

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОНТОГЕНЕЗА У МОРСКИХ ЕЖЕЙ

© 2005 г. А. Г. Десницкий

Биологический научно-исследовательский институт Санкт-Петербургского государственного университета

198504 Старый Петергоф, Санкт-Петербург, Ораниенбаумское шоссе, д. 2

E-mail: desn@peterlink.ru

Поступила в редакцию 26.11.03 г.

Окончательный вариант получен 18.10.04 г.

Рассмотрены литературные данные последних 15–20 лет по сравнительной, экспериментальной и молекулярной эмбриологии морских ежей с нетипичным развитием. Для этих животных характерны крупные, богатые липидами яйцеклетки, сильно модифицированный эмбриогенез и отсутствие планктотрофной личинки. Такой тип развития продвинул в эволюционном отношении и возник независимо в разных филогенетических линиях морских ежей.

Ключевые слова: морские ежи, эволюция развития, *Heliocidaris*, *Holopneustes*, *Strongylocentrotus*.

Класс Echinoidea включает около 1000 современных видов морских ежей. Некоторые из них (прежде всего *Strongylocentrotus purpuratus*, а также ряд других – *S. droebachiensis*, *Arbacia punctulata*, *Litechinus pictus*, *Paracentrotus lividus*, *Psammechinus miliaris* и т. д.) являются классическими объектами морфологических и экспериментальных исследований раннего онтогенеза многоклеточных животных (Бузников, Подмарев, 1975; Иванова-Казас, 1978; Davidson et al., 1982, 1998; Arenas-Mena et al., 1998, 2000; Biermann et al., 2003). Эти виды морских ежей, как и большинство других Echinoidea, имеют яйцеклетки диаметром до 100–150 мкм, сравнительно бедные желтком. Вскоре после завершения гастрულიции образуется планктотрофная личинка плутеус, имеющая в большинстве случаев до 4–6 пар длинных отростков (рук). Плутеус живет в планктоне в течение нескольких недель, а затем претерпевает метаморфоз, в результате чего формируется ювенильный морской еж. Такой тип развития считается примитивным для класса Echinoidea (Strathmann, 1978, 2000; Касьянов, 1989; Иванова-Казас, 1992).

Однако примерно у 20% видов морских ежей, принадлежащих к нескольким различным отрядам, онтогенез протекает иначе – развитие плутеуса частично или полностью подавлено, и формирование взрослого организма протекает ускоренными темпами. Эти животные обитают преимущественно в морских водах Южного полушария (Hуman, 1955; Касьянов и др., 1983; Raff, 1987), у них крупные яйцеклетки (диаметр 300–2000 мкм), богатые запасенными питательными

веществами. Модификации развития у разных морских ежей включают формирование факультативно планктотрофных плутеусов (Strathmann, 1979; Hart, 1996), непланктотрофных (лецитотрофных) плутеусов (Okazaki, Dan, 1954; Olson et al., 1993; Amemiya, Arakawa, 1996) или безрукых лецитотрофных личинок (Parks et al., 1989; Amemiya, Emlet, 1992; Morris, 1995). Наконец, пелагическая личиночная стадия у таких животных может полностью отсутствовать, и тогда имеет место вынашивание (Poulin, Feral, 1996; Schatt, Feral, 1996), при котором, однако, зародыш развивается в замедленном темпе.

Авторы обзоров по эволюционной эмбриологии морских ежей (например: Raff, 1987; Emlet, 1995a) предполагают, что преобразования онтогенеза, включающие формирование лецитотрофных личинок или вынашивание, происходили независимо в разных филогенетических линиях. Данные о типе развития известны более чем для 200 видов морских ежей и представлены в таблице. Обсуждение спорных вопросов таксономии класса Echinoidea (таких, например, как возможность объединения видов отрядов Echinoida и Temnopleuroidea в отряд Camarodonta) не входит в задачу настоящей статьи. Новейшие работы (Jeffery, Emlet, 2003; Jeffery et al., 2003) показывают, что эволюционные переходы от анцестрального планктотрофного модуса личиночного развития к лецитотрофному, по-видимому, являются необратимыми.

Из морских ежей с лецитотрофной личинкой наиболее изученным стал эндемичный австра-

лийский вид *Heliocidaris erythrogramma* (отр. Echinoida, сем. Echinometridae), развитие которого характеризуется полным отсутствием стадии плутеуса и впервые описано Мортенсенем (Mortensen, 1915), а впоследствии Вильямсом и Андерсоном (Williams, Anderson, 1975). Необходимо отметить, что исследования зародышей *H. erythrogramma* активизировались после публикации важной обзорной статьи Рэфа (Raff, 1987), в которой, в частности, было обращено внимание на перспективность использования в эволюционной эмбриологии иглокожих модельных систем, состоящих из двух (или более) близкородственных видов, характеризующихся разными типами (модусами) развития. Род *Heliocidaris* как раз состоит всего из двух видов, ареалы которых перекрываются на восточном побережье Австралии в районе г. Сиднея, причем для второго вида, *Heliocidaris tuberculata*, характерен обычный для большинства морских ежей тип развития с планктотрофной личинкой. Данные молекулярной филогении (анализ 18S рРНК и митохондриальных ДНК) показывают, что эти два представителя рода *Heliocidaris* дивергировали друг от друга 4–10 млн лет назад (Smith et al., 1990; McMillan et al., 1992), а от вида *Strongylocentrotus purpuratus* (отр. Echinoida, сем. Strongylocentrotidae) – 30–40 млн лет назад (Smith, 1988; Littlewood, Smith, 1995), поэтому особенности развития последнего также нередко сопоставляют с особенностями развития *H. erythrogramma* (Parks et al., 1988; Kissinger, Raff, 1998; Raff, 1999). Уместно отметить, что иногда (Littlewood, Smith, 1995) виды рода *Strongylocentrotus* даже включают в семейство Echinometridae, однако в нашу задачу не входит дискуссия по этому вопросу.

Зрелые яйцеклетки *H. erythrogramma* диаметром 400–450 мкм непрозрачны (ядро диаметром до 100 мкм находится в центре яйца) и плавают по поверхности воды (Williams, Anderson, 1975). Объем зрелых яйцеклеток превосходит таковые *H. tuberculata* и *S. purpuratus* примерно в 100–150 раз (диаметр яйцеклеток у последних составляет 90–95 и 80 мкм соответственно).

Исследование оогенеза показало сходство характера и уровня вителлогениновой генной экспрессии у *H. erythrogramma* и *H. tuberculata* (Byrne et al., 1999). Более того, весь период вителлогенеза протекает у обоих видов сходно: накопления желтка невелики. Однако *H. erythrogramma* имеет дополнительную, завершающую, фазу оогенеза, которая характеризуется массовым запасанием невителлогенного материала, включая добавочный материнский белок и липид, равномерно распределяющиеся по ооциту. Именно за счет этого относительно недавнего эволюционного изменения (не более нескольких млн лет назад) и достигается гипертрофическое увеличение размера яйца.

Разные типы развития у различных отрядов морских ежей

Подклассы, отряды*	Типы развития в пределах отряда у разных видов		
Cidaroida			
Cidaroida	П	Л	В
Euechinoidea			
Echinothurioida		Л	
Diadematoida	П		
Cassiduloida	П		В
Clypeasteroida	П	Л	В
Spatangoida	П	Л	В
Arbacoidea	П		
Temnopleuroidea	П	Л	В
Echinoida	П	Л	В

Примечания. П – планктотрофный тип развития, Л – лецитотрофный тип развития со свободно живущей личинкой, В – вынашивание. * Порядок перечисления отрядов морских ежей произведен согласно сводке Рэфа (Raff, 1987).

Согласно новейшему анализу состава липидов у зрелых яйцеклеток различных представителей морских ежей (Villinski et al., 2002), в яйцах *H. tuberculata*, *S. purpuratus* и еще двух других видов с планктотрофной личинкой (*A. punctulata* и *Eucidaris tribuloides*) содержатся преимущественно триглицериды (55–95% от общей массы), тогда как в яйцах *H. erythrogramma* и еще одного вида с лецитотрофной безрукой личинкой – *Holopneustes purpureus* (отр. Temnopleuroidea, сем. Temnopleuridae) – преобладают восковые эфиры (74–78% от общей массы). Однако в недавних экспериментах (Emlet, Hoegh-Guldberg, 1997; Hoegh-Guldberg, Emlet, 1997) по удалению из раннего зародыша *H. erythrogramma* большей части липидов (до 50% от сухой массы яйца) было показано, что основная часть запасенных органических веществ не требуется для личиночного развития, но используется для питания ювенильного морского ежа уже после оседания личинки на дно.

Эксперименты по анализу дифференцировки бластомеров, изолированных из ранних зародышей *H. erythrogramma*, по прослеживанию судьбы клеточных линий после микроинъекции флуоресцирующих красителей и по оплодотворению деформированных яйцеклеток, вытянутых в узких силиконовых трубках, показывают, что у данного вида морского ежа спецификация дорсовентральной оси происходит перед первым делением дробления (Henry, Raff, 1990; Henry et al., 1990). Разумеется, проводились аналогичные эксперименты, а также опыты по центрифугированию и воздействию различных ядов на яйцеклетки и ранние зародыши Echinoidea с обычным

планктотрофным типом развития (см. обзоры: Lindahl, 1942; Davidson et al., 1998). Уместно, однако, отметить, что применительно к этим морским ежам в последние годы вместо термина “дорсовентральная ось” чаще используют термин “оральнооборальная зародышевая ось” (Davidson et al., 1998; Coffman, Davidson, 2001; Gross et al., 2003), поскольку она в данном случае (в отличие от морских ежей, утративших стадию плутеуса) не совпадает с дорсовентральной осью взрослого организма. Ранее были исследованы представители отрядов Echinoidea (Hörstadius, 1938; Kominami, 1988; Kominami, Takata, 2003), Arbacoidea (Lindahl, 1932a, b) и Clupeasteroidea (Pease, 1939, 1941). Как правило, у морских ежей, имеющих установку развития на планктотрофный плутеус, спецификация оральнооборальной зародышевой оси происходит на 4–32-клеточных стадиях дробления, причем определенные вариации в стадии спецификации оси (от 4- до 32-клеточной стадии) возможны даже у разных видов из отряда Echinoidea. Интересно, что у морского ежа *Peronella japonica* (отр. Clupeasteroidea), имеющего установку развития на лецитотрофный плутеус, спецификация оральнооборальной оси, по-видимому, также происходит лишь после 4-клеточной стадии (Okazaki, Dan, 1954).

Генри и Рэф (Henry, Raff, 1990) объясняют более раннюю по сравнению с другими представителями морских ежей спецификацию дорсовентральной оси в развитии *H. erythrogramma* эволюционным изменением локализации определенных цитоплазматических детерминант в очень крупных яйцеклетках у этого вида, имеющего к тому же дополнительную фазу оогенеза. Предполагается, что у *P. japonica* изменение характера развития произошло независимо от такового у *H. erythrogramma* и менее резко выражено (Amemiya, Arakawa, 1996). К сожалению, приходится констатировать отсутствие экспериментальных данных по спецификации дорсовентральной оси у других видов Echinoidea с лецитотрофным типом развития.

Дробление зародыша *H. erythrogramma* полное, равномерное, радиальное (Wray, Raff, 1989, 1990) и морфологически отличается от дробления у *S. purpuratus*, *H. tuberculata* и у других морских ежей, имеющих установку развития на планктотрофную личинку плутеус. Так, например, у этих представителей Echinoidea на вегетативном полюсе 16-клеточного зародыша после неравномерного 4-го деления дробления образуются четыре маленьких микромера, которые характеризуются замедленным темпом делений и дают начало линии первичных мезенхимных клеток, мигрирующих незадолго до начала гаструляции в бластоцель. Клетки первичной мезенхимы формируют синцитий и секретируют известковый личиночный скелет. От микромеров же про-

исходит и еще одна клеточная линия, которая формирует целомические мешки, лежащие по бокам от личиночного кишечника (Pehrson, Cohen, 1986; Davidson, 1989; Ransick et al., 1996). Однако у ранних зародышей *H. erythrogramma* микромеры не образуются. Скелетогенные мезенхимные клетки и клетки целомической мезодермы развиваются преимущественно из вентральных вегетативных blastomerov и в меньшей степени из дорсальных вегетативных blastomerov (Wray, Raff, 1989, 1990; Raff, 1999). Таким образом, преобразования раннего эмбриогенеза этого вида морского ежа включают эволюционную модификацию клеточных линий.

Период синхронного дробления у *H. erythrogramma* состоит из семи равномерных делений, причем минимальная длительность клеточного цикла, согласно приближенной оценке, составляет при 22–25°C около 15–30 мин (Williams, Anderson, 1975). Стадия средней бластулы достигается у этого вида, как и у *H. tuberculata*, примерно через 8 ч после оплодотворения (Parks et al., 1988). Однако у первого вида зародыш на этой стадии состоит примерно из 3500 клеток (11–12 делений после оплодотворения), а у второго – примерно из 500 клеток (9 делений). Средняя бластула *H. erythrogramma* имеет небольшой бластоцель, однако к стадии поздней бластулы (13–15 ч после оплодотворения) происходит сегрегация зародыша на прозрачную периферическую бластодерму толщиной около 50 мкм и непрозрачную центральную липидную массу диаметром 300–350 мкм (Williams, Anderson, 1975).

Стадия ранней/средней гаструлы достигается у обоих представителей рода *Heliocidaris* примерно через 18 ч после оплодотворения (Parks et al., 1988); у *H. erythrogramma* зародыш состоит из 9000–13000 клеток (13–14 делений), а у *H. tuberculata* – примерно из 1000 клеток (10 делений). Таким образом, можно рассчитать, что длительность клеточного цикла в интервале между средней бластулой и средней гаструлой составляет у *H. tuberculata* около 10 ч, а у *H. erythrogramma* – около 5 ч. Следовательно, в одних и тех же лабораторных условиях пролиферация клеток у *H. erythrogramma* в раннем эмбриогенезе происходит интенсивнее, чем у *H. tuberculata*. В будущем было бы интересно более подробно сравнить изменения клеточных циклов в раннем развитии обоих видов с помощью методов радиоавтографии и проточной цитометрии, а также подсчета митотического индекса, которые успешно использовали в эмбриологических исследованиях морских ежей с обычным типом развития (Agrell, 1954; Андреева, 1970; Андреева и др., 1989).

Особого внимания заслуживает тот факт, что гаструла *H. erythrogramma* содержит 1700–2200 мезенхимных клеток (примерно 17–19% от

общего числа клеток в зародыше), активно пролиферирующих и проникающих во внутреннюю липидную массу, тогда как в бластоцеле бластулы и гастрюлы *H. tuberculata* находятся лишь 30–60 первичных мезенхимных клеток (3–6% от общего числа клеток), которые уже прекратили делиться (Parks et al., 1988). Мезенхимные клетки этих двух видов различаются также и по экспрессии специфического для данного клеточного типа гена *msp130* (Klueg et al., 1997). Начало его экспрессии в первичной мезенхиме у зародышей *H. tuberculata* (как, впрочем, и у зародышей *S. purpuratus*) происходит на стадии поздней бластулы, и уже на ранних этапах гастрюляции идет активное формирование личиночного скелета, а в мезенхиме *H. erythrogramma* его экспрессия впервые обнаруживается только по завершении гастрюляции, причем в дальнейшем происходит главным образом секрета скелетного материала ювенильного морского ежа, а не личиночного скелета.

К числу других особенностей гастрюляции *H. erythrogramma* относится формирование путем инвагинации на вегетативном полюсе очень короткого архентерона, причем этот процесс характеризуется необычными, спиралеобразными движениями клеток (Wray, Raff, 1991). Вылупление из зародышевых оболочек и переход к очень короткому периоду личиночной жизни (продолжительность около 3–3.5 сут, т.е. примерно в 10–15 раз меньше, чем у плутеусов *H. tuberculata* и *S. purpuratus*) происходит у *H. erythrogramma* на стадии ранней гастрюлы (Williams, Anderson, 1975). От архентерона в ускоренном темпе “отшнуровываются” два целомических мешка; левый целом (более крупный) дает начало гидроцелю. Рот и функционирующий кишечник личинки не формируются; полностью отсутствуют оральная и аборальная эктодерма, а также личиночные руки. На этой стадии онтогенеза организм характеризуется билатеральной симметрией, пояском ресничек и сильно редуцированным личиночным скелетом (Emlet, 1995b). Таким образом, лецитотрофная личинка *H. erythrogramma* существенно упрощена морфологически по сравнению с обычными планктотрофными плутеусами; однако ее, по-видимому, лучше рассматривать как сильно модифицированную, эволюционно новую форму, а не как дегенеративный безрукий плутеус (Wray, Raff, 1990).

Это подтвердили последующие молекулярно-генетические исследования личиночной эктодермы у тех же двух представителей рода *Heliocidaris* (Naag, Raff, 1998; Naag et al., 1999). Так, экспрессия гена *HeET-1* характерна только для *H. erythrogramma*, но не для *H. tuberculata*. Данный ген кодирует эволюционно новый внеклеточный белок апекстрин, который прочно связан с плазматической мембраной и, по-видимому, необходим для адгезии апикальных эктодермальных клеток. Появление такого белка, вероятно, мож-

но считать своеобразной адаптацией, связанной с относительно большими размерами зародышей и личинок у *H. erythrogramma*. Обнаружено (Ferkowicz et al., 1998; Ferkowicz, Raff, 2001) значительное сходство экспрессии генов *Wnt* (кодирующих белки межклеточной сигнализации) в развитии *H. erythrogramma* и *H. tuberculata*. Напротив, выявлены существенные качественные различия экспрессии актиновых генов (Kissinger, Raff, 1998) у зародышей и личинок этих двух видов. В частности, у обоих представителей рода *Heliocidaris* наблюдается редукция (по сравнению с *S. purpuratus*) числа экспрессирующихся в раннем онтогенезе актиновых генов, причем у *H. erythrogramma* утрачена экспрессия гена *CyIII*, что коррелирует с утратой аборальной эктодермы, а у *H. tuberculata* – *CyII*.

В связи с вышесказанным представляется совершенно справедливым утверждение Эмлета (Emlet, 1995b) о том, что использование в статьях Рэфа и соавторов (Raff, 1987, 1992; Parks et al., 1988) термина “прямое развитие” применительно к *H. erythrogramma* является неудачным, поскольку прямое развитие подразумевает полную потерю личиночных особенностей. Тем не менее вплоть до настоящего времени в литературе, описывающей развитие морских ежей с лецитотрофными личинками, продолжают использовать этот термин (см: Hano et al., 2001; Raff et al., 2003 и др.).

Интересно вспомнить о классических опытах с использованием вегетализирующего агента, хлористого лития (LiCl), вызывающего у морских ежей с обычным типом развития экзогастрюляцию и усиленную дифференцировку мезенхимных клеток (Runnström, 1928; Браше, 1961). Недавно было показано, что LiCl оказывает сходный эффект и при тестировании ранних зародышей *H. erythrogramma* (Kauffman, Raff, 2003).

Развитие ювенильного морского ежа *H. erythrogramma* (Williams, Anderson, 1975; Parks et al., 1988; Minsuk, Raff, 2002) морфологически сходно с развитием зачатка морского ежа у *Echinoidea* с обычным типом онтогенеза, однако ему не предшествует длительный личиночный период, поэтому оно сильно ускорено. Этот процесс начинается непосредственно вслед за завершением гастрюляции (24–25 ч после оплодотворения) в результате взаимодействия левого целома и вестibuлярной эктодермы *H. erythrogramma* и длится около 3 сут. К этому же времени (примерно через 4 сут после оплодотворения) безрукая лецитотрофная личинка оседает на дно. В течение по крайней мере трех недель после оседания ювенильный морской еж также является лецитотрофом и лишь затем начинает активно питаться.

В последнее время благодаря использованию молекулярно-генетических методов удалось обнаружить некоторые специфические особенности процесса формирования зачатка ювенильного

морского ежа у видов с разными модусами развития. Согласно проведенным исследованиям (Nielsen et al., 2003; Morris et al., 2004), экспрессия регуляторного гена *Otx* (*Orthodonticle*), играющего важную роль в нейрогенезе насекомых и хордовых, четко выявляется в дифференцирующемся зачатке морских ежей *H. erythrogramma*, *Holopneustes purpureescens* и еще у двух видов с лецитотрофным типом развития: *Asthenosoma iijimai* (отр. Echinothurioida) и *Phyllacanthus parvispinus* (отр. Cidaroida). Экспрессия этого гена отсутствует в формирующемся зачатке морского ежа *H. tuberculata*, *S. purpuratus* и у других видов с обычным типом развития (Lowe, Wray, 1997; Nielsen et al., 2003).

Рассмотрим данные по развитию гибридов между видами морских ежей с разными модусами развития (Raff et al., 1999; 2003). В результате оплодотворения яйцеклеток *H. tuberculata* спермой *H. erythrogramma* образуются летальные гибриды, развитие которых останавливается на стадии гастрюлы. Опыты с реципрокными гибридами оказались более интересными. Развитие яйцеклеток *H. erythrogramma*, оплодотворенных спермой *H. tuberculata*, вплоть до окончания гастрюляции идет по материнскому типу. Однако дальнейший морфогенез, приводящий примерно через 7 сут после оплодотворения к образованию ювенильного морского ежа, отличается от такового у обоих родительских видов. В результате экспрессии отцовского генома восстанавливаются некоторые личиночные структуры, которые были утрачены в ходе эволюции материнского вида. В частности, гибрид имеет рот, личиночный кишечник (возможно, функционирующий) и анус, хотя возврата к плутеусу не происходит. По мнению Рэфа с соавторами (Raff et al., 1999), эта гибридная личинка несколько напоминает билатерально симметричную диплевулу, которая считается анцестральной личиночной формой у типа Echinodermata (иглокожие).

Примерно такие же гибридные личинки были получены и в опытах по оплодотворению яйцеклеток *H. erythrogramma* спермой морского ежа с планктотрофным типом развития *Pseudoboletia maculata* (отр. Echinoida, сем. Toxopneustidae) (Raff et al., 2003). Важно подчеркнуть, что эти два вида дивергировали около 40 млн лет назад, а не 4–10, как *H. erythrogramma* и *H. tuberculata*. Отсюда делается вывод о значительном консерватизме молекулярных механизмов онтогенеза у морских ежей с обычным модусом развития. В опытах по скрещиванию *H. erythrogramma* и *Holopneustes purpureescens* (двух видов морских ежей с лецитотрофным типом развития, которые дивергировали около 70 млн лет назад) были получены характерные безрукие лецитотрофные личинки; восстановления каких-либо особенностей обычного модуса развития не наблюдали. Такие дан-

ные поддерживают гипотезу о параллельной эволюции лецитотрофного развития в двух филогенетических линиях. Поддерживает ее и другая группа авторов (Jeffery et al., 2003), предполагающих дивергенцию *H. purpureescens* от родственных ему видов морских ежей с планктотрофным типом развития примерно 4–7 млн лет назад. Очень желательно, чтобы пока немногочисленные морфологические и молекулярные исследования развития австралийского вида *H. purpureescens* были продолжены (Morris, 1995; Morris et al., 1997, 2002, 2004).

Наконец, статья Рэфа и соавторов (Raff et al., 2003) поддерживает концепцию “прерывистой эволюции” зародышей, которая разрабатывается в последние годы этой группой исследователей (Wray, Raff, 1991; Wray, 1995). Действительно, основные особенности раннего онтогенеза морских ежей с обычным типом развития сформировались не менее 250 млн лет назад, т.е. до момента дивергенции подклассов Cidaroida и Euechinoidea. С тех пор в разных филогенетических линиях после длительных (десятки и более млн лет) периодов стабильного существования могли происходить относительно быстрые преобразования развития. По-видимому, типичным примером этого как раз и является эволюция онтогенеза в пределах рода *Heliocidaris*, которая завершилась всего за несколько миллионов лет. Предполагается, что комплексы генов, контролирующие развитие Echinoidea, также эволюционируют прерывистым путем; они резко изменяются в ходе коротких периодов быстрой морфологической эволюции, но относительно стабильны в ходе длительных периодов медленной морфологической эволюции (Raff et al., 2003). Но поскольку эволюционная концепция “прерывистого равновесия”, несмотря на определенную популярность, не является общепризнанной (см., например: Грант, 1991), соответствующие рассуждения Рэфа и соавторов лучше пока рассматривать как дискуссионные. Было бы желательно получить подробные эмбриологические и молекулярные данные не только на *Heliocidaris erythrogramma* и *Holopneustes purpureescens*, но хотя бы еще на нескольких других видах морских ежей с лецитотрофными безрукими личинками.

Очень интересно сопоставить изложенные выше представления о закономерностях эволюционных преобразований раннего онтогенеза у морских ежей с аналогичными теориями по эмбриологии других животных. Определенные успехи в изучении эволюционных преобразований модуса развития (выявляемые при сопоставлении родственных видов) достигнуты в работах на асцидиях (Jeffery, 1997; Jeffery et al., 1999), морских звездах (Hart et al., 1997; Cerra, Byrne, 2004), бесхвостых амфибиях (Callery et al., 2001; Десницкий, 2004), насекомых (Тихомирова, 1991; Иванова-Казас,

1997) и т. д. Среди протистов перспективной моделью в этом отношении является род *Volvox* (Десницкий, 1991; Desnitskiy, 1995). Есть основания предполагать, что у каждой из перечисленных групп организмов имеются специфические особенности эволюционных перестроек онтогенеза. Также интересна и попытка уловить общие закономерности эволюции индивидуального развития многоклеточных организмов (в том числе проверить достоинства концепции “прерывистой эволюции” зародышей). Такой анализ можно было бы сделать в отдельной статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Л.Ф. Синтез ДНК и клеточные циклы в раннем эмбриогенезе морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*. 2. Эктодерма на стадиях мезенхимной бластулы, гастролы и плутеуса // Онтогенез. 1970. Т. 1. № 5. С. 509–518.

Андреева Л.Ф., Розанов Ю.М., Тарасова М.В., Афанасьева В.П. Анализ кинетики парасинхронных клеточных популяций развивающихся зародышей морского ежа // Цитология. 1989. Т. 31. № 4. С. 431–439.

Браше Ж. Биохимическая эмбриология. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1961. 327 с.

Бузников Г.А., Подмарев В.К. Морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, *S. nudus*, *S. intermedius* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 188–216.

Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.

Десницкий А.Г. Механизмы и эволюционные аспекты онтогенеза рода *Volvox* (Chlorophyta, Volvocales) // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 657–668.

Десницкий А.Г. Эволюционные преобразования онтогенеза у бесхвостых амфибий // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 3. С. 165–170.

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

Иванова-Казас О.М. Анализ личиночного развития низших Deuterostomia // Онтогенез. 1992. Т. 23. № 2. С. 179–187.

Иванова-Казас О.М. Стратегия, тактика и эволюция онтогенеза // Там же. 1997. Т. 28. № 1. С. 31–40.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.

Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука, 1983. 215 с.

Тихомирова А.Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука, 1991. 169 с.

Agrell I. A mitotic gradient in the sea urchin embryo during gastrulation // Archiv Zool. 1954. V. 6. P. 213–217.

Amemiya S., Emler R.B. The development and larval form of an echinothurioid echinoid, *Asthenosoma ijimai*, revisited // Biol. Bull. 1992. V. 182. P. 15–30.

Amemiya S., Arakawa E. Variation of cleavage pattern permitting normal development in a sand dollar, *Peronella*

japonica: comparison with other sand dollars // Devel. Genes Evol. 1996. V. 206. P. 125–135.

Arenas-Mena C., Martinez P., Cameron R.A., Davidson E.H. Expression of the *Hox* gene complex in the indirect development of a sea urchin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 13062–13067.

Arenas-Mena C., Cameron R.A., Davidson E.H. Spatial expression of *Hox* cluster genes in the ontogeny of a sea urchin // Development. 2000. V. 127. P. 4631–4643.

Biermann C.H., Kessing B.D., Palumbi S.R. Phylogeny and development of marine model species: stronglylocentroid sea urchins // Evol. Devel. 2003. V. 5. P. 360–371.

Byrne M., Villinski J.T., Cisternas P. et al. Maternal factors and the evolution of developmental mode: evolution of oogenesis in *Heliocidaris erythrogramma* // Devel. Genes Evol. 1999. V. 209. P. 275–283.

Callery E.M., Fang H., Elinson R.P. Frogs without polliwogs: evolution of anuran direct development // BioEssays. 2001. V. 23. P. 233–241.

Cerra A., Byrne M. Evolution of development in the sea star genus *Patiriella*: clade-specific alterations in cleavage // Evol. Devel. 2004. V. 6. P. 105–113.

Coffman J.A., Davidson E.H. Oral-aboral axis specification in the sea urchin embryo. 1. Axis entrainment by respiratory asymmetry // Devel. Biol. 2001. V. 230. P. 18–28.

Davidson E.H. Lineage-specific gene expression and the regulative capacities of the sea urchin embryo: a proposed mechanism // Development. 1989. V. 105. P. 421–445.

Davidson E.H., Hough-Evans B.R., Britten R.J. Molecular biology of the sea urchin embryo // Science. 1982. V. 217. P. 17–26.

Davidson E.H., Cameron R.A., Ransick A. Specification of cell fate in the sea urchin embryo: summary and some proposed mechanisms // Development. 1998. V. 125. P. 3269–3290.

Desnitskiy A.G. A review on the evolution of development in *Volvox* – morphological and physiological aspects // Eur. J. Protistol. 1995. V. 31. P. 241–247.

Emler R.B. Developmental mode and species geographic range in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) // Evolution. 1995a. V. 49. P. 476–489.

Emler R.B. Larval spicules, cilia, and symmetry as remnants of indirect development in the direct developing sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* // Devel. Biol. 1995b. V. 167. P. 405–415.

Emler R.B., Hoegh-Guldberg O. Effect of egg size on post-larval performance: experimental evidence from a sea urchin // Evolution. 1997. V. 51. P. 141–152.

Ferkowicz M.J., Stander M.C., Raff R.A. Phylogenetic relationships and developmental expression of three sea urchin *Wnt* genes // Mol. Biol. Evol. 1998. V. 15. P. 809–819.

Ferkowicz M.J., Raff R.A. *Wnt* gene expression in sea urchin development: heterochronies associated with the evolution of developmental mode // Evol. Devel. 2001. V. 3. P. 24–33.

Gross J.M., Peterson R.E., Wu S.-Y., McClay D.R. *LvTbx2/3*: a *T-box* family transcription factor involved in formation of the oral / aboral axis of the sea urchin embryo // Development. 2003. V. 130. P. 1989–1999.

Haag E.S., Raff R.A. Isolation and characterization of three mRNAs enriched in embryos of the direct-developing sea urchin

- chin *Heliocidaris erythrogramma*: evolution of larval ectoderm // *Devel. Genes Evol.* 1998. V. 208. P. 188–204.
- Haag E.S., Sly B.J., Andrews M.E., Raff R.A. Apextrin, a novel extracellular protein associated with larval ectoderm evolution in *Heliocidaris erythrogramma* // *Devel. Biol.* 1999. V. 211. P. 77–87.
- Hano Y., Hayashi A., Yamaguchi S., Yamaguchi M. *Hox* genes of the direct-type developing sea urchin *Peronella japonica* // *Zool. Sci.* 2001. V. 18. P. 353–359.
- Hart M.W. Evolutionary loss of larval feeding: development, form and function in a facultatively feeding larva, *Brisaster latifrons* // *Evolution.* 1996. V. 50. P. 174–187.
- Hart M.W., Byrne M., Smith M.J. Molecular phylogenetic analysis of life-history evolution in asterinid starfish // *Ibid.* 1997. V. 51. P. 1848–1861.
- Henry J.J., Raff R.A. Evolutionary change in the process of dorsoventral axis determination in the direct developing sea urchin, *Heliocidaris erythrogramma* // *Devel. Biol.* 1990. V. 141. P. 55–69.
- Henry J.J., Wray G.A., Raff R.A. The dorsoventral axis is specified prior to first cleavage in the direct developing sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* // *Development.* 1990. V. 110. P. 875–884.
- Hoegh-Guldberg O., Emler R.B. Energy use during the development of a lecithotrophic and a planktotrophic echinoid // *Biol. Bull.* 1997. V. 192. P. 27–40.
- Hörstadius S. Schnürungsversuche an Seeigelkeimen // Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1938. Bd. 138. S. 197–258.
- Hyman L.H. The Invertebrates. 4. Echinodermata. N.Y.: McGraw-Hill, 1955. 763p.
- Jeffery W.R. Evolution of ascidian development // *BioSci.* 1997. V. 47. P. 417–425.
- Jeffery C.H., Emler R.B. Macroevolutionary consequences of developmental mode in temnopleurid echinoids from the Tertiary of Southern Australia // *Evolution.* 2003. V. 57. P. 1031–1048.
- Jeffery W.R., Swalla B.J., Ewing N., Kusakabe T. Evolution of the ascidian anural larva: evidence from embryos and molecules // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 646–654.
- Jeffery C.H., Emler R.B., Littlewood D.T.J. Phylogeny and evolution of developmental mode in temnopleurid echinoids // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2003. V. 28. P. 99–118.
- Kauffman J.S., Raff R.A. Patterning mechanisms in the evolution of derived developmental life histories: the role of *Wnt* signaling in axis formation of the direct-developing sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* // *Devel. Genes Evol.* 2003. V. 213. P. 612–624.
- Kissinger J.C., Raff R.A. Evolutionary changes in sites and timing of actin gene expression in embryos of the direct- and indirect-developing sea urchins, *Heliocidaris erythrogramma* and *H. tuberculata* // *Ibid.* 1998. V. 208. P. 82–93.
- Klueg K.M., Harkey M.A., Raff R.A. Mechanisms of evolutionary changes in timing, spatial expression, and mRNA processing in the *msp130* gene in a direct-developing sea urchin, *Heliocidaris erythrogramma* // *Devel. Biol.* 1997. V. 182. P. 121–133.
- Kominami T. Determination of dorso-ventral axis in early embryos of the sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus* // *Ibid.* 1988. V. 127. P. 187–196.
- Kominami T., Takata H. Timing of early developmental events in embryos of a tropical sea urchin *Echinometra mathaei* // *Zool. Sci.* 2003. V. 20. P. 617–626.
- Lindahl P.E. Zur experimentelle Analyse der Determination der Dorsoventralachse beim Seeigelkeim. 1. Versuche mit gestreckten Eiern // Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1932a. Bd. 127. S. 300–322.
- Lindahl P.E. Zur experimentelle Analyse der Determination der Dorsoventralachse beim Seeigelkeim. 2. Versuche mit zentrifugierten Eiern // *Ibid.* 1932b. Bd. 127. S. 323–338.
- Lindahl P.E. Contributions to the physiology of form generation in the development of the sea urchin // *Quart. Rev. Biol.* 1942. V. 17. P. 213–227.
- Littlewood D.T., Smith A.B. A combined morphological and molecular phylogeny for sea urchins (Echinoidea: Echinodermata) // *Phil. Trans. Roy. Soc. L. Ser. B.* 1995. V. 347. P. 213–234.
- Lowe C.J., Wray G.A. Radical alterations in the roles of homeobox genes during echinoderm evolution // *Nature.* 1997. V. 389. P. 718–721.
- McMillan W.O., Raff R.A., Palumbi S.R. Population genetic consequences of developmental evolution in sea urchins (genus *Heliocidaris*) // *Evolution.* 1992. V. 46. P. 1299–1312.
- Minsuk S.B., Raff R.A. Pattern formation in a pentamerous animal: induction of early adult rudiment development in sea urchins // *Devel. Biol.* 2002. V. 247. P. 335–350.
- Morris V.B. Apluteal development of the sea urchin *Holopneustes purpureus* Agassiz (Echinodermata: Echinoidea: Euechinoidea) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1995. V. 114. P. 349–364.
- Morris V.B., Brammall J., Byrne M., Frommer M. *Hox*-type and non-*Hox* homeobox gene sequences in genomic DNA of the sea urchin *Holopneustes purpureus* // *Gene.* 1997. V. 201. P. 107–110.
- Morris V.B., Brammall J., Byrne M., Frommer M. cDNA *Hox* sequences 3' of the homeobox isolated from the sea urchin *Holopneustes purpureus* are definitive for sea urchin *Hox* orthologues // *DNA Sequence.* 2002. V. 13. P. 185–193.
- Morris V.B., Zhao J.-T., Shearman D.C.A. et al. Expression of an *Otx* gene in the adult rudiment and the developing central nervous system in the vestibular larva of the sea urchin *Holopneustes purpureus* // *Int. J. Devel. Biol.* 2004. V. 48. P. 17–22.
- Mortensen T. Preliminary note on the remarkable, shortened development of an Australian sea-urchin, *Toxocidaris erythrogramma* // *Proc. Linn. Soc. New South Wales.* 1915. V. 40. Pt 1. № 157. P. 203–206.
- Nielsen M.G., Popodi E., Minsuk S., Raff R.A. Evolutionary convergence in *Otx* expression in the pentamerous adult rudiment in direct-developing sea urchins // *Devel. Genes Evol.* 2003. V. 213. P. 73–82.
- Okazaki K., Dan K. The metamorphosis of partial larvae of *Peronella japonica* Mortensen, a sand dollar // *Biol. Bull.* 1954. V. 106. P. 83–99.
- Olson R.R., Cameron J.L., Young C.M. Larval development (with observations on spawning) of the pencil urchin *Phyllacanthus imperialis*: a new intermediate larval form? // *Ibid.* 1993. V. 185. P. 77–85.
- Parks A.L., Parr B.A., Chin J.-E. et al. Molecular analysis of heterochronic changes in the evolution of direct developing sea urchins // *J. Evol. Biol.* 1988. V. 1. P. 27–44.

- Parks A.L., Bisgrove B.W., Wray G.A., Raff R.A.* Direct development in the sea urchin *Phyllacanthus parvispinus* (Cidaroida): phylogenetic history and functional modification // *Biol. Bull.* 1989. V. 177. P. 96–109.
- Pease D.C.* An analysis of the factors of bilateral determination in centrifuged echinoderm embryos // *J. Exp. Zool.* 1939. V. 80. P. 225–247.
- Pease D.C.* Echinoderm bilateral determination in chemical concentration gradients. 1. The effects of cyanide, ferricyanide, iodoacetate, picrate, dinitrophenol, urethan, iodine, malonate, etc. // *Ibid.* 1941. V. 86. P. 381–404.
- Pehrson J.R., Cohen L.H.* The fate of the small micromeres in sea urchin development // *Devel. Biol.* 1986. V. 113. P. 522–526.
- Poulin E., Feral J.-P.* Why are there so many species of brooding Antarctic echinoids? // *Evolution.* 1996. V. 50. P. 820–830.
- Raff R.A.* Constraint, flexibility, and phylogenetic history in the evolution of direct development in sea urchins // *Devel. Biol.* 1987. V. 119. P. 6–19.
- Raff R.A.* Direct-developing sea urchins and the evolutionary reorganization of early development // *BioEssays.* 1992. V. 14. P. 211–218.
- Raff R.A.* Larval homologies and radical evolutionary changes in early development // *Novartis Found. Symp.* 1999. V. 222. P. 110–124.
- Raff E.C., Popodi E.M., Sly B.J. et al.* A novel ontogenetic pathway in hybrid embryos between species with different modes of development // *Development.* 1999. V. 126. P. 1937–1945.
- Raff E.C., Popodi E.M., Kauffman J.S. et al.* Regulatory punctuated equilibrium and convergence in the evolution of developmental pathways in direct-developing sea urchins // *Evol. Devel.* 2003. V. 5. P. 478–493.
- Ransick A., Cameron R.A., Davidson E.H.* Postembryonic segregation of the germ line in sea urchins in relation to indirect development // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 6759–6763.
- Runnström J.* Plasmabau und Determination bei dem Ei von *Paracentrotus lividus* // *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-mech. Org.* 1928. Bd. 113. S. 556–581.
- Schatt P., Feral J.-P.* Completely direct development of *Abatus cordatus*, a brooding schizasterid (Echinodermata: Echinoidea) from Kerguelen, with description of perigastrulation, a hypothetical new mode of gastrulation // *Biol. Bull.* 1996. V. 190. P. 24–44.
- Smith A.B.* Phylogenetic relationship, divergence times, and rates of molecular evolution for camarodont sea urchins // *Mol. Biol. Evol.* 1988. V. 5. P. 345–365.
- Smith M.J., Boom J.D., Raff R.A.* Single-copy DNA distance between two congeneric sea urchin species exhibiting radically different modes of development // *Ibid.* 1990. V. 7. P. 315–326.
- Strathmann R.R.* The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates // *Evolution.* 1978. V. 32. P. 894–906.
- Strathmann R.R.* Echinoid larvae from the northeast Pacific (with a key and comment on an unusual type of planktotrophic development) // *Canad. J. Zool.* 1979. V. 57. P. 610–616.
- Strathmann R.R.* Functional design in the evolution of embryos and larvae // *Semin. Cell Devel. Biol.* 2000. V. 11. P. 395–402.
- Villinski J.T., Villinski J.C., Byrne M., Raff R.A.* Convergent maternal provisioning and life-history evolution in echinoderms // *Evolution.* 2002. V. 56. P. 1764–1775.
- Williams D.H.C., Anderson D.T.* The reproductive system, embryonic development, larval development and metamorphosis of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* (Val.) (Echinoidea: Echinometridae) // *Austral. J. Zool.* 1975. V. 23. P. 371–403.
- Wray G.A.* Punctuated evolution of embryos // *Science.* 1995. V. 267. P. 1115–1116.
- Wray G.A., Raff R.A.* Evolutionary modification of cell lineage in the direct-developing sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* // *Devel. Biol.* 1989. V. 132. P. 458–470.
- Wray G.A., Raff R.A.* Novel origins of lineage founder cells in the direct-developing sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* // *Ibid.* 1990. V. 141. P. 41–54.
- Wray G.A., Raff R.A.* Rapid evolution of gastrulation mechanisms in a sea urchin with lecithotrophic larvae // *Evolution.* 1991. V. 45. P. 1741–1750.

Evolutionary Reorganizations of Ontogenesis in Sea Urchins

A. G. Desnitskiy

Biological Institute, St. Petersburg State University, Oranienbaumskoye sch. 2, Stary Peterhof, St. Petersburg, 198504 Russia

Abstract—The data published during recent 15–20 years on comparative, experimental and molecular embryology of unusually developing sea urchins have been reviewed. These animals are characterized by large lipid-rich eggs, highly modified embryogenesis, and the absence of a planktotrophic larva. Such a type of development is evolutionary advanced and arose independently in various phylogenetic lineages of the sea urchins.

Key words: sea urchins, evolution of development, *Heliocidaris*, *Holopneustes*, *Strongylocentrotus*.