

УДК: 593.95

## СКЕЛЕТ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

© 2014 А.Н. Соловьев

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*ansolovjev@mail.ru*

Скелет морских ежей, как и других иглокожих, – внутренний, мезодермический. Скелетные элементы, включая иглы, покрыты однослойным эпидермисом, и функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного. По составу скелет представляет собой высокомагнезиальный кальцит. Количество магния отличается в различных частях скелета одного организма. Оно зависит также от температуры морской воды. Но генетический контроль на относительно низком таксономическом уровне является в этом отношении определяющим фактором. У представителей разных таксономических групп, обитающих в одних температурных условиях, содержание магния отличается весьма значительно. Весьма специфична губчатая или решетчатая микроструктура – стереом; другую микроструктуру имеют только некоторые элементы челюстного аппарата. Кристаллографически каждый скелетный элемент является монокристаллом кальцита с определенной ориентировкой оптических осей. Закладка скелета происходит у личинки на стадии поздней бластулы. Личиночный скелет весьма специфичен и отличается иногда даже у видов одного рода. Развитие дефинитивного скелета либо связано с элементами скелета личиночного, либо он закладывается независимо в амниотической полости на левой стороне личинки.

Скелет морских ежей, как и других классов иглокожих, всегда внутренний мезодермального происхождения. В большинстве случаев, включая иглы, скелетные элементы покрыты только тонким эпидермальным слоем и таким образом функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного (рис. 1). Отдельные части скелета всегда построены из  $\text{CaCO}_3$ . Минеральная форма – всегда кальцит, а магнезиаль-

214

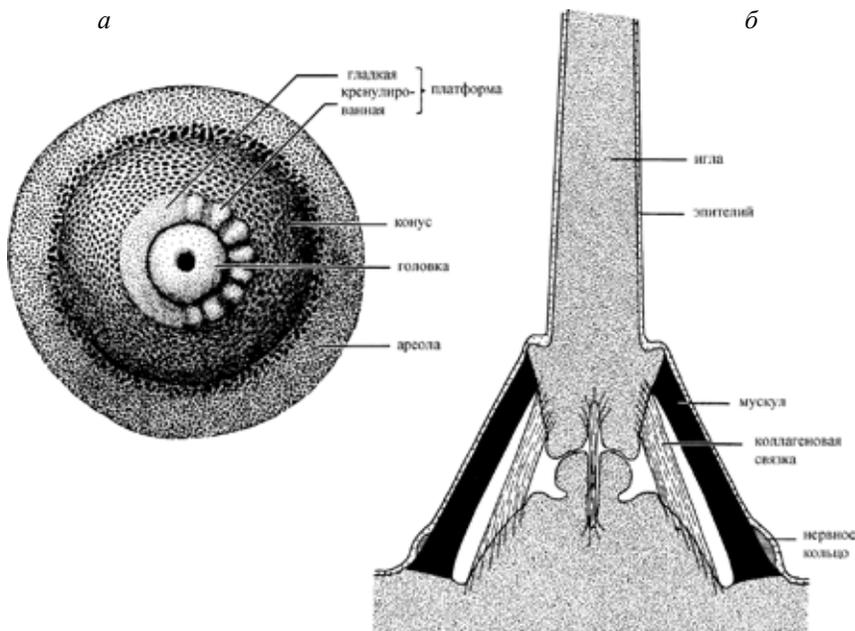


Рис. 1. *а* – туберкул, *б* – поперечное сечение туберкула и части иглы с соединительной мягкой тканью (виден однослойный эпителий, покрывающий скелет); (Smith, 1964).

ная составляющая в нем обычно значительно больше, чем у большинства беспозвоночных.

Скелет состоит из большого числа растущих элементов – амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, а новые элементы появляются в течение онтогенеза. Скелетные элементы могут соединяться подвижно (иглы) или образуют жесткую структуру (панцирь).

За некоторым исключением, каждый скелетный элемент оптически представляет собой монокристалл.

Эндоскелет морских ежей является предметом исследований многих дисциплин и с разных, весьма противоположных, точек зрения. Биологи интересуются эндоскелетом морских ежей, так как исключительная функциональная специализация его частей контрастирует, например, с относительной простотой функций раковины у двустворчатых и брюхоногих моллюсков. У иглокожих, в том числе – морских ежей, элементы скелета играют роль в широком разнообразии физиологических процессов. К тому же эти животные являются подходящими объектами для физиологических исследований, так как по этой группе имеется много эмбриологических, биохимических и экологических данных. Значительный биомедицинский интерес к эндоскелету морских ежей связан с его большим сходством с костями и зубами млекопитающих.

С другой стороны, эндоскелет важен для геологов, так как он хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, обычно хорошо сохраняя свою первоначальную кристаллографическую структуру.

Кристаллографическая структура сама по себе представляет интерес для минералога, так как в ней проявляются явления кристаллического роста и ориентации, не наблюдающиеся у других групп беспозвоночных животных. Палеоэкологи периодически делают попытки использовать элементарный состав скелетов ископаемых иглокожих (и представителей других типов) как индикаторов солености и температуры морских бассейнов геологического прошлого.

## СОСТАВ

Наиболее полны данные по скелетному магнию и поэтому они заслуживают особого внимания. Как уже было сказано, магниезная составляющая скелета иглокожих достаточно высокая и таким образом сравнима с таковой кораллиновых водорослей, известковых губок и октокораллов. Было показано, что магний, главным образом в форме  $MgCO_3$  находится в твердом растворе с  $CaCO_3$ . Так как замещение магнием кальция влияет на размер кальцитовой кристаллической решетки, количество магния может быть легко определено путем рентгено-структурного анализа (полагая, что изменение размера решетки полностью зависит от замещения магнием). Это обеспечивает особенно ценный аналитический инструмент, так как исключается возможность загрязнения образца органической тканью или посторонним материалом.

Разными авторами впервые отмечалась корреляция между содержанием магния в кальцитовом скелете иглокожих и температурой морской воды. Было показано, что большее количество магния найдено у видов, обитающих в более теплых водах. Однако всегда в этих исследованиях обнаруживалась значительная вариабельность, которая не могла быть объяснена влиянием температуры. Д.М. Рауп (Raup, 1966) отметил, что вариабельность содержания магния несомненно является функцией специфической части скелета. Например, показано, что иглы морских ежей, особенно крупные первичные иглы, содержат меньше магния, чем пластинки основной части скелета. Ясно также, что содержание магния контролируется генетически, вероятно на относительно низком таксономическом уровне.

В таблице 1 показаны данные измерений для фауны морских ежей атолла Энвенток. Все формы, по существу, обитают в одинаковых температурных условиях. Отметим, что эхинометриды особенно выделяются по содержанию магния. Во всех случаях анализировались только интерамбулакральные пластинки для того, чтобы минимизировать вариации, связанные с положением пробы в скелете. Для этих определений использовался рентгено-структурный анализ.

**Таблица 1.** Весовой процент  $MgCO_3$  в интерамбулакральных пластинках 15 видов морских ежей с атолла Эниветок (Raup, 1966).

Семейство, род, вид	% $MgCO_3$
Spatangidae	
<i>Maretia planulata</i> (Lamarck)	8.4
Toxopneustidae	
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linnaeus)	9.8, 9.7
Temnopleuridae	
<i>Mespilia globulus</i> (Linnaeus)	10.4
Diadematidae	
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallass)	10.4
<i>E. diadema</i> (Linnaeus)	10.6
<i>Diadema savignyi</i> (Audouin)	10.8
Brissidae	
<i>Metalia spatangus</i> (Linnaeus)	10.4
<i>M. dicrana</i> Clark	11.8
<i>Rhinobrissus hemiasteroides</i> A. Agassiz	11.3
Cidaridae	
<i>Eucidaris metularia</i> (Blainville)	11.6
Parasaleniiidae	
<i>Parasalenia gratiosa</i> A. Agassiz	12.2
Echinometridae	
<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	13.5
<i>Heterocentrotus trigonarius</i> (Lamarck)	14.0
<i>Echinostrephus aciculatus</i> A. Agassiz	14.3
Echinoneidae	
<i>Echinoneus cyclostomus</i> Leske	14.9

Таким образом, можно выделить, по крайней мере, три фактора, которые коррелируют с химическим составом: температура морской воды, положение в скелете и генетическая составляющая индивидуума. Однако, ни в одном из этих случаев, как отметил Рауп, мы не можем объяснить эту корреляцию соотношением с конкретными процессами метаболизма. Следовательно, ситуация несомненно более сложная; другие внутренние и внешние факторы вероятно также играют роль. Эта проблема типична для сходных проблем, возникающих при изучении всех организмов, секретирующих известковый скелет. Нами было предпринято изучение соотношения магния и кальция в скелетах нескольких видов современных морских ежей по материалам Палеонтологического института и Института океанологии РАН (Дорофеева, Соловьев, 1987). Ниже излагаются полученные данные.

Накопление магния в скелете морских ежей, состоящем из высокомагнезиального кальцита, определяется главным образом биологическими факторами. Воздействие температуры окружающей среды невелико, и оно

**Таблица 2.** Среднее содержание магния в амбулакральных (А), ин-  
терамбулакральных (ИА) пластинках и иглах (И) современных морских  
ежей (коллекции А.Н. Соловьева и А.Н. Миронова).

Отряд	Семейство	Вид	Местонахождение, глубина (М)	Темпе- ратура воды (°С)	Mg, мас. %			И/А
					А	ИА	И	
Diadematoidea	Diadematidae	<i>Diadema</i> sp.	Тропическая обл. Атлантики, 1–2	26–29	3.42	–	2.07	0.61
		<i>Echinotrix calamaris</i> (Pallas)	Архипелаг Бисмарка, 1	24–28	2.98	2.77	1.80	0.61
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Маскаренская котловина, 4375	0.5–1.0	1.47	1.35	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Курило-Камчатский желоб, 5220	1.0–1.5	1.54	1.42	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	О-ва Нансей, 5600	1.0–1.5	1.50	1.41	–	–
Temno- pleu- roida	Тохорнеу- stidae	<i>Tripneustes gratilla</i> (Linné)	О. Нов. Гвинея, 1,5	26–29	2.53	2.39	–	–
Echinoidea	Echinometridae	<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	О-ва Тонга, 1	26–29	3.58	3.56	–	–
	Strongylocen- trotidae	<i>Mesocentrotus nudus</i> (Agassiz)	Японское море, 2-3	4–24	1.76	1.66	1.13	0.64
		<i>Strongylocentrotus intermedius</i> (Agassiz)	Японское море, 2	4–24	1.39	1.25	0.67	0.49
Clypeo- astero- ida	Laganidae	<i>Laganum laganum</i> (Leske)	О. Нов. Ганновер, 0,5	26–29	3.67	3.56	–	–
	Dendro- asteriidae	<i>Scaphechinus mirabilis</i> (Agassiz)	Японское море, 3	4–24	2.10	1.92	–	–
Spatangoida	Loveniidae	<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant)	Японское море, 10	4–24	2.49	2.39	–	–
	Schiz- asteridae	<i>Brisaster</i> sp.	Зал. Аляска, 292	5	2.42	2.35	1.25	0.51
		<i>Brisaster</i> sp.	Берингово море, 525	4	2.34	2.25	1.17	0.50
		<i>Brisaster</i> sp.	Фолклендские о-ва, 720	2–3	2.25	2.20	1.08	0.47
Holasteroidea	Urechini- nidae	<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Перуанский желоб, 1680	2.5–3.0	2.18	2.13	1.63	0.75
		<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Курило-Камчатский желоб, 2800	1.5–2.0	2.15	2.04	1.61	0.74
	Pourtalesi- idae	<i>Pourtalesia vinogradovae</i> Mironov	Южно-Антильская котловина, 5800	0.2–0.5	1.25	1.20	0.88	0.73
		<i>P. heptneri</i> Mironov	Море Банда, 7350	0.5–1.5	1.30	1.23	0.93	0.75
		<i>P. laguncula berin- giana</i> Baranova	Берингово море, 2800	1–2	1.38	1.34	1.04	0.75
		<i>Echinocrepis rostra- ta</i> Mironov	Алеутский желоб, 5020	1.0–1.5	1.32	1.26	0.93	0.75

проявляется только при сравнении магнизиальности гомологичных частей скелета: амбулакральных, интерамбулакральных пластинок и игл (таблица 2). Например, понижение температуры на 1 °С в среде обитания представителей родов *Pourtalesia*, *Urechinus*, *Brisaster* и *Kamptosoma* сопровождается уменьшением концентрации магния в амбулакральных, интерамбулакральных пластинках и иглах в среднем на 0.05–0.08 %. Близкую этой величину температурного градиента содержания магния в гомологичных частях скелета тропических морских ежей установил J. Weber (1973).

Физиологические особенности морских ежей оказывают более значительное влияние на магнизиальность скелета, чем температура. В подавляющем большинстве случаев наибольшие концентрации магния содержат амбулакры, немного меньше – интерамбулакры и в 1.3–2 раза более низкие – иглы. Следует отметить, что доля магнизиальности интерамбулакров относительно амбулакров является своеобразной константой у представителей одного семейства (например, у *Pourtalesiidae* и *Schizasteridae*).

В целом у представителей разных таксонов *Echinoidea* содержание магния в амбулакрах колеблется в очень широких пределах (1.2–3.7 %), у представителей же отдельных семейств различия в магнизиальности на порядок меньше и не превышают 0.4 %. Исключение составляет лишь вид *Kamptosoma abyssale*, в амбулакрах которого содержание магния на 1.5–2.0 % меньше, чем у других исследованных видов *Diadematidae*. Кстати, некоторые исследователи считают более правильным относить род *Kamptosoma* к семейству *Echinothuriidae*.

Сравнение данных по отрядам *Echinoida* и *Clypeasteroida* позволяет предположить, что содержание магния в скелете современных представителей более молодых родов ниже, чем в скелете более древних. Так, в отряде *Echinoida* магнизиальность скелета у представителей рода *Echinometra* (палеоцен–ныне) выше, чем у представителей рода *Strongylocentrotus* (миоцен–ныне). Наиболее жесткий генетический контроль концентрации магния в кальците морских ежей осуществляется, вероятно, на родовом уровне. Однако это предположение требует более детальной проверки. Таким образом, изучение распределения магния в скелетах морских ежей может способствовать решению вопросов их систематики.

Содержание магния в биогенном карбонате морских беспозвоночных положительно коррелирует с температурой водной среды обитания. Для некоторых групп организмов были установлены количественные соотношения между этими параметрами, которые легли в основу метода определения температуры воды древних морей.

Однако использование для этих целей скелетов морских ежей и других иглокожих оказалось непригодным, так как в процессе фоссилизации содержание магния может увеличиваться (в направлении минерала доломита) или, гораздо чаще, – сокращаться (в направлении чистого кальцита).

Остальные составляющие скелета иглокожих остались почти неисследованными. Во многих случаях при исследованиях не удалось четко отделить скелет от мягких тканей, и результаты анализов поэтому трудно или даже невозможно интерпретировать. Насущной проблемой также является загрязнение. Например, Ф. Кларк и У. Уилер (Clarke, Wheeler, 1922) отметили содержание 9.93 % кремния в пробе скелета *Lytechinus anamensis*, но они отвергли эти данные из-за высокой вероятности прикрепления и проникновения кварцевых песчаных зерен в скелетные фрагменты. Такое загрязнение осадком достаточно обычно из-за пористой природы подавляющего большинства кальцита иглокожих.

### МИКРОСТРУКТУРА

Большинство элементов скелета морских ежей и других иглокожих имеют губчатую или решетчатую структуру, стереом, которая хорошо видна при увеличении 20 и выше; она часто напоминает внутреннюю структуру костей позвоночных (рис. 2). У иглокожих поровые пространства взаимно связаны и могут составлять более 50 % общего объема скелетного элемента. У живого животного поры заполнены в основном фиброзной соединительной тканью. Многие авторы описали ячеистую структуру в связи с другими исследованиями. Наиболее подробный анализ типов стереома был проведен А. Смитом (Smith, 1980).

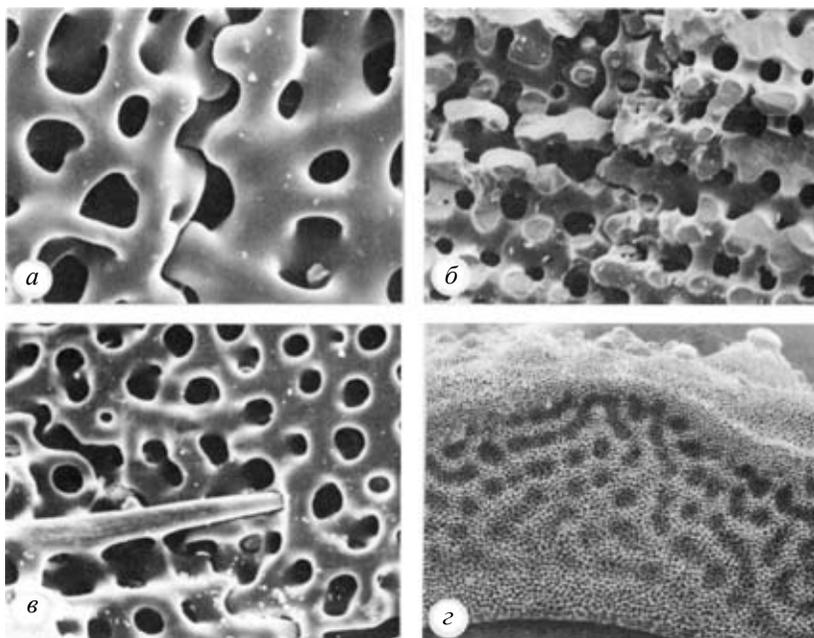


Рис. 2. Различные типы стереома морских ежей (микрофотографии, сделанные на сканирующем микроскопе: *a* –  $\times 475$ , *б* –  $\times 300$ , *в* –  $\times 300$ , *z* –  $\times 30$ ) (Smith, 1984).

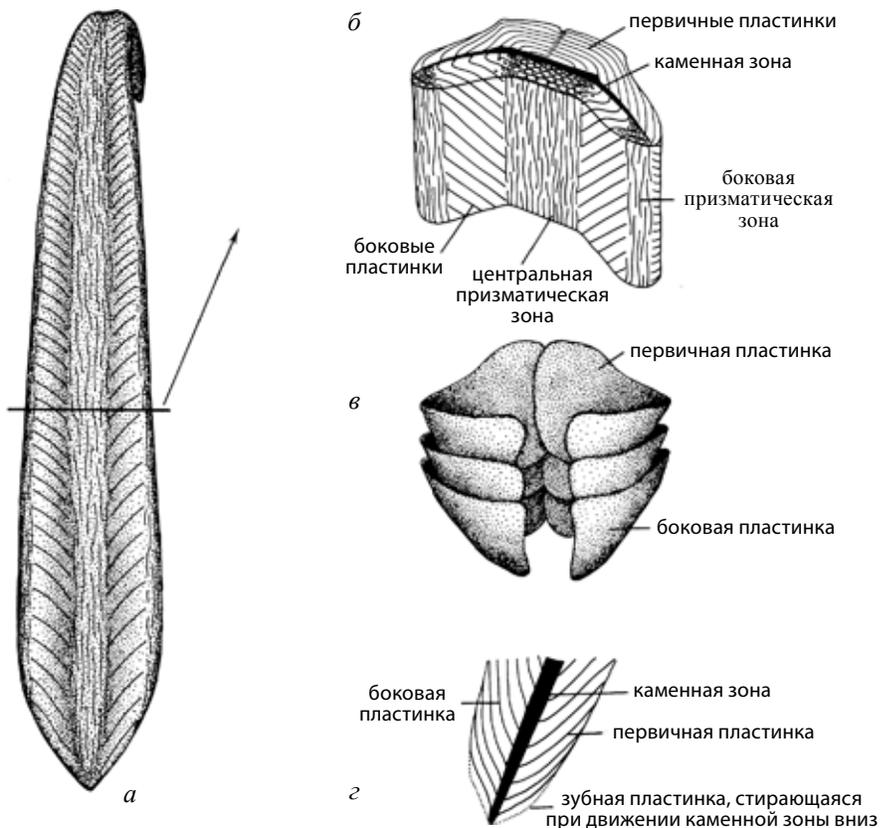


Рис. 3. Структура зуба и его самозатачивающиеся конструкции; а-в – пединоидный раннеюрский морской еж *Diademopsis*: а – осевой вид желобчатого зуба, б – блок-диаграмма, показывающая поперечное сечение в указанном направлении, в – слегка «разорванный» вид трех пар зубных пластин; г – поперечное сечение через жевательный конец зуба, показывающее, как происходит каждая «заточка», когда зуб опускается вниз (Smith, 1964).

В самой простой форме ячеистая структура представляет собой двухмерную решетку оптически сплошного кальцита. Первичным элементом обычно бывает трехлучевая спикула. На спикуле образуются выросты кальцита, которые ветвятся и соединяются, постепенно формируя пористую структуру. В пластинке морского ежа, как и в большинстве других массивных частях иглокожих, дальнейшее отложение кальцита неизбежно приводит к формированию трехмерной решетки. Рост путем периферийной аккреции продолжается и добавляет кальцит к пластинке в течение всей жизни животного, хотя и с непостоянной скоростью.

Зубы в челюстном аппарате морских ежей имеют сложную структуру, отличающуюся от структуры других частей скелета; они построены из большого числа различных элементов (рис. 3). В верхнем, относительно

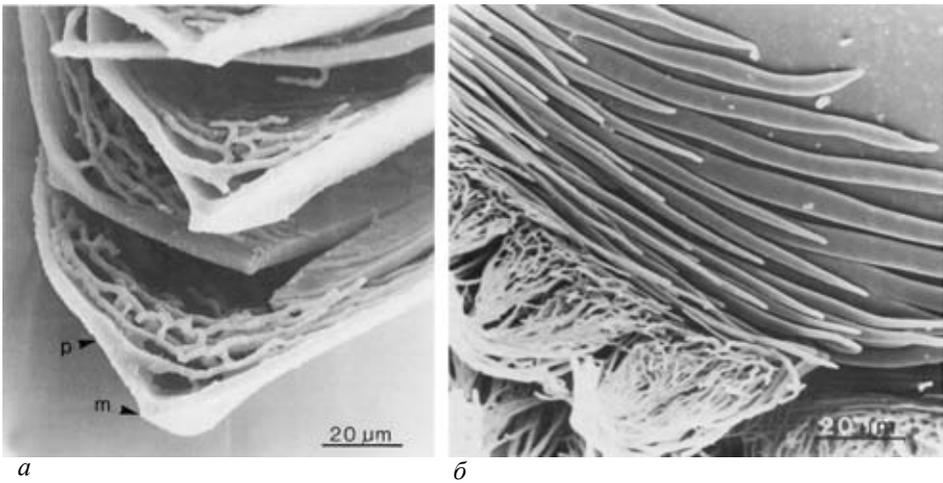


Рис. 4. SEM микрофотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы пластин зубов *Phormosoma placenta* (а) и *Eucidaris metularia* (б) (Jensen, 1981).

мягком кончике зуба (плюмуле) формируются парные первичные пластинки. В течение роста они опускаются вниз, меняя форму от треугольной до более удлиненной. Потом начинают формироваться боковые пластинки как адаксиальные расширения первичных пластинок. Между первичными и боковыми пластинками появляются призмы и «рейки» стереома, формируя призматическую зону. По мере продолжения роста зубные пластинки спаиваются столбиками и призмами, формируя поликристаллический кальцит – мультифиброзную ткань высокой прочности. Находящаяся между первичными зубными пластинками и призматической зоной «каменная зона» – область очень тонких игольчатых кристаллов формирует поликристаллическую исключительно твердую матрицу. Первичные и боковые пластинки наклонены по направлению к центру и образуют серию встроенных друг в друга конусов. По функции это аналогично самозатачивающейся структуре долота и обеспечивает то, что зуб всегда остается острым. Очень твердая узкая каменная зона образует режущий край зуба. Он поддерживается с каждой стороны первичными и боковыми пластинками. Когда каменная зона изнашивается, давление прилагается к самой нижней паре пластинок, которые со временем стираются, полностью обнажая новый режущий край.

М. Йенсен (Jensen, 1981) детально изучила под сканирующим электронным микроскопом ультраструктуру зубов разных таксономических групп морских ежей и дала прекрасные фотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы (рис. 4). Эти данные использованы ею в предложенной в этой же работе классификации класса Echinoidea.

## Кристаллооптические особенности скелета

Каждый скелетный элемент панциря морского ежа (амбулакральная, интерамбулакральная пластинка, пластинка апикальной системы или игла) представляет собой монокристалл кальцита, хотя в нем отсутствуют грани. В некоторых случаях скелетный элемент или его части могут состоять из субмикроскопических кристаллитов, которые однако располагаются весьма совершенно и единообразно относительно оптической оси С (рис. 5, 6). В пластинках короны оптические оси могут располагаться перпендикулярно, наклонно или тангенциально относительно поверхности пластинки (рис. 6). Первичные туберкулы морских ежей, по-видимому, состоят из мозаичных относительно крупных кристаллов (Raup, 1965) и, таким образом, они отличаются кристаллографически от пластинки, на которой расположены эти туберкулы. Рауп (Raup, 1956, 1960, 1962, 1965) показал, что ориентировка оптических осей внутри одного семейства или рода – величина постоянная. Поэтому этот признак можно использовать для уточнения систематического положения отдельных групп.

Надо сказать, что при быстром захоронении в карбонатных породах панцирь морского ежа иногда не успевает заполниться вмещающим осадком и остается пустым. В этом случае каждая пластинка скелета может

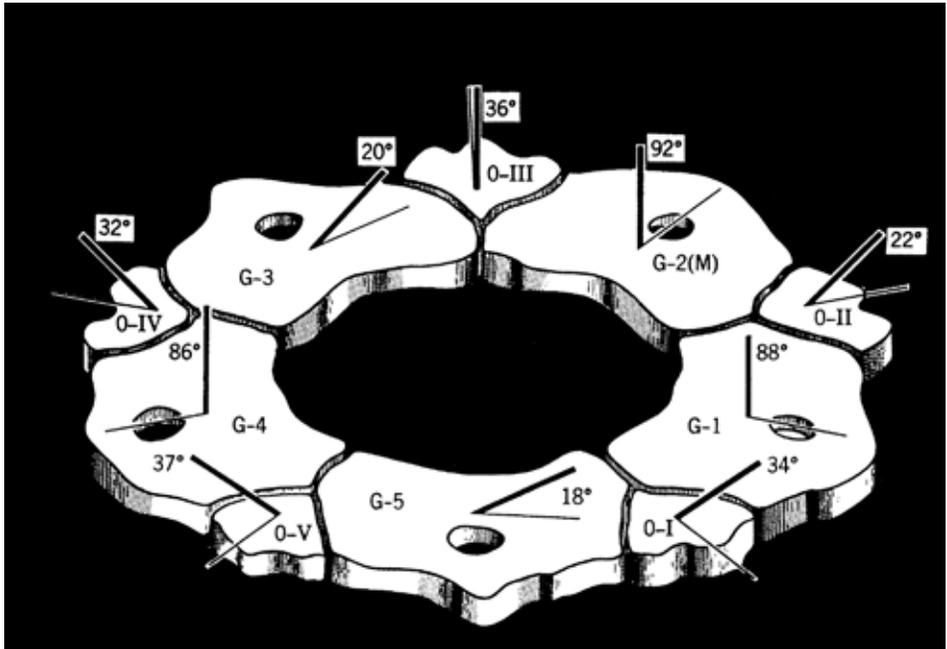


Рис. 5. Схема строения апикальной системы *Echinus esculentus*; направления осей С показаны толстыми линиями; цифры (в градусах) относятся к углу между осью С и поверхностью пластинки (Raup, 1965).

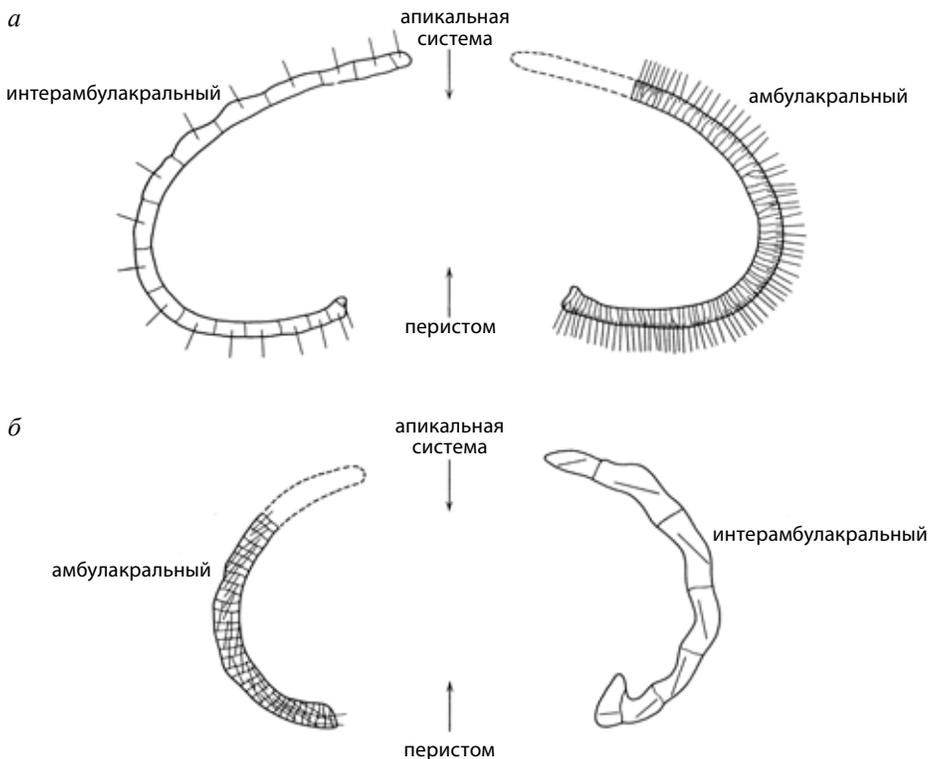


Рис. 6. Поперечное сечение панциря (короны) *Srtongylocentrotus purpuratus* (а) и *Eucidaris thouarsii* (б); показаны границы пластинок и ориентировки оптических осей С, оси С показаны прямыми линиями и находятся в плоскости диаграммы (Raup, 1962).

служить центром кристаллизации вторичного, так называемого синтаксиального кальцита, кристаллы которого образуют грани, при этом сохраняя ориентировку оптических осей этой скелетной пластинки.

### Личиночный и дефинитивный скелет

У личинок большинства современных иглокожих (кроме бипиннарий морских звезд) имеются в той или иной мере развитые скелетные элементы, но наиболее развит внутренний опорный скелет только у офиоплутеусов офиур и эхиноплутеусов морских ежей.

Личинки разных групп морских ежей значительно отличаются своей морфологией, прежде всего числом и длиной выростов – рук и строением ларвального скелета. Кальцитовый скелет впервые появляется в виде мелких гранул на стадии поздней бластулы перед гастрюляцией. Эти гранулы тесно связаны с первичными мезенхимными клетками. Однако существует разногласие – образуются ли они внутриклеточно или на органической

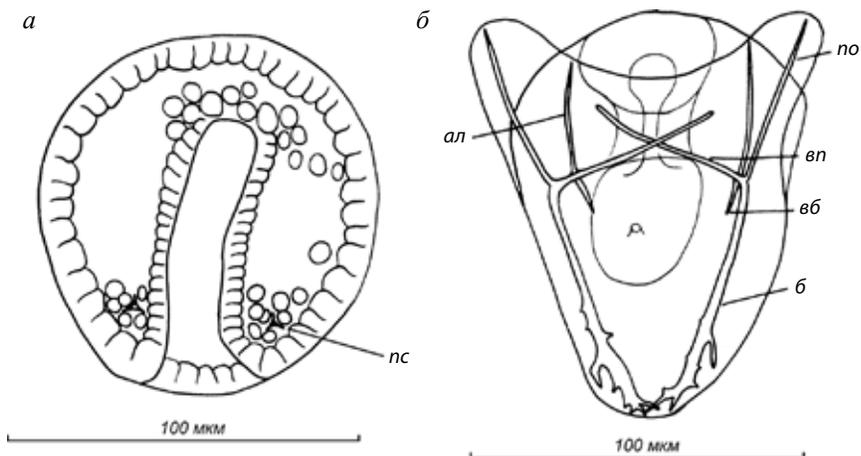


Рис. 7. *Mesocentrotus nudus*: а – гастрюла, б – ранний плутеус; ал – антеролатеральная игла, б – базальная игла, вб – вторичная базальная игла, вл – внутренняя поперечная игла, по – посторальная игла, пс – первичная спикюла (Крючкова, 1984).

матрице, связанной с мезенхимой. Рауп (Raup, 1966) считает, что последнее более вероятно. На стадии гастрюлы обычно уже хорошо видны трехлучевые спикюлы (рис. 7,а). По мере развития они усложняются, образуя «каркас» личинки, состоящий из простых или трехгранных перфорированных игл, несущих выросты и шипы и сочленяющихся друг с другом различными способами (рис. 8–11).

Отличия в строении личинки и ларвального скелета проявляются не только у крупных таксономических групп морских ежей, но и на видовом уровне, что отмечалось разными авторами (Mortensen, 1921, 1931, 1937, 1938 и др.). Это показали и наши исследования личинок, принадлежащих шести видам из Японского моря (Крючкова, Соловьев, 1975), специфичность которых показана ниже.

Наибольшим числом рук и наиболее сложным скелетом обладают представители отряда Spatangoida, одной из самых специализированных групп морских ежей. Типичной для этой группы является личинка изученного вида *Echinocardium cordatum* (Pennant)<sup>1</sup>. На рис. 8 показаны общий вид этой личинки и средняя часть скелета с обозначением основных элементов. На ранней стадии плутеус *E. cordatum* имеет две пары рук и один непарный аборальный вырост. В дальнейшем количество рук увеличивается и достигает у окончательно сформированной личинки шести пар; длина непарного

<sup>1</sup> Исследования последних лет показали, что вид *E. cordatum* распространен у атлантических побережий Западной Европы и в Средиземном море. Япономорский *Echinocardium* должен быть отнесен к другому виду.

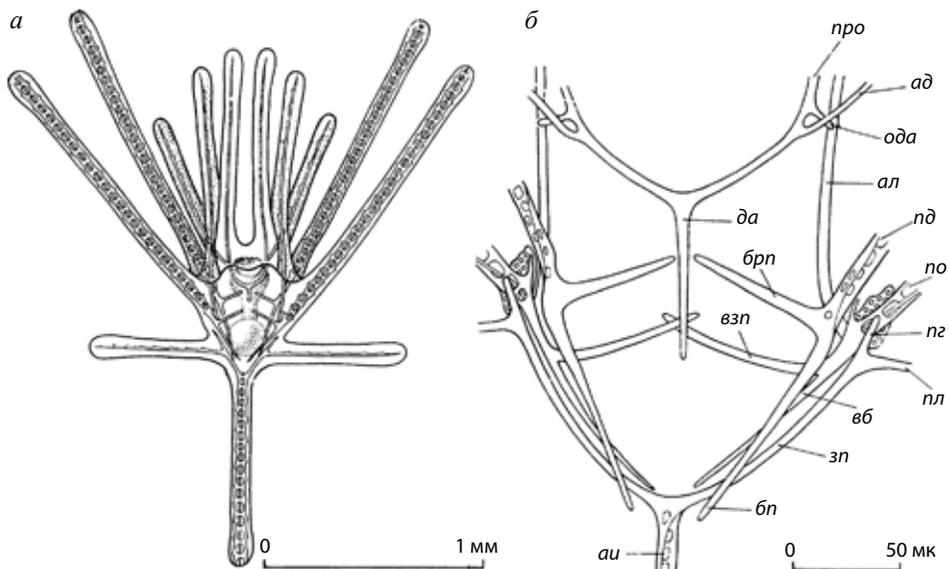


Рис. 8. Личинки *Echinocardium cordatum* (Pennant) перед началом метаморфоза: а – общий вид, б – центральная часть скелета; про – преоральная игла, ад – антердорсальная игла, ал – антеролатеральная игла, да – дорсальная арка, пл – постеродорсальная игла, по – посторальная игла, пг – постеролатеральная игла, пл – перфорированная пластинка, зп – задняя поперечная игла, ау – аборальная игла, брп – брюшная поперечная игла, вб – вторичная задняя поперечная игла, бп – базальная поперечная игла, вб – вторичная базальная игла, ода – отросток дорсальной арки (Крючкова, Соловьев, 1975).

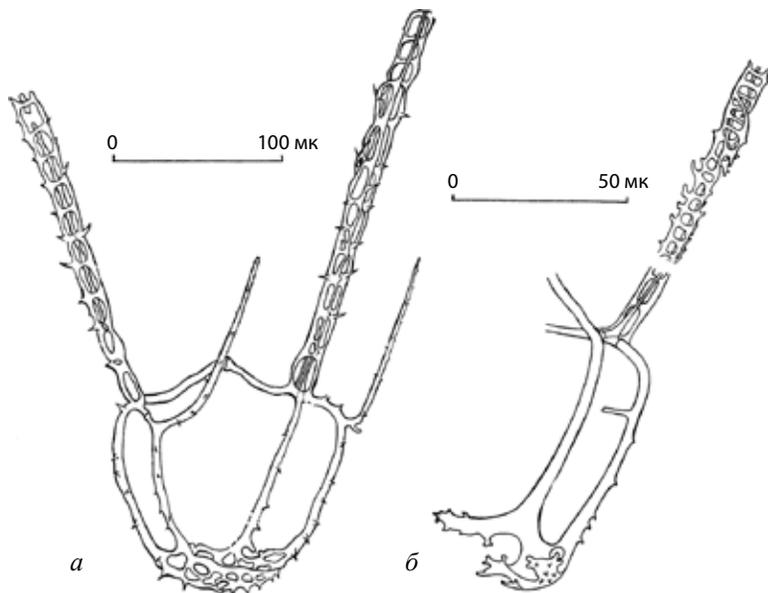


Рис. 9. Базальная «корзинка» личинки: а – *Scaphechinus griseus* (Mortensen), б – *S. mirabilis* Agassiz (4–5 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

выроста увеличивает-ся (рис. 8,а). Скелет состоит из простых и трехгранных перфорированных игл. Тело личинки поддерживается боковыми выростами аборальной иглы, базальными и вторично-базальными иглами, имеющими выросты. В основании посторальных игл находятся перфорированные пластинки (рис. 8,б).

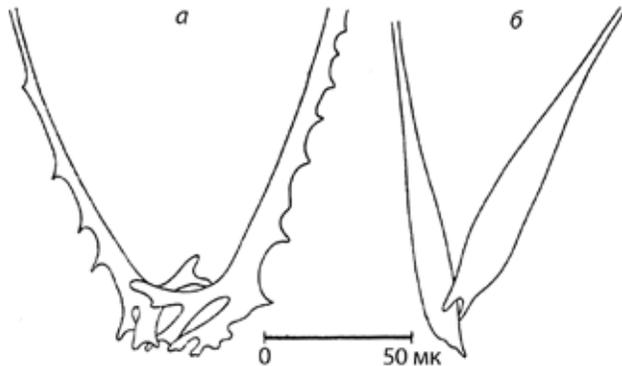


Рис. 10. Базальная часть скелета личинки: а – *Mesocentrotus nudus* (Agassiz), б – *S. intermedius* (Agassiz) (3–4 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

Личинки плоских морских ежей (отряд Clupeasteroidea) не обладают таким большим числом скелетных элементов, как спатангоиды, но в этой группе прослеживается формирование такого характерного элемента, как базальная «корзинка», поддерживающая тело личинки снизу; она образуется при слиянии разветвленных концов двух базальных игл. Базальные и вторично-базальные (дополнительные) иглы служат опорой тела плутеуса с боков. Руки поддерживаются простыми и перфорированными иглами (рис. 9). Видовые различия строения скелета плутеусов проявляются в особенностях строения базальной «корзинки». Так, у *Scaphechinus griseus* (Mortensen) базальная корзинка представлена одной пластинкой с крупными ячейками (рис. 9,а). «Корзинка» *Scaphechinus mirabilis* Agassiz состоит из двух довольно массивных пластинок, снабженных мелкими шипами (рис. 9,б). Перфорированные иглы отличаются не столь четко: в отдельных участках изменяется характер переплетений.

Личинки не всех групп морских ежей обладают четкими диагностическими признаками, характеризующими группу в целом, как у спатангоидов и клипеастероидов. По-видимому, затруднительно дать единую характеристику для личинок отряда Samarodonta.

Существенные отличия в морфологии плутеусов на разных стадиях развития наблюдались нами у представителей двух родов этого отряда: *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*. Скелеты личинок этих двух видов этих родов обладают разной конструкцией. Весьма существенные различия имеются уже на ранних стадиях. Базальные булавоподобные иглы *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) соединяются посредством двух шипиков на концах булав (рис. 10,б), тогда как простые тонкие иглы *Mesocentrotus nudus*

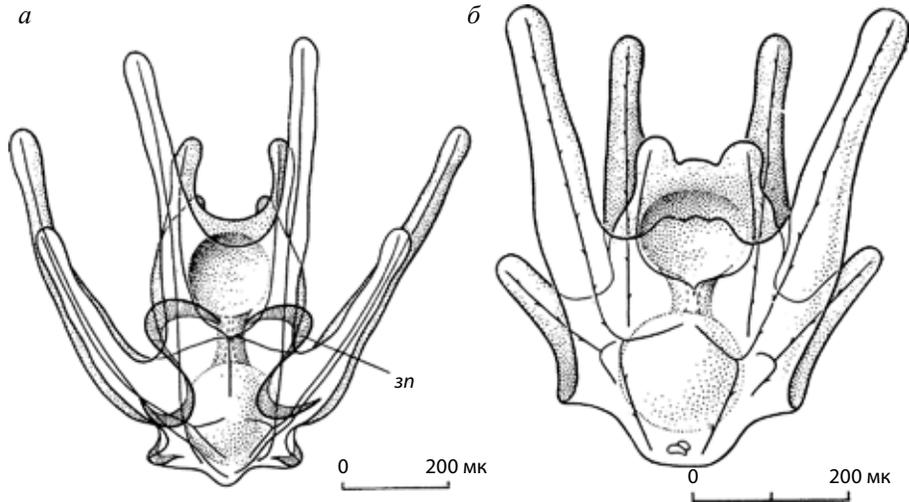


Рис. 11. Общий вид личинки перед началом метаморфоза: а – *Mesocentrotus nudus*, б – *Strongylocentrotus intermedius*; эп – эпюлеты (Крючкова, Соловьев, 1975).

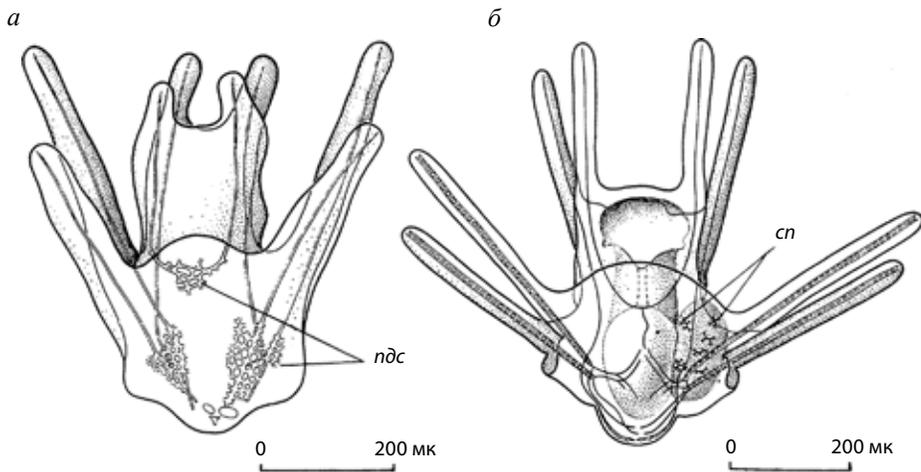


Рис. 12. Формирование дефинитивного скелета: а – закладка первичных дефинитивных пластинок у *Strongylocentrotus intermedius*, б – закладка спикул первичных дефинитивных пластинок в амниотической полости *Scaphechinus mirabilis*; ндс – пластинки дефинитивного скелета, сп – спикулы первичных дефинитивных пластинок (Крючкова, Соловьев, 1975).

(Agassiz) на концах имеют выросты, образующий сложный замок (рис. 10,а). На поздних стадиях у личинки *M. nudus* появляются ресничные «эполеты» (рис. 11,а), отсутствующие у *S. intermedius* (рис. 11,б). Различными способами идет формирование definitiva скелета. Первые пластинки скелета ювенильной особи *S. intermedius* начинают образовываться на посторальных и постеродорсальных иглах и дорсальной арке (рис. 12,а). Формирование и развитие definitiva скелета *M. nudus* протекает также, как у большинства других морских ежей, например, у *Scaphechinus mirabilis* (рис. 12,б), т. е. он закладывается в виде отдельных спикул — будущих первичных пластинок имаго, формирующихся с левой стороны личинки, — в амниотической полости. Важным отличием ювенильных стадий двух рассматриваемых видов является присутствие первичных педицеллярий, развивающихся у *M. nudus* еще тогда, когда личинка находится в планктоне (рис. 13), и никогда не образующихся на этой стадии у *S. intermedius*.

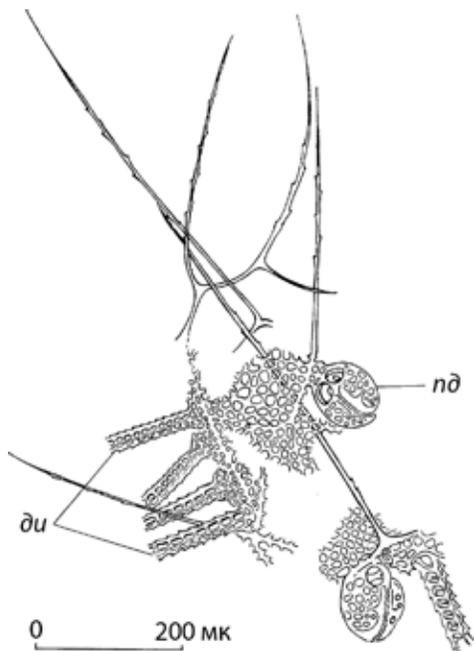


Рис. 13. Остатки личиночного скелета, definitiva иглы и педицеллярии ювенильной особи *Mesocentrotus nudus*; *du* — definitiva иглы, *nd* — педицеллярии (Крючкова, Соловьев, 1975).

Мы остановились здесь кратко на особенностях формирования definitiva скелета у изученных нами видов из Японского моря. Детальные работы по метаморфозу и развитию скелета ювенильных особей морских ежей принадлежат И. Гордон (Gordon, 1926, 1928).

Наличие известкового скелета у личинок морских ежей обуславливает возможность перехода его в фоссильное состояние. Данные о находках ископаемых личиночных скелетов пока весьма ограничены. М. Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1946) описал из оксфорда Франции ряд остатков, несомненно являющихся фрагментами скелета эхиноплутеусов, а также мелкие definitiva иглы и створки педицеллярий ювенильных форм

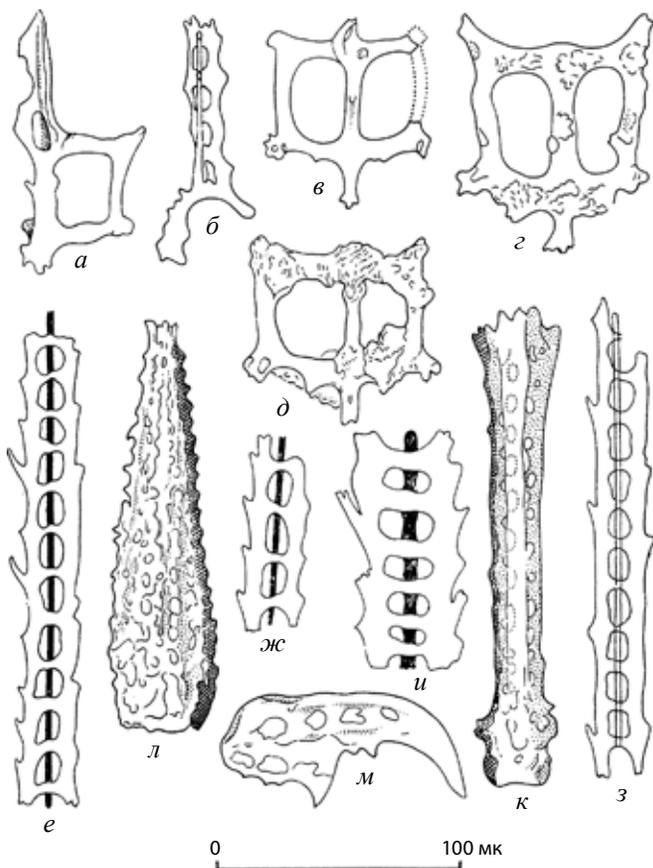


Рис. 14. Скелетные элементы личинок морских ежей из мергелей оксфорда: а, в–д – неполные скелеты плутеусов; б, е–з – фрагменты перфорированных игл плутеусов; и–м – элементы скелета ювенильных особей: и, к – definitive иглы, л – первичная игла, м – створка педицеллярии; Кальвадос, Франция (Deflandre-Rigaud, 1946).

(рис. 14). Присутствие в тех же отложениях панцирей вида *Nucleolites scutatus* дало основание автору сделать вывод о возможной принадлежности найденных фрагментов к этому же виду.

Число находок личиночных скелетов иглокожих несомненно увеличится, если микропалеонтологии будут при отмывке и отборе микрофоссилий обращать особое внимание на остатки иглокожих.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.В. Гужову и Г.В. Миранцеву за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорофеева Л.А., Соловьев А.Н.* 1987. О магнезиальности скелета морских ежей / Проблемы филогении и систематики иглокожих. Тез. докл. 4 всес. симп. по иглокожим. Таллин. С. 26–29.
- Крючкова Г.А.* 1983. Морфология личиночного и дефинитивного скелета морских ежей Японского моря // Дисс. канд. биол. наук. Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток. 174 с.
- Крючкова Г.А., Соловьев А.Н.* 1975. О личиночной стадии морских ежей // Палеонтол. журн. № 4. С. 63–71.
- Clarke F.W., Wheeler W.C.* 1922. The inorganic constituents of marine invertebrates // Prof. pap. U.S. geol. surv. № 124. P. 1–62.
- Deflandre-Rigaud M.* 1946. Vestiges microscopiques de larves d'Echinodermes de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer // C. r. Acad. sci. Paris. T. 222. P. 908–910.
- Gordon I.* 1926. The development of the calcareous test of *Echinus miliaris* // Phil. trans. Ser. B. V. 214. P. 259–312.
- Gordon I.* 1926. On the development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 215. P. 255–313.
- Gordon I.* 1928. Skeletal development in *Arbacia*, *Echinarachinus* and *Leptasterias* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 217. P. 289–334.
- Jensen M.* 1981. Morphology and classification of Euechinoidea Bronn, 1860 – a cladistic analysis // Vid. Meddr. Dansk Naturh. Foren. V. 143. P. 7–99.
- Mortensen Th.* 1921. Studies of the development and larval forms of echinoderms. G. E. C. Gad. Copenhagen. 261 p.
- Mortensen Th.* 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isle. Hymphrey Milford Oxford Univ. press. 471 p.
- Mortensen Th.* Contribution to the study of the development and larval forms of echinoderms // Mem. Acad. sci. lett. Danemark. Sec. sci. Ser. 9: 1931, T. 4, № 1, p. 1–39; 1937, T. 7, № 1, p. 1–65; 1938, T. 7, № 3, p. 1–59.
- Raup D.M.* 1959. Crystallography of echinoid calcite // J. geol. V. 67. № 6. P. 661–674.
- Raup D.M.* 1960. Ontogenetic variation in the crystallography of echinoid calcite // J. paleontol. V. 34. № 5. P. 1041–1050.
- Raup D.M.* 1962a. The Phylogeny of calcite crystallography in echinoids // J. paleontol. V. 36. № 4. P. 793–810.
- Raup D.M.* 1962b. Crystallographic data in echinoderm classification // Syst. zool. V. 11. № 3. P. 97–108.
- Raup D.M.* 1965. Crystal orientations in the echinoid apical system // J. paleontol. V. 39. № 5. P. 934–951.
- Raup D.M.* 1966. The Endoskeleton / Physiology of Echinodermata. Ed. R.A. Booloolian. Interscience publ. Los Angeles, California. P. 379–395.
- Smith A.* 1980. Stereom microstructure of the echinoid test // Spec. pap. palaeontol. № 25. P. 1–81.

*Smith A.* 1984. Echinoid Palaeobiology. Department of Palaeontology. Brit. mus. nat. hist. London. 190 p.

*Weber J.N.* 1973. Temperature dependence of magnesium in echinoid and asteroid skeletal calcite; a reinterpretation of its significance // *J. geol.* V. 81. № 5. P. 543–556.

## **THE ECHINOID SKELETON**

**A.N. Solovjev**

The skeleton of echinoids and other echinoderms is internal and mesodermal. The skeletal parts including the spines are covered with one-layer epidermis and functionally the skeleton is external to the main body of the animal. It is composed of calcite with the high content of magnesium. The quantity of magnesium differs in various parts of skeleton within the organism. It also depends on the sea water temperature. But genetic control of the relatively low taxonomic level is in this respect the major factor. The representatives of different taxonomic groups living in the same temperatures conditions have considerably different content of magnesium. Spongy and fenestrate microstructure called stereom is quite specific. Other type of microstructure is typical some element of lantern. Crisallographically every element is a calcite single crystal with definite orientations of optical axes. The formation of larval skeleton begins on the late blastula stage. The larval skeleton is quite specific and varies sometimes within the same genus in different species. The development of definitive skeleton is either connected with elements of larval skeleton or it formed independently in amniotic cavity on the left side of a larva.



Научное издание

Становление скелета  
у различных групп организмов  
и биоминерализация  
в истории Земли.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2014 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова  
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»  
и научно-образовательных центров  
Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН  
(руководитель Н.В. Пименов)  
и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН  
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 27 июня 2014 г.  
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.  
Уч.-изд. л. 14. Усл. п. л. 16. Тираж 300 экз.  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)  
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»  
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 81

ISBN 978-5-903825-24-0



9 785903 825240