



Общие закономерности онтогенеза *Ambulacraria*

В.В. Малахов , О.В. Ежова , И.А. Екимова , М.М. Ганцевич* 

Кафедра зоологии беспозвоночных, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

*e-mail: mgantsevich@gmail.com

Предполагается, что жизненный цикл с участием двух личинок (планктотрофной и резервотрофной) является синапоморфией *Ambulacraria*. Планктотрофные личинки имеют сложный ресничный шнур и используют «up-stream»-фильтрацию для питания. Планктотрофные личинки претерпевают метаморфоз и превращаются в непитающихся личинок с полными или неполными ресничными кольцами. Эти личинки используют не желток, а запасы, накопленные на предыдущей планктотрофной стадии, поэтому их можно назвать резервотрофными. Среди иглокожих голотурии имеют жизненный цикл, который может рассматриваться как плезиоморфный. Он включает планктотрофную личинку (аурикулярию) и резервотрофную личинку (долиолярию). Большинство иглокожих потеряли резервотрофных личинок, хотя рудиментарные долиолярии известны у некоторых морских ежей и офиур. У большинства морских лилий есть только личинки долиолярии, хотя у стебельчатых морских лилий есть аурикулярии, за которыми следуют долиолярии, но обе личинки лецитотрофны. У кишечнодышащих *Spengelidae* и *Ptychoderidae* есть планктотрофные торнарии, за которыми следуют резервотрофные личинки Агассиса. Виды семейства *Naegamiidae* утратили торнарий, но сохранили лецитотрофных личинок Агассиса. Гигантские планктотрофные личинки были обнаружены как у иглокожих, так и у полухордовых. Глубоководная голотурия *Protankyra brychia* имеет гигантскую личинку, известную под названием *Auricularia nudibranchiata*. Возможно, что гигантская торнария, известная под названием *Planctosphaera pelagica*, является личинкой какого-то вида глубоководных кишечнодышащих.

Ключевые слова: *Ambulacraria*, аурикулярия, долиолярия, торнария, личинка Агассиса, *Planctosphaera*, эволюция

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-4-7

Введение

В 1849 г. немецкий зоолог Й. Мюллер [1] обнаружил среди организмов планктона Средиземного моря таинственную личинку, которую назвал торнарией. По строению ресничных шнуров эта личинка выглядела настолько похожей на бипиннарию морских звезд, что исследователи середины XIX в. были уверены в том, что торнария – эта одна из разновидностей личинок морских звезд [1–2]. Только через 20 лет российский эмбриолог И.И. Мечников [3] установил, что торнария, которую ранее принимали за личинку иглокожих, на самом деле является стадией развития полухордовых. Позднее И.И. Мечников [4] обосновал таксон *Ambulacraria*, в состав которого вошли *Echinodermata* и *Hemichordata*. Открытие И.И. Мечникова сыграло решающую роль в решении вопроса о положении *Hemichordata* в системе животного царства, однако предложение о создании таксона *Ambulacraria* не было востребовано более ста лет. Современные исследования в области молекулярной филогенетики подтвердили справед-

ливость предсказания И.И. Мечникова о близком родстве *Echinodermata* и *Hemichordata*. В начале XXI в. таксон *Ambulacraria* Metschnikoff, 1870 вновь появился на страницах научных публикаций [5–9].

В настоящей работе мы попытаемся реконструировать особенности личиночного развития общего предка *Ambulacraria*.

Развитие голотурий – плезиоморфный вариант онтогенеза иглокожих

Развитие иглокожих характеризуется большим разнообразием личиночных форм. Для морских звезд, морских ежей и офиур типичным является развитие с долго плавающими планктотрофными личинками, которые в конце своей пелагической жизни подвергаются метаморфозу, хотя в каждой из этих групп имеются формы с непитающимися лецитотрофными личинками, с прямым развитием и даже с живорождением. В жизненном цикле морских лилий имеются только короткоживущие лецитотрофные личинки. Только у голотурий в жизненном цикле одного и того же вида имеются

и планктотрофные личинки, и непитающиеся личиночные формы. Рассмотрим поэтому личиночное развитие голотурий подробно.

Первой личиночной стадией голотурий являются бластулы, которые активно плавают в толще воды благодаря жгутикам, имеющимся на всех клетках [10–14]. В процессе гастрюляции у голотурий имеет место выселение двух популяций мезенхимных клеток. Клетки первичной мезенхимы выселяются в начале гастрюляции и формируют два неодинаковых по размерам (левое крупнее правого) скопления на заднем конце личинки справа и слева от бластопора. Впоследствии внутри этих скоплений формируются два диссимметричных известковых склерита (левый крупнее правого), которые сохраняются в течение всего развития, что позволяет проследить преемственность сторон тела личинки и ювенильной формы [15]. Впервые диссимметричные склериты отметил И.И. Мечников [16], но они остались незамеченными многими последующими исследователями. Клетки вторичной мезенхимы выселяются с вершины архентерона в конце гастрюляции и рассеиваются по всему бластоцелю. Два поколения мезенхимных клеток помимо голотурий характерны для морских ежей, и в обеих группах их дифференциация контролируется сходными молекулярно-генетическими механизмами [17].

В конце гастрюляции на дорсальной стороне архентерона формируется выпячивание, представляющее собой зачаток целома. Он соединяется с внешней средой каналом на дорсальной стороне, тогда как на вентральной стороне формируется углубление, на дне которого открывается рот. Отверстие бластопора становится анальным отверстием. Из-за усиленного роста дорсальной стороны анус смещается на вентральную сторону. Жгутиковые клетки эктодермы по краю околотротового углубления формируют ресничный шнур с более густым расположением жгутиков, чем на других участках эпидермиса. Ресничный шнур окаймляет адоральное ресничное поле, в центре которого на дне глубокой вентральной впадины располагается рот. Впоследствии ресничный шнур формирует ушковидные петли, из-за которых в свое время Й. Мюллер [18] назвал личинок голотурий аурикуляриями. У личинок голотурий преоральная и посторальная части ресничного шнура переходят одна в другую на переднем конце личинки (рис. 1А). Зачаток целома разрастается в направлении заднего конца личинки, огибает кишку, переходит на правую сторону тела и разделяется на три отдела: левый гидроцель, который в течение всего развития остается связанным с внешней средой через гидропор, и замкнутые левый и правый соматоцели (рис. 1А).

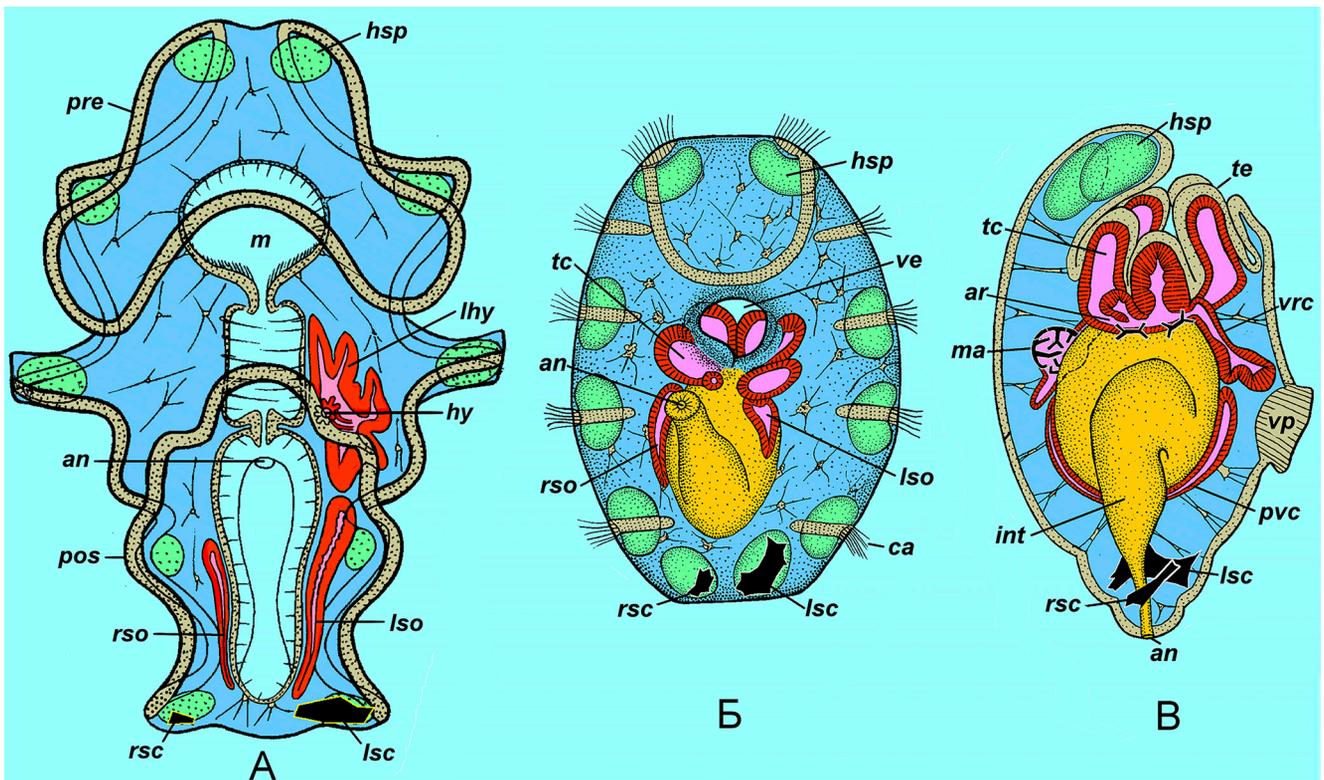


Рис. 1. Поздняя аурикулярия (А), долиолярия (Б) и пентактула (В) голотурии *Apostichopus japonicus*. Обозначения: an – анус, ar – амбулакральное кольцо, ca – ресничные дуги, hsp – гиалиновые сферы, hy – гидропор, int – кишечник, lhy – левый гидроцель, lsc – левый склерит, lso – левый соматоцель, m – рот, ma – madreporная ампула, pos – посторальная часть ресничного шнура, pvc – перивисцеральный целом, rso – правый соматоцель, rsc – правый склерит, tc – щупальцевый целом, te – щупальца, ve – вестибулум, vp – вентральная амбулакральная ножка, vrc – вентральный радиальный канал. А, Б – вид с вентральной стороны, В – вид справа. По: Малахов, Черкасова. 1991, с изменениями. Отделы целома показаны красным цветом.

Ресничный шнур используется аурикуляриями как для локомоции, так и для питания одноклеточными планктонными водорослями с использованием механизма «up-stream»-фильтрации [19]. При этом жгутики соседних лент ресничного шнура работают в противоположных направлениях. Пищевые частицы, приносимые потоками воды, отбрасываются реверсивным ударом жгутиков на адоральное ресничное поле между лентами ресничного шнура и транспортируются к ротовому отверстию [19–20].

Продолжительность стадии аурикулярии у Stichopodidae составляет 10–30 сут [15, 21–24]. К концу планктотрофного этапа развития аурикулярии Stichopodidae имеют размеры 0,7–1,1 мм [13, 14, 21, 24, 25]. Полностью развитые аурикулярии *Synapta digitata* достигают размера 1,7 мм [26]. Хун [27] обнаружил в планктоне у побережья Канарских островов очень крупных аурикулярий (до 6 мм) с причудливым узором ресничного шнура с многочисленными ушковидными петлями (рис. 2А). Поскольку взрослые представители этого вида не были известны, Хун [27] дал личинкам предварительное название *Auricularia nudibranchiata*. Впоследствии они были найдены в различных районах Атлантического и Тихого океанов [28, 29]. Наиболее крупные из личинок *A. nudibranchiata* достигали размера 15 мм [28]. Загадка гигантских аурикулярий была разрешена только более чем через 100 лет после их обнаружения. Оказалось, что гигантские личинки принадлежат глубоководной голотурии *Protankyra brychia* из семейства Synaptidae, обитающей в батииали и абиссали в Атлантическом и Тихом океанах [30]. Крупные размеры, которые достигаются планктотрофными аурикуляриями *P. brychia*, позволяют предполагать большую продолжительность их жизни в толще воды. Это позволяет личинкам преодолевать огромные расстояния, чем и объясняется космополитический ареал *P. brychia* ([30], рис. 10).

К концу планктотрофного этапа развития в бластоцеле аурикулярий появляются прозрачные сферические образования – так называемые эластические шары, или гиалиновые сферы (рис. 1А) [14, 18, 24, 26, 31–33]. Они содержат нейтральные липиды, которые используются как энергетический ресурс для последующего развития [34].

Следующая личиночная стадия в развитии голотурий – долиолярия. При формировании долиолярии размеры личинки уменьшаются в 2–2,5 раза, а форма тела становится бочонковидной (рис. 1Б). Непрерывный ресничный шнур аурикулярии при этом распадается на пять пар неполных ресничных дуг [13, 15, 16, 24, 26, 33, 35, 36]. На вентральной стороне формируется вестибулум, на дне которого находится рот, тогда как анус смещается на правую сторону тела (рис. 1Б). На дне вестибулума вокруг рта формируются пять личиночных

щупалец. Долиолярия плавает в придонном слое воды и не питается, но назвать эту стадию лецитотрофной было бы неправильно. Источником питания долиолярии служит не желток яйцеклетки, а резервы, накопленные планктотрофной аурикулярией. Таким образом, долиолярия – это особая личиночная стадия, которую можно назвать резервотрофная личинка.

После относительно короткого периода плавания в придонном слое воды долиолярия теряет ресничные кольца и прodelьывает второй этап метаморфоза – превращение долиолярии в пентактулу (рис. 1В). Анус закрывается, кишечник формирует характерную петлю, после чего анус заново открывается на заднем конце тела между двумя диссимметричными склеритами (рис. 1В). На месте гидропора формируется подкожная madreporовая ампула, стенки которой инкрустированы скелетными иглами (рис. 1В). На вентральной стороне пентактулы формируется первая амбулакральная ножка. Мидвентральный канал амбулакральной системы прорастает дальше других, формируя ампулу первой амбулакральной ножки. Левый и правый соматоцели объединяются, формируя общую полость тела (рис. 1В). Позднее на поверхности пентактулы закладываются скелетные пластинки, так что все тело, за исключением щупалец и амбулакральной ножки, оказывается закованным в ажурный панцирь. Полностью развитые пентактулы передвигаются, попеременно прикрепляясь к субстрату околоротовыми щупальцами и единственной амбулакральной ножкой. Вентральная сторона пентактулы соответствует вентральной стороне аурикулярии, что легко установить благодаря наличию диссимметричных склеритов, которые закладываются по окончании гастрюляции и сохраняются в течение всего развития.

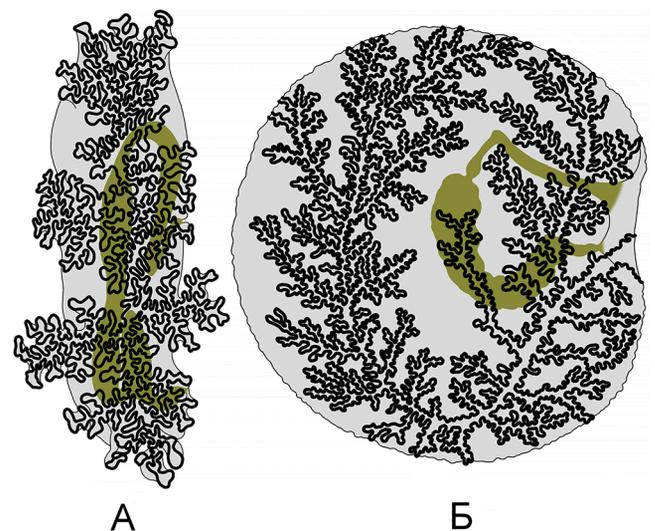


Рис. 2. Гигантские личинки Ambulacraria. А – *Auricularia nudibranchiata* (по: Chun, 1896), Б – *Planctosphaera pelagica* (по: Horst, 1936).

Соображения по поводу эволюции личиночного развития иглокожих

В пределах типа иглокожих имеется два основных типа личинок: планктотрофная личинка со сложно устроенным ресничным шнуром и лецитотрофная бочонковидная личинка с ресничными кольцами [37–41]. Наличие у голотурий двух личиночных стадий – питающейся аурикулярии и непитающейся долиолярии – следует рассматривать как плезиоморфную черту онтогенеза не только голотурий, но и иглокожих в целом [37–40].

У голотурий есть две тенденции в эволюции жизненного цикла. Одна из них – редукция планктотрофной аурикулярии. В этом случае долиолярия становится настоящей лецитотрофной личинкой, поскольку использует в качестве источника энергии только желток яйцеклетки. Лецитотрофные долиолярии описаны у многих видов голотурий [10, 42–45]. У некоторых голотурий вместо долиолярии формируется еще более упрощенная лецитотрофная личинка – вителлярия, у которой нет даже ресничных колец, а имеется равномерный ресничный покров [46–49]. Другая тенденция – гипертрофия планктотрофной аурикулярии и редукция лецитотрофной долиолярии, выраженная у *Protankyra brychia*, гигантская планктотрофная личинка которой превращается в ювенильную особь, минуя стадию резервотрофной долиолярии [50].

В жизненном цикле морских звезд, морских ежей и офиур, как правило, имеется только планктотрофная личинка с ресничными шнурами, которая в процессе метаморфоза дает начало донной ювенильной особи. Тем не менее, есть основания считать, что такой тип жизненного цикла сформировался из более сложного жизненного цикла, в котором присутствовали как планктотрофная личинка с ресничными шнурами, так и резервотрофная личинка с ресничными кольцами. В развитии морских ежей *Mellita quinquiesperforata* (= *Mellita testudinata*) с типичным планктотрофным плютеусом во время метаморфоза формируется стадия с несколькими ресничными кольцами [51]. Это можно рассматривать как свидетельство существования у предков морских ежей стадии резервотрофной долиолярии [38–40]. В развитии некоторых офиур ресничные шнуры офиоплютеуса во время метаморфоза также преобразуются в ресничные кольца [51]. У *Ophioderma brevispinum* типичный планктотрофный офиоплютеус редуцирован, зато имеется бочонковидная лецитотрофная личинка с четырьмя ресничными кольцами [51, 52].

Долгое время считалось, что морские лилии имеют только лецитотрофную долиолярию с четырьмя или пятью ресничными кольцами [53–56]. Однако, как оказалось, у примитивных стебельчатых морских лилий в жизненном цикле последовательно сменяют друг друга две личиночные

формы [57]. Первая – аурикулярия, строение ресничного шнура которой сходно с таковым у аурикулярий голотурий (рис. 3). Ресничный шнур аурикулярии морских лилий распадается на отдельные отрезки, которые дают начало неполным ресничным кольцам долиолярии. В отличие от голотурий и аурикулярии, и долиолярия стебельчатых морских лилий – лецитотрофные личинки. Наличие двух личиночных форм у стебельчатых морских лилий позволяет предполагать, что предки морских лилий имели жизненный цикл, сходный с таковым голотурий, в котором существовала планктотрофная аурикулярия и резервотрофная долиолярия.

Жизненный цикл кишечнодышащих с планктотрофными личинками – плезиоморфный вариант развития Hemichordata

У представителей класса Enteropneusta стадии бластулы, гастролы и начальные стадии обособления целомической мезодермы протекают под оболочками яйца. Однако уже на стадии гастролы эмбрион начинает вращаться внутри яйцевых оболочек благодаря биению жгутиков, которые несут клетки эктодермы [58–62]. Раннее появление жгутиков позволяет предполагать, что у предков Enteropneusta зародыш покидал оболочки яйца уже на стадии бластулы, как это имеет место у многих иглокожих. Таким образом, по сравнению с иглокожими, у Enteropneusta с планктотрофными личинками имеет место некоторая эмбрионизация ранних стадий развития.

Гастрюляция у Enteropneusta протекает путем инвагинации. Еще до конца гастрюляции на вершине архентерона формируется выпячивание – левый передний целом (= левый протоцель), который открывается порой на дорсальной стороне (рис. 4А). Впоследствии на месте blastopora формируется анус, но, в отличие от личинок иглокожих, у личинок кишечнодышащих анус остается на заднем конце личинки (рис. 4А).

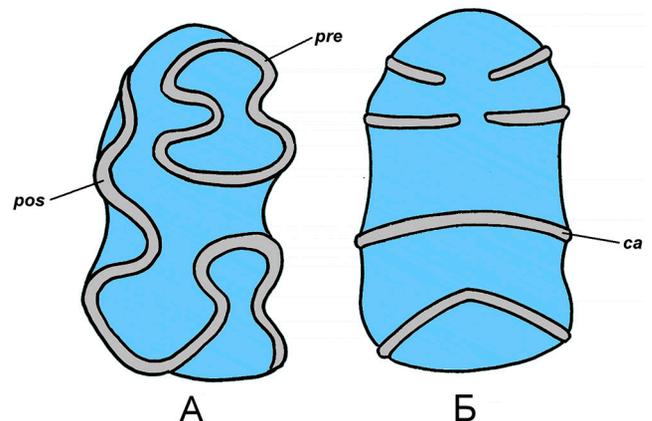


Рис. 3. Аурикулярия (А) и долиолярия (Б) стебельчатой морской лилии *Metacrinus rotundus*. Обозначения: са – ресничные дуги, pos – посторальная часть ресничного шнура, pre – преоральная часть ресничного шнура. Оригинальные рисунки по фотографиям из статьи Nacano et al., 2003.

Ресничный аппарат планктотрофной личинки *Enteropneusta* – торнарии – сохраняет все основные компоненты ресничного вооружения личинок *Bilateria*, в состав которого входят адоральное ресничное поле, окаймленное ресничными шнурами, нейротрох и телотрох [63–64]. Ресничный шнур торнарии подразделяется на преоральную и посторальную части, соединяющиеся в районе апикального чувствительного органа (рис. 4А). У молодых торнарий хорошо выражен нейротрох, который проходит по средней линии вентральной стороны и соединяет посторальную часть ресничного шнура и перианальное ресничное кольцо – телотрох [58, 65–69]. Последний закладывается как кольцо простых ресничек (не синцилий) вокруг ануса. Впереди от телотроха формируется еще одно ресничное кольцо, образованное сложными ресничками (синцилиями), которое Нильсен и Хай-Шмидт [69] назвали опистотрох (рис. 4А). Он хорошо заметен, и его изображали все исследователи, изучавшие развитие *Enteropneusta*, обозначая как телотрох. Впрочем, на рисунках И.И. Мечникова [3] и других внимательных наблюдателей [70–73] изображены оба кольца – мощный опистотрох и тонкий телотрох. После формирования описто-

троха, нейротрох пересекает его и тянется до тонкого перианального ресничного кольца [67]. Это подтверждает гомологию перианального ресничного кольца (а не опистотроха) телотроху личинок других *Bilateria*.

Адоральное ресничное поле разрастается, формируя протяженные извилистые пищевые бороздки, окаймленные ресничными шнурами (рис. 4А). Адоральное ресничное поле крупных торнарий – личинок представителей семейства *Ptychoderidae* – образует окаймленные ресничным шнуром регулярные выросты – своего рода щупальца (рис. 4Б). Это сильно увеличивает площадь поверхности адорального ресничного поля, которое используется для сбора пищевых частиц. Механизм добывания пищи у торнарий – это типичная «up-stream»-фильтрация, идентичная таковой у личинок иглокожих [19, 74].

Полностью развитые щупальцевые торнарии (так называемая стадия Крона) у некоторых видов могут достигать размера 9 мм [2, 75]. Как показано ранее [76], период планктотрофного развития длится от 3–4 нед. у *Balanoglossus clavigerus* до 4–5 мес. у *Ptychodera flava* [69]. По окончании периода планктотрофного развития личинка

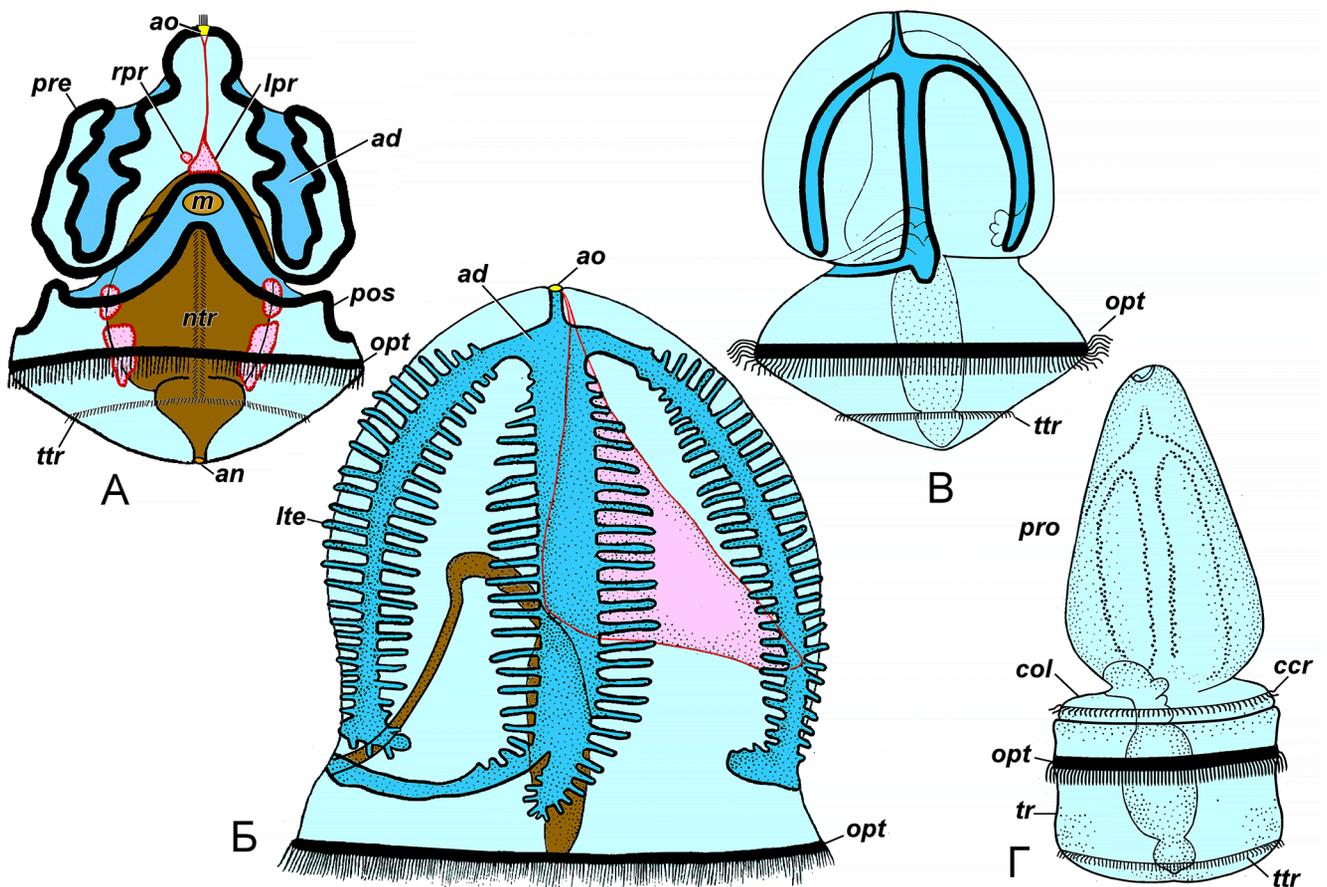


Рис. 4. Последовательные стадии развития *Enteropneusta*: А – развитая торнария – стадия Крона, Б – щупальцевая торнария – стадия Крона, В – стадия Шпенгеля, Г – стадия Агассица. Обозначения: ad – адоральное ресничное поле, an – анус, ao – апикальный орган, col – воротниковое ресничное кольцо, col – зачаток воротникового отдела, lpr – левый протоцель, lte – личиночные щупальца, m – рот, opt – опистотрох, pos – посторальный ресничный шнур, pre – преоральный ресничный шнур, pro – зачаток хоботного отдела, rpr – правый протоцель, tr – зачаток туловищного отдела, ttr – телотрох. А – по: Stiasny-Wijnhoff, Stiasny, 1926; Б–Г – по: Morgan, 1891. Отделы целома показаны розовым цветом.

уменьшается в размере, щупальца и ресничные шнуры дегенерируют, появляется глубокая перетяжка, отделяющая будущий хоботный отдел. Эту промежуточную стадию принято называть стадией Шпенгеля (рис. 4В). На следующей стадии Агассица от ресничных шнуров остаются лишённые ресничек бороздки на поверхности конического хоботного отдела, резко отделённого от задней части личинки [69, 77]. Превращение торнарии в стадию Агассица происходит очень быстро и занимает всего 11–12 ч, дальнейший метаморфоз стадии Агассица в ювенильную особь кишечной дышащего протекает постепенно и растягивается на 9–10 сут [59]. Все это время личинка не питается и существует за счет запасов, накопленных планктотрофной торнарией.

У личинки Агассица появляется перетяжка, разделяющая воротниковый и туловищный отделы (рис. 4Г). На зачатке воротникового отдела обособляется воротниковое ресничное кольцо [69]. Личинка несет три ресничных кольца: воротниковое ресничное кольцо, опистотрох и перианальное ресничное кольцо, или собственно телотрох (рис. 4Г). Таким образом, помимо планктотрофной торнарии в жизненном цикле кишечной дышащих имеется резервотрофная личинка (стадия Агассица), которая плавает с помощью трех ресничных колец разной мощности.

Соображения относительно эволюции личиночного развития полухордовых

В эволюции личиночного развития полухордовых имеются те же тенденции, что и в развитии иглокожих. У Spengelidae и Ptychoderidae большинство изученных видов имеют развитие с планктотрофной торнарией и резервотрофной личинкой Агассица [38, 40]. У представителей семейства Harrimaniidae планктотрофная личинка отсутствует, и из яйца выходит лецитотрофная личинка, соответствующая по строению стадии Агассица [78–80]. Она плавает в придонном слое воды в течение 6–7 сут с помощью хорошо развитого ресничного кольца – опистотроха. На 6–7-е сут опистотрох редуцируется, прорываются рот и анус, и ювенильная особь переходит к донному существованию, закапываясь в грунт с помощью постанального хвостика. У *Saccoglossus otagoensis* вышедшая из яйца личинка не имеет ресничных колец, она не плавает, а медленно ползает по дну с помощью равномерно ресничного покрова [81]. У представителей класса Graptolithoidea (=Pterobranchia) из яиц выходят ползающие плануло-подобные личинки с равномерным ресничным покровом [82–87].

Начиная с 1910 г., в планктонных ловах в различных районах Мирового океана – как правило, вдали от берегов – изредка находили очень крупных (диаметром до 22 мм) личинок, которые были описаны под названием *Planctosphaera pelagica* (рис. 2Б). Несмотря на гигантские размеры, ана-

томическая организация планктосферы близка к таковой торнарии кишечной дышащих [88–91]. План строения ресничного шнура планктосферы также соответствует таковой торнарии, а механизм питания планктосфер – это «up-stream»-фильтрация [87]. Ни у одной из пойманных планктосфер не обнаружено зачатков половой системы. В составе класса Enteropneusta известны виды, обитающие на глубинах батииали и абиссали [92–97]. Биология размножения глубоководных Enteropneusta не изучена. Не исключено, что под названием *Planctosphaera pelagica* описаны личинки одного или нескольких видов глубоководных Torquaratoridae, подобно тому, как *Auricularia nudibranchiata* оказалась личинкой глубоководной голотурии *Protankyra brychia* (см. выше). Таким образом, у полухордовых, вероятно, реализуется и другая эволюционная тенденция (которая встречается также и у иглокожих) – гипертрофированное развитие планктотрофных личинок.

Заключение

Как оказалось, жизненные циклы Echinodermata и Hemichordata сходны в том отношении, что в результате эмбрионального развития в обеих группах формируются планктотрофные личинки со сходной организацией адорального ресничного поля и ресничных шнуров, сменяющиеся резервотрофными личинками, для которых характерна редукция ресничных шнуров и плавание с помощью ресничных колец. Можно предполагать, что подобный тип личиночного развития был свойствен общему предку иглокожих и полухордовых и, таким образом, наличие двух личинок – планктотрофной и резервотрофной – представляет собой синапоморфию таксона Ambulacraria. Одна из главных эволюционных тенденций у иглокожих – это редукция резервотрофной личинки, так что планктотрофная личинка сразу приступает к метаморфозу, минуя стадию долиолярии (как это имеет место у Echinoidea, Ophiuroidea и Asteroidea). У морских лилий, наоборот, редуцируется планктотрофная личинка, а долиолярия становится не резервотрофной, а лецитотрофной. У полухордовых исходный жизненный цикл с двумя личиночными формами сохраняется у Ptychoderidae и Spengelidae, тогда как Harrimaniidae демонстрируют редукцию планктотрофной торнарии при сохранении лецитотрофной личинки с ресничными кольцами (стадия Агассица). И, наконец, в обоих таксонах реализуется тенденция к развитию гигантских планктотрофных личинок.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-14-00047). Работа проведена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Müller J. Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Berlin: Konigl. Acad. Wiss.; 1849. 37 S.
2. Krohn A. Beobachtungen über Echinodermenlarven. *Archiv Anat. Physiol. wiss. Medicin.* 1854:208–213.
3. Metschnikoff E. Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. *Zeits. wiss. Zool.* 1870;20(1):131–144.
4. Metschnikoff E. Über die systematische Stellung von *Balanoglossus*. *Zool. Anz.* 1881;4(1):39–157.
5. Furlong R.F., Holland P.W.H. Bayesian phylogenetic analysis supports monophyly of Ambulacraria and of Cyclostomes. *Zool. Sci.* 2002;19(2):593–599.
6. Dohle W. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Grossgruppen der Deuterostomier: Alternative hypothesen und ihre begründungen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin.* 2004;43(1):123–162.
7. Peterson K.J. Isolation of *Hox* and *Parahox* genes in the hemichordate *Ptychodera flava* and the evolution of deuterostome *Hox* genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004;31(6):1208–1215.
8. Cameron C.B. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Can. J. Zool.* 2005;83(1):196–215.
9. Formery L., Schubert M., Croce J.C. Ambulacrarians and the ancestry of deuterostome nervous systems. *Evo-Devo: Non-model Species in Cell and Developmental Biology, Results and Problems in Cell Differentiation, vol. 68.* Eds. W. Tworzydło, S.M. Bilinski. Switzerland: Springer Nature; 2019:31–59.
10. Selenka E. Zur Entwicklung der Holothurien *Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*. *Zeits. wiss. Zool.* 1876;27(1):155–187.
11. Runnström J., Runnström S. Über die Entwicklung von *Cucumaria frondosa* und *Psolus phantapus*. *Bergens Mus. Arb.* 1918–1919;5(1):1–99.
12. Holland N.D. Electron microscopic study of development in a sea cucumber, *Stichopus tremulus* (Holothuroidea), from unfertilized egg through hatched blastula. *Acta Zoologica.* 1981;62(2):89–111.
13. Smiley S. Metamorphosis of *Stichopus californicus* and its phylogenetic significance. *Biol. Bull.* 1986;171(3):611–631.
14. Малахов В.В., Черкасова И.В. Эмбриональное и раннее личиночное развитие голотурии *Stichopus japonicus* var. *armatus* (Aspidochirota, Stichopodidae). *Зоол. журн.* 1991;70(4):55–67.
15. Малахов В.В. Черкасова И.В. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (Aspidochirota, Stichopodidae). *Зоол. журн.* 1992;71(9):11–21.
16. Metschnikoff E. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. *Mem. Acad. Sci. St.-Petersburg. Ser. 7.* 1869;14(1):1–73.
17. McCauley B.S., Wright E.P., Exner C., Kitazawa C., Hinman V.F. Development of an embryonic skeletogenic mesenchyme lineage in a sea cucumber reveals the trajectory of change for the evolution of novel structures in echinoderms. *EvoDevo.* 2012;3(1):17.
18. Müller J. Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Berlin: Konigl. Acad. Wiss.; 1852. 50 S.
19. Strathmann R.R. Larval Feeding in Echinoderms. *Amer. Zool.* 1975;15(3):717–730.
20. Hart M.W. Variation in suspension feeding rates among larvae of some temperate, eastern Pacific echinoderms. *Invertebr. Biol.* 1996;115(1):30–45.
21. Soliman T., Yamazaki Y., Niiyama H. Tsunoda K. Spontaneous captive breeding and larval development in the green and red variants of the Japanese sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka 1867). *Aquac. Res.* 2013;44(4):738–746.
22. Rakaj A., Fianchini A., Boncagni P., Scardi M., Cataudella S. Artificial reproduction of *Holothuria polii*: A new candidate for aquaculture. *Aquaculture.* 2019;498(2):444–453.
23. Laguerre H., Raymond G., Plan P. Améziane N., Bailly X., Le Chevalier P. First description of embryonic and larval development, juvenile growth of the black sea-cucumber *Holothuria forskali* (Echinodermata: Holothuroidea), a new species for aquaculture in the north-eastern Atlantic. *Aquaculture.* 2020;521(3):734961.
24. Sewell M.A., Hamel J.-F., Mercier A. Morphological diversity, development, and biology of sea cucumber larvae. *The World of Sea Cucumbers. Challenges, Advances, and Innovations.* Eds. A. Mercier, J.-F. Hamel, A. Suhrbier, and C. Pearce. Academic Press; 2024:237–256.
25. Morgan A. Metamorphosis in larvae of the temperate sea cucumber *Australositchopus mollis*. *Invert. Repr. Dev.* 2008;51(3):127–143
26. Semon R. Die Entwicklung der *Synapta digitata* und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen. *Jenaische Zeitschr. Naturwiss.* 1888;22(2):175–309.
27. Chun C. Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen *Auricularia nudibranchiata*. *Bibliotheca Zoologica.* 1896;19(1):55–75.
28. Ohshima H. Note on a gigantic form of *Auricularia* allied to *A. nudibranchiata* Chun. *Annotationes Zoologicae Japonensis.* 1911;7(5):347–352.
29. Pawson D.L., Gage J.D., Belyaev G.M., Mironov A.N., Smirnov A.V. The deep sea synaptid *Protankyra brychia* (Echinodermata: Holothuroidea) and its near-surface dwelling planktotrophic larva, *Auricularia nudibranchiata*. *Sarsia.* 2003;88(3):159–174.
30. Pawson D.L. Second New Zealand record of the holothurians giant larva *Auricularia nudibranchiata* Chun. *New Zealand J. Mar. Fresh. Res.* 1971;5(2):381–387.
31. Smiley S., McEuen F. S., Chafee C., Krishnan S. Echinodermata: Holothuroidea. *Reproduction of marine invertebrates, vol. 6.* Eds. A.C. Giese, J.S. Pearse, V.B. Pearse. California: Boxwood Press; 1991:663–750.
32. Dautov S.S., Kashenko S.D. Hyaline spheres in auricularia of *Stichopus japonicus*. *Invertebr. Reprod. Dev.* 1995;27(1):61–64.
33. Dolmatov I.Y., Ginanova T.T., Frolova L.T. Metamorphosis and definitive organogenesis in the holothurians *Apostichopus japonicus*. *Zoomorphology.* 2016;135(1):173–188.
34. Peters-Didier J., Sewell M.A. The role of the hyaline spheres in sea cucumber metamorphosis: lipid storage via transport cells in the blastocoels. *EvoDevo.* 2019;10(1):8.
35. Bury H. The metamorphosis of echinoderms. *Quart. J. Micr. Sci.* 1895;38(1):45–135.
36. Lacalli T.C., West J.E. The auricularia-to-doliolaria transformation in two aspidochirote holothurians, *Holothuria mexicana* and *Stichopus californicus*. *Invertebr. Biol.* 2000;119(2):421–432.
37. Иванова-Казас О.М. Природа бочонковидных личинок иглокожих. *Зоол. журн.* 1973;52(5):883–890.
38. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. *Иглокожие и полухордовые.* М.: Наука; 1978. 166 с.

39. Иванова-Казас О.М. Анализ личиночного развития низших Deuterostomia. *Онтогенез*. 1992;2(1):179–187.
40. Иванова-Казас О.М. *Эволюционная эмбриология животных*. СПб.: Наука; 1995. 565 с.
41. McEdward L.R., Miner B.G. Larval and life-cycle patterns in echinoderms. *Can. J. Zool.* 2001;79(9):1125–1170.
42. Ohshima H. On the development of *Cucumaria echinata*. *Q. J. Microsc. Sci.* 1921;65(1):173–246.
43. Runnström S. Entwicklung von *Leptosynapta inhaerens*. *Bergens Museum Aarbook*. 1928;1(1):1–80.
44. Inaba D. Notes on the development of a holothurian *Caudina chilensis*. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 4. Biol.* 1930;5(2):215–248.
45. McEuen F.S., Chia F.S. Development and metamorphosis of two psolid sea cucumbers, *Psolus chitonoides* and *Psolidium bullatum*, with a review of reproductive patterns in the family Psolidae (Holothuroidea: Echinodermata). *Mar. Biol.* 1991;109(2):267–279.
46. Edwards C.L. Development of *Holothuria floridana*. *J. Morphol.* 1909;20(1):211–230.
47. Newth H. On the early development of *Cucumaria*. *Proc. Zool. Soc. London*. 1916;2(4):631–641.
48. Dolmatov I.Y., Yushin V.V. Larval development of *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota). *Asian. Mar. Biol.* 1993;10(1):125–134.
49. Guisado C., Carrasco S.A., Díaz-Guisado D., Maltrain R., Rojas H. Embryonic development, larval morphology and juvenile growth of the sea cucumber *Athyonidium chilensis* (Holothuroidea: Dendrochirota). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 2012;47(1):65–73.
50. Inaba D. On some holothurian larvae and young from New Guinea. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.* 1934;2(5):213–216.
51. Grave C. On the occurrence among echinoderms of larvae with cilia arranged in transverse rings, with a suggestion as to their significance. *Biol. Bull.* 1903;5(3):169–186.
52. Grave G. *Ophiura brevispina*. *Mem. Natl. Acad. Sci.* 1899;8(4):1–166.
53. Barrois J. Recherches sur le développement de la comatule *Comatula méditerranéa*. *Rec. Zool. Suisse*. 1888;1(4):546–651.
54. Bury H. The early stages in the development of *Antedon rosacea*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B*. 1888;179(2):257–301.
55. Kubota H. Development of *Comanthus japonica*. I. From spawning to attachment. *Jap. J. Develop. Biol.* 1969;23(1):92–93.
56. Holland N.D., Kubota H. Correlated scanning and transmission electron microscopy of larvae of the feather star *Comanthus japonica* (Echinodermata: Crinoidea). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1975;94(1):58–70.
57. Nakano H., Hibino T., Oji T., Hara Y., Amemiya S. Larval stages of a living sea lily (stalked crinoid echinoderm). *Nature*. 2003;421(6241):158–160.
58. Tagawa K., Nishino A., Humphreys T., Satoh N. The spawning and early development of the Hawaiian acorn worm (hemichordate), *Ptychodera flava*. *Zool. Sci.* 1998;15(1):85–91.
59. Urata M., Yamaguchi M. The development of the enteropneust hemichordate *Balanoglossus misakiensis* Kuwano. *Zool. Sci.* 2004;21(5):533–540.
60. Urata M., Iwasaki S., Ohtsuka S., Yamaguchi M. Development of the swimming acorn worm *Glandiceps hacksi*: similarity to holothuroids. *Evol. Dev.* 2014;16(3):149–154.
61. Gonzalez P., Jiang J. Z., Lowe C.J. The development and metamorphosis of the indirect developing acorn worm *Schizocardium californicum* (Enteropneusta: Spengelidae). *Front. Zool.* 2018;15(2):26.
62. Jabr N., Gonzalez P. M., Kocot K., Cameron C. B. The embryology, metamorphosis, and muscle development of *Schizocardium karankawa* sp. nov. (Enteropneusta) from the Gulf of Mexico. *EvoDevo*. 2023;14(10):6.
63. Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., Темерева Е.Н. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок. *Онтогенез*. 2019;50(6):383–397.
64. Malakhov V.V., Gantsevich M.M. The origin and main trends in the evolution of bilaterally symmetrical animals. *Paleontol. J.* 2022;56(8):887–937.
65. Garstang W. Spolia Bermudiana. I. On a remarkable new type of *Auricularia* larva (*A. bermudensis* n.sp.). *Quart. J. Microsc. Sci. N.S.* 1939;81(2):321–345.
66. Jägersten G. *Evolution of the metazoan life cycle: A comprehensive theory*. L., N.Y.: Academic Press; 1972. 282 pp.
67. Lacalli T.C., Gilmour T.H.J. Locomotory and feeding effectors of the tornaria larva of *Balanoglossus biniensis*. *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2001;82(1):117–126.
68. Nakajima Y., Humphreys T., Kaneko H., Tagawa K. Development and neural organization of the tornaria larva of the Hawaiian hemichordate, *Ptychodera flava*. *Zool. Sci.* 2004;21(1):69–78.
69. Nielsen C., Hay-Schmidt A. Development of the enteropneust *Ptychodera flava*: ciliary bands and nervous system. *J. Morphol.* 2007;268(4):551–570.
70. Morgan T.H. The growth and metamorphosis of *Tornaria*. *J. Morphol.* 1891;5(2):407–458.
71. Morgan T.H. The development of *Balanoglossus*. *J. Morphol.* 1894;9(1):1–86.
72. Stiasny G. Studium über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. I. Die Entwicklung der Tornaria. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*. 1914;22(1):36–75.
73. Stiasny-Wijnhoff G., Stiasny G. Über Tornarien-Typen und ihre Beziehung zur Systematik der Enteropneusten. *Zool. Anz.* 1926;68(2):159–165.
74. Strathmann R., Bonar D. Ciliary feeding of tornaria larvae of *Ptychodera flava* (Hemichordata: Enteropneusta). *Mar. Biol.* 1976;34(2):317–324.
75. Spengel J.W. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel, B. 18*. Leipzig: Engelmann; 1893:1–756.
76. Stiasny G. Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus* D.Ch. *Zool. Anz.* 1913;42(2):487–500.
77. Kaul-Strehlow S., Röttinger E. Hemichordata. *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates*, vol. 6. Ed. A. Wanninger. Wien: Springer-Verlag; 2015: 60–89.
78. Burdon-Jones C. Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti* (Enteropneusta). *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B*. 1952;236(4):553–590.
79. Lowe C.J., Tagawa K., Humphreys T., Kirschner M., Gerhart J. Hemichordate embryos: Procurement, culture, and basic methods. *Methods Cell Biol.* 2004;74(2):171–194.
80. Kaul-Strehlow S., Stach T. A detailed description of the development of the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* using SEM, TEM, Histology and 3D-reconstructions. *Front. Zool.* 2013;10(4):53.
81. Kirk H. Breeding habits and early development of *Dolichoglossus otagoensis*. *Trans. Proc. Roy. Soc. N. Z.* 1938;68(1):49–50.

82. Stebbing A.R.D. Aspects of the reproduction and life cycle of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata). *Mar. Biol.* 1970;5(2):205–212.
83. Dilly P.N. The larva of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata). *Mar. Biol.* 1973;18(1):69–86.
84. Lester S.M. Ultrastructure of adult gonads and development and structure of the larva of *Rhabdopleura normani* (Hemichordata: Pterobranchia). *Acta. Zool.* 1988;69(1):95–109.
85. Sato A., Bishop J.D.D., Holland P.W.H. Developmental biology of pterobranch hemichordates: history and perspectives. *Genesis.* 2008;46(4):587–591.
86. Stach T. Larval anatomy of the pterobranch *Cephalodiscus gracilis* supports secondarily derived sessility concordant with molecular phylogenies. *Naturwissenschaften.* 2013;100(10):1187–1191.
87. Strano F., Micaroni V., Beli E., Mercurio S., Scari G., Pennati R., Piraino S. On the larva and the zooid of the pterobranch *Rhabdopleura recondita* Beli, Cameron and Piraino, 2018 (Hemichordata, Graptolithina). *Mar. Biodiv.* 2019;49(10):1657–1666.
88. Spengel J.W. *Planctosphaera pelagic*. Report on the Scientific Results of the ‘Michael Sars’ North Atlantic Deep-Sea Expedition. 1910. 1932;5:1–27.
89. Horst C.J. *Planctosphaera* and *Tornaria*. *Quart. J. Microsc. Sci.* 1936;78:605–613.
90. Damas D., Stiasny G. Les larves planctoniques d’enteropneustes (*Tornaria* et *Planctosphaera*). *Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique. Ser. 2.* 1941;15(1):1–70.
91. Hadfield M.G., Young R.E. *Planctosphaera* (Hemichordata: Enteropneusta) in the Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 1983;73(1):151–153.
92. Hart M.W., Miller R.L., Madin L.R. Form and feeding mechanism of a living *Planctosphaera pelagica* (phylum Hemichordata). *Mar. Biol.* 1994;120(4):521–533.
93. Holland N.D., Clague D.A., Gordon D.P., Gebruk A., Pawson D.L., Vecchione M. ‘Lophenteropneust’ hypothesis refuted by collection and photos of new deep-sea hemichordates. *Nature.* 2005;434(6372):374–376.
94. Holland N.D., Osborn K.J., Gebruk A.V., Rogacheva A. Rediscovery and augmented description of the HMS ‘Challenger’ acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta), *Glandiceps abyssicola*, in the equatorial Atlantic abyss. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2013;93(12):2197–2205.
95. Holland N.D., Hiley A.S., Rouse G.W. A new species of deep-sea torquaratorid enteropneust (Hemichordata): a sequential hermaphrodite with exceptionally wide lips. *Invertebr. Biol.* 2022;141(6):e12379.
96. Osborn K.J., Kuhnz L.A., Priede I.G., Urata M., Gebruk A.V., Holland N.D. Diversification of acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) revealed in the deep sea. *Proc. R. Soc. B.* 2012;279(11):1646–1654.
97. Ezhova O.V., Lukinykh A.I., Galkin S.V., Krylova E.M., Gebruk A.V. Deep-Sea acorn worms (Enteropneusta) from the Bering Sea with the description of a new genus and a new species of Torquaratoridae dominating soft-bottom communities. *Deep Sea Res. II.* 2022;195(1):105014.

Поступила в редакцию 29.07.2024

После доработки 10.11.2024

Принята в печать 18.12.2024

REVIEW

General patterns of the ontogenesis of Ambulacraria

V.V. Malakhov , O.V. Ezhova , I.A. Ekimova , M.M. Gantsevich* 

Department of Invertebrate zoology, Faculty of biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia

*e-mail: mgantsevich@gmail.com

The life cycle with two larvae (planktotrophic and reserve-trophic) is assumed to be a synapomorphy of Ambulacraria. Planktotrophic larvae have a complex ciliary band and use the “up-stream” filtration for nutrition. Planktotrophic larvae undergo metamorphosis and turn into non-feeding larvae with complete or incomplete ciliary rings. These larvae do not use the yolk, but the reserves stored at the previous planktotrophic stage, therefore they can be called reserve-trophic. Among echinoderms, holothurian life cycle is assumed to be plesiomorphic. It includes a planktotrophic larva (auricularia) followed by a reserve-trophic larva (doliolaria). Most echinoderms have lost their reserve-trophic larvae, although rudimentary doliolarians are known in some sea urchins and brittle stars. Most crinoids have doliolaria larvae only, although stalked sea lilies have auricularia followed by doliolaria, but both larvae are lecithotrophic. In enteropneusts, Spengelidae and Ptychoderidae have planktotrophic tornarians followed by reserve-trophic Agassiz larvae. Species of the Harrimaniidae have lost tornarians, but have retained the lecithotrophic Agassiz larvae. The giant planktotrophic larvae were recorded both in echinoderms and hemichordates. The deep-sea holothurian *Protankyra brychia* has giant larva known by the name *Auricularia nudibranchiata*. It is possible that the giant tornarian known by the name *Planctosphaera pelagica* is a larva of some species of deep-sea enteropneust.

Keywords: *Ambulacraria*, *auricularia*, *doliolaria*, *tornaria*, *Agassiz larva*, *Planctosphaera*, *evolution*

Funding: The research was funded by Russian Science Foundation, project number 23-14-00047.

Сведения об авторах

Малахов Владимир Васильевич – докт. биол. наук, проф., акад. РАН, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-76; e-mail: vmalakhov@inbox.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1637-2354>

Ежова Ольга Владимировна – канд. биол. наук, доц. кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-76; e-mail: olga_ejova@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4533-7769>

Екимова Ирина Александровна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-76; e-mail: irenekimova@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1846-0780>

Ганцевич Михаил Маркович – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-76; e-mail: mgantsevich@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4854-2787>