

## **СИММЕТРИЯ ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)**

**А.В. Смирнов**

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*  
*e-mail: sav\_11@inbox.ru*

В статье анализируются различные типы симметрии, свойственные классу Holothuroidea, которые отражают этапы эволюционного развития этой группы иглокожих, а также значение педоморфоза в их происхождении. Выдвинута гипотеза, объясняющая своеобразие строения амбулакальной системы голотурий разделением во времени и пространстве развития радиальных первичных щупалец и радиальных амбулакальных каналов. Приводятся данные в пользу гомологии радиальных амбулакальных каналов голотурий и радиальных амбулакальных каналов остальных Eleutherozoa.

*Ключевые слова:* голотурии, симметрия, педоморфоз, гетерохрония.

Класс голотурий (Holothuroidea) относится к подтипу свободноживущих иглокожих (Eleutherozoa) типа иглокожих (Echinodermata). Помимо Holothuroidea, к Eleutherozoa относятся три ныне живущих класса (Asteroidea – морские звезды, Orphiuroidea – змеехвостки и Echinoidea – морские ежи) и ряд вымерших классов. Все современные исследователи сходятся во мнении, что наиболее близки к классу Holothuroidea вымерший класс Orphiocystioidea и класс Echinoidea, которых иногда объединяют в группу Echinozoa. Достоверные остатки скелетных элементов голотурий описаны из ордовика (Reich, 2013).

Голотурии освоили почти все биотопы Мирового океана. Они встречаются от литорали до самых больших океанических глубин. Часто голотурии являются ведущими доминантными видами морских биоценозов, особенно в ультраабиссали (Беляев, 1989). Среди голотурий встречаются и сестонофаги и детритофаги. Они обитают как на поверхности грунта и относятся к эпифаунным животным, так и в толще грунта, и относятся к инфауне. Многие голотурии способны активно плавать, и ведут бентопелагический об-

раз жизни (Rogacheva et al., 2012), а виды *Pelagothuria natatrix* и *Eynpniastes eximia* (семейство Pelagothuriidae) перешли к пелагическому образу жизни.

Голотурии, как и остальные современные иглокожие, характеризуются: 1) наличием специализированной амбулакральной системы, которая развивается из левого мезоцеля личинок – гидроцеля; 2) кальцитовым скелетом состоящим из «монокристаллических» табличек; и 3) пятилучевой симметрией<sup>1</sup>.

Голотурии имеют ряд своеобразных черт во внешнем и внутреннем строении. От остальных иглокожих голотурий отличают следующие признаки. 1) Продольная ось рот – анус у большинства ныне живущих голотурий расположена параллельно поверхности дна, а не перпендикулярно, как у остальных ныне живущих Eleutherozoa, что, по-видимому, является исходной для голотурий чертой. 2) Наличие эволютивного метаморфоза, при котором часть тканей личинки включается в состав тела взрослого животного. 3) Наличие специфической для голотурий личинки – аурикулярии. Она встречается в трех семействах голотурий – Synaptidae, Stichopodidae и Holothuriidae, у ряда представителей которых имеется жизненный цикл с двумя личиночными стадиями: планктотрофной питающейся личинки – аурикулярии и непитающейся личинки – долиолярии. 4) В онтогенезе у голотурий развивается только левый и правый метацели (соматоцели) и общий левый протомезоцель (аксогидроцель), а правые прото- и мезоцель не закладываются (рис. 1). 5) Взрослые формы голотурий имеют выраженные черты билатеральной симметрии. 6) Продольная билатеральная плоскость симметрии взрослой стадии онтогенеза голотурий соответствует билатеральной плоскости симметрии личинки. 7) Голотурии обладают специализированными органами добычи пищи – околоротовыми щупальцами, образующими венчик на переднем конце тела. 8) Пять первичных выростов левого среднего целома (гидроцеля) у голотурий дают начало 5 первичным щупальцам, а не радиальным амбулакральным каналам, как у других иглокожих, а собственно радиальные амбулакральные каналы развиваются позднее между ними. 9) Нервная система голотурий состоит из двух частей: эктоневральной и энтоневральной. Эктоневральная система представлена эктоневральным нервным кольцом и отходящими от кольца щупальцевыми нервами и 5 радиальными нервными тяжами. К 5 радиальным эктоневральным нервным тяжам с внутренней стороны плотно прилегают 5 гипоневральных радиальных нервных тяжей. Гипоневральное кольцо не развито. Эктоневральные и гипоневральные радиальные нервы соединя-

---

<sup>1</sup> Как совершенно справедливо показал С.В. Рожнов, когда речь идет о пятилучевой симметрии иглокожих «... вместо пятилучевой симметрии плана строения современных иглокожих в морфогенетический архетип всех иглокожих должно входить билатерально-асимметричное развитие личинки, в конечном счете приводящее к замыканию асимметричной метамерии в цикломерию» (Рожнов, 2010, с. 426).

ются при помощи невральных мостиков (Mashanov et al., 2006). Радиальные эктоневральные нервные стволы развиваются у голотурий из зачатка эктоневрального нервного кольца, а гипоневральные радиальные нервные стволы из базальной части эктоневрального нейроэпителиа (Mashanov et al., 2007). 10) Эпиневральные каналы радиальных амбулакров, в отличие от морских ежей и офиур, развиваются не путем замыкания эпиневральных складок, а путем образования полости в ткани, лежащей кнаружи от радиальных нервов, без связи с наружным эпителием (Smiley, 1986). 11) У голотурий отсутствует как единая морфологическая структура осевой комплекс органов, который имеется у морских звезд, офиур и морских ежей. 12) У некоторых голотурий каменистый канал через ампулу связан с внешней средой, тогда как у ряда других форм такая связь отсутствует, и каменистый канал заканчивается слепо в стенке тела, либо свободно свешивается в полость тела. Наружная мадрепоровая пластинка у голотурий не развита, но на конце каменистого канала у них имеется небольшой обызвествленный мадрепорит. 13) Большинство голотурий обладают микроскопическим скелетом, состоящим из отдельных склеритов, тогда как остальные иглокожие имеют хорошо развитый скелет, состоящий из крупных пластинок (табличек). 14) В передней части тела у голотурий располагается известковое окологлоточное кольцо, характерное только для этого класса иглокожих. 15) Половая железа голотурий непарная, но подразделена на две части, лежащие по обе стороны медиодорсального мезентерия, и открывается наружу одним половым отверстием. У остальных иглокожих половая железа имеет пентамерное строение и состоит из полового рахиса и гонад, которые открываются наружу несколькими отверстиями. 16) Личиночная фаза онтогенеза голотурий исходно билатерально-асимметрична, а для взрослой стадии онтогенеза большинства голотурий свойственно пентарадиально-билатерально-ассимметричное строение.

Голотурии обладают уникальным даже среди иглокожих сочетанием различных типов симметрий, которые они приобрели за время своего филогенетического развития и следы которых сохранили в онтогенезе. В становлении свойственного современным голотуриям пентарадиально-билатерально-асимметричного плана строения существенную роль сыграли процессы гетерохронии<sup>2</sup> и ее частного случая педоморфоза<sup>3</sup>.

Принято считать, что пятилучевые иглокожие произошли от билатерально-симметричных предков и следы этой билатеральной симметрии проявляются в билатеральном строении личинок. На самом деле личинки

<sup>2</sup> Де Бир определяет гетерохронию как филогенетическое изменение в начале или в ходе времени развития, так что появление или скорость развития признака в онтогенезе потомка либо ускоряется, либо задерживается относительно появления или скорости развития того же признака в онтогенезе предка (см. Gould, 1977).

<sup>3</sup> Гулд (Gould, 1977) определяет педоморфоз как сохранение предковых ювенильных признаков на более поздних онтогенетических стадиях у потомков.

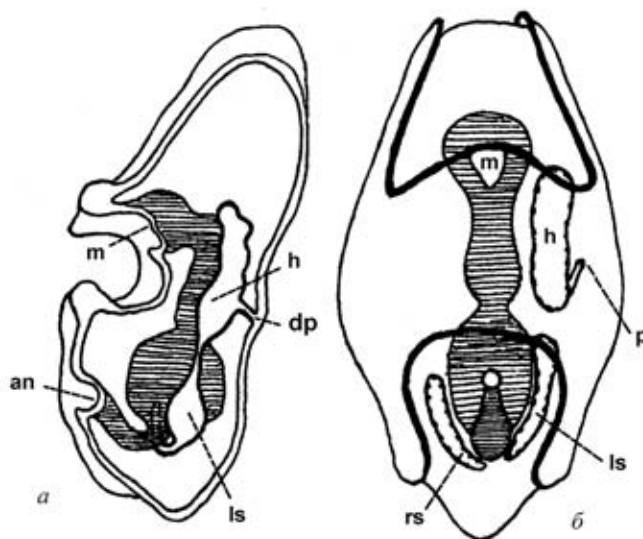


Рис. 1. Целомы аурикулярии: *a* – вид с левой стороны; *б* – вид с брюшной стороны. Обозначения: *an* – анус; *h* – аксогидроцель; *ls* – левый соматоцель; *m* – рот; *p* – пора аксоцеля; *rs* – правый соматоцель (по Selenka, 1876 из Давыдов, 1914).

иглокожих и, особенно личинки голотурий, никогда не являются строго билатерально-симметричными. Скорее им свойственна не билатеральная симметрия, а, по терминологии Рожнова (Рожнов, 2009), билатеральная асимметрия, которая выражается в неравномерном развитии правых и левых целомов личинок. Для личинок вторичноротых, к которым кроме иглокожих относятся типы Hemichordata, Tunicata и Chordata характерно развитие трех целомов: переднего протоцеля или аксоцеля; среднего мезоцеля (левый мезоцель у иглокожих обычно называют гидроцелем); и заднего метацеля или соматоцеля. У личинок голотурий развит только единый левый аксогидроцель в котором основную часть составляет гидроцель, а аксоцель представляет небольшой пузырёк и левый и правый соматоцели, причём левый соматоцель развит больше, чем правый. Правые прото- и мезоцель не развиты (рис. 1).

По признаку преимущественного развития левых целомов, свойственного также хордовым, иногда иглокожих объединяют с последними в группу Dextiothetica (Jeffries, 1979). С другой стороны на основании сходства в строении личинок Hemichordata и Echinodermata еще Мечников (Metschnikoff, 1869) предложил объединять эти группы в надтиповой таксон Ambulacraria. Сходство в строении такого сложноустроенного органа как реноперикардиальный комплекс Enteropneusta (тип Hemichordata) и осевой комплекс органов иглокожих указывает на близкое родство этих групп. Предпринятый Камероном (Cameron, 2005) кладистический анализ

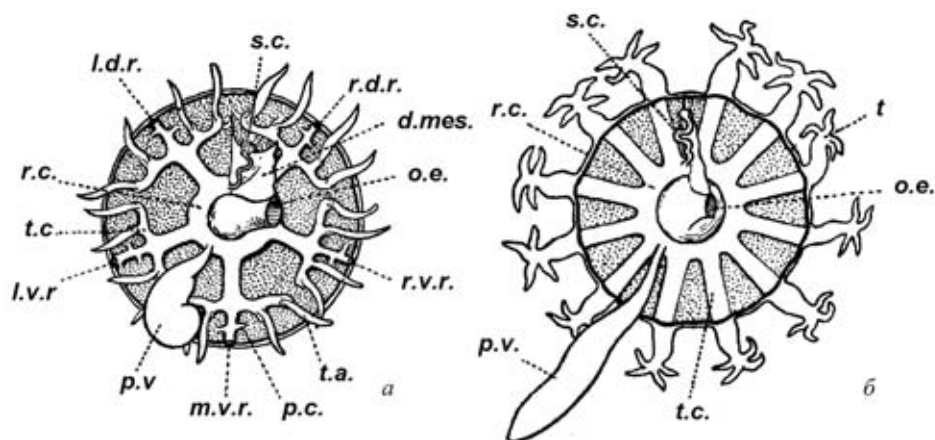


Рис. 2. Схема строения амбулакальной системы голотурий: *a* – голотурии с развитыми радиальными каналами (*Holothuria forskali*); *б* – голотурии отряда *Synaptida* с редуцированными амбулакральными каналами (*Oestergrenia digitata*) (вид с анального полюса). Обозначения: *d.mes.* – медиодорсальный мезентерий; *l.d.r.* – левый дорсальный радиус; *s.c.* – каменный канал с мадрепоритом; *m.v.r.* – **медиоventральный радиус**; *l.v.r.* – **левый ventральный радиус**; *o.e.* – пищевод; *r.c.* – канал амбулакальной ножки; *p.v.* – полиев пузырь; *r.c.* – кольцевой амбулакальный канал; *r.d.r.* – правый дорсальный радиус; *r.v.r.* – правый ventральный радиус; *t* – **ротовые щупальца**; *t.a.* – **ампулы околоротовых щупалец**; *t.c.* – каналы околоротовых щупалец (из Bather, 1900).

морфологических признаков Hemichordata и других Deuterostomia, а также современные молекулярно-генетические данные (Cameron et al., 2000; Winchell et al., 2002) с несомненностью свидетельствуют о близости иглокожих и полухордовых. Но и билатерально-симметричным полухордовым также свойственна некоторая асимметричность. Еще с XIX в. известно (Bateson, 1885; Spengel, 1893), и современные исследования это подтверждают (Rupper, Balsler, 1986; Stach, 2002), что пора первого непарного целома (протоцеля) у *Saccoglossus* открывается на левой стороне и это отверстие вполне справедливо гомологизируют с порой левого аксоцеля иглокожих. Недавно были получены данные о том, что у *Saccoglossus kowalevskii* первая жаберная щель на левой стороне развиваются быстрее, чем на правой. Кроме того, на одной из стадий наблюдается временная асимметрия в развитии, которая заключается в том, что на левой стороне жаберных щелей развивается два скелетных элемента, а на правой только один (Kaul-Strehlow, Stach, 2013). Эти черты строения и развития полухордовых доказывают, что им также свойственна небольшая асимметрия, выражающаяся в некотором преобладании левых целомов при развитии. Можно с большой долей вероятности констатировать, что не только предкам иглокожих и хордовых, но и предкам всех вторичноротых была свойственна билатеральная асимметрия, выражающаяся в преимущественном развитии левых

целомов. У хордовых эта асимметрия сохранилась, у иглокожих усилилась, а у полухордовых исходная асимметрия сохранилась лишь как небольшие «следы» в онтогенезе, и, можно предположить, что развитие Nemichordata шло путем усиления билатеральности и нивелирования ассиметричных черт их строения.

Вопрос о происхождении пятилучевой симметрии у иглокожих не рассматривается в настоящей статье. Отмечу только, что, на мой взгляд, наиболее обоснованной представляется гипотеза С. В. Рожнова о возникновении пятилучевой симметрии иглокожих через ассиметричную стадию путем закручивания и замыкания исходной метамерии (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2008, 2010, 2012). У современных иглокожих, в том числе у голотурий, пятилучевая симметрия проявляется, прежде всего, в строении амбулакральной системы, которая является производным гидроцеля. Она представлена амбулакральным кольцом и отходящими от него 5 радиальными амбулакральными каналами. От кольца отходит также каменистый канал (иногда он полимеризируется) и, у голотурий, полиев пузырь(и). От радиальных амбулакральных каналов у большинства голотурий отходят каналы к щупальцам (рис. 2а). У голотурий отряда Synaptida радиальные амбулакральные каналы редуцированы и амбулакральные каналы ротовых щупалец отходят прямо от амбулакрального кольца (рис. 2б). С амбулакральной системой тесно связан ряд других систем органов – нервная система, гемальная система и сопровождающие их системы полостей. Эти системы также имеют сходный пентамерный план строения и представлены соответствующими кольцами (эктоневральное нервное кольцо и гемальное кольцо) от которых отходят ответвления в радиусы. Однако пятилучевая симметрия иглокожих почти никогда не бывает полной и нарушается положением осевого органа (у голотурий он не развит как единое морфологическое целое), каменистого канала, открывающегося на мадрепоровой пластинке (у голотурий в связи с редукцией скелета мадрепоровая пластинка не развивается и каменистый канал исходно открывается наружу медиодорсально за венчиком щупалец). Пятилучевая симметрия у голотурий нарушается также расположением единственного полового отверстия, расположенного вблизи отверстия каменистого канала. Кишечник у голотурий и морских ежей делает заметную петлю, и это петлеобразное строение кишечника является отражением прохождения Eleutherozoa сидячей стадии со ртом и анусом расположенными на противоположной от грунта оральной стороне направленной вверх (Рожнов, 2012) (рис. 3).

Об особенностях пятилучевой симметрии голотурий и отличия ее от пятилучевой симметрии остальных иглокожих речь пойдет ниже при обсуждении возникновения такой специфической черты голотурий, как развития 5 первичных щупалец и 5 радиальных амбулакральных каналов.

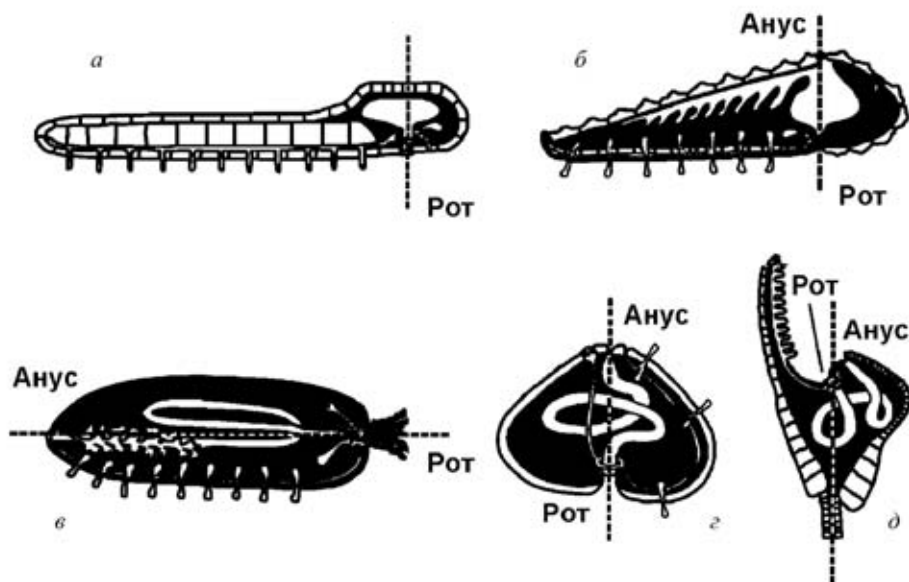


Рис. 3. Схема внутреннего строения и главная ось симметрии: *а* – офиуры, *б* – морской звезды, *в* – голотурии, *г* – правильного морского ежа, *д* – морской лилии (по Рожнов, 1912, изменено).

Наряду с пятилучевой голотурии обладают хорошо выраженной билатеральной симметрией. У голотурий различают передний и задний конец тела и вентральную (с тремя рядами амбулакральных ножек – тривиумом) и дорсальную (с двумя рядами амбулакральных ножек – бивиумом) стороны (рис. 4*е, ж*). Голотурии имеют билатерально-симметричное известковое окологлоточное кольцо, симметричность которого может быть выражена очень сильно (рис. 4*и*). Гонада у голотурий непарная, но она подразделяется на правую и левую части, лежащие по обе стороны медиодорсального мезентерия. При развитии у голотурий медиовентральный радиальный амбулакральный канал, лежащий в билатеральной плоскости голотурий, развивается быстрее остальных. Медиовентральный радиальный эктоневральный тяж начинает развиваться первым и в своем развитии опережает остальные нервы. За ним следуют левый и правый дорсальные нервы, и последним латероventральные (Mashanov et al., 2007).

Ранее многие исследователи (Becher, 1907, 1909; Runström, 1927; Федотов, 1951; Нуман, 1955; Беклемишев, 1964; Kerr, Kim, 1999 и др.) считали, что билатеральная симметрия у голотурий возникла вторично и не связана с билатеральной симметрией свойственной их личиночным стадиям. Керр и Ким (Kerr, Kim, 1999) полагают, что развитие билатеральной симметрии у голотурий было индуцировано внешней средой и затрагивает только признаки внешней морфологии. Исследования развития голотурий семейства Stichopodidae, предпринятые Скотом Смайли (Smiley, 1986)

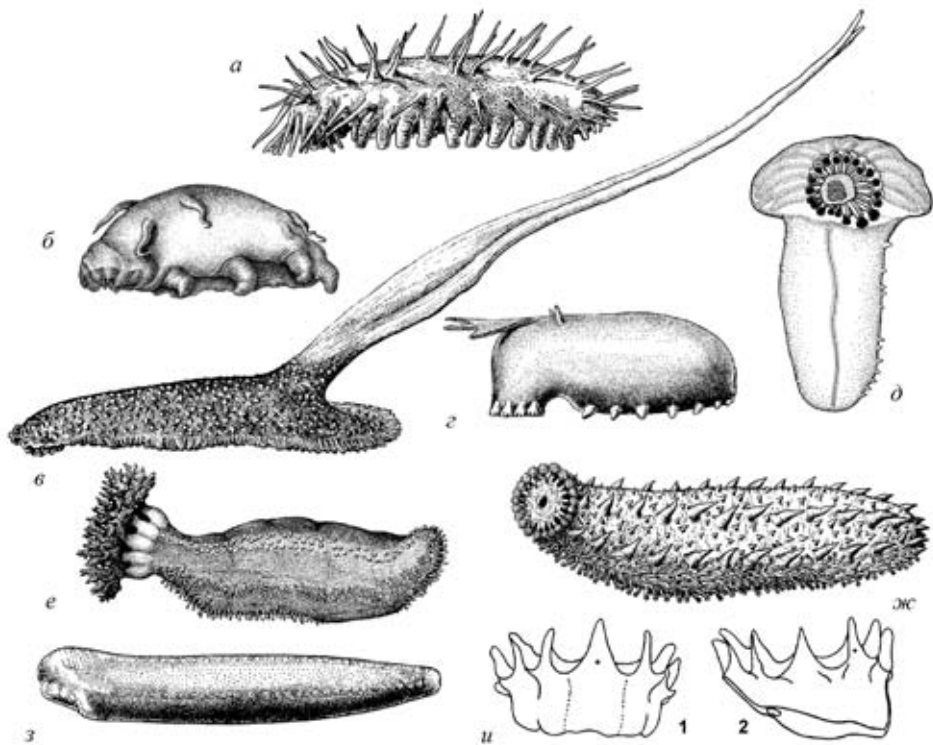


Рис. 4. Билатеральность у голотурий: *a* – *Oneirophanta mutabilis* (Aspidochirotida, Deimatidae); *б* – *Elpidia heckeri* (Elasipodida, Elpidiidae); *в* – *Psychropotes mirabilis* (Elasipodida, Psychropotidae); *г* – *Amperima naresi* (Elasipodida, Elpidiidae); *д* – *Eynyniastes eximia* (Elasipodida, Pelagothuriidae); *е* – *Cucumaria frondosa* (Dendrochirotida, Cucumariidae); *ж* – *Apostichopus japonicus* (Aspidochirotida, Stichopodidae); *з* – *Hadalothuria wolffi* (Gephyrothuriida, Gephyrothuriidae); *и* – известковое глоточное кольцо *Myriotrochus eurycyclus* (Synaptida, Myriotrochidae): 1 – вид с вентральной стороны, 2 – вид с правой стороны (*a, в* – из Hansen, 1975; *б* – из Барановой, 1989; *г, з* – из Hansen, 1956; *д* – по Mitsukuri, 1912 из Kaestner, 1963; *е* – из Иванов и др., 1946; *ж* – из Иванов, Стрелков, 1949; *и* – из Heding, 1935).

и Малаховым и Черкасовой (1991, 1992) показали, что билатеральная плоскость личинки голотурий<sup>4</sup> совпадает с билатеральной плоскостью симметрии взрослого животного. Развитие билатеральности у голотурий, по-видимому, во многом способствовало то, что они перешли к ползанию на вентральной стороне личинки. Таким образом, билатеральная симметрия голотурий не возникла вторично и не является поверхностной, связанной с внешними морфологическими признаками, как полагают Керр и Ким (Kerr, Kim, 1999), а стала развиваться на основе билатеральной, или, если

<sup>4</sup> Как уже было сказано выше, на самом деле у личинок голотурий билатеральная симметрия не является полной – она нарушена неравномерным развитием целомов правой и левой сторон. Поэтому я говорю о билатеральной плоскости личинок голотурий с некоторой долей условности.



быть более точным, билатерально-асимметричной симметрии личинок, а возможно и далеких предков *Deuterostomia*. Это объясняет, почему осевые отношения личинки и взрослой особи у голотурий совпадают, точнее, сохраняют преемственность. Наличие билатеральной плоскости симметрии, совпадающей с плоскостью симметрии личинки резко отличает голотурий от подавляющего большинства иглокожих.

Несмотря на «исходную» билатеральность, несомненно, образ жизни голотурий очень сильно сказывается на степени развития билатеральных черт их морфологии. Усиление черт билатеральной симметрии у голотурий было связано с переходом к подвижному образу жизни (Беклемишев, 1964), что хорошо согласуется с принципом симметрии Пьера Кюри нельзя рассматривать симметрию тела не учитывая симметрии окружающей его среды. Особенно ярко билатеральность проявляется у представителей отряда *Elasipodida* (рис. 4б-д) и голотурий семейства *Deimatidae* (отряд *Aspidochirotida*) (рис. 4а), ведущих подвижный образ жизни (Smirnov, 2012). Большинство представителей этих групп активно передвигаются по субстрату при помощи специально развитых крупных амбулакральных ножек (рис. 4а, б, з). Ряд *Elasipodida* приобрел способность к плаванию и ведет бентопелагический (рис. 4 а) и даже планктонный образ жизни. Амбулакральные ножки у них срослись и образовали специальные передние и задние лопасти, служащие балансиром при плавании и выполняющие роль плавательных лопастей (рис. 4в-д). У обладающих наиболее выраженной среди голотурий билатеральной симметрией *Elasipodida* имеется только две пары статоцистов, расположенных у основания латероventральных радиальных нервов, тогда как в отряде *Synaptida*, также обладающих статоцистами, парные статоцисты располагается у каждого из 5 радиальных нервов. Однако билатеральные черты в строении имеются и у малоподвижных голотурий. Они свойственны и медленно передвигающимся по поверхности грунта голотуриям отряда *Aspidochirotida* (рис. 4ж), и малоподвижным сестонофагам отряда *Dendrochirotida* (рис. 4е) и обитающим в толще грунта голотуриям отрядов *Synaptida* (рис. 4и) и *Molpadiida*. Билатеральные черты строения могут быть развиты у голотурий очень сильно, или быть слабовыраженными, но в той или иной степени билатеральность свойственна всем голотуриям и это свидетельствует о том, что она возникла на самых ранних этапах происхождения класса *Holothuroidea*, до их дифференциации на различные жизненные формы. Билатеральная плоскость симметрии у голотурий совмещается с пятилучевой и проходит через медиоventральный радиус и медиодорсальный интеррадиус. Естественно возникает вопрос, каким же образом произошло совмещение у взрослой стадии онтогенеза голотурий пятилучевой симметрии, которая развилась через асимметричную стадию, и билатеральной симметрии, совпадающей с билатеральной симметрией личиночной стадии?

На мой взгляд, в процессе становления и эволюции голотурий, в том числе и развитию у них билатеральной симметрии, очень существенную роль играли процессы гетерохронии и ее частного случая педоморфоза. Гетерохрония – изменение относительных сроков процессов развития, является, по меткому выражению Рэффа и Кофмена (Raff, Kaufman, 1983) классическим механизмом эволюционных изменений. Гетерохронное развитие частей и органов – мозаичная эволюция играет большую роль в эволюции животных и растений (De Beer, 1958; Simpson, 1961; Takhtajan, 1991; Gould, 1977; McNamara, 1986, 1997; McKinney, McNamara, 1991; McNamara, McKinney, 2005; Мартынов, 2011). «В результате мозаичной эволюции в одном и том же организме мы можем наблюдать наряду со структурами относительно примитивными, т. е. находящимися на относительно низкой ступени развития, также структуры более специализированные. Организм может представлять собой, следовательно, сочетание элементов разной степени эволюционного развития» (Тахтаджан, 1966, с. 26–27). Роль гетерохроний в становлении планов строения у различных классов иглокожих на палеонтологическом материале была показана Рожновым (Рожнов, 2009). Автор в этой статье рассматривал в первую очередь строение ископаемых остатков целых организмов, и класс голотурий по этой причине не был им подробно проанализирован, поскольку ископаемые останки голотурий в подавляющем большинстве представлены отдельными микроскопическими элементами их скелета – склеритами и сегментами известкового глоточного кольца, а находки целых экземпляров ископаемых *Holothurioidea* крайне редки (Smirnov, 2012; Reich, Stegemann, 2013). Ниже я постараюсь восполнить этот пробел путем анализа морфологических особенностей строения голотурий.

Одним из следствий гетерохронии является явление педоморфоза. Педоморфоз играет важную роль в возникновении крупных таксонов животных и растений. Так, Де Бир (De Beer, 1958) приводит длинный список крупных таксонов, которые могли произойти путем педоморфоза. К этому списку, по-моему, несомненно следует добавить и класс *Holothuroidea*.

Предположение о педоморфном происхождении голотурий было высказано еще в XIX в. В настоящее время его поддерживают Бруно Дэвид и Рич Муи (David, Mooi, 1996, 1998; Mooi, David, 1997). Придерживается ее и автор настоящей статьи.

У иглокожих, в частности, у ближайших современных родственников голотурий морских ежей, 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 радиальным каналам, которые растут до конца тела животного и вершины 5 первичных выростов гидроцеля, оказывается удаленными от ротового отверстия и располагаются на противоположной аборальной стороне тела. Зона роста и добавление новых ножек и пластинок происходит в районе, примыкающем к адоральному краю окулярных пластинок, несущих первичную (терминальную) ножку. Развившиеся первыми терминальные нож-

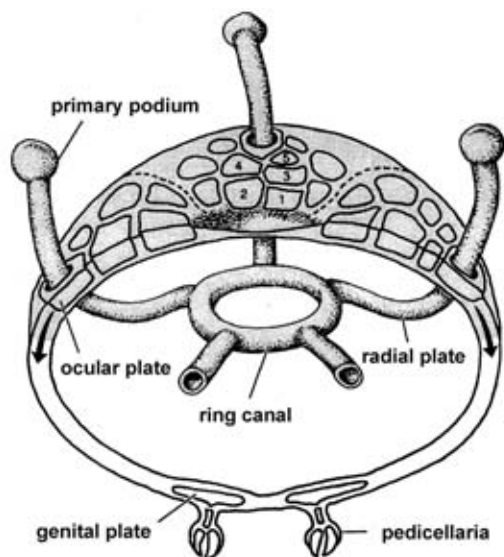


Рис. 5. Схема образования скелетных пластинок у морских ежей – правило окулярных пластинок (из David, Mooi, 1998).

ки оказываются на стороне противоположной ротовому отверстию, самые молодые пластинки оказываются расположенными ближе к апикальной системе, а самые старые ближе ко рту. Муи и Дэвид называют эту последовательность образование амбулакрального скелета и, соответственно амбулакральных ножек, правилом окулярных пластинок Mooi et al., 1994) (рис. 5).

У голотурий 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, располагающимся орально, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на разрастающемся гидроцеле между ними позднее и заканчиваются аборально (рис. 6). Земон (Semon, 1888) обратил внимание на то, что амбулакральные ножки голотурий не образуются терминально, как у других иглокожих, и предположил, что первичные щупальца голотурий гомологичны радиальным амбулакральным каналам остальных иглокожих, а радиальные каналы голотурий являются новообразованием. Такая трактовка первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов голотурий была принята Дэвидом и Муи при разработке ими экстраксиально-аксиальной гипотезы строения иглокожих (David, Mooi, 1996, 1998; Mooi, David, 1997).

По моему предположению (Смирнов, 2008), у голотурий произошло разделение единых радиальных амбулакральных каналов на первичные щупальца и собственно радиальные амбулакральные каналы. Это изменение онтогенеза привело к дифференциации функций амбулакральной системы голотурий. Она подразделилась на: 1) центральную часть представленную амбулакральным кольцом, полиевым пузырем и каменистым каналом; 2) щу-

пальцевый аппарат, выполняющий в основном функцию питания, и 3) радиальные амбулакральные каналы, несущие локомоторную функцию. Изменение онтогенеза на стадии 5 первичных щупалец, которое было вызвано их обособлением, возможно, привело к тому, что развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором все тело личинки резорбируется, а взрослое тело строится практически заново, было прервано на ранней стадии. Онтогенез голотурий стал эволютивным, а само развитие было сильно видоизменено. Утрата катастрофического метаморфоза привела к усилению гетерохронии развития признаков, относящихся к разным координационным цепям, поскольку их развитие перестало быть тесно сцепленным, как это имеет место быть при катастрофическом метаморфозе. У голотурий тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично стали включаться в тело взрослой голотурии.

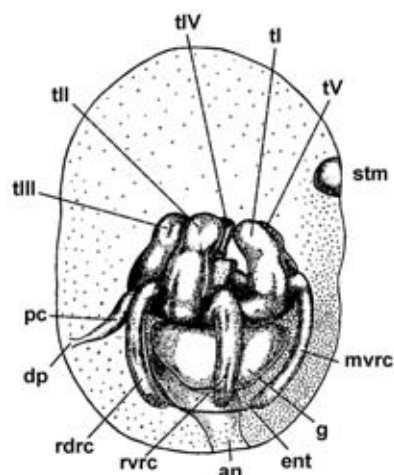


Рис. 6. Развитие амбулакральной системы у *Caudina ransonnetii*. Обозначения: an – анус; dp – дорсальная пора; ent – энтероцель; g – кишечник; mvrc – медиовентральный амбулакральный канал; pc – поровый канал; rdrc – правый дорсальный амбулакральный канал; rvrc – правый вентральный амбулакральный канал; stm – стомодеум; tI–tV – первичные щупальца (по Inaba, 1930).

С большой долей уверенности можно говорить, что в геноме голотурий сохранились данные о структуре и строении радиального комплекса органов (радиальных нервов, эпиневральных, гипоневральных и гемальных каналов), но их развитие, в связи с образованием первичных щупалец и утратой катастрофического метаморфоза, стало происходить видоизмененным путем: при развитии стало возможным использовать тело личинки; радиальные амбулакральные каналы стали закладываться на амбулакральном кольце позже и изменили место своего отхождения; утратился правильный порядок образования амбулакральных ножек – но сохранились способность к их образованию и их строение<sup>5</sup>; радиальные эпиневральные

<sup>5</sup> Закладка амбулакральных ножек у голотурий не в строгом соответствии с правилом окулярных пластинок (Mooi et al., 1994), по-видимому, связана с видоизмененным развитием радиальных амбулакральных каналов и с редукцией скелета. Хауде (Haude, 2002, p. 147) предполагает, что в связи с редукцией скелета был потерян контроль над правильностью образования амбулакральных ножек в меридиональном направлении. Косвенно гомологию радиальных амбулакральных каналов голотурий и морских ежей подтверждает тот факт, что у голотурий самая первая закладывающаяся амбулакральная ножка всегда развивается быстрее остальных и занимает терминальное положение, то есть принимает на себя функцию свойственную терминальной ножке морских ежей.

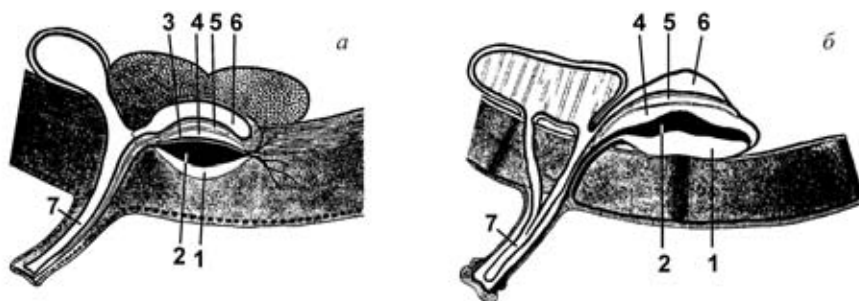


Рис. 7. Срез через радиусы: *а* – голотурии, *б* – морского ежа. Обозначения: 1 – эпиневральный канал; 2 – эктоневральный нервный тяж; 3 – гипоневральный нервный тяж; 4 – гипоневральный канал; 5 – гемальный синус; 6 – радиальный амбулакральный канал; 7 – амбулакральный канал ножки (по Lang, 1984, изменено).

нервные стволы стали развиваться как выросты зачатка эпиневрального нервного кольца; эпиневральные каналы стали развиваться путем образования полости в ткани, лежащей кнаружи от радиальных нервов.

Эквифинальность развития демонстрирует отсутствие однозначной причинной связи между предыдущими и последующими стадиями онтогенеза. Это приводит к тому, что радиальный комплекс у голотурий оказывается чрезвычайно сходным по строению с радиальным комплексом морских ежей (рис. 7) и, в несколько меньшей степени, других Eleutherozoa, несмотря на видоизмененный способ развития. Это, на мой взгляд, свидетельствует об их гомологии (критерий специального качества структур Ремане (Remane, 1956, S. 42-45)), и, соответственно, о гомологии радиальных амбулакров голотурий радиальным амбулакрам остальных иглокожих. Таким образом, хотя топографически радиальный комплекс у голотурий оказывается сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa приблизительно на 36 градусов в «интеррадиальное» положение, а ряд его структур развивается путем эмбрионизации (что не редко происходит в различных группах животных), он является гомологичным радиальному комплексу органов остальных Eleutherozoa и изоморфен им. Поэтому я не могу согласиться с предположением Дэвида и Муи, что после прерывания развития на стадии образование 5 первичных щупалец «позднее при развитии голотурии добавляют *de novo* интеррадиальные структуры внутрь экстраксилярного тела, что придает им поверхностное сходство с радиусами других иглокожих» (подчеркнуто мной) (David, Mooi, 1998, p. 24).

Я полагаю, что у далеких филогенетических предшественников голотурий уже существовали щупальца, развитие которых у предков иглокожих было видоизменено, и щупальца преобразовались в амбулакры. У голотурий щупальца «проснулись» и развились вновь. Так же и радиальные амбулакральные каналы и связанные с ними эктоневральные радиальные

стволы, эктоневральные каналы и радиальные каналы гемальной системы уже существовали у филогенетических предшественников голотурий и информация об их строении сохранилась в геноме голотурий, а сами они не возникли у голотурий *de novo*. Следует отметить, что «поверхностное сходство» между строением амбулакров голотурий и морских ежей заключается не только в сходстве состава и строения у голотурий и морских ежей радиального комплекса органов, но также и в строении амбулакральных ножек тех и других. Только в этих двух классах они имеют склериты и терминальную пластинку (Smith, 1984). Общими синапоморфными признаками морских ежей и голотурий также является наличие перифарингиального и перианального целомов (Smith, 1984). Как справедливо отмечают Рэфф и Кофмен (Raf, Kaufman, 1983, p. 7–8): «По изящному выражению Франсуа Жакоба, эволюция действует путем «перелицовки» старого. Структуры не появляются *de novo*; эволюция предпочитает создавать новшества, видоизменяя уже существующие системы или структуры».

Автор настоящей статьи (Смирнов, 2008) придерживается точки зрения о том, что и первичные щупальца, и радиальные каналы голотурий соответствуют радиальным каналам других Eleutherozoa. У современных Echinodermata радиальные выросты гидроцеля имеют несколько функций. По-видимому, первичной для иглокожих является функция улавливания пищевых частиц амбулакральными ножками и передачи их к ротовому отверстию. У ряда Eleutherozoa амбулакральная система приобрела и локомоторную функцию. Кроме того морфогенетически и топографически развитие амбулакральной системы тесно взаимосвязано с развитием нервной и гемальной систем. У Holothuroidea произошло разделение этих функций. На основе первичных щупалец возникли ротовые щупальца голотурий, которые взяли на себя функцию питания, а за оставшейся частью амбулакральной системы осталась функция передвижения. Освобождение большей части амбулакральной системы от функции питания привело в ряде групп голотурий к развитию специализированных органов, помогающих движению и плаванию – увеличенных в размере амбулакральных ножек, служащих для хождения по грунту, и различных выростов, образованных слившимися амбулакральными ножками. Эти выросты служат как плавательные лопасти и как своеобразные балансиры при плавании (рис. 4в-д).

Данные по эмбриональному развитию амбулакральной системы у голотурий свидетельствуют о ее способности к перестройкам. При развитии большинства голотурий происходит ротация гидроцеля. При этом связь каменистого канала с гидроцелем прерывается, но затем, после ротации, восстанавливается, и каменистый канал вновь соединяется с гидроцелем, но отходит от него уже в другой его части (Runström, 1927) (рис. 10 – аII, аIII и бII, бIII). У современных голотурий имеется от 8 до 30 и более околотротоваых щупалец. Щупальца голотурий различны по происхождению. Из

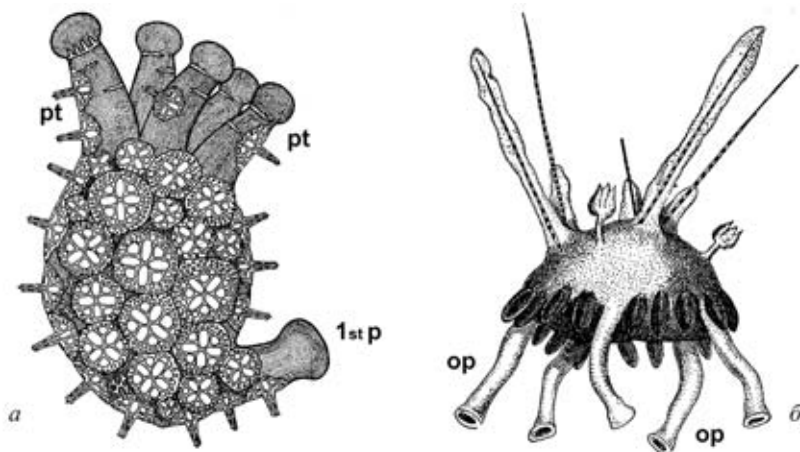


Рис. 8. *a* – молодая голотурия *Apostichopus japonicus*; *б* – морской еж *Arbacia punctulata*. Обозначения: 1st p – первая амбулакральная ножка; pt – первичные щупальца; op – окулярные (терминальные) ножки (*a* – из Малахов, Черкасова, 1992; *б* – по Garman, Colton, 1883 из Dawydoff, 1948).

первичных выростов гидроцеля развивается 5 первичных ротовых щупалец, а остальные вторичные щупальца представляют видоизмененные амбулакральные ножки, но по строению они не отличаются от первичных. В ходе развития у голотурий с развитыми радиальными каналами первичные щупальца теряют связь с амбулакральным кольцом и соединяются с амбулакральными каналами (рис. 2*a*). У утративших радиальные каналы голотурий отряда Synaptida, вторичные щупальца наоборот развиваются прямо на амбулакральном кольце (рис. 2*б*). Эти примеры наглядно показывают способность голотурий не только менять местоположение структур амбулакальной системы, но и их функцию. Очевидно, что лабильность и способность к перестройке и видоизменению амбулакальной системы и связанных с ней органов у голотурий чрезвычайно высока. Необходимо отметить, что на возможность разнесения в пространстве места закладки первичных щупалец и радиальных каналов, указывал ранее Раймунд Хауде (Haude, 1994; 2002). Он считал, что «... геометрически ограниченное пространство между функционально увеличенной базальной частью пищевых щупалец могло стимулировать некоторый относительный сдвиг между щупальцами и радиальными каналами, последние при этом возникали в топографически “фиксированной точке” первых по происхождению радиальных элементов» (Haude, 2002, p. 145), и что «... радиальные органы шарообразного предка сохраняли свою функциональную важность даже после редукции скелета. Поэтому они должны были развиваться в радиальном положении, которое маркируется единственной сохранившейся первой пластинкой предкового амбулакального ряда, то есть радиальным элементом окологлоточного кольца» (Haude, 2002, p. 148). Я, как и Хауде, полагаю, что произошел разрыв между

развитием первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов, а также, что радиальные органы сохранили свою значимость и после редукции скелетных пластинок. Однако я не могу согласиться с тем, что развитие радиальных амбулакральных каналов происходит в исходном радиальном положении. Начальные этапы развития первичных щупалец у голотурий и радиальных каналов остальных иглокожих столь велико (рис. 8), что трудно себе представить, что изменили место развития первичные щупальца. Скорее, изменилось место закладки, по-видимому, исторически более молодой амбулакральной части.

На вопрос о происхождении околотротовых щупалец голотурий может пролить свет строение сестринской (Cameron, 2005 и др.) для иглокожих группы – класса Pterobranchia (тип Hemichordata), которые могли сохранить признаки, свойственные их общим с иглокожими предкам. Если рассматривать гомологию целомов, то уже давно принято (см., напр., прекрасную статью Д.М. Федотова (1923) о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и полухордовых), что гидроцель иглокожих гомогична мезоцелю полухордовых. У птеробранхий парный мезоцель является щупальцевым целомом, выросты которого образуют щупальцевый аппарат – лофофор. Гомологию щупалец голотурий и птеробранхий предполагал Смайли (Smiley, 1988), который рассматривал голотурий как исходную для иглокожих группу. Ниже я предлагаю гипотезу возникновения плана строения голотурий, которая, как мне хочется надеяться, будет проверена дальнейшими исследованиями по биологии развития голотурий.

Можно предположить, что программа развития амбулакральных каналов у иглокожих состоит из двух этапов – щупальцевого и собственно амбулакрального. Скорее всего, иглокожие произошли от предков, которые как современные Pterobranchia имели щупальца, бывшие выростами мезоцеля. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что при развитии иглокожих радиальные амбулакральные каналы закладываются как выросты очень сходные со щупальцами (рис. 8). У Echinodermata выросты мезоцеля свойственные предкам иглокожих были сильно видоизменены и превратились в амбулакральные каналы. Вместе со скелетными элементами они образовали специфичную для иглокожих систему амбулакров. Изначально амбулакральные каналы и ножки несли функцию улавливания и передачи пищевых частиц ко рту, а затем, у свободноживущих Eleutherozoa, приняли на себя и локомоторную функцию. По-видимому, в морфогенезе Eleutherozoa, а, может быть, и всех иглокожих, были закреплены две последовательные программы развития амбулакральных каналов: первая более древняя программа – развитие выростов мезоцеля в виде щупалец, которая на определенной стадии блокируется и переключается на программу развития собственно амбулакральных каналов. Так, при развитии морских ежей развивающиеся первичные щупальца изменяют направ-



ление своего развития, загибаются назад и дают начало амбулакральным каналам. У Eleutherozoa, скорее всего, именно радиальные амбулакральные каналы индуцируют впячивание эпиневральных складок, на дне которых образуются радиальные нервы, а у Ophiuroidea и Echinoidea эти складки замыкаются, в результате чего образуются эпиневральные каналы. У голотурий произошел разрыв между этими двумя последовательными этапами программы. Первая часть программы стала вновь приводить к образованию 5 первичных щупалец, а следующая за ней часть программы – развитие собственно амбулакральных каналов, скорее всего, была видоизменена. Эквивиальность развития приводит к образованию радиального комплекса органов, гомологичного радиальному комплексу органов морских ежей и других Eleutherozoa, информация о строении которого хранится в генотипе голотурий. Но радиальный комплекс органов стал развиваться на новом месте и в личиночном теле голотурий. Из-за произошедшего изменения программы развития амбулакральных каналов была нарушена и строгая последовательность закладки амбулакральных ножек, свойственная морским ежам (правило окулярных пластинок Mooi и David).

Возможность подобной «вторичной рекапитуляции» щупалец не противоречит современным представлениям о морфогенетических механизмах развития. Еще Л.П. Татаринев (1987) указывал, что «... углубление представлений о механизмах онтогенеза, в частности, о латентных потенциях, позволило сделать вывод о возможности вторичного появления у потомка признака, утраченного даже эмбрионами, если только сохраняются, в той или иной форме, морфогенетические механизмы, ответственные за развитие такого признака».

Если за исходные 5 плоскостей пятилучевой симметрии у голотурий принимать плоскости, в которых развиваются 5 первичных щупалец, то плоскости, проходящие через радиусы голотурий, топографически оказываются смещенными приблизительно на 36 градусов по отношению к плоскостям пятилучевой симметрии остальных Eleutherozoa, но радиусы у голотурий по строению являются гомологичными радиусам других Eleutherozoa и изоморфны им, так что можно говорить об их соответствии.

Довольно трудно говорить о гомологии первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов голотурий и амбулакральных каналов других Eleutherozoa, так как они имеют единое происхождение и, как было показано выше, обладают значительной способностью к изменению места расположения и функций. Я попробую предпринять такую попытку исходя из изложенной выше гипотезы. Если считать амбулакральные каналы иглокожих сложным образованием, развитие которого подразделяется на этап образования щупалец и на этап развития собственно амбулакральных каналов, то тогда можно предположить, что первичные щупальца го-



### СТАНДАРТНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ



### ИНТЕРПРЕТАЦИЯ DAVID AND MOOI. ЭКСТРАКСИЛЯРНО-АКСИЛЯРНАЯ ТЕОРИЯ



### ИНТЕРПРЕТАЦИЯ АВТОРА. ГИПОТЕЗА ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ АМБУЛАКРАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОТУРИЙ НА ПЕРВИЧНЫЕ ЩУПАЛЬЦА И РАДИАЛЬНЫЕ АМБУЛАКРАЛЬНЫЕ КАНАЛЫ

Рис. 9. Различные интерпретации гомологии отдельных частей амбулакальной системы голотурий – общепринятая интерпретация, интерпретация Дэвидом и Муи в рамках экстраксиллярно-аксиллярной теории и интерпретация, предложенная автором в настоящей статье (по David, Mooi, 1998 с изменениями и дополнениями).

лотурий гомологичны терминальным щупальцам остальных современных Eleutherozoa, а радиальные каналы голотурий будут гомологичны собственно радиальным каналам остальных иглокожих за исключением их терминальной части (рис. 9).

При переходе к подвижному образу жизни педоморфной «проголотурии», вентральная и дорсальная стороны которой соответствовали вентральной и дорсальной стороне личинки, должна была произойти координация пятилучевой и билатеральной симметрий. Она была неизбежной, поскольку отказ от пятилучевой симметрии и возвращение к строго билатеральной симметрии был невозможен. Пятирадиальная симметрия, по-видимому, оказалось жестко включенной в морфогенез и связанной с развитием таких жизненно важных систем органов как амбулакральная, нервная и гемальная. Следы этого процесса координации отчетливо прослеживаются при развитии амбулакральной системы. Замыкание амбулакрального кольца, которое маркируется положением полиевого пузыря, происходит в медианной плоскости личинки (рис. 10 – I). Каменистый канал располагается дорсально. У большинства голотурий в дальнейшем происходит ротация амбулакрального кольца налево, а полиев пузырь отходит от амбулакрального кольца уже не в медианной плоскости, а слева от нее (рис. 10 – aII, aIII и бI, бIII). При этом связь каменистого канала с ам-

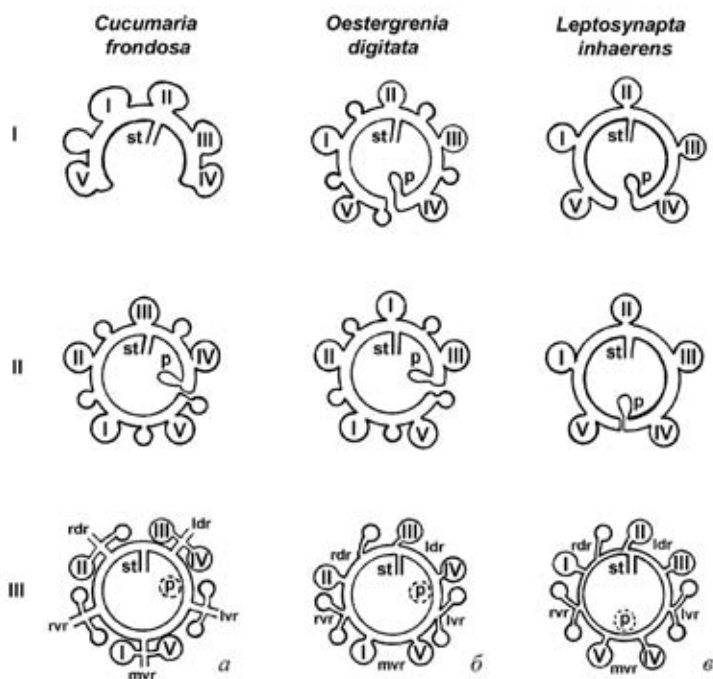


Рис. 10. Схема развитие амбулакральной системы у голотурий (замыкание гидроцеля, ротация гидроцеля, изменение места отхождения каменистого канала от амбулакрального кольца), вид с оральной стороны: I-V – первичные щупальца, обозначенные по системе Ловена; p – полиев пузырь; st – каменистый канал; ldr – левый дорсальный радиус; lvr – левый вентральный радиус; mvr – медиовентральный радиус; rdr – правый дорсальный радиус; rvr – правый вентральный радиус (по Runnström, 1927, изменено).

булакральным кольцом прерывается, а затем восстанавливается, но уже на новом месте (рис. 10 – аI, аII и бI, бII). Каменистый канал при этом сохраняет свое положение в медиодорсальном интеррадиусе рядом с медиодорсальным мезентерием (рис. 10 – а, б). Этот поворот, по-видимому, рекапитулирует стадию перехода от асимметричного к пятилучевому строению у предков современным Eleutherozoa. Следы этой стадии проявляются в наличии у голотурий 2 – 1 – 2 симметрии и билатеральной плоскости (II-P), соответствующей примордиальной плоскости фон Убиша (Von Ubisch, 1913; Hotchkiss, 1995, 1998; Haude, 1994, 1995, 1997, 2002) (рис. 11). Я полагаю, что наличие этой плоскости отражает определенный этап развития Eleutherozoa и, скорее всего, она соответствует

стадии перехода от асимметричного к пятилучевому строению на этапе замыкания подковообразного гидроцеля в кольцо (Рожнов, 2008; Rozhnov, 2012). Смена же места отхождения каменистого канала от амбулакрального кольца (рис. 10 – аI, аII и бI, бII) указывает на произошедший процесс координации пятилучевой и билатеральной симметрий. Однако у некоторых голотурий процесс координации пятилучевой симметрии взрослой стадии и билатеральной симметрии личинки идет еще дальше. В отряде Synaptida у *Leptosynapta inhaerens* и у педоморфной голотурии *Rhabdomolgus ruber* ротации не происходит (рис. 10б). Полиев пузырь сохраняет своё исходное медиовентральное положение, а медиодорсальный каменистый канал не меняет место своего отхождения от амбулакрального кольца. То есть происходит совмещение билатеральной плоскости взрослой голотурий, которая соответствует билатеральной плоскости личинки, с примордиальной плоскостью фон Убиша.

Однако дело не ограничивается только совпадением плоскостей симметрии. В этот процесс у педоморфных голотурий вовлекается и один из основных «асимметричных» органов голотурий – пищеварительная трубка. Голотурии имеют петлеобразный кишечник, который, по-видимому, у

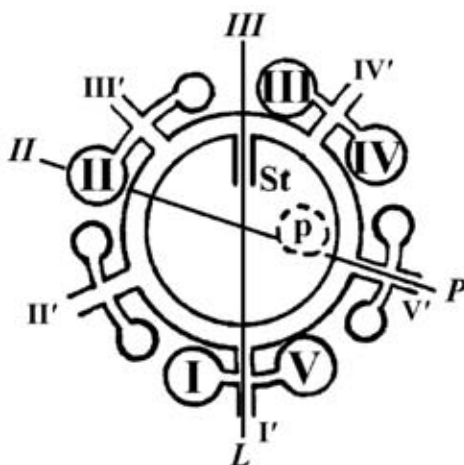


Рис. 11. Схема соотношения осей симметрии у голотурий: I-V – первичные шупальца голотурий, обозначенные по системе Ловена с учетом 2 – 1 – 2 расположения амбулакров по Hotschkiss; I'–V' – радиальные каналы голотурий, сдвинутые приблизительно на 36° в интеррадиальное по отношению к радиусам других Eleutherozoa положение; III-L – билатеральная плоскость симметрии голотурий; II-P – примордиальная плоскость симметрии фон Убиша.

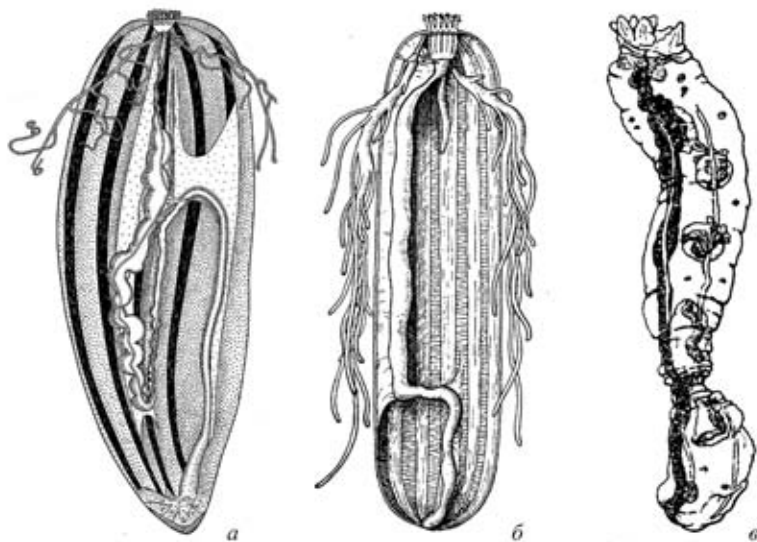


Рис. 12. Прикрепление кишечника у голотурий отряда Synaptida: а – *Chiridota laevis*; б – *Oestergrenia digitata*; в – *Leptosynapta minuta* (а – из Смирнов, 1985; б – из Bather, 1900; в – из Becher, 1906).

них сохранился от сидячей асимметричной стадии, на которой рот и анус находились на противоположной субстрату стороне тела. У большинства голотурий первая нисходящая часть кишечника подвешена к стенке тела на медиодорсальном мезентерии, восходящая – на левом дорсальном, а вторая нисходящая на правом вентральном мезентериях (рис. 12а). У *Leptosynapta inhaerens* кишечник делает лишь незначительную петлю в левом дорсальном интеррадиусе (Cherbonnier, 1953), а у *Oestergrenia digitata* он переходит в правый вентральный практически не делая петли (рис. 12б). У педоморфных Synaptida *Leptosynapta minuta* и *Rhabdomolgus ruber* кишечник не делает петли (Becher, 1906, 1907; Menker, 1970) и на всем своем протяжении прикрепляется в медиодорсальном интеррадиусе (рис. 12в). В данном случае можно говорить о том, что благодаря педоморфозу происходит полная координация пятилучевой и билатеральной симметрий и образованию совершенной пентарадиально-билатеральной симметрии.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Билатеральная плоскость симметрии голотурий соответствует билатеральной плоскости симметрии их личинок и, соответственно, их вентральная и дорсальная стороны соответствуют вентральной и дорсальной стороне личинок.

2. У голотурий произошла дифференциация радиальных амбулаторных каналов на щупальцевую и радиально-соматическую части. 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, а

5 радиальных каналов развиваются позднее между ними. Это привело к дифференциации функций амбулакральной системы голотурий. Она подразделилась на: 1) центральную часть представленную амбулакральным кольцом, полиевым пузырем и каменистым каналом; 2) щупальцевый аппарат, выполняющий в основном функцию питания, и 3) радиальные амбулакральные каналы, несущие локомоторную функцию.

3. Выдвинуто предположения, что подобное строение амбулакральной системы возникло в результате разделения во времени и пространстве ранее единой программы развития амбулакров, которая состояла из двух стадий: развития щупалец и, после блокировки этой стадии, развития собственно амбулакральных каналов. Первая часть программы вновь стала приводить к образованию 5 первичных щупалец, а следующая за ней часть программы – развитие собственно амбулакральных каналов была видоизменена. Радиальные амбулакральные каналы стали закладываться между первичными щупальцами. Радиальные эпиневральные нервные стволы стали развиваться как выросты зачатка эпиневрального нервного кольца, а эпиневральные каналы – путем образования полости в ткани, лежащей снаружки от радиальных нервов. Несмотря на измененное развитие эквивинальность приводит к образованию у голотурий радиального комплекса органов гомологичного таковому морских ежей и других Eleutherozoa. Хотя топографически радиальный комплекс у голотурий сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa, но они являются изоморфными.

4. Изменение онтогенеза на стадии 5 первичных щупалец, которое было вызвано их обособлением, возможно, привело к тому, что развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором все тело личинки резорбируется, а взрослое тело строится практически заново, было прервано на ранней стадии. Онтогенез стал эволютивным, а само развитие было сильно видоизменено. Произошла утрата катастрофического метаморфоза, что привела к усилению гетерохронии развития признаков, относящихся к разным координационным цепям. При этом различные органы стали образовываться гетерохронно. У голотурий тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично включаться в состав взрослого организма. Таким образом голотурии явно являются педоморфной по происхождению группой животных.

5 Педоморфное происхождение объясняет строение таких признаков голотурий как отсутствие осевого комплекса органов в виде оформленной морфологически единой структуры, редуцированный скелет, а также особенности строения их амбулакральной системы – разнесение возникновения во времени и пространстве первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов.

6. У голотурий происходит координация пятилучевой и билатеральной симметрий. Билатеральная симметрия голотурий возникает не заново, а на

основе билатеральной симметрии личинок и, возможно, далеких предков Deuterostomia.

7. В классе Holothuroidea отчётливо прослеживаются следы изменения симметрии на разных стадиях онтогенеза, которые отражают стадии их филогенетического развития. 1) Билатерально-асимметричная стадия, свойственная личинкам голотурий и, возможно, имевшаяся у далеких предков Deuterostomia. 2) Стадия неполной пентарадиальной симметрии (2 – 1 – 2) с асимметричным расположением ряда внутренних органов, свойственная современным Eleutherozoa. Она, скорее всего, отражает стадию перехода от асимметричного к пятилучевому строению на этапе замыкания подковообразного гидроцеля в кольцо и характеризуется наличием примордиальной плоскости фон Убиша. 3) Пентарадиально-билатерально-асимметричная стадия свойственная большинству Holothuroidea, для которой характерно наличие плоскости билатеральной симметрии, совпадающей с билатеральной плоскостью личинки. 4) Стадия полной пентарадиально-билатеральной симметрии, свойственная педоморфным голотуриям из отряда Synaptida, которая характеризуется совмещением билатеральной плоскости взрослых голотурий и, соответственно, билатеральной плоскости личинки, с примордиальной плоскостью фон Убиша и пятилучевой симметрией.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова З.И. 1989. Новый вид голотурий *Elpidia* из Северного Ледовитого океана / Ред. Д.Л. Кальо. Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн: Ин-т геологии АН Эстонской СССР. С. 218–222.
- Беклемышев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Беляев Г.М. 1989. Глубоководные океанические желоба и их фауна. М.: Наука. 256 с.
- Давыдов К.Н. 1914. Курс эмбриологии беспозвоночных. Петербург, Киев: Книгоиздательство «Сотрудник». 502 с.
- Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1946. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. М.: Советская наука. 631 с.
- Иванов А.В., Стрелков А.А. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 101 с.
- Малахов В.В., Черкасова И.В. 1991. Эмбриональное и раннее личиночное развитие голотурии *Stichopus japonicus* var. *armatus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 4. С. 55–67.
- Малахов В.В., Черкасова И.В. 1992. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 9. С. 11–21.
- Мартынов А.В. 2011. Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. М.: КМК. 286 с.

- Рожнов С.В.* 2008. Симметрия и морфогенез: становление пентамерии у иглокожих. Проблемы эволюционной морфологии животных / Ред. Ю. В. Мамкаев. Тр. С.-Пб. об-ва естествоиспыт. Сер. 1. Т. 97. **Эволюционная морфология животных**. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Ч. 1. С. 69–89.
- Рожнов С.В.* 2009. Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 155–166.
- Рожнов С.В.* 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // Онтогенез. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Рожнов С.В.* 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Смирнов А.В.* 1985. *Chiridota laevis* O. Fr. Mueller / Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Т. 3. М.: Высшая школа. С. 348–356.
- Смирнов А.В.* 2008. Особенности строения класса Holothuroidea, его положение в системе типа Echinodermata и происхождение / Ред. Ю.В. Мамкаев. Тр. С.-Пб об-ва естествоиспыт. Сер. 1. Т. 97. **Эволюционная морфология животных**. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Ч. 1. С. 91–110.
- Татаринов Л.П.* 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 251 с.
- Тахтаджян А.Л.* 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука. 612 с.
- Федотов Д.М.* 1923. К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и полухордовых // Изв. Биологического научно-исследовательского института при Пермском университете. Т. 2. Вып. 1. С. 1–11.
- Федотов Д.М.* 1951. Тип иглокожих (Echinodermata) / Ред. Л.А. Зенкевич. Руководство по зоологии. Беспозвоночные. Т. 3. Ч. 2. М.: Советская наука. С. 460–591.
- Bateson W.* 1885. The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a suggestion on the affinities of the Enteropneusta // Quart. j. microscopical sci. N. ser. V. 25. P. 81–128.
- Bather F.A.* 1900. The Echinoderma / Ed. E.R. Lankaster. A treatise on zoology. Pt III. London: Adam & Charls Black. 344 p.
- Becher S.* 1906. Über *Synapta minuta* n. sp., eine Brutpflegende Synaptide der Nordsee, und über die contractilen Rosetten der Holothurien // Zool. anzeiger. Bd 30. Nr. 16. S. 505–509.
- Becher S.* 1907. *Rhabdomolgus ruber* Keferstein und die Stammform der Holothurien // Zeit. wissenschaft. zool. Bd 88. S. 545–689.
- Becher S.* 1909. Die Stammesgeschichte der Seewalzen // Ergebnisse und fortschritte zool. Bd 1. S. 403–490.
- Cameron C.B.* 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological character // Can. j. zool. V. 83. P. 196–215.
- Cameron C.B., Garey J.R., Swalla B.J.* 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // Proc. nat. acad. sci. USA. V. 97. № 9. P. 4469–4474.



- Cherbonnier G.* 1953. Recherches sur les Synaptes (Holothuries apodes) de Roscoff // Arch. zool. experiment. gén. T. 90. Fasc. 3. P. 163–185.
- David B., Mooi R.* 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata // Com. ren. l'Académie sci. Sér. 3. Sci. de la vie. T. 319. P. 577–584.
- David B., Mooi R.* 1998. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology / Eds R. Mooi, M. Telford. Echinoderms: San Francisco. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 155–164.
- Dawydoff C.* 1948. Embryologie des Échinodermes / Ed. P.-P. Grasse. Traité de zoologie. T. 11. Paris: Masson et C<sup>ie</sup> éd. P. 277–363.
- De Beer G. R.* 1958. Embryos and ancestors. 3 ed. Oxford: Clarendon press. 117 p.
- Garman H., Colton B.* 1883. Some notes on the development of *Arbacia punctulata* Lam // Stud. biol. lab. Johns Hopkins univ. V. 2. P.247–255.
- Gould S.J.* 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge Massachusetts, London: the Belknap Press of Harvard univ. press. 501 p.
- Hansen B.* 1956. Holothurioidea from depth exceeding 6000 meter // Galathea rep. V. 2. P. 33–54.
- Hansen B.* 1975. Systematics and biology of the deep-sea holothurians. Pt 1. Elaspoda. Galathea rep. V. 13. 262 p.
- Haude R.* 1994. Fossil holothurians: Constructional morphology of the sea cucumber, and the origin of the calcareous ring / Eds B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux. Echinoderms through time. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 517–522.
- Haude R.* 1995. Die Holothurien-Konstruktion: Evolutionsmodell und ältester Fossilbericht // N. jb. geol. paläont. Abh. Bd 195. № 1–3. S. 181–198.
- Haude R.* 1997. *Nudicorona*, eine devonische Holothurie // Fossilien. Jg. 14. Hf. 1. S. 50–57.
- Haude R.* 2002. Origin of the holothurians (Echinodermata) derived by constructional morphology // Mitteilungen mus. natur. Berlin. Geowissenschaften. Rh. 5. S. 141–153.
- Heding S.* 1935. *Myriotrochus eurycylus* n. sp. A new pedate holothurian from the Kara-Sea // Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København. Bd 98. P. 229–234.
- Hotchkiss F.H.C.* 1995. Lovén's law and adult ray homologies in echinoids, ophiuroids, edriasteroids, and ophiocistoid (Echinodermata: Eleutherozoa) // Proc. biol. soc. Washington. V. 108. № 3. P. 401–435.
- Hotchkiss F.H.C.* 1998. A “rays-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms // Paleobiology. V. 24. № 2. P. 200–214.
- Hyman L.H.* 1955. The invertebrates: Echinodermata // The coelomate Bilateria. V. 4. New York, Toronto, London: McGraw-Hill Book Company. 763 p.
- Inaba D.* 1930. Notes on the development of a holothurian, *Caudina chilensis* // Sci. rep. Tôhoku imp. univ. 4 ser. (Biol.). V. 5. № 2. P. 215–248.

- Jefferies R.P.S.* 1979. The origin of chordates – a methodological essay / Ed. M.R. House. The origin of major invertebrates groups. London: Academic Press. P. 443–477.
- Kaestner A.* 1963. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Teil I: Wirbellose. Lief. 5. S. I–VI, 981–1423.
- Kaul-Strehlow S., Stach T.* 2013. A detailed description of the development of the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* using SEM, TEM, Histology and 3D-reconstructions // *Front. zool.* 2013. V. 10. № 53 (6 September 2013) <http://www.frontiersinzoology.com/content/10/1/53>.
- Kerr A., Kim J.* 1999. Bi-penta-bi-decaradial symmetry: a review of evolutionary and developmental trends in Holothuroidea (Echinodermata) // *J. experiment. zool. Pt B: Molecular and developmental evolution.* V. 285. P. 93–103.
- Lang A.* 1894. Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie. Zweite Abtheilung. Jena: Verlag von Gustav Fisher. 1888. S. 567–1198.
- Ludwig H.* 1889–1892. Die Seewalzen. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier Reichs. Bd 2. Abt 3. Echinodermen (Stachelhäuter). Buch 1. 460 s.
- Mashanov V.S., Zueva O.R., Heinzeller Th., Dolmatov I.Yu.* 2006. Ultrastructure of the circumoral nerve cords in holothurians (Echinodermata) // *Zoomorphology.* V. 125. P. 27–38.
- Mashanov V.S., Zueva O.R., Heinzeller Th. et al.* 2007. Developmental origin of the adult nervous system in a holothurian: an attempt to unravel the enigma of neurogenesis in echinoderms // *Evol. develop.* V. 9. № 3. P. 244–256.
- McKinney M.L., McNamara K.J.* 1991. Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York, London: Plenum press. 437 p.
- McNamara K.J.* 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. paleontol.* V. 60. № 1. P. 413.
- McNamara K.J.* 1997. Schapes of time: the evolution of growth and development. Baltimore, London: the Johns Hopkins univ. press. 342 p.
- McNamara K.J., McKinney M.L.* 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution // *Paleobiology.* V. 31. Suppl. 2. P. 17–26.
- Menker D.* 1970. Lebenszyklus, Jugendentwicklung und Geschlechtsorgane von *Rhabdomolgus ruber* (Holothuroidea: Apoda) // *Marine biol.* V. 6. P. 167–186.
- Metschnikoff E.* 1869. Ueber die Systematische Stellung von *Balanoglossus* // *Zool. anziger.* Bd 4. S. 139–143, 153–157.
- Mitsukuri K.* 1912. Studies on Actinopodous Holothurioidea // *J. coll. sci. imp. univ. Tokyo.* V. 29. Art. 2. P. 1–284.
- Mooi R., David B.* 1993. Ontogeny and origin of the brooding system in Antarctic urchin (Echinodermata, Holasteroidea) // *Zoomorphology.* V. 113. P. 69–78.
- Mooi R., David B.* 1997. Skeletal homologies of echinoderms // *Paleontol. soc. pap.* V. 3. P. 305–335.
- Mooi R., David B., Marchand D.* 1994. Echinoderm skeletal homologies: classical morphology meets modern phylogenetics / Eds B. David, A. Guille, J.-P. Feral, M. Roux. Echinoderms through time. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 87–97.

- Raff R.R., Kaufman T.C. 1983. Embryos, genes, and evolution. The developmental-genetic basis of evolutionary changes. London, N-Y: Collier Macmillan publ. 424 p.
- Reich M. 2013. How many species of fossil holothurians are there? / Ed. J. Craig. Echinoderms in a Changing World: Proc. 13 Intern. echinoderm conf. January 5-9 2009, Univ. Tasmania, Hobart Tasmania, Australia. London: Taylor & Francis Group. P. 23–51.
- Reich M., Stegemann T.R. 2013. Holothurian body fossil (Echinodermata) from various Phanerozoic Fossil Lagerstätten: an overview / Eds J. Reitner, Q. Yun, W. Yongdong, M. Reich. Palaeobiol. geobiol. fos. Lagerstätten through Earth History. A joint conf. “Paläontologische Gesellschaft” and “Palaeontological Society of China”, Göttingen, Germany, September 23-27, 2013. Univ. Göttingen. P. 130–131.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. Zweite Auflage. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. Geest & Portig K.G. 364 S.
- Rogacheva A., Gebruk A., Alt C.H.S. 2012. Swimming deep-sea holothurians (Echinodermata: Holothuroidea) on the northern Mid-Atlantic Ridge // Zoosymposia. V. 7. P. 213–224.
- Rozhnov S.V. 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the early paleozoic // Paleontol. j. V. 36. Suppl. № 6. P. 525–674.
- Rozhnov S.V. 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the Echinoderms // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 780–792.
- Runnström S. 1927. Über die Entwicklung von *Leptosynapta inhaerens* (O.Fr. Müller) // Bergens mus. Årbok. naturvidensk. rekke. № 1. S. 1–80.
- Ruppert E.E., Balser E.J. 1986. Nephridia in the larvae of hemichordates and echinoderms // Biol. bul. V. 171. P. 188–196.
- Selenka E. 1876. Zur Entwicklung der Holothurien (*Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie // Zeit. wissenschaft. zool. Bd 27. Hf. 2. S. 155–178.
- Semon R. 1888. Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen // Jenischen zeit. naturwissen. Bd 22. (N. F. Bd. 15). S. 175–309.
- Simpson G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. N-Y: Columbia univ. press. 247 p.
- Smiley S. 1986. Metamorphosis of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) and its phylogenetic implication // Biol. bul. V. 171. P. 611–631.
- Smiley S. 1988. The phylogenetic relationships of holothurians: a cladistic analysis of the extant echinoderm classes / Eds C.R.C. Paul, A.B. Smith. Echinoderm phylogeny and evolutionary biology. Oxford: Clarendon press. P. 69–84.
- Smirnov A.V. 2012. System of the class Holothuroidea // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 793–832.
- Smith A.B. 1984. Classification of the Echinodermata // Palaeontology. V. 27. Pt 3. P. 431–459.

- Spengel J.W.* 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. V. 18. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 762 p.
- Stach T.* 2002. Minireview: on the homology of the protoceol in Cephalochordata and 'lower' Deuterostomia // Acta zool. V. 83. P. 25–31
- Takhtajan A.* 1991. Evolutionary trends in flowering plants. N-Y: Columbia univ. press. X+241 p.
- Von Ubisch L.* 2013. Die Anlage und Ausbildung des Skelettsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larvae und Imago // Zeits. Wissenschaftliche Zool. Bd 104. S. 119–156.
- Winchell C.J., Sullivan J., Cameron C.B.* et al. 2002. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data // Molecular biol. evol. V. 19. № 5. P. 762–776.

## **SEA CUCUMBERS SYMMETRY (ECHINODERMATA: HOLOTHIROIDEA)**

**A.V. Smirnov**

In this paper we analyze different types of symmetry, which exists in the class Holothuroidea. They refer to stages of evolutionary development of this group and a role of paedomorphosis in its origin. A new hypothesis, which explains a peculiar structure of sea cucumbers ambulacral system, was set up. We suppose that this peculiarity is connected with the spatial and temporal separation of the primary radial tentacles and radial ambulacral channels development. We argue a homology of radial ambulacral channels of sea cucumbers and radial ambulacral channels of other Eleutherozia.

*Keywords:* sea cucumbers, symmetry, paedomorphosis, heterochrony.