

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ, ЭКОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА НАРУЖНОРАКОВИННЫХ ЦЕФАЛОПОД

И.С. Барсков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
barskov@hotmail.com

Онтогенетическое развитие современных цефалопод с наружной раковиной (два рода, около девяти видов наutilus) — прямое. Из крупных донных яиц выходит юная особь со свернутой в $\frac{3}{4}$ оборота раковиной диаметром около 2 см с небольшим умбиликальным отверстием. Раковина состоит из фрагмента (3–4 камеры), функционирующего, как и у взрослого животного, и жилой камеры. Наружная поверхность несет характерную сетчатую скульптуру, образовавшуюся в яйцевых оболочках.

Свойственные многим другим моллюскам личиночные стадии (трохофора, ранний и поздний велигер) у наutilus, как и у всех современных цефалопод, отсутствуют (или соответствующие им этапы онтогенеза проходят в яйцевых оболочках), и, как полагают, их не было и у предков этого класса моллюсков (Иванов, 1945; Шмидт, 1968).

Уже ранние исследователи отмечали, что среди ископаемых цефалопод с наружной раковиной имеется два типа строения начальных частей: 1. первая камера колпачковидная, не обособленная; 2. первая камера имеет полусферическую или яйцевидную форму (протоконх) и отделена от остальной части раковины пережимом.

Очевидные различия в морфологии, микро-скульптуре и микроструктуре между этими двумя типами начальных частей раковины привели к логичному предположению о том, что эти две группы различались типом эмбрионального и постэмбрионального онтогенеза. Беспротоконховое строение, характерное для современного наutilus с прямым развитием, и у ископаемых форм, естественно, трактуется как свидетельство прямого развития. Протоконховое строение свидетельствует об ином, более сложном, онтогенезе, вероятно, о развитии с личиночной стадией. В.Н. Шиманский (1962) предложил для эмбриональных раковин наutilus (которые включали в то время и ортоцероидов с прямой раковиной) различного строения специальные названия: **наутелла** (прямая или слабо согнутая раковина с протоконхом): **наута** (без протоконха и со свернутой эмбриональной раковиной из нескольких камер, подобной наutilus), **семинаута** (без протоконха с согнутой эмбриональной раковиной из

нескольких камер). Соответственно этому он выделил группы Larvata (для протоконховых форм) и Alarvata, среди которых для **науты** предполагалось прямое развитие, для **семинауты** развитие с «неполным метаморфозом». Отметим, что формы с протоконхом имели эмбриональную раковину почти в десять раз меньшую, чем беспротоконховые (Рис. 1).

Многочисленные исследования микроструктуры начальных частей аммонитов и наutilus подтвердили их кардинальные различия (Рис. 2). Наиболее важными отличиями являются следующие. У наutilus стенка первой камеры и первого оборота раковины, построенные в яйце, состояли из тех же трех слоев, что и взрослая раковина. Это означает, что образование раковины начиналось на такой стадии, когда у зародыша уже были сформированы все отделы мантии и сифона, функционирующие так же, как и у взрослого организма, включая тот отдел (средний отдел мантии), который ответствен за образование перламутрового слоя. Это подтверждается последними исследованиями раннего онтогенеза современного наutilus (Sasaki et al., 2010).

У аммоноидей раковина начинала строиться значительно раньше: до того, как у зародыша сформировались отделы тела и функции мантии аналогичные таковым взрослого организма. Протоконх и первый оборот аммонителлы состоят из одного или двух слоев призматической микроструктуры. Перламутровый слой появляется только в конце первого оборота. Не исключено, что, по крайней мере, стенка протоконха первоначально могла быть органической, а ее минерализация является вторичной. Отсутствие на протоконхе и на первом обороте линий аккреционного роста свидетельствует о том, что раковина на этом этапе не могла быть образована дифференцированной мантией подобной мантии взрослого организма или позднего велигера, у которого уже имеется мантийный валик, а секретировалась, скорее всего, раковинной железой. То есть, раковина аммоноидей (аммонителла) как газово-жидкостный поплавок начинала формироваться в яйцевых оболочках значительно раньше, чем раковина науты или семинауты. По выходе из яйца она состояла из одной округлой камеры, протоконха, и жилой камеры в один оборот. Размер такой раковины составлял от 0,5 до 2

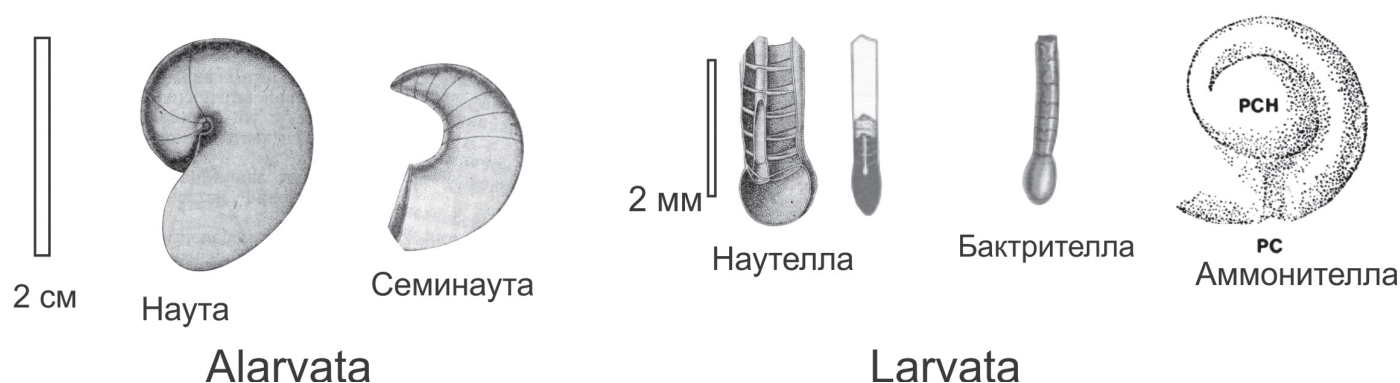
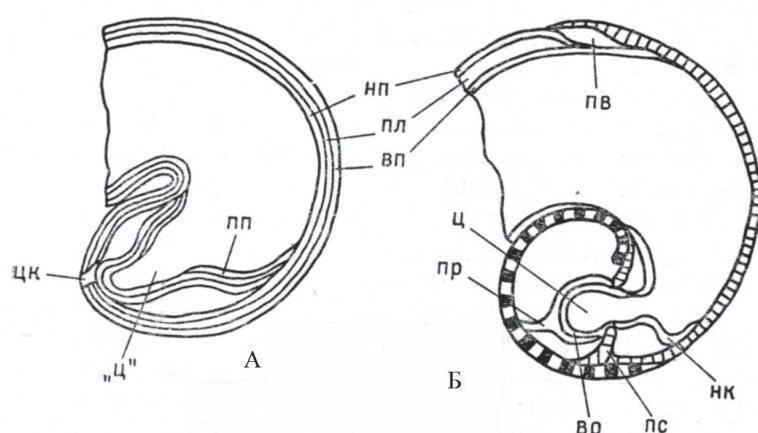


Рис. 1. Терминология эмбриональных раковин.



Обозначения
 во - внутренняя оболочка цекума,
 вп - внутренний призматич, нп - наружный
 призмат. слой стенки, нк - накроепта.
 па - первичный валик, пл - перламутр.слой,
 пр - просифон, пс - просепта, ц - цекум,
 "цекум" наутилид, цк-цикатрикс

Рис. 2. Схема сопоставления микроструктуры слоев начальной части раковины наутилид (А) — прямое развитие и аммоноидей (Б) — личиночное развитие.

мм. Сифонный отдел был представлен цекумом и просифоном. Ясно, что такой сифон функционировал не так, как у взрослого животного с многочисленными камерами. Для перехода к взрослому строению требовался период перестройки в организации мягкого тела. С этим этапом онтогенеза неизбежно необходимо связать образование первичного валика и возникновение в его составе перламутрового слоя. Имеются разные предположения о том, какой была раковина животного после выклева из яйцевых оболочек. Можно рассматривать все три варианта: 1. раковина состояла только из одного протоконха, первый оборот строился после выклева; 2. раковина состояла из протоконха и первого оборота до первичного валика; 3. раковина состояла из протоконха и первого оборота, **включая** первичный валик. При рассмотрении последнего варианта, было высказано даже предположение, что образование первичного валика является эмбриональным приспособлением, помогавшим животному разрезать яйцевые оболочки и выбраться из них (Kulicki, 1974). В любом случае, из яйца выходило микроскопическое животное, которое

вело образ жизни принципиально отличный от жизни взрослого животного и постэмбриональных особей тех ископаемых групп, которые имели эмбриональное развитие, сходное с современным наutilusом.

Наиболее логичную концепцию хода раннего онтогенеза протоконховых цефалопод на примере древних аммоноидей предложил Х.К. Эрбен (Erben, 1964; Erben et al., 1969). Проводя параллели в строении начальных частей раковины аммоноидей с онтогенезом гастропод, он выделял стадию, на которой формировался протоконх, сопоставляя ее с протоконхом I гастропод (= ранний велигер), и стадию (первый оборот до первичного пережима), соответствующую гастроподовому протоконху II (= поздний велигер). Х. Ристедт (Ristedt, 1968; 1971) применил эту схему при изучении начальных частей прямых раковин протоконхом силурийских ортоцероидов (Рис. 3).

Более раннее построение раковины протоконхового строения пусть и с несовершенным гидростатическим аппаратом имело очевидный адаптивный смысл: уменьшить размер яиц, увеличивая их число и



Рис. 3. Интерпретация раннего онтогенеза ортоцероидов по Ristedt, 1968.

уменьшая, таким образом, энергетические затраты на индивидуальный онтогенез. Часть жизненного цикла переходила в планктон (микроскопическое животное с шаровидным поплавком на спинной стороне просто не могло иметь иной образ жизни), что способствовало более широкому расселению. Более продолжительное индивидуальное развитие открывало возможности эволюционных преобразований на различных стадиях онтогенеза (анаболия, девиация, архаллаксис), что, несомненно, способствовало бурной эволюции и процветанию аммоноидей на протяжении длительного времени их существования. Однако не исключено, что длительный эмбриональный онтогенез и продолжительное существование микроскопических личинок в планктоне, в конечном итоге, могло стать и одной из причин их вымирания в конце мела.

Беспротоконховый тип достоверно известен у большинства общепринятых отрядов палеозойских цефалопод: *Electronocerida* (Cm-O¹), *Ellesmerocerida* (Cm-O), *Endocerida* (O), *Actinocerida* (O¹-C²), *Discosorida* (O²-D³), *Oncocerida* (O²-C¹), *Tarphycerida* (O¹-D³), *Ascocerida* (O²-S²), *Nautilida* (D¹-ныне), *Pseudorthocerida* (O²-T), «Протоконховый» тип строения характерен для отрядов *Orthocerida** (O¹-T), *Bactritida* (D¹-T³), *Ammonoidea* (D¹-K²).

*Примечание: отряд *Orthocerida* здесь понимается в узком смысле и включает, только надсемейство *Orthocerataceae* по классификации американского «Третииза» и русских «Основ палеонтологии». Надсемейство *Pseudorthocerataceae* этих классификаций было выделено (Барсков, 1965) в самостоятельный отряд *Pseudorthocerida*, принятый ныне многими исследователями. Одним из обоснований самостоятельности этого отряда, помимо присутствия у его представителей внутрисифонных отложений, является также присущий им беспротоконховый тип строения раковины.

Как можно видеть, беспротоконховый тип строения (прямое развитие) свойственен группам более древнего происхождения; протоконховый (развитие с личинкой) — поздним таксонам, которые филогенетически связаны между собой и позже — с внутреннераквинными.

Казалось бы логичным полагать, как это и постулировалось в сравнительной эмбриологии (Иванов, 1945; Шмидт, 1968), что цефалоподы уже изначально обладали прямым развитием, имея достаточно крупные донные яйца. Однако современные представления о возможных предках цефалопод среди моноплакофорных кембрийских моллюсков, некоторые прямые и не прямые данные позволяют рассмотреть и другие возможности происхождения цефалопод и изначального строения их эмбриональных раковин.

Если принять положение, что исходным для всего класса является беспротоконховое строение эмбриональной раковины (то есть прямое развитие), а протоконховый тип (личиночное развитие) был приобретен позже, то это будет свидетельствовать о том, что часть цефалопод в процессе эволюции перешла к вторично личиночному развитию. Эта схема была рассмотрена (Барсков, 1989), и для раковин протоконхового строения было предложено общее название **дейтероцерелла** (вторичная личинка-deuterolarva), а для разных подклассов, соответственно — свои названия: **аммонителла** для аммоноидей (Друщиц и др., 1969), **ортоцерелла** для ортоцератоидей (Барсков, 1989), **бактрителла** для бактритоидей (Догужаева, 2006). Наиболее древний раннеордовикский представитель с протоконховым типом строения описан З.Г. Балашовым (1957). У разных представителей каждого из этих подклассов детали строения эмбриональной раковины могут существенно варьировать (Рис. 4).



Рис. 4. Разнообразие формы, размера, и степени обособленности протоконха у разных видов и родов ортоцерид (по Risteln, 1986; Serpagli, Gnoli, 1977).

Но возможна и другая ситуация. Нет никаких оснований не предполагать, что не одна, не две и даже не три группы кембрийских моноплакофорных моллюсков могли приобрести в конце кембрия и начале ордовика (тем или иным способом) гидростатический аппарат — исходный первичный отличительный признак архетипа цефалопод (как мы его понимаем в настоящее время). Это позволяло оторваться от дна и перевести часть жизненного цикла в пелагиаль.

Косвенными доказательствами такой возможности являются предложенные в последние полвека классификационные схемы. В разных из них в пределах класса цефалопод выделяются от двух (Журавлева, 1972; Zeiss, 1969), до пяти (Mutvei, 1964; Старобогатов, 1983), шести (Sweet, 1964), семи (Teichert, 1967) и восьми (Шевырев, 2005) подклассов. Как показало время, наиболее приемлемой схемой, вошедшей в отечественные учебники, является схема К. Тейхерта 1969 года. Её мы принимаем для дальнейшего обсуждения в части цефалопод с наружной раковиной.

В настоящее время взаимные родственные отношения между подклассами являются относительно доказанными только для филогенетической линии: Orthoceratoidea — Bactritoidea — Ammonoidea, а среди многочисленных отрядов подкласса Nautiloidea только между Oncocerida и Nautilida.

Уже в кембрии существовало две группы цефалопод Plectronocerida и Ellesmerocerida, различающихся строением раковины. Ф.А. Журавлёва (1972) считает их основателями двух филогенетических линий, которым она придаёт ранг подклассов соответственно Nautiloda и Orthoceroda.

В состав первого из них входят отряды с беспротоконховым строением начальных частей раковины. То есть для этой ветви, куда принадлежит и современ-

ный наutilus, на протяжении более 500 млн лет было характерно прямое развитие.

Состав второго подкласса Журавлевой разнообразен. В него в ранге надотрядов включены эндоцератиты (рис. 5) и актиноцератиты (рис. 6). В других современных классификациях они рассматриваются как самостоятельные подклассы. Включение их в одну

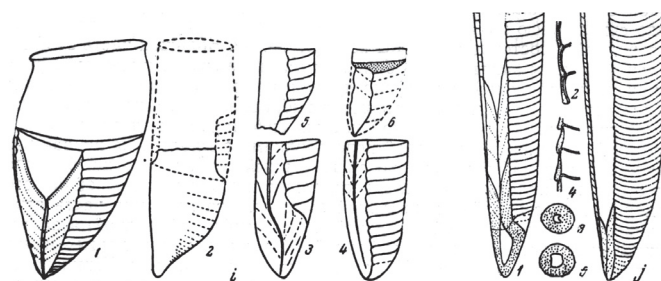


Рис. 5. Разнообразие формы начальных частей раковины ордовикских эндоцерид.



Рис. 6. Вариации в строении начальных частей раковины ордовикских актиноцерид.

филетическую линию с ортоцератитами, бактритами и аммоноидеями даже в качестве боковых ветвей обосновать практически невозможно. Если убрать актиноцератитов и эндоцератитов из подкласса Orthoceroda Журавлевой, то в нем останутся группы, связанные родством и присутствием протоконховой эмбриональной раковины (у первых двух групп начальные части раковины — беспротоконховые).

Таким образом, уже с самого начала ордовика существовало, по крайней мере, четыре группы в ранге подклассов (Nautiloidea, Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Orthoceratoidea), родство между которыми трудно или невозможно установить (рис. 5, 6, 7, 8). Все это наводит на мысль, что каждая из этих основных групп одновременно (в геологическом масштабе времени) и независимо приобрели газово-жидкостный поплавок — главный признак архетипа цефалопод. Таким образом, цефалоподовый тип строения становится не признаком таксона, какого-то бы ни было ранга, а **уровнем развития**, к которому подошли различные группы моноплакофорных моллюсков вблизи границы кембрия и ордовика. Этот эволюционный процесс по аналогии с распространенными представлениями о маммализации и артроподизации может быть назван — **цефалоподизацией**.

Что касается таксономического статуса, то в этой связи, нельзя не вспомнить о предложении Р. Флауэра и Б. Каммела более чем полувековой давности (Flower, Kummel, 1950), рассматривать цефалопод в качестве **подтипа моллюсков в составе трех классов: Nautiloidea, Ammonoidea, Coleoidea**, к которым, исходя из современного уровня знаний можно было бы добавить **Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Orthoceratoidea, Bactritoidea**.

Статья подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Список литературы

Барсков И.С. Позднеордовикские и силурийские головоногие Казахстана и Средней Азии. Автореферат канд. дисс. М. Изд. МГУ. 1965. 25 с.

Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод // М. Изд. МГУ. 1989. 160 с.

Догужаева Л.А. Эмбриональные раковины головоногих в свете исследований В.Н. Шиманского (ПИН), Б.И. Богословского (ПИН), В.В. Друщица (МГУ) и современное состояние проблемы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. М. Изд. ПИН РАН. 2006. С. 12—14.

Друщиц В.В., Барсков М.С., Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zuercherella*, *Safeldiella*) // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. 1969 Т. 44. N 2. С. 157, 158.

Журавлева Ф.А. Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida // Тр. Палеонтол. ин-та. 1972. Т. 134. 320 с.

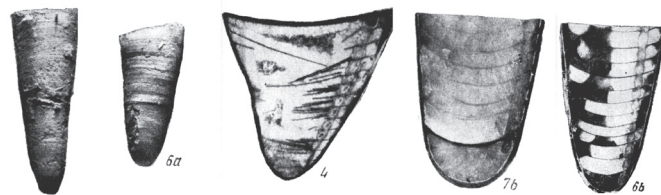


Рис. 7. Вариации в строении начальных частей раковины девонских онкоцерид (по Ф.А. Журавлевой, 1974).

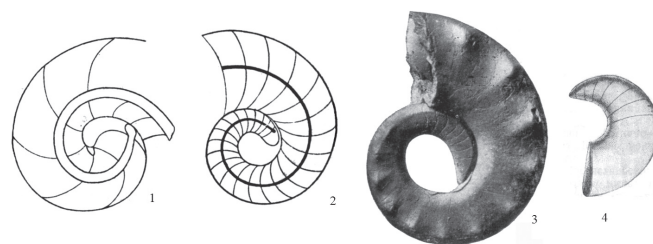


Рис. 8. Начальные части раковины тарфицерид (1,2) и наутилид (3,4).

Иванов П.П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л. 1945. 351 с.

Старобогатов Я.И. Система головоногих моллюсков// Систематика и экология головоногих моллюсков. Л. 1983. С. 4—7.

Шевырев А.А. Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С.33—42.

Шиманский В.Н. Надотряд Nautiloidea. Общая часть// Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие I. М. 1962. С. 33—72.

Шмидт Г.А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М. 1968. 232 с.

Flower R.H. Kummel B.A. A classification of the Nautiloidea// J. Paleontol. 1950. Vol. 24. N 5. P. 604—616.

Erben H.R. Die Evolution der allesten Ammonoidea (Lieferung 1.)// Neues Jb. Geol., Palaeontol. Abhand. 1964. Bd 120. S. 107—212.

Erben H.R., Flais G., Siehl A. Die früh-ontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden// Paleontogr. A. 1969. Bd. 132. Fasc. 1—3. 54 S.

Kulicki C. Remarks on the emryogeny and postembional development of ammonites// Acta Paleontol. Polonica. 1974. Vol. 19. N 2. pp. 201—224.

Mutvei H. Remarks on the anatomy recent and fossil Cephalopoda// Stockholm Contrib. Geol/ 1964. V. 11. N 4. P.79—101.

Ristedt H. Zur revision der Orthoceratidae // Akad. Wiss. Literatur. Abhandl. Kl. math.-naturwiss. 1968. N 4. 287 S.

Ristedt H. Zum Bau Orthoceriden Cephalopoden // Palaeontographica. 1971. A. 137. N 4. S.155–195.

Sasaki T., Shigeno S., Tanabe K. Anatomy of living Nautilus: Reevaluation of primitiveness and comparison with Coleoidea // In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. & Hirano, H. (eds.). Cephalopods – Present and Past. 2010. Tokai Univ. Press, Tokyo, p. 35–66.

Serpagli E. & Gnoli M. Upper Silurian Cephalopods from South-western Sardinia // Boll. Soc. Paleontologica Italiana. 1977. V. 16. N 2. P. 153–196

Sweet W.C. Cephalopoda-general feature. In Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K. Mollusca 3. Univ. Kansas Press. 1964. P. K12.

Teichert C. Major feature of Cephalopod evolution // Essays in Paleontol. and Stratigr. Raymond C. Moore commemorative volum. Univ. Kansas Geol. Spec. Publ. 2. 1967. P. 162–210.

EVOLUTION OF THE ONTOGENY OF ECTOCOCHLEAR CEPHALOPODS

I.S. Barskov

Analysis of the evolution of the ontogeny of various groups of extinct and extant cephalopods showed that the cephalopod body plan is not a character of a taxon of any rank, but rather a stage in the evolution of several groups of monoplacophoran mollusks achieved approximately at the Cambrian-Ordovician boundary. This evolutionary process may be called cephalopodization (similar to the widespread notions of mammalization and arthropodization).