

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Петрова Мария Алексеевна

**Организация репродуктивной системы,
гаметогенез и размножение морских пауков
(Pycnogonida)**

Специальность 1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии беспозвоночных
биологического факультета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель – *Богомолова Екатерина Валериевна* –
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты – *Алексеева Нина Владимировна* – кандидат
биологических наук, Зоологический
институт РАН, Беломорская биологическая
станция «Картеш», научный сотрудник

Котов Алексей Алексеевич – доктор
биологических наук, член-корреспондент
РАН, Институт проблем экологии и
эволюции им А.Н. Северцова РАН,
лаборатория экологии водных сообществ и
инвазий, главный научный сотрудник

Юшин Владимир Владимирович – доктор
биологических наук, член-корреспондент
РАН,
Национальный научный центр морской
биологии им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения
Российской академии наук, главный
научный сотрудник

Защита диссертации состоится «19» октября 2026 г. в 15 часов 30 минут
на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного
университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские
горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

Е-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной
библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на
портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3929/>

Автореферат разослан «__» _____ 20__ г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат наук

К.С. Перфильева

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования

Членистоногие (Arthropoda) – самый многочисленный и разнообразный тип животных. Морские пауки (Pseudoscorpionida) – сестринская группа остальных хелицеровых, являются одной из малоизученных групп членистоногих. Среди современных членистоногих только для морских пауков первичность водного образа жизни не вызывает сомнений, что вместе с их базальным филогенетическим положением, делает их ключевой группой при реконструкции предковых форм.

Репродуктивная биология морских пауков почти не изучена. Имеющиеся данные фрагментарны и часто основаны на умозрительных заключениях (Bain, Govedich, 2004). Так, одной из плезиоморфных черт пикногонид считают внешнее оплодотворение, но прямыми наблюдениями оно не подтверждено. Общепринятое мнение, что самцы сами формируют кладку, склеивая яйца секретом бедренных желёз, подтверждено наблюдениями только для одного вида (Nakamura, Sekiguchi, 1980). У разных таксонов изучены разные аспекты размножения, что не позволяет проводить сравнения и делать надёжные обобщения.

Репродуктивная биология важна для эволюционных исследований, так как строение половых систем и поведение быстро эволюционируют (Eckelbarger, Hodgson, 2021). Её всестороннее изучение у морских пауков как базальной ветви членистоногих необходимо для понимания филогении и эволюции Arthropoda.

Цель: провести сравнительный морфофункциональный анализ репродуктивной системы морских пауков из разных таксонов и с различными стратегиями размножения.

Задачи:

1. Описать общую анатомию и ультраструктуру мужской и женской репродуктивных систем
2. Проследить пространственное распределение стадий гаметогенеза в гонадах
3. На ультраструктурном уровне изучить оогенез, сперматогенез и строение гамет
4. Описать поведение самца и самки во время спаривания, включая оплодотворение яиц и формовку кладки
5. Изучить половой диморфизм в строении железистого аппарата, размерах и пропорциях тела

Объект и предмет исследования. Объект — организация половой системы и репродуктивная биология *Ruspogonida*. Предмет — строение мужской и женской репродуктивных систем, гаметогенез, спаривание, оплодотворение и формирование кладки.

Научная новизна. Данная работа является первым комплексным исследованием, в котором описаны и сопоставлены организация половой системы и ряд аспектов репродуктивной биологии у нескольких видов морских пауков. В рамках данной работы удалось впервые: 1) изучить строение всех функциональных зон женской и мужской гонад *Ruspogonida* на ультраструктурном уровне; 2) описать полную последовательность стадий оогенеза для изученных видов; 3) описать сперматогенез и строение сперматоида представителя семейства *Phoxichilidiidae*; 4) полностью пронаблюдать и задокументировать с помощью фото- и видеотехники репродуктивное поведение

изученных видов; 5) достоверно установить момент оплодотворения у *Ruspogonida*; 6) описать формирование оболочки оплодотворения у *Ruspogonida*; 7) изучить ультраструктуру бедренных желёз самцов *Ruspogonidae* (у представителей *Nymphonidae* обнаружены впервые); 8) обнаружить железы яйценосных ножек *Ruspogonidae*; 9) количественно оценить размерный половой диморфизм изученных видов. Комплексный подход позволил оценить достоверность умозрительных гипотез о функциональной анатомии пикногонид, выдвигавшихся ранее. Было впервые достоверно подтверждено наружное оплодотворение *Ruspogonida*. Новые данные ставят под сомнение ведущую роль самца в формовке кладки и универсальность «цементной» функции бедренных желёз самцов. Сравнение нескольких видов с разными стратегиями и таксономическим положением позволяет предположить какие признаки являются общими для *Ruspogonida*, а какие специфичны для субтаксонов.

Теоретическая и практическая значимость. Оригинальные данные уточняют и углубляют понимание биологии размножения морских пауков и применимы для сравнительного анализа как *Ruspogonida*, так и *Arthropoda* в целом, а также для изучения антропогенных и климатических влияний на популяции морских пауков. Сведения о строении половой системы, гаметогенезе и поведении могут использоваться в учебных курсах. Разработанные методики наблюдения за поведением адаптируемы для других водных животных. Данные о роли самца в защите кладок от обрастания важны для экологической физиологии и могут стать основой для поиска новых антимикробных соединений из желёз яйценосных ножек, что значимо для биотехнологии.

Методология и методы исследования. В основе работы — комплексный подход: данные о половом диморфизме, строении половой системы и гамет интерпретируются с учётом прямых наблюдений репродуктивного поведения тех же видов, что позволяет провести глубокий функционально-морфологический анализ. Выбраны три вида из двух семейств, представляющие три репродуктивные стратегии. Два вида из трёх из одного рода, но с разными стратегиями. Это позволяет разделять и сопоставлять влияние таксономического положения и экологических особенностей вида на выявленные различия в строении половой системы, гамет, кладок и поведении.

Положения, выносимые на защиту:

1. В связи с уменьшением размеров туловища *Rusnagonida* их яичник приобретает особое функциональное зонирование, включающее протяжённую транспортную зону, разделяющую гермарий и вителлярий
2. Характерные для морских пауков фолликулярный оогенез с аутогетеросинтетическим вителлогенезом, жгутиковые сперматозоиды с вытянутой головкой и наружное оплодотворение можно считать плезиоморфными для членистоногих.
3. Размерный половой диморфизм *Rusnagonida* объясняется отбором на повышение плодовитости, а также связан с взаимным положением гонопоров самцов и самок во время наружного оплодотворения.
4. Структура кладок, процесс их формовки, а также роль самцов и самок в этом процессе различаются у представителей разных родов пикногонид.

Достоверность данных. Высокая достоверность морфологических данных обеспечена большой выборкой, классическими методами и стандартными протоколами. Достоверность наблюдений поведения — большой выборкой пар и кладок, условиями, близкими к естественным, и сочетанием визуальных наблюдений с фото- и видеодокументированием. Сочетание морфологии с наблюдениями повышает надёжность интерпретации функций структур. Результаты представлены на пяти конференциях международного и всероссийского уровня и опубликованы в рецензируемых международных журналах.

Личный вклад автора. Автор совместно с научным руководителем разработала и модифицировала план и методологию исследования. Автор самостоятельно провела литературный обзор, сбор материала (с помощью водолазной службы ББС МГУ), все наблюдения за поведением, фото- и видеосъёмку, фиксацию и обработку материала. Все данные получены и интерпретированы автором лично. Все схемы нарисованы автором. Текст диссертации написан автором с учётом замечаний научного руководителя и рецензентов статей по теме.

Апробация результатов. Результаты диссертации были представлены в устных докладах на следующих конференциях: Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (2023); Беломорская студенческая научная сессия СПбГУ (2023); Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование MARESEDU» (2022); Международная научная

конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (2022); 3rd Young Researcher Meeting Morphology (2022).

Публикации. По материалам работы опубликовано четыре статьи в рецензируемых научных журналах рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим и отражён в списке публикаций на стр. 26.

Структура диссертации. Текст работы изложен на 205 страницах и состоит из глав «Введение», «Обзор литературы», «Материал и методы», «Результаты», «Обсуждение», «Заключение», «Выводы» и списка литературы. В тексте диссертации представлены 13 таблиц и 98 рисунков. Список литературы включает 256 источников, из которых 8 — русскоязычные, а 248 — на иностранных языках.

II. ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Введение

Во введении обоснована актуальность темы исследования, её научная новизна, показана степень разработанности темы, теоретическая и практическая значимость, поставлены цели и задачи, сформулированы положения, выносимые на защиту.

2. Обзор литературы

Состоит из двух подразделов: 1) репродуктивная биология Panarthropoda: половые системы, гаметогенез, строение сперматозоидов и репродуктивное поведение. 2) биология и филогения Русnagonida, с акцентом на их репродуктивную биологию: анатомия, гаметогенез, поведение и стратегии размножения.

3. Материал и методы

Материал. Изучали взрослых особей трёх видов морских пауков: *Phoxichilidium femoratum* (RATHKE, 1799) (Phoxichilidiidae), *Nymphon brevirostre*, HODGE, 1863 и *N. grossipes* (FABRICIUS, 1780) (Nymphonidae). Виды представляют два разных семейства и три репродуктивных стратегии, два вида одного рода различаются стратегиями. Все три вида массовые в районе ББС МГУ. Животных собирали в сублиторали с берега в отлив или во время легководолазных погружений. Животных содержали на биостанции в фильтрованной морской воде при температуре близкой к температуре сбора, предоставляя подходящие корм и субстрат.

Методы. Общую анатомию изучали на серийных полутонких срезах. Ультраструктуру гонад, гамет и желёз — на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ). Для выявления мускулатуры гонады и РНК в ооцитах применяли флюоресцентные красители и конфокальную лазерную сканирующую микроскопию (КЛСМ). Половой диморфизм оценивали по промерам тела и конечностей на стандартных фото, вычисляли пропорции. Различия между полами оценивали методом главных компонент и по тесту Стьюдента. Детали морфологии изучали на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Строение кладок изучали на световом и ультраструктурном уровне. Поведение документировали визуально и регистрировали на фото и видео. Экспериментально блокировали поры бедренных желёз самцов для проверки их функции в репродуктивном поведении. Факт оплодотворения подтверждали, выявляя сперматозоиды в кладках на разных этапах под микроскопом. Развитие кладок

прослеживали с помощью световой микроскопии для верификации оплодотворения. Количество изученного материала приведено в таблице 1.

Таблица 1 — Количество изученного в рамках работы материала
Для каждого метода указано количество отдельных единиц (особей, пар, штук).

Взрослые животные (особи)		<i>P. femoratum</i>		<i>N. brevirostre</i>		<i>N. grossipes</i>	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
	Полутонкие срезы	6	6	4	6	3	8
	ТЭМ	3	5	3	6	3	4
	СЭМ	3	3	3	3	2	2
	КЛСМ	3	3	3	3	3	3
	Морфометрия	15	17	20	23	25	23
Спаривания (пары)	наблюдение	18		5		4	
	съёмка	8		3		3	
Кладки	на самцах	20		53		19	
	отнятые	31		48		22	

4. Результаты

Общая анатомия. Форма гонад и их положение в теле показаны на рисунке 1. У обоих полов гонады располагаются в гемоцельном синусе, ограниченном горизонтальной септой и обкладкой средней кишки (Рис. 1в–е). У самцов *Phoxichilidium* и *Nymphon* различается число гонопоров (Рис. 1а). Железы яйцевода и гонопора обнаружены только у самок, бедренные железы — только у самцов. Железы яйценосных ножек обнаружены у самцов *Phoxichilidium* и обоих полов *Nymphon* (Рис. 1а).

Гистологическое и ультраструктурное строение яичника. Строение яичников различается в туловище и дистальной части педальных отростков. В туловище и

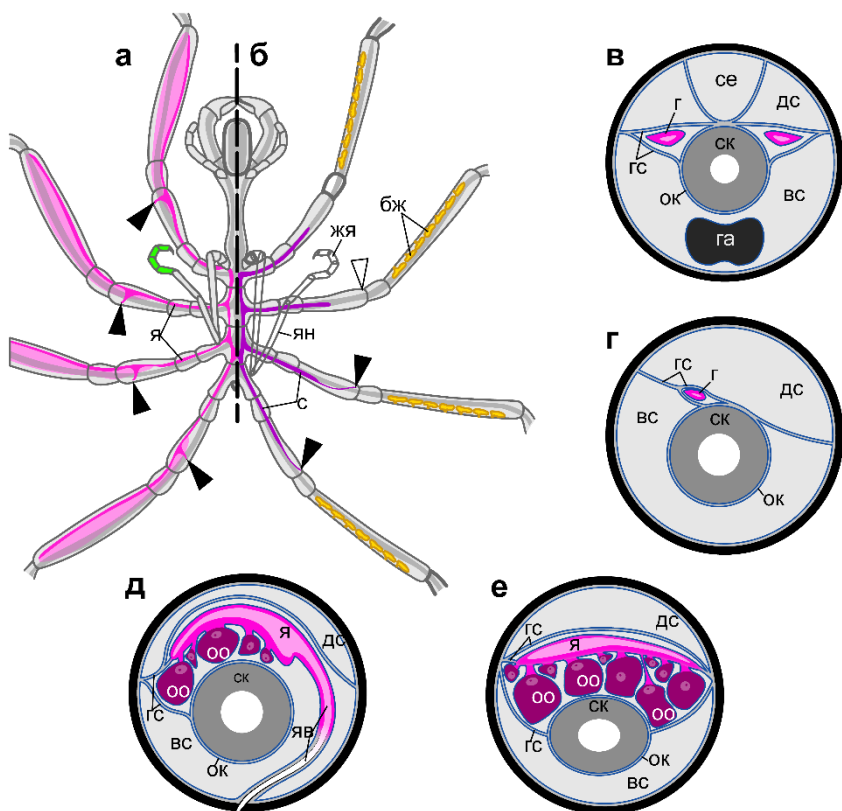


Рисунок 1 — Общая организация половой системы, схемы
а — половая система самки; **б** — половая система самца; **в** — поперечный срез через туловище; **г** — поперечный срез в проксимальной части соха 2; **д** — срез через соха 2 самки на уровне гонопора; **е** — срез через бедро самки. Сокращения: бж — бедренные железы; вc — вентральный синус гемоцеля; г — гонада; га — ганглий; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; жя — железы яйценосных ножек; ок — обкладка средней кишки; оо — вителлогенные ооциты; с — семенник; се — сердце; ск — средняя кишка; я — яичник; яв — яйцевод; ян — яйценосная ножка. Наконечники отмечают положение гонопоров, незакрашенный наконечник отмечает гонопор на второй паре ходильных ног, присутствующий только у *P. femoratum*. Тёмно-синяя обводка обозначает ВКМ. У самок *P. femoratum* отсутствуют яйценосные ножки.

проксимальной части отростков полость не выражена, стенки тонкие, отростки соматических клеток охватывают половые (Рис. 2а). В дистальной части педальных отростков полость узкая (Рис. 2б), часть клеток стенки образует стебельки, несущие вителлогенные ооциты. Дистальная часть педального отростка окружена мышечными клетками (Рис. 2в). У *P. femoratum* дорсальная стенка яичника в дистальной части сливается с дорсальным листком горизонтальной септы (Рис. 3а). У *Nymphon* яичник соединён с септой мышечными подвесками (Рис. 3б) и общими слоями внеклеточного матрикса (Рис. 3в).

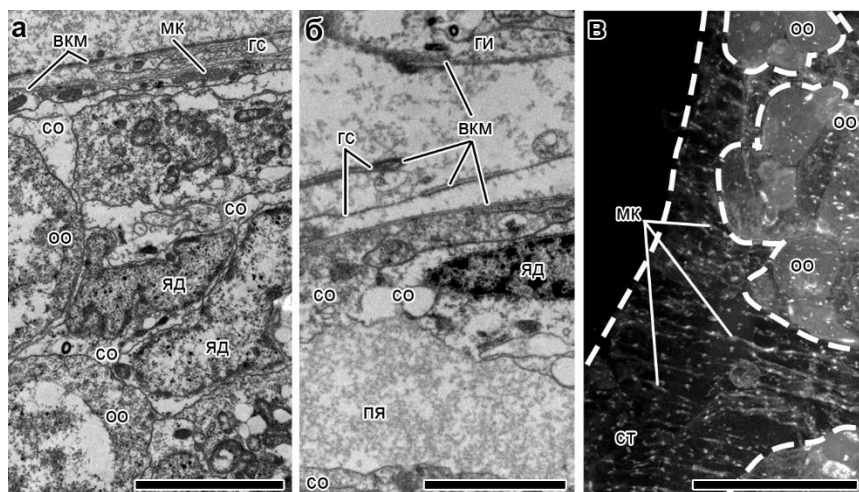


Рисунок 2 — Гистологическое и ультраструктурное строение стенки яичника

а — участок стенки в туловищной части яичника *N. brevivostre*, ТЭМ; **б** — участок дорсальной стенки в дистальной части педального отростка яичника *N. grossipes*, ТЭМ; **в** — мускулатура в дистальной части педального отростка яичника *P. femoratum*, КЛСМ, окрашивание фаллоидином. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; ги — гиподермис; гс — горизонтальная септа; МК — мышечная клетка; со — соматические клетки; оо — половые клетки; пя — полость яичника; ст — стенка яичника; яд — ядро. Масштабные отрезки: **а** — 5 мкм; **б** — 2 мкм; **в** — 30 мкм.

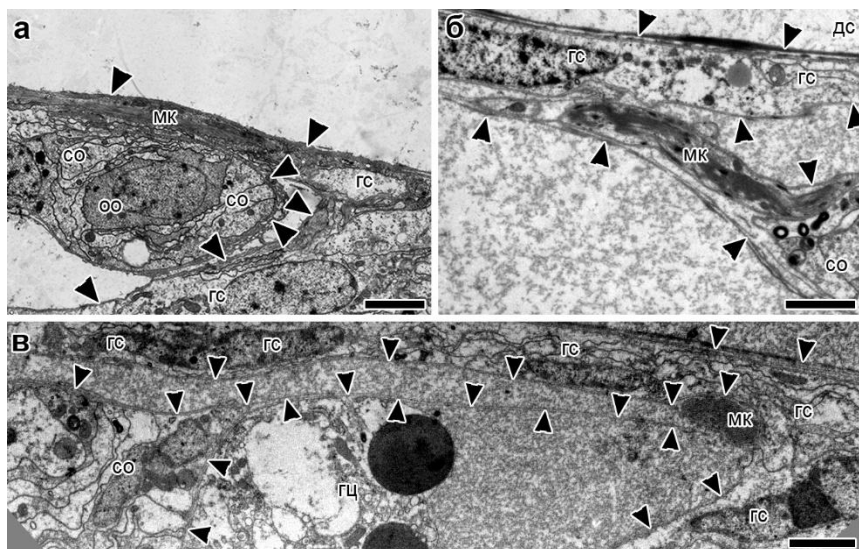


Рисунок 3 — Соединение горизонтальной септы и гонады, ТЭМ
А — участок стенки яичника в дистальной части педального отростка *P. femoratum*; **Б** — мышечная клетка, соединяющая гонаду с горизонтальной септой в туловищной части яичника *N. grossipes*; **В** — внеклеточный матрикс, переходящий со стенки яичника на горизонтальную септу в туловищной части яичника *N. brevirostre*. Сокращения: гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; МК — мышечная клетка; оо — половые клетки; со — соматические клетки стенки яичника. Наконечники отмечают ВКМ. Масштабные отрезки: **а-в** — 2 мкм

Яйцевод и гонопор. Яйцевод состоит из двух отделов: проксимальный по ультраструктуре совпадает со стенкой дистальных частей яичника, дистальный — с гиподермой. У всех видов обнаружены железы окружающие гонопор, а у *P. femoratum* также дистальную часть яйцевода.

Оогенез. Мейотические ооциты обнаружены только в туловищной части яичника. В проксимальных частях педальных отростков — только ранние превителлогенные. В дистальной части ооциты выпячиваются сквозь вентральную стенку в гемоцель, где идёт вителлогенез (Рис. 4). Поверхность контакта стебелька с ооцитом меняется в

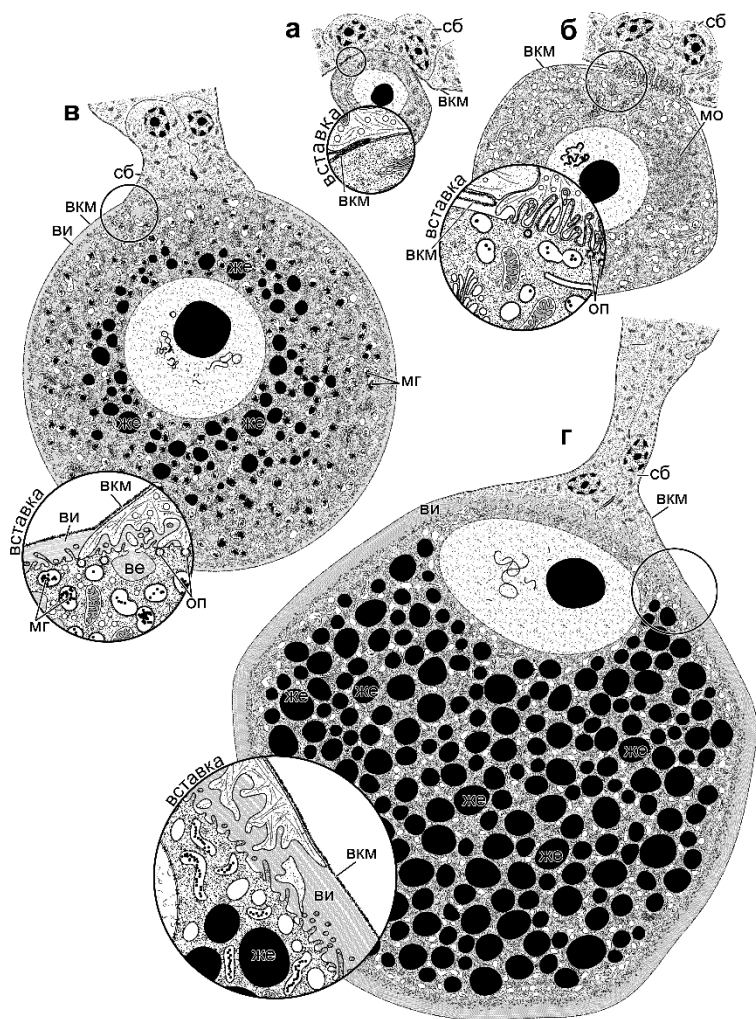


Рисунок 4 — Вителлогенез, схемы

а — поздний превителлогенный ооцит; **б** — ранний вителлогенный ооцит; **в** — поздний вителлогенный ооцит; **г** — зрелый ооцит. На вставках даны увеличенные фрагменты отражающие характерные для стадии особенности контакта со стебельком и стадию формирования вителлиновой оболочки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; же — желточные гранулы; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; оп — окаймлённые пузырьки; сб — стебелёк; яд — ядро; як — ядрышко.

ходе вителлогенеза: при накоплении желтка видны окаймлённые ямки и пузырьки с фрагментами отростков клеток (Рис. 4б, в). Число клеток стебелька растёт с размером яиц. У *N. grossipes* окаймлённые ямки и пузырьки обнаружены по всей поверхности вителлогенных ооцитов. Описаны формирование вителлиновой оболочки и митохондриальные облака (скопления митохондрий и плотной цитоплазмы), наиболее выраженные у вида с самыми крупными яйцами — *N. grossipes*.

Гистологическое и ультраструктурное строение семенника. Строение семенника гомогенно. Дорсальная стенка стерильная, её соматические клетки высокие (Рис. 5а). Половые клетки — в вентральной части, соматические клетки вентральной стенки узкие, с множеством отростков (Рис. 5б). Все соматические клетки имеют электронно-светлую цитоплазму с немногими органеллами и микротрубочками (Рис. 5а, б). Семенник окружён мышечными клетками (Рис. 5в) и отделён от горизонтальной септы слоями внеклеточного матрикса.

Семяпровод и гонопор. Состоит из двух отделов: проксимальный по ультраструктуре совпадает с дорсальной стенкой семенника, дистальный — с гиподермой. Вспомогательных желёз нет.

Сперматогенез и строение сперматозоида (Рис. 6). Сперматогенез идёт по всему семеннику, стадии распределены равномерно (Рис. 5г). Зрелые сперматозоиды вытянутые, без акросомы, с двумя центриолями (от одной — жгутик) и митохондриями в задней части (Рис. 6д), подвижные.

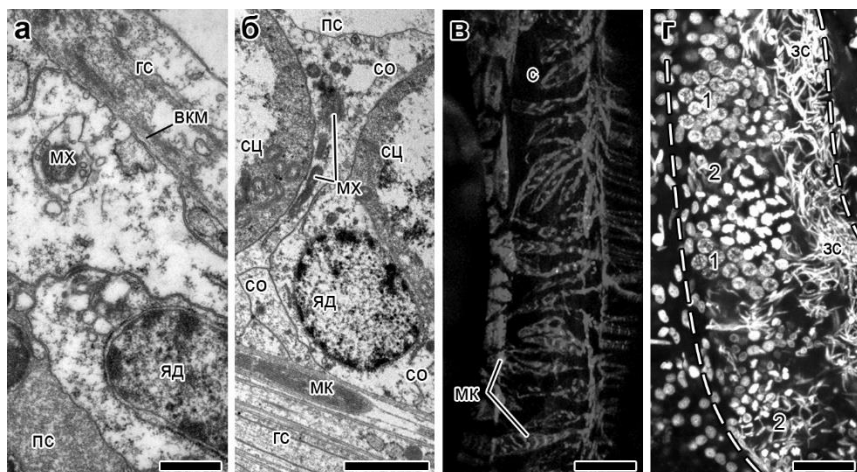


Рисунок 5 — Гистологическое и ультраструктурное строение семенника

а — участок дорсальной стенки семенника *N. brevirostre*, ТЭМ; **б** — участок вентральной стенки семенника *N. grossipes*, ТЭМ; **в** — участок семенника *P. femoratum*, КЛСМ окрашивание фаллоидином; **г** — участок семенника *N. brevirostre* (границы семенника обозначены пунктиром), КЛСМ, окрашивание ДАПИ. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; гс — горизонтальная септа; зс — зрелые сперматозоиды; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; пс — полость семенника; с — семенник; со — соматические клетки стенки семенника; сц — сперматоциты; яд — ядро. Цифрами 1 и 2 обозначены группы ядер половых клеток, находящихся предположительно на одних и тех же стадиях развития. Масштабные отрезки: **а** — 0,5 мкм; **б** — 2 мкм; **в** — 50 мкм; **г** — 20 мкм

Бедренные железы. Есть у самцов всех видов, открываются группами пор на дорсальной стороне бёдер (Рис. 1а). У *P. femoratum* развиты сильнее, чем у *Nymphon*. Описана ультраструктура.

Железы яйценосных ножек. Расположены в дистальных сегментах яйценосных ножек (Рис. 1а). У *Nymphon* — у обоих полов, у *P. femoratum* — только у самцов, самки лишены яйценосных ножек. Описана ультраструктура желёз.



Рисунок 6 — Сперматогенез и сперматозоид, схемы
а — сперматогоний; **б** — сперматоцит на стадии пахитены; **в** — ранние сперматиды; **г** — поздние сперматиды; **д** — зрелый сперматозоид.

Соотношение полов и размерный половой диморфизм. Проявляется в абсолютных размерах и пропорциях (Таблица 2). Основной вклад в межполовые различия вносят ширина туловища с учётом туловищных отростков, длина и ширина коксы 2, длина и ширина бёдер.

Таблица 2 — Индекс полового диморфизма (ИПД) изученных видов пикногонид, рассчитанный по абсолютным значениям промеров

Сокращения: д — длина; то — туловищные отростки; ш — ширина; 4-бян — 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно.

ИПД = $\bar{x}_{\text{самки}} / \bar{x}_{\text{самцы}} - 1$ (Lovich and Gibbons 1992), положительный ИПД говорит о том, что значение параметра больше у самок, отрицательный — что у самцов. Подчёркнуты значения ИПД для тех параметров, разница между которыми статистически достоверна. Жирным выделены значения ИПД, превышающие стандартное отклонение от среднего между особями одного пола.

	<i>P. femoratum</i>	<i>N. brevirostre</i>	<i>N. grossipes</i>
д туловища	0,01	0,04	-0,05
ш туловища+то	-0,11	-0,12	-0,12
ш туловища	0,34	0,03	-0,15
д 4 сегмента ян	—	-0,46	-0,36
д 5 сегмента ян	—	-0,44	-0,41
д 6 сегмента ян	—	-0,15	-0,13
ш коксы2	0,11	0,14	0,25
д коксы2	-0,15	-0,10	-0,21
ш бедра	0,39	0,21	0,18
д бедра	0,30	0,11	0,07
ш голени1	0,17	-0,06	0,04
д голени1	0,15	-0,01	0,11

Репродуктивное поведение. Спаривание включает поиск партнёра, ожидание в амплексусе, откладку и оплодотворение яиц, расставание. Во время откладки яиц гонопоры самца приближены к формирующейся кладке (Рис. 7). У *P. femoratum* в матриксе кладки на этом этапе обнаружены сперматозоиды. У *Nymphon* после передачи кладки самцу самка активно формует её в шар на яйценосной ножке самца (Рис. 8). Бедренные железы самца удалены от кладки на всех этапах (Рис. 7, 8). Блокировка их пор клеем не препятствовала спариванию и не изменила строение кладок.

Морфология кладок. У *P. femoratum* кладки рыхлые (Рис. 9а), каплевидные; у обоих видов *Nymphon* — плотные, шарообразные (Рис. 9в). Матрикс кладок представлен только разбухшими вителлиновыми оболочками яиц, дополнительного цемента нет (Рис. 9б, г, д).

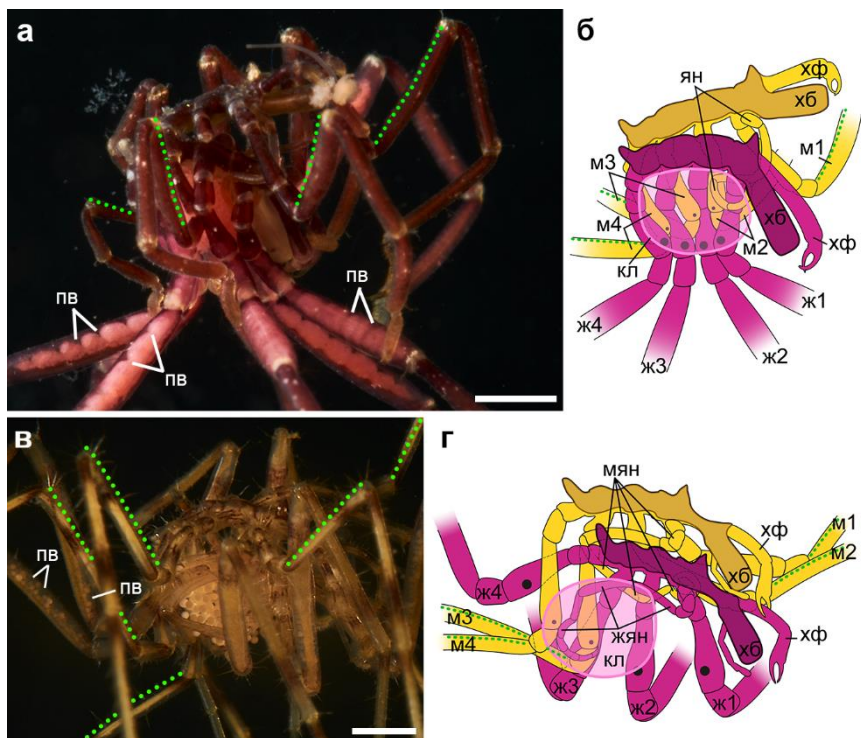


Рисунок 7 — Откладка яиц

а, б — *P. femoratum*; **в, г** — *N. brevirostre*. **а, в** — фотографии; **б, г** — схемы: самец жёлтый, самка — тёмно-розовая. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги 1–4 самки; жян — яйценосная ножка самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги 1–4 самца; мян — яйценосная ножка самца; пв — перистальтические волны в стенке яичника; хб — хобот; хф — хелифоры; ян — яйценосная ножка. Крупные чёрные круги — гонопоры самки, маленькие чёрные круги — гонопоры самца. Зелёные точки отмечают примерное положение бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: **а, в** — 1 мм.

Формирование оболочки оплодотворения.

Изучено на примере *P. femoratum*. Происходит в течение 7 часов после откладки яиц. Вероятный источник материала — цистерны шЭПР.

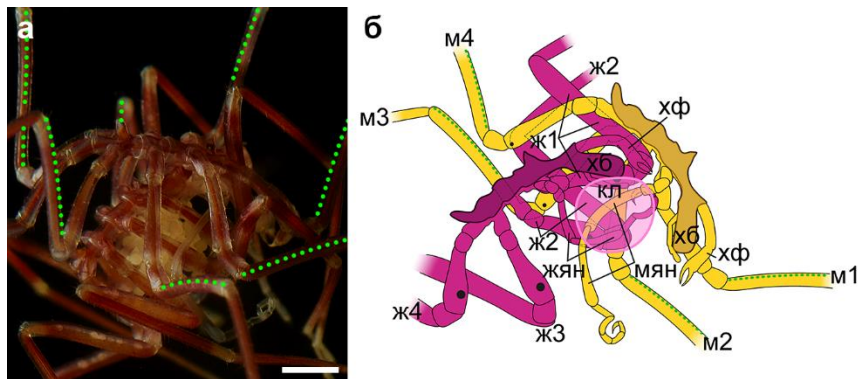


Рисунок 8 — Пара *Nymphon* во время формовки кладки
а — фотография пары *N. grossipes*; **б** — схема: самец жёлтый, самка — тёмно-розовая. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги 1–4 самки; жян — яйценосная ножка самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги 1–4 самца; мян — яйценосная ножка самца; хб — хобот; хф — хелифоры. Крупные чёрные круги — гонопоры самки, маленькие чёрные круги — гонопоры самца. Зелёные точки отмечают примерное положение бедренных желёз самца. Масштабный отрезок: **а** — 2 мм.

5. Обсуждение

Общая анатомия соответствует предыдущим описаниям (Arnaud, Bamber, 1988). Гонады заходят в конечности, яичник функционально зонирован, что характерно для миниатюрных Eichelicerata (Dunlop, 2019). У морских пауков это зонирование очевидно апоморфно и связано с уменьшением туловища и выносом вителлогенеза в ноги. Множественные гонопоры — вторичный признак (Legg и др., 2013). Позы самцов при откладке яиц позволяют предположить, что множественность гонопоров и их вынесение на ноги необходимы для их приближения к кладке при наружном оплодотворении.

Репродуктивный синус. Гонады окружены горизонтальной септой, формирующей непрерывный

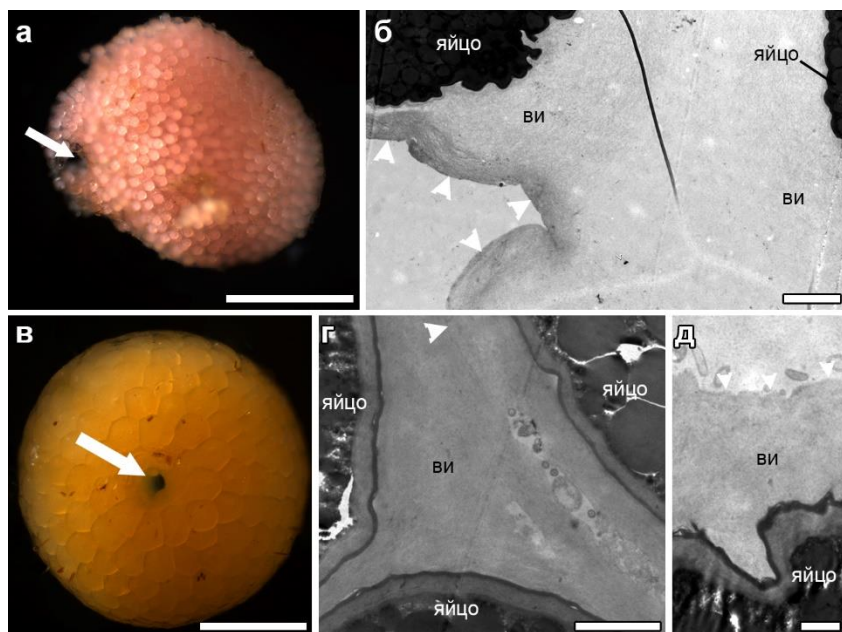


Рисунок 9 — Строение сформированных кладок
а, б — *P. femoratum*; **в-г** — *N. brevirostre*. **а, в** — фотографии живых кладок; **б, г, д** — матрикс кладок, ТЭМ. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка. Стрелка показывает отверстие в кладке, через которое была продета яйценосная ножка самца; наконечники отмечают край кладки. Масштабные отрезки: **а, в** — 500 мкм; **б, г** — 5 мкм; **д** — 2 мкм.

синус гемоцеля — мы предлагаем называть его репродуктивным. Это согласуется с гипотезой Миядзаки о гомологии септы пикногонид слившимся перикардиальной и периневральной септам других членистоногих (Miyazaki, 1998). Репродуктивный синус пикногонид гомологичен перивисцеральному синусу. Он наиболее выражен у самок вокруг вителляриев, что объясняется трофической функцией (концентрация питательных веществ для ооцитов). Частичное слияние яичника и септы может указывать на их развитие из единого зачатка.

Функциональное зонирование яичника. По ультраструктуре стенки и распределению ооцитов выделены три зоны: 1) гермарий в туловище (начало мейоза); 2) транспортная зона в проксимальной части педальных отростков (ранние превителлогенные ооциты); 3) вителлярый в дистальной части (вителлогенез). Ранее транспортную зону не выделяли (Arnaud, Vamber, 1988).

Оогенез — фолликулярный: обнаружены признаки поглощения ооцитом фрагментов клеток стебелька, у *Phoxichilidium* — градиент РНК от стебелька. Вителлогенез аутогетеросинтетический: автосинтез (развит синтетический аппарат) и гетеросинтез (клетки стебелька — источник вителлогенина или РНК). У *N. grossipes* (самые крупные яйца) пиноцитоз по всей оолемме, что указывает на большую долю гетеросинтетического желтка у видов с крупными яйцами; это подтверждается и увеличением у них числа клеток стебелька. Фолликулярный оогенез широко распространён у базальных членистоногих, следовательно, оогенез морских пауков близок к плезиоморфному для Arthropoda.

Сперматогенез. Семенник функционально гомогенен. Соматические клетки не имеют признаков секреции — семенная жидкость, вероятно, отсутствует. Это связано с наружным оплодотворением и является плезиоморфным признаком.

Оплодотворение наружное, в момент откладки яиц. Подтверждено нормальным развитием яиц отнятых о завершения откладки и сперматозоидами в кладках *P. femoratum*. Сперматозоиды с вытянутой головкой и жгутиком характерны для оплодотворения в слизистой

среде и близки к плезиоморфному для членистоногих. Утрата акросомы — вероятная апоморфия *Rusnognonida*.

Половой диморфизм: самки крупнее, их сегменты ног с вителляриями расширены. Наиболее ярко выражен у вида с мелкими многочисленными яйцами (*P. femoratum*), что согласуется с отбором на плодовитость. У самцов удлинены туловищные отростки и коксы 2 для приближения гонопоров к кладке; у *Nymphon* удлинены яйценосные ножки для вынашивания кладок. Отсутствие агрессии между особями одного пола не поддерживает гипотезу о высокой конкуренции самок (Barreto, Avise, 2008, 2010).

Формовка кладки есть только у *Nymphon*, осуществляет её самка — это противоречит устоявшемуся мнению о ведущей роли самца (Bain, Govedich, 2004). Сопоставление оригинальных и литературных данных показывает, что попытки связать строение яйценосных ножек и форму кладок преждевременны. Форма кладок, вероятно, признак семейств или более мелких групп.

Вспомогательный железистый аппарат развит слабее, чем у большинства членистоногих, включает железы гонопоров, яйцевода, яйценосных ножек и бедренные железы самцов (у *Nymphon* описаны впервые). Оригинальные данные опровергают роль бедренных желёз в склеивании кладки (Bain, Govedich, 2004; Sabroux et al., 2023): их протоки далеко от кладки, заклеивание не повлияло на формирование кладок и поведение животных. Впервые описанные железы яйценосных ножек контактируют с кладкой и, вероятно, защищают её от обрастаний (груминг и вентиляция не отмечены).

III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа представляет собой первое комплексное исследование половой системы и репродуктивной биологии *Ruspogonida*, выполненное на трёх видах с разными стратегиями размножения и таксономическим положением. Впервые детально описана ультраструктура всех функциональных зон гонад и весь гаметогенез, проведены полные наблюдения за репродуктивным поведением.

1. У всех изученных видов гонады имеют типичное для морских пауков строение: U-образную туловищную часть и pedalные отростки. Гонады располагаются в репродуктивном синусе гемоцеля, ограниченном горизонтальной септой и средней кишкой. Частичное слияние гонады с септой указывает на их возможное развитие из общего мезодермального зачатка.

2. В яичнике выявлено три функциональные зоны: впервые выделена транспортная зона помимо ранее описанных гермация и вителляция. В семенниках все стадии сперматогенеза распределены равномерно, без выраженного градиента.

3. Оогенез *Ruspogonida* фолликулярный. Вителлогенез аутогетеросинтетический, но при увеличении размера яиц доля гетеросинтетического желтка растёт. Выведение зрелых ооцитов осуществляется за счёт собственной мускулатуры яичника. Сперматогенез протекает в кластерах, разделённых отростками соматических клеток.

4. Впервые прямыми наблюдениями и экспериментально показано, что оплодотворение является наружным и происходит во время откладки яиц. Сперматозоиды всех изученных видов устроены единообразно и типичны для оплодотворения в слизистом матриксе.

5. У всех изученных видов самцы не участвуют в формовке кладок, вопреки традиционным представлениям. Не

подтверждено, что секрет бедренных желез самцов обеспечивает "цементирование" кладки. Яйца в кладке склеены вителлиновыми оболочками. У *Nymphon* самка дополнительно активно формирует компактную сферическую кладку.

6. Выявлен половой диморфизм в организации железистого аппарата. К вспомогательным железам половой системы можно отнести железы женского гонопора и бедренные железы самцов. Впервые описаны железы яйценосных ножек, характерные для обоих полов и, вероятно, участвующие в защите кладки от обрастаний.

7. У всех изученных видов выявлен половой диморфизм по числу и расположению гонопоров, межвидовые различия у самцов коррелируют с позой животных при спаривании. Выражен размерный половой диморфизм, он объясняется необходимостью приблизить гонопоры самца к кладке в момент оплодотворения и отбором на увеличение плодовитости самок.

Обособление протяжённой транспортной зоны, разделяющей гермариий и вителлярий, в яичниках и множественные гонопоры могут рассматриваться как апоморфные признаки, связанные с уменьшением объёма туловища *Ruspogonida*. Общая организация половой системы (слабое развитие железистого аппарата, отсутствие усложнений гонодуктов) и гаметогенез сохраняют плезиоморфные для членистоногих черты, что можно объяснить сохранением у этой группы наружного оплодотворения.

Таким образом, работа вносит фундаментальный вклад в понимание репродуктивной биологии морских пауков и предоставляет новые данные для сравнительной анатомии членистоногих.

Благодарности

Благодарю своего научного руководителя Богомолу Екатерину Валерьевну за интересную тему, наставничество и бесконечное терпение. Также выражаю благодарность Г.А. Колбасову, Н.В. Алексеевой, Е.В. Ворцепнёвой, Т.В. Кузьминой и И.А. Косевичу за ценные советы; водолазам ББС МГУ: А.А. Семёнову, Д.А. Озерову, Р. Шакирову, А.Д. Плаксину, А.С. Королёвой за помощь в сборе материала; А.И. Лаврову и Ф.В. Большакову за обеспечение возможностей для микроскопии на ББС МГУ и коллективу МЛЭМ МГУ за возможности электронной микроскопии; Е.Д. Никитенко, А.А. Ветровой, Ф.А. Пландину за личный пример и ценные подсказки; Я.В. Индриксон за моральную поддержку. Спасибо коллективам кафедры зоологии беспозвоночных МГУ и ББС МГУ за советы, интерес к моей работе и вдохновение. Отдельной благодарности заслуживают мои родители Алексей и Ксения Петровы за понимание и поддержку моих странных увлечений.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

**Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных
для защиты в диссертационном совете МГУ**

имени М.В. Ломоносова по специальности и отрасли наук

1. **Petrova M.**, Bogomolova E. The female reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // *Arthropod Structure & Development*. – 2024. – Vol. 81. – P. 101370. EDN: PDJMFG 1,6 п.л./1,4 п.л. Импакт-фактор 0,41 (SJR).
2. **Petrova M.**, Bogomolova E. The male reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // *Arthropod Structure & Development*. – 2024. – Vol. 83. – P. 101404. EDN: ERPBPL 1,5 п.л. /1,3 п.л. Импакт-фактор 0,41 (SJR).
3. **Petrova M.**, Bogomolova E. Live observations on the reproductive behaviour in *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Pycnogonida) // *Marine Biology*. – 2025. – Vol. 172. – № 9. – P. 151. EDN: SYWMNL 1,8 п.л. /1,6 п.л. Импакт-фактор 0,69 (SJR).
4. **Petrova M.**, Bogomolova E. Does Egg Size Matter? Female Reproductive System in Two Species of Sea Spiders with Different Reproductive Strategies (*Nymphon*, Nymphonidae, Pycnogonida) // *Ontogenez / Russian Journal of Developmental Biology*. – 2026. – Vol. 57 – № 3. – P. 143–175. EDN: QOMZVW 3,8 п.л. /3,2 п.л. Импакт-фактор 0,13 (JCI).