



## Научное наследие Юрия Алексеевича Захваткина (1941 – 2022)

### Scientific legacy of Yuri Alexeevich Zakhvatkin (1941 – 2022)

А.И. Шаталкин, К.Г. Михайлов  
A.I. Shatalkin, K.G. Mikhailov

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, ул. Большая Никитская, д.2, Москва 125009 Россия.  
Zoological Museum, Moscow State University, Bolshaya Nikitskaya Str. 2, Moscow 125009 Russia.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** зоология, эмбриология, происхождение многоклеточности, синзооспора, проморфология.

**KEY WORDS:** zoology, embryology, origin of multicellularity, synzoospore, promorphology.

**РЕЗЮМЕ.** Дан очерк жизни, творчества и педагогической деятельности зоолога и эмбриолога Юрия Алексеевича Захваткина (1941 – 2022). Показана связь эмбриологических исследований Ю.А. Захваткина с трудами выдающегося русского биолога В.Н. Беклемишева. Обсуждаются современные мо-

лекулярные подтверждения теории синзооспоры, высказанной отцом Ю.А., зоологом А.А. Захваткиным. Проиллюстрирован вклад теории проморфологии эмбриогенезов Ю.А. Захваткина в развитие этой теории.

**ABSTRACT.** A sketch of life, teaching activity and work of Russian zoologist and embryologist Yuri Alex-

---

Фото 2011 г. Автор неизвестен.

---

How to cite this article: Shatalkin A.I., Mikhailov K.G. 2023. Scientific legacy of Yuri Alexeevich Zakhvatkin (1941 – 2022) // Russian Entomol. J. Vol.32. No.1. P.123–128. doi: 10.15298/rusentj.32.1.13

eevich Zakhvatkin (1941 – 2022) is provided. Embryological studies of Yu.A. Zakhvatkin are shown to be connected with works of prominent Russian biologist Vladimir N. Beklemishev. Modern molecular evidences of synzoospore hypothesis by Alexei A. Zakhvatkin, father of Yuri A. Zakhvatkin, are discussed. Impact of the theory of promorphology of embryogeneses by Yuri A. Zakhvatkin on the development of synzoospore theory is illustrated.

16 декабря 2022 г. не стало большого ученого и талантливого педагога профессора Юрия Алексеевича Захваткина. Родился он в самом начале Великой Отечественной войны 26 июля 1941 г. в семье выдающегося ученого-зоолога Алексея Алексеевича Захваткина (1905/1906–1950) и акаролога Елизаветы Михайловны Булановой-Захваткиной (1911–1986). После школы Ю.А. поступил в 1958 г. на биолого-почвенный факультет МГУ, закончив который по кафедре энтомологии, продолжил специализацию как аспирант на той же кафедре. В 1966 г. молодой ученый успешно защитил кандидатскую диссертацию по сравнительной эмбриологии жуков-листоедов (*Chrysomelidae*). Лекции по эмбриологии насекомых, которые он читал на кафедре в качестве спецкурса, вызывали восхищение студентов. Будучи ассистентом кафедры энтомологии, Ю.А. вел летнюю практику студентов первого курса на биостанции «Чашниково» и руководил курсовыми и дипломными работами. После ухода Ю.А. из МГУ курс эмбриологии насекомых на кафедре более не читали.

В 1974 г., в очень молодом для докторанта возрасте, Ю.А. Захваткин защитил докторскую диссертацию по теме «Проморфология эмбриогенезов Членистых», представив ее на кафедре зоологии беспозвоночных. Однако, условием допуска к защите тогдашнее руководство кафедры энтомологии поставило уход диссертанта из МГУ. И Ю.А. принял приглашение ректора Тимирязевской сельскохозяйственной академии академика ВАСХНИЛ П.П. Вавилова возглавить кафедру энтомологии в этом учреждении. В 1976 г. Юрий Алексеевич перешел в Тимирязевскую академию, став руководителем кафедры. В 1987 г. он оставил заведование кафедрой, продолжая работать на ней; после реорганизации с сентября 2010 г. стал профессором кафедры защиты растений. Указатель трудов и других заслуг Ю.А. выпущен академией в 2011 г. [Юрий Алексеевич Захваткин..., 2011].

Ю.А. Захваткин считал себя учеником выдающегося биолога XX века Владимира Николаевича Беклемишева. В автобиографической повести «Посредник» он об этом сказал так: «Сначала я стал заочным и прилежным учеником Владимира Николаевича и три раза сам разговаривал с ним». И еще: «Пришлось взяться за ум и за книги [после получившей высокую оценку курсовой работы]. А.Б. Ланге помогал мне с микроскопией. По его совету взялся

штудировать “Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных” В.Н. Беклемишева. При первом чтении издания, подаренного Владимиром Николаевичем моему отцу, я нашел ключ к пониманию его мыслей. Здесь же, впервые заметил ссылку на А. Бергсона, на метафору “жизненного порыва”».

Удивительно, но научные судьбы двух незаурядных, выдающихся по своим научным достижениям ученых — учителя и ученика — показывают интересные параллели. В.Н. Беклемишеву, начинавшему в качестве перспективного морфолога, сделавшего в самом начале своего служения науке ряд серьезных обобщений, волей судьбы пришлось параллельно заняться изучением биологии личинок малярийных комаров. Эти работы ввели молодого ученого в круг новых для него проблем сначала медицинской экологии, позже — общей экологии, в которой им также были сделаны широкие обобщения, в том числе в понимании самой экологической проблематики.

Близко к этому сложилась научная жизнь Ю.А. Захваткина. «В моей “Эмбриологии насекомых” (1975) — писал он — удалось реализовать общий проморфологический (симметричный) подход В.Н. Беклемишева к развитию всего ряда Первичноротых животных — от низших Многоклеточных до самых совершенных насекомых. Результаты превзошли ожидания». С важных научных открытий в области общей биологии началась научная деятельность молодого ученого. О самих результатах мы скажем дальше. Став признанным профессионалом в области эмбриологии беспозвоночных животных, Юрию Алексеевичу волей обстоятельств пришлось пройти в качестве руководителя практическую школу сельскохозяйственной энтомологии, лучшую по тем временам, если говорить о работавших в ней ученых.

Новая для Ю.А. Захваткина сфера активности как ученого и педагога открыла перед ним возможность практического и теоретического вхождения в проблематику сельскохозяйственной и общей экологии.

Экология изучает «мир, пронизанный жизнью», которая, следуя прозрениям Ж.Б. Ламарка, творит свой «дом» и вместе с ним сама совершенствуется [Захваткин, 2012: 9]. Поэтому не правы те, которые ставят на первое место в понятии экологии значение «дом для живого». Экология для них означает дословно «науку о доме». Обычно ссылаются на то, что греч. ойкос означает дом, жилище. Но греческий термин идет от старого русского слова «век» и производного от него «вековать», т.е. жить от рождения до смерти. Поэтому в определение экологии следует добавить следующее уточнение: «это наука о жизни организмов у себя дома от рождения до смерти». Э. Геккель «под экологией понимал сумму знаний, относящихся к экономике природы». Но строителями этой природной экономики являются организмы. Поэтому именно они должны стоять в центре внимания экологии. Что собой представляют организмы как объекты природы? В их понима-

нии Ю.А. Захваткин, как и его учитель В.Н. Беклемишев [1964], следуют традиции, идущей от Жоржа Кювье: организм — это «форма, длящаяся в потоке обмена» [веществом и энергией]. Динамическую природу всего живого В.Н. Беклемишев выразил в понятии морфопротекста, ритмического процесса, как он добавил, поскольку этот процесс в норме воспроизводится у потомков организма. «Принимая во внимание — пояснял термин Юрий Алексеевич — лишь анатомические признаки, мы получаем описание отдельных стадий, как покоящихся тел; принимая во внимание одни эмбриологические признаки, мы получаем описание чистого процесса; принимая во внимание и те, и другие — приближаемся к описанию реального морфопротекста». Но главное в нем то, на чем держится жизнь организма — порождающий её поток вещества и энергии, который специфицирует морфопротекст в его конкретном морфологическом проявлении в последовательные отрезки жизни.

Организмы, связанные между собой по жизни теми или иными реальными отношениями так или иначе будут несколько иначе специфицировать поддерживающие их обменные процессы. В итоге потоки вещества и энергии, проходящие через эти, объединяемые отношениями организмы, будут выделять среди них разного рода надындивидуальные общности, к которым также приложимо понятие морфопротекста: «распространяя представления о морфопротексте на другие биосистемы, отметим их сходство с организмом, существующим в потоке обмена веществ. В потоке обмена особей существуют популяции, а в потоке популяций разных видов существуют экосистемы. Все они, включая и Биосферу, обладают в этом смысле свойствами организма». «Экология — это наука о творящей жизни. Жизнью наделены не только сами организмы, но и через них формируемые ими устойчивые общности. Поэтому экология в понимании Ю.А. Захваткина — это наука о жизни организмов и надорганизменных систем в их естественном состоянии. Последнее подразумевает, что биоценозы, ставшие, если воспользоваться метафорой дома, для организмов родными, ими и были созданы. При критическом изменении, например, условий среды, к которым организмы не приспособлены, они могут оказаться вне своего дома. Знание о жизни вне «своего дома» также являются предметом экологического изучения.

Из понимания жизни, неразрывно связанной с ее биоценотическим окружением вытекает необходимость рассмотрения экологического знания с теоретико-системных позиций. Этот подход был взят за основу Ю.А. Захваткиным при чтении им лекций по экологии и позже при подготовке фундаментального труда «Основы общей и сельскохозяйственной экологии: методология, традиции, перспективы», вышедшего двумя изданиями, в 2003 и 2012 гг.

Жизнь многомерна по своим проявлениям. Можно выделить [Захваткин, 2003: 44] пять аспектов её изучения: морфологический, физиологический, эко-

логический, онтогенетический и эволюционный. Кроме того, жизнь может изучаться на разных уровнях организации биосистем — клетка, организм, популяция, экосистема, биосфера. В итоге получается 25 объектно-методологических описаний жизни, отражающих её многомерность и разноплановость. Экологический аспект жизни обычно понимают упрощенно, как одностороннюю зависимость организма от действующих на него средовых факторов. Некоторые авторы, начиная с Ламарка, видели в жизни активную реакцию организма на действие среды. В этом смысле жизнь в её экологическом изменении сродни поведению, реализуемому, согласно Ю.А. Захваткину, на разных уровнях организации — клеточном, организменном, на популяционном и межпопуляционном уровнях и биосфере в целом. Прямым выражением приспособленности организмов к среде является стратегия воспроизводства их популяций в природе. Знание этого должно лежать в основе разработки мероприятий по управлению численностью популяций, в том числе вредителей в деле защиты растений. Учебник включает специальные главы, касающиеся становления и развития аграрной цивилизации, об экологической ситуации в мире в связи с нынешним состоянием аграрно-промышленного комплекса и оценке стратегии защиты растений, учитывающей все аспекты взаимоотношений между растениями и вредителями.

Как руководитель ведущей кафедры энтомологии в системе сельскохозяйственных вузов нашей страны Юрий Алексеевич Захваткин считал необходимым подготовить на базе читаемых им лекций по общей энтомологии учебник. Вышедший в 1986 г., переизданный в 2001 г., затем третьим изданием в 2008 г., он по-прежнему востребован и в наши дни. Никаких других учебных пособий по общей энтомологии ни переводных, ни отечественных с 1986 г. не выходило. Конечно, за более чем 30 лет появилось много новой информации. Но учебник был подготовлен в лучших традициях написания ставшей для нас теперь классической школы первых советских профессоров. Поэтому «Курс общей энтомологии» Юрия Алексеевича, написанный без особого «сельскохозяйственного» уклона и адресованный скорее фундаментальным вузам, все ещё способен выполнять свои учебные функции в качестве достаточной основы для восприятия и понимания новых данных. Жаль только, что издательство решило сэкономить на издании книги: дало очень маленькие интервалы между строчками текста и местами сильно уменьшенные иллюстрации. Поместить материалы по частной энтомологии, т.е. обзор всех отрядов насекомых, в одном общем энтомологическом учебнике, как это сделано в старых руководствах Н.А. Холодковского (последнее издание в трех томах) и Б.Н. Шванвича (обзор отрядов дан конспективно), в настоящее время уже невозможно. К счастью, эту лауну закрывает недавно вышедший двухтомник Н.Ю. Ключе «Систематика

насекомых» [2020]. Авторы этого текста не видят среди российских коллег-энтомологов лиц, способных написать новый современный учебник по общему энтомологии.

Отец Ю.А. Захваткина был автором оригинальной теории происхождения многоклеточных путем интеграции жизненного цикла простейших в онтогенез Metazoa, не получившей признания ни при жизни Алексея Алексеевича, ни после его ранней смерти. «Эмбриологи и зоологи оставались привержены мечниковской Фагоцителле. Лишь В.Н. Беклемишев принял её с восторгом, как самый серьезный вклад в конструктивную (типологическую) морфологию, и развил представление о первичном седентарном предке взрослых Многоклеточных». Согласно этой теории, «одноклеточная материнская особь уже не делится сразу же на две дочерние особи, а, продолжая избыточный, не прерываемый делениями рост (гипертрофическую дистомию), увеличивает свои размеры в сотни и тысячи раз [прогамный период]. Затем [после оплодотворения: сингамный период] она приступает к серии чередующихся, сближенных во времени (палинтомических) делений, при которых формирующиеся клетки, не успевая вырасти, дифференцироваться и обрести самостоятельность, приступают к делениям в свою очередь [метагамный период]». У простейших после серии палинтомических делений зигота распадается на непитающиеся зооспоры, плававших за счет запасов желтка зиготы. Прикрепляясь со временем ко дну, они образуют питающуюся стадию в виде отдельных клеток или их колоний.

Близкий способ развития наблюдается у некоторых представителей метагенетических гидромедуз и известковых губок. У них в отличие от простейших в ходе палинтомических делений зиготы формируется непитающаяся расселительная бластулообразная личинка, которую А.А. Захваткин предложил называть «синзооспорой». Личинка, образованная одним слоем жгутиконосных клеток, свободно плавала в толще воды. Существуя за счет запасов желтка, обеспечивала расселение вида. Израсходовав запасы, личинка устремлялась на дно и прикреплялась так, что бластопор оставался свободным. Вокруг него формировались щупальца полипы. Итак, формирование личинки, перешедшей на иждивение материнского организма (гипертрофированной будущей яйцеклетки) определило развитие многоклеточности. Этот переход был сопряжен с эмбрионизацией развития и чередованием последовательных поколений, которое устанавливается на уровне многоклеточных особей, а не их клеток. Аргументы в пользу первой в эскизной форме были опубликованы в 1953 г., в посмертном «Сборнике научных работ профессора А.А. Захваткина». Эмбрионизация связана со сменой осей, определяющих планы строения. Отсюда интерес Юрия Алексеевича к работам В.Н. Беклемишева по проморфологии. Результаты этого интереса нашли отражение в монографии «Эмбриология насекомых»

[1975], основанной во многом на материалах докторской диссертации.

В 2009 г. вышла знаковая статья отечественных авторов [Mikhailov et al., 2009: 758; см. также Алёшин, 2013: 30–32], в которой доказывалось, что «гены, которые обычно контролируют развитие многоклеточных животных, дифференцировку клеток, межклеточную адгезию и адгезию клетки к матриксу, обнаружены у различных одноклеточных родственников Metazoa, что предполагает происхождение генетических программ клеточной дифференцировки и адгезии в корне филогенетического дерева опистхонтных организмов». Филум Opisthokonta образован двумя сестринскими ветвями, одна из которых включает грибы, за вычетом оомицетов и их родственников, другая (Holozoa) — многоклеточных животных, из одноклеточных к голозойным относятся воротничковые жгутиконосцы, филастерии и ихтиоспории.

Из предложенных теорий происхождения многоклеточных этим новым данным геномной эры более всего отвечает теория синзооспоры. Правда, указать на предковую группу среди известных ныне голозойных простейших пока не получается. Половое размножение неизвестно у мезомицетозоев (филастерии + ихтиоспории); палинтомическому делению у них подвергается гипертрофированная ‘спора’. Но аналогичные случаи известны и среди животных, например, в развитии партеногенетических яиц у тлей. Клеточный гипертрофический рост, известный у ихтиоспорий, отсутствует у хоанофлагеллят [р. 763]. Среди одноклеточных Holozoa пока не найдены формы, у которых образование многоклеточной стадии было бы связано со слиянием гамет [Ros-Rocher et al., 2021: 13].

Теория синзооспоры, дополненная молекулярными механизмами, лежащими в основе многоклеточности у животных, получила большую поддержку в последующих исследованиях. В рамках данной теории одной из главных проблем является происхождение типов клеток животных в качестве ключевого этапа их эволюции от одноклеточных предков. «гипотеза перехода от временной к пространственной дифференцировке (Захваткин, 1949; Mikhailov et al., 2009; Sebé-Pedrys et al., 2017)... предполагает, что клеточная дифференцировка предшествовала многоклеточности, основываясь на наблюдении, что многие современные микробные эукариоты могут переключаться между различными фенотипами клеток в течение своей истории жизни» [Brunet, King, 2017: 131–132]. Эти чередующиеся во времени фенотипы, например, амебOIDный и жгутиковый у одноклеточных голозойных организмов «предполагают, что они представляют собой стабильные типы клеток, подобные клеткам животных, а не примеры кратковременной фенотипической пластичности» [там же, р. 132]. Об этом свидетельствует нахождение у мезомицетозоев транскрипционного фактора *Wrachygu*, контролирующего у животных в числе прочего гены, отвеча-

ющие за подвижность клеток, в том числе эмбриональных [р. 134].

Итак, основная проблема перехода от одноклеточной к многоклеточной организации у животных касается механизмов конверсии разных клеточных состояний, сменяющих друг друга в жизненных циклах одноклеточных, в пространственную диверсификацию разных клеточных типов, характерную для многоклеточных. Значит, сначала необходимо понять, как разные клеточные типы пространственно связаны между собой в процессе развития животных. В классической зоологии эта проблема решалась через анализ планов строения с выделением пространственно сравнимых составляющих. В самом общем виде речь шла об изучении архитектоники объектов — знания о том, что изучаемая вещь представляет собой в конструкторном плане. Науку, изучающую архитектуру организмов В.Н. Беклемишев назвал проморфологией. Чтобы понять конструкцию организма, надо знать, как он действует, живет. Следовательно, архитектурное описание организма есть описание самой жизни, включая знания о её энергетических и материальных источниках. Архитектонический подход В.Н. Беклемишев противопоставлял предикативному описанию организмов через анализ общих признаков, их сходств и различий.

Следуя В.Н. Беклемишеву, успешно применившему проморфологический подход при написании «Основ сравнительной анатомии беспозвоночных», Ю.А. Захваткин [1974, 1975, 2003], как он сам пишет, «попытался выделить наиболее общие свойства эмбриогенезов и рассмотреть преобразование этих свойств в ряду Первичноротых животных (Protostomia) — от низших многоклеточных до самых совершенных насекомых». В понятие проморфологии эмбриогенезов также входит изучение «переходов между стадиями, и сам процесс, ведущий к реализации плана строения той или иной стадии развития. Один из важнейших аспектов онтогенетического подхода — изучение пространственных отношений развивающегося зародыша и яйцеклетки — проблемы, которая рассматривает соотношения морфологических осей в онтогенезе».

Работы этого цикла, давшие материал для успешной защиты Ю.А. Захваткиным докторской диссертации (1974) и издания оригинальной монографии [1975], представляют собой реальный большой вклад ученого в разработку проблемы происхождения многоклеточных животных в рамках предложенной его отцом гипотезы синзооспоры. Молекулярное обоснование этой гипотезы, о котором говорилось выше, носит пока ограниченный характер и касается более предикативного сопоставления одноклеточных и многоклеточных.

Насущная задача, следовательно, состоит в том, чтобы приблизиться к описанию генетических основ архитектоники организмов. С общих позиций речь может идти об описании развернутой во времени и пространстве иерархической системы взаимодействующих между собой специфических мак-

ромолекул, которые определяют онтогенетические компартменты, отделяющие друг от друга группы клеток с альтернативной проспективной судьбой. Что известно на сегодняшний день. У последнего одноклеточного предка животных появляются трансмембранные гомологи Notch-сигнального пути, обеспечивающего у животных латеральную специализацию смежных клеток, которые дифференцируются в разных направлениях. Другие сигнальные молекулы, участвующие в пространственной специализации клеток, белок Hedgehog, факторы роста Wnt, трансформирующий фактор роста TGF- $\beta$  и нерецепторная протеин-тирозин киназа JAK из JAK-STAT сигнального пути пока не найдены у одноклеточных Holozoa, но должны были быть представлены у последнего (многоклеточного) предка животных [Ros-Rocher et al., 2021: 5]. По предложению этих авторов [р. 13], переход от одноклеточных к многоклеточным был связан с заменой внешнего управления через факторы среды процессами клеточной трансдифференцировки во времени у первых на внутреннее регулирование в пространстве посредством сигнальных молекул, транскрипционных и трансляционных факторов у вторых. Пока не вполне ясно, как осуществлялась автономизация аппарата внутреннего управления, нашедшая выражение в процессах эмбрионизации развития и интеграции поколений в качестве ведущих тенденций преобразования онтогенезов в становлении и развитии многоклеточных животных.

Думается осталось недолго ждать, когда эти и другие ключевые процессы в эволюции животных будут описаны на языке регуляторных генов и их продуктов. Это касается и архитектоники организмов, т.е. пространственной организации частей тела организма. Она, как стало ясно в последние годы, определяется особыми генетическими модулями из кластеров регуляторных генов, фиксирующих в чистом виде пространственно-временные отношения между компонентами развивающейся структуры независимо от их материального исполнения (новый тип гомологий). Ю.А. Захваткин [2008] уже сделал первые шаги к насыщению своих построений доказательствами со стороны генетики, изучающей роль генов в развитии. Символично, что он под именем своего отца был причислен к создателям теории синзооспоры: «забытая теория была возрождена Михайловым и др. (Mikhailov et al., 2009). Они утверждали, что в дополнение к теории Гастреи Геккеля (Haeckel, 1874) и теории плакулы Бючли (Butschli, 1884) новые данные и понимание регуляции генов и развития клеток поддерживают совершенно другой сценарий, теорию синзооспоры (Zakhvatkin, 1949, Sachwatkin, 1956, Zakhvatkin, 2008)» [Schierwater et al., 2010: 300–301].

Здесь мы имеем удивительный пример ученой династии (отец и сын), работавшей над решением важнейшей общепромеологической проблемы происхождения многоклеточных животных. Отцу не суждено было узнать, что его теория, непринятая науч-

ным сообществом, с развитием науки получила признание.

Другим родительским проектом, «переданным» сыну для завершения, был курс акарологии. Он задумывался и обсуждался еще Алексеем Алексеевичем, какие-то наброски, планы и конспекты были им написаны, но преждевременная смерть помешала практической реализации проекта. Мать Юрия Алексеевича, заручившись поддержкой сына, уже ставшего сложившимся ученым, начала работу над рукописью книги и подготовила большую часть текста. Задерживали, как это часто бывает, соавторы. Со смертью Елизаветы Михайловны книга не была закончена, а часть рукописи утеряна. В отсутствие отечественных руководств по акарологии Юрий Алексеевич счел важным завершить начатое отцом, матерью и старшими коллегами с кафедры энтомологии МГУ. В предисловии Ю.А. скромно оценивает свою попытку написания такого курса лекций и высказывает надежду, что его книга побудит специалистов-акарологов к написанию настоящего учебника. Часть книги Ю.А. посвящена другим паукообразным, помимо клещей. Т.е. речь идет об акарологии с основами арахнологии; такой курс, насколько нам известно, читал в 1950-е годы на кафедре энтомологии МГУ А.Б. Ланге. Отличают этот учебник и ключи для определения основных группировок клещей, вплоть до уровня семейства [Захваткин, 2012]. Это важно для столь разнообразной по своему внешнему строению группы животных. Но прошло более десяти лет, пособие Ю.А. переиздают, а акарологи свой учебник так и не написали...

В заключение надо сказать, что Ю.А. вырос в настоящей зоологической семье. Его старшая сестра Наталья (1937 г.р.) также закончила кафедру энтомологии МГУ. Перед самой войной его отец получил однокомнатную квартиру, что нечасто происходило в те времена. По кафедральной легенде, чтобы не мешать детям спать, А.А. Захваткин часто работал по ночам на кухне. Там, на кухне, и был в основном написан том «Фауны СССР» по тироглифоидным клещам, вышедший в 1941 году...

Память о Юрии Алексеевиче всегда будет жить в сердцах тех, кто его знал. Его ученики продолжают дело учителя и передадут память о нём своим воспитанникам.

**Благодарности.** Авторы благодарны С.Я. Попову за предоставление фотографии из архива РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева. Работы выполнены в рамках гостемы Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия» (номер ЦИТИС 121032300105-0).

## Литература

Алешин В.В. 2013. Филогения беспозвоночных в свете молекулярных данных: перспективы завершения филогенетики

- как науки // Современные проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2. С.9–38.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. М.: Сов. наука. Т.1. Проморфология. 432 с.; т.2. Органология. 446 с.
- Горбачев И.В., Гриценко В.В., Захваткин Ю.А., Исаичев В.В., Исаичев С.В., Кручина С.Н., Попов С.Я. и др. 2002. Защита растений от вредителей. / Под ред. В.В. Исаичева. М.: Колос. 468 с.
- Гриценко В.В., Захваткин Ю.А., Исаичев В.В., Кручина С.Н., Митюшев И.М., Соломатин В.М., Третьяков Н.Н. 2017. Практикум по энтомологии: Учебное пособие. Издание стереотипное. Под ред. проф. Ю.А. Захваткина и проф. Н.Н. Третьякова. М.: Книжный дом «Либроком» / URSS. 296 с.
- Захваткин А.А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных. М.: Сов. наука. 394 с.
- Захваткин Ю.А. 1969. Проморфология яйца насекомых // Журн. общ. биол. Т.30. № 4. С.426–441.
- Захваткин Ю.А. 1969. Морфология дробления яйца Collembola // Зоол. журн. Т.48. № 7. С.1029–1041.
- Захваткин Ю.А. 1969. Проблема морфологии дробления яйца Articulata // Зоол. журн. № 9. С.1277–1289.
- Захваткин Ю.А. 1970. Морфологическая теория бластокинезов // Журн. общ. биол. Т.31. № 5. С.550–556.
- Захваткин Ю.А. 1975. Эмбриология насекомых. М.: Высшая школа. 320 с.
- Захваткин Ю.А. 1986. Курс общей энтомологии. М.: Агропромиздат. 320 с.
- Захваткин Ю.А. 1992. Словарь – справочник энтомолога. «Нива России». 336 с.
- Захваткин Ю.А. 2003. Основы общей и сельскохозяйственной экологии: методология, традиции, перспективы М.: «Мир», Колос. 360 с.
- Захваткин Ю.А. 2008. Преемственность поколений и их интеграция // Журнал общей биологии. Т.69. № 2. С.243–263.
- Захваткин Ю.А. 2012. Акарология наука о клещах. История развития. Современное состояние. Систематика. Учебное пособие. М.: Книжный дом «Либроком» / URSS. 192 с.
- Захваткин Ю.А., Митюшев И.М., Третьяков Н.Н. 2018. Биология насекомых: Учебное пособие. М.: Книжный дом «Либроком» / URSS. 392 с.
- Захваткин Ю.А., Монастырский А.Л. 1981. Таблицы выживания для оценки и сравнения ИПС // Защита растений. № 4. С.16–18.
- Захваткин Ю.А., Монастырский А.Л. 1986. Типы биологических систем и возможные аспекты их рассмотрения // Журн. общ. биол. № 2. С.129–138.
- Клюге Н.Ю. 2020. Систематика насекомых, или принципы кладондезиса. М.: Т-во науч. изданий КМК. Т.1, с.i–iv, 1–509, i–v; т.2, с.i–iv, 511–1037, i–v.
- Юрий Алексеевич Захваткин. Биобиблиографический указатель. 2011. / С.Я. Попов, Н.В. Дунаева (сост.). М.: Изд-во РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева. 39 с.
- Brunet Th., King N. 2017. The origin of animal multicellularity and cell differentiation // Dev. Cell. Vol.43. No.2. P.124–140.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A., Troshin P.V., Rusin L.Y., Lyubetsky V.A., Panchin Y.V., Mylnikov A.P., Moroz L.L., Kumar S., Aleoshin V.V. 2009. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // Bioessays. Vol.31. No.7. P.758–768.
- Ros-Rocher N., Pérez-Posada A., Leger M.M., Ruiz-Trillo I. 2021. The origin of animals: an ancestral reconstruction of the unicellular-to-multicellular transition // Open Biology. Vol.11. Art.200359.
- Schierwater B., Eitel M., Osigus H.-J., Bergmann T. et al. 2010. Trichoplax and Placozoa: one of the crucial keys to understanding metazoan evolution // R. Desalle, B. Schierwater (eds.). Key transitions in animal evolution. Boca Raton: CRC Press. P.289–326.
- Sebé-Pedrós A., Degnan B.M., Ruiz-Trillo I. 2017. The origin of Metazoa: a unicellular perspective // Nat. Rev. Genet. Vol.18. P.498–512.