

СТАНОВЛЕНИЕ ПЕНТАМЕРИИ И ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ В ЭВОЛЮЦИИ ИГЛОКОЖИХ

© 2023 г. С. В. Рожнов^{а,*}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*E-mail: rozhnov@paleo.ru

Поступила в редакцию 22.07.2023 г.

После доработки 08.08.2023 г.

Принята к публикации 15.08.2023 г.

Формирование пятилучевой симметрии в эволюции иглокожих было основано на возможности среднего левого целома к терминальному росту вперёд вдоль переднезадней оси и появления у него второго вектора роста вдоль лево-правой оси при репликации сформировавшегося амбулакра. Оба вектора роста реализовались в пентамерию современных иглокожих благодаря развитию асимметрии целома и последующей торсии, связанной с прикреплением личинки к грунту передним концом тела. В этом процессе, вероятно, совместно использовались общие для билатерий молекулярно-генетические механизмы переднезаднего роста и лево-правой регуляции, связанные с генами сигнальных каскадов Wnt, BMP, Nodal и генов Нох-системы. В процессе репликации каналов, отходящих от амбулакрального кольца, формировавшаяся амбулакральная система явилась организатором симметрии скелета, нервной и мышечной системы. Репликация у многих ископаемых иглокожих закончилась на трёх каналах, отходящих непосредственно от амбулакрального кольца. У морских лилий, морских ежей, морских звёзд, офиур и голотурий проявился второй этап формирования более совершенной пятилучевой симметрии амбулакрального кольца с пятью отходящими от него радиальными каналами, связанный со смещением в онтогенезе точки ветвления на ранние стадии развития гидроцеля.

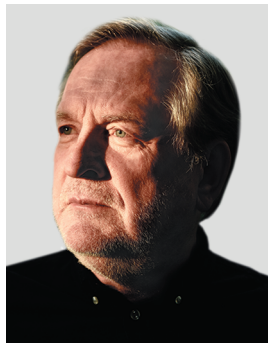
Ключевые слова: иглокожие, осевая симметрия, пентамерия, тримерия, вектор роста, амбулакральная система, эволюция, солюты, стилофоры, цинкты.

DOI: 10.31857/S0869587323090116, EDN: TYVZLS

По своей морфологии иглокожие — одна из самых необычных групп билатерий благодаря пятилучевой симметрии, отсутствию головы и хвоста. Если к этому присовокупить уникальные водно-сосудистую (амбулакральную) систему, пористый стереомный скелет из “монокристалличе-

ских” табличек и полную перестройку в онтогенезе билатеральной личинки в пентамерное взрослое животное, то становятся понятными эмоциональные высказывания о загадочности иглокожих, которыми начинаются многие статьи и руководства по их морфологии, филогении и происхождению [1].

Ископаемые иглокожие придают ещё больше загадочности происхождению и становлению этого типа вторичноротых животных из-за появления в палеонтологической летописи групп с несколько иным типом пентамерии и вообще без радиальной симметрии. Но они же помогают понять и связать воедино сравнительно-анатомические, эмбриологические и молекулярно-генетические данные для реконструкции становления плана строения современных иглокожих, прежде всего возникновения пентамерии и эволюции осевой симметрии.



РОЖНОВ Сергей Владимирович — академик РАН, заведующий лабораторией высших беспозвоночных ПИН им. А.А. Борисяка РАН.

ОСОБЕННОСТИ СИММЕТРИИ СОВРЕМЕННЫХ ИГЛОКОЖИХ

У взрослых иглокожих хорошо выражены несколько типов симметрии: радиальная вокруг аборально-оральной оси, метамерная, протягивающаяся вдоль проксимально-дистальной оси в каждом луче, и пять плоскостей симметрии, каждая из которых проходит через радиус и противоположный интеррадиус (рис. 1). Особо выделяется плоскость, проходящая через интеррадиус с гидropорой или мадрепоритом. В этой же плоскости у морских лилий находится анус, но у морских ежей мадрепоритовая и анальная плоскости не совпадают [1–4]. Гомология плоскостей симметрии и амбулакров у “элеветерозойных” и “пельматозойных” иглокожих — непростая задача. Поэтому для этих двух групп до сих пор применяются разные системы обозначения радиусов. Личинки иглокожих являются билатеральными, точнее, билатерально-асимметричными, с хорошо выраженной переднезадней осью, вдоль которой располагаются три пары целомов, маркирующие трёхраздельную метамерию. Билатеральное заложение в онтогенезе трёх пар целомов быстро переходит в их асимметричное развитие, которое подчёркивается расположением слева от личиночной плоскости единственной гидropоры, связывающей средний левый целом, гидроцель, через левый передний целом с внешней средой [5]. Переход от билатеральной асимметрии личинки к радиальной симметрии взрослого животного, а также соотношение переднезадней оси личинки и личиночной плоскости симметрии с осями и плоскостями взрослого животного — актуальная проблема биологии развития [4]. Подобная проблема параллельно существует и в палеонтологических исследованиях эволюции и филогении вымерших иглокожих [2–4], разнообразие которых охватывает не менее пятнадцати классов, причём четыре из них исходно не обладали радиальной симметрией.

Пятилучевая симметрия амбулакального кольца и его организующая роль в развитии нервной системы и скелета в онтогенезе. Представители каждого из пяти классов современных иглокожих (морские ежи, морские звёзды, офиуры, голотурии и морские лилии) имеют хорошо развитую пятилучевую симметрию, которая охватывает амбулакральную, нервную, пищеварительную системы и скелет. В онтогенезе иглокожих пятилучевая симметрия сначала появляется при развитии амбулакального кольца из гидроцеля, который разрастается вокруг пищевода и замыкается в кольцо. Перед замыканием на кольце возникают пять зачатков амбулакальных радиальных каналов, на которых в процессе терминального роста формируются справа и слева амбулакральные щупальца или ножки [1, 5].

Морфологические, эмбриологические и молекулярно-генетические данные указывают на организующую и индуцирующую роль амбулакальной системы в развитии пятилучевой симметрии остальных систем органов [2–5]. Скелет, нервная и мышечная системы повторяют симметрию амбулакальной системы, пятилучевая симметрия которой в онтогенезе появляется раньше остальных. Морфология скелета многих ископаемых иглокожих тоже указывает на организующее действие амбулакальной системы на расположение прилегающих к ней табличек скелета и через них на более удалённые регионы скелета [2, 3]. На примере голотурии *Apostichopus japonicus* показано, что пятилучевая симметрия сначала возникает на амбулакральном кольце, а экспрессия мышечных и нервных маркерных генов свидетельствует о прямом участии гидроцеля в развитии взрослых мышц и нервных тяжёлых [6]. Сделанные на голотурии выводы об организующей роли лопастей развивающегося амбулакального кольца в развитии пентамерии остальных органов вполне можно распространить на других иглокожих.

Развитие правых переднего и среднего целомов затухает уже на ранних стадиях онтогенеза. В этом проявляется билатеральная асимметрия в развитии иглокожих [1, 5]. Исходная переднезадняя ось личинки переформируется в орально-аборальную ось взрослого пятилучевого животного [4] и меняет своё направление на противоположное благодаря торсионному процессу, проходящему одновременно с перестройкой целомов.

Процесс торсии (элевации) и инверсия переднезадней оси. Процесс изменения направления переднезадней оси иглокожих, торсии, наиболее полно представлен в онтогенезе морских лилий, тогда как у остальных классов современных иглокожих он сильно спрямлён [5]. У морских лилий инверсия переднезадней оси начинается после прикрепления к субстрату личинки передней частью её вентральной стороны, когда зачаток рта вместе с передними и средними целомами перемещается на противоположный, задний конец прикреплённой личинки. Её тело изгибается и принимает вертикальное положение, и задний конец личинки становится ещё и верхним [1–5, 7]. У взрослых морских лилий, как и у ископаемых blastozooidных и других иглокожих, наличие этих процессов в онтогенезе может быть выражено не только расположением рта и ануса на одном конце тела, но и закономерным изгибом тела при гетерохрониях — задержке или переразвитии этих процессов в онтогенезе [8–10]. Такой изгиб ярко выражен у нескольких семейств морских лилий, ископаемых паракриноидей и эокриноидей, а также в качестве отдельных aberrаций разной частоты встречается у многих видов других стебельчатых иглокожих [8–10]. Так как процесс торсии

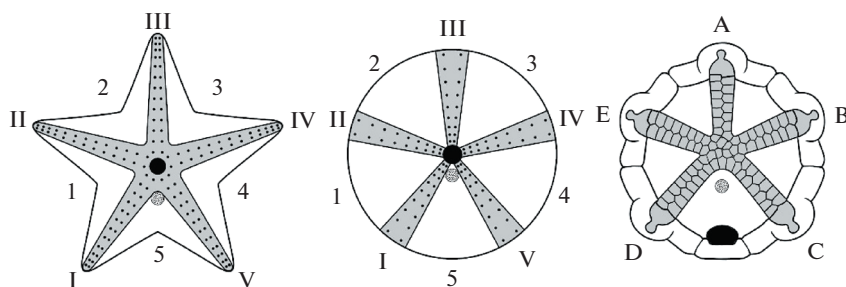


Рис. 1. Схема симметрии морской звезды, морского ежа и морской лилии. Вид сверху

Радиусы показаны серым, гидропора/мадрепорит показана точками, анус зачернён. У морских звёзд и морских ежей радиусы обозначены латинскими цифрами I-V, а интеррадиусы арабскими цифрами 1–5; у морских лилий радиусы обозначены прописными латинскими буквами A, D, C, D, E. Интеррадиусы обозначаются двумя буквами соседних радиусов

проходит в личиночной плоскости, то связанное с ним искривление тела взрослого животного позволяет связать личиночную плоскость с одной из пяти плоскостей симметрии пятилучевого иглокожного [9, 11].

Нарушения пятилучевой симметрии и пять плоскостей симметрии. У пятилучевого иглокожного есть пять плоскостей симметрии, среди которых хорошо выделяется мадрепоритовая плоскость, проходящая через интеррадиус с гидропорой/мадрепоритом (см. рис. 1). Изучение аберрантных форм и таксонов стебельчатых иглокожных с искривлением теки, обусловленным недоразвитием или переразвитием торсии, позволило показать, что плоскость искривления тела у всех представителей всегда одна и та же и проходит через радиус E и интеррадиус BC [8–10]. Такое постоянство свидетельствует о её соответствии личиночной плоскости симметрии. Плоскость симметрии, в которой находится гидропора/мадрепорит (A–CD), является ближайшей соседней и тем самым хорошо соответствует расположению гидропоры с левой стороны от плоскости симметрии личинки. Это свидетельствует и о вторичном перемещении ануса в единую плоскость с гидропорой, что подтверждается современными эмбриологическими данными по морским лилиям [12, 13], и позволяет объяснить расположение ануса в радиусе C у некоторых групп blastozooidных иглокожных как неоконченное перемещение ануса по часовой стрелке из первоначального расположения в личиночной плоскости в сторону интеррадиуса с гидропорой [9, 14]. У морских ежей анус и гидропора не соединились в единую плоскость [5].

Соотношение плоскостей симметрии взрослого пятилучевого иглокожного с личиночной плоскостью, выявленное по плоскости торсионного процесса, может служить репером для гомологизации амбулакров у разных классов blastozooidных иглокожных и морских лилий [11]. Но гомологизировать амбулакры стебельчатых иглокожных с амбулакрами элевтерозойных иглокожных по этому реперу непосредственным образом трудно. Свя-

зующим звеном может быть проявление закона Ловена в распределении первых табличек в скелете амбулакров морских ежей и расширенного для эдриобластоидей, части офиур, голотурий и многих blastozooidных иглокожных в появлении других структур [15].

Трёхлучевая симметрия и закон Ловена. Закон Ловена отражает важное фундаментальное нарушение пятилучевой симметрии, выраженное в скелете, — высвечивание трёхлучевой симметрии. У морских ежей она выявляется в разном расположении и размерах первых, базикорональных, табличек в амбулакальных рядах скелета [15]. Этот закон проявляется у офиур и голотурий, а также у ряда ископаемых форм, что связано с особенностями ветвления амбулакров при переходе от трёхлучевой симметрии к пятилучевой [15]. Трёхлучевая симметрия проявляется в размерах и расположении оральных табличек у морских лилий в виде триады больших табличек на ранних стадиях развития скелета и диады маленьких, более коротких табличек [9]. Эти проявления трёхлучевой симметрии в строении скелета отражают предковую трёхлучевую симметрию амбулакального кольца, характерную для многих палеозойских иглокожных и выраженную в скелете отходящих от рта только трёх амбулакров (рис. 2), два из которых ветвятся на небольшом расстоянии от рта (пятилучевая симметрия по типу 2–1–2) [2, 3, 9, 16]. Эти проявления тримерии мы рассмотрим позже, а пока укажем, что она отражена и в молекулярно-генетических механизмах формирования пентамерии [17–19].

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРЕДНЕЗАДНЕЙ ОСИ ЛИЧИНКИ, ОРАЛЬНО-АБОРАЛЬНОЙ И ПРОКСИМАЛЬНО-ДИСТАЛЬНЫХ ОСЕЙ ВЗРОСЛЫХ ИГЛОКОЖИХ

Разметка осевого плана строения у эмбрионов иглокожных, как и всех Metazoa, осуществляется в виде системы позиционной информации, фор-

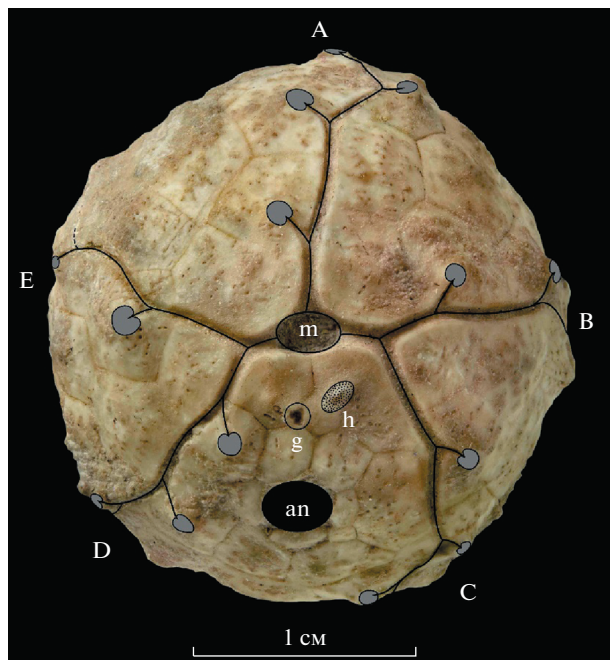


Рис. 2. Тримерия в отхождении амбулакров от рта у диплопоритной цистоидеи *Protocrinites fragum*. Ордовик, Ленинградская область. Тонкие чёрные линии показывают расположение радиальных амбулакральных каналов, отходящих от кольцевого амбулакрального канала вокруг пищевода, и подходящих к фасеткам (показаны серым) для прикрепления брахиол. Условные обозначения: an — анус, g — гонопора, h — гидropора, m — рот, буквами А, В, С, D, E обозначены радиусы

мируемой молекулами сигнальных путей, функционирующими как морфогены-организаторы. Эта позиционная информация транслируется в фенотипические осевые различия развивающегося организма [20, 21]. Сигнализация Wnt инициирует временную и пространственную экспрессию генов Нох-кластера, которая специфицирует позиционную информацию вдоль переднезадней оси раннего эмбриона и в координации с геном *Cdx/caudal* кластера генов ParaНох детерминирует векториальный рост развивающегося животного. Гены сигнального каскада Wnt вовлечены в формирование претерминальной зоны роста с прогениторными клетками, характерной для большинства Bilateria [4, 20, 21]. Постериорный рост тела и присутствие единственной оси роста характерны для большинства Metazoa, но у тетраподных позвоночных и у иглокожих появляется несколько осей роста [4, 22]. У зародыша тетрапод, помимо хвостовой почки как основного вектора роста, формируются ещё четыре дополнительных в виде двух пар латеральных почек конечностей. У большинства взрослых современных иглокожих выявляются орально-аборальная, протягивающаяся от рта к противоположному аборальному полюсу, и пять проксимо-дисталь-

ных осей, проходящих вдоль каждого луча от его начала у ротового отверстия к его дистальному, терминальному концу [23, 24].

Дизордер в расположении генов Нох-кластера морских ежей как следствие торсии. Открытие у морских ежей дизордера в Нох-кластере [25] и порядок расположения целомов у современных иглокожих [26, 27] позволили выдвинуть гипотезу “стопки целомов” происхождения пятилучевой симметрии у иглокожих. Согласно этой гипотезе, дизордер в расположении генов Нох-кластера, выраженный в транслокации и инверсии передних *Нох*-генов, привёл к перестройке предкового билатерального плана строения в последовательное расположение всех целомов друг за другом, в стопку, и на этой основе к формированию нового пентарадиального плана строения. Из этого следовало, что такой дизордер существует у всех иглокожих и является их апоморфией [27, 28]. Альтернативой этому взгляду стало предположение, что транслокация и инверсия передних *Нох*-генов произошла из-за необходимости создать в Нох-кластере новую пространственную коллинеарность преимущественно у морских ежей с их сильно спрямлённым онтогенезом после инверсии целомов в результате торсионного процесса [10]. Открытое в дальнейшем отсутствие дизордера у морских лилий и морских звёзд подтвердило это предположение [23]. Тем не менее орально-аборальную ось можно рассматривать как переднезаднюю ось личинки иглокожих, инвертированную торсионным процессом и модифицированную в результате построения всех целомов в единую стопку. Это подтверждает распределение экспрессии генов Нох-кластера вдоль этой оси. Лишь у голотурий наблюдается приобретённое вторично более прямое соответствие орально-аборальной полярности личиночной оси и переднезадней полярности других билатерий [24].

Репликация переднезадней оси предковых билатерий как путь развития пентамерии. Другая гипотеза формирования пентамерии связана с доказательствами гомологии проксимально-дистальной оси каждого луча иглокожих переднезадней оси предковых билатерий. Зона роста амбулакральных радиальных каналов и окружающих их структур, включая скелет, располагается на их дистальном конце, что позволяет выявить в каждом луче переднезаднюю ось, направленную в прокси-дистальном направлении ото рта к концу амбулакра. Попарное расположение амбулакральных шупалец/ножек вдоль радиального канала и структур скелета указывает на своеобразную метамерность амбулакров. Эти особенности свидетельствуют о соответствии прокси-дистальной оси лучей переднезадней оси билатеральной личинки и тела предковых билатерий [4, 20]. Картирование экспрессии *Нох*-генов по оси лучей иглокожих [23] подтверждает такой вывод и показы-

вает возможность возникновения амбулакров путём репликации анцестральной оси тела по аналогии с гипотезой возникновения почек конечностей у позвоночных [4, 20].

Вместе с тем разнообразие форм животных основано на небольшом числе сигнальных путей, общих для всех основных типов Metazoa [21, 24]. Поэтому репликация анцестральной оси тела может представлять собой последовательную кооптацию элементов молекулярно-генетической машинерии формирования анцестральной оси тела в постепенное развитие парных выростов тела у позвоночных и в развитие амбулакров у иглокожих. У иглокожих репликация основной оси тела сопровождалась разрастанием левого гидроцеля вокруг пищевода по часовой стрелке, в ходе которого происходило увеличение числа амбулакров и их усложнение. Этот процесс можно проследить по изменению морфологии и симметрии ископаемых иглокожих.

Палеонтологические свидетельства репликации предковой переднезадней оси. Морфология современных и ископаемых иглокожих показывает, что у них нет хвостового придатка. Стебель иглокожих, хвостовидный вырост солют и цинкт, которые иногда гомологизируют с хвостом, вторичны, имеют другую модель роста, возникшую после торсионного процесса [9]. Мощный пищесборный отросток стилофор, в некоторых случаях выполнявший функциональную роль хвоста, располагался на переднем конце тела [4]. Модель его формирования можно представить как зеркальное отражение морфологической и, видимо, молекулярно-генетической модели переднезаднего роста, локализующегося в задней части тела предковых билатерий, на передний конец тела стилофор.

У многих бластозойных иглокожих амбулакры стелились по поверхности скелета тела и тем самым имели упрощённое строение, которое, вероятно, нуждалось для своего роста в менее сложном молекулярно-генетическом механизме, чем, например, у морских лилий или морских звёзд. Ещё более просто были устроены амбулакры у цинкт — в виде единственного пищесборного желобка у примитивных представителей, стелющегося по левому краю скелета без образования специального выроста [11]. Появление у них второго амбулакра на правой стороне тела показывает, что процесс репликации лучей мог происходить ещё до формирования полных эволюционно законченных морфогенетической модели и молекулярно-генетического аппарата переднезаднего роста в развитии предкового амбулакра.

Таким образом, для формирования просто устроенных амбулакров у цинкт и, видимо, у многих представителей бластозой со стелющимися по поверхности скелета тела пищесборным желобком могло быть достаточно более простого моле-

кулярно-генетического аппарата, чем при развитии лучей современных иглокожих. На мой взгляд, кооптация элементов молекулярно-генетического аппарата переднезаднего роста предковых билатерий в развитие амбулакров и связанных с ними структур могла происходить постепенно и неоднократно при достижении определённого уровня в развитии амбулакральной системы, а именно при сопряжении амбулакров с выростами тела, например, при формировании плана строения морских звёзд, офиур, криноидей, многих классов стебельчатых иглокожих в подтипе бластозой, солют и стилофор или при вовлечении амбулакров в построение всего тела, как у морских ежей.

Увеличение числа амбулакров и соответствующих проксимально-дистальных осей до пяти тоже произошло не сразу. Непосредственные предки современных классов иглокожих и большинство других палеозойских классов обладали трёхлучевым строением амбулакрального кольца (см. рис. 2), или подковы, если оно было у них ещё не замкнуто. Об этом свидетельствуют как рассмотренные выше морфологические особенности строения скелета современных иглокожих, так и выявленная у морского ежа *Peronella japonica* тримерия в экспрессии генов *Hox1*, *Hox5*, гомеобоксного гена *Orthodenticle*, *Hox11-13* [17, 18], а также других исследованных генов [19]. Детали перехода от трёхлучевой к пятилучевой симметрии показывают многие палеозойские иглокожие.

СОЧЕТАНИЕ ТРЁХЛУЧЕВОЙ И ПЯТИЛУЧЕВОЙ СИММЕТРИИ У ПАЛЕОЗОЙСКИХ ИГЛОКОЖИХ

Давно замечено, что для вымерших палеозойских классов иглокожих характерен иной тип пентамерии, чем для современных. У современных иглокожих все пять амбулакров непосредственно отходят от рта, а от амбулакрального кольца — пять радиальных каналов [1, 5]. У многих представителей бластозойных иглокожих и эдриоастероидей непосредственно от рта отходят только три амбулакра, два из которых на небольшом расстоянии от рта ветвятся (см. рис. 2), образуя таким образом пятилучевую симметрию в дальнейшем расположении амбулакров [2–4, 9, 16]. Поэтому можно уверенно предположить, что у ископаемых иглокожих с тремя отходящими непосредственно от рта амбулакрами прямо от кольцевого амбулакрального канала отходило только три радиальных канала. Значит, все такие палеозойские иглокожие с пентамерным скелетом имели трёхлучевую симметрию амбулакрального кольца в отличие от пятилучевого амбулакрального кольца появившихся в ордовике пяти современных классов. Несмотря на это, только три близких рода раннекембрийских иглокожих, объединённых в семейство *Helicoplacoidae*, име-

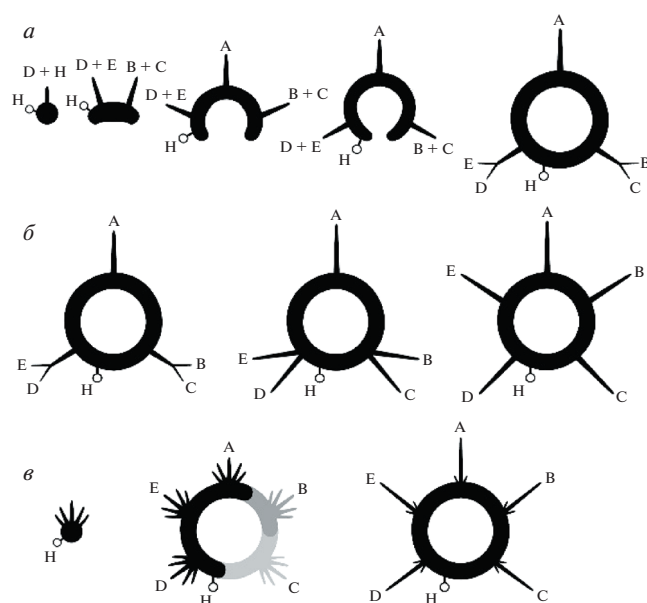


Рис. 3. Схема последовательного формирования амбулакальной системы с тремя отходящими от кольцевого канала радиальными каналами, два из которых ветвятся, в эволюции от предка с одним амбулакром (а) дальнейшего её перехода в онтогенезе к пятилучевому строению (б), усложнённому, вероятно, у морских лилий смещением закладки амбулакальных каналов на раннюю стадию развития гидроцеля (в)
Буквами А, В, С, D, Е обозначены радиусы, Н — гидрора

ли исходно трёхлучевую симметрию в расположении амбулакров [29].

Таким образом, у многих палеозойских иглокожих репликация переднезадней оси застыла на стадии трёх радиальных каналов, отходящих от амбулакального кольца. Общий пентамерный облик их скелета обусловлен ветвлением двух из трёх первичных радиальных каналов вскоре после отхождения от рта и индуцированием возникшей вследствие этого пятилучевой симметрии амбулакров в строении скелета. Поэтому в результате репликации у иглокожих сначала появились только три луча, а два других — в результате ветвления двух из них (рис. 3а). Так сформировалась первичная несовершенная пятилучевая симметрия, которая у всех современных классов иглокожих преобразовалась в настоящую пентамерию с пятью радиальными каналами, отходящими непосредственно от амбулакального кольца (рис. 3б).

У всех пяти классов современных иглокожих, появившихся в ордовике, место разветвления сместилось в онтогенезе на более раннюю стадию развития, и на подкове развивающегося кольцевого канала сразу стали возникать все пять зачатков радиальных каналов. Механизм включения места разветвления непосредственно в амбула-

кральное кольцо неизвестен. Но по особенностям появления и развития каждого зачатка в онтогенезе современных морских лилий в виде сначала трёх, а потом ещё двух щупальцевидных выростов, из среднего из которых развивается радиальный канал, можно предположить следующую последовательность эволюционного развития амбулакального кольца (рис. 3в) [4, 9]: сначала развитие трёх каналов сместилось в онтогенезе на раннюю стадию формирования кольца, а затем на эту стадию сместилось ветвление амбулакров; в результате в онтогенезе могла появиться гипотетическая стадия развития гидроцеля в виде мешка с пятью зачатками щупалец, который потом полимеризовался, реплицировавшись четыре раза вокруг пищевода, и превратился в замкнутое кольцо; в каждом зачатке средний вырост развился в радиальный канал, а сформировавшиеся рядом с ним редуцировались. Палеонтологическим доказательством в пользу такого формирования амбулакальной системы у морских лилий может служить существование в палеозое морских лилий с многочисленными лучами (руками), отходящими непосредственно от каждой или только нескольких радиальных табличек. Видимо, выросты, окружающие в каждом радиусе зачаток амбулакального радиального канала обычных морских лилий, в этом случае не редуцировались, а развились в дополнительные лучи [9].

ИГЛОКОЖИЕ, ИСХОДНО НЕ ИМЕВШИЕ ПЕНТАМЕРИИ

В раннем палеозое встречаются разнообразные иглокожие, исходно не имевшие радиальной симметрии (рис. 4): билатерально-асимметричные солоты, цинкты, стилофоры и почти билатерально симметричные ктеноцистиды с близкими к ним по морфологии ктеноимбрикатами. Их объединяли в особый таксон карпозойных иглокожих или в отдельный подтип *Nomalozoa*, которые интерпретировались как базальные прерадиальные иглокожие, как производные от пентамерных иглокожих, как стволовая группа полухордовых и как базальная группа хордовых. Детальное рассмотрение конструктивной морфологии их скелета и анализ осевой симметрии тела показывает, что этот подтип — сборный и каждый из составляющих его четырёх небольших классов обособился на разных стадиях ранней эволюции от бескелетных предковых билатерий к современным пятилучевым иглокожим. Эти группы хотя и не были непосредственными предками пентамерных иглокожих, но детали их строения, по-видимому, отражают особенности морфологической эволюции таинственных первых билатерий.

Для понимания плана строения каждого из этих четырёх классов необходимо было выявить возможность существования в онтогенезе ключе-

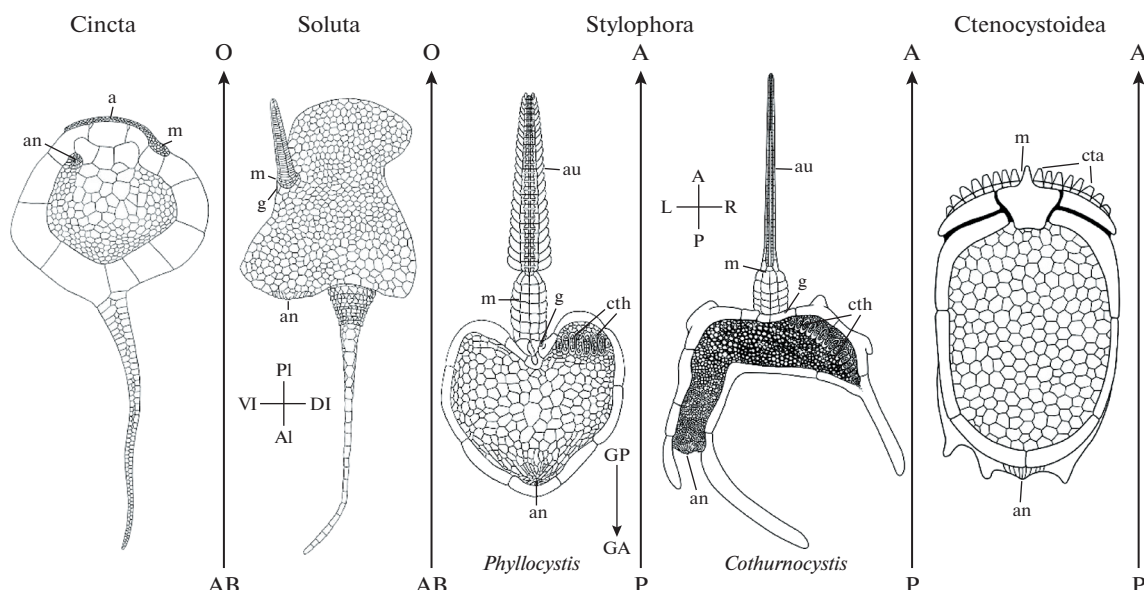


Рис. 4. Схема осевой симметрии иглокожих (цинкты, солюты, стилофоры и ктеноцистиды), исходно не имевших радиальной симметрии

Условные обозначения: а – амбулак, an – анус, au – аулакофор, cta – ктеноидный аппарат, cth – котурнопоры, g – гонопора, h – гидропора/мадрепорит, m – рот; стрелками показаны направления осей с обозначением: А – переднее направление, Р – заднее направление, О – оральный конец, АВ – аборальный конец; у солют перекрестие показывает соотношение сторон взрослого животного и гипотетической личинки (Аl и Pl – передний и задний конец личинки, VI и DI – вентральная и дорсальная сторона личинки), у стилофор перекрестие показывает совпадение переднезадней оси (А–Р) и лево-правой оси (L–R) взрослого животного и гипотетической личинки; у стилофоры *Phyllocystis* показана возникшая гидродинамическая передне-задняя ось (GA–GP), противоположная по направлению анатомической

вых процессов, известных в индивидуальном развитии современных иглокожих. Асимметричное развитие целомов, торсионный процесс перемещения рта с переднего конца личинки на задний конец взрослого организма и связанная с этим инверсия переднезадней оси, а также появление новых осей роста – те ключевые процессы, о присутствии которых можно судить по морфологии взрослых животных и по которым можно оценить эволюционный уровень развития этих групп. Конструктивные особенности их пищеварительного аппарата выявляют ограничения в возможностях их эволюции.

Солюты имели торсию, но конструктивно у них не могло быть второго амбулакра. У большинства солют плоское тело, покрытое скелетом из типичных для иглокожих табличек, есть хвостовидный отросток, близ которого расположен анус, и полностью закрывающий рот единственный пищеварительный отросток, связанный с амбулакальной системой (см. рис. 4). Уникальный кембрийский представитель этой группы имел мешковидное тело и прикрепительную подошву на конце хвостовидного отростка. Мадрепоритовая табличка, несущая множество гидропор и одну более крупную гонопору, расположена рядом с местом отхождения пищеварительного отростка, что свидетельствует об асимметрии в развитии левых

и правых целомов. Из-за необычного сочетания признаков и их многозначной интерпретации представление о систематическом положении солют у разных авторов колебалось от близкой к полухордовым группы до бластозойных иглокожих [11]. Изменчивость положения пищеварительного отростка у разных родов от срединно-бокового до дистального вдоль одной плоскости хорошо объясняется наличием торсионного процесса в его онтогенезе [11]. Это убедительно соответствует другим особенностям солют и позволяет выявить гомологии сторон тела взрослого животного и их гипотетической личинки. Пищеварительный отросток полностью закрывал рот и конструктивно от рта не мог отходить ещё хотя бы один отросток. Тем самым филогенетическая позиция и эволюционный уровень солют реконструируется как ответвление от основного ствола развития иглокожих, застывшее в своей эволюции сразу после торсионного процесса. Соответственно переднезадняя ось у взрослого животного изменила своё направление на противоположное, как у современных морских лилий, и потому её можно назвать инвертированной. Хвостовидный отросток солют является новообразованием, сходным по происхождению и морфогенезу со стеблем морских лилий [11].

Цинкты обладали одним или двумя амбулакрами и, вероятно, в их онтогенезе протекал торсионный процесс. Цинкты исключительно кембрийская группа, представители которой имели плоское тело, оконтуренное маргинальными табличками, с небольшим хвостовидным придатком, ртом с отходящими от него направо и налево двумя амбулакрами или только одним левым амбулакром. Анус и возможная гидропора располагались в левой передней части тела животного (см. рис. 4). Справа от рта находилось ещё одно отверстие неясного происхождения и функции. Переднее расположение рта и ануса свидетельствует о возможности торсионного процесса в онтогенезе цинкт [11]. Наличие только одного амбулакра у части представителей может говорить об асимметричном развитии целомов. Появление второго амбулакра указывает на конструктивную возможность появления третьего амбулакра и возникновения пятилучевой симметрии у возможных потомков цинкт и тем самым на его близость к основному стволу развития иглокожих в сторону пентамерии. Но третье отверстие, помимо рта и ануса, непонятного происхождения и функции, трактуемое иногда как вход в своеобразную атриальную полость, делает цинкт сильно специализированной группой, обособившейся после торсии и сохранившей архаические черты, связывающие их с бесскелетными предками иглокожих.

Стилофоры конструктивно могли обладать только одним амбулакром, не имели торсии в онтогенезе и проявляют черты сходства с хордовыми. Стилофоры — одна из наиболее загадочных групп билатерий, морфология которой нередко интерпретировалась противоположным образом. Единственный членистый отросток считался пищевым отростком с амбулакром согласно аулакофорной гипотезе Ж. Убагса [30] или хвостом в кальцихордатной гипотезе Р. Джефриеса [31]. После открытия в ордовике Марокко образцов со следами строения мягкого тела и их тщательного изучения интерпретация пищевого отростка стилофор как аулакофора, несущего пищевой желобок с протягивающимся вдоль него амбулакральным каналом, стала наиболее обоснованной [32]. При такой интерпретации переднезадняя ось стилофор, как и у остальных билатерий, протягивалась ото рта, находившегося в проксимальной части аулакофора, к анусу на противоположном конце тела, покрытого типичными для иглокожих стереомными кальцитовыми табличками (см. рис. 4). Такое расположение оси тела указывает на отсутствие торсии в онтогенезе стилофор [33]. У *Phyllocystis* хорошо выражена гидродинамическая переднезадняя ось противоположного направления, обусловленная их образом жизни [33]. Аулакофор имел терминальный рост, как и хвост хордовых, но в отличие от

него, находился на переднем конце тела. Тем самым модель его осевого роста можно рассматривать как зеркальное отражение модели переднезаднего роста постанального хвостового продолжения тела предковых билатерий.

Гидропора (ею у *Phyllocystis*, *Cothurnocystis* и некоторых других представителей, по-видимому, является правое адоральное отверстие) находилась справа от переднезадней оси [29], что противоположно левому расположению гидропоры у билатеральной личинки современных иглокожих. Правое расположение гидропоры сочетается с меньшей длиной правой стороны теки относительно левой у корнутых стилофор с билатерально-асимметричным очертанием теки. На правой стороне тела расположена серия котурнопор. Расположение гидропоры на правой стороне тела можно объяснить двумя альтернативными предположениями. Одно из них объясняет правое расположение гидропоры развитием амбулакральной системы стилофор из правых целомов в отличие от современных левосторонних иглокожих. На такую трактовку их строения указывает существование правых и левых форм у корнута стилофоры *Peltocystis cornuta* из ордовика Франции, различающихся расположением табличек в скелете у взрослых форм [30]. Но распространялись ли эта правосторонняя асимметрия на целомы, неясно из-за отсутствия данных о расположении гидропоры у этого рода.

Альтернативная гипотеза предполагает, что брюшная сторона стилофор соответствует спинной стороне билатеральных личинок современных иглокожих и других беспозвоночных животных, то есть они были перевёрнутыми по сравнению с последними. В этом проявляется сходство стилофор с хордовыми животными, которые по анатомическим, физиологическим и молекулярно-генетическим особенностям являются перевёрнутыми относительно остальных беспозвоночных животных [34, 35]. В пользу такого предположения свидетельствует расположение котурнопор, вероятно, гомологичных жаберным щелям хордовых животных, в передней части правой стороны спинной поверхности стилофор. Если верна вторая гипотеза, то стилофоры имели более тесные родственные связи с непосредственным предком хордовых, чем остальные иглокожие.

Иглокожие с билатерально-симметричным скелетом могли быть с асимметричными целомами. Среди подобных иглокожих известны прежде всего ктеноцистоидеи с кембрийскими *Ctenocystis*, *Courtessolea*, *Jugoszoovia* и ордовикским *Conollia*. Они имеют уплощённое тело, оконтуренное маргинальными табличками у *Ctenocystis* (см. рис. 4), или более округлое тело, покрытое вытянутыми шиповидными табличками у *Conollia* [36]. На переднем конце тела у них расположен своеобраз-

ный ктеноидный аппарат, а на заднем — анус в виде пирамидки, характерной для иглокожих. Другими билатеральными иглокожими являются *Stenoiimbicata* из низов среднего кембрия Испании, близкие по строению ктеноидного аппарата к ктеноцистоидеям [37].

Судя по расположению рта и ануса на противоположных концах тела, иглокожие с билатеральным скелетом не имели торсии в онтогенезе. Поэтому их переднезадняя ось по направлению соответствует личиночной оси и переднезадней оси других билатерий. Но неясно, охватывала ли их билатеральность строение и развитие правых и левых целомов, так как гидропора у них неизвестна. Небольшая асимметрия в размерах и числе правых и левых маргиналей у *Ctenocystis* указывает на возможность их внутренней асимметрии.

ПЕНТАМЕРИЯ ИГЛОКОЖИХ КАК РАЗВИТИЕ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ

Асимметрия иглокожих в развитии правых и левых целомов имеет фундаментальное значение для понимания их взрослой морфологии. Обычно её возникновение связывают с адаптацией к жизни на боку их билатерального предка [31]. Как представляется, более вероятно, что асимметрия иглокожих отражает процесс становления лево-правой оси и билатерального строения внутренних органов у первых билатерий. Лево-правая ось автоматически появляется после формирования переднезадней и дорсо-вентральной осей. Билатеральность внешних очертаний быстро и легко возникает под давлением симметрии внешней среды, но для её развития в расположении внутренних органов требуется более сложный и опосредованный морфогенетический механизм. Такой механизм появился не сразу, а выработался в процессе ранней эволюции Metazoa. На одном из моментов эволюции несовершенная билатеральность могла стать адаптивной в узкой экологической нише, например в движении по спиральному кругу на богатом пищей пятне грунта. Для выхода из этой узкоспециальной тупиковой ниши часть таких животных пошла по пути совершенствования билатеральности, а у других животных, наоборот, усилилась асимметрия в развитии левых средних целомов, связанных со сбором пищевых частиц. Последняя линия развития асимметрии привела к формированию иглокожих. В результате роста гидроцеля вперёд вдоль переднезадней оси формировался первый амбулак, а затем вдоль лево-правой оси с дубликацией сначала второго, а потом и третьего радиального канала появлялись дополнительные амбулакры. Это означает, что в процессе становления пентамерии должны были совместно использоваться молекулярно-генетические механизмы переднезаднего

роста и лево-правой регуляции, связанные прежде всего с генами сигнальных каскадов Wnt, BMP, Nodal и генами Нох-системы. Изучению экспрессии в амбулакральном кольце сигнального каскада Nodal-Ptx2, регулирующего лево-правую симметрию у билатерий, в настоящее время уделяется особое внимание [38]. Билатеральность амбулакров большинства иглокожих характеризуется симметрией скользящего отражения, выраженной в виде поочередно отходящих справа и слева от радиального канала амбулакральных щупалец/ножек и альтернативно чередующихся окружающих структур скелета. Изучение механизма этой модели роста представляется перспективным с точки зрения понимания формирования билатеральности у древнейших Metazoa.

Таким образом, формирование пятилучевой симметрии в эволюции иглокожих — сложный многоэтапный процесс, основанный на возможности среднего левого целома к терминальному росту вперёд вдоль переднезадней оси и появления у него второго вектора роста вдоль лево-правой оси при репликации сформировавшегося амбулакра. Оба вектора роста смогли реализоваться благодаря развитию асимметрии целомов и последующей торсии, связанной с прикреплением к грунту передним концом тела. Поэтому можно предположить, что в процессе становления пентамерии совместно действовали общие для билатерий молекулярно-генетические механизмы переднезаднего роста и лево-правой регуляции, связанные прежде всего с генами сигнальных каскадов Wnt, BMP, Nodal и генов Нох-системы. В процессе репликации каналов, отходящих от амбулакального кольца, формировавшаяся амбулакральная система выполняла роль организатора симметрии скелета, нервной и мышечной системы. Репликация закончилась на трёх каналах, отходящих непосредственно от амбулакального кольца. У представителей классов иглокожих, доживших до современности, имел место второй этап формирования более совершенной пятилучевой симметрии амбулакального кольца, которое у предков морских лилий проходило в два этапа — смещения на ранние стадии формирования гидроцеля закладки всех пяти радиальных каналов, а затем полимеризации этого зачатка до пяти.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен В.В. Исаевой за обсуждение основных положений статьи, а Г.А. Анекеевой ещё и за помощь в подготовке рисунков к печати.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hyman L. The Invertebrates. V. 5. Phylum Echinodermata. New York: Mc-Graw-Hill, 1955.
2. Rozhnov S.V. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the echinoderms // Paleontological journal. 2012. V. 46. № 8. P. 780–792.
3. Rozhnov S.V. Symmetry of echinoderms: From initial bilaterally-asymmetric metamerism to pentaradiality // Natural Science. 2014. V. 6. № 4. P. 171–183. <https://doi.org/10.4236/ns.2014.64021>
4. Isaeva V.V., Rozhnov S.V. Transformation of the Ancestral Body Plan and Axial Growth in Echinoderms: Ontogenetic and Paleontological Data // Paleontological Journal. 2022. V. 56. No. 8. P. 863–886.
5. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978.
6. Udagawa S., Nagai A., Kikuchi M. et al. 2022. The pentameric hydrocoel lobes organize adult pentamerous structures in a sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // Developmental Biology. 2022. № 492. P. 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2022.09.002>
7. Rozhnov S.V. Two Coils in the Morphology of Myelodactylids (Crinoidea, Disparida): the Morphogenetic Basis of Their Formation and Adaptation Potential // Paleontological Journal. 2021. V. 55. № 9. P. 63–82.
8. Rozhnov S.V. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony // Echinoderm Res. / Carnevali, M.D.C. and Bonasoro, F., Eds. Rotterdam: A.A. Balkema, 1998. P. 385–390.
9. Rozhnov S.V. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontological Journal. 2002. V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
10. Rozhnov S.V. The anteroposterior axis in echinoderms and displacement of the mouth in their phylogeny and ontogeny // Biology Bulletin. 2012. V. 39. № 2. P. 162–171.
11. Rozhnov S.V. Solutans (Echinoderms): Evolution Frozen between Torsion and Pentaradiality // Paleontological Journal. 2022. V. 56. № 11. P. 1306–1321.
12. Engle S. Ultrastructure and development of the body cavities in *Antedon bifida* (Pennant, 1777) (Comatulida, Crinoidea). Unpubl. PhD thesis, 2013. http://edocs.fu-ber-lin.de/diss/receive/FUDIS-S_thesis_000000040355
13. Amemiya S., Taku H., Masaaki Y. et al. Early stalked stages in ontogeny of the living isocrinid sealily *Metacrinus rotundus* // Acta Zool. (Stockholm). 2016. V. 97. № 1. P. 102–116.
14. Rozhnov S.V. Ordovician Paracrinoids from the Baltic: Key Problems of Comparative Morphology of Pelmatozoan Echinoderms // Paleontological Journal. 2017. V. 51. № 6. P. 643–662.
15. Paul C.R.C., Hotchkiss F. Origin and significance of Lovén's Law in echinoderms // Journal of Paleontology. 2020. V. 94. № 6. P. 1–14.
16. Sumrall C.D., Wray G.A. Ontogeny in the fossil record: Diversification of body plans and the evolution of “aberrant” symmetry in Paleozoic echinoderms // Paleobiology. 2007. V. 33. № 1. P. 149–163.
17. Tsuchimoto J. Expression Patterns of Hox Genes in the Direct-Type Developing Sand Dollar *Peronella japonica*: Insights into the Evolution of Echinoderms // Kanazawa University Graduate School of Natural Sciences Doctoral Dissertation, 2012. <http://hdl.handle.net/2297/34907>
18. Tsuchimoto J., Yamaguchi M. Hox expression in the direct-type developing sand dollar *Peronella japonica* // Devel. Dynamics. 2014. V. 243. № 8. <https://doi.org/10.1002/dvdy.24135>
19. Adachi S., Niimi I., Sakai Y. et al. Anteroposterior molecular registries in ectoderm of the echinus rudiment // Devel. Dynamics. 2018. V. 247. P. 1297–1307.
20. Isaeva V.V., Rozhnov S.V. Evolutionary transformations of the metazoan body plan: Genomic-morphogenetic correlations // Paleontological Journal. 2021. V. 55. № 7. P. 97–110.
21. Isaeva V.V., Kasyanov N.V. Symmetry transformations in metazoan evolution and development // Symmetry. 2021. V. 13. № 160. <https://doi.org/10.3390/sym13020160>
22. Minelli A. EvoDevo and its significance for animal evolution and phylogeny // Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates. 2015. V. 1 / Wanninger A., ed. Wien: Springer, 2015. P. 1–24.
23. Byrne M., Martinez P., Morris V. Evolution of a pentamerous body plan was not linked to translocation of anterior Hox genes: the echinoderm HOX cluster revisited // Evol. Devel. 2016. P. 1–7. <https://doi.org/10.1111/ede.12172>
24. Omori A., Kikuchi M., Kondo M. Larval and adult body axes in echinoderms // Reproductive and Developmental Strategies: The Continuity of Life / Kobayashi K., Kitano T., Iwao Y., and Kondo M., eds. Tokyo: Springer Japan KK, 2018. P. 760–789.
25. Cameron R.A., Rowen L., Nesbitt R. et al. Unusual gene order and organization of the sea urchin Hox cluster // J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol. 2006. № 306B. P. 45–58.
26. Peterson K.J., Arenas-Mena C., Davidson E.H. The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules // Evol. Dev. 2000. № 2. P. 93–101.
27. Mooi R., David B. Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes // Annu. Rev. Ecol. Evol. S. 2008. № 39. P. 43–62.
28. David B., Mooi R. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes // EvoDevo. 2014. № 5: 22. P. 1–19. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-22>
29. Smith A.B., Zamora S. Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan // Proc. R. Soc. B. 2013. № 280: 20131197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1197>
30. Ubags G. Stylophora // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part 5. Echinodermata / Moore R.C., ed. Lawrence: Geol. Soc. Am., Boulder. 1968. P. S495–S565.
31. Jeffries R.P.S. The ancestry of the vertebrates. London: British Museum (Natural History), 1986.

32. *Lefebvre B., Guensburg T.E., Martin T.L.O. et al.* Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes // *Geobios*. 2019. V. 52. № 1. P. 27–36.
33. *Rozhnov S.V., Parsley R.L.* A new cornute (Homalozoa: Echinodermata) from the uppermost Middle Cambrian (Stage 3, Furongian) from Northern Iran: Its systematics and functional morphology // *Paleontological Journal*. 2017. V. 51. № 5. P. 500–509.
34. *Малахов В.В.* Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // *Журнал общей биологии*. 1977. Т. 38. № 4. С. 485–499.
35. *Slack J.M.W., Holland P.W.H., Graham C.F.* The zootype and phylotypic stage // *Monthly Nature*. V. 1. № 2. P. 21–23.
36. *Rahman I.A., Stewart S.E., Zamora S.* The youngest ctenocystoids from the Upper Ordovician of the United Kingdom and the evolution of the bilateral body plan in echinoderms // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2015. V. 60. № 1. P. 39–48.
37. *Zamora S., Rahman I., Smith A.B.* Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution // *PLoS ONE*. 2012. № 7. e38296. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038296>
38. *Byrne M., Koop D., Strbenac D. et al.* Transcriptomic analysis of Nodal- and BMP-associated genes during development to the juvenile seastar in *Parvulastra exigua* (Asterinidae) // *Marine Genomics*. 2021. № 59, 100857. P. 2–6. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2021.100857>