

УДК: 593.99

## РАЗМЕРЫ ООЦИТОВ ПОЗВОЛЯЮТ ПРЕДПОЛАГАТЬ СУЩЕСТВОВАНИЕ ЛИЧИНОК У ГЛУБОКОВОДНЫХ КИШЕЧНОДЫШАЩИХ TORQUARATORIDAE (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA)

© 2025 г. О. В. Ежова\*, А. И. Лукиных, академик РАН В. В. Малахов

Поступило 15.09.2024 г.

После доработки 30.09.2024 г.

Принято к публикации 03.10.2024 г.

Известно, что тип развития морских беспозвоночных связан с размерами яйцеклеток. Приведены данные по максимальным размерам ооцитов глубоководных кишечнодышащих семейства Torquaratoridae. Высказано предположение, что среди Torquaratoridae есть виды с прямым развитием, виды с лецитотрофными личинками и виды с планктотрофными личинками. Загадочные гигантские личинки *Planctosphaera pelagica* могут быть планктотрофными личинками Torquaratoridae.

*Ключевые слова:* прямое развитие, лецитотрофные личинки, планктотрофные личинки, *Planctosphaera pelagica*, Ambulacraria, Echinodermata

DOI: 10.31857/S2686738925010028, EDN: tdonos

Кишечнодышащие (Enteropneusta) – один из двух классов в составе типа полухордовых (Hemichordata), который вместе с иглокожими входит в кладу Ambulacraria. Большинство представителей класса Enteropneusta – роющие морские животные, обитающие на шельфовых глубинах. В последние годы было описано еще одно семейство Torquaratoridae Holland et al., 2005, представители которого широко распространены в Мировом океане на глубинах батии и абиссали [1–7]. В некоторых районах Мирового океана плотность Torquaratoridae достигает 12 экз. на квадратный метр [8]. При такой плотности Torquaratoridae могут играть ведущую роль в сообществах батии и абиссали. Биология Torquaratoridae все еще плохо изучена. Нет никаких сведений о размножении Torquaratoridae. Неизвестно, имеют ли Torquaratoridae личинки или обладают прямым развитием. Отсутствие прямых наблюдений заставляет нас искать косвенные методы для того, чтобы попытаться определить тип развития Torquaratoridae. Известно, что у морских беспозвоночных размер яйцеклеток связан с типом развития [9–11].

В рамках настоящей работы мы попытались определить максимальный размер яйцеклеток у представителей Torquaratoridae и сравнить

их с размерами яйцеклеток других Ambulacraria с известным типом развития. Наш собственный материал – экземпляры торквараториды *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 – был собран 18.06.2018 в 18-м рейсе НИС “Академик М.А. Лаврентьев” в Командорской котловине Берингова моря (массив Вулканологов) при тралении на станции LV 82–9 с координатами 55.3451–55.3466°N, 167.2750–167.2752°E в диапазоне глубин 1957–1933 м. Экземпляры *Q. malakhovi* были зафиксированы в 8%-ном растворе формалина, приготовленном на морской воде. Отмывка от фиксатора и дегидратация материала проводилась по стандартной методике в спиртах восходящей концентрации. Подготовленные для гистологического исследования фрагменты были залиты в парапластовые блоки и разложены на серии гистологических срезов толщиной 10 мкм. Срезы были окрашены гематоксилином Караччи и спиртовым раствором эозина.

Описание женской половой системы – предмет отдельной работы, и здесь мы сделаем только необходимые замечания. Многочисленные яичники *Q. malakhovi* лежат в туловищном отделе, прилегая изнутри к дорсальному покровному эпителию генитальных крыльев (рис. 1А). В одном яичнике может содержаться от 4 до 16 ооцитов. Ооциты занимают пристеночное положение в яичнике (рис. 1Б). Поскольку ооциты, как правило, на срезах имеют контуры правильного или искаженного эллипса,

Московский государственный университет  
имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

\*e-mail: olga\_ejova@mail.ru

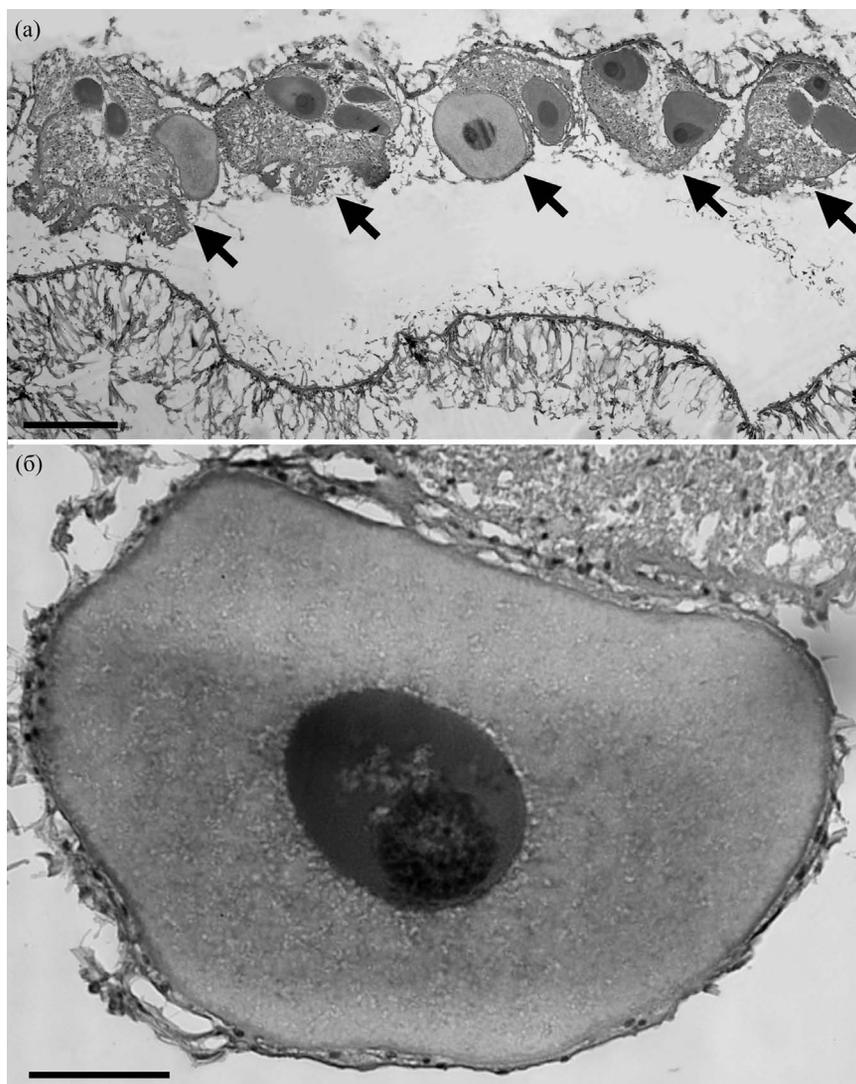


Рис. 1. Яичники (показаны стрелками) (А) и отдельный ооцит (Б) *Quatuoralisia malakhovi*. Масштаб: (а) – 200 мкм, (б) – 50 мкм.

их диаметр вычислялся как сумма большой и малой осей, деленная на два.

В таблице 1 для *Q. malakhovi* указан вычисленный диаметр самого крупного ооцита из числа найденных на срезах. Для других видов указаны вычисленные диаметры самых крупных ооцитов из числа найденных на фотографиях гистологических срезов, приведенных в соответствующих работах. В работе [1] фотографии гистологических срезов не приведены, однако в тексте указан диаметр самого крупного ооцита.

Сравним максимальные размеры ооцитов Torquaratoridae, приведенные в таблице 1, с размерами яйцеклеток других Ambulacaria. Мелководные Enteropneusta, принадлежащие к семействам Spengelidae и Ptychoderidae, имеют планктотрофные личинки – торнарии. Размеры их яйцеклеток

колеблются от 100 мкм до 200 мкм [12–15]. Размеры яйцеклеток представителей семейства Harrimaniidae, развивающихся с лецитотрофными личинками, составляют 264–400 мкм [16–18]. У иглокожих виды, развивающиеся с планктотрофными личинками, имеют яйцеклетки размером от 77 до 197 мкм [11]. Иглокожие с лецитотрофными личинками имеют яйцеклетки размером от 330 до 976 мкм [11]. У иглокожих с прямым развитием размеры яйцеклеток колеблются от 960 до 3000 мкм [11].

В пределах семейства Torquaratoridae можно выделить 3 группы видов. Виды с максимальным размером ооцитов от 1000 до 1450 мкм (таблица 1), вероятно, имеют прямое развитие. Виды с максимальным размером ооцитов от 350 до 630 мкм (таблица 1), скорее всего, имеют придонные лецитотрофные личинки. В свое время такое предположение

**Таблица 1.** Максимальный диаметр ооцитов *Torquaratoridae* и предполагаемый тип развития

Вид	Максимальный диаметр ооцитов (мкм)	Источник	Предполагаемый тип развития
<i>Allaparus aurantiacus</i>	1450	[3]	Прямое развитие
<i>Tergivelum baldwinae</i>	1340	[2]	Прямое развитие
<i>Coleodesmium karaensis</i>	1000	[5]	Прямое развитие
<i>Allaparus fuscus</i>	630	[6]	Лецитотрофная личинка
<i>Torquarator bullocki</i>	500	[1]	Лецитотрофная личинка
<i>Yoda demiankoopi</i>	400	[7]	Лецитотрофная личинка
<i>Terminstomo arcticus</i>	350	[6]	Лецитотрофная личинка
<i>Tergivelum cinnabarinum</i>	285	[4]	Планктотрофная личинка
<i>Yoda purpurata</i>	250	[4]	Планктотрофная личинка
<i>Quatuoralisia malakhovi</i>	235	Оригинальные данные	Планктотрофная личинка

было высказано относительно *Torquarator bullocki*, максимальные размеры ооцитов которого составляют 500 мкм [1]. По общему облику эти личинки могут быть похожи на лецитотрофных личинок *Nagrimaniidae* [17]. Они могут быть обнаружены при микроскопическом исследовании проб осадка из тех районов, где обитают взрослые *Torquaratoridae*.

Наибольший интерес представляют виды с ооцитами, максимальные размеры которых колеблются от 235 до 285 мкм (таблица 1). Эти размеры находятся на границе между лецитотрофным и планктотрофным развитием. Могут ли глубоководные виды иметь планктотрофные личинки? Оказывается, такие примеры есть среди иглокожих. Глубоководная голотурия *Protankyra brychia*, обитающая на глубинах 2871–2925 м в Атлантическом и Тихом океанах, имеет планктотрофные личинки, которые в свое время были описаны под названием *Auricularia nudibranchiata* [19]. Личинки *P. brychia* достигают очень крупных размеров (до 15 мм), что позволяет предполагать большую продолжительность их жизни в толще воды. Долго плавающие личинки могут преодолевать огромные расстояния, чем и объясняется космополитический ареал *P. brychia* [19].

В планктонных пробах из различных районов Мирового океана были найдены гигантские (до 22 мм) торнарии, описанные под названием *Planctosphaera pelagica* [20]. Не исключено, что планктосферы – это личинки одного или нескольких видов глубоководных *Torquaratoridae*, подобно тому, как *A. nudibranchiata* оказалась личинкой глубоководной голотурии *P. brychia*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Национальному научному центру морской биологии (ННЦМБ) ДВО РАН, предоставившему материал для настоящей работы. Авторы признательны

Е.М. Крыловой, С.В. Галкину и А.В. Гебуруку (Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН) за сопровождение материала для исследования. Гистологическое изучение материала проведено в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных ([www.evolmorph.ru](http://www.evolmorph.ru)) кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Также авторы признательны Шуклову Алариху Артемовичу и Шукловой Владимире Артемовне за предоставление возможности для подготовки рукописи.

## ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФ 23-24-00066.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены. В соответствии с пунктом 3 главы 1 Директивы 2010/63/ЕС от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, требования биоэтики не распространяются на объект данного исследования.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У авторов нет финансовых или каких-либо иных конфликтов интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Holland N.D., Clague D.A., Gordon D.P., et al.* 'Lophenteropneust' hypothesis refuted by collection and

- photos of new deep-sea hemichordates // *Nature*. 2005. Vol. 434. No. 7031. P. 374–376.
2. Holland N.D., Jones W.J., Ellena J., et al. A new deep-sea species of epibenthic acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta) // *Zoosystema*. 2009. Vol. 31. No. 2. P. 333–346.
  3. Holland N.D., Kuhnz L.A., Osborn K.J. Morphology of a new deep-sea acorn worm (class Enteropneusta, phylum Hemichordata): A part-time demersal drifter with externalized ovaries // *J. Morphol.* 2012. Vol. 273. No. 7. P. 661–671.
  4. Priede I.G., Osborn K.J., Gebruk A.V., et al. Observations on torquaratorid acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) from the North Atlantic with descriptions of a new genus and three new species // *Invert. Biol.* 2012. Vol. 131. No. 3. P. 244–257.
  5. Osborn K.J., Gebruk A.V., Rogacheva A., et al. An externally brooding acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta, Torquaratoridae) from the Russian Arctic // *Biol. Bull.* 2013. Vol. 225. No. 2. P. 113–123.
  6. Jabr N., Archambault P., Cameron C.B. Biogeography and adaptations of torquaratorid acorn worms (Hemichordata: Enteropneusta) including two new species from the Canadian Arctic // *Can. J. Zool.* 2018. Vol. 96. No. 11. P. 221–1229.
  7. 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 // *Invert. Biol.* 2022. Vol. 141. e12379.
  8. Rybakova E., Galkin S., Gebruk A., et al. Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea slope based on ROV survey // *PeerJ*. 2020. Vol. 8. e8628.
  9. Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* 1950. Vol. 25. P. 1–45.
  10. Vance R.R. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates // *Amer. Nat.* 1973. Vol. 107. No. 955. P. 339–352.
  11. Marshall D.J., Keough M.J. The evolutionary ecology of offspring size in marine invertebrates // *Adv. Mar. Biol.* 2008. Vol. 53. P. 1–60.
  12. Urata M., Yamaguchi M. The development of the enteropneust hemichordate *Balanoglossus misakiensis* Kuwano // *Zool. Sci.* 2004. Vol. 21. P. 533–540.
  13. Urata M., Iwasaki S., Ohtsuka S., et al. Development of the swimming acorn worm *Glandiceps hacksii*: similarity to holothuroids // *Evol. Dev.* 2014. Vol. 16. P. 149–154.
  14. Lin C.Y., Tung C.H., Yu J.K., et al. Reproductive periodicity, spawning induction, and larval metamorphosis of the hemichordate acorn worm *Ptychodera flavva* // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* 2016. Vol. 326. P. 47–60.
  15. 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. Vol. 15. 26.
  16. Davis B.M. The early life history of *Dolichoglossus pusillus* Ritter // *Univ. Calif. Publ. Zool.* 1908. Vol. 4. P. 187–226.
  17. Burdon-Jones C. Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti* (Enteropneusta) // *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B.* 1952. Vol. 236. P. 553–590.
  18. Kaul-Strehlow S., Thomas S. A detailed description of the development of the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* using SEM, TEM, Histology and 3D-reconstructions // *Front. Zool.* 2013. Vol. 10. 53.
  19. Pawson D.L., Gage J.D., Belyaev G.M., et al. The deep sea synaptid *Protankyra brychia* (Echinodermata: Holothuroidea) and its nearsurface dwelling planktotrophic larva, *Auricularia nudibranchiata* // *Sarsia*. 2003. Vol. 88. No 3. P. 159–174.
  20. Spengel J.W. *Planctosphaera pelagica* // *Rep. Sci. Res.'Michael Sars' North Atlantic Deep Sea Expedition.* 1932. Vol. 5. P. 1–28.

## OOCYTE SIZE SUGGESTS THE PRESENCE OF LARVAE IN DEEP-SEA ACORN WORMS TORQUARATORIDAE (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA)

O. V. Ezhova\*, A. I. Lukinykh, Academician of the RAS V. V. Malakhov

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

\*e-mail: olga\_ejova@mail.ru

It is known that the type of development of marine invertebrates is related to the size of the eggs. Data on the maximum size of oocytes of deep-sea acorn worms of the Torquaratoridae family are presented. It has been suggested that among the Torquaratoridae there are species with direct development, species with lecithotrophic larvae and species with planktotrophic larvae. Mysterious giant larvae of *Planctosphaera pelagica* may be planktotrophic larvae of Torquaratoridae.

*Keywords:* direct development, lecithotrophic larvae, planktotrophic larvae, *Planctosphaera pelagica*, Ambulacraria, Echinodermata