

СТРОЕНИЕ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНОВ И СВЯЗАННЫХ С НИМ СТРУКТУР У ASTEROZOA (ASTEROIDEA, ECHINOIDEA, OPHIUROIDEA)¹

© 2014 г. О. В. Ежова¹, Е. А. Лаврова¹, В. В. Малахов^{1,2}

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991;

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690950

e-mail: olga.ejova@gmail.com

Статья принята к печати 19.09.2013 г.

Осево́й комплекс органов у представителей Asterozoa (Asteroidea, Echinoidea и Ophiuroidea) устроен по общему плану с незначительными различиями внутри каждого класса; этот план строения существенно отличается от такового у Crinozoa и Holothurozoa. Осево́й комплекс органов представляет собой совокупность целомических и гемоцельных структур, объединенных морфологически и функционально. К целомическим органам осевого комплекса относятся каменистый канал, осевой целом, аксоцельное и соматоцельное перигемальные целомические кольца, амбулакральное кольцо, перикардальный и генитальный целомы. С этими органами тесно связаны эпигастрический и гипогастрический целомы, а также периоральное целомическое кольцо. К гемоцельным образованиям относятся оральное кровеносное кольцо, сердце, осевой орган, генитальное кровеносное кольцо и гастрическое кровеносное кольцо. Эпинеуральные каналы морских ежей и офиур не относятся к целому и формируются за счет погружения эктоневрального тяжа и смыкания над ним эпидермиса. Возможными функциями осевого комплекса органов Asterozoa являются обеспечение циркуляции крови и выделение продуктов обмена.

Ключевые слова: осевой комплекс, Asterozoa, морские звезды, офиуры, морские ежи, Echinodermata, микроскопическая анатомия.

The morphology of the axial complex and associated structures in Asterozoa (Asteroidea, Echinoidea, Ophiuroidea). O. V. Ezhova¹, E. A. Lavrova¹, V. V. Malakhov^{1,2} (¹Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991; ²Far Eastern Federal University, Vladivostok 690950)

The representatives of Asterozoa (Asteroidea, Echinoidea, and Ophiuroidea) have a similar structural plan of the axial complex with minor differences within each class; this structural scheme essentially differs from that in Crinozoa and Holothurozoa. The axial complex consists of the coelomic organs and the hemocoel (blood) structures that are morphologically and functionally integral. The coelomic organs are the stone canal, axial coelom, perihemal coeloms (axocoel perihemal ring and somatocoel perihemal ring), water ring, and pericardial and genital coeloms. These organs are closely associated with the epigastric and hypogastric coeloms and with the perioral coelomic ring. The hemocoel structures of the axial complex include the oral hemal ring, heart, axial organ, genital hemal ring, and gastric hemal ring. The epineural canals of echinoids and ophiuroids are of a noncoelomic nature. They are formed by the invagination of the ectoneural cord and closing of the epidermis above it. The possible functions of the axial complex in Asterozoa are the blood circulation and excretion. (Biologiya Morya, 2014, vol. 40, no. 3, pp. 165–177).

Keywords: axial complex, Asterozoa, asteroids, ophiuroids, echinoids, Echinodermata, microscopic anatomy.

Одной из наиболее характерных черт организации иглокожих является осевой комплекс органов, имеющийся у всех представителей этого типа. Строение осевого комплекса в разных группах иглокожих привлекает внимание исследователей на протяжении почти полутора столетий. Гомология осевого комплекса у представителей разных классов иглокожих обсуждается в многочисленных работах (см.: Bather, 1900; Федотов, 1923, 1951, 1966; Fedotov, 1924; Cuénot, 1948; Hyman, 1955; Иванова-Казас, 1978; Иванов и др., 1985; Goldschmid, 1996; Janies, 2001; Ruppert et al., 2004; Ziegler et al., 2009;

Ежова и др., 2013). К сожалению, в сводках и руководствах строение осевого комплекса описано по-разному и терминология, используемая авторами, часто не совпадает. Это затрудняет понимание принципов организации осевого комплекса и установление гомологии между его частями у представителей разных групп иглокожих.

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу микроскопической анатомии осевого комплекса органов и связанных с ним структур в подтипе Asterozoa, включающем три класса: Asteroidea, Echinoidea и Ophiuroidea.

¹ Работа поддержана грантами РФФИ (№ 11-04-00664-а) и Президента РФ по государственной поддержке ведущих научных школ (НШ-5704.2012.4). Участие В.В. Малахова поддержано грантом Правительства РФ (№ 11G34.31.0010).

КЛАСС ASTEROIDEA

Строение осевого комплекса Asteroidea было описано в ряде работ для представителей семейств Acanthasteridae (Cuénot, 1887), Asteroidea (Hamann, 1885; Cuénot, 1887; Gemmill, 1914, 1915; Osterud, 1918; Chia, 1968; Ежова и др., 2013), Asterinidae (Cuénot, 1887; Mac Bride, 1896; Goto, 1898), Astropectinidae (Cuénot, 1887; Hörstadius, 1939), Echinasteridae (Hayashi, 1935), Ophidiasteridae (Cuénot, 1887), Solasteridae (Gemmill, 1912, 1920), Stichasteridae (Cuénot, 1887) и Xyloplacidae (Baker et al., 1986; Rowe et al., 1988; Janies, Mooi, 1998).

Центральные структуры осевого комплекса сосредоточены в интеррадиусе CD. Здесь от мадрепоровой пластинки в оральном направлении проходит каменистый канал, представляющий собой трубчатый орган с частично обызвествленными стенками. На оральной стороне у морских звезд каменистый канал открывается в амбулакральное целомическое кольцо. На аборальной стороне каменистый канал сообщается с осевым целомом и открывается в ампулу мадрепорита (рис. 1А). От амбулакрального кольца отходят 5 радиальных амбулакральных целомических выростов – по одному в каждый радиус (рис. 1Б). Амбулакральное кольцо с его радиальными каналами является производным левого гидроцеля (мезоцеля).

Осевой целом (левый аксоцель или протоцель) представляет собой удлинённый в орально-аборальном направлении мешок, который на всем своем протяжении охватывает каменистый канал преимущественно с внешней стороны (т.е. со стороны интеррадиуса CD). На аборальной стороне осевой целом образует вырост, огибающий каменистый канал и сообщаящийся с ним. Таким образом, каменистый канал сообщается как с осевым целомом (на аборальной стороне), так и с амбулакральным кольцом (на оральной стороне) (рис. 1А, 2А) и представляет собой целомодукт.

Перигемальная система включает два кольцевых целома, которые разделены мезентерием. На оральной стороне осевой целом открывается в аксоцельное (внутреннее по положению) целомическое кольцо перигемальной системы (рис. 1А, 2А). Аксоцельное перигемальное целомическое кольцо является продолжением левого аксоцеля (левого протоцеля). Соматоцельное перигемальное целомическое кольцо (наружное по положению) у *Asterias rubens* (L., 1758) (см.: Gemmill, 1914, 1915) и у некоторых других видов звезд, например *Crossaster papposus* (L., 1767) (см.: Gemmill, 1920), в онтогенезе развивается как производное левого соматоцеля (левого метацеля). У других видов Asteroidea – *Asterina gibbosa* (Pennant, 1777), *Solaster endeca* (L., 1771), *Leptasterias hexactis* (Stimpson, 1862), *Astropecten aurantiacus* (L., 1758) – один из пяти зачатков соматоцельного перигемального целомического кольца, а именно залегающий в интеррадиусе CD, происходит от левого аксоцеля, тогда как все остальные происходят от левого соматоцеля (Mac Bride, 1896; Goto, 1898; Gemmill, 1912;

Osterud, 1918; Hörstadius, 1939; Chia, 1968). У взрослых звезд соматоцельное целомическое кольцо перигемальной системы – это замкнутая целомическая полость, не связанная ни с аксоцелом, ни с соматоцелом.

Таким образом, вокруг рта у морских звезд имеется 3 целомических кольца: амбулакральное (в которое открывается каменистый канал), аксоцельное перигемальное (с которым соединяется осевой целом) и соматоцельное перигемальное (рис. 2А). Помимо этого у некоторых Asteroidea закладывается периоральный целом, происходящий от левого соматоцеля (Gemmill, 1912, 1920) – четвертое околоротовое целомическое кольцо (рис. 2А). По отношению к амбулакральному кольцу перигемальные целома сдвинуты к оральной стороне животного (Ежова и др., 2013). В мезентерии между перигемальными целомами проходит оральное кровеносное кольцо (рис. 1А, 2Б). В интеррадиусе CD в это кольцо впадает кровеносная сеть осевого органа. Соматоцельное перигемальное кольцо посылает в каждый луч морской звезды парные выросты, в мезентерии между которыми располагается радиальный кровеносный сосуд (рис. 1А, 2Б), берущий начало от орального кровеносного кольца.

Перикардиальный целом *A. rubens* – это замкнутая целомическая полость, производное правого аксоцеля (правого протоцеля). Перикардиальный целом располагается на аборальной стороне, примыкая к ампуле (рис. 1А, 2А), и дает разветвленный вырост внутрь осевого целома, между ответвлениями которого проходят сосуды кровеносной сети осевого органа (Ежова и др., 2013). Целотелий перикардиального целома образует стенки сердца и сосудов перикардиальной части осевого органа. Сердце представляет собой продолговатый пузырек и разделяет осевой орган на меньшую перикардиальную (аборальную по положению) и большую аксиальную (оральную по положению) части (рис. 1А, 2Б). Через сосуды перикардиальной части осевого органа сердце связано с гемоцелом стенки тела морской звезды (Ежова и др., 2013).

Осевой орган представляет собой веретенообразную структуру, образованную сплетением кровеносных сосудов и протягивающуюся в орально-аборальном направлении от перикардиального целома через осевой целом к перигемальным целомическим кольцам (рис. 1А, 2Б). Сосуды осевого органа – это гемоцельные пространства между базальными пластинками целомических эпителиев перикардиального и осевого целома.

Меньшая по размеру перикардиальная часть осевого органа целиком лежит в перикардиальном целоме. Собственно аксиальная часть осевого органа располагается преимущественно в осевом целоме, но в аборальном отрезке проникает и в перикардиальный целом. Самый оральный отрезок осевого органа сообщается с гемоцельным пространством в толще мезентерия между перигемальными целомами, т.е. с оральным кольцевым сосудом.

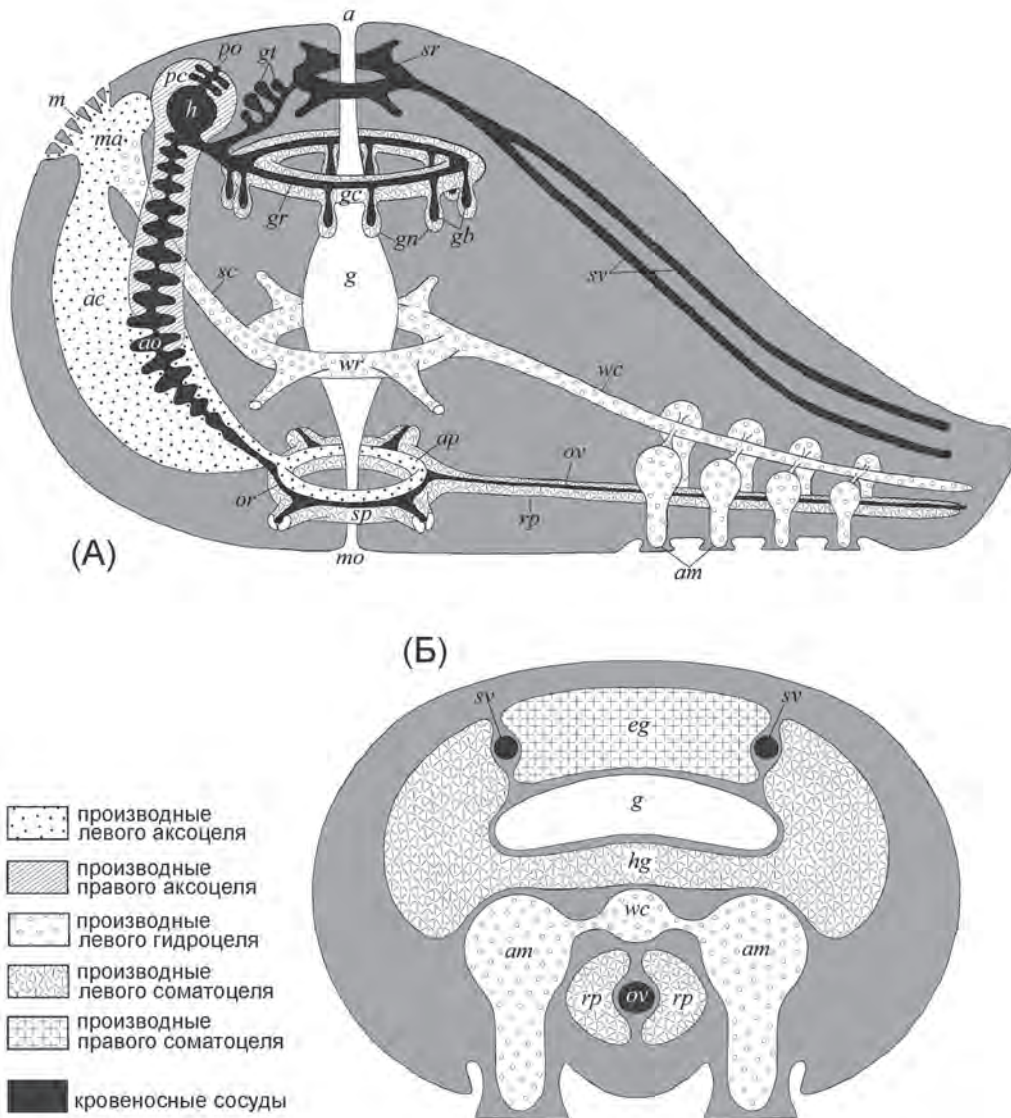


Рис. 1. Осевой комплекс органов и связанных с ним структур Asteroidea на примере морской звезды *Asterias rubens*. А – обобщенная схема, правый соматоцель (эпигастрический целом) не изображен; Б – схема среза через луч морской звезды. Условные обозначения: *a* – анус, *ac* – осевой целом, *am* – ампулы амбулакральных ножек, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *ap* – аксоцельный перигемальный целом, *eg* – эпигастрический целом, *g* – кишка, *gb* – кровеносная лакуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *gt* – вздутия горизонтального мезентерия, *h* – сердце, *hg* – гипогастрический целом, *m* – madreporit, *ma* – ампула madreporита, *mo* – рот, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pc* – перикардиальный целом, *po* – перикардиальная часть осевого органа, *rp* – радиальные выросты перигемального целома, *sc* – каменный канал, *sp* – соматоцельный перигемальный целом, *sr* – гастрическое кровеносное кольцо, *sv* – радиальный кровеносный сосуд от гастрического кольца, *wc* – радиальный амбулакральный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо.

В непосредственной близости от осевого комплекса располагается кольцевой генитальный целом (рис. 1А, 2А), точнее, его участок, находящийся в интеррадиусе CD. Это отдельная целомическая полость, расположенная аборально вокруг задней кишки и не сообщающаяся с другими целомами (Ежова и др., 2013). Генитальный целом является производным левого соматоцеля (левого метацеля). В онтогенезе его формирование начинается в интеррадиусе CD: с аборальной стороны появляется

трубчатый вырост левого соматоцеля и образует кольцо вокруг задней кишки (Mac Bride, 1896; Gemmill, 1912, 1914, 1920). Внутри генитального кольцевого целома дифференцируется генитальный рахис. Он представляет собой покрытый целотелием тяж зародышевого эпителия с полостью в центре каждой гонады. В эту полость из зародышевого эпителия попадают зрелые половые продукты. Таким образом, полость генитального целома с одной стороны ограничена целотелием генитального

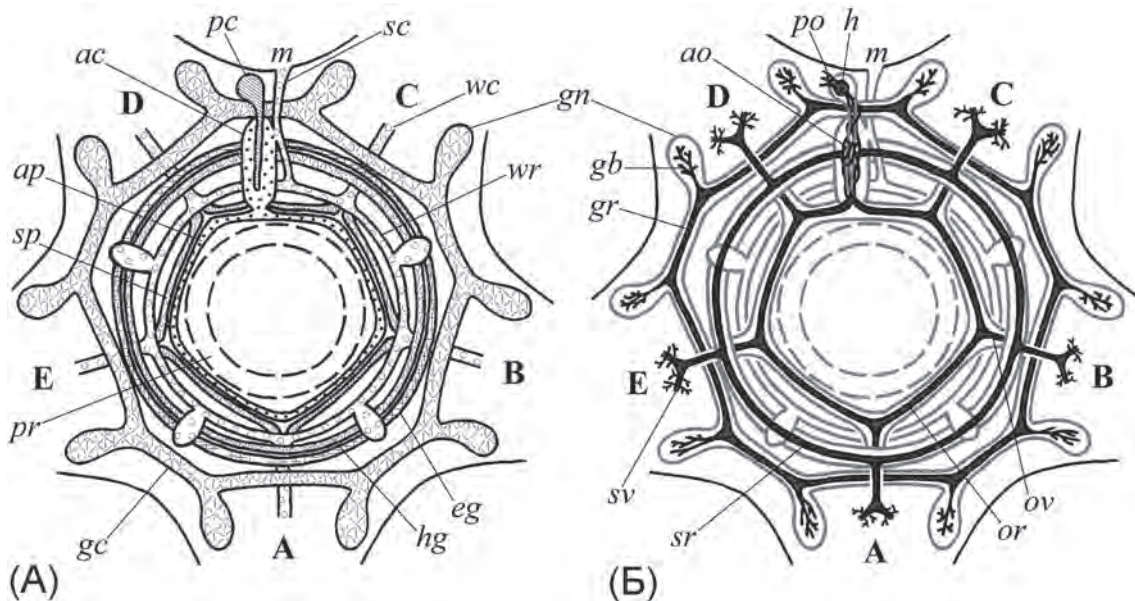


Рис. 2. Целомические и гемоцелльные (кровеносные) структуры осевого комплекса органов *Asteroidea*. Вид с аборальной стороны. А – диаграмма целомов, кровеносные сосуды не показаны; Б – диаграмма кровеносных (гемоцелльных) структур, контуры целомов показаны светло-серыми линиями. Условные обозначения: *ac* – осевой целом, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *ap* – аксоцелльный перигемальный целом, *eg* – эпигастрический целом, *gb* – кровеносная лагуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *h* – сердце, *hg* – гипогастрический целом, *m* – мадрепорит, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pc* – перикардиальный целом, *po* – перикардиальная часть осевого органа, *pr* – периоральный целом, *sc* – каменный канал, *sp* – соматоцелльный перигемальный целом, *sr* – гастрическое кровеносное кольцо, *sv* – радиальный кровеносный сосуд от гастрического кольца, *wc* – радиальный амбулакральный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо. Периоральный целом показан пунктиром, у *Asterias rubens* отсутствует.

целома, а с другой – целотелием генитального рахиса (Ежова и др., 2013).

Гонады формируются как интеррадиальные выпячивания генитального рахиса. В типичном случае у *Asteroidea* образуется 5 интеррадиальных гонад, каждая из которых разделяется на две ветви (рис. 1А, 2А). Между зародышевым эпителием и окружающим его целотелием генитального целома дифференцируется генитальное кровеносное кольцо, от которого в оральном направлении отходят кровеносные лагуны гонад (Hamann, 1885). В интеррадиусе CD кровеносная лагуна гонады соединяется с сосудами осевого органа в том месте, где аксиальная часть осевого органа отходит от сердца (рис. 1А, 2Б).

В горизонтальном мезентерии, который разделяет эпигастрический целом (производное правого соматоцеля) и гипогастрический целом (производное левого соматоцеля), проходит гастрическое кровеносное кольцо (рис. 1, 2Б). У взрослых морских звезд целотелии данных целомов расходятся, в результате этого на горизонтальном мезентерии образуются вздутия ("gastric haemal tufts", см.: Нуман, 1955), внутри которых проходят кровеносные лагуны. Гастрическое кровеносное кольцо впадает в осевой орган в интеррадиусе CD совместно с кровеносной лагуной гонады (рис. 1А, 2Б) (Ежова и др., 2013). В каждый радиус от гастрического кровеносного кольца отходит радиальный кровеносный сосуд, разветвляющийся затем на два сосуда. Эти сосуды залегают

в мезентерии между эпигастрическим и гипогастрическим целомами (рис. 1Б).

Относительно недавно был описан род *Xyloplax*, два вида которого первоначально рассматривали как представителей отдельного класса иглокожих – Concentricycloidea (Baker et al., 1986; Rowe et al., 1988). Позднее *Xyloplax* стали сближать с морскими звездами (Smith, 1988; Беляев, 1990; Janies, Mooi, 1998). Осевой комплекс этих крайне своеобразных иглокожих упрощен и представлен только каменным каналом, соединяющим внешнюю среду с амбулакральным кольцом (Rowe et al., 1988; Janies, Mooi, 1998). От последнего отходят 5 коротких радиальных выростов, впадающих во второе (наружное) целомическое кольцо, с которым связаны целома амбулакральных ножек. Наружное целомическое кольцо *Xyloplax* не имеет гомологов в целомической системе типичных морских звезд. Ни осевого органа, ни осевого целома, ни перигемальных колец у *Xyloplax* не найдено (Rowe et al., 1988; Janies, Mooi, 1998). Отсутствие этих структур у *Xyloplax*, вероятно, следует рассматривать как результат упрощения, вызванного мелкими размерами этих животных. В отношении некоторых элементов строения осевого комплекса органов высказано мнение, что у взрослого *Xyloplax* они сохраняют личиночное строение. Это относится, например, к мадрепориту, который у *Xyloplax* выглядит как личиночный гидропор (Rowe et al., 1988; Janies, Mooi, 1998).

Крайне редко у отдельных представителей морских звезд встречается больше одной мадрепоровой пластинки. Наличие нескольких мадрепоритов и осевых комплексов связано либо с мутацией [например, у *Acanthaster echinites* (Ellis et Solander, 1786) может быть от 13 до 20 лучей и от 5 до 16 мадрепоритов], либо с подготовкой к бесполому размножению путем деления на ранних стадиях онтогенеза. Так, у *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816), как правило, 7 лучей и до пяти (но не всегда 5) мадрепоритов (Crozier, 1920), а подавляющее большинство (79%) особей *Coscinasterias acutispina* (Stimpson, 1862) имеет 8 лучей и 4 мадрепорита (Yamazaki, 1950). У представителей рода *Linckia* обычно 4–6 лучей и почти всегда 2 мадрепорита, реже 1, 3, 4 или 5 мадрепоритов (Cuénot, 1948). *Allostichaster polyplax* (Müller et Troschel, 1844) характеризуется множеством мадрепоритов, что отражено в видовом названии (Cuénot, 1887). Вопрос о том, какие целомические зачатки участвуют в формировании большого числа осевых комплексов, пока остается открытым.

КЛАСС ECHINOIDEA

Осевой комплекс органов морских ежей подробно исследован в ряде работ для представителей семейств Arbaciidae (Ubisch, 1913; Ziegler et al., 2009), Aspidodiadematidae (Ziegler et al., 2009), Cidaridae (Leopoldt, 1893; Ziegler et al., 2009), Diadematidae (Ziegler et al., 2009), Echinidae (Agassiz, 1873; Perrier, 1875; Koehler, 1883; Hamann, 1887; Leopoldt, 1893; Chadwick, 1900; Mac Bride, 1903; Ubisch, 1913; Bonnet, 1925; Ziegler et al., 2009), Echinothuriidae (Ziegler et al., 2009), Parechinidae (Ziegler et al., 2009), Pedinidae (Ziegler et al., 2009), Phormosomatidae (Ziegler et al., 2009), Saleniidae (Ziegler et al., 2009), Spatangidae (Koehler, 1883; Hamann, 1887; Ziegler et al., 2009), Strongylocentrotidae (Ubisch, 1913; Ziegler et al., 2009), Schizasteridae (Koehler, 1883) и Тохорнеустиды (Mortensen, 1943). В старых работах, посвященных строению осевого комплекса морских ежей, не изображен осевой целом вокруг осевого органа (Hamann, 1887; Leopoldt, 1893; Chadwick, 1900). Это дало основание Хайман (Human, 1955) прийти к выводу, что в отличие от морских звезд у Echinoidea нет осевого целома. Однако, если судить по более поздним данным других авторов (Cuénot, 1948; Goldschmid, 1996; Ziegler et al., 2009), осевой целом у морских ежей имеется и представляет собой относительно узкую трубку, из-за чего, вероятно, он был не замечен ранее. Почти весь объем осевого целома занимает кровеносная сеть осевого органа, а левый аксоцель – это, по сути, его тонкая стенка.

В целом строение осевого комплекса у морских ежей сходно с таковым у морских звезд (рис. 3, 4). Рот морских ежей окружен целомическими кольцами (рис. 3А, 4А) – амбулакральным кольцом (левый гидроцель, т.е. мезоцель) и перигемальным кольцом (Hamann, 1887; Cuénot, 1891). У морских ежей имеется только

одно перигемальное кольцо, которое происходит от левого соматоцеля (Mac Bride, 1903; Ubisch, 1913). На этом основании можно заключить, что единственное перигемальное кольцо морских ежей гомологично соматоцельному (наружному) перигемальному целомическому кольцу морских звезд. Вертикальный мезентерий, разделяющий у морских звезд парные радиальные выросты соматоцельного перигемального целомического кольца, у морских ежей отсутствует. От соматоцельного целомического кольца у морских ежей отходит 5 непарных радиальных выростов. Радиальный кровеносный сосуд у морских звезд проходит в вертикальном мезентерии, а у морских ежей – в мезентерии, разделяющем радиальный вырост перигемального целомического кольца и радиальный вырост амбулакрального целомического кольца (рис. 3Б). Кроме того, у Echinoidea имеется периоральное кольцевое целом, также происходящий от левого соматоцеля (Mac Bride, 1903; Ubisch, 1913). Он окружает амбулакральное, перигемальное и эпиневральное (см. ниже) кольца.

Как показали Циглер с соавторами (Ziegler et al., 2009), осевой целом у морских ежей слепо замкнут на своем оральном конце и не сообщается здесь ни с одной целомической полостью (рис. 3А, 4А). По-видимому, это связано с тем, что у морских ежей отсутствует перигемальное кольцо, гомологичное аксоцельному (внутреннему) перигемальному кольцу морских звезд. На аборальном конце осевой целом у Echinoidea, как и у Asteroidea, сообщается с ампулой мадрепорита и каменистым каналом (Hamann, 1887; Cuénot, 1891, 1948; Ziegler et al., 2009). В осевой целом морских ежей в его аборальной части также открывается генитальный кольцевой целом (рис. 3А, 4А). Среди прочего это отличает целомическую систему морских ежей от таковой морских звезд, у которых генитальный целом не связан с другими целомами.

Гемоцельные структуры осевого комплекса морских ежей имеют ряд специфических особенностей. Оральное кровеносное кольцо, помимо пяти радиальных сосудов в каждый радиус, дает еще 5 интеррадиальных ответвлений (рис. 3А, 4Б) – по одному в каждое губчатое тельце (полиевы пузыри амбулакрального кольца) (см.: Cuénot, 1891).

Другим отличием осевого комплекса морских ежей от такового морских звезд является то, что в кровеносной системе Echinoidea отсутствует гастрическое кольцо, хорошо выраженное у морских звезд. Вместо него в мезентериях вдоль кишечника развита сложная кровеносная сеть (Perrier, 1875; Koehler, 1883; Bonnet, 1925). Она берет начало от орального кровеносного кольца и включает два крупных маргинальных (или краевых) сосуда – внутренний (вентральный) и наружный (дорсальный) (рис. 3А, 4Б). Внутренний сосуд поднимается от орального кольца и проходит вдоль кишечника с внутренней стороны, обильно ветвясь в кишечной стенке. Наружный сосуд отходит от того же канала, что и сосуды

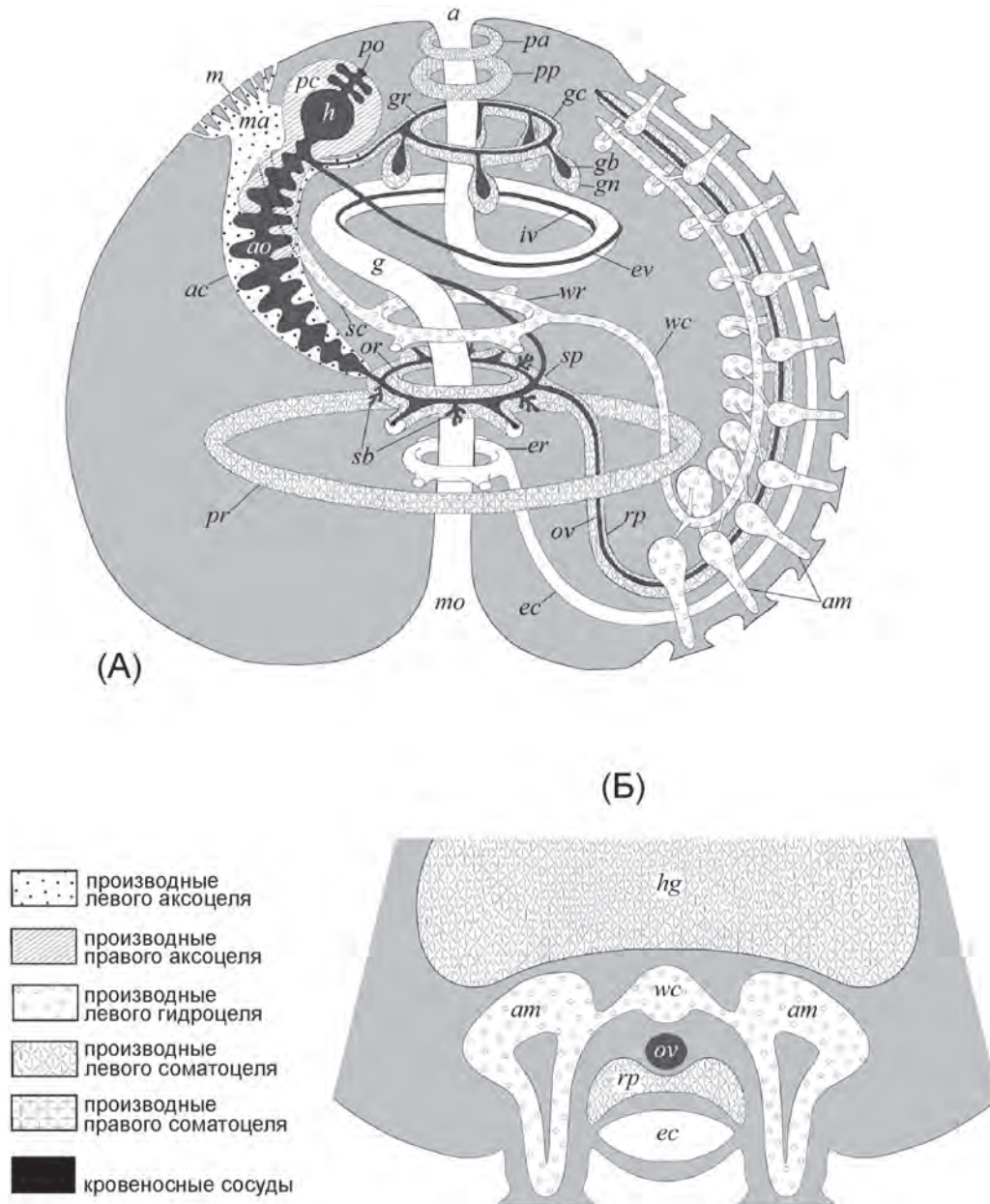


Рис. 3. Осевой комплекс органов и связанных с ним структур Echinoidea. А – обобщенная схема, правый соматоцель (эпигастрический целом) не изображен; Б – схема среза через радиус морского ежа. Условные обозначения: *a* – анус, *ac* – осевой целом, *am* – ампулы амбулакальных ножек, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *ec* – эпинеуральный радиальный канал, *er* – эпинеуральный кольцевой канал, *ev* – наружный маргинальный сосуд, *g* – кишка, *gb* – кровеносная лагуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *h* – сердце, *hg* – гипогастрический целом, *iv* – внутренний маргинальный сосуд, *m* – madreporit, *ma* – ампула madreporита, *mo* – рот, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pa* – перианальный целом, *pc* – перикардиальный целом, *po* – перикардиальная часть осевого органа, *pp* – перипроктальный целом, *pr* – периоральный целом, *rp* – радиальные выросты перигемального целома, *sb* – губчатое тельце, *sc* – каменистый канал, *sp* – перигемальный целом, *wc* – радиальный амбулакальный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо.

осевого органа, обильно ветвится, постепенно утончается и исчезает. Сосуды кишечной сети проходят в так называемом горизонтальном мезентерии, разделяющем гипогастрический (левый соматоцель) и эпигастрический (правый соматоцель) целома. Сосуды осевого органа и крупные лагуны кишечной сети пульсируют. Некоторые исследователи (Agassiz, 1873; Perrier, 1875) сообщают

о наличии сердца в аборальной части осевого органа Echinoidea (рис. 3А).

Как отмечено выше, кровеносные сосуды морских ежей, отходящие от орального кровеносного кольца в радиусы, располагаются в мезентерии между радиальными выростами амбулакального и перигемального целома. Однако, в отличие от морских звезд, в каждом

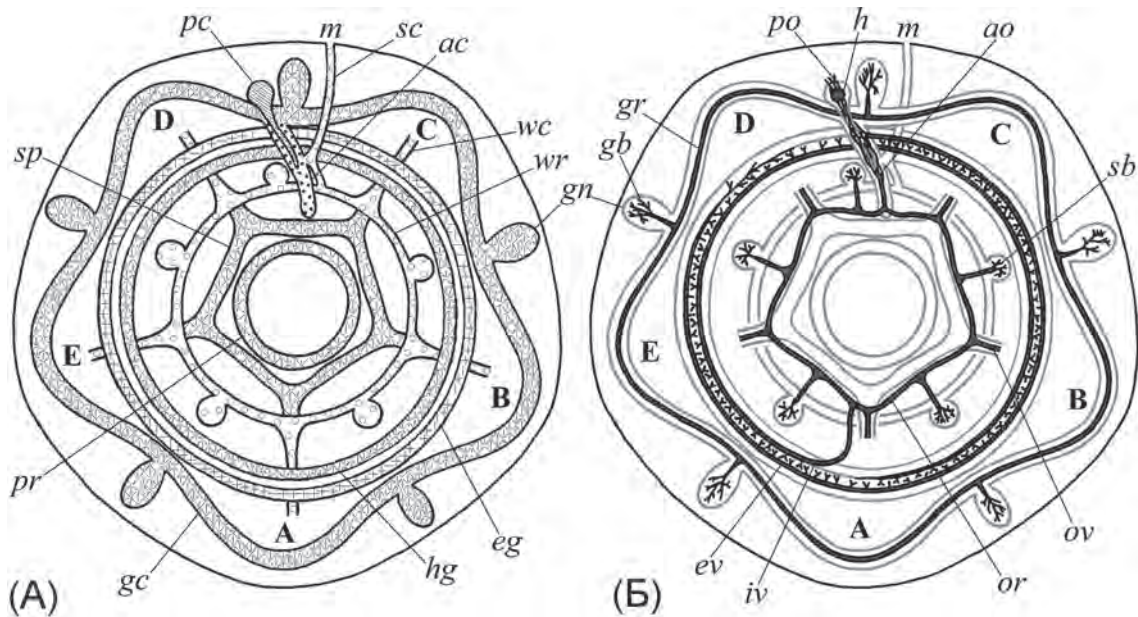


Рис. 4. Целомические и гемоцельные (кровеносные) структуры осевого комплекса органов Echinoidea. Вид с аборальной стороны. Периаанальное и перипроктальное целомические кольца не изображены. А – диаграмма целомов, кровеносные сосуды не показаны; Б – диаграмма кровеносных (гемоцельных) структур, контуры целомов показаны светло-серыми линиями. Условные обозначения: *ac* – осевой целом, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *eg* – эпигастрический целом, *ev* – наружный маргинальный сосуд, *gb* – кровеносная лакуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *h* – сердце, *hg* – гипогастрический целом, *iv* – внутренний маргинальный сосуд, *m* – мадрепорит, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pc* – перикардиальный целом, *po* – перикардиальная часть осевого органа, *pr* – периоральный целом, *sb* – губчатое тельце, *sc* – каменистый канал, *sp* – перигемальный целом, *wc* – радиальный амбулакральный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо.

радиусе Echinoidea залегает еще один канал – так называемый эпинеуральный (рис. 3Б). Он проходит оральнее перигемального целома и сопровождает эпинеуральный нервный тяж. Интересно, что в ранних работах предполагалась целомическая природа эпинеурального канала (Hamann, 1887). Позднее целомическая природа эпинеурального канала была отвергнута, так как в ходе онтогенеза он формируется за счет погружения эктоневрального тяжа и смыкания над ним эпидермиса (Mac Bride, 1903; Ubisch, 1913). Радиальные эпинеуральные каналы впадают в кольцевой эпинеуральный канал, расположенный оральнее перигемального целомического кольца (рис. 3А).

У морских ежей группы Regularia 5 инттеррадиальных гонад не разделяются на парные ветви, а представляют собой гроздьевидные структуры, вытянутые вдоль инттеррадиусов на аборальной стороне животного (Mortensen, 1943). У представителей группы Irregularia, как правило, число гонад сокращено до четырех, поскольку в инттеррадиусе АВ гонада отсутствует из-за перемещения в этот инттеррадиус перипрокта с анальным отверстием. Некоторые виды Spatangoida (Irregularia), принадлежащие к родам *Abatus*, *Schizaster* и *Lovenia*, сохраняют всего 3 гонады, так как у них исчезает гонада в инттеррадиусе CD. И наконец, у морского ежа *Schizaster canaliferus* (Lamarck, 1816) остается лишь 2 гонады вследствие исчезновения гонады в инттеррадиусе DE (Koehler, 1883).

КЛАСС OPHIUROIDEA

Осевой комплекс органов офиур исследован у представителей ряда семейств Euryalidae (Ludwig, 1878; Cuénot, 1888), Gorgonocephalidae (Ludwig, 1878; Cuénot, 1888; Fedotov, 1924), Ophiactidae (Olsen, 1942), Ophiocomidae (Reichensperger, 1908; Narasimhamurti, 1933), Ophionereididae (Cuénot, 1888), Ophiotrichidae (Mac Bride, 1907; Smith, 1940) и Ophiuridae (Hamann, 1889; Brooks, Grave, 1899). У всех офиур мадрепоровые отверстия смещены на оральную сторону и, соответственно, осевые комплексы органов повернуты орально. У большинства офиур имеется один осевой комплекс органов, расположенный в инттеррадиусе CD. Каменистый канал может открываться единственной порой, что, однако, свойственно не всем офиурам. У *Ophionereis annulata* (Le Conte, 1851) имеется 8 пор и поровых каналов (Cuénot, 1888), у *Ophiopsila annulosa* (Sars, 1859) – от 3 до 12 пор (Reichensperger, 1908), а у *Gorgonocephalus* развивается настоящий мадрепорит, в котором до 250 пор (Ludwig, 1878).

У офиур с единственным осевым комплексом органов изогнутый каменистый канал ведет из ампулы мадрепорита в амбулакральное кольцо, окружающее рот. Кроме того, рот офиур окружен еще тремя целомическими кольцами. Два из них – это соматоцельное и аксоцельное перигемальные кольца. Аксоцельное перигемальное кольцо развивается за счет левого аксоцеля (Brooks, Grave, 1899). Соматоцельное перигемальное кольцо об-

разуется из пяти целомических зачатков, 4 из которых представляют собой интеррадиальные выпячивания левого соматоцеля, а пятое отшнуровывается от левого аксоцеля в интеррадиусе CD (Brooks, Grave, 1899; Mac Bride, 1907). Однако у некоторых других видов офиур все 5 зачатков соматоцельного перигемального целома происходят от левого соматоцеля (Narasimhamurti, 1933). В отличие от морских звезд, у офиур соматоцельное перигемальное кольцо занимает внутреннее положение, в то время как аксоцельное – наружное (рис. 5А, 6А). У офиур присутствует происходящее от левого соматоцеля периоральное целомическое кольцо, которое имеется также у некоторых морских звезд. Периоральное

целомическое кольцо расположено аборальнее перигемальной системы (Cuénot, 1888). Таким образом, у офиур вокруг рта имеется 4 целомических кольца: амбулакральное, соматоцельное перигемальное, аксоцельное перигемальное и периоральное (рис. 5А, 6А).

Оральное кровеносное кольцо у офиур располагается между соматоцельным и аксоцельным перигемальными целомическими кольцами (рис. 5А, 6Б). В радиусы от него отходят 5 радиальных кровеносных сосудов, проходящих в мезентериях между парными выростами соматоцельного перигемального кольца, подобно тому, как это организовано в лучах морских звезд (рис. 5Б). С аборальной стороны над этими выростами перигемального

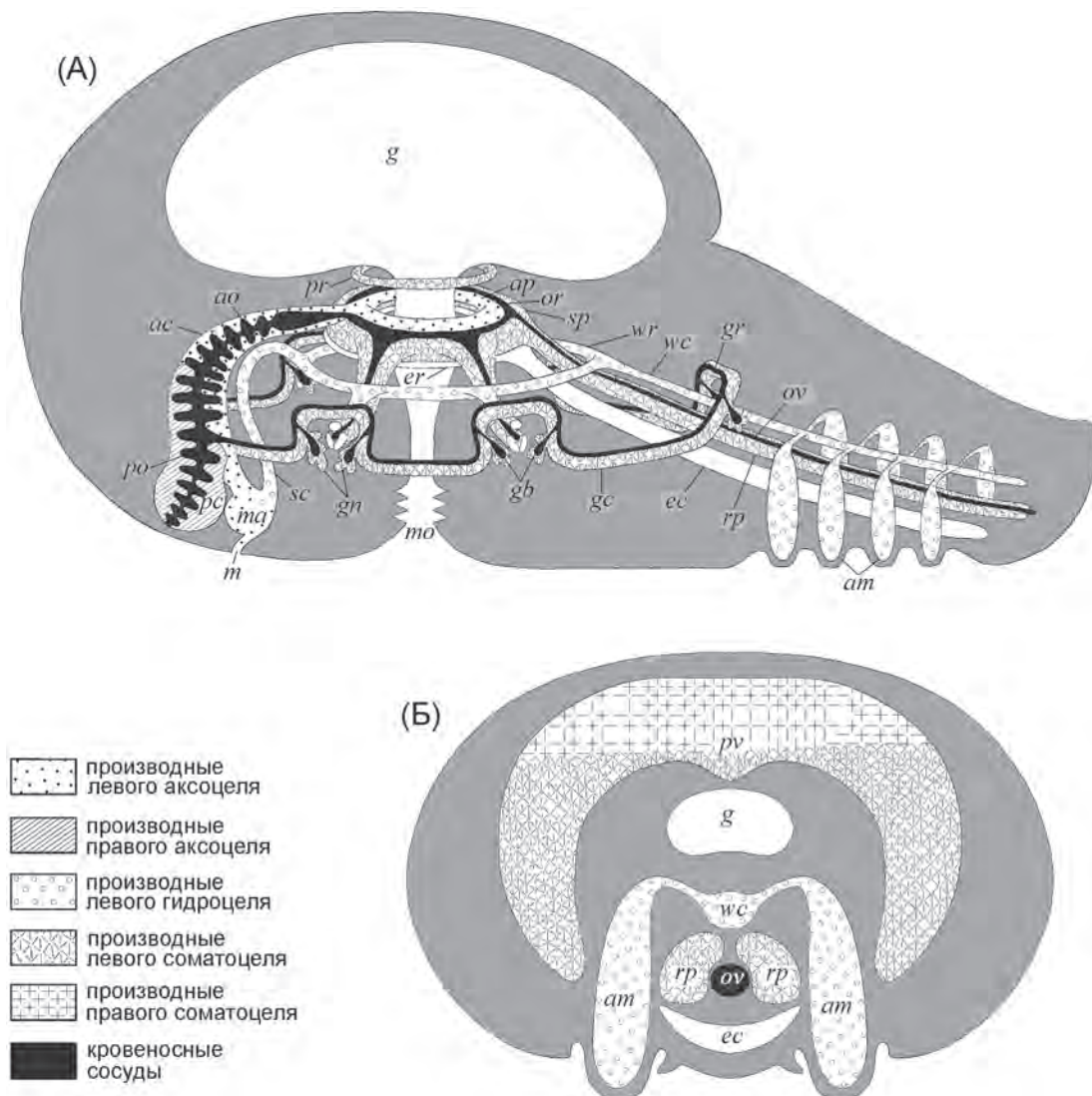


Рис. 5. Осевой комплекс органов и связанных с ним структур Ophiuroidea. Взаиморасположение аксоцельного и соматоцельного перигемальных целомических колец показано схематично (см. пояснения в тексте). А – обобщенная схема, правый соматоцель (эпигастрический целом) не изображен; Б – схема среза через луч офиуры. Условные обозначения: *ac* – осевой целом, *am* – ампулы амбулакральных ножек, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *ap* – аксоцельный перигемальный целом, *ec* – эпинеуральный радиальный канал, *er* – эпинеуральный кольцевой канал, *g* – кишка, *gb* – кровеносная лакуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *m* – madreporит, *ma* – ампула madreporита, *mo* – рот, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pc* – перикардиальный целом, *po* – перикардиальная часть осевого органа, *pr* – периоральный целом, *pv* – перивисцеральный целом, *rp* – радиальные выросты перигемального целома, *sc* – каменистый канал, *sp* – соматоцельный перигемальный целом, *wc* – радиальный амбулакральный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо.

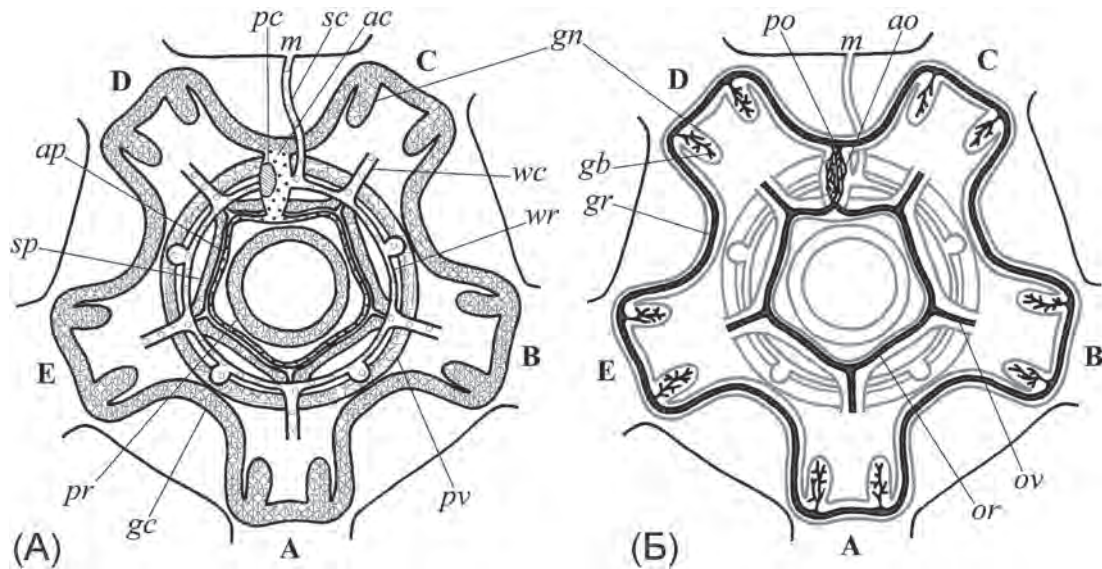


Рис. 6. Целомические и гемоцельные (кровеносные) структуры осевого комплекса органов Ophiuroidea. Вид с аборальной стороны. Взаиморасположение аксоцельного и соматоцельного перигемальных целомических колец показано схематично (см. пояснения в тексте). А – диаграмма целомов, кровеносные сосуды не показаны; Б – диаграмма кровеносных (гемоцельных) структур, контуры целомов показаны светло-серыми линиями. Условные обозначения: *ac* – осевой целом, *ao* – аксиальная часть осевого органа, *ap* – аксоцельный перигемальный целом, *gb* – кровеносная лагуна гонады, *gc* – генитальный целом, *gn* – гонада, *gr* – генитальное кровеносное кольцо, *m* – madreporit, *or* – оральное кровеносное кольцо, *ov* – радиальный кровеносный сосуд от орального кольца, *pc* – перикардальный целом, *po* – перикардальная часть осевого органа, *pr* – периоральный целом, *pv* – перивисцеральный целом, *sc* – каменный канал, *sp* – соматоцельный перигемальный целом, *wc* – радиальный амбулакальный целомический вырост, *wr* – амбулакральное кольцо.

целома и заключенным между ними кровеносным сосудом проходят радиальные выросты амбулакального целома (Hamann, 1889).

Вытянутый в орально-аборальном направлении осевой целом у Ophiuroidea (левый аксоцель), как и у морских звезд, на оральном конце открывается в аксоцельное кольцо перигемальной системы (Fedotov, 1924). На аборальном конце (который из-за смещения madreporita на оральную сторону оказывается оральнее амбулакального кольца) осевой целом впадает в ампулу madreporita, сообщаясь с каменным каналом (Fedotov, 1924; Smith, 1940).

Осевой орган Ophiuroidea, как и у представителей других двух классов Asterozoa, вытянут вдоль каменного канала и заключен в полость перикардального целома, который снаружи охвачен осевым целомом (рис. 5А, 6А). Указанные целомы представляют собой относительно узкие трубки, и осевой орган занимает практически весь их объем (Cuénot, 1888; Smith, 1940). По существу, осевой орган разграничивает осевой и перикардальный целомы, происходящие от левого и правого аксоцелей личинки (Fedotov, 1924; Smith, 1940). В целом эта ситуация соответствует тому, что наблюдается у других Asterozoa.

Осевой орган офиур состоит из двух отделов. Первый более широкий отдел – это аксиальная часть осевого органа, которая на гистологических срезах выглядит более темной (Smith, 1940). Данная часть осевого органа гомологична аксиальной части осевого органа Asteroidea и Echinoidea, однако у офиур она располагается аборальнее из-за поворота осевого комплекса орга-

нов. Второй отдел узкий, вытянутый и более светлый на гистологических срезах (Smith, 1940). Он гомологичен перикардальной части осевого органа Asterozoa, но у офиур располагается оральнее. В литературе не упоминается о наличии сердца у офиур (Cuénot, 1948; Human, 1955; Goldschmid, 1996; Ruppert et al., 2004).

По данным Федотова (Fedotov, 1924), осевой целом офиур на аборальном конце сообщается не только с ампулой madreporita, но и с генитальным целомом (рис. 5А, 6А). По сведениям этого же автора в перикардальную часть осевого органа впадает генитальное кровеносное кольцо, проходящее между целотелиями генитального целома и генитального рахиса. Генитальный целом и генитальное кровеносное кольцо окружают челюстной аппарат Ophiuroidea и вследствие смещения madreporita располагаются оральнее всех других компонентов осевого комплекса. Однако в радиусах трубчатый генитальный целом аркообразно поднимается, образуя 5 петель – по одной петле в каждом радиусе (Ludwig, 1880). Эти петли генитального целома огибают радиальные выросты перигемального и амбулакального целома с аборальной стороны. Таким образом, само генитальное целомическое кольцо остается аборальным, как и у других Asterozoa, и лишь его интеррадиальные участки опускаются к оральной стороне животного вслед за сместившимся madreporитом и осевым органом (рис. 5А).

Эпигастрический и гипогастрический целомы у офиур частично сливаются, образуя перивисцеральный целом (рис. 6Б) (Ludwig, 1880; Olsen, 1942). Мезентерий между эпигастрическим и гипогастрическим целомами фрагментарный. В остатках мезентерия проходят крове-

носные капилляры кишечной сети. Они сливаются в гастрические сосуды, которые в каждом радиусе впадают в генитальное кровеносное кольцо. Вопрос о наличии у офиур гастрического кровеносного кольца (которое есть у морских звезд) остается открытым. По нашим неопубликованным данным, гастрическое кровеносное кольцо имеется у *Ophiura robusta* (Ayres, 1854).

Гонады офиур лежат в интеррадиусах, их количество и размеры могут сильно варьировать: от одной или двух крупных гонад в каждом интеррадиусе до множества мелких гонад, образующих грозди или ряды (Hamann, 1889).

В радиусах офиур располагаются не только выросты амбулакрального и соматоцельного перигемального целомов, но и эпиневральный канал (рис. 5). Последний формируется так же, как у морских ежей, т.е. за счет погружения эктоневрального тяжа и смыкания над ним эпидермиса (Ludwig, 1880; Cuénot, 1888; Hamann, 1889). Радиальные эпиневральные каналы впадают в эпиневральное околоротовое кольцо, охватывающее снаружи кольца перигемальной системы (Cuénot, 1888).

Все вышеизложенное относится к видам офиур с одним осевым комплексом. Однако среди представителей этого класса иглокожих есть формы с несколькими осевыми комплексами. Так, например, у *Ophiactis virens* (Sars, 1857) может быть до пяти (но не всегда 5) осевых комплексов и мадрепоровых пластинок. Изначально у данного вида имеется только один каменистый канал и один мадрепорит, а увеличение их числа связано с подготовкой к бесполому размножению путем деления (Simroth, 1877). У *Trichaster elegans* (Ludwig, 1878) во всех интеррадиусах присутствует по осевому комплексу органов, каждый из которых открывается во внешнюю среду простой порой. Пять осевых комплексов органов характерны для представителей рода *Astrophyton*, но у них описано 5 настоящих мадрепоровых пластинок, каждая из которых пронизана 15–20 порами (Ludwig, 1878; Cuénot, 1888). К сожалению, пока нет ясности в том, какие целомические зачатки участвуют в формировании множественных осевых комплексов.

ОБСУЖДЕНИЕ

У Asterozoa имеются общие для всех трех классов структуры, что позволяет говорить о наличии общего плана строения осевого комплекса органов. Собственно осевой его частью является каменистый канал амбулакральной системы, вытянутый в орально-аборальном направлении, сообщающийся на оральной стороне с амбулакральным кольцом (левый гидроцель), а на аборальной стороне открывающийся в ампулу мадрепорита. К каменистому каналу примыкает осевой целом (левый аксоцель), а к ампуле мадрепорита – перикардиальный целом (правый аксоцель). Между складками целотелиев осевого и перикардиального целомов, вдоль каменистого канала, проходит осевой орган – кровеносная сеть, с которой на оральной стороне сообщается оральное кро-

веносное кольцо, а на аборальной стороне – генитальное кровеносное кольцо.

Оральное кровеносное кольцо проходит в мезентерий, в образовании которого принимает участие кольцевой перигемальный целом, происходящий от левого соматоцеля. У Asteroidea и Ophiuroidea упомянутый мезентерий располагается между соматоцельным перигемальным кольцом (происходящим от левого соматоцеля) и аксоцельным перигемальным кольцом (происходящим от левого аксоцеля). У Echinoidea – это мезентерий, расположенный между перигемальным кольцом (происходящим от левого соматоцеля) и амбулакральным кольцом (происходящим от левого гидроцеля). От орального кровеносного кольца в каждый радиус отходит радиальный кровеносный сосуд. Он залегает в мезентерии, образованном радиальными выростами целомов, окружающих оральное кровеносное кольцо. У морских звезд и офиур радиальный кровеносный сосуд проходит в мезентерии между выростами соматоцельного перигемального кольца, а у морских ежей – между выростом соматоцельного перигемального кольца и выростом амбулакрального кольца.

Генитальное кровеносное кольцо у представителей всех трех классов проходит внутри генитального целома (происходящего от левого соматоцеля) – между его целотелием и целотелием генитального рахиса. Последний представляет собой герминативный эпителий гонады. От генитального кровеносного кольца ответвляются инттеррадиальные кровеносные лакуны гонад.

Амбулакральное целомическое кольцо у Asteroidea и Echinoidea располагается между перигемальными целомическими кольцами (их два у морских звезд и одно у морских ежей) с оральной стороны и генитальным целомом с аборальной стороны. У офиур амбулакральное целомическое кольцо также располагается между перигемальными кольцами и генитальным целомом, но из-за поворота осевого комплекса органов перигемальные целомические кольца оказываются на аборальной стороне, а генитальный целом расположен оральнее. От амбулакрального кольца отходят радиальные целомические выросты.

Подчеркнем, что структуры, связанные с осевым комплексом органов, у всех Asterozoa располагаются относительно друг друга сходным образом. Даже у офиур, несмотря на смещение мадрепорита и ампулы на оральную сторону и поворот осевого комплекса органов, генитальный целом остается аборальным, проходя в радиусах над амбулакральным целомом и опускаясь на оральную сторону только в интеррадиальных участках (рис. 5А).

В то же время в строении осевого комплекса представителей трех классов Asterozoa имеется ряд важных отличий. В первую очередь это касается окологастральных целомических колец. У морских звезд и офиур имеется аксоцельное перигемальное целомическое кольцо, происходящее от левого аксоцеля и сообщающееся

с осевым целомом (у морских ежей оно не описано). Периоральный целом присутствует у всех изученных Echinoidea и Ophiuroidea, тогда как в классе Asteroidea он имеется не у всех видов, например, его нет у *Asterias rubens* (см.: Ежова и др., 2013). Возможно, отсутствие периорального целома у некоторых видов морских звезд – вторичное явление. У *Asterias pallida* (Perrier, 1875) обособляющийся от дорсального выроста левого соматоцеля периоральный целом впоследствии сливается с гипогастрическим целомом (Goto, 1896).

На аборальной стороне Echinoidea от левого соматоцеля отделяются еще два маленьких целомических кольца – перипроктальное и перианальное (рис. 3А). Таким образом, общее число целомических колец в разных классах Asterozoa (без учета эпигастрического и гипогастрического целома) составляет у Asteroidea 4 или 5 (аксоцельное перигемальное, соматоцельное перигемальное, амбулакральное, генитальное и, в некоторых случаях, периоральное), у Echinoidea – 6 (соматоцельное перигемальное, периоральное, амбулакральное, генитальное, перипроктальное, перианальное), у Ophiuroidea – 5 (аксоцельное перигемальное, соматоцельное перигемальное, периоральное, амбулакральное, генитальное). Кроме того, у морских ежей и офиур развито эпиневральное околоротовое кольцо, посылающее каналы в радиусы и имеющее нецеломическую природу.

В организации кровеносных структур осевого комплекса Asterozoa также отмечены различия, в основном связанные с гастрическими сосудами. У Asteroidea в горизонтальном мезентерии между гипогастрическим и эпигастрическим целомами проходит гастрическое кровеносное кольцо, посылающее в каждый луч радиальный сосуд, разделяющийся по ходу луча на две ветви, каждая из которых к периферии тоже разветвляется, распадаясь в итоге на капиллярную сеть. Гастрическое кровеносное кольцо морских звезд связано с осевым органом в его аборальной области совместно с генитальным кровеносным кольцом. Здесь на нем развиваются вздутия с кровеносными лакунами ("gastric haemal tufts"). У Echinoidea в горизонтальном мезентерии вместо кольца развиваются два крупных маргинальных сосуда – внутренний и наружный, от которых отходят капилляры кишечной кровеносной сети. У Ophiuroidea кольцевые кровеносные структуры желудка вообще не описаны, за исключением *Ophiura robusta* (наши неопубликованные данные). Радиальные гастрические сосуды отходят от генитального кровеносного кольца и в остатках горизонтального мезентерия распадаются на сеть капилляров.

Осевой орган всех Asterozoa разделен на перикардиальную и аксиальную части. Однако у Echinoidea и Asteroidea между этими частями находится сердце. У Ophiuroidea сердце не описано, хотя осевой орган состоит из отделов, которые гомологичны перикардиальной и аксиальной частям осевого органа других Asterozoa.

И наконец, у представителей всех трех классов различается количество гонад. У Ophiuroidea их исходно 10,

у Asteroidea в типичном случае имеется 5 парных гонад, а у Echinoidea – от пяти до двух непарных гонад.

Отдельный вопрос заключается в том, каковы функции осевого комплекса органов. В прошлом высказывалось предположение, что осевой комплекс вообще не несет полезной функции, поскольку при его удалении животные продолжали нормально существовать в течение нескольких месяцев (Bamber, 1921; Schinke, 1951). Одной из возможных функций осевого комплекса органов является обеспечение циркуляции крови. Как известно, сердце иглокожих способно к периодическим пульсациям (Gemmill, 1914; Ruppert et al., 2004). Так, например, у *Asterias forbesi* (Desor, 1848) при температуре 25°C эти пульсации происходят с частотой около 6 ударов в минуту (Ruppert et al., 2004). Для всего осевого органа также характерны медленные пульсации (Burton, 1964; Boolootian et al., 1965; Millott, 1966). Целомический эпителий стенок осевого органа образован эпителиально-мышечными клетками, и в нем присутствуют нервные элементы (Bargmann, von Hehn, 1968; Holland, 1970; Welsch, Rehkämper, 1987).

Более сложным является вопрос о том, в каком направлении движется кровь у иглокожих. Убагс (Ubaghs, 1967) предполагает, что кровь движется от генитального кровеносного кольца через сосуды осевого органа к оральному кольцу и далее в радиальные сосуды лучей. Гольдшмидт (Goldschmid, 1996) допускает, что направление пульсаций сердца и осевого органа может меняться, следовательно, изменяется и направление всего кровотока. Рупперт с соавторами (Ruppert et al., 2004) предполагают, что изменение направления движения крови может быть широко распространено среди животных с так называемым последовательным кровообращением, при котором органы расположены так, что кровь последовательно течет из одного органа в другой. Если бы кровь двигалась только в одном направлении, то одни органы всегда получали бы кровь, богатую питательными веществами, а другие – бедную, одни органы снабжались бы кровью с высокой концентрацией кислорода, а другие – с низкой. При перемене направления кровотока органы, находившиеся в конце круга кровообращения, оказываются в самом его начале и получают богатую кислородом и питательными веществами кровь. Действительно, периодическое изменение направления движения крови давно известно у асцидий. Подобное явление можно допустить и для иглокожих. Однако, исходя из того, что аксиальная часть осевого органа у этих животных значительно обширнее и мощнее перикардиальной, можно предположить, что преобладающее направление тока крови у иглокожих – от аборальной стороны тела к оральной.

Вторая возможная функция осевого комплекса органов – выделительная. В составе целомического эпителия, образующего стенку кровеносных сосудов осевого органа иглокожих, обнаружены подоциты (Bargmann, von Hehn, 1968; Holland, 1970; Welsch, Rehkämper, 1987; Balsler, Ruppert, 1993; Ziegler et al., 2009). Это позволяет

предположить, что в осевом органе происходит ультрафильтрация жидкости из кровеносных сосудов в осевой целом. Косвенным доказательством возможного участия осевого органа в экскреции служит мощное развитие капиллярной сети, увеличивающей площадь поверхности, через которую идет ультрафильтрация. Осевой целом связан с внешней средой через ампулу мадрепоровой пластинки, которая, таким образом, может функционировать как выделительное отверстие. У личинок морских звезд гидропор действительно выполняет функцию экскреторной поры, и даже подсчитано, что у бипиннарии *A. forbesi* подоциты аксоцеля за один час фильтруют 14% жидкости бластоцеля, которая затем выводится через гидропор (Goldschmidt, 1996). Кено (Cuénot, 1948) вводил краску в осевой целом взрослых морских звезд и наблюдал ее выведение во внешнюю среду через мадрепорит.

Как отмечено выше, сравнительный анализ строения осевого комплекса органов и связанных с ним структур у Asterozoa по данным разных авторов очень затруднен в связи с несовпадением терминологии и описаний. Необходимо провести оригинальные исследования разных представителей Asterozoa с помощью новейших методов для устранения существующих в литературе противоречий и неточностей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Г.М. Обосновано ли выделение рода *Xyloplax* в особый класс современных иглокожих? // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 11. С. 83–96.
- Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. Микроскопическая анатомия осевого комплекса органов морской звезды *Asterias rubens* (Echinodermata, Asteroidea) // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 2. С. 131–142.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 3. М.: Высшая школа. 1985. 390 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 1978. 164 с.
- Федотов Д.М. К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых // Изв. Биол. НИИ Пермск. ун-та. 1923. Т. 2, № 1. С. 1–11.
- Федотов Д.М. Тип иглокожих (Echinodermata) // Руководство по зоологии. Т. 3 (2). М.: Советская наука. 1951. С. 460–591.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука. 1966. 404 с.
- Agassiz A. Revision of the Echini // Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard. 1873. Vol. 3. P. 383–628.
- Baker A.N., Rowe F.W.E., Clark H.E.S. A new class of Echinodermata from New Zealand // Nature. 1986. Vol. 321. P. 862–864.
- Balser E.J., Ruppert E.E. Ultrastructure of the coeloms of auricularia larvae (Holothuroidea, Echinodermata). Evidence for the presence of an axocoel // Biol. Bull. 1993. Vol. 185, no. 1. P. 86–96.
- Bamber R.C. Note on some experiments on the water vascular system of *Echinus* // Proc. Liverpool Biol. Soc. 1921. Vol. 35. P. 64–70.
- Bargmann W., von Hehn G. Über das Axialorgan ("mysterious gland") von *Asterias rubens* L. // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. Histochem. 1968. Vol. 88. P. 262–277.
- Bather F.A. The Echinoderma // A treatise on zoology. London: Adam and Charles Black Co. 1900. P. 1–344.
- Bonnet A. Recherches sur l'appareil digestif et absorbant de quelques Échinides réguliers // Ann. Inst. Océanogr. Monaco. 1925. Vol. 2. P. 209–228.
- Booolootian R.A., Bell A., Campbell J.L. Fine structure of the "heart" of *Strongylocentrotus purpuratus* and *Strongylocentrotus droebachiensis* // Amer. Zool. 1965. Vol. 5. P. 667A.
- Brooks W.K., Grave C. *Ophiura brevispina* // Mem. Natl. Acad. Sci. (Washington). 1899. Vol. 5. P. 79–100.
- Burton M.P.M. Haemal system of regular echinoids // Nature. 1964. Vol. 204. P. 1218.
- Chadwick H.C. *Echinus* // Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc. 1900. Vol. 14, mem. no. 3. P. 1–28.
- Chia F.S. The embryology of a brooding starfish *Leptasterias hexactis* Stimpson // Acta Zool. 1968. Vol. 49, no. 3. P. 321–364.
- Crozier W. On the temporal relation of asexual propagation and gametic reproduction in *Coscinasterias tenuispina* // Biol. Bull. 1920. Vol. 39. P. 116–129.
- Cuénot L. Étude anatomique des Astérides // Arch. Zool. Exp. Gén. Ser. 2. 1887. Vol. 5 (suppl.). P. 1–144.
- Cuénot L. Études anatomiques et morphologiques sur les Ophiures // Arch. Zool. Exp. Gén. Ser. 2. 1888. Vol. 6. P. 33–82.
- Cuénot L. Études morphologiques sur les Échinodermes // Arch. Biol. 1891. Vol. 11. P. 313–680.
- Cuénot L. Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes // Traité de zoologie. Paris: Masson et Cie éditeurs. 1948. Vol. 11. P. 3–272.
- Fedotov D.M. Biologie und Metamorphose von *Gorgonocephalus* // Zool. Anz. 1924. Vol. 61. P. 303–311.
- Gemmill J.F. The development of the starfish *Solaster endeca* Forbes // Trans. Zool. Soc. London. 1912. Vol. 20, no. 1. P. 1–71.
- Gemmill J.F. The development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* L. // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1914. Vol. 205. P. 213–294.
- Gemmill J.F. Double hydrocoele in the development and metamorphosis of the larva of *Asterias rubens* L. // Quart. J. Microsc. Sci. 1915. Vol. 61. P. 51–80.
- Gemmill J.F. The development of the starfish *Crossaster papposus* Müller and Troschel // Quart. J. Microsc. Sci. 1920. Vol. 64. P. 155–189.
- Goldschmidt A. Echinodermata // Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag. 1996. P. 778–834.
- Goto S. The metamorphosis of *Asterias pallida* // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 1896. Vol. 10. P. 239–278.
- Goto S. Some points in metamorphosis of *Asterina gibbosa* // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 1898. Vol. 12. P. 227–242.
- Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2: Die Asteriden, anatomisch und histologisch untersucht. Jena: G. Fischer. 1885. 126 p.
- Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 3: Die Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden. Jena: G. Fischer. 1887. 176 p.
- Hamann O. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 4: Die Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jena: G. Fischer. 1889. 160 p.
- Hayashi R. Anatomy of *Henricia sanguinolenta* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6. 1935. Vol. 4, no. 4. P. 1–26.
- Holland N.D. The fine structure of the axial organ of the feather star *Nemaster rubiginosa* (Echinodermata: Crinoidea) // Tissue Cell. 1970. Vol. 2, no. 4. P. 625–636.

- Hörstadius S.* Über die Entwicklung von *Astropecten aurantiacus* L. // Publ. Staz. Zool. Napoli. 1939. Vol. 17, no. 2. P. 221–312.
- Hyman L.H.* The invertebrates. Vol. 4: Echinodermata. New York: McGraw-Hill Book Co. 1955. 550 p.
- Janies D.* Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes // Can. J. Zool. 2001. Vol. 79. P. 1232–1250.
- Janies D., Mooi R.* *Xyloplax* is an asteroid // Echinoderm research. Rotterdam, Netherlands: A.A.Balkema. 1998. P. 311–316.
- Koehler R.* Recherches sur les Échinides des côtes de Provence // Ann. Mus. Hist. Natur. Marseille. Zoologie. 1883. Vol. 1, mem. no. 3. P. 1–139.
- Leopoldt F.* Das angebliche Exkretionsorgan der Seeigel, untersucht an *Sphaerechinus granularis* und *Dorocidaris papillata* // Z. wiss. Zool. 1893. Vol. 55. P. 4–50.
- Ludwig H.* *Trichaster elegans* // Z. Wiss. Zool. 1878. Vol. 31. P. 59–67.
- Ludwig H.* Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren // Z. wiss. Zool. 1880. Vol. 34. P. 57–89.
- MacBride E.W.* The development of *Asterina gibbosa* // Quart. J. Microsc. Sci. 1896. Vol. 38. P. 339–411.
- MacBride E.W.* The development of *Echinus esculentus* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1903. Vol. 195. P. 285–327.
- MacBride E.W.* The development of *Ophiothrix fragilis* // Quart. J. Microsc. Sci. 1907. Vol. 51. P. 557–606.
- Millott N.* A possible function for the axial organ of echinoids // Nature. 1966. Vol. 209. P. 594–596.
- Mortensen T.* A monograph of the Echinoidea. Toxopneustidae. Copenhagen: Reitzel. 1943. Vol. III.2. 554 p.
- Narasimhamurti N.* The development of *Ophiocoma nigra* // Quart. J. Microsc. Sci. 1933. Vol. 76. P. 63–88.
- Olsen H.* The development of the brittle-star *Ophiopholis aculeata* with a short report on the outer hyaline layer // Bergens Mus. Årbok. Naturvitenskap. 1942. Vol. 6. P. 1–107.
- Osterud H.L.* Preliminary observations on the development of *Leptasterias hexactis* // Publ. Puget Sound Biol. Stat. 1918. Vol. 2. P. 1–15.
- Perrier E.* L'appareil circulatoire des Oursins // Arch. Zool. Exp. Gén. Ser. 2. 1875. Vol. 4. P. 605–643.
- Reichensperger A.* Zur Kenntnis der Genus *Ophiopsila* // Z. wiss. Zool. 1908. Vol. 89. P. 173–192.
- Rowe F.W.E., Baker A.N., Clark H.E.S.* The morphology, development and taxonomic status of *Xyloplax* Baker, Rowe and Clark (1986) (Echinodermata: Concentricycloidea), with the description of a new species // Proc. Roy. Soc. London. B. 1988. Vol. 223. P. 431–459.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D.* Invertebrate zoology. Belmont: Thomson, Brooks/Cole. 2004. 964 p.
- Schinke H.* Bildung und Ersatz der Zellelemente der Leibeshöhlenflüssigkeit von *Psammechinus miliaris* (Echinoidea) // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. Histochem. 1951. Vol. 35. P. 311–331.
- Simroth H.* Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* // Z. wiss. Zool. 1877. Vol. 28. P. 419–526.
- Smith A.B.* To group or not to group: the taxonomic position of *Xyloplax* in echinoderm biology // The 7th International Echinoderm Conference. Rotterdam, The Netherlands. 1988. P. 17–23.
- Smith J.E.* The reproductive system and associated organs of the brittle star *Ophiothrix fragilis* // Quart. J. Microsc. Sci. 1940. Vol. 82. P. 267–310.
- Ubaghs G.* General characters of Echinodermata // Treatise on invertebrate paleontology. Part S: Echinodermata 1. The University of Kansas and The Geological Society of America. 1967. P. 3–60.
- Ubisch L.* Die Entwicklung von *Strongylocentrotus lividus* (*Echinus microtuberculatus*, *Arbacia pustulosa*) // Z. wiss. Zool. 1913. Vol. 106. P. 409–448.
- Welsch U., Rehkämper G.* Podocytes in the axial organ of echinoderms // J. Zool. (London). 1987. Vol. 213. P. 45–50.
- Yamazi I.* Autotomy and regeneration in Japanese sea-stars and ophiurans // Annot. Zool. Japan. 1950. Vol. 23. P. 175–186.
- Ziegler A., Faber C., Bartolomaeus T.* Comparative morphology of the axial complex and interdependence of internal organ systems in sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) // Front. Zool. 2009. Vol. 6, no. 10. P. 1–31.