

МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 593.93, 593.94

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНОВ ОФИУР
КАК РЕЗУЛЬТАТ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МАДРЕПОРИТА
НА ОРАЛЬНУЮ СТОРОНУ

© 2016 г. О. В. Ежова*, **, @, Е. А. Егорова*, В. В. Малахов*, **

* Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т,
119991 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

** Дальневосточный федеральный университет, 690950 Владивосток, ул. Суханова, 8

@ E-mail: olga.ejova@gmail.com

Поступила в редакцию 15.03.2016 г.

Обнаружено, что по сравнению с морскими звездами осевой комплекс офиур имеет ряд существенных особенностей, которые вызваны смещением мадрепорита с аборальной на оральную сторону. Установлено, что каменистый канал офиур открывается в амбулакральное кольцо с наружной стороны; аксоцельный перигемальный целом у офиур находится снаружи от соматоцельного перигемального целома; амбулакральное целомическое кольцо офиур сдвинуто к оральной стороне по отношению к перигемальным целомическим кольцам; генитальный целом и гастрическое кровеносное кольцо у офиур охватывают осевой целом снаружи; перикардальная часть осевого органа офиур расположена на оральной стороне; интеррадиальные участки генитального целома и генитального кровеносного кольца опускаются на оральную сторону. Предложена гипотеза, согласно которой предки офиур перевернулись так, что их аборальная сторона оказалась обращенной к субстрату; это вызвало перемещение мадрепорита на оральную сторону и замыкание ануса.

DOI: 10.7868/S0002332916060096

Уже два десятилетия в работах по систематике и филогении Echinodermata обсуждается несколько гипотез филогенетических взаимосвязей нынеживущих классов иглокожих (Littlewood *et al.*, 1997; Janies, 2001) (рис. 1). Чаще всего конкурируют между собой гипотеза Asterozoa–Echinozoa и гипотеза Cryptosyringida (Janies *et al.*, 2011; O'Hara *et al.*, 2014). Согласно первой гипотезе классы Eleutherozoa разделены на две клады: Asterozoa + Ophiurozoa и Echinozoa + Holothurozoa (Smith, 1984; Mooi, David, 2000). Согласно второй гипотезе офиуры входят в группу Cryptosyringida, к которой относятся все Eleutherozoa, кроме морских звезд (Smith, 1984). Нередко приводится еще одна филогенетическая схема, в которой Ophiurozoa находятся в основании дерева Eleutherozoa (Perseke *et al.*, 2010; Smith, Reich, 2013). Однако во всех этих случаях офиуры и морские звезды – наиболее близкие группы (рис. 1).

Осевой комплекс органов – важнейшая синапоморфия типа иглокожих, и особенности его строения в различных группах отражают этапы эволюции этой структуры внутри типа. Возникает вопрос: насколько существенны различия в организации осевого комплекса у Asterozoa и Ophiurozoa? Мы используем результаты оригинальных исследований микроскопической анатомии

осевого комплекса органов у *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 (Ежова и др., 2013) и *Ophiura robusta* Ayres, 1854 (Ezhova *et al.*, 2015), а также данные других авторов (Ludwig, 1878, 1880; Cuénot, 1888; Hamann, 1889; Mac Bride, 1896, 1907; Goto, 1898; Brooks, Grave, 1899; Reichensperger, 1908; Gemmill, 1912, 1914, 1915, 1920; Osterud, 1918; Fedotov, 1924; Narasimhamurti, 1933; Hörstadius, 1939; Smith, 1940; Olsen, 1942; Chia, 1968).

В описании структур, входящих в состав осевого комплекса органов, нет терминологического единства. Разные авторы описывают одни и те же структуры осевого комплекса органов под разными названиями, что сильно затрудняет гомологизацию частей осевого комплекса органов у разных иглокожих. Анализ оригинальных и обобщающих работ о строении целомической и кровеносной систем морских звезд и офиур позволяет провести гомологизацию структур, входящих в состав осевого комплекса органов, и предложить единую терминологию (табл. 1).

СТРОЕНИЕ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА
ОРГАНОВ МОРСКИХ ЗВЕЗД

Центральные структуры осевого комплекса органов морских звезд сосредоточены в интерра-

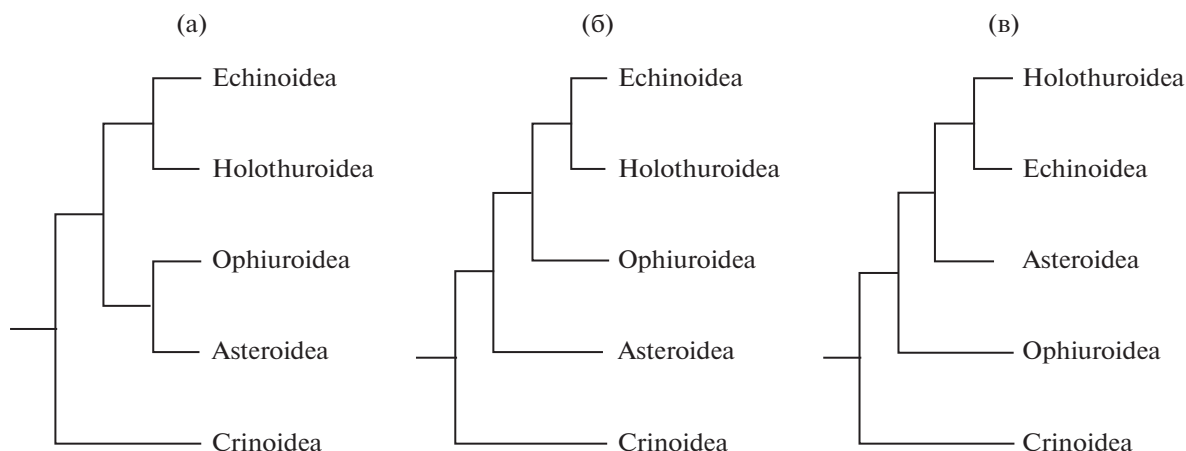


Рис. 1. Различные гипотезы филогенетических взаимоотношений ныне живущих классов Echinodermata. а – гипотеза Asterozoa–Echinozoa; б – гипотеза Cryptosyringida; в – гипотеза базальности Ophiuroidea.

диусе CD. Здесь, на аборальной стороне располагается madreporit, пронизанный многочисленными порами (рис. 2а). Поры ведут в ампулу madreporita. Здесь берет начало каменистый канал, который тянется к оральной стороне, где он изгибается и с проксимальной стороны впадает в амбулакральное кольцо. В радиусы от амбулакрального кольца отходят радиальные амбулакральные выросты.

Каменистый канал охвачен осевым целомом, который на поперечных срезах имеет форму подковы. На аборальной стороне осевой целом сообщается с ампулой madreporita, а на оральной стороне – с аксоцельным перигемальным кольцом (рис. 2а). Непосредственно к ампуле madreporita примыкает перикардиальный целом, представляющий собой небольшой замкнутый целомический мешочек (рис. 2а). Целотелии осевого и перикардиального целомов в участках соприкосновения друг с другом, а также целотелии осевого целома рядом с каменистым каналом образуют многочисленные складки и вздутия. Гемоцельные лакуны этих вздутий составляют кровеносную сеть осевого органа. В зависимости от расположения и принадлежности формирующих целотелиев осевой орган можно разделить на перикардиальную и аксиальную части, лежащие соответственно в перикардиальном и осевом целомах (рис. 2б). Перикардиальная часть осевого органа на своей аборальной стороне открывается в общий гемоцель стенки тела, а аксиальная часть осевого органа на оральной стороне сообщается с оральным кровеносным кольцом (рис. 2б).

Аксоцельное перигемальное кольцо с дистальной стороны охвачено более крупным соматоцельным перигемальным кольцом (рис. 2а). Между их целотелиями проходит оральное кровеносное кольцо (рис. 2б). Периоральный целом описан для некоторых морских звезд (Gemmell,

1912, 1920), но, например, у *A. rubens* он отсутствует (Ежова и др., 2013). От соматоцельного перигемального кольца в радиусы отходят парные выросты, между которыми проходят радиальные кровеносные сосуды (рис. 2).

На аборальной стороне животного развивается генитальный кольцевой целом (рис. 2а). Его участок в интеррадиусе CD располагается в непосредственной близости от перикардиального целома и ампулы madreporita, с проксимальной стороны от осевых структур комплекса. Генитальный целом представляет собой замкнутую, ни с чем не сообщающуюся трубку, внутри которой проходит еще одна целомическая трубка – генитальный рахис. Целотелии генитального рахиса представляет собой герминативный эпителий: здесь формируются половые клетки. Между целотелиями генитального целома и генитального рахиса находится генитальное кровеносное кольцо, снабжающее кровью гонады. В участке между перикардиальной и аксиальной частями осевого органа генитальное кровеносное кольцо сообщается с осевым органом (рис. 2б).

В этом же участке от осевого органа в проксимальном направлении отходят два пучка кровеносных капилляров. Они сформированы складками и вздутиями целотелиев, образующих горизонтальный мезентерий между гипогастрическим и эпигастрическим целомами. Посредством этих капиллярных пучков кровеносная система осевого органа сообщается с гастрическим кровеносным кольцом, проходящим в горизонтальном мезентерии (рис. 2б).

СТРОЕНИЕ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНОВ ОФИУР

У всех офиур madreporit смещен на оральную сторону и, соответственно, осевой комплекс ор-

Таблица 1. Термины, используемые для обозначения гомологичных структур в составе осевого комплекса Asteroidea и Ophiuroidea

Термины, используемые в работе	Термины, используемые в других источниках (на языке оригинала)								
	MacBride, 1892, 1907	Narasimhamurti, 1933	Smith, 1940	Cuénot, 1948	Hyman, 1955	Иванова-Казас, 1978,	Иванов и др., 1985	Goldschmid, 1996	Ruppert <i>et al.</i> , 2004
Каменистый канал	Stone-canal	Stone canal	Stone canal	Tube aquifère	Stone canal	Каменистый канал	Каменистый канал	Steinkanal	Stone canal
	Pore-canal	Pore canal	Pore canal	Pore aquifère	Pore canal	Поровый канал	Поровый канал	Hydroporus-kanal	Pore canal
	Ampulla = sinus <i>c</i> ; axial sinus = sinus <i>b</i>	Ampulla of the stone canal	Left axial sinus	Sinus glandulaire; sinus entérocoelien	Axial sinus	Левый аксоцель; осевой синус; ампула каменного канала	Левый осевой синус	Axocoel	Axial canal (sinus)
Перигемальные целомические кольца	Perihæmal system	Perihæmal system of cavities	—	Anneau péri-hémal oral; pentagone oral; anneau péristomien; sinus hyponæural	Hyponæural ring sinus; oral ring (hæmal) sinus; oral perihæmal ring	Оральная перигемальная система; оральные перигемальные кольца	Околологоточное перигемальное кольцо; перигемальные каналы	Hyponæural-kanal	Hyponæural canal (coelom)
	Perihæmal space = sinus <i>b</i>	—	—	—	—	Внутреннее перигемальное кольцо	—	Ringkanal des Axocoel	—
соматоцельное перигемальное кольцо	Perihæmal cavities	—	—	Sinus hyponæural	Hyponæural ring canal (sinus)	Наружное перигемальное кольцо	—	Hyponæural-kanal (Somato-coel) Ringkanal	—
Периоральный целом	Peri-oral coelom	Peri-oral coelom	—	Espace périoesophageenne; cavité péristomienne	Peristomial ring sinus	Периоральный целом	—	—	—

Таблица 1. Окончание

Термины, используемые в работе	Термины, используемые в других источниках (на языке оригинала)								
	MacBride, 1892, 1907	Narasimhamurti, 1933	Smith, 1940	Cuénot, 1948	Нупан, 1955	Иванова-Казас, 1978,	Иванов и др., 1985	Goldschmid, 1996	Ruppert <i>et al.</i> , 2004
Перикардиальный целом	Right hydrocoele; axial sinus = sinus <i>b</i>	Pericardial vesicle	Madreporic vesicle; right axial sinus	Sinus terminal; sac dorsal	Dorsal sac; terminal sac; madreporic vesicle; right part of the axial sinus	Правый аксоцель; перикард; madreporic vesicle; правый пузырек	Правый осевой синус	Dorsalblase	Pericardial cavity; dorsal sac
Осевой орган	Ovoid gland	—	Axial organ	Glande brune	Axial gland	Осевая железа	Осевой орган	Axialorgan	Axial organ; axial hemal vessel (gland)
аксиальная часть	—	—	Left axial organ	Glande brune	Darker thicker aboral part	—	Оральный отдел (часть)	—	—
перикардиальная часть	—	—	Right axial organ	Extrémité ventrale de la gland brune; processus terminal	Lighter slender oral part; head (terminal) process	—	Аборальный отдел (часть)	Fortsatzsinus	—
Генитальный целом	Aboral sinus = sinus <i>a</i>	—	Genital sinus	Anneau périhémal aboral; sinus ondulé; sinus gonadique; sinus périgénital; “pentagone aboral”	Aboral (coelomic) sinus; genital sinus	Аборальное перигемальное кольцо; половой синус	Половой синус	Aboraler Genitalkanal; Genitalcoelom; Aboraler Somatocoeloring	Genital coelom
Генитальный рахис	Genital rachis	Genital rachis	Genital rachis	Cordon génital	Genital rachis	Половой тяж	Половой столон (тяж)	Genitalrachis; Genitalstrang	—

Примечание. “—” — данная структура не указывается в источнике.

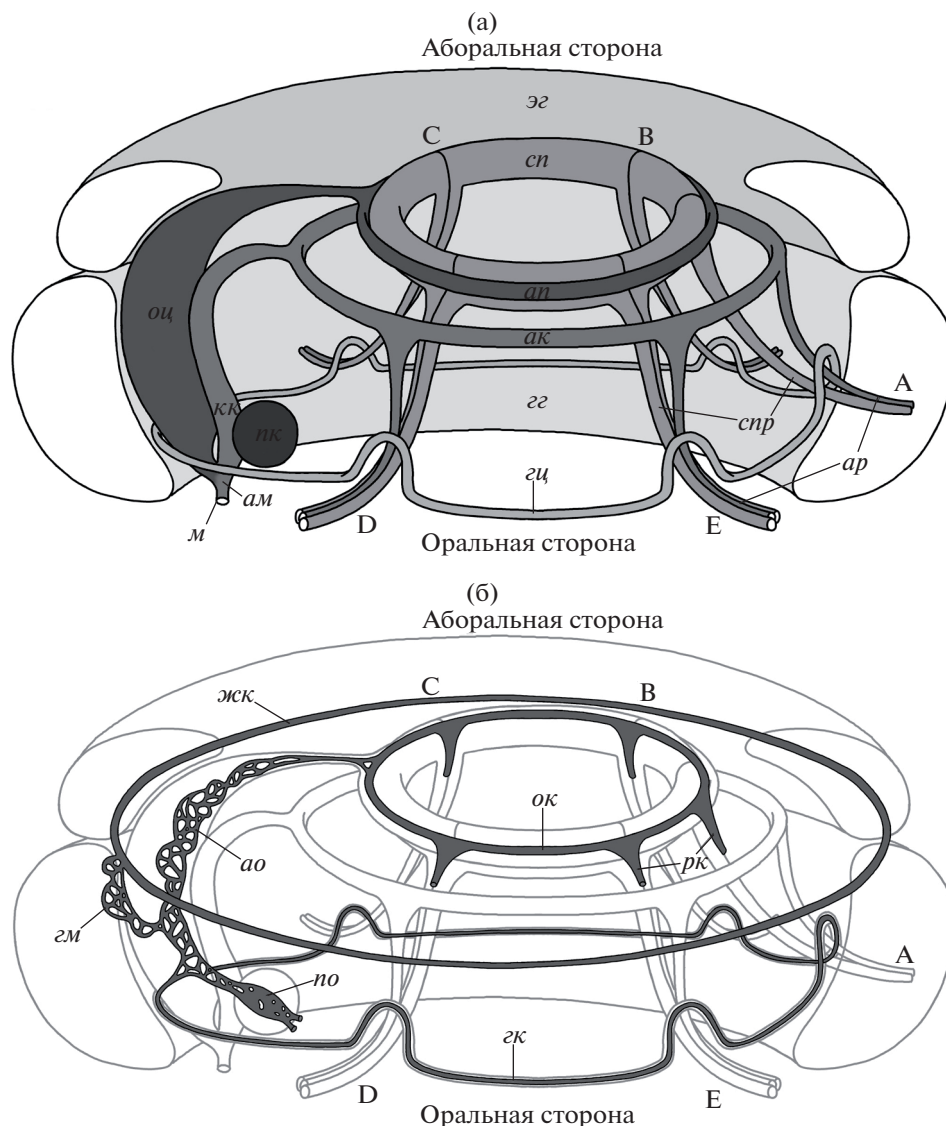


Рис. 3. Схема целомической (а) и кровеносной (б) систем Ophiuroidea (периоральный целом не изображен).

ные участки генитального целома и генитального кровеносного кольца сохраняют свое аборальное положение, аркообразно огибая радиальные выросты амбулакального и соматоцельного перигемального колец (рис. 3).

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

Структуры осевого комплекса органов можно разделить на целомические и гемоцельные, т.е. кровеносные. В то же время структуры осевого комплекса органов Asteroidea и Ophiuroidea можно подразделить на осевые, расположенные в интеррадиусе CD, и кольцевые, проходящие в центральной диске, охватывающие пищеварительную трубку и иногда посылающие отростки в радиусы (табл. 2).

Отметим (рис. 2, 3), что организация осевых комплексов органов у морских звезд и офиур различается только в связи с тем, что madreporit у офиур находится не на аборальной, а на оральной стороне. Прямые эмбриологические наблюдения показывают, что такой сдвиг madreporita действительно осуществляется в процессе онтогенеза офиур (Mac Bride, 1907). Можно предполагать, что сдвиг madreporita в онтогенезе офиур отражает филогенетический процесс перемещения madreporita с аборальной стороны тела на оральную.

Перемещение madreporita на оральную сторону приводит к изменениям в топографии других структур осевого комплекса органов, а именно:

каменистый канал офиур открывается в амбулакральное кольцо с наружной стороны, а не с внутренней, как у морских звезд;

Таблица 2. Органы и структуры, входящие в состав осевого комплекса Asteroidea и Ophiuroidea

Структуры осевого комплекса	Целомические	Гемоцельные
Осевые	Перикардиальный целом* Осевой целом** Ампула мадрепорита** Мадрепорит и поровые каналы**,** Каменистый канал**,**	Перикардиальная часть осевого органа Аксиальная часть осевого органа
Кольцевые	Амбулакральное кольцо*** Аксоцельный перигемальный целом** Соматоцельный перигемальный целом**** Периоральный целом**** Генитальный целом**** Генитальный рахис****	Оральное кровеносное кольцо Генитальное кровеносное кольцо Гастрическое кровеносное кольцо

Примечание. Гемоцельные структуры указаны на уровне целомических производных, между которыми они проходят.

* Производные правого аксоцеля (протоцеля).

** Производные левого аксоцеля (протоцеля).

*** Производные левого гидроцеля (мезоцеля).

**** Производные левого соматоцеля (метацеля).

аксоцельный перигемальный целом у офиур находится снаружи от соматоцельного перигемального целома, а у морских звезд наоборот;

амбулакральное целомическое кольцо офиур сдвинуто к оральной стороне по отношению к перигемальным целомическим кольцам, а у морских звезд амбулакральное целомическое кольцо сдвинуто к аборальной стороне по отношению к перигемальным целомическим кольцам;

генитальный целом у офиур охватывает осевой целом снаружи, а у морских звезд генитальный целом примыкает к осевому целому изнутри;

гастрическое кровеносное кольцо у офиур проходит с наружной стороны от осевого комплекса, а у морских звезд — с внутренней стороны;

перикардиальная часть осевого органа офиур расположена на оральной стороне, тогда как у морских звезд она лежит на аборальной стороне. При этом перикардиальная часть осевого органа сохраняет все связи, а именно: с генитальным кровеносным кольцом, с гемоцелом стенки тела, с аксиальной частью осевого органа и с гастрическим кровеносным кольцом;

интеррадиальные участки генитального целома и генитального кровеносного кольца опускаются на оральную сторону и располагаются здесь оральнее всех остальных структур осевого комплекса в отличие от морских звезд, у которых генитальный целом располагается на аборальной стороне тела. При этом радиальные участки генитального целома и генитального кровеносного

кольца формируют пять петель в радиусах. Под каждой петлей проходят парные радиальные выросты соматоцельного перигемального целома (с кровеносным сосудом в мезентерии между ними) и радиальный вырост амбулакрального целома.

Какие причины могли вызывать перемещение мадрепорита с аборальной стороны на оральную у предков офиур? Предлагаем гипотезу, объясняющую этот процесс (рис. 4): как известно, морские звезды ползают на оральной стороне, собирая ртом пищу. Анус у них лежит на противоположной (аборальной) стороне, как и мадрепорит. Благодаря этому и непереваженные остатки из кишечника, и продукты обмена из полости осевого целома могут беспрепятственно выбрасываться во внешнюю среду.

Офиуры могут ползать на оральной стороне, но большую часть времени проводят, перевернувшись на аборальную сторону и выставив вверх руки для улавливания пищи (Human, 1955; Литвинова, 1979, 1980; Ruppert *et al.*, 2004). В этом случае аборальная сторона с расположенными исходно на ней анусом и мадрепоритом оказывается обращенной к субстрату. Возможно, именно этот фактор привел к замыканию анального отверстия и формированию вторичного мешковидного кишечника, в котором ротовое отверстие функционирует и для приема пищи, и для дефекации. Мадрепорит же представляет собой отверстие целомодукта, через которое происходит выделение продуктов обмена, выведенных в осевой

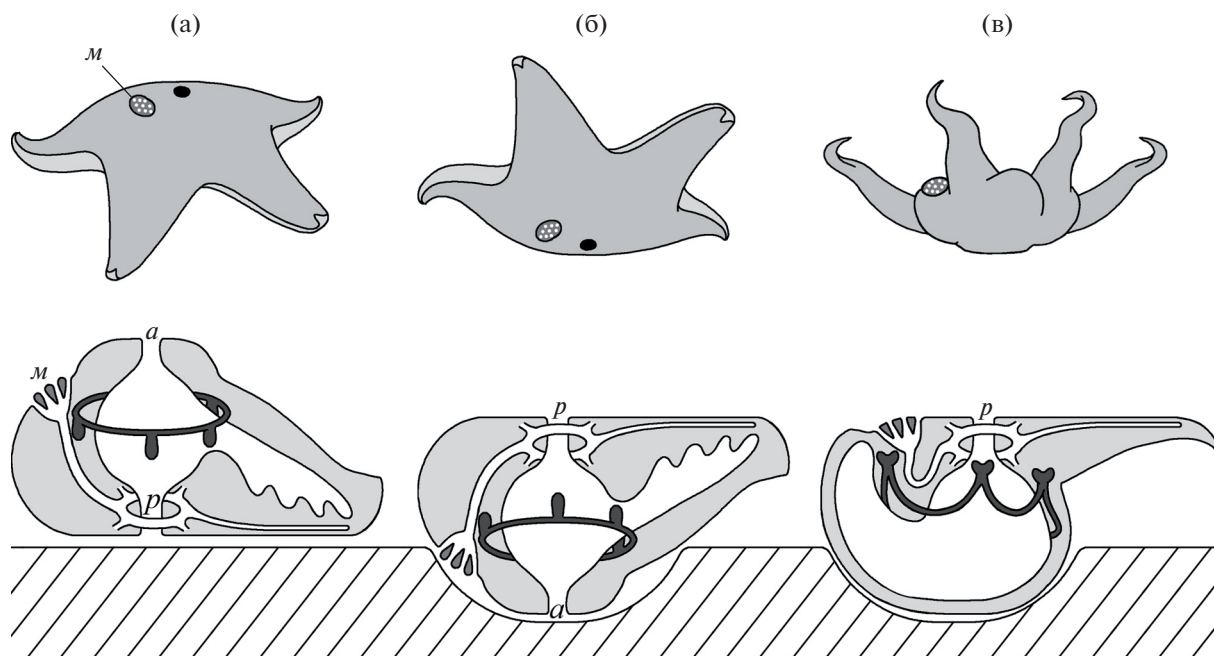


Рис. 4. Переворот предков офиур, обладавших аборальным madreporitem и анусом (а), на оральную сторону: в результате аборальная сторона оказалась обращенной к субстрату (б), что, в свою очередь, вызвало перемещение madreporita на оральную сторону и замыкание ануса (в). а – анус, м – madreporит, р – рот.

целом из крови в результате ультрафильтрации в осевом органе (Cuénot, 1948; Ziegler *et al.*, 2009; Ежова и др., 2013, 2014; Ezhova *et al.*, 2015). Отверстие madreporita у офиур сохраняется, но смещается на оральную сторону (рис. 4), вызывая вслед за этим перемещение других структур, так или иначе связанных с madreporitom.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 14-50-00034).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. Микроскопическая анатомия осевого комплекса органов морской звезды *Asterias rubens* Linnaeus 1758 (Echinodermata, Asterozoa) // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 2. С. 131–142. doi 10.1134/S1062359013080049
- Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. Строение осевого комплекса органов и связанных с ним структур у Asterozoa (Asterozoa, Echinozoa, Ophiurozoa) // Биология моря. 2014. Т. 40. № 3. С. 165–177. doi 10.1134/S1063074014030043
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 3. М.: Высш. шк., 1985. 390 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978. 164 с.
- Литвинова Н.М. О питании офиур // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 10. С. 1501–1510.
- Литвинова Н.М. Способы питания некоторых видов офиур // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 2. С. 239–247.
- Brooks W.K., Grave C. *Ophiura brevispina* // Mem. Nat. Acad. Sci. Wash. 1899. V. 5. P. 79–100.
- Chia F.S. The embryology of a brooding starfish *Leptasterias hexactis* Stimpson // Acta Zool. 1968. V. 49. № 3. P. 321–364.
- Cuénot L. Études anatomiques et morphologiques sur les ophiures // Arch. Zool. Exp. Gén. 1888. Ser. 2. V. 6. P. 33–82.
- Cuénot L. Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes. Dans "Traité de Zoologie". Paris: Masson et C-ie Éditeurs, 1948. V. 11. P. 3–272.
- Ezhova O.V., Lavrova E.A., Ershova N.A., Malakhov V.V. Microscopic anatomy of the axial complex and associated structures in the brittle star *Ophiura robusta* Ayres, 1854 (Echinodermata, Ophiurozoa) // Zoomorphology. 2015. V. 134. № 2. P. 247–258. doi 10.1007/s00435-014-0251-6
- Fedotov D.M. Biologie und Metamorphose von *Gorgonocephalus* // Zool. Anz. 1924. Bd 61. S. 303–311.
- Gemmell J.F. The development of the starfish *Solaster endeca* Fobes // Trans. Zool. Soc. 1912. V. 20. № 1. P. 1–71.
- Gemmell J.F. The development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* L. // Philos. Trans. Roy. Soc. 1914. V. 205. P. 213–294.
- Gemmell J.F. Double Hydrocoele in the development and metamorphosis in the larva of *Asterias rubens* L. // Quart. J. Micr. Sci. 1915. V. 61. P. 51–80.
- Gemmell J.F. The development of the starfish *Crossaster papposus* Müller and Troschel // Quart. J. Micr. Sci. 1920. V. 64. P. 155–189.

- Goldschmid A.* Echinodermata // Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag, 1996. S. 778–834.
- Goto S.* Some points in metamorphosis of *Asterina gibbosa* // J. Coll. Sci. Imp. Univ. 1898. V. 12. P. 227–242.
- Hamann O.* Beiträge zur Histologie der Echinodermen. H. 4. Die Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jena: G. Fischer, 1889. 160 s.
- Hörstadius S.* Über die Entwicklung von *Astropecten aurantiacus* L. // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1939. V. 17. № 2. P. 221–312.
- Hyman L.H.* Echinodermata // The Invertebrates. N.Y.: McGraw-Hill Book Company, 1955. V. 4. 550 p.
- Janies D.* Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes // Can. J. Zool. 2001. № 79. P. 1232–1250. doi 10.1139/cjz-79-7-1232
- Janies D.A., Voight J.R., Daly M.* Echinoderm Phylogeny Including *Xyloplax*, a Progenetic Asteroid // System. Biol. 2011. V. 60. № 4. P. 420–438. doi 10.1093/sysbio/syr044
- Littlewood D.T.J., Smith A.B., Clough K.A., Emson R.H.* The interrelationships of the echinoderm classes: morphological and molecular evidence // Biol. J. Linnean Soc. 1997. № 61. P. 409–438. doi 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01799.x
- Ludwig H.* *Trichaster elegans* // Z. Wiss. Zool. 1878. Bd 31. S. 59–67.
- Ludwig H.* Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren // Z. Wiss. Zool. 1880. Bd 34. S. 57–89.
- MacBride E.W.* The development of the genital organs, ovoid gland, axial and aboral sinuses in *Amphiura squamata* // Quart. J. Micr. Sci. 1892. V. 34. P. 129–156.
- MacBride E.W.* The development of *Asterina gibbosa* // Quart. J. Micr. Sci. 1896. V. 38. P. 339–411.
- MacBride E.W.* The development of *Ophiothrix fragilis* // Quart. J. Micr. Sci. 1907. V. 51. P. 557–606.
- Mooi R., David B.* What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution // Am. Zool. 2000. № 40. P. 326–339. doi 10.1093/icb/40.3.326
- Narasimhamurti N.* The development of *Ophiocoma nigra* // Quart. J. Micr. Sci. 1933. V. 76. P. 63–88.
- O'Hara T.D., Hugall A.F., Thuy B., Moussalli A.* Phylogenomic resolution of the class Ophiuroidea unlocks a global microfossil record // Curr. Biol. 2014. V. 24. № 16. P. 1874–1879. doi 10.1016/j.cub.2014.06.060
- Olsen H.* The development of the brittle-star *Ophiopholis aculeata* with a short report on the outer hyaline layer // Bergens Mus. Aarbok. Natur. 1942. V. 6. P. 1–107.
- Osterud H.L.* Preliminary observations on the development of *Leptasterias hexactis* // Publ. Puget Sound Biol. 1918. V. 2. P. 1–15.
- Perseke M., Bernhard D., Fritzsche G., Brümmer F., Stadler P.F., Schlegel M.* Mitochondrial genome evolution in Ophiuroidea, Echinoidea, and Holothuroidea: insights in phylogenetic relationships of Echinodermata // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. № 56. P. 201–211. doi 10.1016/j.ympev.2010.01.035
- Reichensperger A.* Zur Kenntnis der Genus *Ophiopsila* // Z. Wiss. Zool. 1908. Bd 89. S. 173–192.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D.* Invertebrate Zoology. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2004. V. 28. P. 872–929.
- Smith A.B.* Classification of the Echinodermata // Palaeontology. 1984. № 27. P. 431–459.
- Smith A.B., Reich M.* Tracing the evolution of the holothurian body plan through stem-group fossils // Biol. J. Linnean Soc. 2013. № 109. P. 670–681. doi 10.1111/bij.12073
- Smith J.E.* The reproductive system and associated organs of the brittle star *Ophiothrix fragilis* // Quart. J. Micr. Sci. 1940. V. 82. P. 267–310.
- Ziegler A., Faber C., Bartolomaeus T.* Comparative morphology of the axial complex and interdependence of internal organ systems in sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) // Front. Zool. 2009. V. 6. № 10. P. 1–31. doi 10.1186/1742-9994-6-10

Transformations of the Axial Complex of Ophiuroids as a Result of Shifting of the Madreporite to the Oral Side

O. V. Ezhova^{a,b,*}, E. A. Egorova^a, and V. V. Malakhov^{a,b}

^aFaculty of Biology, Moscow State University, Leninskie gory 1, bld. 12, Moscow, 119991 Russia

^bFar East Federal University, ul. Sukhanova 8, Vladivostok, 690950 Russia

*e-mail: olga.ejova@gmail.com

In comparison with Asteroidea, the axial complex of ophiuroids has some important features, which are the result of shifting of the madreporite from the aboral side to the oral side. In contrast to Asteroidea, the stone canal of ophiuroids connects with the water ring from the outside, not from the inside. In Ophiuroidea, the somatocoelomic periaemal coelom is closer to the mouth than the axocoelomic ring. The water ring of ophiuroids is shifted to the oral side relative to the periaemal coelomic rings. The genital coelom and gastric haemal ring are located on the outer side of the axial complex, whereas in Asteroidea, they are located on the inner side. The pericardial part of the axial organ is situated on the oral side. The interrational sections of the genital coelom and genital haemal ring are descended to the oral side. Our hypothesis considers that the ancestors of ophiuroids turned the aboral side of the animal to the substratum. It caused shifting of the madreporite to the oral side and closing of the anus.