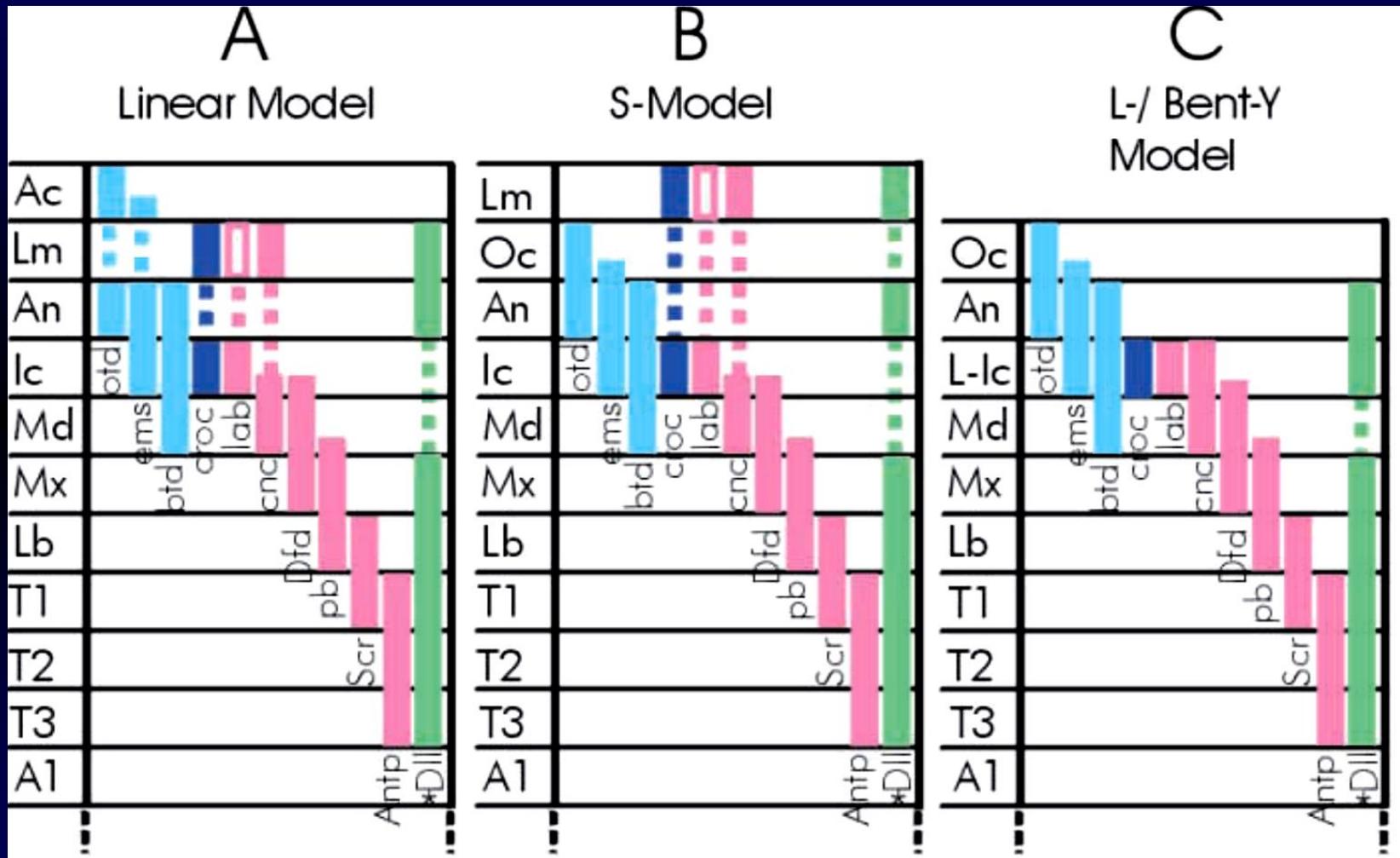
Scholtz, 1995



op  
a1  
a2  
md  
mx  
mx

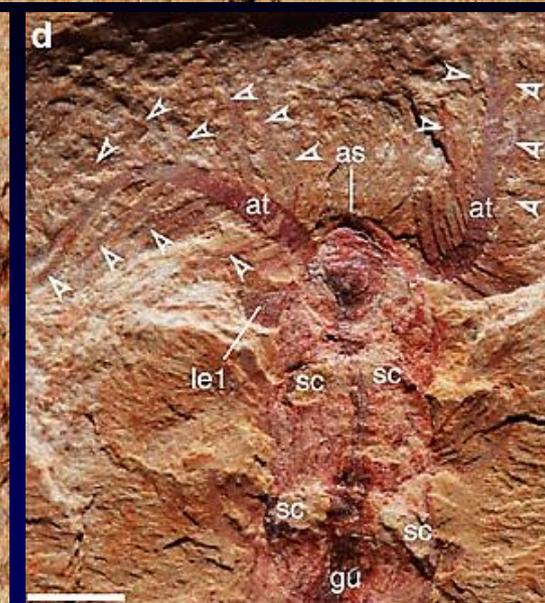
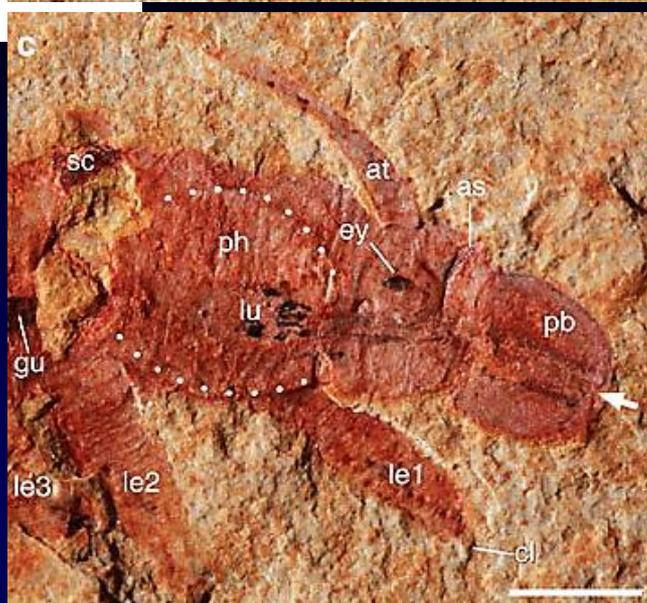
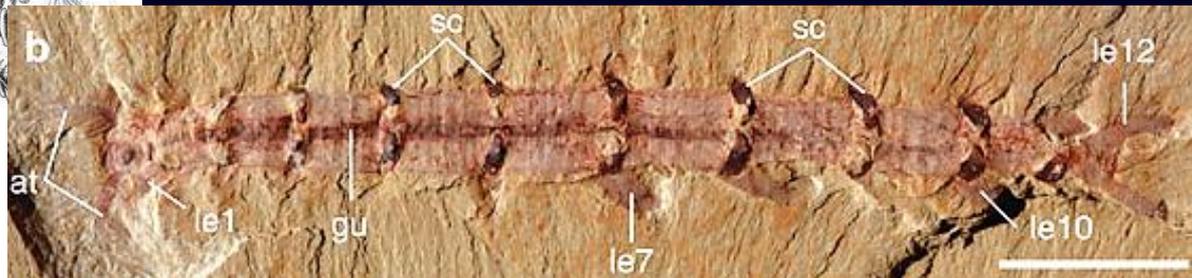
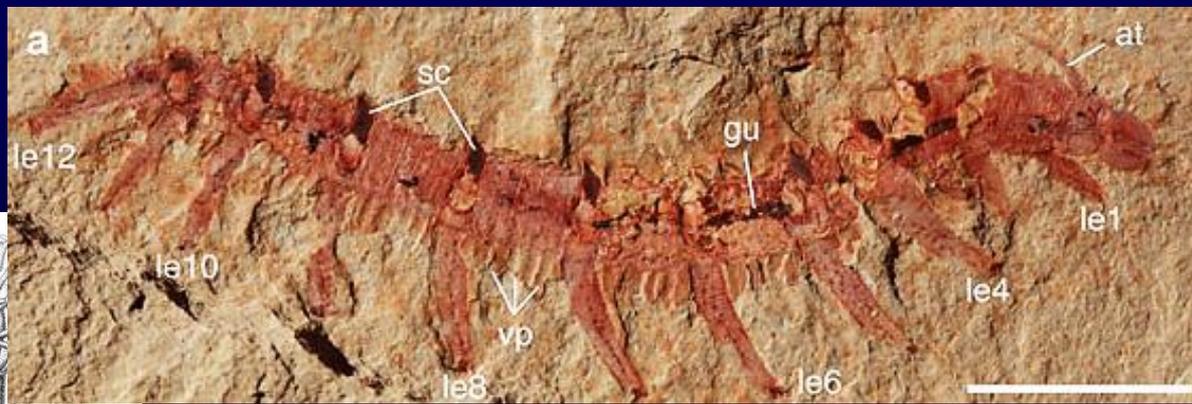
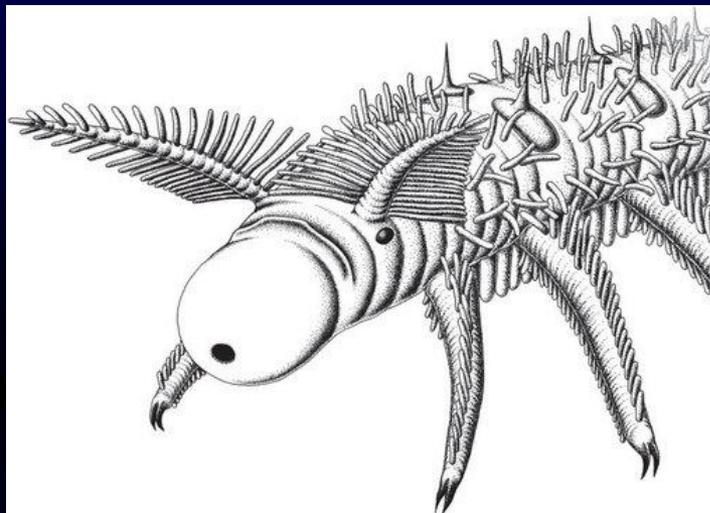


# Зоны экспрессии регуляторных генов *Drosophila* в разной интерпретации



# Кембрийские лобоподы (Lobopoda)

## *Onychodictyon ferox*

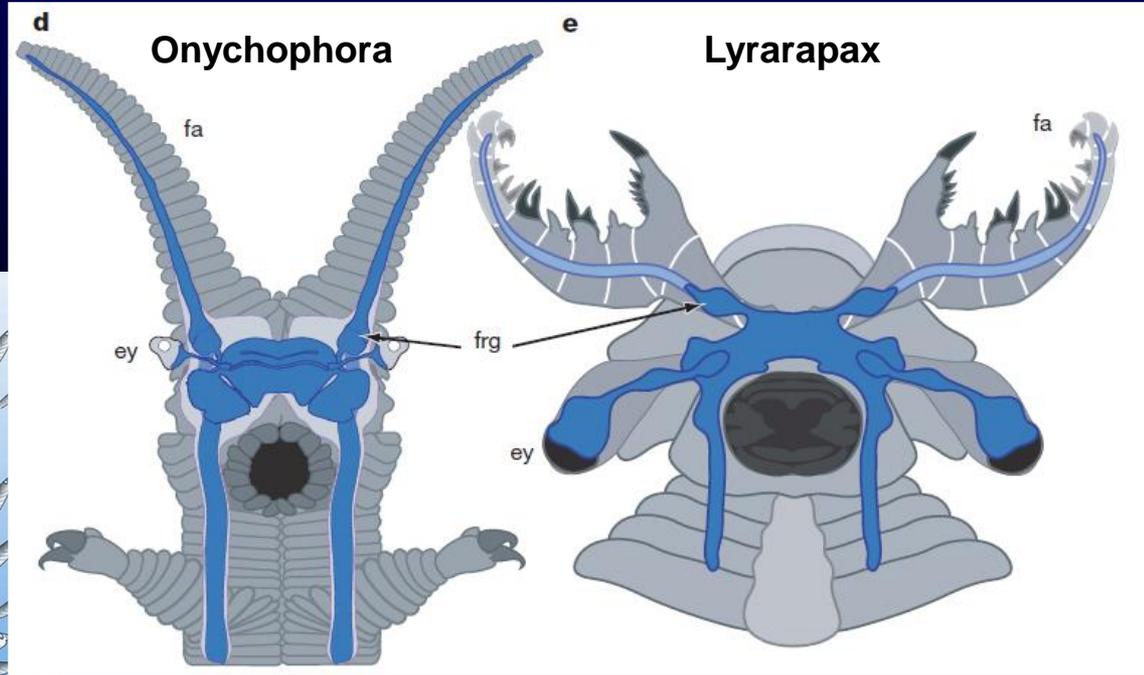


Scale bars, 1 cm in a and b; 2 mm in c and d

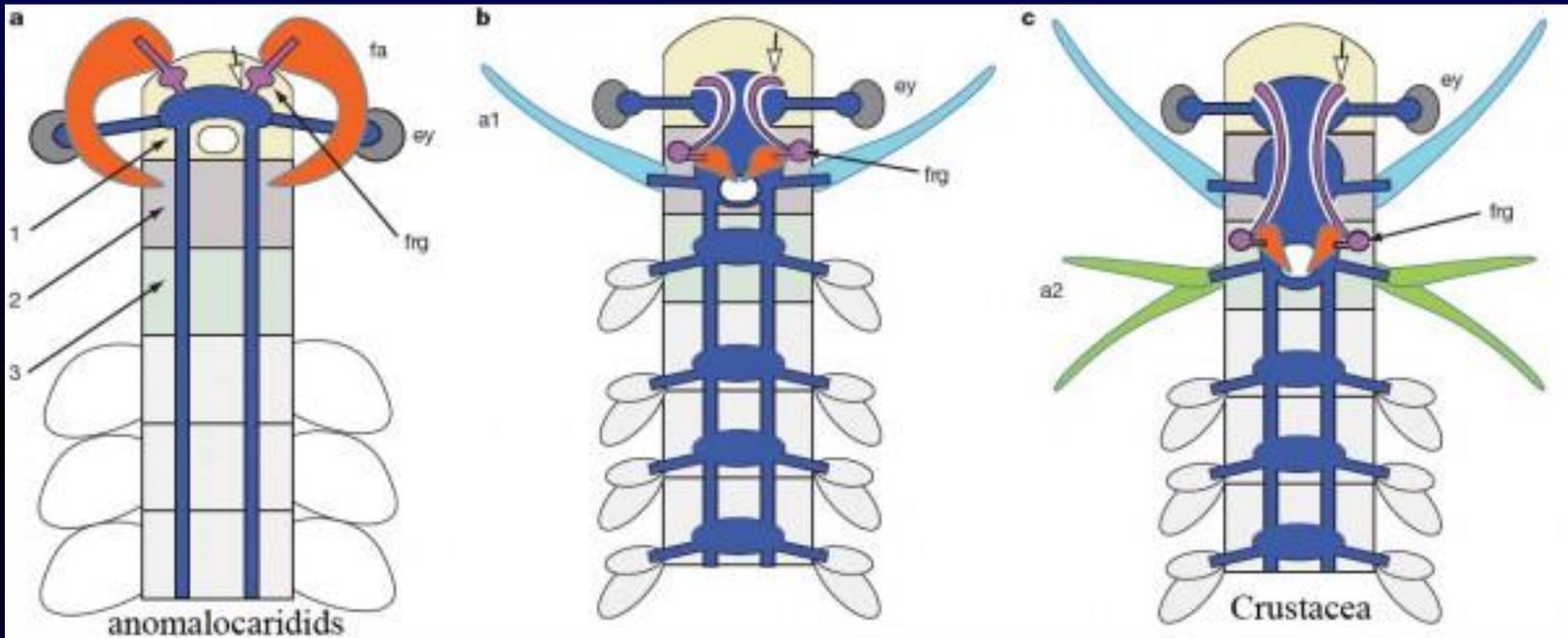
Ou, Shu, Mayer, 2012

DOI: 10.1038/ncomms2272

# *Lyrarapax unguispinus*, Anomalocarida



# «Прыжок лабрума и рта»: строение переднего конца тела у палеозойских Anomalocarida и современных ракообразных



Anomalocarida

Гипотетический организм

Crustacea