

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СИММЕТРИИ ИГЛОКОЖИХ: ОТ ПЕРВИЧНОЙ БИЛАТЕРАЛЬНО-АСИММЕТРИЧНОЙ МЕТАМЕРИИ К ПЕНТАМЕРИИ

С.В. Рожнов

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
rozhnov@paleo.ru*

Радиальная симметрия иглокожих появилась сначала в амбулакральной системе во время формирования замкнутого или подковообразного со сближенными концами амбулакрального кольца, а затем охватила другие системы органов. Ее возникновение было связано направленному усилению асимметрии у билатерально-асимметричных трехсегментных предков иглокожих и доведению этого процесса до логического конца – замыкания исходной метамерии в цикломерию. Постепенное разрастание гидроцеля в онтогенезе отражено в билатерально-асимметричной теке и числе радиальных амбулакральных каналов карпозойных иглокожих. При достижении стадии подковообразно разросшегося вокруг глотки гидроцеля с тремя отходящими амбулакральными каналами произошло замыкание гидроцеля в амбулакральное кольцо или тесное сближение концов подковы. Это определило первичную трехлучевую симметрию, которая в результате раздвоения двух радиальных каналов сразу же превратилась в пятилучевую симметрию модели 2-1-2. Это событие произошло не раньше позднего венда, когда, видимо, у первых билатерий впервые стали появляться придатки тела, и не позже раннего кембрия, судя по находкам самых древних скелетных останков иглокожих в атдабанском ярусе. Перестройка модели пятилучевой симметрии из модели 2-1-2 в настоящую пятилучевую симметрию с пятью отходящими непосредственно от амбулакрального кольца щупальцами произошло в результате перемещения раздвоения щупалец на более ранние стадии и равномерного распределения пяти зачатков по амбулакральному кольцу. Это событие было приурочено к ордовикам.

Ключевые слова: иглокожие, симметрия, пентамерия, метамерия, асимметрия.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение симметрии организмов, соотношения у них основных элементов симметрии и их сравнительный анализ у разных таксонов получило название проморфологии (Беклемишев, 1964). С точки зрения этого направления сравнительной морфологии иглокожие представляют наибольший интерес, так как у них сочетается наибольшее число типов симметрии, которые накладываются на глубокую асимметрию. У современных иглокожих радиальная симметрия, обычно пятилучевая, с соответствующими ей плоскостями и осью симметрии сочетается с билатеральностью и метамерией. Три пары целомов закладываются на ранних стадиях, но развиваются неодинаково справа и слева, что отражает глубокую асимметрию в строении иглокожих. Эту асимметрию подчеркивает и спиральная форма кишечного тракта у многих иглокожих, закрученного в норме по часовой стрелке у морских лилий, морских ежей и голотурий. Этой «внутренней» асимметрии современных иглокожих в той или иной степени соответствует билатерально-асимметричное строение скелета у карпозойных иглокожих – солют, стилофор, цинкт – и спиральное расположение амбулакров у геликоплакоидей. Билатерально-асимметричные карпозойные иглокожие, или, по крайней мере, некоторые из них, рассматриваются многими авторами как предковые формы пятилучевых иглокожих (Smith, 2005; Jefferies, 1986). Убедительность такой филогении наталкивается на трудности однозначной интерпретации морфологии многих форм, особенно стилофор. Примером может служить многолетняя полемика Джеффриса и его учеников со сторонниками аулакофорной интерпретации стилофор (Jefferies, 1986; Ubaghs, 1967; Parsley, 1997; Parsley et al., 2012; David et al., 2000; Lefebvre, 2000). Кроме того, пятилучевые иглокожие появились несколько раньше в геологической летописи, чем их билатерально-асимметричные формы. Этот аргумент, вкупе с некоторыми морфологическими признаками, позволил предположить, что билатерально-асимметричные формы произошли от радиально-симметричных в результате пedomорфоза (Sumrall, Wray, 2007). Это предположение не кажется достаточно убедительным, потому что различие во времени появления пятилучевых и асимметричных форм в геологическом масштабе незначительно и может быть связано с неполнотой геологической летописи, а морфологические различия между такими формами слишком велики. Нет и демонстрирующих процесс такого глубокого пedomорфоза переходных форм. Тем не менее, эти же доводы свидетельствуют и против того, чтобы считать карпозойных иглокожих непосредственными предками пятилучевых иглокожих. Поэтому, кажется более вероятным, что карпозои не являются непосредственными предками пятилучевых иглокожих, но их строение отражает основные моменты становления радиальной симметрии. Исходя из этого предполо-

жения мы и будем анализировать становление радиальности. Для такого анализа не имеет значения, произошли ли отдельные формы известных в настоящее время карпозой напрямую от непосредственных предков радиально-симметричных иглокожих, или они произошли непосредственно от уже сформированных радиально-симметричных иглокожих пedomорфным путем. И в том, и в другом случае они отражают особенности становления пентамерии у иглокожих. Исходя из этого предположения, мы попытаемся обосновать взаимосвязь различных типов симметрии у иглокожих и последовательную обусловленность их появления в эволюции иглокожих.

ПОДХОД К ПРОБЛЕМЕ

Симметрия может быть одинаковой у очень разных организмов (рис. 1). Но пути ее становления, как в индивидуальном, так и в историческом развитии, могут сильно различаться.

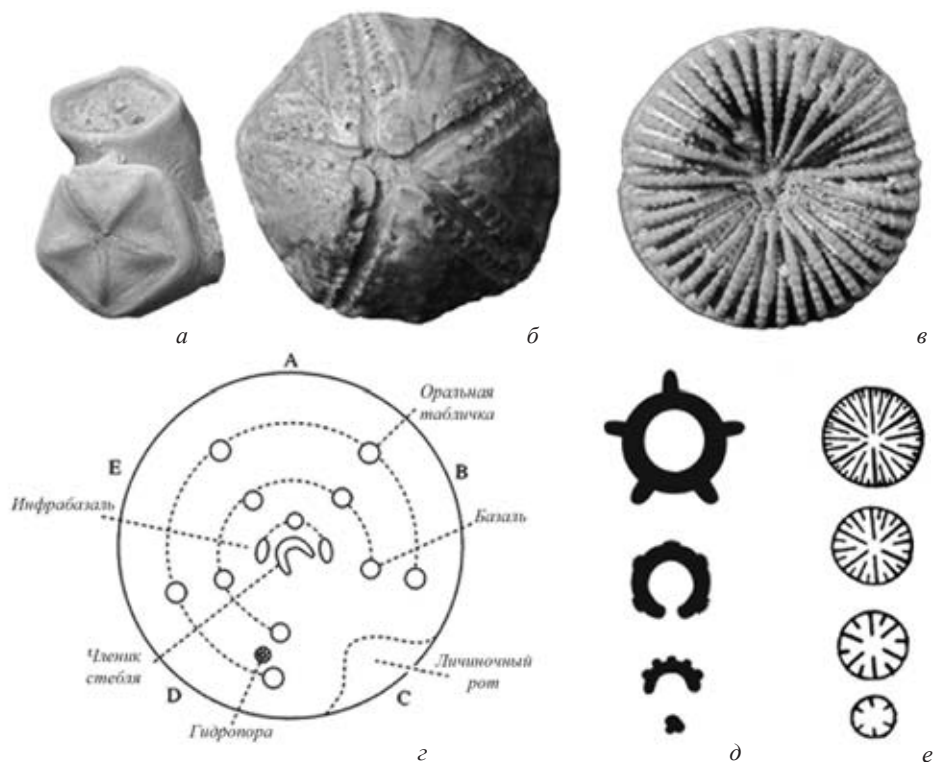


Рис. 1. Радиальная симметрия у иглокожих и кораллов: а – *Cyathocystis*, вид сверху, верхний ордовик Эстонии; б – схема подковообразной стадии развития амбулакрального кольца в онтогенезе морской лилии и расположения на этой стадии скелетных элементов (по Bury, 1888); в – rugose coral *Palaeocyclus porpita*, вид сверху, силур Готланда; г – схема заложения септ у кораллов (по Бондаренко, Михайлова, 2006).

Например, у кораллов радиальная симметрия формируется последовательным делением полости тела септами на камеры. У иглокожих радиальная симметрия получается разрастанием исходного гидроцеля с появившимися радиальными зачатками радиальных амбулакальных каналов вокруг пищевода и замыкания его в амбулакральное кольцо, от которого симметрично отходят обычно пять радиальных амбулакальных каналов. Именно симметрия амбулакального кольца определяет развитие радиальной симметрии в остальной части тела. Поэтому реконструкции строения гидроцеля у древнейших иглокожих требуется уделить особое внимание. У современных иглокожих мы можем детально изучить онтогенез и на этом основании выявить особенности морфогенеза симметрии. На ископаемом материале обычно доступны для изучения наиболее поздние стадии развития скелета. По возрастной изменчивости можно описать эти поздние стадии развития скелета и других систем органов, которые на нем отражены и таким образом реконструировать поздний онтогенез с той или иной полнотой.

Другой подход связан с изучением аберрантных форм, которые представляют собой результат отклонения индивидуального развития от его обычной траектории. Аберрантные формы могут быть представлены редкими экземплярами в индивидуальной изменчивости вида, могут быть выражены как самостоятельные таксоны, иногда высокого ранга, например, малые классы иглокожих. Но по ним мы можем судить о тех или иных особенностях более раннего онтогенеза, обычно прямо не отраженного на взрослых стадиях. Это связано с тем, что многие aberrации возникают в результате педоморфоза и других гетерохроний, выводящих во взрослую стадию глубокие черты развития или показывающие возможность дальнейшего развития признака в будущем. Реконструкция становления особенностей симметрии в онтогенезе ископаемых форм путем изучения возрастной изменчивости и при помощи анализа аберрантных форм и сравнение этих особенностей с современными формами может дать ключ к реконструкции ее становления в историческом развитии.

РАДИАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ ИГЛОКОЖИХ

Радиальная симметрия у иглокожих преимущественно пятилучевая. Она охватывает не все тело целиком, а лишь отдельные системы: амбулакральную систему, нервные системы, скелет и некоторые другие. В скелете радиальная симметрия определяется, прежде всего, расположением амбулакров, то есть щелеборных желобков или подобных структур с проходящими вдоль них радиальными амбулакральными каналами. Эти структуры могут входить в состав теки или выходить за нее в виде рук или брахиол. В первом случае они непосредственно определяют симметрию скелета, а во втором они определяют ее опосредованно, через оральные таблички близ ротового отверстия, между которыми амбулакры проходят

до места выхода за пределы теки. В филогенезе иногда можно наблюдать постепенное распространение пятилучевой симметрии от этих табличек на всю теку в порядке появления табличек в онтогенезе (Sprinkle, 1973; Rozhnov, 2002). Акцентируя внимание на роли амбулакров в организации пятилучевой симметрии, Hotchkiss (1998) представил интересную модель “ray-as-appendages” происхождения пентамерии у иглокожих. Тем не менее, радиальная симметрия определяется, прежде всего, числом радиальных амбулакальных каналов, отходящих от амбулакального кольца, то есть порядком симметрии амбулакального кольца. Поэтому, ставя вопрос о происхождении пятилучевой симметрии у иглокожих, мы должны в первую очередь ответить на вопрос о происхождении пятилучевой симметрии амбулакального кольца. После появления такой симметрии амбулакального кольца, процесс ее распространения на другие системы органов, во всяком случае, скелета, может быть прослежен на ископаемом материале. В онтогенезе радиальная симметрия амбулакального кольца появляется в результате разрастания его зачатка (левого гидроцеля) вокруг будущей глотки (передне-задней оси тела) по часовой стрелке и замыкания этого зачатка в кольцо. Для такого кругового развития амбулакального кольца Minsuk et al. (2009) ввели понятие циркуморальной оси, модель которой включает сегментацию кольца на пять секторов. Другими словами, симметрию разрастающегося зачатка кольца можно представить в виде искривленной метамерии, в конце концов замкнувшейся в цикломерию (Rozhnov, 2002, 2012). Таким образом, цикломерия иглокожих появляется как развитие метамерии путем ее искривления в результате асимметричного роста, при котором передний конец развивающегося зачатка достигает заднего конца зачатка и срастается с ним. В результате мешковидный гидроцель преобразуется в замкнутое амбулакральное кольцо. Этот тип появления радиальной симметрии резко отличается от такового у кораллов, у которых радиальная симметрия появляется в результате последовательно деления полости тела (рис. 1). При метамерном росте зачатка амбулакального кольца периодически от него отходят зачатки радиальных амбулакальных каналов.

У современных элвтерозойных иглокожих, в понимании Самрела (Sumrall, Sprinkle, 1998), включающих морских ежей, морских звезд, офиур и голотурий, пять амбулакров начинаются непосредственно у ротового отверстия (рис. 2). Самрел (Sumrall, Wray, (2007) назвали это настоящей пятилучевой симметрией. У многих палеозойских иглокожих непосредственно от рта отходят три амбулакра, а два других получаются разветвлением двух из трех исходных на некотором расстоянии ото рта в пределах теки. Это так называемая фундаментально билатеральная модель 2-1-2 расположения амбулакров (рис. 3). Такая модель хорошо отражена в строении оральных табличек, три из которых соединяются концами в центре, а концы двух других до центра не доходят. Это может свидетельствовать о том, что непо-

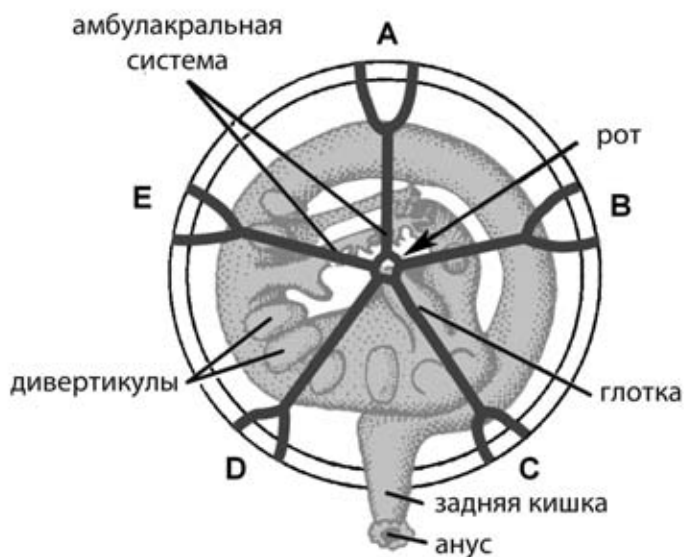


Рис. 2. Схема строения амбулакальной системы (пятилучевая симметрия) и пищеварительной системы (спираль) у морской лилии (по Ubaghs, 1967).

средственно от амбулакального кольца отходило три радиальных канала. Кроме бластозойных иглокожих и эдриоастероидей, строение оральных табличек по модели 2-1-2 известно у морских лилий. Но у современных морских лилий от амбулакального кольца непосредственно отходят пять амбулакальных каналов, как и у элевтерозойных иглокожих. Из этого можно сделать вывод, что у предков морских лилий, или, по крайней мере, у их ис-

ходных представителей, непосредственно ото рта отходило три амбулакра, что и определило 2-1-2 модель строения оральных табличек. В дальнейшем, когда от амбулакального кольца стало отходить уже пять радиальных каналов, это не повлияло на аранжировку оральных табличек.

Можно согласиться с Самрелом (Sumrall, Wray, 2007), что редукция числа амбулакров у бластозойных иглокожих и криноидей происходила в результате пedomорфоза. Закономерности морфологических изменений при пedomорфозе соответствуют обратному порядку появления соответствующих структур в онтогенезе. В большинстве случаев порядок появле-



Рис. 3. Пятилучевая симметрия модели по модели 2-1-2 у эдриоастероидеи *Krama* (девон Ленинградской области).

ния амбулакров в онтогенезе у древних пятилучевых иглокожих был однотипным, судя по данным об онтогенезе эдриоастероидей (Bell, 1975, 1976), глиптоцистидных ромбифер (Sumrall, Sprinkle, 1999; Sumrall, Shumacher, 2002; Broadhead, Sumrall, 2003), и гогиидных эокриноидей (Parsley, Zhao, 2007): сначала развивались два боковых раздваивающихся в дальнейшем амбулакра, соответствующие В+С справа и D+E слева, затем появлялся амбулакр А и на конечной стадии раздваивались боковые амбулакры (Sumrall, Wray, 2007). Поэтому, если такой порядок появления амбулакров в онтогенезе не был изменен в силу специальных причин, то схемы, предложенные Самрелом (Sumrall, Wray, 2007) для аберрантных по числу амбулакров бластозой и криноидей может быть вполне соответствующим действительности. Но нас интересует процесс перехода от строения амбулакров по модели 2-1-2 к настоящей пятилучевой симметрии. Возможно, он был различным и независимым при возникновении планов строения основных клад элевтерозой – морских ежей, морских звезд, офиур, голотурий и офиоцистий – и у криноидей. Для морских лилий возможный механизм такого перехода, основанный на данных по онтогенезу современных морских лилий и морфологии их палеозойских представителей, уже был предложен (Rozhnov, 2002, 2012). Этот механизм заключается в перемещении закладки всех пяти амбулакральных каналов на ранние стадии онтогенеза амбулакрального кольца (рис. 4а–в). Соответственно, и разветвление амбулакральных каналов перемещается на самые ранние стадии появления каналов. Возможно, что у некоторых клад элевтерозойных иглокожих после этого происходит постепенное и равномерное распределение радиальных каналов по всей окружности растущего амбулакрального кольца, приводящее к характерной для них настоящей пятилучевой симметрии. Но у морских лилий это происходило иначе, путем метамерного, сериального роста всего зачатка с пятью первичными щупальцами: зачаток амбулакрального кольца с появившимися пятью первичными щупальцами (зачатками амбулакральных каналов) повторял себя пять раз вплоть до замыкания в амбулакральное кольцо. В результате такого метамерного роста в каждом радиусе оказывалось по пять радиальных каналов. Это отражено в онтогенезе современных морских лилий в виде закладывающихся пяти щупалец в каждом радиусе амбулакрального кольца (Иванова-Казас, 1978). При дальнейшем росте четыре щупальца в каждом радиусе редуцируются, по два с каждой стороны от центрального щупальца, которое развивается дальше в радиальный амбулакральный канал. У некоторых палеозойских диспаридных морских лилий все или значительная часть закладывающихся в онтогенезе щупалец могла развиваться в радиальные каналы у взрослых особей, формируя множество рук, отходящих от каждой радиальной таблички. Результатом именно такого развития можно объяснить формирование множественных рук у девонского *Anamesocrinus* (по пять на каж-

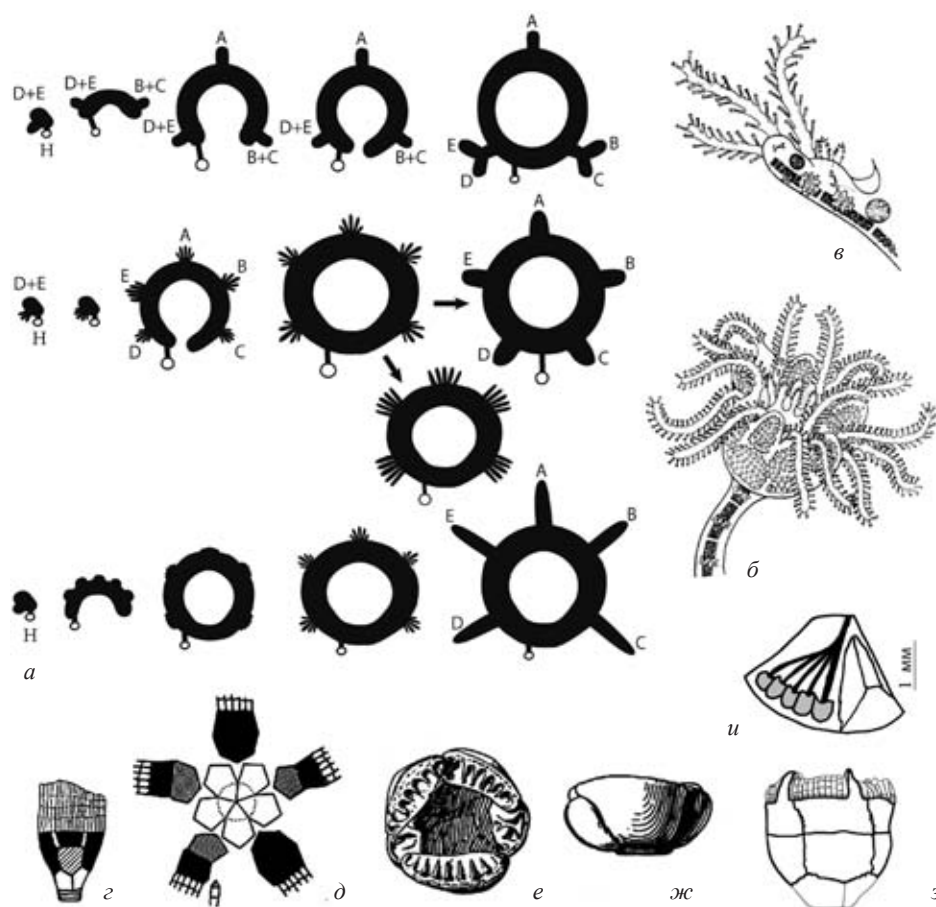


Рис. 4. Вероятная схема возникновения совершенной пятилучевой симметрии у криноидей (а), нижний ряд – последовательность формирования амбулакральной системы в онтогенезе у предков морских лилий по модели 2-1-2, средний ряд – возможная последовательность формирования амбулакральной системы у палеозойских криноидей, отраженная в строении некоторых пedomорфных многоруких диспаридных криноидей; верхний ряд – схема формирования амбулакральной системы у современных морских лилий; б, в – пентакринусовая стадия в индивидуальном развитии *Antedon rosacea* и зачаток руки с пятью первичными щупальцами на этой стадии (по Thomson, 1875); многорукие ископаемые палеозойские морские лилии *Anamesocrinus* (г-д), *Allagecrinus* (е-ж); формирование многорукости ветвлением радиальных каналов, отраженное на дистальной поверхности радиальных табличек у *Acolocrinus* (з-и).

дой радиальной табличке) и позднепалеозойских аллагекринид и катиллокринид с разным количеством рук на радиальных табличках (рис. 4з-и). Появление такого строения именно в результате отхождения множества радиальных каналов непосредственно от амбулакрального кольца у этих морских лилий доказывается их сравнением с множественными руками у *Acolocrinus* – рода неясного систематического положения. В строении 188

этого рода видно, что на каждой радиальной табличке множественные фасетки для прикрепления рук образуются в результате серии сближенных ветвлений единого амбулакра, подходящего к радиальной табличке.

Таким образом, строение и взаимное расположение амбулакров позволяет достаточно убедительно реконструировать строение амбулакрального кольца, число и расположение отходящих от него радиальных каналов. Среди бластозой, криноидей и элевтерозой реконструируется последовательность развития амбулакральной системы от амбулакрального кольца с тремя отходящими от него радиальными каналами, два из которых затем ветвятся близ кольца (модель 2-1-2) к амбулакральному кольцу с пятью радиальными каналами, отходящими от него непосредственно (зрелая пятилучевая симметрия). Отклонения от пятилучевой симметрии среди этих групп в большинстве случаев можно объяснить пedomорфозом и другими гетерохрониями (Rozhnov, 2002; Sumrall, Wray, 2007). При таких отклонениях от пятилучевой симметрии в большинстве случаев не затрагивается замкнутость амбулакрального кольца – оно остается замкнутым, о чем можно судить по сохранению пятилучевой симметрии окружающих рот табличек и изменчивости числа амбулакров у близких таксонов. Проблема возникновения замкнутого амбулакрального кольца с тремя отходящими от него амбулакрами требует рассмотрения морфологии иглокожих в целом, включая карпозойных иглокожих, по мнению многих исследователей первично не имевших радиальной симметрии (Jefferies, 1997; Smith, 2005).

Предположение Самрела (Sumrall, Wray, 2007) о том, что карпозойные иглокожие с одним или двумя амбулакрами произошли в результате пedomорфоза пятилучевых форм не кажется убедительным из-за уникального строения этих форм, их изменчивости и отсутствия переходных форм. В любом случае, рассматривая этих иглокожих как глубоко пedomорфные формы, произошедшие от пятилучевых форм, необходимо согласовать наличие уменьшенного числа амбулакров с возможным строением амбулакрального кольца (замкнутый или незамкнутый) и с процессом элевации (перемещение рта с переднего конца тела на задний), имевшего место у всех пятилучевых иглокожих. Вызывает большое сомнение, что у карпозойных иглокожих гидроцель мог иметь форму замкнутого кольца и что рот у них в онтогенезе перемещался с заднего на передний конец. Против замкнутости амбулакрального кольца свидетельствует стабильное число амбулакров у каждого клада карпозой, не меняющееся даже в виде редких aberrаций. Против существования у них в онтогенезе процесса элевации свидетельствует отсутствие среди них соответствующим образом искривленных aberrантных форм, существующих среди эокриноидей и криноидей (Rozhnov, 1994, 2002). Тем не менее, для исследования происхождения пятилучевой симметрии тот или иной взгляд на филогению этих иглокожих не имеет принципиального значения, так как пedomорфные изменения

повторяют в обратном порядке прямую последовательность становления тех или иных структур. Поэтому мы должны обратить внимание на то общее, что имеется в морфологии и симметрии карпозойных и радиально-симметричных иглокожих. Основной проморфологической общностью у них является широкое и фундаментальное развитие в их строении метамерии (сериальности) и асимметрии. Рассмотрим это подробнее.

МЕТАМЕРИЯ

Метамерия характерна ярко и разнообразно проявляется в отдельных органах и частях тела взрослых иглокожих. Метамерным строением обладают амбулакры и интерамбулакры морских ежей, стебель и руки морских лилий, стебель и брахиолы многих бластозойных иглокожих, руки морских звезд офиур, амбулакры голотурий. Но для всех иглокожих наиболее характерна глубокая исходная трехраздельная метамерия, хорошо выраженная в эмбриональном развитии иглокожих и строении их личинок, где она представлена в виде трех пар целомов, последовательно расположенных вдоль передне-задней оси тела. Такое расположение целомов характерно не только для личинок иглокожих, но и для многих других билатерий, в том числе и взрослых. Поэтому последовательное расположение трех пар целомов вдоль передне-задней оси иногда называют архимерией.

Передне-задняя ось легко определяется у билатеральных животных по расположению рта и ануса. У радиально-симметричных иглокожих правильно определить эту ось сложнее из-за спирально-закрученного пищеварительного тракта. Здесь на помощь приходит выявление последовательности экспрессии Нох-генов. В индивидуальном развитии позвоночных, цефалохордовых и туникат кластер из 13 Нох-генов экспрессируется коллинеарно вдоль передне-задней оси. Под коллинеарностью понимается соответствие последовательности активации генов порядку расположения генов в кластере: чем ближе к 3' концу кластера находится ген, тем раньше он активируется. Эта временная коллинеарность определяет последовательность территорий, различающихся набором работающих Нох-генов, что позволяет говорить и о пространственной коллинеарности: чем ближе к 3' концу кластера находится Нох-ген, тем раньше он активируется и тем более переднее положение вдоль передне-задней оси будет располагаться домен его экспрессии. Таким образом, передне-заднюю ось можно характеризовать последовательностью доменов экспрессии Нох-генов. Этот подход для определения передне-задней оси иглокожих и предложил использовать Петерсон (Peterson et al., 2000). Опираясь на тот факт, что у личинок морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* самый постериорный Нох 11/13b, являющийся маркером постериорной гомологии вторичноротых, экспрессируется в парных соматоцелях зачатка (rudiment) взрослого тела морского ежа, они определили направление передне-задней оси у взрослого морского ежа от рта к задним целомам. Это

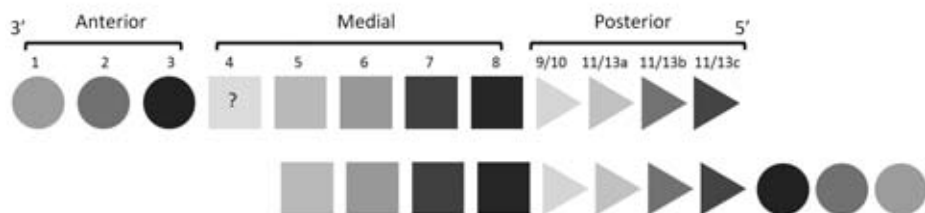


Рис. 5. Пространственная и временная колинеарность Нох-генов у иглокожих в традиционном порядке от 3' конца хромосомы к 5' (верхний ряд) и возникшая в результате транслокации и инверсии передней группы по направлению к 5'концу (нижний ряд) (по Cameron et al., 2006; Mooi, David 2008).

соответствует традиционной орально-аборальной оси (Minsuk et al., 2009). При этом целомы у взрослых иглокожих, в отличие от парного расположения справа и слева у полухордовых, оказываются расположенными в стопку: впереди производные гидроцель, за ними производные левого соматоцеля и далее производные правого соматоцеля. Такое расположение и отвечает передне-задней оси взрослых иглокожих (David, Mooi, 1998; Peterson et al., 2000). Вместе с тем, направление оси у части взрослых иглокожих резко отличается от направления оси их билатеральных личинок: почти на 180° у криноидей и на 90° у морских ежей и офиур.

Другая важная особенность экспрессии Нох-генов у иглокожих наблюдается у наиболее полно изученных с этой точки зрения морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus*, где наблюдается обратный по сравнению с другими типами билатерий порядок активации и расположения передних Нох-генов в хромосоме: самая передняя группа Нох кластера, состоящая из *Hox1*, *Hox2*, *Hox3*, перенесена по к 5' концу кластера и перевернута (Cameron et al., 2006) (рис. 5). Среди других классов такого нарушения порядка в кластере Нох-генов не зафиксировано. Тем не менее, Муи (Mooi, David, 2008) полагает, что такое нарушение расположения Нох-генов в кластере будет в дальнейшем обнаружено у представителей всех классов иглокожих, так как по их мнению этот дизордер, как они называют это нарушение, мог возникнуть не случайно, а быть специальным способом построения совершенно иной по сравнению с личинкой симметрией взрослого организма.

По нашему мнению, инверсия в расположении трех передних Нох-генов и их транслокация к 5' концу кластера не обязательно должны быть обнаружены во всех классах современных иглокожих, так как этот дизордер является не причиной изменения симметрии иглокожих в филогенезе, а следствием этого процесса (Рожнов, 2012). Действительно, для всех радиально-симметричных иглокожих физиологически необходимо перемещение рта с переднего на задний конец тела после их прикрепления преоральной лопастью при переходе их к сидячему образу жизни в филогенезе. В онтогенезе современных морских лилий перемещение рта

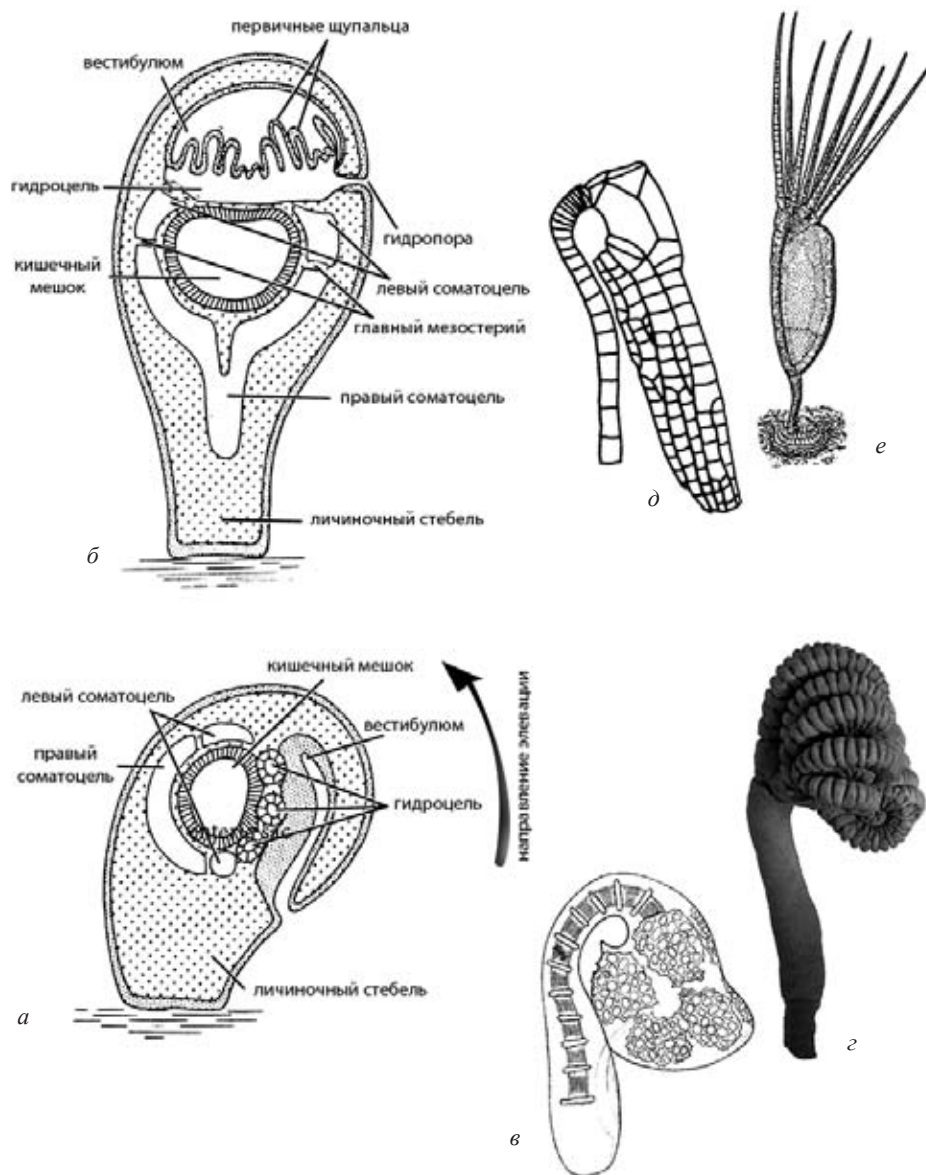


Рис. 6. Процесс элевации у морских лилий и aberrантные формы криноидей и эо-криноидей: (а-б) – схема процесса элевации у криноидей и поздняя стадия (в) aberrантного развития морской лилии *Antedon* (after Barrois, 1888), г – циртокринидная криноидея *Gymnocrinus recheri* (современная), д – диспаридная криноидея *Halsiocrinus* (ордовик) и эокриноидея *Rhipidocystis* (ордовик).

на задний конец достигается в результате процесса элевации, проходящего постепенно и приводящего к «выпрямлению» передне-задней оси тела и переориентации направления будущего рта (рис. 6). Этот процесс

192

у морских лилий проходит на довольно поздних стадиях метаморфоза и регулируется, очевидно, не непосредственно Нох-генами, а более поздними стадиями иерархически разворачивающегося каскада генной сети. Поэтому у морских лилий возможны aberrации с незаконченным процессом элевации, выражающиеся в искривлении тела животного. На основе таких aberrаций могут возникать таксоны довольно высокого систематического уровня, например, палеозойские кальцеокринацеи и мезокайнозойские ложковидные циртокриниды (Rozhnov, 1994, 2002). Непрямой онтогенез морских ежей в этой части значительно изменен по сравнению с морскими лилиями. Взрослый организм развивается из рудимента, формирующегося на левой стороне личинки. Это означает, что начальная и конечная стадии процесса элевации сближены и включены в базисный план строения зачатка, регулируемого уже непосредственно передними Нох-генами. Это, видимо, стало возможным только благодаря соответствующему согласованию морфологической инверсии оральной части развивающегося морского ежа с изменением пространственной и временной коллинеарности передних Нох-генов, обеспеченной транслокацией и инверсией порядка их расположения в кластере Нох-генов.

Таким образом, резкое различие в билатеральной симметрии личинки и пентарадиальной симметрии взрослого организма не является основанием для реконструкции резкого перехода от билатерального метамерного предка к пятилучевому потомку в филогенезе иглокожих. Между билатеральной метамерной исходной симметрией и пентамерией, сменившимися друг друга в историческом развитии иглокожих, должна существовать некая связь и некоторые постепенные переходы. Такая морфогенетическая связь выявляется в нарушении билатеральности и развитии асимметрии.

АСИММЕТРИЯ

Богатая симметрия у иглокожих сочетается с глубокой асимметрией. У взрослых организмов асимметрия выражена, прежде всего, в закручивании пищеварительной системы по часовой стрелке. Спиральной закрученности кишечника есть некоторое соответствие в расположении табличек теки у некоторых эокриноидей, отражающее спиральную последовательность их возникновения. У формирующихся личинок асимметрия ярко выражена в неодинаковом развитии правых и левых целомов. Асимметрии целомов развивающихся личинок есть некоторое соответствие в морфологии древних карпозойных иглокожих.

Для большинства карпозойных иглокожих характерно именно билатерально-асимметричное тело. Существуют разные взгляды на происхождение и филогенетические взаимоотношения карпозоа. Я придерживаюсь мнения, что они отражают особенности становления радиально-симметричных иглокожих, хотя и не являются их прямыми предками. Суще-

ствуется и противоположная точка зрения, согласно которой они произошли в результате пedomорфоза пятилучевых иглокожих (Sumrall, Wray, 2007). Этой гипотезе противостоят многие факты. Но не буду здесь с ней спорить по существу, так как для разрабатываемой темы это не имеет большого значения: пedomорфные изменения отражают, только в обратном порядке, становление морфологии изучаемых организмов.

Асимметрия, присущая иглокожим, является их фундаментальной характеристикой. Она не менее характерна для иглокожих, чем пятилучевая симметрия. Появление асимметричного строения иглокожих из-за редукции правых переднего и среднего целома и связанных с ними структур обычно связывают с тем, что их отдаленный билатерально-симметричный предок лег на дно боковой стороной. При этом часть исследователей, например, Джеффри (Jefferies, 1986), считает, что предки иглокожих легли на дно правой стороной, а другие, например, Холланд (Holland, 1988), наоборот, левой. В результате филогенетической стадии жизни на боку редуцировались передний и средний правые целомеры, а задний правый целом переместился на левую сторону. В результате такого лежания на боку, по мнению этих авторов, сформировалось характерное расположение целомеров друг за другом, стопкой. На следующей стадии развития иглокожие, по их мнению, вернулись к своему первоначальному положению исходной брюшной стороной к грунту и прикрепились преоральной лопастью. Прикрепление привело к развитию радиальной симметрии, характерной для многих прикрепленных фильтраторов. Закрепилась преимущественно пятилучевая симметрия, оказавшаяся, как многие полагают, наиболее адаптивной. Таковы самые общие классические представления о формировании пятилучевой симметрии иглокожих, которые фактически лишь формально, слишком механистически трактуют появление асимметрии не отвечая на вопрос о механизме появления именно пятилучевой симметрии. Поэтому подойдем к проблеме формирования асимметрии и пятилучевой симметрии с иной стороны.

Других данных, кроме асимметричного развития целомеров, свидетельствующих о существовании стадии жизни иглокожих на боку, нет. Поэтому можно предположить, что предки иглокожих никогда не были по-настоящему билатеральными животными и асимметричное развитие правой и левой стороны тела было им присуще с момента формирования билатеральности. Именно развитие этой первичной асимметрии привело, по нашему мнению, как к появлению билатерально-асимметричных карпозойных иглокожих, так и, через доведение асимметричного развития до своего логического конца – закручивания и замыкания метамерии в цикломерию, к формированию радиально-симметричных иглокожих.

Асимметрия могла быть присуща их предкам с самого начала процесса формирования морфологической и морфогенетической организации билате-

рий. Это можно обосновать следующим образом (рис. 7). Для появления билатеральности необходимо обособление переднего конца, определяющего передне-заднюю ось, и индивидуализация нижней и верхней стороны, определяющих дорзо-вентральную ось. Появление этих осей маркирует сагиттальную плоскость, позволяющую различать правую и левую стороны тела. Но морфогенетически выраженная правая и левая сторона появляется тогда, когда их формирование становится в той или иной степени обособленным друг от друга, то есть когда морфогенез правой и левой сторон становится разделенным, модульным. Это аналогично развитию метамеров. Настоящая метамерия появляется тогда, когда их развитие становится в какой-то степени самостоятельным, то есть модульным. Так и развитие правой и левой стороны тоже должно стать в той или иной степени модульным у настоящих билатеральных животных. Для формирования строго билатерально-симметричных животных между развитием правых и левых модулей должна появиться система, строго регулирующая одинаковое и согласованное развитие правой и левой стороны тела. Если такая система согласованного развития недостаточно строгая, то спонтанно формируются асимметричные формы.

Появление билатерально-симметричного тела было необходимо для прямолинейного движения животных и для легкости управления целенаправленным движением. Билатерально-асимметричное тело имеет другие преимущества при слабых возможностях управления движением: они в этом случае движутся по спирали, без риска случайно покинуть участок с хорошими для них условиями. Поэтому при возникновении билатерий могли одновременно появиться билатерально-симметричные и билатерально-асимметричные формы. При функциональном использовании асимметрии формируются генетические механизмы, регулирующие степень и характер асимметрии. Эти регуляторные системы, как и сама асимметрия, могли развиваться и достигать оптимальной степени проявления и автономности, формируя модульную организацию правых и левых структур.

Модульная организация правых и левых морфологически структур дает возможность асимметрии развиваться до своего возможного предела. Пределом асимметричного развития полное исчезновение структуры с одной стороны путем ее редукции или перемещения на другую сторону, и разрастание аналогичной структуры на другой стороне, логиче-

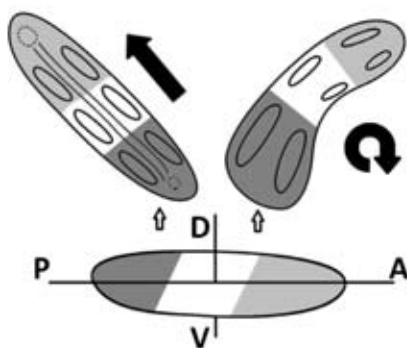


Рис. 7. Схема возникновения асимметрии на ранних стадиях развития билатерий в результате спонтанных нарушений.

ским завершением морфологических преобразований которой является разрастание вокруг некоторой оси вплоть до замыкания и превращения в замкнутое кольцо или шар.

Все иглокожие в норме левосторонние животные, так как правые целомы редуцируются или перемещаются в левую сторону. Конкретные причины фиксации именно такой левой асимметрии у иглокожих требуют специального изучения. В большинстве изученных случаев фиксированной асимметрии у других групп животных и растений оказывается, что такой фиксации асимметрии предшествует случайно (random) ориентированный асимметричный фенотип (Levin, Palmer, 2007). Вероятно, такая фиксация левосторонности у иглокожих произошла еще у их бесскелетных предков. Об этом свидетельствует редкость случаев *situs invertus* у взрослых иглокожих (Ubaghs, 1967; Smith, Arbizu, 1987), хотя различные случаи экспериментального получения их у личинок современных иглокожих достаточно обычны (Иванова-Казас, 1978).

Такие общие рассуждения позволяют предположить, что подковообразное разрастание вокруг пищевода зачатка левого гидроцеля и дальнейшее его замыкание в амбулакральное кольцо является итогом нарастающего развития асимметрии, которое началось с билатерально-асимметричных предков иглокожих. Этот процесс асимметризации после прикрепления иглокожих к грунту преоральной лопастью стал сопровождаться перемещением рта с переднего на задний конец тела (элевация). Это закономерно привело в конечном итоге к типичному строению пентамерных иглокожих. Архаическое разнообразие неприкрепленных исходных иглокожих с билатерально-асимметричным развитием была источником разнообразия жизненных форм карпозойных иглокожих.

РЕКОНСТРУКЦИЯ СТРОЕНИЯ ГИДРОЦЕЛЯ У ИСКОПАЕМЫХ ИГЛОКОЖИХ

У всех современных взрослых иглокожих гидроцель замкнут в амбулакральное кольцо с отходящими от него радиальными кольцевыми каналами. Амбулакральный кольцевой канал в онтогенезе развивается из мешковидного зачатка. Поэтому можно предположить, что и в филогенезе такое амбулакральное кольцо развивалось из мешковидного исходного гидроцеля. Реконструкция формы и положения гидроцеля у древних иглокожих предполагает, что формирование замкнутого амбулакрального кольца в филогенезе должно было пройти ряд стадий от простого амбулакрального мешка с одной рукой через подковообразный, разросшийся вокруг пищевода, незамкнутый канал к полностью замкнутому амбулакральному кольцу с пятью радиальными каналами. Этапы его развития, на мой взгляд, отражены в морфологии раннепалеозойских иглокожих (рис. 8). Ископаемой группой, маркирующей существование у иглокожих исходного меш-

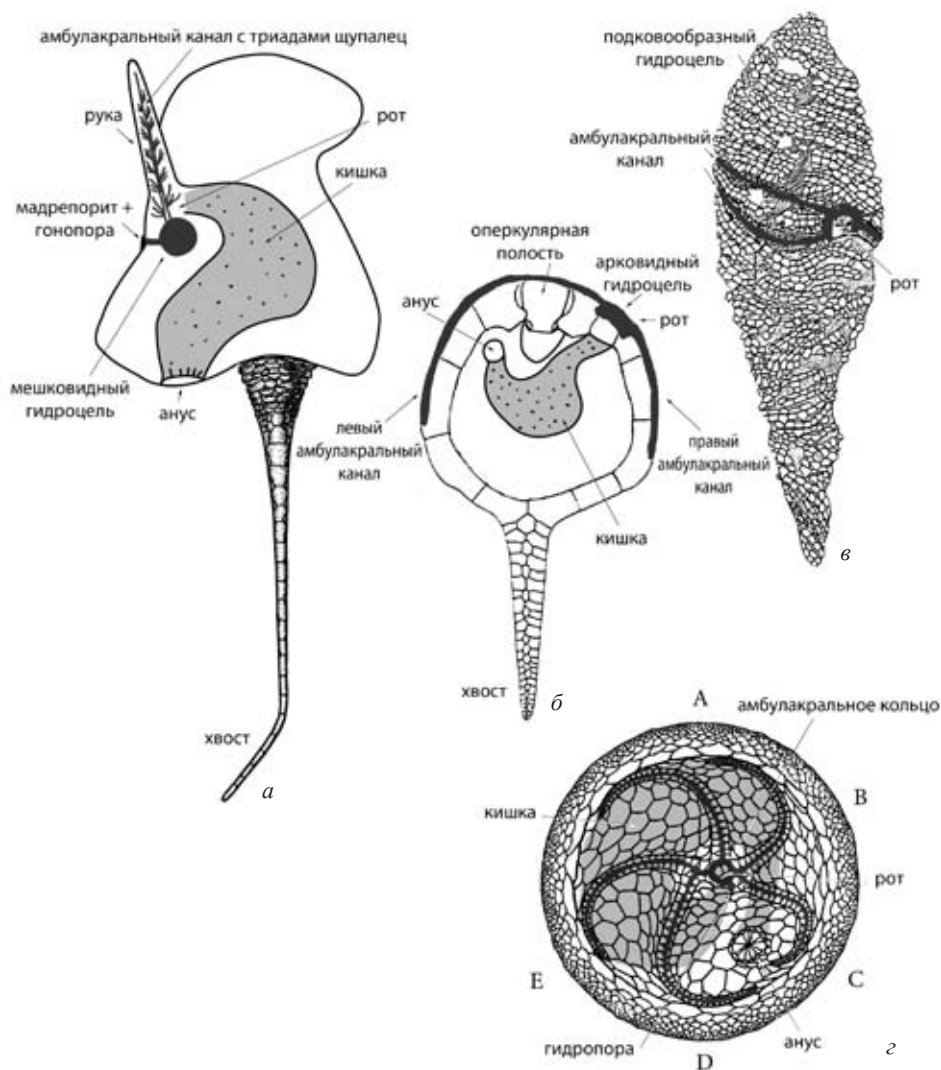


Рис. 8. Схема строения тела билатерально-асимметричных, первично трехлучевых и пятилучевых иглокожих: *а* – солюта *Maennilia*; *б* – цинкта *Trochocystites*, *в* – геликоплакоидея *Helicoplacus* и эдриоастероидея *Isorophus*. Черным показано наиболее вероятное строение амбулакральной системы. Точками покрыто возможное положение пищеварительного тракта.

ковидного гидроцеля с отходящей от него единственным амбулакральным каналом, на мой взгляд, являются солюты. Это представление не может изменить находка древнейшего представителя солют с маленьким прикрепительным образованием на конце стелы (Daley, 1996), заставившая многих согласиться с мнением, что это однорукое пельматозойное иглокожее, давшее начало эокриноидеям или, наоборот, возникшее от них педоморфо-

зом (Parsley, 1997; Sumrall, Wray, 2007). По моему мнению, прикрепительное образование этих иглокожих гомологично, скорее задней части хвоста полухордовых, которой некоторые из них могут временно прикрепляться. И совсем негомологично прикрепительной подошве личинок современных морских лилий, так как в противном случае мы должны были бы обнаружить хотя бы у аберрантных или ювенильных экземпляров солюты следы элевации – перемещения зачатка ротового отверстия с переднего конца личинки на задний конец.

Кроме того, замкнутое амбулакральное кольцо здесь мало вероятно, так как в противном случае мы находили бы среди солют формы с несколькими руками. Это, кстати, одно из возражений как мнению о происхождении солют педоморфозом от пятилучевых иглокожих, так и мнению, что солюты являются примитивными эокриноидеями. К такому же выводу о первичном отсутствии у солют пентамерии приводит их сравнение с однорукими криноидеями. Какова бы не была степень редукции рук у морских лилий, кольцевое строение канала у них не менялось, не редуцировалось до мешка в одном радиусе. Об этом свидетельствует сохраняющаяся радиальная аранжировка скелета чашечки и присутствие единственной руки совсем не в том радиусе, откуда начинается рост гидроцеля.

У цинкт два амбулакра, причем правый заметно короче левого. Здесь мы предполагаем, что амбулакальный мешок разросся и стал вытянутым, охватывая снизу, вентрально, ротовое отверстие (рис. 8б). У них же наблюдается искривление пищеварительного тракта, что следует из переднего расположения ануса слева от рта. Это свидетельствует о скоррелированности разрастания гидроцеля, увеличения числа амбулакров и усиления асимметрии.

Согласованность этих процессов подтверждается и морфологией трехлучевого, согласно интерпретации Дерстлера (Derstler, 1985), геликоплакоидей (рис. 8в). Происхождение их от пятилучевых эдриоастероидей редукцией двух амбулакров (Sprinkle, Wilbur, 2005) кажется маловероятным. Эти раннекембрийские иглокожие одни из самых древних и являются, видимо, иглокожими с первичной трехлучевой симметрией. При трех амбулакрах, амбулакальный мешок с необходимостью должен приобрести подковообразную форму, причем с весьма сближенными концами а, возможно, и замкнуться в кольцо. Таким предположением можно объяснить разный характер формирования первых трех амбулакров (последовательное увеличение) и двух оставшихся (разветвление первых появившихся амбулакров) в исходной модели пентамерной симметрии иглокожих (2-1-2).

При пяти амбулакальных каналах гидроцель преобразуется в замкнутый кольцевой амбулакальный канал, как это видно у всех современных иглокожих. Причем, если количество лучей увеличивается или уменьшается, замкнутость кольцевого канала не меняется. Тем не менее, вполне возможно, что замыкание кольцевого канала произошло лишь при

возникновении зрелой пентамерии, с пятью амбулакральными каналами отходящими непосредственно от кольца. При исходной пентамерии 2-1-2 кольцевой канал мог быть не полностью замкнутым, а был лишь с тесно сближенными концами.

Например, не исключено, что незамкнутый кольцевой канал был у некоторых эдриоастероидей (рис. 82). В пользу этого предположения свидетельствуют некоторые особенности их строения, например, нередко изогнутый перистом с вырезом в сторону интеррадиуса CD, смещенное от центра к радиусу D положение гидropoppy, симметричная изогнутость амбулакров у некоторых форм. Возможно, что часть бластозойных иглокожих (эокриноидеи, ромбиферы, паракриноидеи и другие) также имели незамкнутый кольцевой канал. Может быть, именно это обстоятельство определило возможность существования среди них форм с сильно уплощенной текой при широком диапазоне особенностей расположения амбулакров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возникновение первичной трехраздельной метамерии, характерной для личинок иглокожих, было функционально предопределено у первых билатерий – голова, туловище и хвостовая часть всегда функционально различаются. Их формирование регулируется последовательной экспрессией коллинеарно расположенных в хромосоме регуляторных генов. Эта первичная трехраздельная метамерия и система генов, регулирующих ее формирование, не могла не оказать влияния на появление в замкнувшемся левом среднем целоме сначала трехлучевой, а потом и пятилучевой цикломерии. Преобразования билатерально-асимметричных трехсегментных форм в пентамерных иглокожих потребовало очень больших изменений в их морфологии и образе жизни. Основным вектором этого процесса было направленное усиление асимметрии, доведенное в гидроцеле до своего логического конца – разрастания по часовой стрелке вокруг пищевода и замыкания в трехсегментное амбулакральное кольцо с отходящими от него тремя радиальными полыми амбулакральными щупальцами. Ветвление двух из них вскоре после отхождения от амбулакрального кольца привело к появлению пятилучевой симметрии, организованной по модели 2-1-2, быстро распространившейся на аранжировку табличек теки. Столь значительные изменения в морфологии и симметрии произошло за короткое в геологическом масштабе время – в позднем венде, когда по нашему мнению у первых билатерий стали появляться первые придатки тела, и начале раннего кембрия до атдабанского яруса, когда в геологической летописи появились первые скелетные останки иглокожих. Перестройка модели пятилучевой симметрии из 2-1-2 в настоящую пятилучевую симметрию с пятью отходящими непосредственно от амбулакрального кольца щупальцами произошло в результате перемещения раздвоения щупалец на более

ранние стадии и равномерного распределения пяти зачатков по амбулаторному кольцу. Это событие было приурочено к ордовику.

Таким образом, именно развитие первичной асимметрии иглокожих закономерно привело к радиальному строению их пищеварительной системы, а затем и остальной части тела. Выявление механизма такого влияния может быть интересной задачей эволюционной биологии развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение жизни и эволюция гео-биологических систем», гранта РФФИ, № 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих» и гранта НШ-5928.2012.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. Т. 1, 2. М.: Наука. С. 1–432, 1–446.
- Иванова-Казас О.И. 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных: иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 163 с.
- Рожнов С.В. 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Barrois J. 1888. Development de la comatule (*C. mediterranea*) // Recueil zool. Suisse 8. P. 477–484.
- Bell B.M. 1975. Ontogeny and systematics of *Timeischytes castery*, n. sp.: an enigmatic Devonian edrioasteroids // Bull. amer. paleontol. V. 67. P. 33–56.
- Bell B.M. 1976. Phylogenetic implications of ontogenetic development in the class Edrioasteroidea (Echinodermata) // J. paleontol. V. 50. P. 1001–1019.
- Broadhead T.W., C.D. Sumrall. 2003. Heterochrony and paedomorphic morphology of *Sprinkleocystis ektopios*, new genus and species (Rhombifera, Glyptocystida) from the middle Ordovician (Caradoc) of Tennessee // J. paleontol. V. 77. P. 113–120.
- Bury H. 1888. The early Stages in the Development of *Antedon rosacea* // Philosophical trans. roy. soc. London (B). V. 129. P. 257–301.
- Cameron R.A., Rowen L., Nesbitt R. et al. 2006. Unusual gene order and organization of the sea urchin Hox cluster // J. experimental zool. (B). V. 306. P. 45–47.
- Chadwick H.C. 1907. *Antedon* // Proc. trans. Liverpool biol. soc. V. 21. P. 371–417.
- Daley P.E.J. 1996. The first solute which is attached as an adult; a Mid-Cambrian fossil from Utah with echinoderm and chordate affinities // Zool. j. Linnean soc. V. 117. P. 403–440.
- David B., Lefebvre B., Mooi R., Parsley R.L. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory // Paleobiology. V. 26. P. 529–555.
- David B., Mooi R. 1998. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology / Echinoderms: San Francisco, 21–28, eds R. Mooi, M. Telford, Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema.

- Holland N.D.* 1988. The meaning of developmental asymmetry for echinoderm evolution: a new interpretation / Echinoderm phylogeny and evolutionary biology, eds C.R.C. Paul, A.B. Smith. Oxford. Clarendon Press. P. 13–25.
- Hotchkiss F.H. C.* 1998. A “ray-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms // *Paleobiology*. V. 24. P. 200–214.
- Jefferies R.P.S.* 1986. The ancestry of the vertebrates. London: Brit. mus. (nat. hist.). 376 p.
- Jefferies R.P.S.* 1997. A defence of the calcichordates // *Lethaia*. V. 30. P. 1–10.
- Kesling R.V., Paul C.R.C.* 1971. Agostocrinus and Acolocrinus, two new Ordovician crinoids with peculiar ray and respiratory structures // *Contr. univ. Michigan mus. paleontol.* V. 23. № 14. P. 221–237.
- Lefebvre B.* 2000. Homologies in Stylophora: a test of the “calcichordate theory”. *Geobios*. V. 33. P. 359–364.
- Levin M., Palmer A.R.* 2007. Left-right patterning from the inside out: widespread evidence for intracellular control // *BioEssays*. V. 29. P. 271–287.
- Minsuk S.B., Turner F.R., Andrews M.E., Raff R.A.* 2009. Axial patterning of the pentaradial adult echinoderm body plan // *Development genes and evolution*. V. 219. № 2. P. 89–101.
- Mooi R., David B.* 2008. Radial Symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes // *Ann. rev. ecology, evolution, systematic*. V. 39. P. 43–62.
- Moore R.C.* 1940. New genera of Pennsylvanian crinoids from Kansas, Oklahoma and Texas // *Bull. sci. lab. Denison univ.* V. 35. P. 32–54.
- Moore R.C.* 1962. Ray structures of some inadunate crinoids // *Univ. Kansas paleontol. contr. Echinodermata*. Art. 5. P. 1–47.
- Parsley R.L.* 1997. The echinoderm classes stylophora and Homoiostealea: non Calciochordata / *Geobiology of echinoderms*. Paleontological soc. pap. Eds J.A. Waters, C.G. Maples. V. 3. P. 225–248.
- Parsley R.L., Rozhnov S.V., Sumrall C.D.* 2012. Morphologic and systematic revision of the solute Maennilia estonica (Homoiostealea, Echinodermata) from the Upper Ordovician of Estonia // *J. paleontology*. V. 86. № 3. P. 462–469.
- Parsley R.L., Zhao Y.* 2007. Long stalked eocrinoids in the basal Middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang County Guizhou Province, China // *J. paleontology*. V. 80. P. 1058–1071.
- Peterson K.J., Arenas-Mena C., Davidson E.H.* 2000. The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules // *Evolution and development*. V. 2. № 2. P. 93–101.
- Rozhnov S.V.* 1998a. The left-right asymmetry in echinoderms / *Echinoderms*. Eds R. Mooi, M. Telford. Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema. San Francisco. P. 73–78.
- Rozhnov S.V.* 1998b. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony / *Echinoderm research*. Eds M.D.C. Carnevali, F. Bonasoro. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 385–390.

- Rozhnov S.V.* 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. j.* V. 36. № 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of Symmetry and Asymmetry in the Early Evolution of the Echinoderms // *Paleontol. j.* V. 46. № 8. P. 780–792.
- Rozhnov S.V., Jefferies R.P.S.* 1996. A new stem-chordate solute from the Middle Ordovician of Estonia // *Geobios.* V. 29. № 1. P. 91–109.
- Smith A.B.* 1999. Dating the origin of metazoan body plans // *Evolution and development.* V. 1. № 3. P. 138–142.
- Smith A.B.* 2005. The pre-radial history of echinoderms // *Geol. j.* V. 40. P. 255–280.
- Smith A. B.* 2008. Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan // *Evolution and development.* V. 10. № 4. P. 493–503.
- Smith A.B., Arbizu M.A.* 1987. Inverse larval development in a Devonian edrioasteroid from Spain and the phylogeny of the Agelacrinitidae // *Lethaia.* V. 20. № 1. P. 49–62.
- Smith A.B., Peterson K.J., Wray G., Littlewood D.T.J.* 2004. From bilateral symmetry to pentaradiality: the phylogeny of hemichordates and echinoderms / *Assembling the tree of life.* Eds J. Cracraft, M.J. Donoghue. P. 365–383.
- Sprinkle J.* 1973. Morphology and evolution of blastozoan echinoderms // *Harvard univ. mus. comp. zool. Spec. publ. Cambridge.* P. 1–283.
- Sprinkle J., Wilbur B.* 2005. Deconstructing helicoplacoids: Reinterpreting the most enigmatic Cambrian Echinoderm // *Geol. j.* V. 40. № 3. P. 281–293.
- Sumrall C.D., Shumacher G.A.* 2002. Cheirocystis fultonensis, a new glyptocystitoid rhombiferan from the Upper Ordovician of the Cincinnati Arch – comment on chei-rocrinid ontogeny // *J. Paleontology.* V. 76. P. 843–851.
- Sumrall C.D., Sprinkle J.* 1998. Phylogenetic analysis of living Echinodermata based on primitive fossil taxa / *Echinoderms.* Eds R. Mooi, M. Telford. Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema. San Francisco, P. 81–87.
- Sumrall C.D., Sprinkle J.* 1999. Early ontogeny of the glyptocystitid rhombiferan Lepadocystis moorei / *Echinoderm res.* 1998. Eds M.D.C. Carnevali, F. Bonasoro. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 409–414.
- Sumrall C.D., Wray G.A.* 2007. Ontogeny in the fossil record: diversification of body plans and the evolution of “aberrant” symmetry in Paleozoic echinoderms // *Paleobiology.* V. 33. № 1. P. 149–143.
- Swalla B.J., Smith A.B.* 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives // *Philosophical trans. roy. soc. (B).* V. 363. P. 1557–1568.
- Thompson W.* 1865. On the embryology of Antedon rosaceus // *Philosophical trans. roy. soc. London.* V. 155. P. 513–544.
- Ubaghs G.* 1967. Stylophora. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S. Echinodermata. V. 1. № 2. P. S495–S565. Geol. soc. amer. univ. Kansas Press.

HISTORICAL DEVELOPMENT OF THE ECHINODERM SYMMETRY: FROM THE PRIMARY BILATERAL-ASYMMETRIC METAMERISM TO A PENTAMERISM

S.V. Rozhnov

Echinoderm radial symmetry at first appeared in ambulacral system during the formation of closed or horseshoe-shaped ambulacral ring, and then extended to other biological systems. Its appearance was due to directed enhancement of the asymmetry of bilateral-asymmetric three-segment echinoderm ancestors and, in the sequel, closing the initial metamerism to a cyclomerism. Gradual growth of a hydrocoel in ontogeny is noticeable in bilateral-asymmetric theca of carpozoan echinoderms and number of their ambulacral channels. When hydrocoel, growing around the gullet, reached a horseshoe-shaped stage with three ambulacral channels, it closed to an ambularcal ring (or the ends of a horseshoe approached tightly). It determined a primary thiradial symmetry, which then turned into a 2-1-2 pentaradial symmetry by splitting of two radial channels. It happened not earlier than late Vendian, when first bilaterians start to develop body outgrowths, and not later than early Cambrian, judging by the finds of the oldest echinoderm skeletal remains at the Atdabanian stage. Reorganization of the pentaradial symmetry model from 2-1-2-type to true pentaradial symmetry with five tentacles, which are outgoing directly from the ambulacral ring, occurred by shifting the tentacles splitting to earlier stages of ontogeny and regularly spaced distribution of five primordia along the ambulacral ring. This event took place in Ordovician.

Keywords: echinoderms, symmetry, pentamerism, metamerism, asymmetry.