

УДК 591.524.1(26):594.5

ЭВОЛЮЦИЯ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ РАКОВИНЫ CERNALOPODA

В.А. Бизиков

Аннотация

Превращение раковины головоногих моллюсков из наружной во внутреннюю стало фундаментальным ароморфозом, определившим направление дальнейшей эволюции этой группы и ее современный успех. В данной статье описаны структурные (или морфологические) особенности и обсуждаются функциональные следствия этого превращения.

Превращение раковины головоногих моллюсков из наружной во внутреннюю стало фундаментальным ароморфозом, определившим направление дальнейшей эволюции этой группы и ее современный успех. В настоящее время в фауне головоногих формы с внутренней раковиной (п/кл. Coleoidea) абсолютно преобладают над наружнораковинными (п/кл. Nautilodea): первые представлены 650–660 видами, играющими важную роль в морских экосистемах, вторые насчитывают не более 10 видов единственного рода *Nautilus*.

Погружение раковины головоногих внутрь тела сопровождалось коренной сменой способов движения. У *Nautilus* имеется только один способ движения, гидрореактивный. Он обеспечивается резким втягиванием головы внутрь жилой камеры в результате сокращения толстых лентовидных головных ретракторов. Мантия у наутилуса практически лишена мускулатуры и служит лишь для секреции раковины и герметизации мантийной полости во время реактивного выброса. У Coleoidea реактивная тяга создается сокращением мускулистой мантии. Это позволяет значительно увеличить мощность реактивного движителя за счет увеличения объема мантийной полости и силы выброса. Кроме того, у колеоидей появляется принципиально новый и более экономичный способ плавания посредством ундуляционного движения плавников. Последние, по всей вероятности, образовались из складок мантии в процессе обрастания ею раковины. Формирование мускулистой мантии и погружение раковины внутрь тела – процессы взаимосвязанные и взаимообусловленные. По-видимому, уже у древнейших Coleoidea развивающаяся мантия полностью покрыла раковину, и мантийный эпителий сформировал вокруг нее замкнутый раковинный мешок. Формирование эпителиального мешка, плотно облегающего раковину, позволило колеоидеям стать единственной группой среди моллюсков, решившей проблему прикрепления мышц к наружной поверхности раковины. Важно отметить, что до формирования раковинного мешка, замкнутого

на дорсальной стороне, эффективное прикрепление мантии к раковине и, следовательно, использование ее в качестве органа локомоции с функциональной точки зрения невозможны.

Трансформация раковины из наружной во внутреннюю сопровождалась сменой ее основных функций. У *Nautilus* раковина выполняет защитную, гидростатическую и опорную функции. Последняя имеет второстепенное значение вследствие слабого развития локомоторного аппарата. У *Coleoidea* опорная функция раковины преобладает: раковина становится внутренним скелетом, к которому прикрепляются мышцы нового локомоторного аппарата – мантии, воронки и плавников. Защитная функция раковины у колеоидей полностью утрачивается, а гидростатическая сохраняется лишь у немногих представителей. Изменение функции раковины *Coleoidea*, в свою очередь, обусловило изменение ее структуры. Развитие мускульной мантии привело к редукции жилой камеры и появлению на ее дорсальной стенке проостракума – выступающей вперед пластинки, служащей для опоры мантийных мышц. Фрагмокон значительно уменьшился в размерах, и на его наружной поверхности стал откладываться новый раковинный слой – вторичный периостракум. До тех пор, пока раковина сохраняла гидростатическую функцию (т. е. фрагмокон), она оставалась обызвествленной. Исчезновение фрагмокона с необходимостью приводило к полной декальцинации раковины. В самом деле, газово-жидкостный гидростатический аппарат головоногих может функционировать лишь при наличии жестких стенок, фиксирующих его объем и способных выдерживать колебания внешнего давления при вертикальных перемещениях животного. Напротив, внутренний скелет, если он не сочлененный, как у хордовых, должен быть гибким, эластичным и по возможности легким. Среди современных головоногих нет ни одного примера обызвествленной раковины без фрагмокона. Ярким примером функционально обусловленного обызвествления раковины являются белемниты: их гидростатический аппарат (фрагмокон и его противовес, роострум) обызвествлены, а опорный аппарат (проостракум) декальцинирован.

Зоны контакта мышц с раковиной у *Coleoidea* могут быть разделены на два типа: первичные и вторичные. Первичные контакты унаследованы *Coleoidea* от наружнораковинных предков. Они образованы ректракторами головы и воронки и характеризуются непосредственным прикреплением мышц к внутренней поверхности раковины. Вторичные контакты появились в результате обрастания мантией раковины в процессе погружения последней внутрь тела. Они образованы мантией и ее производными (плавниками) и характеризуются опосредованным взаимодействием мышц и раковины через раковинный мешок. В зонах вторичного контакта прикрепление мышц к раковинному мешку, плотно облегающему раковину, функционально равноценно их непосредственному прикреплению к раковине. При этом в местах прикрепления мантии и плавников к раковинному мешку, как правило, образуется более или менее выраженный хрящ. В пределах п/кл. *Coleoidea* прослеживается эволюционная тенденция уменьшения зон первичного контакта и развития зон вторичного контакта мышц с раковиной. Характер прикрепления мышц к раковине в зонах первичного контакта весьма консервативен. Как правило, это непосредственное прикрепление мышц к внутренней поверхности раковины. Напротив, в зонах вто-

ричного контакта реализованы разнообразные способы прикрепления, которые могут быть разделены на три основных типа: неподвижное прикрепление, подвижное прикрепление скользящего типа (плавники), подвижное прикрепление замкового типа (затылочный замыкательный хрящ).

В некоторых эволюционных стволах Coleoidea прослеживается тенденция к редукции раковины, вплоть до ее исчезновения. Окончательная потеря раковины связана с развитием бентосной жизненной формы (*Inciptata*) или планктонной жизненной формы (*Inciptata*, *Idiosepiidae*, некоторые *Cranchiidae*). Как правило, исчезновение раковины сопровождается потерей способности к гидрореактивному плаванию, однако не влечет за собой изменения плана строения, который у безраковинных форм остался таким же, как у близкородственных форм с раковинной.

Эволюция локомоторного аппарата Coleoidea повторяет принципиальные морфофункциональные решения, реализованные ранее в локомоторном аппарате рыб. Однако у головоногих она проходит на основе принципиально иного – моллюскового – плана строения. И у колеоидей, и у рыб сформировался внутренний продольный опорный элемент, соразмерный с длиной тела: гладиус и хорда соответственно. Подобно примитивным рыбам, вокруг гладиуса колеоидей развился внутренний хрящевой скелет, обеспечивающий прикрепление мышц локомоторного аппарата и защиту головного мозга. На основе этого опорного комплекса сформировались органы локомоции, использующие ундуляционный способ движения: плавники – у колеоидей, хвост и плавники – у рыб. В обоих эволюционных стволах формирование внутреннего скелета сопровождалось редукцией скелета наружного. У головоногих это выражалось в трансформации наружной раковины во внутреннюю; у рыб – в редукции внешнего костного панциря, имевшегося у примитивных групп (*Placoderma*).

К принципиальным отличиям головоногих и рыб, обусловленным различиями в планах строения, относятся: мономерное строение локомоторной мускулатуры головоногих (метамерное у рыб); различные исходные способы движения: реактивный – у головоногих; ундуляционный – у рыб.

Summary

V.A. Bizicov. Evolution of the shell shape and functions in Cephalopoda.

The transformation of external shell into internal one was the major step in evolution of cephalopod mollusks and one of the reasons of their evolutionary success. In the present article the process of this transformation is described and its functions are discussed.

Поступила в редакцию
25.06.07

Бизиков Вячеслав Александрович – кандидат биологических наук, заведующий лабораторией промысловых беспозвоночных Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва.

E-mail: bizikov@vniro.ru