

его типично подиальным (амбулакральным), как это можно видеть у Scotoplanes, относящихся к отряду Elasipoda (рис. 4). Ножки у боконогих голотурий — производные амбулакральной системы. При ориентации ножек вдоль всех трех амбулакров в процессе эволюции произошли редукция ножек центрального ряда и срастание ножек двух боковых рядов [2]. Для Scotoplanes известен «шагающий» способ передвижения, ножки великолепно тянутся и поднимают животное над субстратом. Обладают они замедленной ходьбой, осуществляемой на кончиках растянутых ног [3]. На грунте остаются следы двух параллельных рядов точек от ножек [4]. Таким образом, здесь мы наблюдаем диплоэуподиальный движитель, который характеризуется тем, что все опорные элементы сгруппированы в функционально неделимые пары [1].

1. Алеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев : Наук. думка, 1986. — 424 с.
2. Гебрук А. В. Пути эволюционного развития боконогих голотурий (Elasipoda) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1989. — 123. — С. 134—150.
3. Barham E. G., Ayer N. J., Boyce R. E. Macrobenthos of the San Diego Trough: photographic census and observations from bathyscaphe «Trieste» // Deep-Sea Res. — 1967. — 14. — S. 773—784.
4. Heezen B., Hollister C. D. The Face of the DEEP. — London : Oxford Univ Press, 1971. — 341 p.
5. Jennings H. S. Behavior of the starfish *Asterias Foreri* // Publ. California Univ. — 1907. — 4, N 2. — P. 53—185.
6. Michael S., Konrad M. Comparative morphology of muscle-skeleton attachments in the Echinodermata // Zoomorphology. — 1988. — 108, N 3. — P. 137—148.
7. Parker G. H. The locomotion of the holothurian *Stichopus panamensis* Clark // J. Exp. Zool. — 1921. — 33. — P. 205—208.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского
АН Украины, Севастополь

Получено 18.12.91

L. V. BONDARENKO, [Yu. G. ALEYEV]

PODIAL-HYDRAULIC PROPULSOR IN HOLOTHURIOIDEA

Summary

The ambulacral propulsor in Holothurioidea (*Stichopus japonicus*) has been found as based on combination of podial and hydraulic propulsors by means of filming. Two extreme versions of the locomotor system development in Holothurioidea: a hydraulic propulsor (Apo-da) and podial propulsor (Elasipoda) have been shown; the combination of both above-mentioned propulsors (*Stichopus*) is intermediate one among them.

УДК 593.9:591.17

Л. В. БОНДАРЕНКО, [Ю. Г. АЛЕЕВ]

ЛОКОМОЦИЯ МОРСКИХ ЗВЕЗД И ПРАВИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

С помощью киносъемки рассмотрена кинематика типичных амбулакральных движителей морских звезд (*Patiria pectinifera*) и правильных морских ежей (*Strongylocentrotus* пидус). Показано, что движители этих объектов сохраняют все существенные функциональные черты движителя подиального типа при наличии выраженной морфологической специфики, состоящей в гидравлическом способе обеспечения изменений геометрии локомоторных опор (амбулакральных ножек), в отличие от суставно-изгибных подиальных движений других гидробионтов.

В эволюционном развитии движителей подиальной группы особое место занимают амбулакральные движители иглокожих, основанные на возникновении гидравлических шагающих конечностей и в этом смысле представляющие один из интереснейших вариантов конвергентного развития локо-

© Л. В. Бондаренко, [Ю. Г. Алеев], 1993

ISSN 0203—4646. Экология моря. 1993. Вып. 43.

моторной системы. Среди иглокожих только у правильно-радиальных эррантных форм (морских звезд и правильных морских ежей) движитель остается чисто амбулакральным, тогда как у билатеральных голотурий и неправильных морских ежей (Irregularia) он скомплексирован с более или менее развитым моногидравлическим движителем [1] либо уже полностью вытеснен последним, как это имеет место у червеобразных закапывающихся голотурий типа *Synapta maculata* (Бондаренко, Алеев, 1993, см. в данном сб.). Хотя принципиальному описанию амбулакрального движения иглокожих посвящено значительное число работ, кинематика локомоторной системы этого типа остается недостаточно изученной, хотя в связи с переходом некоторых иглокожих к моногидравлическому движителю именно кинематические аспекты представляют наибольший интерес.

В данной работе дано описание кинематики амбулакральных движителей морской звезды (*Patiria pectinifera*) и правильного морского ежа (*Strongylocentrotus nudus*), выполненное на основании специальной киносъемки. Звезды и ежи были собраны в районе залива Петра Великого в Японском море и в дальнейшем содержались в аквариуме с океанической водой соленостью 35 ‰ при 18—20 °С. Киносъемка проводилась киноаппаратом КСР-1М («Конвас-автомат») на 35-миллиметровой черно-белой негативной пленке КН-3 с последующей фотопечатью кинограмм.

В амбулакральной локомоции иглокожих принципиальное значение имеет опорно-тянущая роль амбулакральных ножек. Обычно функция ножек трактуется как функция закрепления на опорном субстрате и подтягивания. Наряду с этим имеются указания [4] на толкающую функцию амбулакральных ножек. С помощью киносъемки нами были определены скорости поступательного движения звезды (*Patiria pectinifera*), которая составляет 0,7 мм/с, и ежа (*Strongylocentrotus nudus*) — 0,9 мм/с.

Морская звезда может двигаться вперед любым из пяти лучей, однако чаще всего перемещается определенным лучом вперед, который можно считать передним. Передвигаются звезды с помощью амбулакральных ножек, расположенных вдоль лучей и выходящих наружу в амбулакральную борозду, что хорошо видно на кинограмме (рис. 1). У нашего объекта амбулакральные ножки расположены в два ряда, на конце каждой имеется присасывательный диск. С помощью образуемого присоской вакуума и слизи создается сила сцепления ножки с субстратом. Предполагается, что выделение липкого секрета может регулироваться секрецией одножгутиковых «нейросекреторноподобных» клеток, входящих в состав эпидермиса ножек [2]. Сила сцепления настолько велика, что оторвать звезду от поверхности аквариума практически невозможно. Затрачиваемое на закрепление и открепление амбулакральных ножек время в наших экспериментах варьировало от 8 до 44 с. По данным Керкут [5], это время соответствует 7,5 с. Продолжительность цикла работы амбулакральной ножки у звезды составляет 6,5 мин [3], поэтому можно предположить, что основную часть времени ножка находится в состоянии покоя либо в поисковом движении. Общее количество прикрепленных к субстрату ножек при работе амбулакрального движителя звезды остается более или менее одинаковым. У нашего объекта (*Patiria pectinifera*) имеется около 350 амбулакральных ножек, однако в каждый данный момент только третья часть их (в среднем около 97) контактирует с субстратом, и именно на этих ножках тело приподнято над поверхностью данного субстрата.

В процессе перемещения звезды по вертикальной стенке аквариума ножка удлиняется за счет попадания в нее под давлением амбулакральной жидкости, прикрепляется к субстрату в направлении движения объекта, затем плавнo сокращается, подтягивая тело животного вперед. Переходя в положение, противоположное движению звезды, ножка открепляется от субстрата вследствие слабого гидростатического давления внутри ножки, ведущего к уменьшению площади присасывательного диска и силы сцепления его с субстратом (рис. 1).

Несмотря на то что у звезды амбулакральные ножки вдоль амбулакральной борозды каждого луча располагаются попарно, они могут работать как

синхронно, так и независимо друг от друга. В большинстве случаев можно было наблюдать картину вытягивания множества амбулакральных ножек в направлении поступательного движения животного, однако какая-либо синхронность в работе одной пары ножек не была констатирована.

Движение морской звезды по горизонтальной поверхности очень похоже на движение брюхохоресничной инфузории (*Stylonychia mytilus*),

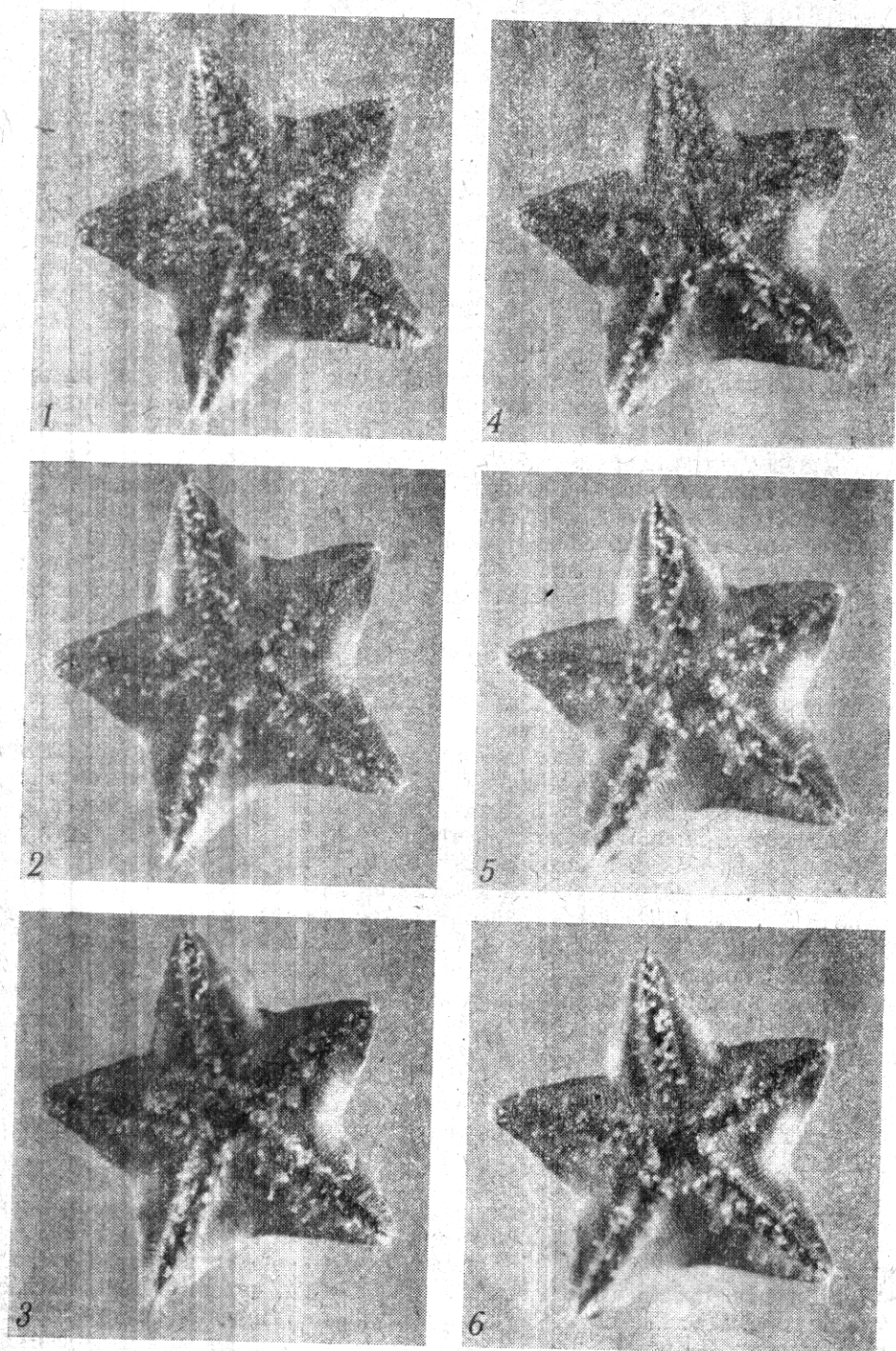


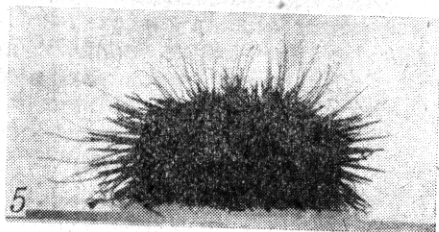
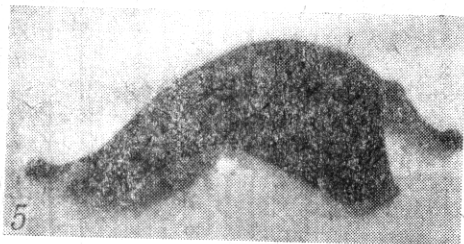
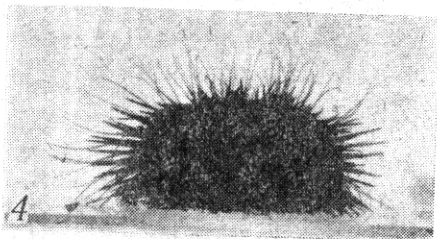
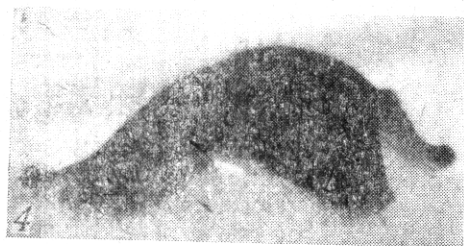
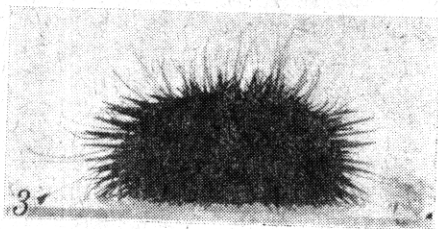
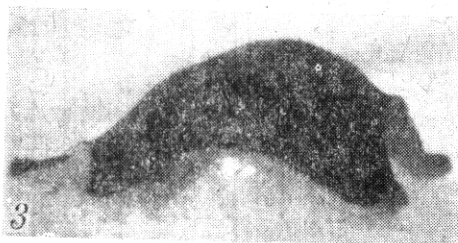
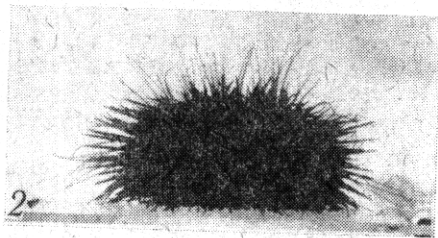
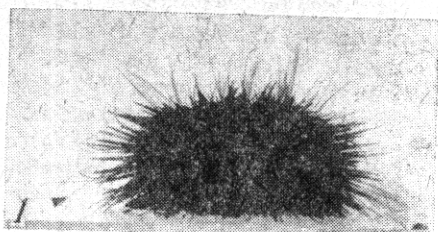
Рис. 1. Кинограмма движения морской звезды *Patiria pectinifera* по вертикальной плоскости (1—6 — работа амбулакральной ножки, расположенной на оральной стороне тела животного)

имеющей мириозуподиальный движитель [1], за исключением того, что у звезды часть амбулакральных ножек убирается в амбулакральную борозду, а у инфузории реснички (цирры) постоянно остаются во внешней среде. Согласно нашим наблюдениям, звезда, двигаясь по вертикальной стенке аквариума, использует амбулакральные ножки для подтягивания собственного тела. При горизонтальном же перемещении звезды, как видно из кинограммы (рис. 2), амбулакральные ножки выполняют роль как средства передвижения, так и элементов, поддерживающих тело над субстратом.

Способ локомоции морского ежа *Strongylocentrotus nudus* практически ничем не отличается от такового морской звезды *Patiria pectinifera*. На кинограмме (рис. 3) показано перемещение морского ежа по горизонтальной поверхности. В тех случаях, когда амбулакральная ножка вытянута по ходу поступательного движения вперед, угол между осью ножки и поверхностью опорного субстрата в нижеследующем назовем передним и обозначим буквой α , а когда ножка относительно точки прикрепления по ходу поступательного движения направлена назад — задним и обозначим β . Тогда угол 90° , соответствующий вертикальному расположению ножки, окажется нейтральным. Ножка, прикрепившаяся в самом переднем положении, начинает свою работу по перемещению животного, находясь под углом $\alpha \approx 25^\circ$. Далее сокращение продольных мышц ножки приводит к тому, что этот угол увеличивается, а находящаяся в ножке амбулакральная жидкость начинает уходить в ампулу и давление внутри ножки падает, благодаря чему ножка под животным, находящаяся под углом 90° , изгибается. Переходя в заднее положение (вплоть до угла $\beta \approx 28^\circ$), ножка в дальнейшем распрямляется за счет остаточного гидростатического давления и открепляется от субстрата вследствие уменьшения площади присасывательного диска и ослабления силы его сцепления с поверхностью опорного субстрата.

Если морская звезда для своего движения по гладкой поверхности и по песчаной использует только амбулакральные ножки, то морской еж по песку передвигается с помощью оральных игл. Однако с помощью игл еж *Strongylocentrotus nudus* передвигается в 3 раза медленнее (0,3 мм/с), чем с помощью амбулакральных ножек (0,9 мм/с). Показано [6], что скорость передвижения морских ежей по песчанной поверхности находится в прямой зависимости от длины их оральных игл. Каждая игла, находясь в своем заднем положении относительно направления движения животного, начинает перемещение в вертикальной плоскости вверх и затем переносится вперед, после чего несколько заглубляется в грунт и одновременно перемещается назад. Из этого следует, что действие оральных игл принципиально аналогично действию опор подиального движителя, в котором локомоция обеспечивается с помощью недеформируемых опор. Данное действие оральных игл указывает на их в целом симметричное распределение относительно оси локомоции (центра массы). Если задачи переноса деформируемых структур подиального движителя позвоночных животных довольно сложны, то перенос недеформируемой оральной иглы ежа не столь сложен, так как не требует дополнительных усилий для сгибания или разгибания конечностей либо для сокращения длины конечностей подобно амбулакральным ножкам. Кинематическая картина локомоторных движений оральных игл морского ежа более всего напоминает таковую жестких опор копиального (весельного) движителя [1], с той лишь разницей, что оральные иглы ежа на холостом и на рабочем ходу, в отличие от локомоторных элементов весельного движителя, не вращаются вокруг своей продольной оси; полезный локомоторный эффект в случае ежа возникает за счет того, что при переносе вперед иглы перемещаются над грунтом, а при отведении назад (на рабочем ходу) — заглублены в грунт (рис. 4). Таким образом, у морского ежа мы наблюдаем присутствие как деформируемых, так и недеформируемых структур подиального движителя.

Анализ кинематики типичных амбулакральных движителей морских звезд и ежей позволяет с уверенностью отнести их к группе подиальных движителей. Амбулакральный движитель является тянущим, т. е. рабочий период состоит не в отталкивании от опорного субстрата (толкающий ва-



2. Кинограмма движения морской звезды *Patiria pectinifera* по горизонтальной плоскости (1—5 — работа амбулакральной ножки, выполняющей роль не только средства передвижения, но и элемента, поддерживающего тело животного над субстратом)

Рис. 3. Кинограмма движения морского ежа *Strongylocentrotus nudus* по горизонтальной плоскости (1—5 — работа амбулакральной ножки, расположенной на оральной стороне тела животного; хорошо видны углы, образованные осью ножки и поверхностью опорного субстрата по ходу поступательного движения вперед (α) и назад (β))

риант), а в сокращении опор и подтягивании компактного тела к месту их фиксации. Движущую горизонтальную силу F_{α} создает ножка, прикрепленная к опорному субстрату в направлении движения животного под углом $\alpha \approx 25^{\circ}$. Совершив работу по перемещению тела, она переходит в заднее положение, оставаясь прикрепленной к субстрату, создавая тормозящую силу F_{β} . Причем всегда $F_{\alpha} \gg F_{\beta}$, благодаря чему животное продвигается вперед. Эффект же толчка, создаваемый, теоретически рассуждая, при заднем расположении ножки за счет остаточного гидростатического давления, если и имеет место, то настолько незначителен, что не может служить источ-

ником создания сколько-нибудь существенной движущей силы. Изгиб амбулакральной ножки при прохождении ею положения, нормального к опорному субстрату, указывает на уменьшение гидростатического давления внутри ножки, а это говорит о том, что при любой величине угла β сила толчка будет несравнимо меньше силы тяги, создаваемой при передних положениях ножки, т. е. при углах α .

Принудительный характер остаточной толчковой силы, возникающей при задних углах β , определяется тем, что в процессе полного локомоторного цикла амбулакральной ножки сокращение ампулы происходит однократно. В рабочем цикле амбулакрального движителя иглокожих определенный уровень гидростатического давления в амбулакральной ножке должен быть сохранен при прохождении ею положений относительно опорного субстрата, близких к нормальному, когда она выполняет основную опорную функцию и в связи с этим должна сохранять известный тургор. Только после достаточного уменьшения заднего опорного угла β , когда данная амбулакральная ножка в основном уже выполнила свою опорную функцию, может продолжаться дальнейшее уменьшение тургора ножки, что приводит к ее отрыву от опорного субстрата и окончательному сокращению, необходимому для ее подготовки к новому циклу движителя, т. е. к перенесению ножки в переднее положение. Вторичное сокращение ампулы для создания толчкового эффекта нецелесообразно.

Функциональная специфика амбулакрального подиального движителя морских звезд и правильных морских ежей заключается в том, что движитель относится не к толкающему типу (как у большинства гидробионтов и атмобионтов), а к тянущему, хотя тянущий тип подиальной локомоции не является исключительной редкостью среди животных; кроме указанных иглокожих, он характерен для многих лазающих (древесных) четвероногих атмобионтов. В целом функциональные характеристики амбулакрального движителя морских звезд и правильных морских ежей полностью соответствуют таковым типичных подиальных движителей: рабочий цикл движителя состоит из хорошо выраженных периодов рабочего хода и холостого хода, когда создание движущей силы, как и у всех типичных подиальных движителей, имеет выраженный периодический характер. У иглокожих принцип действия отдельных локомоторных опор полностью идентичен тому, что имеет место и у всех других животных с подиальным движителем. Рабочий цикл отдельной локомоторной опоры (амбулакральной ножки) складывается

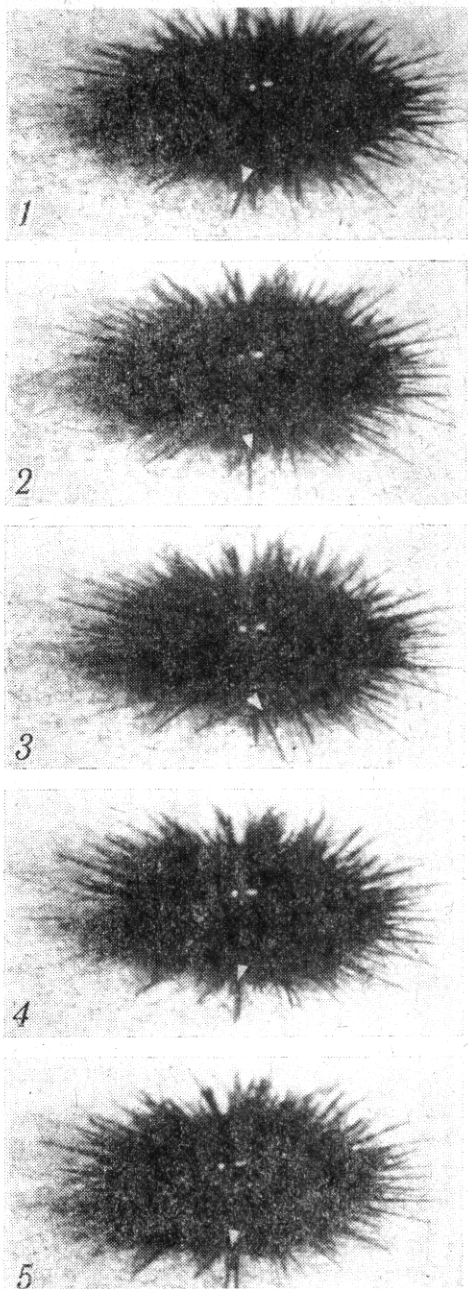


Рис. 4. Кинограмма движения (1—5) морского ежа *Strongylocentrotus nudus* по песчаной поверхности при помощи оральных игл

из обычных для типичного подиального движителя фаз: 1) фиксация локомоторной опоры на опорном субстрате, 2) сокращение опоры и подтягивание компактного тела к точке ее фиксации на субстрате и 3) открепление опоры от субстрата, ее удлинение и перенос дистальной оконечности вперед по направлению поступательного движения к новому месту фиксации на опорном субстрате.

Морфологическая специфика амбулакрального движителя морских звезд и правильных морских ежей обусловлена факторами, обеспечивающими изменение геометрии локомоторных опор в ходе локомоторного цикла. Если у всех остальных гидробионтов с подиальным движителем изменение геометрии локомоторных опор подиального движителя обеспечивается его суставно-изгибной конструкцией, то у иглокожих — гидравлически, путем деформации специальных «надувных» конструкций (амбулакральных ножек).

Таким образом, с морфологической стороны амбулакральный движитель морских звезд и правильных морских ежей представляет собой ярчайший пример биоконвергенции, будучи структурно организован не на суставно-изгибной, а на гидравлической основе, что представляет интерес для общей теории экоморфологии.

1. Алев Ю. Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 424 с.
2. Ball B., Jangoux M. Ultrastructure of the tube foot sensorysecretory complex in *Ophiodon nigrum* (Echinodermata, Ophiuridea) // *Zoomorphology*. — 1990. — 109, N 4. — P. 201—209.
3. Binyon J. A re-appraisal of the fluid loss resulting from the operation of the water vascular system of the starfish, *Asterias rubens* // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. — 1984. — 64, N 3. — P. 726—733.
4. Jennings H. S. Behavior of the starfish *Asterias Foreri* // *Publ. California Univ.* — 1907. — 4, N 2. — P. 53—185.
5. Kerkut G. A. The forces exerted by the tube feet of the starfish during locomotion // *J. Exp. Biol.* — 1953. — 30, N 4. — P. 575—583.
6. Laur D. R., Ebeling A. W., Reed D. C. Experimental evaluations of substrate types as barriers to sea urchin (*Strongylocentrotus* sp.) movement // *Mar. Biol.* — 1986. — 93, N 2. — P. 209—215.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН Украины,
Севастополь

Получено 18.12.91

L. V. BONDARENKO, Yu. G. ALEYEV

LOCOMOTION OF STARFISHES (ASTEROIDEA) AND SEA URCHINS (REGULARIA)

Summary

Typical ambulacral propulsor's kinematics in starfishes (*Patiria pectinifera*) and regular sea urchins (*Regularia*) (*Strongylocentrotus nudus*) has been investigated by means of filming. It is shown that propulsors in these objects keep all essential functional features of the podial type propulsor accompanied by the marked morphological property which is a hydraulic differentiation of a shape of locomotor supports (ambulacrum) in contrast to articulate-bending podial movements of other hydrobionts.