

AD MEMORIAM

Выдающийся эмбриолог-эволюционист (памяти О. М. Ивановой-Казас)

А. К. Дондуа

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
akdongdua@mail.ru

17 января 2015 г. на 102-м году жизни скончалась Ольга Михайловна Иванова-Казас, выдающийся исследователь сравнительной и эволюционной эмбриологии животных. О. М. родилась 28 декабря 1913 г. в Санкт-Петербурге в семье Александры Александровны Ряшенцевой и Михаила Ильича Казаса, военного врача, который в это время повышал квалификацию в Военно-медицинской академии. Детские годы О. М. прошли в переездах. Сначала Евпатория, затем, после революции, Кронштадт, Ораниенбаум и снова Крым. В 1930 г. О. М. окончила среднюю школу № 2 в Евпатории (бывшая женская гимназия Рущинской) и, намереваясь поступить в университет, переехала в Ленинград. Поступление в Ленинградский государственный университет состоялось в 1931 г., так как, чтобы получить право поступления, О. М. пришлось пройти «трудовое перевоспитание». О. М. вспоминала:

В Ленинграде меня ждало разочарование — меня не приняли. Надо сказать, что тогда для поступления в вуз не надо было сдавать никаких экзаменов (вступительные экзамены снова ввели только через 2 года), а важно было иметь пролетарское или крестьянское происхождение. Детей служащих принимали очень неохотно, а мое положение ухудшалось еще из-за того, что в метрике было сказано, что мой отец дворянин и как военный врач в 1913 г. уже находился в довольно высоком чине. Стало ясно, что для поступления в университет мне нужно «повариться в пролетарском котле» и заработать рабочий стаж¹.

Так О. М. неожиданно для себя стала осваивать переплётное дело в Ленинградской полиграфической школе фабрично-заводского ученичества. После фабзавуча О. М. в 1931 г. была принята в Ленинградский государственный университет на только что созданный (1930) биологический факультет (Дейнека, 1935). С первых дней пребывания в Университете О. М. попала на кафедру зоологии беспозвоночных, которую

¹ Воспоминания. Рукопись из личного архива О. М. Ивановой-Казас.

в то время возглавлял выдающийся исследователь и педагог профессор Валентин Александрович Догель. Непосредственным руководителем О. М. был доцент Андрей Петрович Римский-Корсаков, которого она впоследствии часто вспоминала с большой теплотой и благодарностью. Будучи студенткой, О. М. увлеклась исследованием развития оболочников, интерес к которым сохранился у неё и в более зрелые годы. Дипломная работа, защита которой состоялась в октябре 1936 г., называлась «Личинка *Dendrodoa (Styelopsis) grossularia* и ее дифференцировка». На третьем курсе, по свидетельству О. М., самым интересным для неё предметом была эмбриология, курс которой читал выдающийся сравнительный эмбриолог проф. П. П. Иванов (Жинкин, 1945; Кнорре, 1958). Эмбриология настолько увлекла О. М., что она даже сделала попытку перейти для специализации к П. П. Иванову. Эта попытка, однако, была пресечена В. А. Догелем. Тем не менее в 1936 г. после окончания Университета О. М. вместе со своими друзьями — А. Г. Кнорре и В. А. Цвиленовой — поступила в аспирантуру в отдел морфологии Всесоюзного института экспериментальной медицины. В этом отделе, возглавляемом проф. А. А. Заварзиным (будущим академиком), была создана лаборатория эмбриологии под руководством П. П. Иванова, где О. М. выполнила и в 1940 г. защитила кандидатскую диссертацию «Признаки гистологической дифференцировки при развитии асидии *Dendrodoa grossularia*». По материалам диссертации О. М. опубликовала две капитальные работы, посвящённые организации личинки и дифференциации тканей внутренней среды асидии *Dendrodoa grossularia*. После этих исследований акад. А. А. Заварзин мог спокойно сказать: «В отношении степени изученности эмбрионального гистогенеза тканей внутренней среды *Dendrodoa* является, может быть, единственным исключением среди всех беспозвоночных» (Заварзин, 1945, с. 271).

После защиты кандидатской диссертации О. М. была принята ассистентом во Второй Медицинский институт² на кафедру общей биологии, которую возглавлял П. П. Иванов. Здесь О. М. получила первый опыт педагогической работы, которую затем она выполняла в течение более полувека, став известным профессором, содержательные и ясные лекции которого неизменно оставляли глубокий след в сознании новых и новых поколений студентов, специализирующихся в области эмбриологии. Педагогическая работа была важным элементом творчества О. М., которая считала, что научные работники, если они не хотят ограничить свой кругозор какой-то узкой областью, должны участвовать в педагогической работе.

Незадолго до войны О. М. вышла замуж за Артемия Васильевича Иванова, крупного морфолога-эволюциониста, впоследствии академика и лауреата Ленинской премии. В 1938 г. у них родилась дочь Марина. Летом 1941 г., когда началась война, девочка была у бабушки Александры Александровны в Евпатории. Вместе с А. А. она была эвакуирована в Краснодар, а затем и в Саратов, куда О. М. вместе с мужем была вывезена в 1942 г. из блокадного Ленинграда. В 1943 г. в Саратове в семье Ивановых родился сын Михаил. Впоследствии и Марина, и Миша окончили биологический факультет Ленинградского университета. Позднее, после кончины А. В. Иванова, О. М. осталась на попечении сына, который заботливо ухаживал за своей «матушкой», как он её называл, до последнего дня, до последнего вздоха.

В Саратове О. М. была зачислена ассистентом кафедры зоологии беспозвоночных Ленинградского университета, в стенах которого проработала до выхода на пенсию в 1982 г. В Саратове О. М., занялась эмбриологией насекомых, и первым её энтомо-

²Ныне Санкт-Петербургская медицинская академия им. И. И. Мечникова.



О. М. Иванова-Казас, Артемий Васильевич Иванов и Михаил Ильич Казас — отец О. М. Евпатория, лето 1962 г. (здесь и далее — фото из семейного архива М. А. Иванова-Казас)

логическим объектом стал вполне доступный в военное время малярийный комар. В 1944 г., когда появилась возможность реэвакуации университета, О. М. вместе с мужем и детьми возвратилась в Ленинград и продолжила научную работу на кафедре зоологии беспозвоночных.

Следующий крупный этап в творчестве О. М. начался в послевоенный период. Её внимание привлекло эмбриональное развитие паразитических перепончатокрылых — наездников, что было поддержано В. А. Догелем, разрабатывавшим проблемы экологической паразитологии. Паразитические виды *Hymenoptera* были особенно интересны тем, что при паразитизме, как подчёркивает О. М., наблюдаются сильные адаптивные изменения, охватывающие подчас всю организацию животного (Иванова-Казас, 1961). Исследования по эмбриологии перепончатокрылых завершились в 1959 г. защитой докторской диссертации «Сравнительная эмбриология и филогения у перепончатокрылых», оппонентами на которой выступили такие крупные эмбриологи, как П. Г. Светлов, Д. М. Штейнберг и Л. Н. Жинкин, высоко оценившие работу О. М. На фоне известного угасания интереса к сравнительной эмбриологии изданная по материалам диссертации в 1961 г. монография «Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых» была существенным и, может быть, даже неожиданным, вкладом в развитие общей эмбриологии. Этот труд, особенно та его часть, которая посвящена эндопаразитическим формам, выполнен не на «модельных» объектах, легко доступных исследователю, а на видах, изучение эмбриогенеза которых представляет немалые трудности и требует большой сосредоточенности исследователя, хотя бы из-за микроскопических размеров (0,05–0,2 мм) изучаемых объектов. На этих исключительно сложных для получения эмбриологического материала животных О. М.



О. М. Иванова-Казас на морской биологической станции ЗИН «Картеш», 1968 г.

выполнила скрупулезные исследования представителей различных семейств и продемонстрировала широкий спектр адаптивных изменений эмбриогенеза. Она показала, что резкое сокращение количества желточных включений у некоторых видов сопровождается радикальным изменением типа дробления. О. М. установила существование двух разновидностей раннего онтогенеза наездников. Во-первых, у наездников может происходить дезэмбрионизация развития, при которой эмбриональное развитие упрощается и наблюдается раннее образование личинки, способной к активному питанию (*Prestwichia*); и, во-вторых, у них может возникнуть развитие с формированием трофанниона, обусловленное ранней специализацией клеток зародыша (сем. *Platygasteridae* и *Encyrtidae*). Переход к паразитизму вызывает упрощение

структуры яйца, что, в свою очередь, может стать предпосылкой полиэмбрионии. В своём мастерски выполненном исследовании О. М. выделила шесть типов развития перепончатокрылых, показав удивительную пластичность онтогенеза представителей отряда Нуменоптера. За исследования эмбриологии перепончатокрылых О. М. Иванова-Казас в 1959 г. была удостоена премии им. А. О. Ковалевского АН СССР. Позднее эти работы были обобщены в монографии (Иванова-Казас, 1961). Выход в свет книги по эмбриологии перепончатокрылых — объективно выдающееся событие в истории сравнительной и эволюционной эмбриологии. Можно только сожалеть, что изданная на русском языке эта книга осталась малодоступной для западного читателя.

В 1954 г. О. М. Иванова-Казас была приглашена занять должность доцента на кафедре эмбриологии Ленинградского университета, которой в то время руководил проф. Б. П. Токин. С 1962 г. она — профессор кафедры. Несомненной заслугой О. М. как университетского педагога было воссоздание курса «Сравнительная эмбриология беспозвоночных», который она читала для студентов, специализирующихся на кафедре. Этот курс отличался фундаментальностью проработки материала. По воспоминаниям слушателей, лекции О. М. были насыщены фактическим материалом и вместе с тем они, как правило, содержали подробный анализ теоретических проблем сравнительной и эволюционной эмбриологии. Имея за плечами опыт эмбриологических исследований на море, полученный ещё в студенческие годы, О. М. всемерно способствовала организации на кафедре учебной морской практики, принимая непосредственное участие в ней на Белом, Баренцевом и Японском морях.

Важное положение в системе образования эмбриологов занял и разработанный О. М. оригинальный курс, посвящённый проблемам бесполого размножения. О содержании этого курса можно судить по монографии «Бесполое размножение животных», изданной в 1977 г. (Иванова-Казас, 1977). В монографии бесполое размножение рас-

смачивается как особый тип индивидуального развития животных — бластогенез. Автору удалось обобщить обширный фактический материал, характеризующий бесполое размножение у представителей 16 типов беспозвоночных — от низших до хордовых и, что особенно важно подчеркнуть, дать общий очерк возникновения и эволюции бластогенеза, равно как и его связи с восстановительными процессами. Эта книга — своеобразный вызов современным биологам развития, своего рода предложение продолжить начатый О. М. анализ бесполого размножения с учётом достижений молекулярной биологии и генетики развития.

Активная работа над курсом по сравнительной эмбриологии позволила О. М. приступить к изданию занимающей совершенно особое положение в эмбриологической литературе шеститомной серии монографий по эмбриологии беспозвоночных. Первая книга серии, посвящённая низшим многоклеточным, вышла в свет в 1975 г. (Иванова-Казас, 1975). В 1977 г. опубликована книга по эмбриологии трохофорных, щупальцевых, шетинкочелюстных и погонофор (Иванова-Казас, 1977). В следующем году вышли две книги — одна по эмбриологии иглокожих и полухордовых, а вторая по эмбриологии низших хордовых (Иванова-Казас, 1978а, б). Эмбриологии членистоногих посвящены две книги, последняя из которых, об эмбриологии насекомых, увидела свет в 1981 г. (Иванова-Казас, 1981). Этот капитальный труд, общий объём которого составил примерно 125 печатных листов, как бы подвёл итоговую черту сравнительно-эмбриологическим исследованиям морфологов первой половины XX столетия, предвзявая новый этап в истории сравнительной эмбриологии, связанный с изучением молекулярно-биологических механизмов эмбриогенеза. Говоря об издании этой серии книг по сравнительной эмбриологии, нельзя не вспомнить с благодарностью Владимира Леонидовича Касьянова (Исаева, 2007), выпускника кафедры эмбриологии ЛГУ, который в немалой степени способствовал реализации этого грандиозного проекта, обеспечивая «листаж», финансирование и т.п. Оценивая это шеститомное издание, можно назвать то, что совершила О. М., подвигом. Ничего подобного этому изданию — по обилию фактического материала, ясности изложения, богатству иллюстративного материала — нет не только в русской, но и в мировой литературе. Но... нет пророка в своем отечестве! Этот труд, остающийся и в наши дни бесценным источником информации и для начинающих студентов, и для маститых специалистов, не был отмечен ни академической, ни правительственной премией. Совместно с доцентом кафедры Е. Б. Кричинской О. М. написала и допущенный Министерством высшего и специального образования СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей высших учебных заведений «Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных» (Иванова-Казас, Кричинская, 1988).

Логическим продолжением сравнительной эмбриологии, продемонстрировавшей удивительное многообразие типов развития в царстве животных, стала «Эволюционная эмбриология животных» (Иванова-Казас, 1995), которая была издана уже после выхода О. М. на пенсию под грифом Института биологии моря РАН. Как отмечает в предисловии к этой книге О. М., «при написании книги мне очень помог опыт чтения лекций на кафедре эмбриологии Петербургского университета <...> Данная книга может рассматриваться и как расширенное руководство, и как оригинальная монография» (с. 3). Эволюционная эмбриология О. М. — уникальное произведение в мировой эмбриологической литературе. В этой книге О. М., глубокий знаток индивидуального развития представителей всех типов животного царства, делает попытку, используя широкий спектр объектов, рассмотреть эволюционные аспекты гаметогенеза, оплодотворения, дробления,



О.М. и М.А. Алексеева — дочь Андрея Петровича Римского-Корсакова.
Санкт-Петербург, 2005 г.

формирования зародышевых листков, гастрюляции. Своеобразным предостережением ламаркистски настроенным зоологам звучат слова О. М., обращающей внимание на то, «что проморфологические признаки взрослого животного имеют тенденцию возникать на все более ранних стадиях развития». По мнению О. М., такое смещение представляет общую закономерность эволюции онтогенеза (Иванова-Казас, 1995а, с. 38). Особая глава монографии посвящена эмбриональным адаптациям у насекомых и хордовых. Большой интерес вызывают у читателя страницы, излагающие проблемы постэмбрионального развития, где анализируется возникновение непрямого развития с личинкой и метаморфозом, а также обсуждается возможное филогенетическое значение трохофорных личинок и личинок типа диплеврулы. Интересными гипотезами и идеями насыщена заключительная глава о типах развития и их эволюции, где, например, О. М. выделила две категории эволюционных изменений онтогенеза: усложняющие развитие и упрощающие его. Если первые ведут к формированию более сложной дефинитивной организации, то вторые — к «рационализации», делающей развитие более коротким.

В том же 1995 г., то есть уже за рубежом своего восьмидесятилетия, О. М. опубликовала вторую (и, увы, последнюю) научную монографию «Очерки по филогении низших хордовых» (Иванова-Казас, 1995б), актуальность которой сохраняется и в наши дни. Читатель найдет в этой книге прекрасный критический обзор основных гипотез о происхождении хордовых, высказанных морфологами-эволюционистами в конце XIX—XX столетия. Собранные воедино эти многочисленные гипотезы, помимо всего прочего, являются хорошей оценкой невысокой разрешающей способности чисто морфологических подходов к решению сложных проблем эволюции животных. В этой монографии О. М. подробно проанализировала проблему происхождения и эволюции бесполого размножения у оболочников. Главный вывод из этого анализа состоял в признании независимого возникновения у *Tunicata* бесполого размножения в трёх различных формах. Одна из них, а именно простое поперечное деление надвое, дала в ходе эволюции такие формы, как пилорическое почкование, стробилиция и столо-

ниальное почкование. Сопоставление эволюции бесполого размножения, жизненных циклов и морфологии привело О. М. к важному выводу о том, что позвоночные и оболочники — это две ветви каких-то гипотетических протохордат, тогда как бесчерепные отделились от анцестральных форм задолго до расхождения этих двух ветвей. Значимость этого вывода, сделанного на основании применённого О. М. комплексного анализа, была подтверждена современной молекулярной филогенетикой (Putnam et al., 2008). За выдающийся вклад в развитие эволюционной эмбриологии О. М. Иванова-Казас в 2001 г. была удостоена международной награды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей — медали им. А. О. Ковалевского.

Ольга Михайловна Иванова-Казас — человек многогранных талантов. Она была наделена креативным интеллектом. Вынужденная оставить привычный для себя труд исследователя, собирающего, анализирующего и описывающего конкретный эмбриональный материал, О. М. естественным образом переключилась на литературный труд, создав в течение десяти лет несколько шедевров в области «мифологической зоологии», в том числе «Почти все о русалках и кое-что о других мифозоях», «Мифологическая зоология», «Птицы в мифологии, фольклоре и искусстве», «Беспозвоночные в мифологии, фольклоре и искусстве», «Животные в мифологии и изобразительном искусстве: история размежевания фантастической и научной зоологии» (Иванова-Казас, 2001, 2004, 2006а, 2006б, 2011). Эта серия не была случайным эпизодом. С проблемой химер О. М. познакомил ещё в студенческие годы её руководитель Андрей Петрович Римский-Корсаков, которого химеры занимали как воображаемые человеком организмы, олицетворяющие силы природы (Римский-Корсаков, 1998). Эта «мифозойная» серия,



О. М. с правнучкой Лизой Ивановой. Санкт-Петербург, лето 2010 г.

по-видимому, будет в своё время проанализирована специалистами, здесь же мы отметим, что эти книги снабжены тонкими иллюстрациями О. М., которая проявила себя как талантливый оригинальный график. Говоря об этом периоде творчества, нельзя не вспомнить с благодарностью выпускницу кафедры эмбриологии Л. А. Конописцеву, которая обеспечивала в эти годы О. М. необходимой литературой по мифологии и фольклору.

Работая в новой для себя области, О. М. не забывала всё же свою главную любовь — эмбриологию, которая в последние десятилетия постепенно превращалась в биологию развития, использующую новые молекулярно-биологические подходы для решения проблем индивидуального развития и эволюции онтогенеза. Некоторые выводы новой науки казались О. М. спорными. Она считала, в частности, ошибочным, или, по крайней мере, неоправданным, выделение группы Ecdysozoa, которое сближало членистоногих и круглых червей и отрицало существование группы Articulata. Глубокое уважение вызывало настойчивое желание О. М. разобраться в тонкостях кладистики, прояснить для себя, насколько методически безупречны выводы молекулярной филогенетики. Свой столетний юбилей О. М. отметила публикацией дискуссионной статьи о происхождении членистоногих (Иванова-Казас, 2013).

Рассказывая о детских годах, проведённых в Евпатории³, О. М. вспоминала, что школа дала своим питомцам не столько реальные знания, сколько так называемое общее развитие, и воспитала в учениках элементарную порядочность. Высокая порядочность, благородство, оптимизм, преданность науке — неотъемлемые черты Ольги Михайловны Ивановой-Казас, которая ушла от нас, не завершив своих планов, волнуясь, что многие проблемы эволюции онтогенеза остаются нерешёнными...

Автор приносит свою искреннюю благодарность М. А. Иванову-Казас за неоценимую помощь при написании данной статьи и фото из семейного архива.

Литература

Дейнека Д. И. К 15-летию Петергофского биологического института // Труды Петергофского биологического института. 1935. № 15. С. 3—30.

Жинкин Л. Н. Петр Павлович Иванов // Ученые записки Ленинградского университета. Сер. биол. наук. 1945. № 20. С. 5—17.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. Вып. 1. М.: Медгиз, 1945. 291 с.

Иванова-Казас О. М. К сравнительной гистологии крови и соединительной ткани XV. Кровь и соединительная ткань асцидии *Dendrodoa grossularia* // Памяти акад. А. А. Заварзина. Сб. ст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 163—173.

Иванова-Казас О. М. Эмбриональное развитие *Anopheles maculipennis* // Известия АН СССР. Сер. Биол. 1949. № 2. С. 140—170.

Иванова-Казас О. М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 266 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975, 372 с.

Иванова-Казас О. М. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. 312 с.

³ Евпатория по-гречески — «благородная».

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и Полухордовые. М.: Наука, 1978а. 166 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука, 1978б. 166 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука, 1981. 207 с.

Иванова-Казас О. М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995а. 565 с.

Иванова-Казас О. М. Очерки по филогении низших хордовых // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1995б. Т. 84. Вып. 4. 160 с.

Иванова-Казас О. М. Почти все о русалках и кое-что о других мифозоях. СПб.: ЛИСС, 2001. 158 с.

Иванова-Казас О. М. Метаморфозы и трансимагинации. СПб.: ЛИСС, 2004. 132 с.

Иванова-Казас О. М. Мифологическая зоология. СПб.: Филолог. ф-т СПбГУ, 2004. 264 с.

Иванова-Казас О. М. Птицы в мифологии, фольклоре и искусстве. СПб.: Нестор-История, 2006а. 172 с.

Иванова-Казас О. М. Беспозвоночные в мифологии, фольклоре и искусстве. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006б. 211 с.

Иванова-Казас О. М. Артемий Васильевич Иванов (жизнь и работа) // Эволюционная морфология животных. К столетию академика А. В. Иванова. СПб., 2008. С. 8–20 (Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 1. Т. 97. Кн. 1).

Иванова-Казас О. М. Животные в мифологии и изобразительном искусстве: история размежевания фантастической и научной зоологии. СПб.: Нестор-История, 2011. 254 с.

Иванова-Казас О. М. Происхождение членистоногих и клад Ecdysozoa // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 5. С. 309–315.

Иванова-Казас О. М., Кричинская Е. Б. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 1988. 350 с.

Исаева В. Мой реквием Владимиру Касьянову. Владивосток: Дальнаука, 2007. 200 с.

Казас О. М. Организация личинки и метаморфоз асцидии *Dendrodoa grossularia* // Известия АН СССР. Отд. биол. наук. 1940. С. 862–883.

Кнорре А. Г. Петр Павлович Иванов и его научное наследие (к 90-летию со дня рождения и 25-летию со дня смерти) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1958. Т. 56. № 12. С. 81–92.

Невмывака Г. А. Алексей Алексеевич Заварзин. Л.: Наука, 1971. 208 с.

Римский-Корсаков А. П. Химеры // Андрей Петрович Римский-Корсаков, 1897–1942. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 52–60.

Putnam N. H., Butts T., Ferrier D. E. K., Furlong R. F., Hellsten U., Kawashima T., Robinson-Rechavi M., Shoguchi E., Terry A., Yu J. K., Benito-Gutierrez E., Dubchak I., Garcia-Fernandez J., Gibson-Brown J. J., Grigoriev I. V., Horton A. C., de Jong P. J., Jurka J., Kapitonov V. V., Kohara Y., Kuroki Y., Lindquist E., Lucas S., Osoegawa K., Pennacchio L. A., Salamov A. A., Satou Y., Sauka-Spengler T., Schmutz J., Shin-I T., Toyoda A., Bronner-Fraser M., Fujiyama A., Holland L. Z., Holland P. W. H., Satoh N., Rokhsar D. S. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // Nature. 2008. Vol. 453. P. 1064–1071.