

## СИММЕТРИЯ, АСИММЕТРИЯ И ДИССИММЕТРИЯ У МОРСКИХ ЕЖЕЙ

**А.Н. Соловьёв**

Палеонтологический институт РАН, Москва  
[ansolovjev@mail.ru](mailto:ansolovjev@mail.ru)

Рассмотрены развитие двусторонней симметрии панциря морских ежей в процессе экзоциклизации, а также явления диссимметрии, проявляющиеся в структуре парных интерамбулакров и апикальной системы. Своеобразная метамерия свойственна амбулакральным полям, для отдельных элементов которых характерна симметрия подобия – операция трансляции в каждом поле приводит к повторению формы, но не происходит равного совмещения отдельных пластинок. Значительная асимметрия петалоидов у некоторых неправильных морских ежей связана с выполнением амбулакральными ножками различных функций в смежных рядах петалоидов.

Правильным морским ежам свойственна радиальная пятилучевая симметрия, правильность которой нарушена рядом плоскостей симметрии. Наиболее выражены – мадрепоровая плоскость, которая проходит через 2-й интерамбулак и V-й амбулак (в ней находится мадрепорит) и плоскость Ловена, проходящая через III-й амбулак и 5-й интерамбулак (рис. 1). Известно, что у формирующихся в процессе метаморфоза правильных (*Paracentrotus lividus*, *Echinus microtuberculatus*, *Arbacia pustulosa*) и неправильных (*Echinocardium cordatum*) морских ежей в расположении скелетных пластинок, педицеллярий и игл различается билатеральная симметрия, плоскость которой пересекается с плоскостью симметрии личинки – эхиноплутеуса по продольной оси личинки под прямым углом. Затем эта «примордиальная билатеральная симметрия» сменяется радиальной симметрией, которая у правильных морских ежей становится окончательной, а у неправильных вырабатывается новая билатеральная симметрия, плоскость которой (упомянутая выше плоскость Ловена) не совпадает с «примордиальной плоскостью» (Иванова-Казас, 1978).

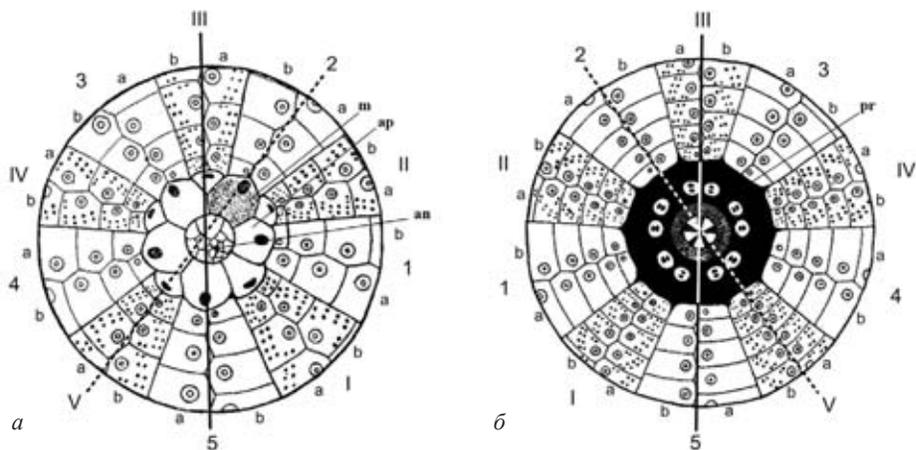


Рис. 1. Схема строения панциря правильного морского ежа *Echinus* (*a* – вид с аборальной и *б* – оральной сторон). Обозначения: *ap* – апикальная система, *m* – madreporит, *an* – анус, *pr* – перистом; римскими цифрами обозначены амбулакральные поля; арабскими цифрами обозначены интерамбулакральные поля; сплошной линией показана плоскость Ловена, пунктирной линией – madreporовая плоскость (по: Дьяконов, 1923; изменено).

Диссимметрия панциря проявляется необычным образом у правильных морских ежей кайнозойского семейства *Echinometridae* (рис. 2). У ряда родов этого семейства панцирь имеет эллиптическую форму; длинная ось эллипса пересекает ось, соответствующую плоскости Ловена под углом. У разных родов этого семейства эта ось располагается тремя способами: (1.) через окулярную пластинку I и генитальную 3 (род *Echinometra*), (2.) через окулярную пластинку II и генитальную 4 (род *Heterocentrotus*), (3.) через окулярную пластинку IV и генитальную 1 (род *Zenocentrotus*). Таким образом, панцирь в случае (2.) можно условно считать левым, а в случае (3.) – правым и они составляют диссимметричную пару (Moore, Fell, 1966). Большинство

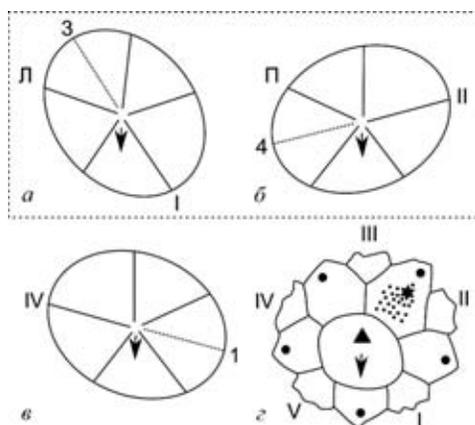


Рис. 2. Необычная (эллиптическая) форма панциря у правильных морских ежей семейства *Echinometridae*: *a* – *Echinometra* (продольная ось проходит через амбулакр I и интерамбулакр 3); *б* – *Heterocentrotus* (продольная ось проходит через амбулакр II и интерамбулакр 4); *в* – *Zenocentrotus* (продольная ось проходит через амбулакр IV и интерамбулакр 1); *г* – апикальная система. Панцири *Echinometra* и *Heterocentrotus* можно рассматривать как левый (Л) и правый (П) энантиоморфы. Обозначения: ▲ анус; \* madreporит; ↓ направление перемещения ануса к заднему краю панциря (по: Moore, Fell, 1966; изменено).

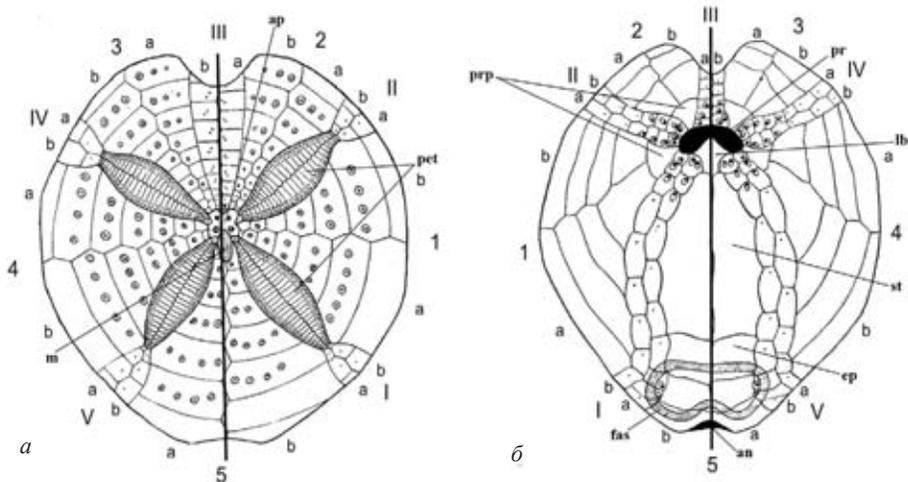


Рис. 3. Схема строения панциря современного неправильного морского ежа (*Spatangus*): вид с аборальной и оральной сторон. На оральной стороне видно симметричное расположение стернальных (st) и эпистернальных (ep) пластинок пластрона, а также парных интерамбулакров 2 и 3; 1 и 4. Обозначения: ap – апикальная система, m – мадрепорит, pr – перистом, prp – приротовые непарные интерамбулакральные пластинки, lb – лабрум, fas – субанальная фасциола, pet – петалоиды; сплошной линией показана плоскость Ловена (по: Дьяконов, 1923; изменено).

эхинометрид обитает на коралловых рифах, в полостях и извилистых ходах известкового субстрата; некоторые являются сверлильщиками. По-видимому, форма панциря этих морских ежей дает преимущество для обитателей соответствующих биотопов и связана с их образом жизни. Вероятно их правизна или левизна не играют в данном случае существенной роли. Она определяется ранними стадиями постларвального онтогенеза, в частности, порядком закладки тех или иных пластинок при метаморфозе. Плоскость Ловена слабо проявляющаяся у правильных морских ежей, хорошо распознается у неправильных морских ежей, т. к. вдоль нее происходит смещение к заднему краю панциря перипрокта, вышедшего из апикальной системы (процесс экзоциклизации) (Соловьёв, Марков, 2004), а перистома – к его переднему краю; она становится, по-существу, сагиттальной плоскостью и относительно нее происходят все преобразования симметрии тела.

Формирование двустороннесимметричного панциря наиболее ярко проявляется в эволюции отряда Spatangoida (зеркально равные структуры нижней поверхности панциря – пластрон с крупными стернальными пластинками, амфиплакоидные парные интерамбулакры; этмолитическая апикальная система с четырьмя или двумя генитальными порами и сильно вытянутом мадрепоритом, разделяющим задние генитальные и окулярные пластинки) (Соловьёв, 1983). Наибольшего совершенства двусторонняя симметрия достигает у кайнозойских представителей отряда (рис. 3). До-

казаны очевидные преимущества экзоциклизма и указанных симметрических преобразований; они были связаны с освоением рыхлых донных осадков и с необходимостью активного передвижения в толще грунта закапывающихся форм, каковыми являются большинство спатангоидов. Вместе с тем, встречаются различные отклонения от правильной двусторонней симметрии. Отметим некоторые из них. В некоторых эволюционных линиях, например, в линии позднемиоценового рода *Micraster* (Пославская, Москвин, 1959; Пославская, Соловьёв, 1964, 1998, 2009) асимметричными становятся адоральные части 1-го (правого) и 4-го (левого) интерамбулакров – и это сохраняется у всех более поздних видов вплоть до позднего кампана. В 1-м интерамбулакре образуется в сантоне у *M. rostratus* меридоплакоидная структура – к приротовой пластинке примыкает одна следующая за ней пластинка, а 4-й интерамбулакр всегда остается амфиплакоидным (к приротовой пластинке примыкают две пластинки). Эти виды с такой структурой интерамбулакров можно назвать «правыми» (левых энантиоморфов среди них нет); этот феномен можно считать проявлением диссимметрии (рис. 4). Механизмы значительных изменений конфигурации пластинок и их относительного размера в процессе онто-филогенеза

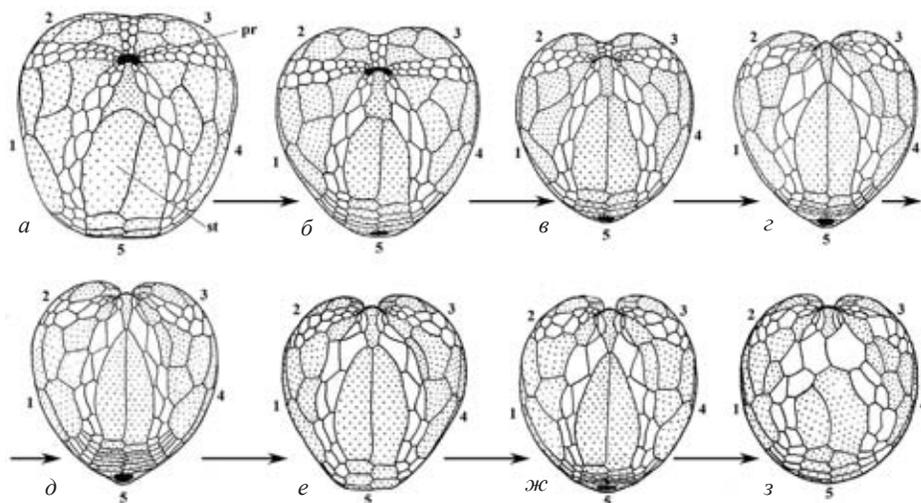


Рис. 4. Эволюционная линия позднемиоценового рода *Micraster*. Панцири изображены с оральной стороны; интерамбулакры заполнены точками: *a* – *Micraster subglobus* Posl., нижняя часть верхнего турона, *б* – *Micraster cortestudinarium* Goldf., верхний турон – нижний коньяк, *в* – *Micraster coranguinum* Klein, верхний коньяк – нижний сантон, *г* – *Micraster rostratus* Mant., сантон, *д* – *Micraster schroederi* Stoll., нижняя часть нижнего кампана, *е* – *Micraster coravium* Posl., верхняя часть нижнего кампана, *ж* – *Micraster brongniarti* Herbert, верхний кампан, *з* – *Micraster grimmensis* Nietsch., верхняя часть верхнего кампана. Обозначения: *pr* – перистом, *st* – стеральные пластинки пластрона; арабскими цифрами обозначены интерамбулакры (Пославская, Москвин, 1959; Соловьёв, 1998).

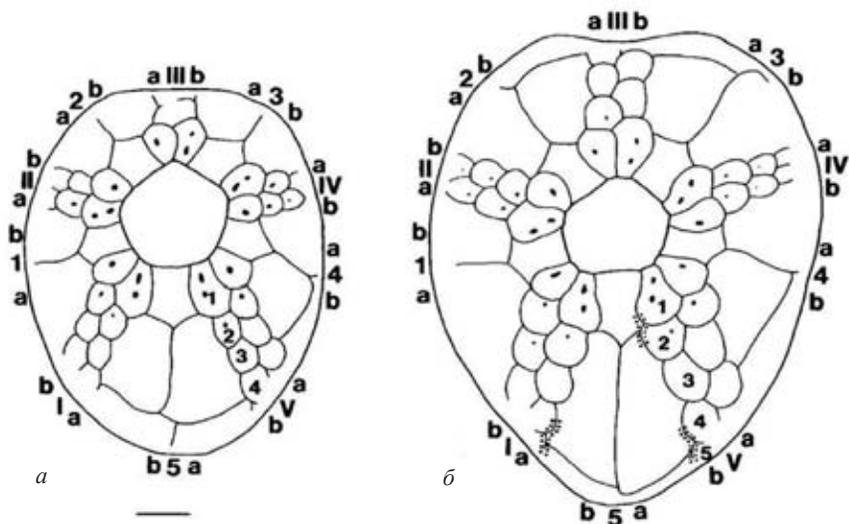


Рис. 5. Адоральные части панциря ювенильных экземпляров *Echinocardium cordatum* на панцире длиной: *a* – 1,45 мм и *б* – 3,1 мм. Параллельные ряды точек покрывают зоны транслокации пластинок. Масштабные линейки 0,2 мм (McNamara, 1987).

объясняются явлением меридиональной и экваториальной транслокации. В результате этого явления происходит неравномерный рост и резорбция участков пластинок, приводящие к «скольжению» швов между отдельными пластинками (рис. 5, 6) (McNamara, 1987).

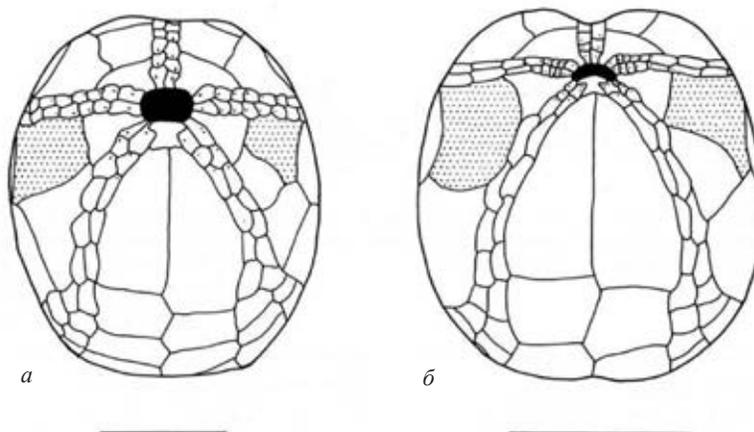


Рис. 6. Расположение адоральных пластинок: *a* – у ювенильного и *б* – взрослого экземпляров *Protaster australis*. Видна онтогенетическая экспансия вторых пластинок интерамбулакров 1б и 4а (заполнены точками) путем экваториальной транслокации между пластинками 1 и 2 смежных интерамбулакральных рядов – соответственно 1а и 4б. Масштабная линейка для ювенильного экземпляра – 5 мм, для взрослого – 40 мм (McNamara, 1985).

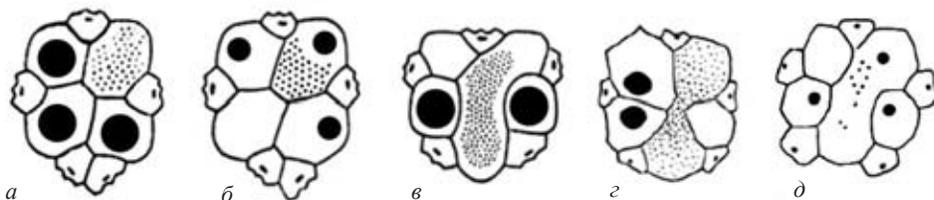


Рис. 7. Редукция генитальных пор на разных генитальных пластинках в апикальной системе морских ежей отряда Spatangoida: а – *Cyclaster*, верхний мел (отсутствует пора на 2-й пластинке – мадрепорите), б – *Orthaster*, верхний мел (отсутствует пора на 4-й пластинке), в – *Kertaster*, палеоцен (отсутствует поры на 2-й и 3-й пластинках), г – *Plesiopatagus*, эоцен (отсутствует поры на 1-й и 2-й пластинках), д – *Anabrissus*, совр. (отсутствует пора на 3-й пластинке). См. также рис. 8.

Другие проявления диссимметрии мы встречаем в структуре апикальной системы. Это связано с редукцией одной или двух гонад и соответственно – генитальных пор на разных генитальных пластинках (рис. 7).

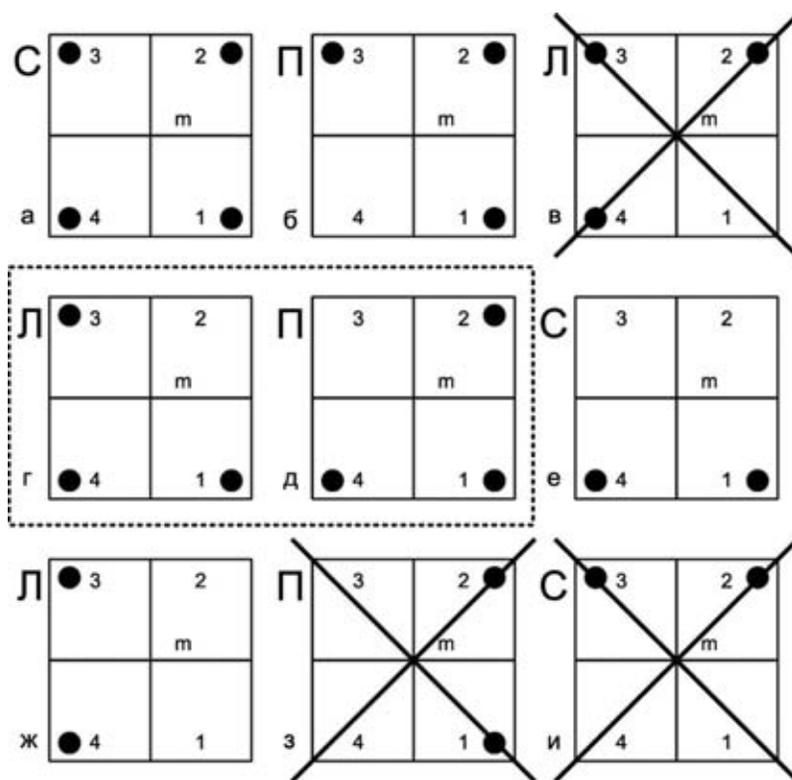


Рис. 8. Схема расположения генитальных пор на генитальных пластинках (1-4) апикальной системы морских ежей отряда Spatangoida (окулярные пластинки не показаны). С – симметричное расположение пор; П – “правые” формы, Л – “левые” формы; не встречающиеся сочетания зачеркнуты; m – мадрепорит; г и д – левый и правый энантиморфы.

Назовем левыми диссимметрические модификации, когда сохраняются поры (одна или две) на 3-й и 4-й (левых) генитальных пластинках и правыми те модификации, у которых сохраняются одна или две поры на 1-й и 2-й (правых) пластинках. Частота встречаемости этих модификаций различны (рис. 8). Из 9-ти возможных вариаций три никогда не встречаются. Только две модификации составляют «зеркальную пару»: левая (отсутствует пора на 2-й пластинке) и правая (отсутствует пора на 3-й пластинке) при этом отсутствие поры на 2-й пластинке (мадрепорите) – явление обычное (начиная с конца позднего мела оно присутствует у представителей нескольких семейств – *Cyclasteridae*, *Shizasteridae*, *Isasteridae* и др.), а отсутствие поры на 3-й пластинке встречено только у одного современного рода *Anabrissus* (семейство *Brissidae*) (рис. 7д). Редукцию поры на мадрепорите легче объяснить функционально; при общей тенденции к олигомеризации гонад, потеря этой гонады является наиболее естественной, т. к. это «освобождает» место в том секторе полости тела, где находится осевой комплекс органов.

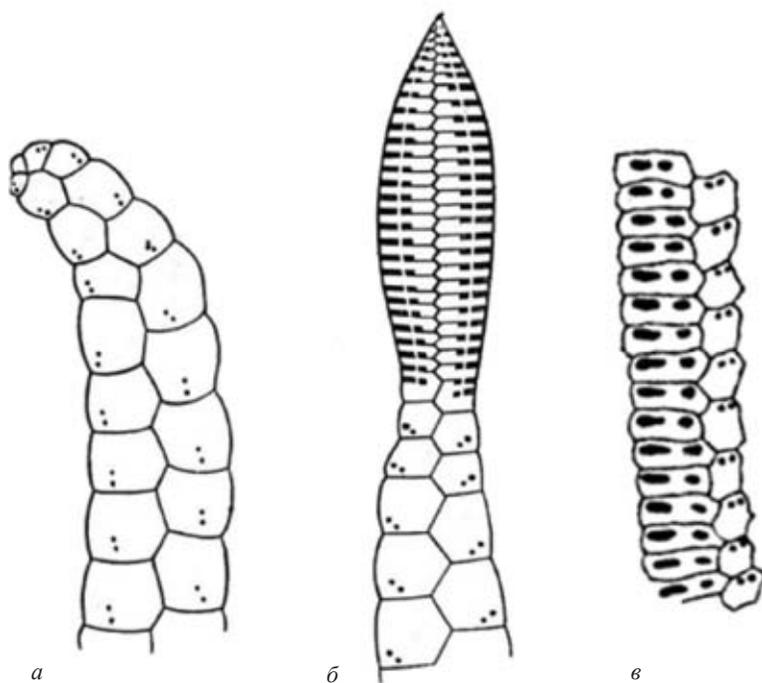


Рис. 9. Адапикальные части амбулакров морских ежей отряда *Spatangoida*: *а* – ленто-видный, *б* – петалоидный, *в* – часть левого переднего петалоида амбулакра IV, **неправильного** морского ежа *Washitaster longisulcus* (*Spatangoida*, *Toxasteridae*), альб США (видно резко асимметричное строение левой и правой ветвей петалоида). (Соловьёв, 1971; Марков, Соловьёв, 2002).

Рассматривая симметрию у морских ежей, надо сказать и о ее проявлении в отдельных органах. Это касается прежде всего амбулакров (рис. 9). Для них характерна симметрия подобия. В типичном случае, проводя операцию трансляции в каждом амбулакральном поле, мы видим повторяющуюся форму отдельных пластинок, но не получаем равного их совмещения. Однако у правильных морских ежей правый и левый ряды в них идентичны по форме и количеству пластинок (рис. 1). У неправильных морских ежей, особенно у спатангоидов, картина существенно иная (рис. 3, 9). Так, в петалоидных частях амбулакров отдельные ряды в каждом поле могут быть резко асимметричны и отличаться по форме, величине и количеству пластинок, что связано с выполнением амбулакральными ножками различных функций – дыхания, осязания, очистки панциря и др. (рис. 9в). Таких примеров очень много.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дьяконов А.М. 1923. Морские ежи (Echinoidea). Иглокожие (Echinodermata). Т. 1. Вып. 1. Фауна России и сопредельных стран / Ред. Н.В. Насонов. Петроград. 361 с.
- Иванова-Казас О.М. 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 166 с.
- Марков А.В., Соловьёв А.Н. 2002. Морские ежи рода *Washitaster (Spatangoida)*, морфология и систематическое положение // Палеонтол. журн. № 4. С. 45–56.
- Пославская Н.А., Москвин М.М. 1959. Морские ежи. Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма / Ред. М.М. Москвин. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та природных газов. М. С. 242–304.
- Пославская Н.А., Соловьёв А.Н. 1964. Класс Echinoidea (морские ежи). Отряд *Spatangoida* / Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погоноферы, щетинкочелюстные. М.: Недра. С. 174–189.
- Соловьёв А.Н. 1983. Симметрия морских ежей спатангоидов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Т. 58. Вып. 4. С. 45.
- Соловьёв А.Н. 1998. Эволюционные линии некоторых меловых и кайнозойских родов морских ежей и их интерпретация. Тез. докл. 44 сес. Палеонтол. об-ва. СПб. С. 94–95.
- Соловьёв А.Н. 2009. Семогенез как аспект филогенеза и его значение для стратиграфии (на примере морских ежей). Мат-лы 55 сес. Палеонтол. об-ва. СПб. С. 140–142.
- Соловьёв А.Н., Марков А.В. 2004. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей / Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. Ред. И.С. Барсков, Т.Б. Леонова, А.Г. Пономаренко. М.: ПИН РАН. С. 77–86.
- Fisher F.G. 1966. Spatangoids. Echinoids / Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt U. Echinodermata 3. V. 2. Ed. R.C. Moore. P. 543–628.

- McNamara*. 1987. Plate Translocation in Spatangoid Echinoids: its Morphological, Functional and Phylogenetic Significance // *Paleobiology*. V. 13. № 3. P. 321–325.
- Moore R.C., Fell H.B.* 1966. Homology of echinozoon rays / *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt U. Echinodermata 3. V. 1. Ed. R.C. Moore. P. 119–131.

## **SYMMETRY, ASYMMETRY AND DISSYMMETRY IN ECHINOIDS**

**A.N. Solovjev**

The development of bilateral symmetry of echinoid test in the process of exocyclisation and phenomena of dissymmetry in the structure of paired interambulakra and apical system are examined. Peculiar metamery is typical of ambulakra, some plates of which are characterized by the symmetry of similarity. The operation of translation in every ambulacrum leads to identity of form, however, it does not lead to equal coincidence of each plate. The considerable asymmetry of petaloids of some irregular echinoids is the result of different functions of tube feet in adjacent petaloid rows.

*Keywords:* Echinoids, symmetry, asymmetry, dissymmetry.