

ПЕРВІСНА ОРІЄНТАЦІЯ ЧЕРЕПАШКИ У МОЛЮСКІВ ТА ЇЇ РЕОРІЄНТАЦІЯ В КОНТЕКСТІ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ

Виявлені спільні закономірності росту черепашки у молюсків, які дозволяють вирішити низку еволюційних та морфологічних проблем, наведених нижче. Ключові слова: орієнтація, реорієнтація, черепашка, зябра мантія, спіралізація, екзогастричний завиток, ендогогастричний завиток, передній край, задній край, передній край, спірний край, черевний край, центр плавучості, центр тяжини, гідростатичний, гідродинамічний, люмінофор, свічення.

У більшості черепашкових молюсків задній край черепашки довший за передній. Досі за браком узагальнення, така орієнтація залишалася непоміченою. Її відповідає незвичайна особливість анатомії: зябра, чисю функцією є абсорбція життєво важливих речовин з води, у більшості молюсків розташовані поблизу анусу, що викидає у ту ж саму воду відходи організму (рис. 1).

Така позиція свідчить про недосконалість видільної системи і пояснюється поглинанням виведених з організму солей [1].

У разі спіралізації довший задній край виявляється зовнішнім краєм оберту, а коротший передній – внутрішнім. Отже, первісно орієнтована спіраль є спрямованою на голову – екзогастричний завиток.

Реорієнтація у черевноногих

У примітивних черевноногих протягом метаморфозу личинка розгортає черепашку з екзогастричним завитком на 180° (рис. 2). Цьому феномену було присвячено ряд теорій з яких найбільш визнанною є теорія Нефа (Naef, 1911) [2]. Автор стверджує, що екзогастричний завиток був незручним для повзаючої тварини, спричиняючи тиск на передню, ведучу частину тіла і обмежуючи її мобільність. Молюск розгорнув раковину у більш зручну позицію, як нині чинять равлики у відповідних ситуаціях. Еволюція закріпила нову орієнтацію. Колишнє положення черепашки Неф пояснював плаваючим способом життя гіпотетичного предка. Екзогастричний завиток, згідно з гіпотезою Нефа, відповідав оптимальному розподіленню пловучості, подібною до такої у наутилуса [2].

Ця реконструкція базується тільки на одному критерії – екзогастричному завитку і не підтверджується іншими даними. Сумніви у її справедливості призвели до створення нових теорій, де відкидається не тільки реставрація предків, а й доцільність реорієнтації. Останнє робиться без будь-якої критики поданої тези [2].

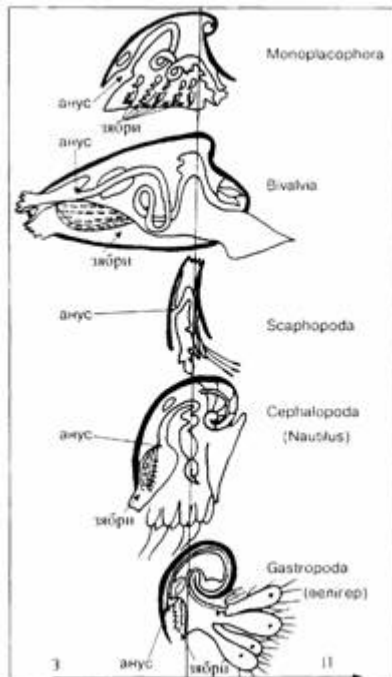


Рис.1. Анатомія і первісна орієнтація у молюсків

З'ясування первісної орієнтації черепашки молюсків дозволяє уточнити теорію Нефа. Нерівнобічна черепашка більшості молюсків не заважає їхньому руху. Це було справедливо і для предків черевноногих, чия черепашка була блюдцеподібною, що відповідало потребам повільно повзаючої тварини, подібного до сучасної патели, або до хитонів. Пристосування до більш рухомого способу життя призвело до розвитку мускулатури та потреби висовувати ногу за межі черепашки. З іншого боку, черепашка продовжувала слугувати основним засобом захисту. Звідси зменшення площі отвору разом зі збільшенням обсягу. Черепашка спочатку перетворилася на екзогастрично зігнуту трубку, а потім, у екзогастричну спіраль. Саме тоді вона стала суттєвою перешкодою для пересування тварини. Далі події розвивалися згідно з Нефом.

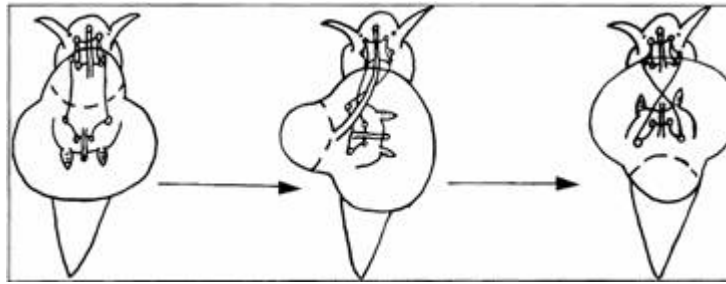


Рис.2. Реорієнтація раковини (торсіон) у червоногих.

У більшості сучасних червоногих черепашка є асиметричною. Її завиток первісно спрямований убік. Саме на необхідність його реорієнтації як причини вищезначеного явища вказав Солем (Solem) у 1974 р. [2]. Дійсно, у червоногих з баштоподібною черепашкою завиток спрямовано взад, а з кубареподібною черепашкою – доверху. Проте кут повороту складає не 180, а лише 90°. Отже, Солем відкрив додаткову реорієнтацію черепашки червоногих, проте, прагнучи з'ясувати попередню, не помітив цього.

Відкриття Солема дозволяє стверджувати, що асиметрія черепашки розвинулася вже після первісної реорієнтації та спричинила необхідність додаткового розвороту.

Реорієнтація у головоногих

По-перше, слід зазначити, що головоногі орієнтовані відносно середовища інакше, ніж інші молюски. Задній край їх тіла перетворився на нижній, себто черевний, а передній – на спинний.

У зовнішньочерепашкових головоногих збереглася первісна орієнтація черепашки – черевний край довший за спинний, а у спіральних форм розвивається екзогастричний завиток. У внутрішньочерепашкових форм орієнтація зворотна. Така ознака описується у літературі без будь-якого аналізу. Відкриття первісної орієнтації раковини молюсків змушує з'ясувати причини цього явища.

У головоногих з добре розвинутою черепашкою, остання містить камери, заповнені газом, і служить поплавцем. Така функція (на відміну від первісної – захисту м'якого тіла) збереглася і у примітивних внутрішньочерепашкових. Характерною рисою багатьох з них є важкий додаток – роstrум, що служить противагою силі плавучості, у більш-менш прямій черепашці.

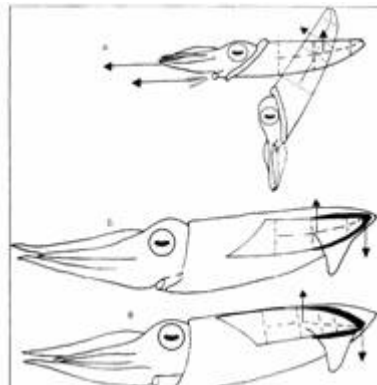


Рис.3. Реорієнтація черепашки у прямочерепашкових головоногих.

Ця деталь вже свідчить про перерозподіл сил плавучості. Без роstrуму черепашка була б нахилена до горизонталі. Так було і в наружньочерепашкових предків з прямою черепашкою. Тварина приймала горизонтальну позицію під час реактивного стрибку і зберегала її завдяки імпульсу. У внутрішньочерепашкових горизонтальна позиція тіла завдяки роstrуму та плавцям, стала перманентною. Внаслідок цього, більш розвинена і тому опукла черевна частина занурилася вниз разом із лінією, що з'єднує центри плавучості. Прагнучі піднятися, центри плавучості розгортали черепашку (рис. 3), яка у внутрішньочерепашкових лежить вільно у мантийній торбі, не приростаючи до її стінок [3:33]. Крім того, зменшення черепашки у внутрішньочерепашкових призвело до віддалення від неї зябр і послаблення їх впливу на орієнтацію.

Систематична позиція спірули (*Spirula spirula* Linné, 1758)

Спірула є реліктовим головоногим із внутрішньою спіральною черепашкою (рис. 4). На відміну від зовнішньочерепашкових наутилід та аммонітів, завиток спірули є не екзо-, а ендогастричним, тобто закрученим не на спинну, а на черевну частину. Така риса вимушувала заперечувати спорідненність спірули із зовнішньочерепашковими спіральними головоногими. Натомість однакова орієнтація черепашки у спірули та викопних белемнітів (*Belemnitoidea*) інтерпретується як ознака її походження від останньої групи [4]. Безпосередні предками спірули вважається викопний підряд *Belemnoseina* ряду *Spirulida*. Представники цієї групи подібні до белемнітів, відрізняючись від них зігнутою камерною частиною черепашки (фрагмоконом). Крім того, роstrум белемнозеїн складався не з кальциту, як у белемнітів, а з менш стійкого арагоніту. Тому знахідки белемнозеїн дуже рідкісні і не дозволяють безпосередньо реставрувати філогенетичний ряд [4]. До того ж залишаються абсолютно нез'ясованими такі незвичні явища як спіралізація внутрішньої черепашки замість її редукції та редукція роstrума – вони просто постулюються.

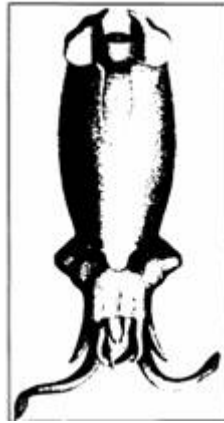


Рис.4. Спірула (з Chun K. *Aus den Tiefen des Weltmeers*. Jena; Verlag von Fisanet, 1902)

Проти такої схеми свідчить морфологія черепашки белемнозеїн. Так, на відміну від белемнітів роstrум белемнозеїн внаслідок зігнутості фрагмокону не розвивається на його увігнутій вентральній частині (мал. 5). Вказана риса характеризує і белемнозеїн з майже прямою черепашкою та їх нащадків, справжніх каракатиць (Seriidae), де зігнутість не має заважати розвитку роstrуму. Така особливість свідчить про походження розпрямлених форми від зігнутих, а не навпаки. На початку ряду має стати спірула.

Спірула має певні ознаки подібності до зовнішньочерепашкових головоногих. Її внутрішня черепашка впирає зі спинного та черевних боків тіла ребрами. Тобто, її діаметр разом із шкірою, що її вкриває, більший за такий тулуба.

Згідно реставрації Траута (Trauth), амоніти закривали отвір черепашки не головною лопасттю, як наутіліди, а мантийним оперкульомом, сучільним (анаптіх), або у вигляді стулок (аптіх). Таку реставрацію беруть під сумнів Шиндевольф і Леманн [5], інтерпретуючи відповідні знахідки як викопні щелепи, та захищають Друщіц і Догужаєва [6]. Спірула свідчить на користь останнього припущення. У разі небезпеки вона втягує голову з кінцівками у мантию, яка закривається мантийними клапанами [7].

Як було сказано вище, спірулу наближують до белемнітів, перш за все, через незвичну орієнтацію її черепашки. Так само, як і у первісно прямочерепашкових, реорієнтація відбулася внаслідок занурення центру плавучості. Проте події розвивалися дещо складніше.

Тимчасове, а втім і перманентне занурення черепашки під мантию, сприяло зростанню швидкості пересування тварини, зменшуючи тертя об воду і захищаючи черепашку від обростання. У свою чергу, тварина стала більш вразливою, що додатково збільшило значення швидкого пересування і зменшило захисну функцію черепашки. Тіло перестало міститися в раковині, яка зсунулася до аборального кінця тварини. У новій позиції центр плавучості опинився позаду центру тяжіння, відхиляючи тіло від горизонталі. Більш рівномірний розподіл плавучості був досягнутий розкручуванням спіралі (геміконічна раковина) (рис. 6, А).

Крім того, якщо у зовнішньочерепашкових амонітів великий діаметр черепашки був розташований у вертикальному напрямку, у внутрішньочерепашкових він зсунувся вздовж осі тіла (як у спірули). Така трансформація сталася через ріст діаметру черепашки внаслідок її розкручування і додатково сприяла рівномірному розподілу плавучості. У свою чергу, вона призвела до підняття вустя черепашки, а звідси до занурення центру плавучості, що був розташований на протилежному кінці тіла і первісно займав верхню позицію (рис. 6, А).

Прагнучи піднятися, він здійснив поворот черепашки. На рисунку 6, Б показано схему розподілу плавучості до повороту.

Центр плавучості u прикладав силу до верхньої точки черепашки v через камери, що лежали на одній лінії між ними. Натомість вустя (y) (зайняте тканиною), а також попередні камери, заповнені рідиною, прикладають силу тяжіння донизу через лінію un , де n – нижня точка черепашки. Отже, n являє собою центр тяжіння. Лінії uv та un були важелями, що визначили напрямок повороту вздовж осі vn . Проте такому повороту заважала нижня стінка тіла. Натомість віссю стала лінія uv . Більше того, внаслідок останнього перевертання, черепашка зайняла б вищу позицію, чому завадила верхня стінка тіла. Тому поворот супроводжувався зануренням осі. Ці стадії умовно відокремлені одна від одної (мал. 6, В та Г відповідно). На відміну від белемнітоподібних, довжина відповідних важелів є набагато більшою за ширину черепашки. Тож її початкова позиція була навіть менш стабільною, ніж у прямочерепашкових. Найменше відхилення тіла убик мало привести до повороту черепашки.

Спірула є єдиним сучасним представником підкласу амонітів, що вважався вимерлим наприкінці мезозою. Анатомічно до спірули близькі каракатиці, восьминоги, а також закритооки кальмари, на відміну від справжніх або відкритооких кальмарів (Oegorsida), які можуть бути нащадками белемнітоподібних форм. Звідси можливість дифілії сучасних внутрішньочерепашкових головоногих. Цей аспект потребує подальшої дискусії.

Вважається, що розподіл плавучості у черепашці впливає на орієнтацію спірули у доквіллі. Тож це питання тісно прилягає до попереднього.

Орієнтація тіла спірули

Як було сказано вище, реорієнтація черепашки у головоногих відбулася при зануренні центру плавучості внаслідок адаптації до утримання горизонтальної позиції у товщі води. У предків спірули така адаптація була неповною, і черепашка продовжувала відхиляти тіло доверху. Подальше пристосування відбулося шляхом ре-

дукції завитка і розвитку роструму у прямих нащадків спірул (Belemnoseina), а втім і редукції камерної черепашки (Sepiolidae, Loliginidae, Octopoda).

Початково вважалося, що спірула є седентарним організмом, що прикріплюється до дна головною присоскою (як виявилось пізніше, світлим органом) [7]. Н. в. не було вирішене протиріччя між таким способом життя та наявністю камерної черепашки. Таке уявлення було спростовано прямими спостереженнями Брууна (A. Bruun) за живими спірулами. Виявилось, що спірула зависає вниз головою. Нині цей висновок є загальноприйнятим.

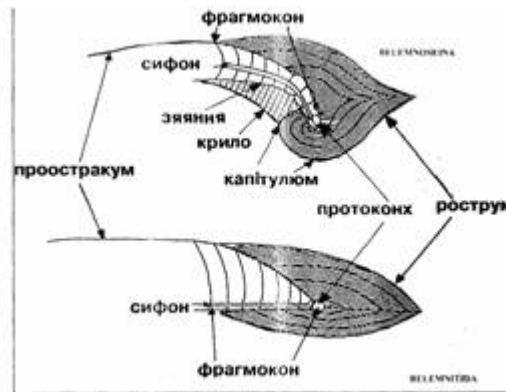


Рис.5. Порівняльна морфологія черепашки белемнітів та белемнозейн.

Бруун вивчав спірул у акваріумі під атмосферним тиском, куди їх підняли з глибини від кількох сот до тисяч метрів [7]. При цьому плавучість черепашки різко підвищувалася і організм не міг з нею впоратися, займаючи вертикальну позицію, незалежно від природної орієнтації.

Наскільки можна судити з літератури, прямі спостереження за спірулою далі не велися.

Згідно з прийнятою версією, форма тіла спірули є гідростатичною у горизонтальному, спино-черевному напрямку. Тому вважається, що спірула майже неспроможна рухатися у горизонтальній площині, тоді як у вертикальній вона добре забезпечується легкою раковиною. Отже, спірула є пасивним організмом. Таке уявлення заперечується гідродинамічною формою мантиї у задньо-передньому напрямку (як у інших головоногих). Вказаної форми мантия набуває у дорослих спірул, тоді як у ювенільних вона дзвоникоподібна [8], себто гідростатична з будь-якого боку, що відповідає пасивному способу життя останніх.

Крім того, спірула є зграйною твариною [9:191]. Наявність люмінофору свідчить на користь активного пошуку при формуванні зграй. Проте функція люмінофору залишається загадковою [9:191]. Тож рішення проблеми орієнтації спірули пов'язано з останнім питанням.

Функція люмінофору

Люмінофор спірули розташований на аборальній частині його тіла у присоскоподібній западині, тоді як її очі спрямовані убік (рис. 4).

Відомі наступні значення свічення організмів:

- індеферентне (у бактерій, грибів) (стає еволюційною основою для функціонального, складна будова люмінофору спірули виключає таке становище);
- поліпшення видимості. Цій функції заперечує спрямованість люмінофору за поле зору спірули;
- приваблення здобичі. У цьому разі, люмінофори наближені до органів захоплення здобичі, тоді як у спірули – максимально віддалені;

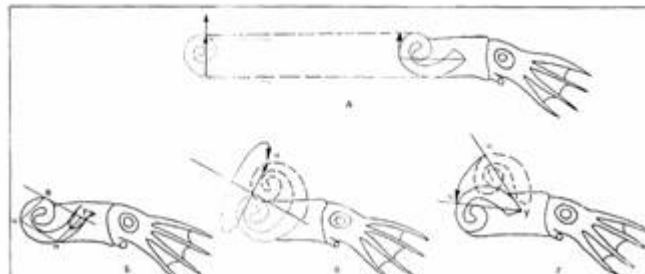


Рис.6. Реорієнтація черепашки у спірулоподібних головоногих.

– захисне. Включає створення протитіні на тлі світлого неба, осліплення ворога люмінісцентними чорнилами. Розташування люмінофору не відповідає і такий функції;

– комунікація і утворення зграй.

Згідно з орієнтацією люмінофора, описаною вище, спірула може його побачити, тільки якщо пливе боком до другої особини, що цілком вірогідно, якщо спірула пливає у нормальному положенні і неможливо, якщо тварина зависає вертикально. Чим більша відстань між паралельними площинами, що містять око однієї спірули і люмінофор другої, тим більше кут, під яким перша особина спроможна побачити люмінофор другої. У зграї спірули можуть орієнтуватися за безпосереднім видом особин чи гідротактильно. Не слід виключати та-

кож можливість близької орієнтації спірул за промінцем від люмінофора у воді. Таке припущення, так само як і орієнтація спірули, можуть бути перевірені наочно у експедиції.

Обмежена видимість люмінофору з боків має ускладнити знаходження спірули її ворогами на близькій відстані.



1. *Wilson J. A.* Principles of animal physiology. New York; The Macmillan company, 1972. – 891 p.
2. *Lever J.* On torsion in Gastropods. In: *Van der Spoel S., van Bruggen A. C., Lever J.* Pathways in Malacology. The Hague; Dr. Junk b. v., Publishers, 1979. – P. 5. – 21.
3. Краткий определитель головоногих моллюсков. М.; Лёгкая и пищевая промышленность. 1982. – 353 с.
4. Основы палеонтологии. Моллюски – Головоногие. Ч. II / Под ред. *Орлова Ю. А.* М.; Гостехиздат, 1958. – 359 с.
5. *Lehmann U.* The Ammonites. Their life and their forms. Cambridge; Cambridge University Press, 1982. – 466 p.
6. *Друциц В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.; МГУ, 1981. – 240 с.
7. *Bruun A.* The biology of *Spirula spirula*. Dana-report, 1943. – 24- 44 p
8. *Chun C.* The Cephalopods. (Scientific results of the German deep sea expedition on board of the steamship "Valdivia" 1898 – 1899). Jerusalem; Israeli program for scientific translations 1975. – 436 p.
9. *Несис К. Н.* Океанические головоногие моллюски. М.; Наука. 1985. – 286 с.

Матеріал надійшов до редакції 19.09.01.

Хейфец Е. О. Первичная ориентация раковины у моллюсков и ее реориентация в контексте эволюционной морфологии.

Выявлены общие особенности роста раковины у моллюсков, позволяющие разрешить ряд эволюционных и морфологических проблем, приведенных ниже. Ключевые слова: ориентация, реориентация, раковина, жабры, мантия, спирализация, экзогастрический завиток, эндогастрический завиток, передний край, задний край, спинной край, брюшной край, центр плавучести, центр тяжести, гидростатический, гидродинамический, люминофор, свечение.

Heifetz E.O. Primary orientation of mollusc shell and its re-orientation in the context of evolutionary morphology.

Common peculiarities of the shell growth in mollusks are discovered. They permit to solve a number of evolutionary and morphological problems, considered in the paper. Key words: orientation, reorientation, shell, gills, mantle, spiralization, exogastric spire, endogastric spire, fore boundary, hind boundary, dorsal boundary, ventral boundary, center of buoyancy, center of gravity, hydrostatic, hydrodynamic, luminofores, luminescence.