УДК 563.9

Трофические особенности морских ежей на разных этапах исторического развития класса

А.Н. Соловьев, А.В. Марков

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: ansolovjev@sevin.ru; markov_a@inbox.ru

Эволюция класса морских ежей сопровождалась поэтапным освоением новых адаптивных зон, что было связано с реализацией разнообразных путей трофической специализации. У правильных морских ежей, исходно всеядных, благодаря совершенствованию челюстного аппарата происходила активизация захвата твердой пищи (откусывание. соскребание и т.д.). Важнейшим событием в эволюционной истории класса стало появление неправильных морских ежей в юре, которое было связано с освоением закапывающегося образа жизни, отказом от аристотелева фонаря как единственного пищедобывающего аппарата и с развитием эффективной детритофагии, основанной на новых способах добывания пищи (сбор пищевых частиц при помощи специализированных амбулакральных ножек, игл, слизистых тяжей, просеивание грунта).

Ключевые слова: морские ежи, трофическая специализация, адаптивная радиация, аристотелев фонарь, экзоциклизация.

Морские ежи (Echinoidea) появляются в ископаемой летописи позже, чем большинство других классов иглокожих. Древнейший морской еж *Bothriocidaris* известен из среднего ордовика, однако некоторыми авторами ставится под сомнение принадлежность этого животного к классу Echinoidea. Бесспорные морские ежи известны начиная с позднего ордовика.

Для морских ежей с самого начала их развития был характерен подвижный образ жизни и наличие сложного челюстного аппарата, а также трех типов подвижных придатков — игл, педицеллярий и амбулакральных ножек, что открывало перед ними разнообразные потенциально возможные пути трофической специализации. Поэтапная реализация этих возможностей, связанная с освоением новых адаптивных зон, осуществлялась на протяжении всего периода исторического развития класса. Роль и функции морских ежей в трофических цепях бентосных сообществ неоднократно менялись, постепенно становясь все более разнообразными. В ходе морфоэкологической дивергенции в разных группах морских ежей реализовались разные направления трофической специализации, что привело к появлению в пределах класса множества разнообразных жизненных форм, в том числе специализированных грунтоедов, хищников, фитофагов, сестонофагов. Исходной формой трофической специализации у морских ежей, по-видимому, была всеядность, характерная для древнейших представителей класса (Durham, 1966; Соловьев, 2000).

Палеозойские морские ежи

Древнейшие морские ежи (среднеордовикские Bothriocidaroida, позднеордовикские *Aulechinus*, *Ectinechinus, Eothuria* (рис.1)), по-видимому, обладали еще очень примитивным челюстным аппаратом. Например, у рода *Bothriocidaris* челюстной аппарат был представлен 10 простыми палочковидными структурами и 5 примитивными зубами. Реконструкции челюстных аппаратов трех видов палеозойских морских ежей приведены на рис. 2.

Несовершенство челюстного аппарата и отсутствие разнообразных специализированных типов амбулакральных ножек, по-видимому, ограничивало эволюционно-экологические возможности палеозойских морских ежей. У некоторых из них развились многорядные амбулакры с многочисленными, неспециализированными амбулакральными ножками; скорее всего, преобладающее большинство этих форм были детритофагами, собиравшими мелкие органические частицы с поверхности дна. (Durham, 1966; Smith, 1984; Соловьев, 2000). Они были сравнительно редки и характеризовались локальным распространением.

В целом разнообразие морских ежей в течение палеозоя оставалось небольшим. Максимальное число родов отмечено в раннем карбоне. В позднем девоне появились первые представители дожившего до наших дней отряда Cidaroida (семейство Archaeocidaridae). Это была первая группа морских ежей, достигшая заметного разнообразия и глобального распространения. Для цидароидов характерны крупные массивные иглы, служащие для передвижения по различным субстратам, и хорошо развитый аристотелев

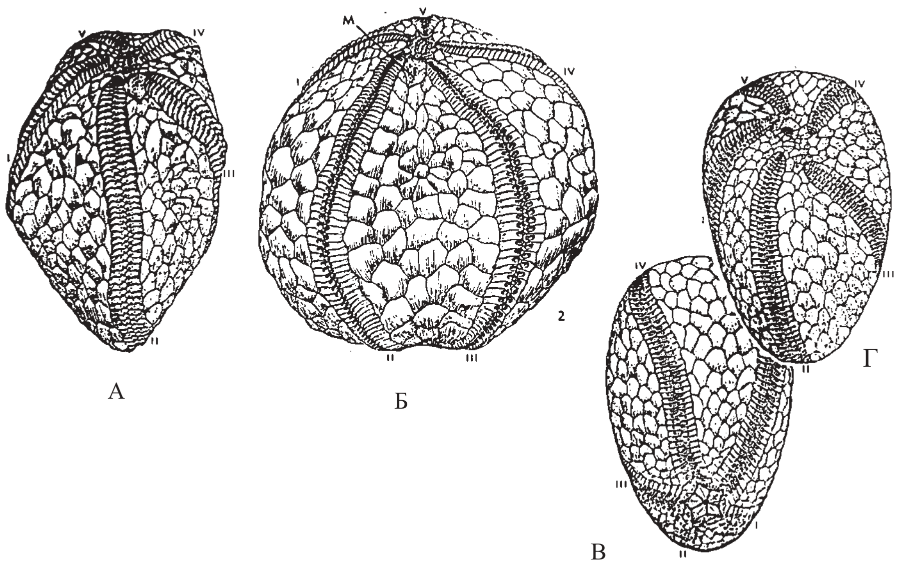

Рис. 1. Верхнеордовикские морские ежи – лепидоцентриды из Гирвана (Шотландия). А — *Ectinechinus*, Б — *Aulechinus*, В, Г — *Eothuria* (В — вид с оральной стороны, Г — вид с аборальной стороны) (Mac Bride, Spencer, 1938).

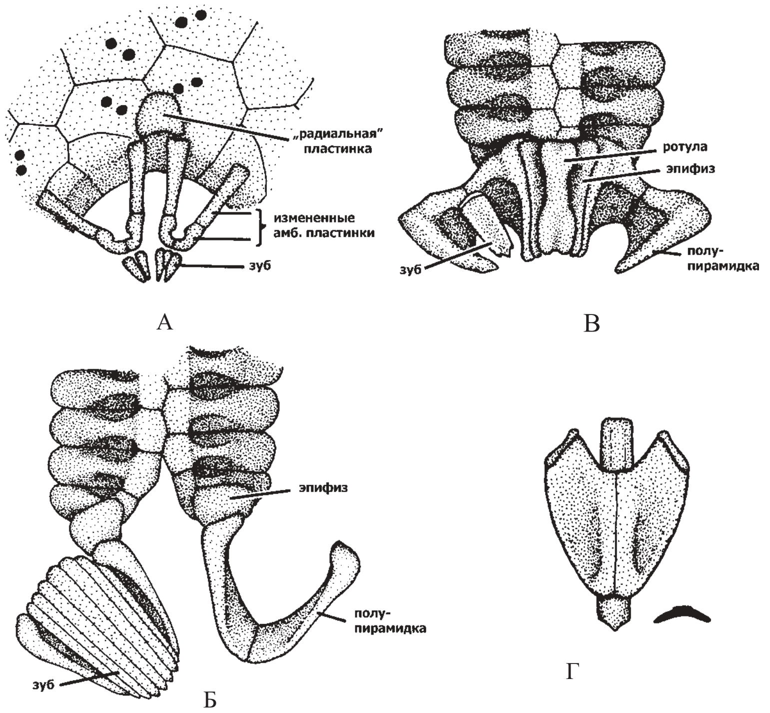

Рис. 2. Реконструкции проксимальной части амбулакра и примыкающих частей челюстного аппарата (вид изнутри панциря) у палеозойских морских ежей. А — *Bothriocidaris* (средний ордовик), Б — *Aulechinus* (верхний ордовик), В — *Aptilechinus* (нижний силур), Г — абаксиальный вид пирамидки и поперечное сечение зуба *Archaeocidaris* (карбон) (Smith, 1984, изменено).

фонарь (челюстной аппарат) (рис. 3). По-видимому, для цидароидов существенную роль в рационе стали играть макрофиты и прикрепленные бентосные животные.

После небольшого увеличения в девоне — раннем карбоне разнообразие морских ежей снизилось и оставалось небольшим до конца палеозоя (рис. 4). Границу перми и триаса пересекли представители только одного семейства цидароидов — Miocidaridae (род *Miocidaris*). Эти формы являются переходным звеном от палеозойских Echinoidea к богатой и разнообразной фауне мезокайнозойских морских ежей.

Трофические адаптации правильных морских ежей мезокайнозоя

В триасе началась быстрая морфологическая и экологическая дивергенция миоцидарид, выживших на рубеже палеозоя и мезозоя. Лишь небольшая часть их потомков сохранила относительно примитивный челюстной аппарат, характерный для палеозойских форм (мезокайнозойские представители отряда Cidaroida).

В других эволюционных линиях, приведших к формированию так называемых наружножаберных правильных морских ежей (надотряды Diadematacea и Echinacea), челюстной аппарат специализировался и усложнялся. На базе исходного «цидароидного»

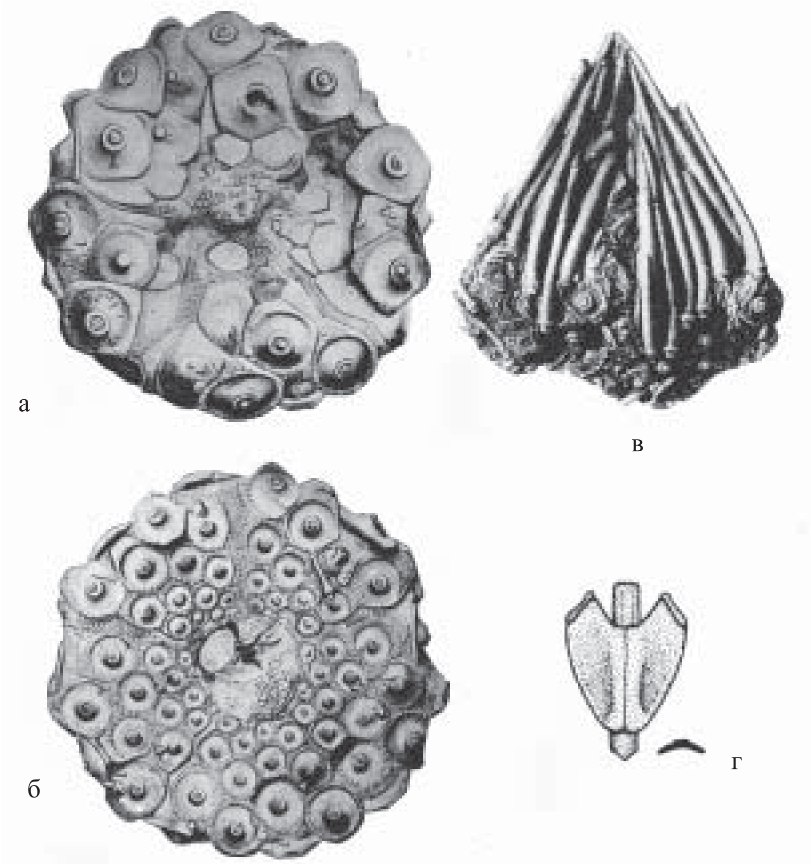

Рис. 3. Отряд Cidaroida, семейство Archaeocidaridae род *Archaeocidaris* (карбон). а — вид сверху, б — вид снизу, в — часть панциря с иглами, г — пирамидка челюстного аппарата с зубом и поперечное сечение зуба (Moore, 1966; Smith, 1984).

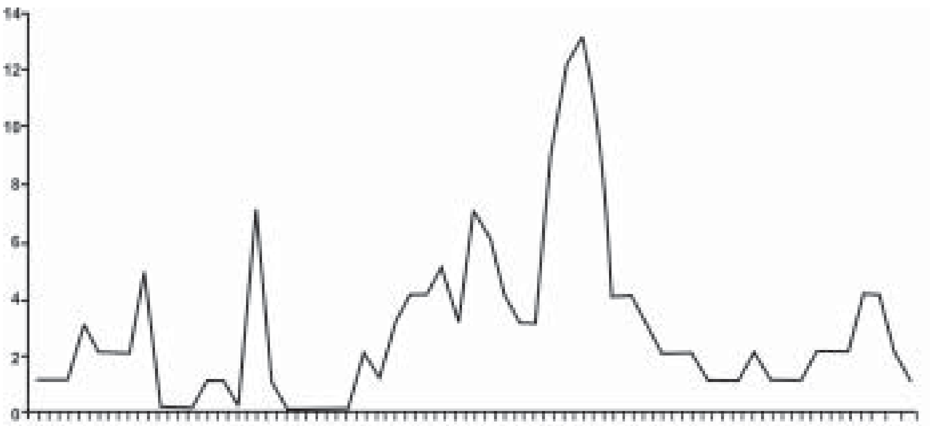

Рис. 4. Динамика родового разнообразия морских ежей в палеозое. На вертикальной оси показано число родов (так же как и на двух других графиках, приведенных в статье).

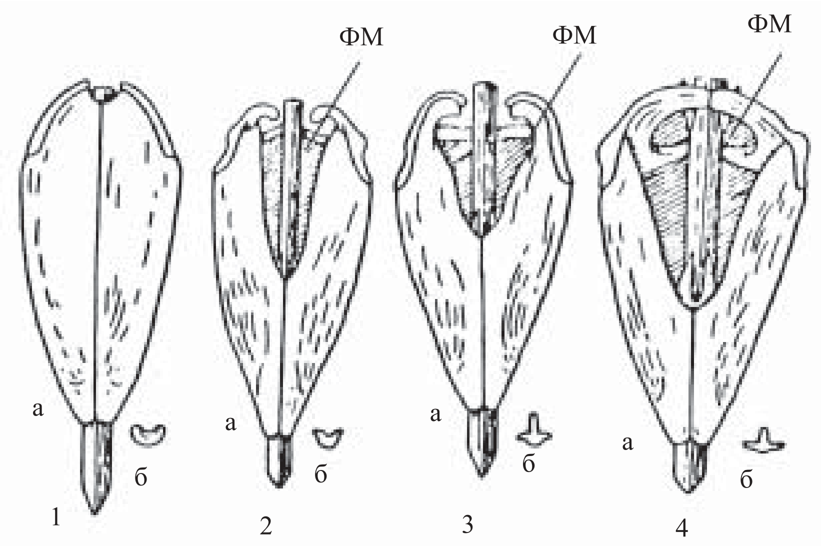

Рис. 5. Эволюция челюстного аппарата у правильных морских ежей. 1 — цидаридный тип (форамен магнум отсутствует), 2 — аулодонтный тип, 3 — стиродонтный тип, 4 — камародонтный тип; а — абаксиальный вид пирамидки, б — поперечное сечение зуба; ФМ — форамен магнум (Moore, 1966).

аристотелева фонаря последовательно возникли челюстные аппараты аулодонтного, стиродонтного и камародонтного типов (рис. 5). Прогрессивное развитие челюстного аппарата проявлялось, прежде всего, в усилении входящих в его состав мышц и связок (что отразилось в появлении и последующем увеличении foramen magnum), а также в увеличении и изменении формы зубов (цидароидные и аулодонтные зубы желобчатые в поперечном сечении, а стиродонтные и камародонтные — килеватые). Совершенствование челюстного аппарата было связано с активизацией захвата твердой пищи, включая бентосных животных с прочным скелетом (откусывание, соскребание и пр.). Мезокайнозойские правильные ежи питаются макрофитами, инкрустирующими и сессильными животными (губками, горгонидами, кораллами), детритом и др. Подавляющее большинство правильных ежей — представители эпифауны. В мезокайнозое правильные морские ежи достигли значительно большего разнообразия, чем в палеозое (рис. 6).

Рис. 6. Динамика родового разнообразия правильных морских ежей в мезокайнозое.

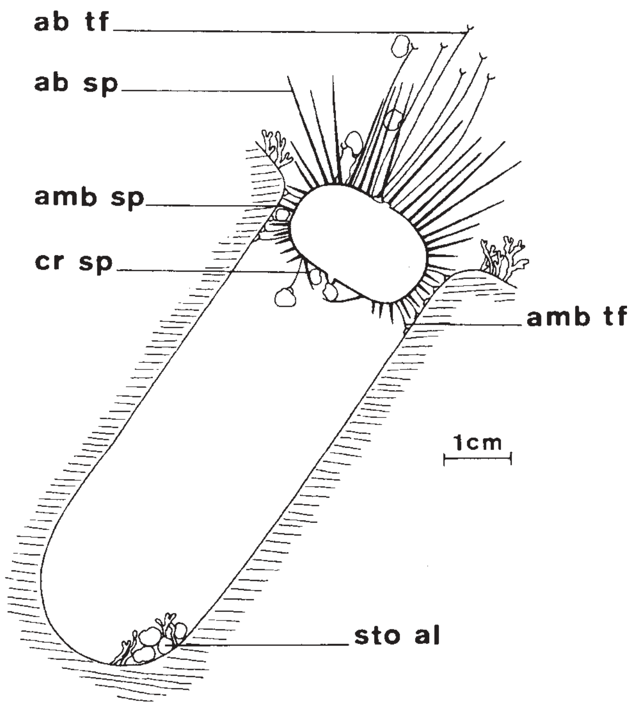

Рис. 7. *Echinostrephus molaris*, находящийся в верхней части высверленной норы, ловит и поедает проплывающие обрывки водорослей. ab sp — аборальная игла, ab tf — аборальные амбулакральные ножки, amb sp — амбитальная игла, amb tf — амбитальные амбулакральные ножки, cr sp — изогнутая игла, sto al — запас водорослей (Campbell et al., 1973).

Некоторые группы правильных морских ежей достигли высокого уровня трофической специализации. Одни из них стали специализированными обитателями твердых субстратов, в том числе в волноприбойной зоне, где у некоторых форм (*Colobocentrotus*) выработались специальные средства закрепления на субстрате и защиты от волн (мощные адоральные амбулакральные ножки-присоски и подобие дополнительного наружного панциря из укороченных игл с расширенными, уплощенными концами).

Появились весьма своеобразные по своему образу жизни и способу питания морские ежи – сверлильщики, среди которых следует отметить представителей кайнозойского семейства Echinometridae, известного с палеоцена. Некоторые эхинометриды (род *Echinostrephus*) проводят всю жизнь в высверленной в твердом субстрате норе и питаются проплывающими обрывками водорослей и другим органическим материалом, приносимым течением (рис. 7) (Campbell et al., 1973).

Другие правильные ежи приспособились к жизни на рыхлых субстратах. В течение всей истории мезокайнозойских правильных морских ежей среди них сохранялись оппортунистические всеядные формы, близкие по своей экологии к древним палеозойским ежам. Широкое распространение такие формы получили в юре. Некоторые из них пошли по пути адаптации к детритофагии. Эти формы, проникшие в ранее не освоенную, относительно свободную адаптивную зону, предоставлявшую множество новых эволюционно-экологических возможностей, дали начало обширной и разнообразной группе неправильных морских ежей.

Несмотря на большое видовое богатство мезокайнозойских морских ежей и разнообразие освоенных ими ниш и образов жизни, лишь небольшая часть экологической вариабельности может быть напрямую связана с особенностями строения челюстного аппарата, строение которого в целом, несмотря на вышеуказанные различия, остается достаточно консервативным. Во многих случаях освоение новых ниш было связано не с трофическими, а иными адаптациями (прикрепление к твердому субстрату, обтекаемая форма, способность передвигаться по разнообразным субстратам и т.д.).

Адаптивная радиация неправильных морских ежей

По всей видимости, возникновение неправильных морских ежей (Irregularia) в юре было связано в первую очередь с освоением закапывающегося образа жизни, отказом от аристотелева фонаря как единственного пищедобывающего аппарата и с развитием эффективной детритофагии, основанной на новых способах добывания пищи (сбор пищевых частиц при помощи специализированных амбулакральных ножек, игл, слизистых тяжей, просеивание грунта). Начальная экологическая и морфологическая дивергенция неправильных ежей протекала очень быстро, причем многие адаптации развивались параллельно в разных линиях. Например, экзоциклизация (смещение перипрокта из центра аборальной поверхности панциря в пятый интерамбулакр с последующим отделением перипрокта от апикальной системы) происходила независимо как минимум в пяти разных кладах (см. ниже). Уже в поздней юре обособились и достигли значительного уровня разнообразия три основные филогенетические линии Irregularia (отряды Holectypoida, Cassiduloida, надотряд Spatangacea). Параллельное и почти одновременное развитие сходных адаптаций в нескольких эволюционных линиях ранних Irregularia (рис. 8), по-видимому, было обус-

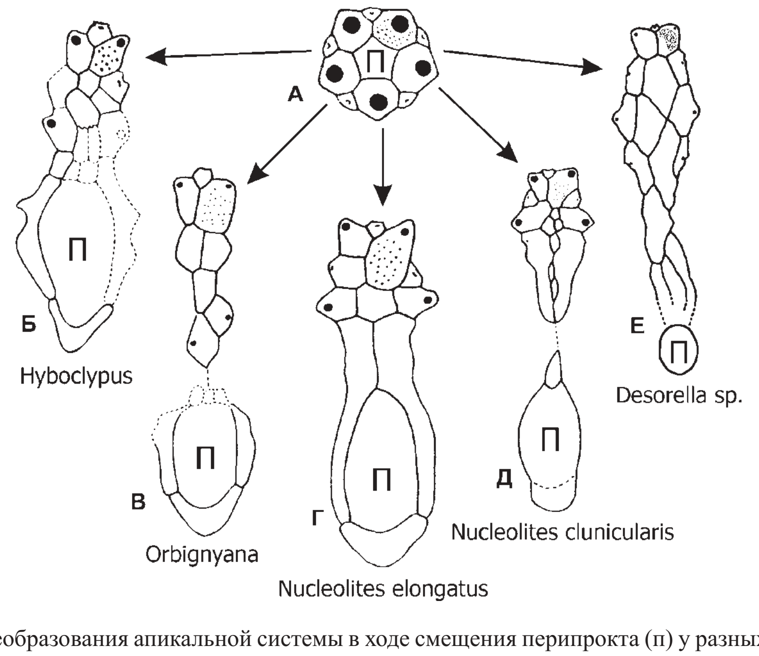

Рис. 8. Преобразования апикальной системы в ходе смещения перипрокта (п) у разных групп морских ежей. А — типичное строение апикальной системы у правильных морских ежей, Б — Galeropygidae, В — Collyritidae, Г, Д — Nucleolitidae, Е — Menopygidae (Соловьев, Марков, 2004б, изменено).

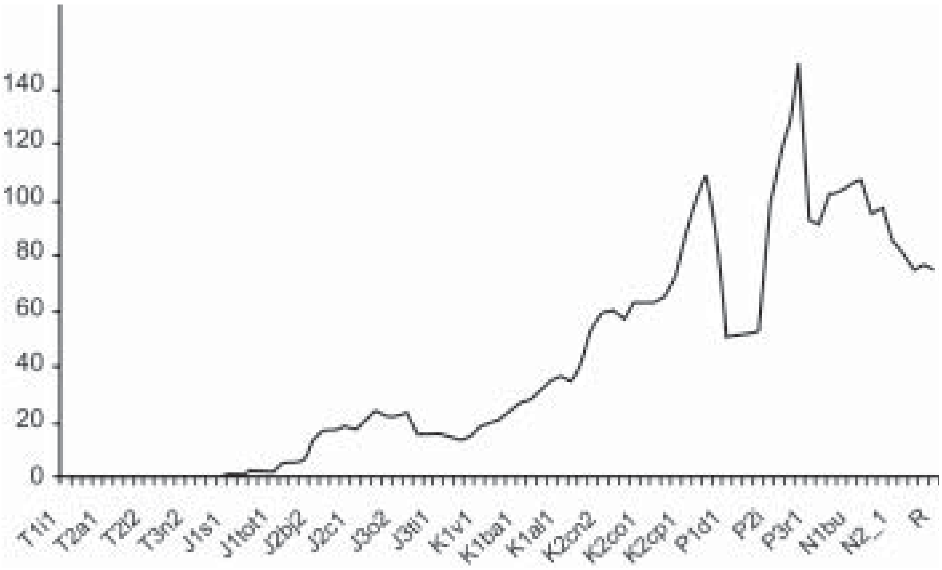

Рис. 9. Динамика родового разнообразия неправильных морских ежей.

ловлено целым рядом причин, таких как определенные преадаптивные особенности «правильных» предков, а также однонаправленное давление отбора, связанное с мощными трансгрессиями и распространением эвтрофных грунтов в юре. Эвтрофикация морских осадков была связана с появлением новых прогрессивных групп планктона (кокколитофориды, планктонные фораминиферы), обеспечивших повышение первичной продукции планктонных экосистем . Освоение неправильными морскими ежами новой адаптивной зоны проходило поэтапно и сопровождалось быстрым ростом родового разнообразия, которое уже во второй половине мела превысило разнообразие правильных морских ежей и достигло максимума в эоцене (рис. 9)

Переход от всеядности к детритофагии требовал прежде всего значительного увеличения количества пищи, пропускаемой через пищеварительный тракт. Возможно, этим объясняются необычно крупные размеры перистома и перипрокта у самых примитивных Irregularia, а именно Pygasteridae и Holectypidae. В более прогрессивных линиях размеры этих отверстий панциря впоследствии уменьшались. Уменьшение могло быть связано с постепенным переходом к жизни на мелкозернистом осадке. Этот процесс, по-видимому, сопровождался также упрощением и частичной редукцией зубного аппарата, что видно, в частности, по постепенной редукции перигнатического пояса и «жаберных» вырезов. У наиболее примитивных неправильных ежей (ранние представители отряда Holectypoida) челюстной аппарат был полностью развит. В дальнейшем во многих эволюционных линиях Irregularia он был утрачен (Cassiduloida, Spatangacea, поздние Holectypoida). У некоторых неправильных ежей челюстной аппарат присутствует на ранних стадиях развития и редуцируется с возрастом. Утрата челюстного аппарата была непосредственно связана с переходом к питанию мелкозернистым осадком.

К числу важнейших трофических адаптаций следует отнести смещение перипрокта из центра аборальной поверхности панциря, связанное с радикальными изменениями апикальной системы. Смещение перипрокта было обусловлено несколькими причинами. Во-первых, резкое увеличение перипрокта у первых Irregularia при сохранении исходной эндоцикличности апикальной системы потребовало бы столь же существенного увеличения размеров апикальных пластинок, окружающих перипрокт. Это, в свою очередь, вело к нарушению пропорций панциря, уменьшению числа «обычных» амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, т.е. к серьезным и едва ли полезным изменениям всего комплекса морфогенетических преобразований постларвального роста. Во-вторых, специализация в направлении интенсивной детритофагии требовала максимально снизить вероятность повторного заглатывания одних и тех же порций грунта, а для этого следовало сместить перипрокт из апикального положения. В третьих, смещение перипрокта было связано с переходом к закапывающемуся образу жизни и однонаправленному движению в толще грунта.

Смещение перипрокта повлекло за собой кардинальные изменения в строении апикальной системы (экзоциклизацию), причем эти изменения происходили параллельно в нескольких разных эволюционных линиях (рис. 8) (Соловьев, Марков, 2004а, б).

Развитие однонаправленного активного движения (амбулакром III вперед) обеспечило переход к эффективной детритофагии и создало предпосылки для смещения перипрокта из апикального положения в пятый интерамбулакр, развития билатеральной симметрии панциря, смещения перистома вперед, дифференциации амбулакров, развития пластрона и других преобразований. С переходом к активному однонаправленному передвижению на мелкозернистых рыхлых грунтах, вероятно, была связана редукция крупных первичных игл и развитие гомогенной туберкуляции. В результате всех этих преобразований представители разных эволюционных линий Irregularia становились высокоспециализированными активными детритофагами, многие из которых перешли к закапывающемуся образу жизни, по-видимому, уже в юрском периоде.

У некоторых примитивных Irregularia отмечается «субпеталоидное» строение адоральных частей амбулакров. Вероятно, уже у общего предка всех Irregularia аборальные ножки выполняли дыхательную функцию. Переход к детритофагии, однонаправленному движению, к жизни на богатых органикой грунтах с низким содержанием кислорода в придонном слое воды требовал более интенсивного газообмена. На этой основе в дальнейшем, в зависимости от смены экологической обстановки, в одних линиях аборальные ножки упрощались и редуцировались, в других — наоборот, еще больше специализировались, что вело к независимому формированию в разных кладах настоящих петалоидов (Cassiduloida, Spatangacea).

В приротовой части панциря у Irregularia развивались специализированные структуры для сбора пищевых частиц — пищесборные амбулакральные ножки в филлодиях, приротовые интерамбулакральные бугры. Уже у самых ранних и примитивных Irregularia заметна тенденция к формированию тройных пластинок в адоральных частях амбулакров и к расположению парных пор наклонными тройками. Однако настоящие филлодии с многорядным расположением пор, расширенными амбулакрами и окклюдированными пластинками характерны только для наиболее продвинутых юрских групп (Nucleolitidae, Pygorhytinae, в меньшей степени Galeropygidae) (Соловьев, 1971; Соловьев, Марков, 2004).

Строение приротовых пищесборных ножек существенно различается у представителей разных групп Irregularia. В отряде Cassiduloida приротовые ножки небольшие, с простым присасывательным диском. У Spatangacea развиваются крупные приротовые ножки с пучками клейких отростков, поддерживаемых скелетными стерженьками. Эти различия связаны с возможностью захвата частиц разных размерных фракций (рис. 10).

Довольно много работ по экологии и трофике посвящено представителям отряда Spatangoida. В этом отношении «модельными» видами можно считать *Echinocardium cordatum* и *Spatangus purpureus* (Nichols, 1959; Ridder, de, 1982; Ridder, de et al., 1984). В этом отряде,

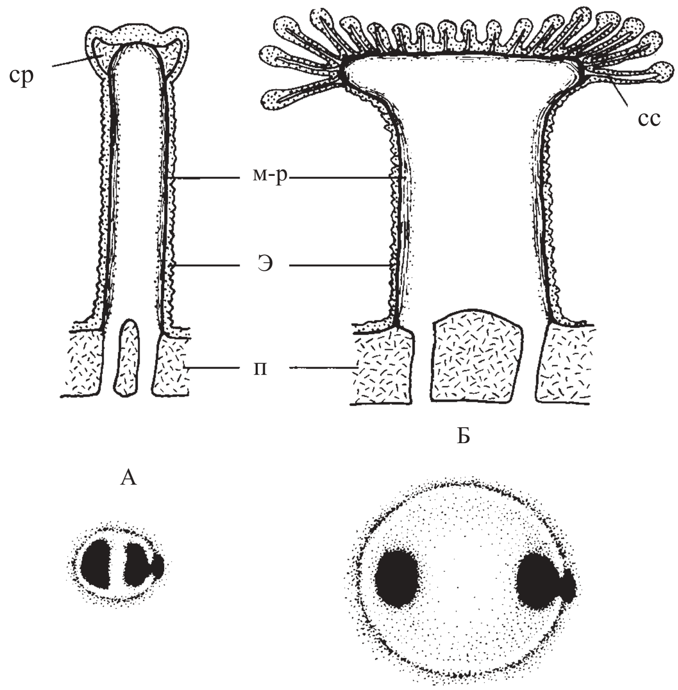

Рис. 10. Пищесборные амбулакральные ножки неправильных морских ежей и соответствующие им поры. А — кассидулоидная, Б — спатангоидная. ср — скелетная розетка, м-р — мускулы ретракторы, сс — скелетный стержень, э — эпителий, п — панцирь (Smith, 1984).

помимо сбора пищевых частиц приротовыми ножками, получил широкое распространение и другой способ питания, который можно назвать «седиментационным». Многие представители надотряда живут в толще грунта, закапываясь на глубину до 15–18 см, причем нора соединяется в поверхностью осадка вертикальным каналом (как у *E. cordatum*, рис. 11). Частицы с поверхности грунта падают в канал и попадают на дно так называемой передней борозды — продольного желоба, образованного углубленным амбулакром III. Передняя борозда обычно выстлана густым покровом коротких игл с расширенными окончаниями, покрытых ресничным эпителием и выделяющих слизь. Благодаря действию ресничного эпителия пищевые частицы вместе с током слизи движутся по борозде вниз и направляются ко рту при помощи приротовых амбулакральных ножек. Закапывающийся спатангоид *E. cordatum* питается детритом селективно. Подсчет количества питательных веществ (липидов, белков и углеводов) в содержимом кишечника показывает, что главное место пищеварения и абсорбции пищи — это первая пищеварительная петля. Питание происходит прерывисто. Осадок, содержащийся в кишечнике, образует сплошную массу; пеллеты, по-видимому, образуются только во втором кишечном цекуме. Усваиваются питательные вещества из детрита, находящегося в осадке, в то время как органическое вещество, адсорбированное на песчинках, не используется (Ridder, de et al., 1984).

Другой спатангоид *Spatangus purpureus* погружается в грунт на небольшую глубину и его питание происходит с помощью приротовых амбулакральных ножек, захватывающих грунт (рис. 12).

Седиментационное питание и соответствующие морфологические структуры (передняя борозда, специализированные амбулакральные ножки и иглы переднего амбулак-

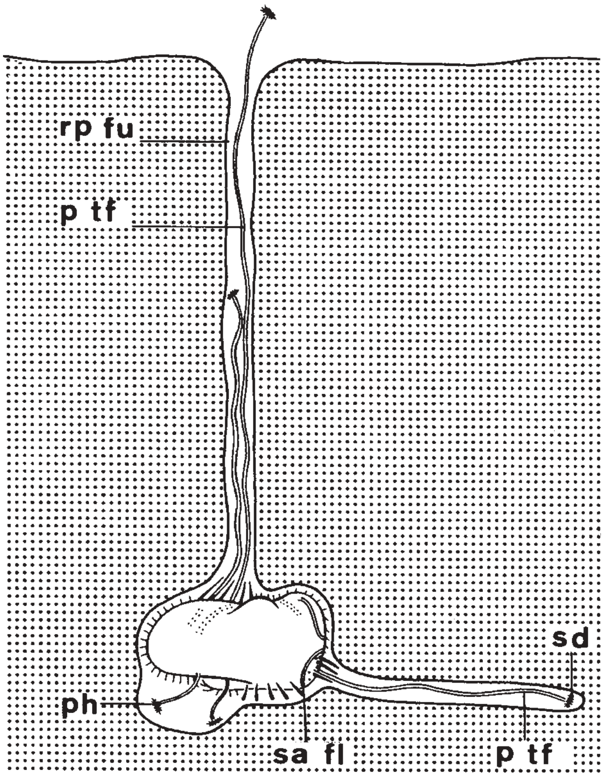

Рис. 11. *Echinocardium cordatum* в норе. Аборальные и субанальные кисточковидные амбулакральные ножки (ptf) и оральные ножки филлодиев (ph) сильно вытянуты. Полость ниже рта формируется оральными ножками в процессе питания; горизонтальная трубка за субанальной фасциолой (sa fl) является санитарным каналом (sd), а вертикальная трубка — респираторным каналом (rp fu) (Nichols, 1959).

ра) появились уже в юре, но широкое распространение этот способ питания получил начиная с середины мела. В ряде групп приротовая («губная») пластинка пятого интерамбулакра образует направленный вперед выступ — лабрум, помогающий направлять слизевой тяж с пищевыми частицами ко рту и тем самым способствующий эффективному седиментационному питанию.

У некоторых групп спатангацей наблюдается обратная корреляция между степенью развития передней борозды и приротовых пищесборных ножек. Обитатели мелкозернистых грунтов тяготеют к седиментационному питанию и часто имеют глубокую переднюю борозду и небольшое число хорошо развитых приротовых пищесборных ножек; у обитателей более грубых грунтов часто наблюдается обратная картина: сильно развитые филлодии с большим числом крупных пищесборных ножек и неглубокая или вовсе отсутствующая передняя борозда (Марков, 1994; Марков, Соловьев, 2001).

У некоторых меловых представителей отряда Holasteroida выработалось весьма экстравагантное приспособление для обеспечения связи норы с поверхностью грунта: вместо специализированных каналостроительных ножек, позволяющих строить вертикальный канал, у этих форм сформировался апикальный ростр — вырост панциря, несущий спереди переднюю борозду, а на вершине — апикальную систему (роды *Infulaster, Hagenowia*). Окончание ростра, по-видимому, высовывалось из грунта, причем передняя борозда, та-

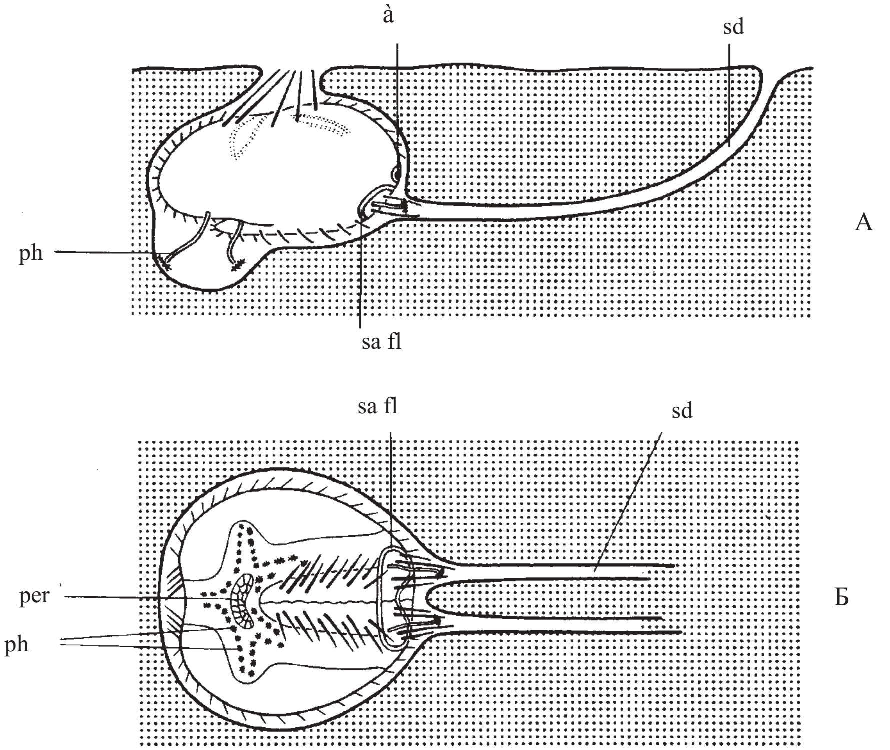

Рис. 12. *Spatangus purpureus* в норе. А — профиль слева, Б — оральная поверхность. Имеется два санитарных канала. ph — пищесборные ножки филлодиев, sa fl — субунальная фасциола, а — анус, per — перистом, sd — санитарный канал (Nichols, 1959).

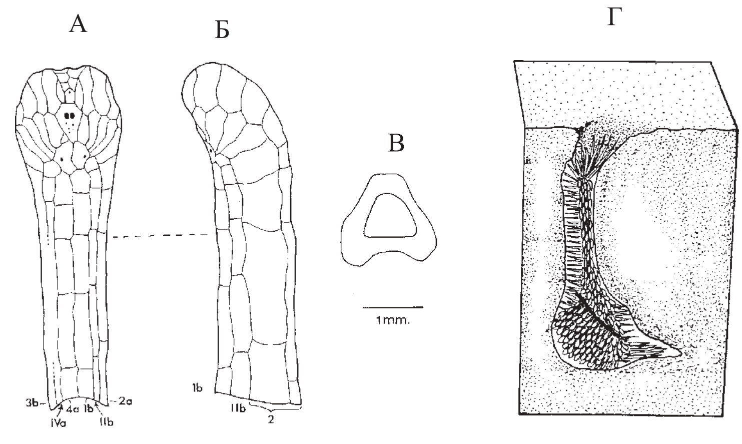

Рис. 13. *Hagenowia blackmorei*, нижний кампан Англии. А, Б — дорсальный и латеральный вид апикального ростра, В — поперечное сечение ростра в 3 мм ниже вершины, Г — реконструкция образа жизни этого вида; вершина апикального ростра находится у отверстия на поверхности грунта (Gale, Smith, 1982).

ким образом, совмещала свою обычную функцию (седиментационное питание) с функцией вертикального канала, обеспечивающего поступление свежей воды и пищевых частиц с поверхности грунта в нору морского ежа (рис. 13) (Gale, Smith, 1982).

Трофические адаптации в отряде Clypeasteroida

Clypeasteroida (к которым относятся плоские морские ежи, или «песчаные доллары», а также «морские бисквиты») — самый молодой отряд неправильных морских ежей, появившийся в начале кайнозоя (в палеоцене) (Соловьев, 2000, 2001). Представители этого отряда достигли максимального уровня трофической специализации среди морских ежей. Они освоили новую среду обитания (грубые песчаные грунты мелководий) и новый способ питания — просеивание песка при помощи специализированных игл, с последующей доставкой отсеянных пищевых частиц ко рту по специальным пищевым желобкам, выстланным ресничным эпителием. Благодаря этим адаптациям клипеастероиды стали одними из наиболее эффективных детритофагов — обитателей песчаных грунтов.

Аристотелев фонарь у песчаных долларов хорошо развит (в отличие от большинства других неправильных морских ежей), но сильно отличается по форме и строению от челюстного аппарата правильных ежей. Челюстной аппарат Clypeasteroida значительно уплощен и расширен, он не может выдвигаться из перистома и, возможно, служит только для измельчения материала, уже попавшего в рот и для дальнейшего его продвижения в глотку.

Большинство представителей Clypeasteroida имееют сильно уплощенный дисковидный панцирь и очень густой покров мелких, коротких игл с расщиренными окончаниями. Мелкие частицы, просеиваясь сквозь «сито» из игл, падают на аборальную поверхность и с токами воды, создаваемыми ресничным эпителием, расположенным в пищевых желобках, движутся к краям панциря (амбитусу). Затем частицы попадают в пищесборные желобки оральной поверхности, по которым пища движется ко рту. В этом процессе участвуют также многочисленные акцессорные амбулакральные ножки, располагающиеся не только в амбулакральных, но и в интерамбулакральных полях (рис. 14). На амбитусе также происходит интенсивное просеивание грунта. Процесс питания хорошо изучен у вида *Echinarachnius parma* (Mooi, Telford, 1982). Процессы захвата пищевых частиц и транспортировка их ко рту у этого вида показаны на рис. 15–17. Большие скопления особей этого вида в Охотском море (биомасса достигает 2–3 кг/м^2) описаны Соколовой и Кузнецовым (1960). В период наблюдений особи *E. parma* лежали на поверхности грубого песчаного бедного органикой грунта в области интенсивных течений, которые и служили источником приносимого органического детрита (рис. 18).

В панцирях некоторых клипеастероидов имеются многочисленные вырезы и даже сквозные отверстия — лунулы, служащие для увеличения протяженности амбитуса и сокращения пути транспортировки пищевых частиц ко рту (Rotulidae, Mellitidae, Astriclypeidae).

Некоторые клипеастероиды (*Dendraster*) освоили еще один способ питания, в общем не характерный для морских ежей — сестонофагию (рис. 19).Интересно, что представители этого рода могут заякориваться передней частью панциря в грунт; при этом значительная часть панциря остается над его поверхностью. Оральная сторона бывает направлена против течения, приносящего пищевые частицы.

Трофические особенности глубоководных морских ежей

Освоение морскими ежами абиссали и верхних горизонтов ультраабиссали, судя по ряду косвенных данных, произошло в кайнозое, в послепалеоценовое время. Предки

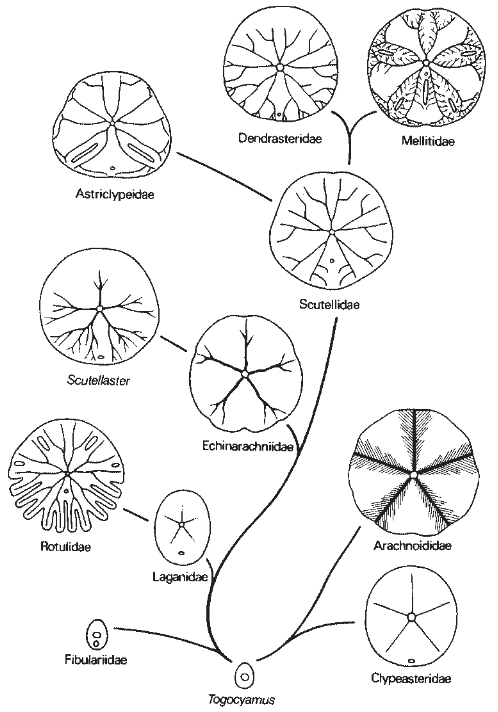

Рис. 14. Эволюция системы пищевых желобков у клипеастероидов (Smith, 1984).

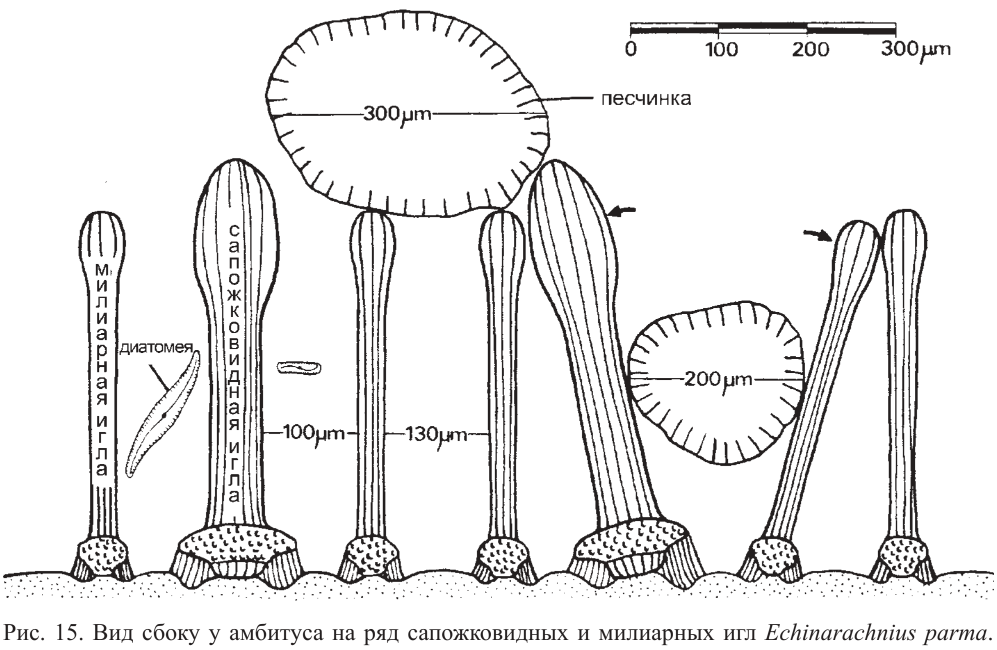

Рис. 15. Вид сбоку у амбитуса на ряд сапожковидных и милиарных игл *Echinarachnius parma*. Показано соотношение между размерами игл и частицами субстрата; частица размером до 100 мкм может попадать в ток воды, создаваемый ресничками у оснований игл (Mooi, Telford, 1982).

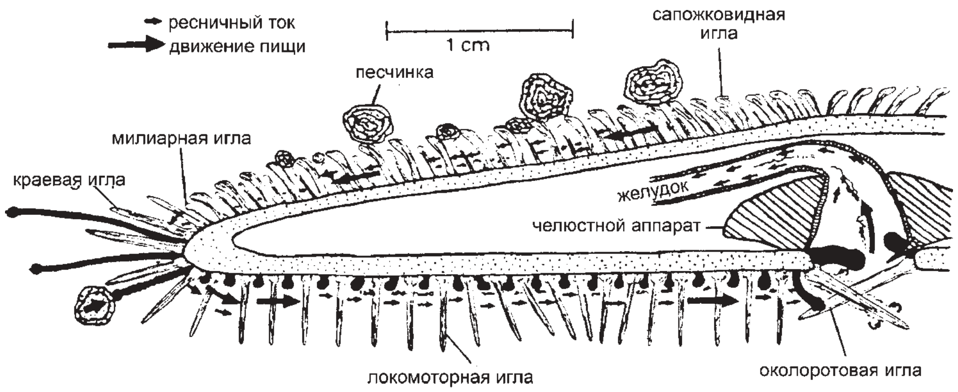

Рис. 16. Разрез части панциря *Echinarachnius parma* через пищевой желобок, показывающий механизм питания. Иглы показаны не в масштабе. Амбулакральные ножки черные. Респираторные ножки и педициллярии не показаны (Mooi, Telford, 1982).

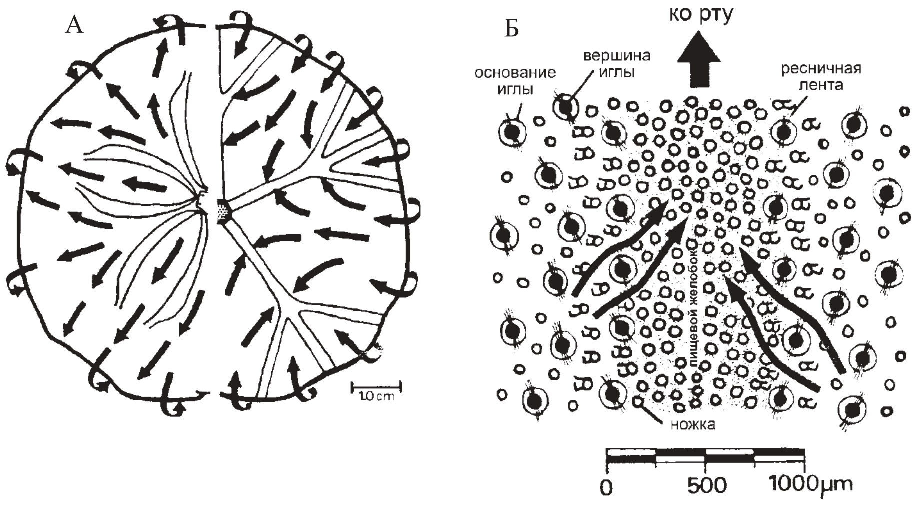

Рис. 17. Ресничные токи у *Echinarachnius parma*. А — на аборальной поверхности, Б — на оральной поверхности панциря (Mooi, Telford, 1982).

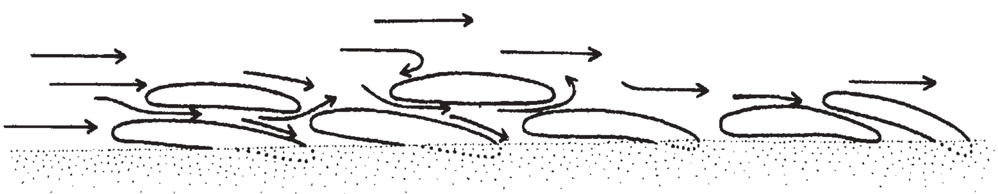

Рис. 18. Токи воды, приносящие пищевые частицы, циркулирующие вокруг панцирей *Echinarachnius parma* (Охотское море) (Соколова, Кузнецов, 1960).

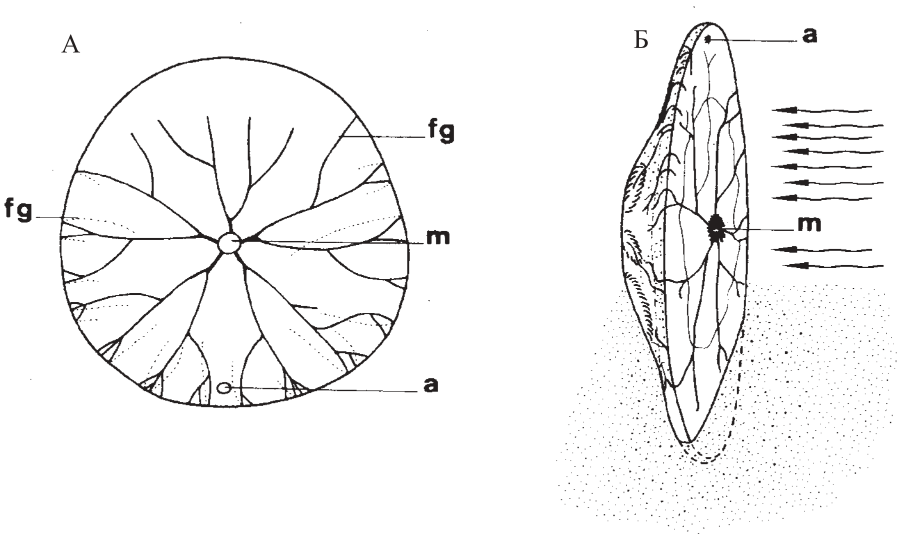

Рис. 19. *Dendraster excentricus*. А — пищевые желобки на оральной (сплошные линии) и аборальной (пунктирные линии) сторонах панциря, Б — прижизненное положение животного, погруженного в песок передним краем панциря. m — рот, a — анус, fg — пищевые желобки (Durham, 1955; Timko, 1976).

некоторых современных глубоководных групп неправильных морских ежей появились еще в конце мела (например, род *Galeaster* — древнейший представитель современного глубоководного семейства Pourtalesiidae) (Соловьев, 2004). Некоторые глубоководные ежи выработали новые необычные трофические адаптации. Наиболее аберрантная морфология характерна для абиссальных пурталезиид (отряд Holasteroida, роды *Pourtalesia*, *Echinosigra*), панцирь которых приобрел сильно вытянутую, порой бутылковидную форму. Эти морские ежи питаются тонким илом, захватывая его в особую приротовую воронку при помощи специализированных игл (Соколова, 1986). Глубокий ротовой желоб пурталезиид унаследован от мелководных предков и не является новоприобретением, связанным с освоением абиссали. Однако именно группы морских ежей с развитым ротовым желобом достигли расцвета на больших глубинах.

Одна из специфических черт глубоководной фауны — питание правильных ежей исключительно грунтом. Например, специализированными грунтоедами стали представители родов *Phormosoma* и *Kamptosoma*. У *Kamptosoma*, как у зарывающихся неправильных морских ежей, развились уплощенные первичные иглы. На больших глубинах отсутствуют плоские морские ежи (за исключением *Echinocyamus*).

Следует упомянуть также и об эволюции типов питания морских ежей на ранних этапах онтогенеза. Исходным типом онтогенеза для морских ежей было развитие со свободноплавающей планктотрофной личинкой — эхиноплутеусом. Такой тип развития характерен и для большинства современных форм. Однако в кайнозое в разных группах морских ежей стали появляться формы с иным типом развития — лецитотрофной личинкой или прямым развитием (рис. 20). У некоторых групп на панцире самок образуются особые углубления — выводковые камеры, в которых из богатых желтком яиц развиваются молодые особи. Марсупиальные морские ежи в своем распространении приурочены в основном к высоким широтам; в настоящее время большинство марсупиальных ежей обитают в антарктических и субантарктических водах.

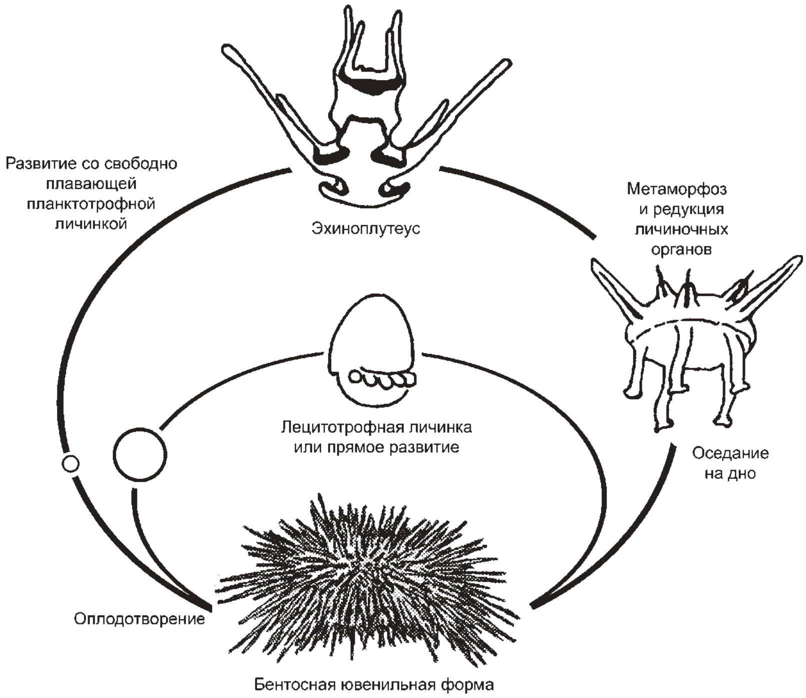

Рис. 20. Два типа развития морских ежей (Smith, 2005).

Таким образом, история класса морских ежей в мезокайнозое отражает поэтапную экспансию этой группы, различные представители которой осваивали разные зоны моря, субстраты и способы питания. В этом процессе неуклонного расширения адаптивной зоны класса ключевую роль играли трофические адаптации.

Авторы благодарны А.Н.Миронову за ценные замечания и Н.В.Булановой за помощь в подготовке рисунков. Работа выполнена в рамках программы 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и поддержана РФФИ (гранты 05-04-49244 и 06-05-64641) и Фондом содействия отечественной науке.

Литература

Марков А.В. 1994. Морфология, систематика и филогения морских ежей семейства Schizasteridae // Тр. ПИН. Т. 258. М.: Наука. 94 с.

Марков А.В., Соловьев А.Н. 2001. Морские ежи семейства Paleopneustidae (Echinoidea, Spatangoida): морфология, система, филогения // Тр. ПИН. Т. 280. М.: Геос. 109 с.

Соколова М.Н. 1986. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука. 208 с.

Соколова М.Н., Кузнецов А.П. 1960. О характере питания и роли, которую играет трофический фактор в распространении морского ежа *Echinarachnius parma* // Зоол. журн. Т. 39. С. 1253–1256.

Соловьев А.Н. 1971. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР // Тр. ПИН. Т. 131. М.: Наука. 124 с.

Соловьев А.Н. 2000. Экогенез морских ежей // Тез. докл. XLVI сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 89–90.

Соловьев А.Н. 2001. Палеоценовый этап развития морских ежей // Тез. докл. XLVII сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 92–93.

Соловьев А.Н. 2004а. Когда появились морские ежи пурталезииды? // Палеострат-2004. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП, программа и тезисы докладов. М. С. 33.

Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004б. Причины и следствия экзоциклизации морских ежей // Тез. докл. L сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 121–123.

Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. М. С. 77–86.

Campbell A.C., Dart J.K.G., Head S.M., Ormond R. 1973. The feeding activity of *Echinostrephus molaris* (de Blainville) in the central Red Sea // Marine Behavior Physiology. Vol. 2. P. 155–169.

Durham J.W. 1955. Classification of Clipeasteroid Echinoids // Univ. Californ. Publ. Geol. Sci. Vol. 31. No. 4. P. 73–198.

Durham J.W. 1966. Evolution among the Echinoidea // Biol. Rev. Vol. 41. P. 368–391.

Gale A.S., Smith A.B. 1982. The palaeobiology of the Cretaceous irregular echinoids *Infulaster* and *Hagenowia* // Palaeontology. Vol. 25. Pt. 1. P. 11–42.

Mac Bride E.W., Spencer W.K. 1938. Two new Echinoidea, *Aulechinus* and *Ectinechinus* and an adult plated Holothurian, *Eothuria* from the Upper Ordovician of Girvan, Scotland // Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 229. P. 91–136/

Mooi R., Telford M. 1982. The feeding mechanism of the sand dollar *Echinarachnius parma* (Lamarck) // Echinoderms: proceedings of the International Conference, Tampa Bay. A.A.Balkema – Rotterdam. P. 51–57.

Moore R.C. (ed.) 1966. Treatise on Invertebrate Paleontology Pt U: Echinodermata 3. Lawrence, Kansas: Univ. Kansas Press & Geol. Soc. America. 695 p.

Nichols D. 1959. Mode of life and taxonomy in irregular sea-urchins // Publ. System. Ass. London. Vol. 3. P. 61–80.

Ridder C. de. 1982. Feeding and some aspects of the gut structure in spatangoid echinoid, *Echinocardium cordatum* (Pennant) // Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. A.A.Balkema – Rotterdam. P. 5–9.

Ridder C. de, Jangoux M., Van Impe E. 1984. Food selection and absorption efficiency in the spatangoid echinoid, *Echinocardium cordatum* (Echinodermata) // Proceed. 5th International Echinoderm Conference. 24–29 September. P. 245–251.

Smith A.B. 1984. Echinoid palaeobiology. L.: George Allen & Unwin. 190 p.

Smith A.B. (ed.) 2005. The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. http://www.nhm.ac.uk/palaeontology/echinoids

Timko P.L. 1976. Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus* // Biolog. Bull. Vol. 501. P. 247–259.