

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра палеонтологии

*Восточному Ринденту
И. В. Меннеру
В. В. Друщичу*

МОРФОГЕНЕЗ И ПУТИ РАЗВИТИЯ
И СКОПАЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Под редакцией В. В. МЕННЕРА и В. В. ДРУЩИЦА

Издательство Московского университета
1982

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА ЦЕФАЛОПОД

Представители всех групп ныне живущих цефалопод обладают прямым развитием. Это резко отделяет головоногих от остальных классов моллюсков, среди которых представители близких таксонов, вплоть до разных видов одного рода, могут существенно различаться типом эмбриогенеза. Особенности эмбриогенеза современных головоногих интерпретируются обычно как свидетельство очень раннего приобретения прямого развития, с вероятным отсутствием уже у их предков личинки типа трохофоры /8/, а возможно, и велигера. Прямое развитие цефалопод принимается в качестве признака прогрессивности этого класса и наиболее совершенного типа эмбриогенеза /18, 19/. Для решения вопросов эволюции онтогенеза важное значение имеет сопоставление эмбриологических и сравнительно-анатомических данных с материалами по ископаемым формам. Очевидно, что такое сравнение может быть проведено только по раковинным формам, малочисленным в современной фауне, и не может быть абсолютно полным.

Интерпретации раннего развития разных групп ископаемых цефалопод крайне разноречивы. Относительно всех ископаемых отрядов существуют диаметрально противоположные точки зрения: от предположений о прямом развитии до выделения нескольких личиночных стадий, соответствующих стадиям, выделяемым в других классах моллюсков.

Признание для всех ископаемых цефалопод прямого развития является своего рода признанием невозможности исследования вопросов раннего онтогенеза на ископаемом материале и отказом от объяснения реально наблюдающихся, существенных различий в строении и структуре начальных частей скелета у разных групп цефалопод. Вместе с тем эти различия требуют объяснения.

Наиболее полно морфология начальных частей раковины различных групп цефалопод рассматривалась на протяжении многих лет в работах В.Н. Шиманского, В.Е. Руженцева, Ф.А. Журавлевой. Подразделяя цефалопод на группы *Larvata* и *Alarvata* и признавая, таким образом, существование по меньшей мере двух типов развития, В.Н. Шиманский /15/ не придает им таксономического значения. В.Е. Руженцев и В.Н. Шиманский /11/, анализируя строение начальных частей палеозойских и мезозойских аммонитов прямых и свернутых "наутилоидных" цефалопод и бактритид, выделяют три типа эмбриональных раковин, отвечающих

трем типам развития: личиночному, с неполным метаморфозом и прямо-
му. Позже, касаясь уже только "наугилюидных" форм, Шиманский /16/
дает особые названия особям, покидающим яичцевые оболочки и имеющим
различный тип онтогенеза: *наутелла* - личинка, претерпевающая
затем метаморфоз, *семьянаута* - особь, претерпевающая неполный
метаморфоз и близкая по своей организации к *науте*, молодому
животному, не проходящему стадии метаморфоза (рис. I).

Среди орто- и циртоцераконовых форм, относимых к отряду *Orthocerata* (s.l.), Г. Рихтедт /35/ выделяет восемь типов начальных камер, существенно различающихся формой и величиной первой камеры, положением и строением первого сегмента сифона. Интерпретируя ход раннего онтогенеза у рассмотренных форм, Рихтедт /34, 35/ следует за Эрбеном /23/ и выделяет три основных типа, которые могут быть сопоставлены с тремя типами эмбрионального развития, выделенными В. Е. Руженцевым и В. Н. Шиманским /II/: "модусы B_1 , B_2 и А", по Рихтедту, отвечают науте, семинауте и наутелле, по Шиманскому. Если к этим морфологическим вариантам добавить несомненно отличающиеся от них типы строения начальных частей раковин у *Endocerida*, *Actinocerida*, *Tarphycerida* (по крайней мере, по два типа в каждом из названных отрядов), то станет ясным большое морфологическое разнообразие строения начальных частей раковины у ископаемых "наугилюидных" цефалопод.

Привлечение накопленных в последнее время данных по структуре раковины цефалопод и изменению ее в ходе онтогенеза позволяет обсудить вопросы раннего онтогенеза цефалопод с новых позиций. Изучение онтогенетических изменений структуры на протяжении роста раковины дает возможность выяснить последовательность образования отдельных элементов скелета. Появление слоев определенного типа микроструктуры свидетельствует о времени появления и степени дифференциации мантийного эпителия, секретирующего отдельные участки и элементы скелета, об изменении физиологических процессов секреции. В тех случаях, когда структурные перестройки совпадают с существенными изменениями в морфологии, очевидно, можно говорить о стадиях в онтогенезе.

Уже ранние исследователи /20, 29, 30/ отмечали, что в разных таксонах цефалопод существуют значительные различия в форме и степени обособленности первой камеры от остальной части фрагмента. По этому морфологическому признаку все цефалоподы распадаются на две группы: I) с обособленной субсферической первой камерой - с прото-

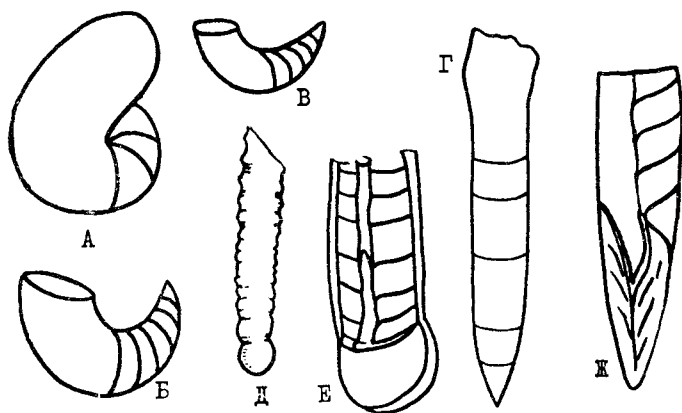


Рис.1. Строение раковины юных наутилоидей и эндоцератитов: А - наута, развитие прямое (*Nautilus pompilius*); Б-Г - семи-наута, развитие с неполным метаморфозом (Б - *Metacoseras jankowlewii*, В - *Metacoseras artienense*, Г - *Dolorthoceras styliforme*); Д-Е - наутелла, вторично личиночное развитие (Д - *Cycloceras* ? sp., Е - *Orthoceras* sp.) (по В.Н.Шиманскому, 1962); Ж - протоцерелла, первично личиночное развитие, *Nanno belemnitifforme* (из С. Teichert, 1964)

конхом: *Bacitritida*, *Ammonoidea*, *Coleoidea*, большая часть *Orthocerida*; 2) с колпачковидной первой камерой, не обособленной от остальной части раковины - без протоконха: *Eilemmerocerida*, *Endocerida*, *Actinocerida*, *Pseudorthocerida*, *Tarphocerida*, *Oncocerida*, *Nautilida*, *Discocerida*, часть *Orthocerida*. В первую группу входят представители "поздних" по времени возникновения таксонов, несомненно связанных родством между собой и с современными внутреннераковинными, двукамерными головоногими. Можно считать, что колпачковидная первая камера, не обособленная от остальной раковины, является филогенетически исходной.

Адаптивное значение обособления первой камеры и приобретения ее шарообразной формы совершенно очевидно. Шарообразность камеры, выполняющей функцию гидростатического аппарата, позволяет обеспечить максимальный объем ее при минимальной поверхности, т.е. при минимальном расходе карбонатного материала. Эта тенденция приспособ-

соблени формы протоконха к парению в воде особенно сильно проявляется у представителей родов *Parasphaerorthoceras* и *Nemikosmorthoceras* (*Orthocerida*), протоконхи которых несут длинный апикальный шип /34/.

Несколько иной цели служит заметная у многих форм асимметрия в расположении протоконха по отношению к продольной оси раковины. Вершина протоконха обычно незначительно смещена на дорсальную сторону или имеет максимальную выпуклость с дорсальной стороны. Такое положение протоконха выше оси мягкого тела способствует тому, что ось тела животного могла занимать более горизонтальное положение.

По-видимому, эволюционная тенденция к обособлению первой камеры и приобретению ею вздутой формы проявлялась неоднократно в развитии отряда *Orthocerida*. Это можно видеть по серии начальных частей силурийских и девонских раковин, приводимых Г. Рихтшедтом: *Michelinoseras* и *Sphaerorthoceras*, где отмечаются все стадии обособления первой камеры /34, табл. I, фиг. I, 6; табл. 2, фиг. IO-18/, а также в работах Ф. Почта /33/ и Д. Шульца /38/.

Формы, у которых отсутствует обособленный протоконх, в большинстве известных случаев несут вблизи вершины наружной поверхности первой камеры образование в виде бугорка или углубления с приподнятыми краями различной формы, так называемый рубчик (*sicatrix*). У форм, обладающих обособленным протоконхом, рубчик отсутствует. Не случайно поэтому в свое время А. Хайеттом /28/ было высказано мнение о том, что представители без обособленного протоконха, в частности *Nautilus*, тем не менее им обладали, но протоконх, будучи необязательным, отпадал, оставляя след своего прикрепления в виде рубчика. Эта точка зрения в настоящее время отвергнута. общепризнанным стало мнение О. Шиндевольфа /36, 37/ о том, что и необособленная колпачковидная камера, и протоконх являются начальными камерами раковины.

Однако накопленные к настоящему времени сведения о структуре раковинных слоев позволяют рассматривать этот вопрос несколько иначе. Представители, обладающие необособленной первой камерой, имеют "наутилусовый" структурный тип строения начальных частей: перламутровый слой присутствует у них уже в стенке первой камеры. Формы с обособленным протоконхом построены по другому, "аммонитовому", структурному типу: не только стенка протоконха, но и часть позже образованной раковины построены слоями только призматической структуры (рис. 2). Отсюда следует, что начальные части раковины, в частности первая камера, у названных форм являются онтогенетически раз-

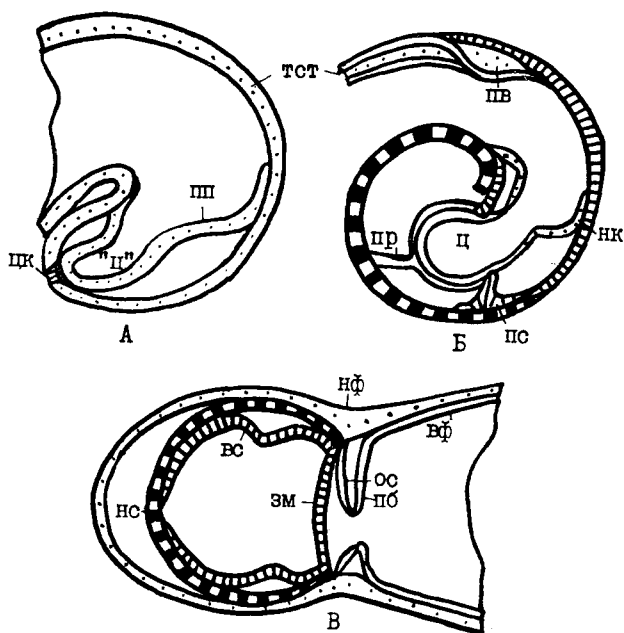


Рис.2. Схема строения и сопоставления начальных частей скелета наутилоидей (А), аммоноидей (Б) и белемнитид (В): вс - внутренний слой протоконха, вф - внутренний слой стенки фрагмокона, зм - замыкающая мембрана, нк - наросепта, нс - наружный слой протоконха, нф - наружный слой стенки фрагмокона, ос - основание сифона, пб - первая перегородка белемнитид, пв - первичный валик, шп - первая перегородка у наутилоид, пр - просифон, пс - просепта, тст - трехслойная стенка, ц - цекум, "ц" - "цекум" наутилоид, цк - цикатрикс. Одинаковым крапом показаны слои, образовавшиеся на сопоставимых стадиях онтогенеза. У наутилоид раковина и перегородки имеют перламутровый слой (точки) и образуются при сформированной мантии - развитие прямое. У аммоноидей протоконх, первый оборот, просепта и, возможно, наружный слой цекума и просифон образуются на более ранней стадии, когда мантия еще не могла секретировать перламутровый слой. У белемнитид формирование протоконха заканчивается еще раньше, когда еще не образован сифонный отдел мягкого тела

новременными образованиями. Построение их происходило на разных стадиях индивидуального развития и обеспечивалось различными физиологическими механизмами.

Независимо от того, как интерпретировать границу эмбриональной раковины у аммоноидей: приходился ли конец эмбрионального развития на конец протоконха /23/, на начало первичного валика /4/, на конец первичного валика /7, 32/, ясно, что формирование первой камеры (протоконха) и первого оборота раковины у аммонитов происходило онтогенетически раньше, чем образование первой (колпачковидной) камеры у наутилуса. С точки зрения физиологии секреции раковины, ее образование у аммонитов начиналось до того момента, когда парietальный эпителий мантии достаточно дифференцировался, чтобы приобрести способность трехфазного цикла секреции раковинных слоев, подобно эпителию "взрослого" животного. У наутилуса раковина образовывалась позже, когда мантийный эпителий уже приобрел способность трехфазной секреции.

Принимая филогенетически исходным "беспротоконховый" тип развития и имея в виду, что образование раковины аммонитового структурного типа было сдвинуто на более раннюю онтогенетическую стадию, когда еще не была сформирована мантия, необходимо признать, что эволюция онтогенеза раковины в данном случае шла в направлении более раннего приобретения возможности покинуть яйцевые оболочки. При этом это происходило не за счет более быстрого завершения развития в яйце всех органов мягкого тела (в этом случае из яйца выходило бы животное с более похожей на взрослую раковинной), а наоборот, за счет того, что формирование органов взрослого организма, происходившее у предковых форм в яйце (у них в яйце полностью заканчивалось формирование мантии и ее дифференцирование на отделы, свойственные взрослому организму), совершалось уже в постэмбриональный период (у форм с протоконхом).

"Беспротоконховый" тип строения достоверно связан с прямым развитием. Переход же к "протоконховому" типу, таким образом, свидетельствует о приобретении своеобразного вторично личиночного развития. Для особи, вышедшей из яйца, но не имевшей еще сформированной мантии и обладающей, очевидно, иным строением мягкого тела, чем взрослый организм, необходимо признать наличие периода перестройки, который можно связывать с метаморфозом. Совершенно очевидно, что такая вторичная личинка головоногих по морфологии должна существенно отличаться от "первичных" личинок, свойственных другим классам моллюс-

нов. Ее планктонное существование обеспечивалось не ресничками и не парусом-велоном, а гидростатическим аппаратом - протоконхом. Для прямых и согнутых форм, относимых ранее к наутилоидеям, для этой стадии развития особи В.Н. Шиманским /16/ было предложено название *наутелла*. У аммонитов особь с идентичным строением, но обладающая свернутой раковиной - волктой, по Шиманскому, получила название *аммонителлы* /4/. Для вторичных личинок цефалопод предлагается общее название *дейтероцерелла* (*deuterocerella*).

Формирование и совершенствование этого типа эмбриогенеза были связаны с возникновением и дальнейшей эволюцией отряда *Orthocerasida*. Имеющиеся в настоящее время данные позволяют говорить о том, что разные филогенетические ветви, объединяемые в названный отряд, неоднократно и в разное время приобретали этот тип эмбриогенеза. Так, ландоверийские представители семейства *Geisonocerasidae* (*Geisonoceras* зр.) обладают необособленной первой камерой /5,6/, близкие формы из венлокских и лудловских отложений (р. *Psilorthoceras*, *Tempoceras*) имеют в различной степени обособленные протоконхи /9,34/. Другим примером могут служить уже отмечавшиеся переходные формы среди родов *Michelinoceras* и *Spaerorthoceras*. Можно предполагать, что в историческом развитии отряда *Orthocerasida* постепенно большее преимущество получали формы с обособленным протоконхом: все известные к настоящему времени начальные части девонских представителей отряда имеют такое строение /22,33,34,38/.

"Протоконховый" тип эмбриогенеза в полной мере характерен для отряда *Vacutritida* - одной из узловых групп в эволюции цефалопод, связанной в своем происхождении с ортоцеридами. Дальнейшее совершенствование этого типа развития связано с возникновением аммонитид - морфологически это выражалось, во-первых, в свертывании эмбриональной раковины и, во-вторых, в том, что эмбриональная жилая камера стала длиннее, а относительный объем протоконха - "эмбрионального фрагмокона" - больше. Уменьшаются абсолютные размеры эмбриональной раковины.

Строение начальных частей фрагмокона у других потомков бактриид - белемнитов, у которых протоконх обособлен от остальной части фрагмокона сплошной перегородкой, не имеющей отверстия для сифона, можно трактовать как свидетельство сдвига начала формирования раковины на еще более раннюю стадию онтогенеза. Отсутствие в первой камере раковин белемнитид цекума, выполнявшего роль сифона, говорит

о том, что образование протоконха заканчивалось до того момента, когда у животного был сформирован отдел, выполняющий функцию сифона, т.е. еще раньше, чем у бактритид и аммонитов. В этом случае из яйца выходила особь, обладавшая еще большими отличиями от взрослого животного, но имевшая уже внутреннюю раковину. Для нее предлагается название т е у т е л л а (teuthella).

Следует отметить, что в другой группе внутреннераковинных — у сепид — начальная часть раковины имеет "нормальное" строение — в протоконх у них проходит цекум, снабженный просифоном (маастрихтский *Groenlandibelus*, современная *Spirula*). Их развитие является достоверно прямым.

Приспособительное значение рассмотренного направления в эволюции онтогенеза понятно: приобретение вторично личиночного развития способствовало переключению части жизненного цикла животного в пелагическую среду. Более ранний выход из яйца особи, имеющей сформированный гидростатический аппарат, — дейтероцерелы, — несомненно, давал ей преимущества перед первичными личинками других моллюсков типа трохофоры, не имевшей твердой скелетной защиты, или типа велигера, раковина которого скорее утяжеляла, чем облегчала планктонное существование. Именно с этим, как неоднократно отмечалось, была связана широкая экспансия аммоидей.

Внутреннераковинные цефалоподы смогли осуществить перестройку онтогенеза от вторичноличиночного снова к прямому развитию именно за счет своей "внутреннераковинности". Во-первых, потому, что у них роль внутренней раковины как гидростатического аппарата была существенно снижена, к ней все более переходила функция внутренней опорной структуры. Неполное развитие или редукция раковины была даже выгодной. Во-вторых, мягкое тело, не заключенное в раковину, не было ограничено ею в возрастании скорости роста. Современные двузаберные головоногие обладают необычайно быстрым темпом роста в постэмбриональный период: осьминоги вырастают в длину на I см, некоторые кальмары до 3 см на первый месяц после выклева при начальной длине около 0,5 см /I/. Эти особенности внутреннераковинных цефалопод позволили им сократить период "беспомощного" планктонного существования, приобрести вторично прямое развитие, что сделало их филогенетически перспективнее аммонитов. Большие вариации в степени совершенства прямого развития, наблюдавшиеся у современных кальмаров (чрезвычайно малые размеры вылупившихся особей, обычно называемых "личинками"; наличие у многих форм резко выраженных призна-

ков недоразвития), — все это может трактоваться как свидетельство "молодости" для них прямого типа эмбриогенеза.

Современные сепиды обладают прямым развитием. Строение начальных частей раковины: присутствие цекума в первой, субферрической камере; структура стенки и первой перегородки: наличие уже в стенке первой камеры полного набора слоев, как и у взрослого животного, а в первой перегородке, как и во всех последующих, перламутрового слоя — свидетельствует о том, что у сепид, в противоположность белемнитидам, начало образования раковины сдвигалось не на более раннюю стадию онтогенеза, а наоборот, на более позднюю.

Столь противоположные тенденции, проявляющиеся в развитии онтогенеза у этих двух групп вместе с данными о негомологичности их рostrальных образований и фактами структурных различий в скелете /3/, могут служить доказательством невозможности происхождения сепид от белемнитид, как это обычно принималось, и свидетельством независимого приобретения этими группами цефалопод состояния внутреннераковинности.

Таким образом, представители филогенетической ветви наружнораковинных, берущей начало с раннепалеозойских *Orthocerida* и ведущей через *Vacutritida* к аммонитам, осуществили переход от прямого развития к развитию со вторичной личинкой. На этом этапе эволюция индивидуального развития происходила путем брадигенеза — задержки и усложнения. Аммоноидеи среди всех цефалопод, несомненно, имели наиболее растянутый и сложный онтогенез. Существенные изменения в морфологии у многих форм происходили на протяжении всего индивидуального цикла. Наиболее ярким примером этого являются гетероморфные аммониты, например представители рода *Kolchidites* и др. Брадигенический тип эволюции онтогенеза сыграл важную роль в филетической эволюции аммоноидей и белемноидей. Замедленный темп онтогенеза давал большие возможности для эволюционных преобразований строения, и во многих группах аммоноидей приводил к ускорению — акцелерации темпов филогенеза. Можно с полным основанием сказать, что брадигенез индивидуального развития был причиной акцелерации исторического развития группы. Для моллюсков эта особенность отмечается впервые, хотя это было едва ли не основной особенностью филогенеза насекомых.

С приобретением внутреннераковинности в одной из групп (*Belemnitida*) наблюдается задержка в развитии самых ранних стадий (об-

разование первой камеры до образования сифона), в другой группе (Sepiida) такой задержки, вероятно, не было. Наличие внутренней раковины, не лимитировавшей темп роста, и утеря ею в значительной степени гидростатической функции позволили внутренне раковинным осуществить вторичный переход к прямому развитию.

Рассмотренной линией: прямое - вторично личиночное - вторично прямое развитие, не исчерпываются направления в эволюции онтогенеза цефалопод. Другие направления были связаны с "беспротоконховым" типом строения начальных частей раковины.

Коническая первая камера, отсутствие резких перестроек в форме раковины, в скульптуре свидетельствуют о равномерном и быстром протекании начальных стадий онтогенеза. В отличие от субсферического протоконха, коническая первая камера имеет относительно меньший "полезный" объем, что заставляет предполагать, что выходящая из яйца особь "беспротоконховых" цефалопод исходно обладала меньшей плавучестью, меньшими возможностями гидростатического аппарата. Если к тому же иметь в виду, что все представители с таким типом строения имели более крупные - в 5-20 раз - начальные части раковины, то очевидно, что после выхода из яйца они были мало приспособлены к планктонному существованию.

Известные в настоящее время структурные материалы говорят о том, что при "беспротоконховом" типе онтогенеза из яйца выходила особь, у которой скелет секретировался сформированной мантией с полностью дифференцированными ее отделами. Мы не знаем, однако, достоверно исходного для этого прямого развития состояния первичной личинки цефалопод. Теоретически можно предполагать и существование исходной трохофорной личинки и первичного велигера. Что касается личинки трохофорного типа, то отсутствие у нее скелета исключает возможность доказательства ее былого существования на палеонтологическом материале, а эмбриологические данные как будто говорят о ее очень ранней утере или вообще отсутствии /7, 18/. О строении раковины первичного велигера цефалопод можно строить сравнительно-анатомические предположения и пытаться найти им подтверждение на ископаемом материале.

Единственной приемлемой в настоящее время основой для сравнительно-анатомического анализа строения ранних частей раковины моллюсков и их эволюции являются представления Я.И. Старобогатова /12/ о *Solenosconchia*. Считая исходным для моллюсков с дорсальным внутренним мешком, к которым принадлежат и цефалоподы, высококониче-

скую раковину с апикальным отверстием, Я. И. Старобогатов дает единственное, с нашей точки зрения, достоверно доказуемое объяснение возникновения перегородок и сифона цефалопод как результата не завершенной деколяции раковины. Но если это так, то мы вправе считать исходным типом первичной личинки цефалопод нечто сходное с велигером соленоконхий, в частности современных *Scaphopoda*. В таком случае нужно ожидать, что до образования первой перегородки, до того, когда раковина цефалопод станет совсем не похожей на раковину соленоконхий, первичная раковинка цефалопод будет иметь апикальное отверстие. Существование апикального отверстия в раковинах цефалопод с "беспротоконховым" типом строения вполне доказуемо. Наличие апикального отверстия в первой камере у *Actinoscerida* указывалось некоторыми авторами /2, 25, 39/. У других "беспротоконховых" форм отмечается присутствие рубчика на вершине первой камеры. Характерно, что рубчик состоит из раковинных слоев, по структуре отличающихся от структуры слоев остальной стенки первой камеры. Он сложен только призматическими слоями, тогда как стенка имеет нормальную трехслойную макроструктуру со средним перламутровым слоем. Характер нарастания призматических слоев рубчика, как это можно видеть по фотографиям и рисунку *Kionosceras* (?) sp., приводимых Риппедтом /35, рис. 2, табл. 30/, однозначно свидетельствует об образовании слоев рубчика после слоев стенки и, следовательно, о том, что раковина некоторое время имела отверстие на апикальном конце. По всей вероятности, оно зарастало еще до выхода животного из яйцевых оболочек.

Можно попытаться восстановить строение раковины первичной личинки цефалопод и структуру его стенки. Поскольку такая первичная личинка по выходе из яйца еще не прошла полностью метаморфоза, а это значит, что у нее не были обособлены четко отделы тела и мантии, то ее раковина либо еще не имела воздушной камеры, либо ее объем был мал, а большая часть апикального отдела раковины была занята дорсальным отделом висцерального мешка, но не сифоном. Стенка раковины была сложена слоями только призматической структуры. Первая камера отделялась от заднего конца тела сплошной стенкой, не дифференцированной на собственно перегородку и соединительное кольцо сифона, структура ее была однородной призматической. По-видимому, наблюдалось апикальное отверстие.

Метаморфоз такой личинки будет заключаться в дифференцировании мягкого тела: обособлении сифона, образовании наружной лопасти мантии

тии и дифференцировании мантии на отделы, обладающие специфической секреторной активностью, в приобретении задним, дорсальным выростом тела пропорций, отвечающих пропорциям сифона взрослого организма, в образовании воздушных камер, в появлении оформленного органа движения и т.д. В структуре раковины процесс метаморфоза должен отражаться в появлении многослойной стенки раковины с перламутровым слоем, что является результатом дифференцирования секреторной функции мантии, в появлении структурных различий в строении перегородки и соединительного кольца сифона. Таков теоретически наиболее вероятный вариант строения первичной личинки нефалопод и характер изменения в строении и структуре раковины при метаморфозе.

Строение начальных частей раковины некоторых древних представителей широкосифонных нефалопод, по Старобогатову, наиболее примитивных, принадлежащих к отрядам Endocerida и Actinocerida, имеет много черт сходства со строением обрисованной выше гипотетической личинки, для которой предлагается название протоцерелла (protocerella). Среди эндоцерид такое строение имеют хорошо известные начальные части раковины Nanno. Подчеркнем в их строении черты первичной личинки нефалопод. По мнению А. Хайэтта /30/, на апикальном конце имелся рубчик или отверстие, которое он считал следом отпадавшего протожонка. Хотя О. Шиндевольф /37/ позже обнаружил, что апикальные концы N. belemniforme покрыты раковинным веществом, продолжающимся в стенку, нельзя исключать наличие рубчика. Тем более, что почти на всех изученных образцах на вершине первой камеры раковинные слои, как правило, отсутствуют. Все имеющиеся в настоящее время материалы /26, 27, 21, 37/ свидетельствуют о том, что первая перегородка, обособляющая дорсальную часть апикального сегмента сифона от первой камеры, не имеет соединительного кольца и обладает особым строением перегородочной трубки, прикрепляющейся прямо к стенке раковины. Наличие расширенного апикального "сифона", занимающего всю верхнюю часть раковины и примыкающего вплотную к стенке, свидетельствует о существовании такой стадии в развитии, когда раковина уже была, а собственно сифонный отдел не обособился. Последующее резкое сужение сифонного сегмента и образование воздушных камер могут трактоваться как процесс дифференциации мягкого тела личинки, связанный с метаморфозом.

Среди древних представителей Actinocerida, у рода Selkirkoceras из ордовика Северной Америки и Китая, описанных А. Ферсте и Т. Кобаяси /25, 31/ начальные части раковины, несмотря на морфологиче-

ские отличия в строении сифона,обладают теми же "личиночными" чертами, что и *Nalpo*: вероятное присутствие апикального отверстия, наличие расширенного первого сегмента сифона,заполнявшего почти весь объем первой камеры.

Хотя указанные особенности в строении начальных частей раковины,возможно,и недостаточны для безоговорочного утверждения,что в этих случаях мы имеем дело с первичной личинкой цефалопод,однако полное совпадение некоторых признаков с теоретическими предсказаниями говорит о подтверждении этих предсказаний палеонтологическим материалом. К сожалению,по рассмотренным формам не имеется каких-либо данных о структуре раковинных слоев в начальной части и, вследствие древности остатков,сомнительно получение таких сведений,хотя именно они могли бы дать однозначное решение вопроса.

Рассмотренное строение гипотетической первичной личинки свидетельствует о том,что она в очень малой степени могла использовать свою раковину в качестве гидростатического аппарата. Вполне естественным поэтому было эволюционное совершенствование онтогенеза,с тем,чтобы уже по выходе из яйца раковина могла нести гидростатическую функцию. Это было достигнуто путем ускорения онтогенеза,путем более раннего дифференцирования мягкого тела,в частности обособления сифонного отдела,более раннего дифференцирования эпителия,приводивших к тому,что уже в яйце строилась раковина с трехслойной стенкой,первая воздушная камера была обособлена от жилой,а сифонный отдел формировал некум. Так было достигнуто прямое развитие. Этот переход прослеживается в отряде *Actinoscerida*: у поздних представителей отряда первый сегмент сифона уже не отличается существенно от последующих (*Sarbastinosceras*). Среди *Endoscerida*, кроме рассмотренных начальных частей типа *Nalpo*, пожалуй,большим распространением пользуются формы,которые начиная уже с первой камеры обладают сифонным сегментом нормального строения и нормальных пропорций,свойственных и взрослому животному. Это также может трактоваться как переход к прямому развитию.

Усовершенствование эмбриональной раковины как гидростатического аппарата может идти двумя путями: путем образования крупной первой камеры и путем образования многокамерной эмбриональной раковины,хотя эти пути можно представить и как последовательные стадии совершенствования гидростатической функции эмбрионального фрагмента.

Во всех отрядах с беспротоковым типом развития были реализованы оба варианта. Среди *Tarphycerida* уже в ордовике имеются фор-

мы, обладавшие как однокамерным (*Trocholites*, *Estonioceras*, *Lituites*), так и многокамерным (*Curtoceras*, *Schroederoceras*, *Discoceras*) эмбриональным фрагмоконом. Х.Стумбур /I3, I4/ сравнивает онтогенез первой группы форм с развитием аммоноидей, второй группы - с онтогенезом наutilus. Такое сравнение правомочно только по темпам развития: замедленное развитие у первых и быстрое - у вторых, хотя по типу развития (прямое развитие) тарфицериды были, несомненно, ближе к *Nautilida*, чем к *Ammonoidea*. Среди *Oncocerida* описаны эмбриональные раковины, обладавшие одно-, двух- и трехкамерными фрагмоконами /5, I7/. Закономерная смена форм эмбриональной раковины наблюдается в эволюции *Nautilida*: многокамерная эмбриональная раковина из согнутой (циртокон) у палеозойских представителей становится плотно свернутой (волейтой) - у мезозойских /II, I6/. У представителей отряда *Orthocerida*, обладающих "беспротоконховым" типом начальных частей раковины, известны формы с однокамерным (*Kionoceras*, *Geisonoceras*) и двухкамерным эмбриональным фрагмоконом (*Geisonoceras*). Среди *Pseudorthocerida* к настоящему времени описано около 50 апикальных частей раковин, принадлежащих примерно 15 родам с возрастного интервала от силура до перми. Все они характеризуются многокамерным (до шести камер) эмбриональным фрагмоконом.

Подводя итог всему вышеизложенному, общую картину эволюции онтогенеза цефалопод можно представить так, как показано на (рис. 3).

Палеонтологические материалы показывают, что у древнейших цефалопод существовала личинка типа раннего велигера, сходная по строению раковины с личинкой современных скафопод. Свидетельство наличия такой личинки можно найти в строении апикальных частей раковины у эндоцерид (тип *Nanno*) и у древних *Actinocerida* (*Selkirkoceras*), сохранивших, по-видимому, первично личиночный тип развития с относительно резко выраженным этапом метаморфоза. Подавляющее большинство древнейших групп цефалопод довольно рано приобрели прямое развитие, в результате которого из яйцевых оболочек выходило животное, имевшее раковину из первой колпачковидной воздушной камеры и жилой камеры. Такое строение и развитие были характерны для различных групп отряда *Ellesmerocerida*, давшего начало другим отрядам: *Tarphycerida*, *Oncocerida*, *Orthocerida*, *Pseudorthocerida*, *Discosorida*. Совершенствование онтогенеза у этих групп происходило главным образом путем ускорения - акцелерации онтогенеза за счет включения в состав раковины, выходящей из яйцевых оболочек, большего количества газовых камер. На этом пути в филогенетической ветви, ведущей

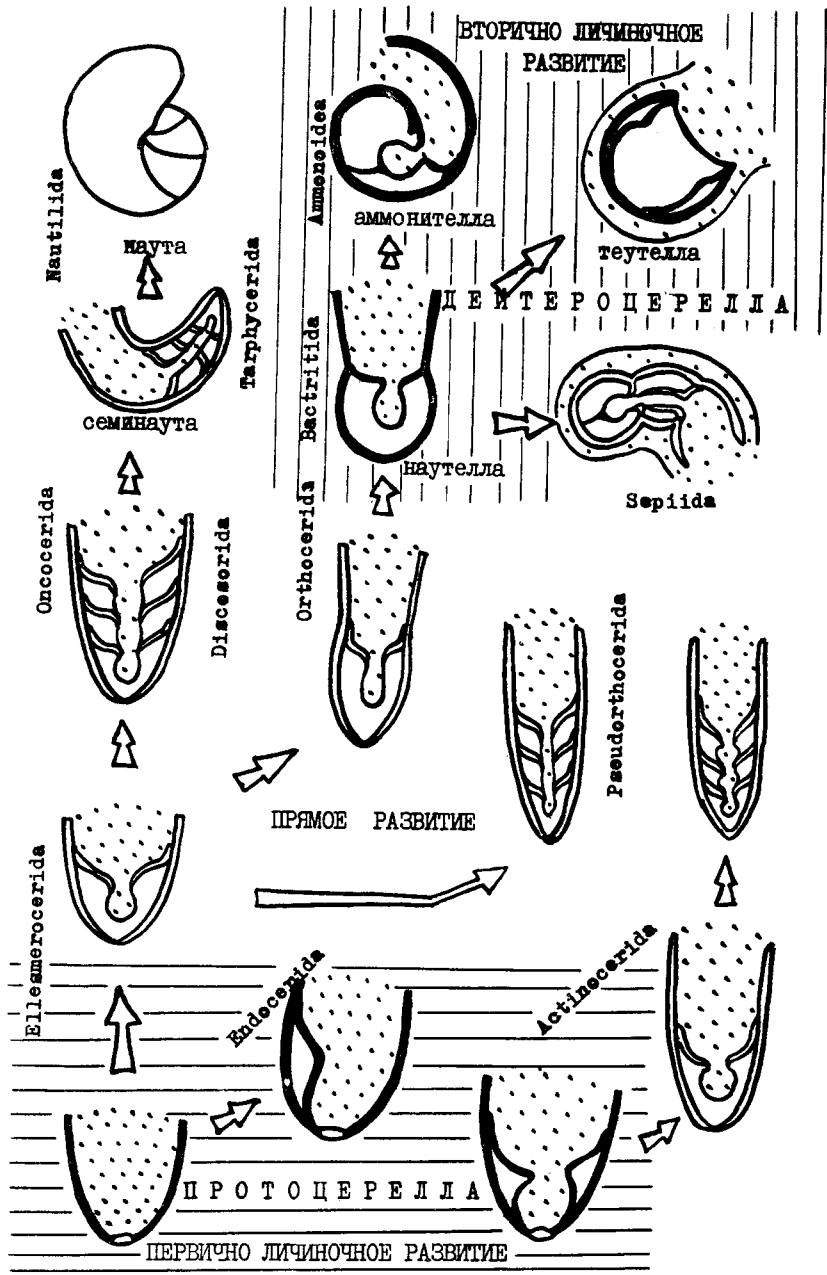


Рис. 3. Схема эволюции онтогенеза цефалопод

через Opsoocerida к Nautilida, происходило преобразование эмбриональной раковины из прямой и согнутой в свернутую. Эти изменения шли параллельно с такой же эволюцией формы взрослой раковины.

Другой путь эволюции онтогенеза прослеживается в ветви, ведущей от Ellesmerocerida через Orthocerida и Bacitritida к Ammonoidea и современным внутреннераковинным моллюскам. Этот путь характеризовался задержкой в индивидуальном развитии, так что раковина образовывалась очень рано, и привел к образованию вторичной личинки. Раковина особи, выходящей из яйцевых оболочек, обладала вздутой первой камерой (протоконхом) и жилой камерой — строением, хорошо приспособленным к планктонному существованию. Этап метаморфоза в этом случае протекал спокойно, не сопровождаясь коренной перестройкой строения (эволютный метаморфоз, вероятно, соответствующий развитию с неполным превращением, как у некоторых членистоногих). Преимущество вторично личиночного развития и замедленного, длительно протекавшего онтогенеза открыли большие возможности расселения и формирования, что на определенном этапе эволюции привело к широкой экспансии аммоноидей, обладавших этим типом онтогенеза.

При переходе к внутреннераковинным в одной из их групп (отряд Belemnitida s.str.) индивидуальное развитие протекало с еще большей задержкой. У них раковина, способная нести гидростатическую функцию, в виде облеченного мантией замкнутого протоконха, образовалась раньше, чем сформировались сифонный отдел и мантия. Переход к внутреннераковинности обеспечивал существенную смену адаптивной ниши, усложнил обстановку среды обитания, повысил конкурентоспособность этой группы цефалопод. Постепенная утеря раковиной белемнитид гидростатической функции (более успешное поддержание в воде обеспечивалось быстрым движением и приобретением плавников) способствовала ее редукции. Параллельно с этим процессом происходило изменение онтогенеза в сторону приобретения прямого развития. Такое состояние было достигнуто потомками белемнитид — современными Teuthida. Это происходило, по-видимому, с различной скоростью в разных филогенетических ветвях, что находит свое отражение в большом разнообразии совершенства прямого развития в разных группах современных кальмаров.

В филогенетической линии, ведущей к другой группе современных десятируких внутреннераковинных цефалопод — к Sepiida, приобретение прямого развития произошло, вероятно, более простым путем. У всех современных форм сепиид, так же как и у ископаемых, раковина не утратила своей гидростатической функции.

Литература

1. Акимовский И.И. Головоногие моллюски морей СССР. М., изд-во АН СССР, 1963, 236 с.
2. Балашов З.Г. Протоконх древнепалеозойского представителя рода *Orthoceras*. - "ДАН СССР", 1957, т. II 6, № 5, с. 835-857.
3. Барсков И.С. О строении протоконха и онтогенезе белемнитов. - "ДАН СССР", 1973, т. 208, № 2, с. 439-442.
4. Друщиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. - "Палеонтол. журн.", 1970, № 1, с. 35-47.
5. Журявлева Ф.А. Прямые и согнутые наутилоидеи ордовика и силура Подкаменной Тунгуски и Курейки. Автореф. канд. дис. М., 1955, 16 с.
6. Журявлева Ф.А. Об эмбриональных стадиях развития наутилоидей. - "Палеонтол. журн.", 1959, № 1, с. 36-47.
7. Иванов А.Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. - "Учен. зап. Ярославск. пед. ин-та", 1971, геол. и палеонтол., вып. 87, с. 76-119.
8. Иванов П.П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л., 1945, 351 с.
9. Киселев Г.Н. Эмбриональные раковины силурийских михелиноцератин. - В кн.: Вопросы палеонтологии, т. 6. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1971, с. 41-51.
10. Найдин Д.П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М., Изд-во Моск. ун-та, 1969, 290 с.
11. Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. - "Труды ПИН", 1954, т. 50, 150 с.
12. Старобогатов Я.И. Ксеноконхии и их значение для филогении и систематики некоторых классов моллюсков. - "Палеонтол. журн.", 1974, № 1, с. 3-13.
13. Стумбур Х.А. Об эмбриональных раковинах некоторых ордовикских *Tarphyceratida*. - "Палеонтол. журн.", 1959, № 2, с. 25-29.
14. Стумбур Х.А. О разных путях развития наутилоидей. - Изв. АН ЭССР. Сер. физ.-мат. и техн. наук", 1960, № 4, с. 368-378.
15. Шиманский В.Н. Прямые наутилоидеи и бактригоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. - "Труды ПИН", 1954, т. 44, 151 с.
16. Шиманский В.Н. Надотряд *Nautiloidea*. Общая часть. -

- В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски- головоногие I. М., "Наука", 1962, с.39-72.
17. Ш и м а н с к и й В.Н., Ж у р а в л е в а Ф.А. Основные вопросы систематики наutilusей и родственных групп. - "Труды ПИН", 1961, т. II, 175 с.
 18. Ш м и д т Г.А. Эмбриология животных. Ч. I. Общая эмбриология. М., "Сов. наука", 1951, 354 с.
 19. Ш м и д т Г.А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., "Наука", 1968.
 20. B a r r a n d e J. Systeme Silurien du centre de la Boheme, pt. 2, Cephalopodes. Prague, 1877.
 21. B ö h m e r s J.C.A. Bau und Struktur von Schale und Siphone bei permischen Ammonoidea. Apeldorn, 1936, 125 S.
 22. C l a u s e n C.D. Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge. I. Orthocerida - Bacitritida. - "Palaeontographica", 1968, Abt. A, Bd 128.
 23. E r b e n H.K. Die Evolution der Ältesten Ammonoidea. - "Neues Jb. Geol., Paläontol., Abh.", 1964, Bd 120, S. 107-212.
 24. F l o w e r R.H. Nautiloid shell morphology. - "Mem. Inst. Mine and Technol. New Mexico", vol. 13, 1964, 79 p.
 25. F o e r s t e A.F. A restudy of American orthoconic Silurian Cephalopods. - "Bul. Denison Univ., J. Sci. Lab.", 1928, vol. 23, art. 6-8, p. 236-321.
 26. H o l m G. Über die Organisation einiger silurischer Cephalopoden. - "Palaeontol. Abh.", 1885, Bd 33, H. I.
 27. H o l m G. Om apicaländan hos Endoceras. - "Geol. Foren. i Stockholm Forh.", 1896, bd. 19, p. 394-426.
 28. H y a t t A. Fossil cephalopods of the Museum of Comparative Zoology and Embriology. - "Harvard Coll., Bul. Mus. Compar. Zool.", 1872, vol. 3, p. 59-III.
 29. H y a t t A. The protoconch of Cephalopoda. - "Amer. Naturalist", 1884, vol. 18, p. 914-920.
 30. H y a t t A. Remarks on the genus Nanno. - "Amer. Geologist", 1895, vol. 16, p. 1-12.
 31. K o b a y a s h i T. Contribution to the study of the apical end of the Ordovician nautiloids. - "Japan. J. Geol. Geogr.", 1937, vol. 14, p. 1-21.
 32. K u l i c k i C. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. - "Acta Paleont. Polonica", 1974, vol.

19, N 2, p. 201-224.

33. P o c t a Ph. Über die Anfangskammer der Gattung Orthoceras Breyn. - "Sitzungsberichte K.Böhm.Ges.Wiss.in Preque", 1902, N 52, S. I-6.

34. R i s t e d t H. Zur revision der Orthoceratidae. - "Akad. Wiss. und Literatur. Abh., Kl. math.-naturwiss.", 1968, N 4.

35. R i s t e d t H. Zum Bau der Orthoceriden Cephalopoden. - "Palaeontographica", 1971, Abt. A, Bd 137, N 4-6, S. 155-195.

36. S c h i n d e w o l f O.H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammer Tetrabranchiates Cephalopoden. - "Preuss. Geol. Landesanst. Abh., N.F.", 1933, H. 148, S. II 6.

37. S c h i n d e w o l f O.H. Bemerkungen zur Ontogenie der Actinoceren und Endoceren (Cephal., Nautil.). - "Neues Jb. Miner., Geol., Paläontol.", 1935, Bd 74, Abt. B, S. 89-II 3.

38. S u l c J. Report on the discovery of embryonal chambers of Orthocerata in Hlubocepy Limestone. - "Trans. Inst. Geol. Paleontol. Univ. Charles, Prague", 1932, vol. 12, p. 10.

39. T e i c h e r t C. Structure and phylogeny of actinocero- id cephalopods. - "Amer. J. Sci.", vcl. 29, 1935, p. I-23.