

УДК 564; 56.074.2: 551.732

Адаптивная радиация кембрийских гелльционеллоидных моллюсков (Gastropoda, Archaeobranchia)

П.Ю. Пархаев

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: pparkh@paleo.ru

Обсуждаются вопросы адаптивной радиации древнейших брюхоногих моллюсков на основе предложенного ранее филогенетического сценария развития группы. Проанализированы основные морфологические типы раковин кембрийских гастропод, для которых найдены аналоги среди современных представителей класса. Сделаны предположения об образе жизни древнейших брюхоногих. Наиболее вероятно, что в начале кембрия преобладающим экологическим типом гастропод был эпифаунный обскребыватель микрообрас- таний, приуроченный к зарослям водорослей либо микроубежищам скального субстрата; число и разнообразие обитателей рифовых построек и открытых скальных биотопов незначительно. Подчиненная роль принадлежит обитателям мягких грунтов, для которых возможна детритофагия.

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, кембрий, адаптивная радиация, экология.

Обычно под адаптивной радиацией какой-либо группы организмов понимают процесс приобретения ряда новых морфологических, физиологических или поведенческих черт, которые позволяют представителям этой группы занять новые экологические ниши. Поскольку только ограниченное число из упомянутых черт находит свое отражение в морфологии скелета, изучение адаптивной радиации на палеонтологическом материале крайне затруднено. Отчасти подобные исследования могут быть облегчены тем, что у некоторых ископаемых организмов могут существовать современные родственники либо не родственные аналоги, но морфологически конвергентно близкие и, как следствие, занимающие схожие экологические ниши. В случае отсутствия относительно близких современных родственных форм, а также аналогичных с экологической точки зрения организмов, изучение адаптивной радиации такой группы — занятие непростое, а его результаты в существенной степени предположительны.

В случае с кембрийскими моллюсками мы имеем как раз такую ситуацию, так как морфологически и филогенетически они далеки от ныне существующих групп, а все наши представления о их биологии и строении являются умозрительными и базируются на неоднозначных интерпретациях ряда структур (см., например, Yochelson, 1978; Peel, 1991; Пархаев, 2005). Поэтому какие-либо детальные работы, затрагивающие адаптивную радиацию древнейших моллюсков, отсутствуют, и лишь в немногих

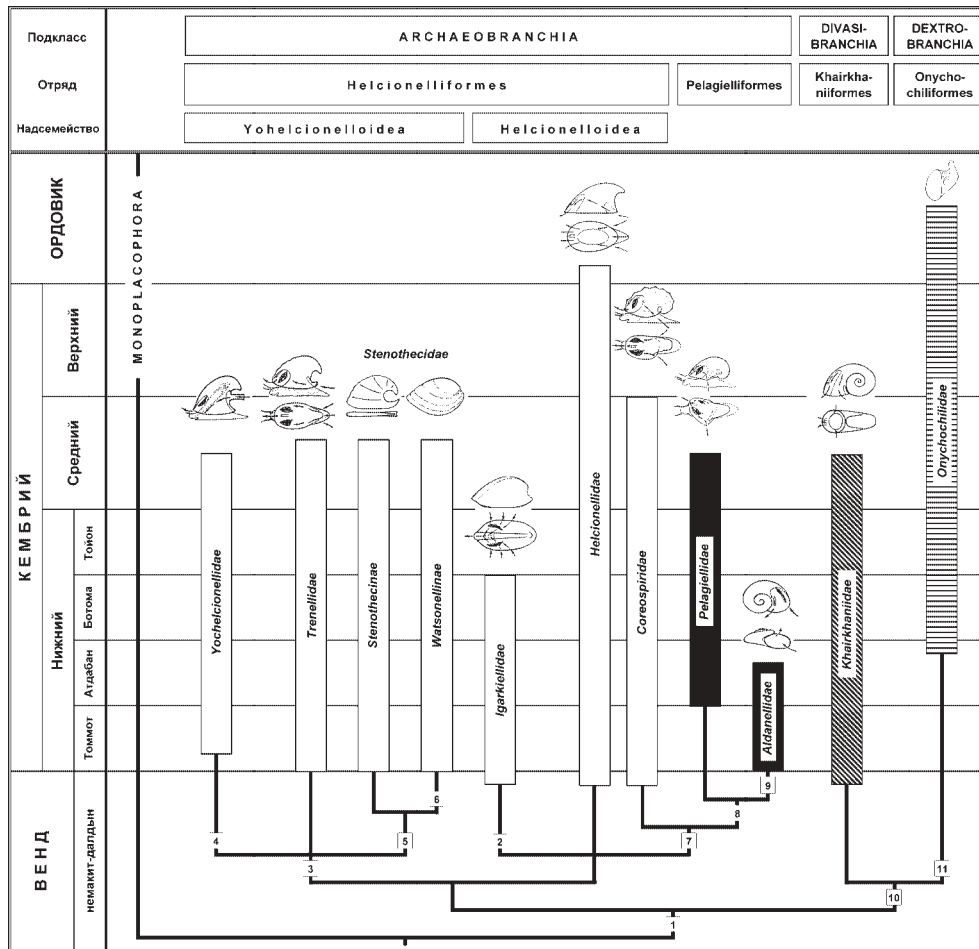


Рис. 1. Филогенез и стратиграфическое распространение семейств раннекембрийских брюхоногих моллюсков; цифрами обозначены диагностические признаки (морфогенетические инновации): 1 — торсия, крышечка ?, 2 — периферический валик, 3 — задний сифональный желобок, 4 — глубокий сифональный желобок или snorkель, 5 — сильное латеральное сжатие, 6 — инфантные адаптации (внутренние пластинки, непланарное устье), 7 — планиспиральная раковина, обороты завитка латерально уплощены, устье удлинненное, 8 — образование ассиметричной раковины, 9 — турбоспиральное закручивание с возвышающимся завитком, 10 — планиспиральная раковина, обороты завитка и устье округлые, появление мантийного цекума, 11 — гиперстрофия.

публикациях подобные вопросы затрагиваются в общих чертах (Gubanov et al., 1999; Gubanov, Peel, 1999; Kouchinsky, 2001).

Кроме того, многие специалисты не разделяют представления о том, что большая часть раннекембрийских одностворчатых моллюсков составляет филогенетически единую группу, считая их основные ветви далеко не родственными (Yochelson, 1978; Runnegar, 1996, рис. 6.5). А в таком случае рассуждать о едином морфогенезе и, как следствие, об адаптивной радиации не приходится. Однако в предложенной автором оригинальной схеме филогенеза гелиционеллоидных моллюсков все семейства являются прямыми или опосредованными потомками центральной группы — семейства Helcionellidae (рис. 1),

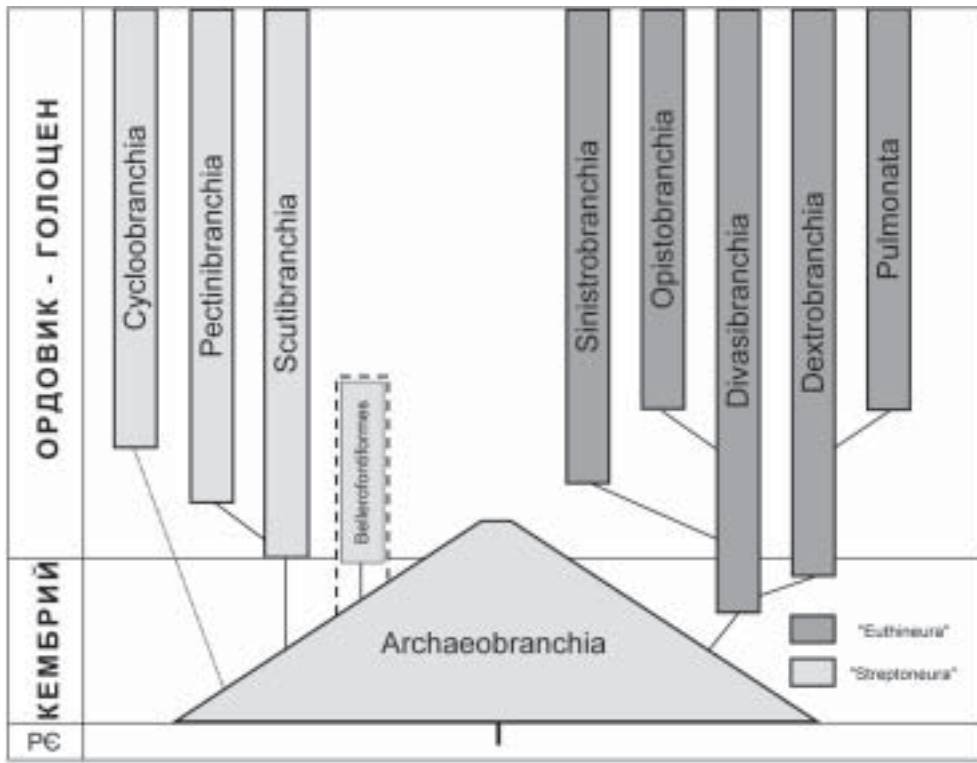


Рис. 2. Филогенетические отношения подкласса Archaeobranchia с остальными подклассами брюхоногих моллюсков (Пархаев, 2005).

которое, как предполагается, берет начало от моноплакофороподобных предков (Пархаев, 2002, 2005). Используя эту схему в качестве основы, можно охарактеризовать адаптивную радиацию древнейших брюхоногих моллюсков подкласса Archaeobranchia и его ближайших потомков – кембрийских Scutibranchia, Divasibranchia и Dextrobranchia (рис. 1, 2).

Адаптивная радиация гельционеллоидных моллюсков

Вначале следует отметить, что наиболее примитивная радула у современных брюхоногих моллюсков — докоглоссная — встречается у представителей низших гастропод — циклобранхий. Она близка по строению к радулам хитонов и моноплакофор и устроена по принципу терки (Голиков, Старобогатов, 1988). Поэтому есть все основания предполагать, что археобранхии обладали докоглоссной радулой, приспособленной к обскребыванию микрообращаний с относительно твердых субстратов. Этот способ питания являлся изначальным и, по-видимому, основным у всех древнейших брюхоногих. Крайне маловероятно, что среди раннекембрийских форм возникла сестонофагия, как предполагает ряд авторов (Burzin et al., 2001; Kouchinsky, 2001), и тем более хищничество. Эти типы питания появляются среди эволюционно более продвинутых групп (см. Ponder, Lindberg, 1997, табл. 4).

Преобладающая форма раковин базального семейства археобранхий Helcionellidae — это колпачковидная. Такой тип раковин считается плезиоморфным, унаследованным от

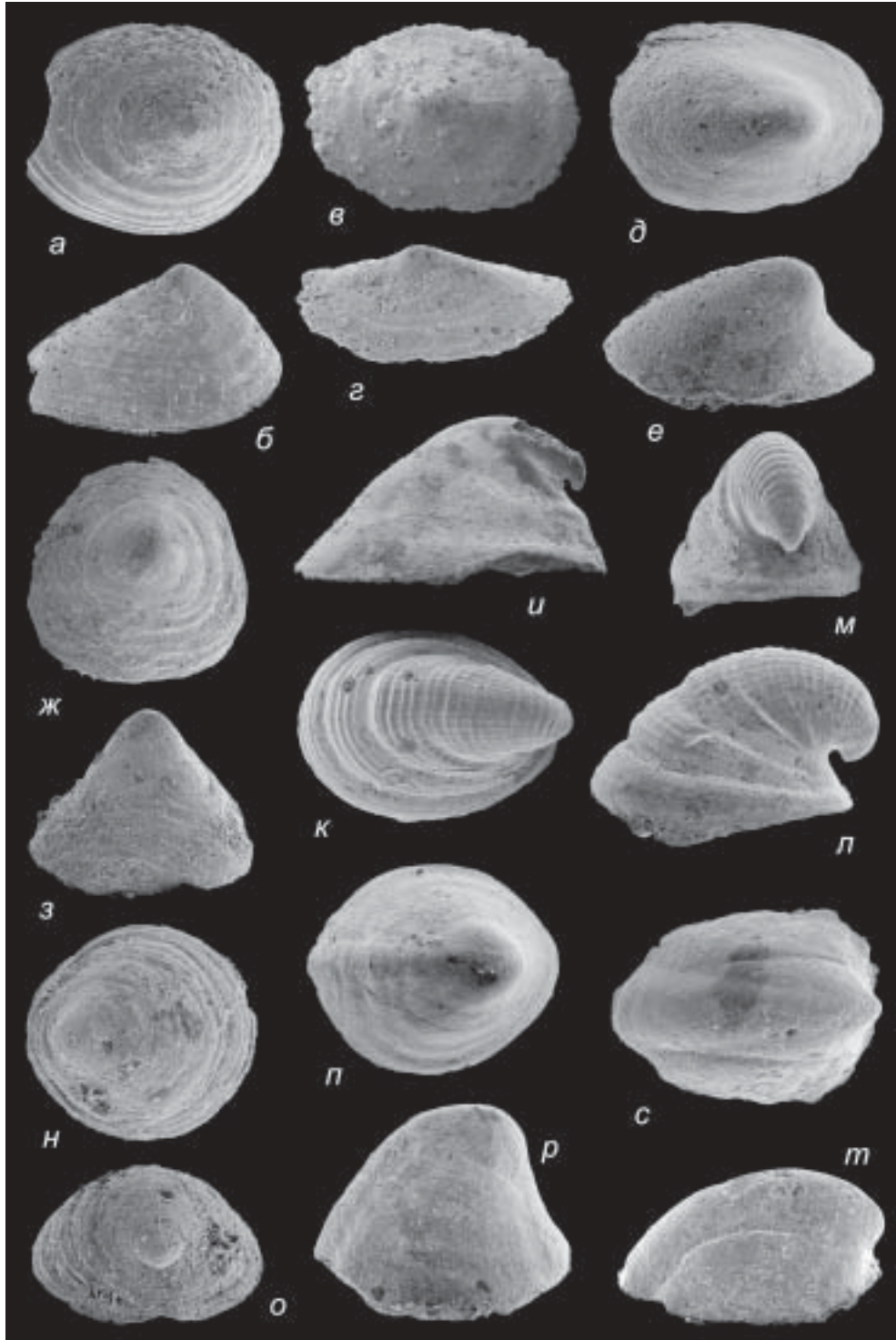


Рис. 3

Рис. 3. Представители малоподвижного эпифаунного бентоса: *a–o* — семейство Helcionellidae, *n–m* — семейство Igarikiellidae; *a, б* — *Pseudoaegides placus* (Jiang in Luo et al., 1982); экз. ПИН, № 4552/1373, раковина (х 31): *a* — сверху, *б* — косой вид слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Чжоничунь; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *в, г* — *Truncatoconus campylurus* (Jiang, 1980); экз. ПИН, № 4552/1506, внутреннее ядро (х26): *в* — сверху, *г* — косой вид справа; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *д, е* — *Ilsanella atdabanica?* (Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966); экз. ПИН, № 5083/0628, внутреннее ядро молодого ? экземпляра (х16): *д* — сверху, *е* — косой вид слева; томмотский ярус; Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *ж, з* — «*Pseudopatella*» sp.; экз. ПИН, № 4552/1463, внутреннее ядро (х18): *ж* — сверху, *з* — косой вид сзади; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *и* — *Fenqiaronia proboscis* (Feng, Qian et Rong, 1994); экз. ПИН, № 4664/1730, внутреннее ядро с фрагментами раковины (х13); ботомский ярус, формация Парара; скв. SYC-101 (гл. 169.30 м), п-ов Йорк, Южная Австралия; *к–м* — *Bemella septata* (Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966); экз. ПИН, № 5083/0436, внутреннее ядро (х12): *к* — косой вид сверху, *л* — слева, *м* — косой вид сзади; томмотский ярус; р. Алдан, Сибирская платформа; *н, о* — *Emarginoconus mirus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1341, раковина (х 36): *н* — сверху, *о* — косой вид сзади; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Чжоничунь; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *п, р* — *Gonamella rostrata* Valkov et Karlova, 1984; экз. ПИН, № 5083/0186, внутреннее ядро (х36): *п* — сверху, *р* — косой вид справа; томмотский ярус; р. Фомич, Западное Прианбарье, Сибирская платформа; *с, т* — *Protoconus crestatus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1530, внутреннее ядро (х26): *с* — сверху, *т* — косой вид слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай.

моноплакофорных предков. Однако вторично и независимо он возникает в различных группах гастропод (см. Ponder, Lindberg, 1997, табл. 6). Современные представители брюхоногих с колпачковидной раковиной встречаются в широчайшем наборе биотопов — в море от супралиторальных скал (Patellidae, Siphonariidae) до твердых субстратов абиссали (различные hot-vents groups), в пресных стоячих водах (Acroloxidae) и горных ручьях (Ancylidae). В.Ф. Пондер и Д.Р. Линдберг (Ponder, Lindberg 1997) предостерегают от вывода о тесной связи колпачковидной формы раковины с обитанием в условиях активной гидродинамики мелководья, подтверждая свой тезис разнообразными примерами из современной фауны. Скорее всего, это справедливо и для раннекембрийских колпачковидных брюхоногих, обитание которых следует предполагать в биотопах с различной гидродинамической нагрузкой. Но несомненно, что ряд форм, например, таких как крупные *Bemella* (рис. 3, *к–м*), *Tannuella* и *Randomia*, могли существовать и в типично мелководных участках побережья, так как некоторые их находки приурочены к археоциатово-водорослевым биогермам (Сундуков, Федоров, 1986; Dzik, 1991; Landing, 1992). Более мелкие формы с уплощенной раковиной (рис. 3, *в–е*), видимо, обскребывали талломы водорослей наподобие молоди современных циклобранхий. У ряда представителей Helcionellidae наблюдается латеральное уплощение раковин (рис. 4, *а, б*). Возможно, это служит адаптацией к обитанию в трещинах и кавернах, либо, что более вероятно, в водорослевых зарослях или даже на их узких стеблевидных талломах, как некоторые современные латерально уплощенные *Notoacmaea*, обитающие на стеблях и листьях взморниковых (*Zosteraceae*). У ряда гелционеллид раковина приобрела высококонический облик (рис. 5). Среди современных брюхоногих сложно найти представителей с близкой формой раковин и предположить сходную жизненную форму. Возможно, наиболее близкими по форме раковины и размеру будут виды семейства Caecidae (роды *Caecum*, *Fartulum*, *Brochina*), обитающие в расщелинах скал, под камнями или в зарослях *Zostera* (Голиков, Куцакин, 1978), либо среди гравийных зерен в ризоидах водорослей и корнях водных

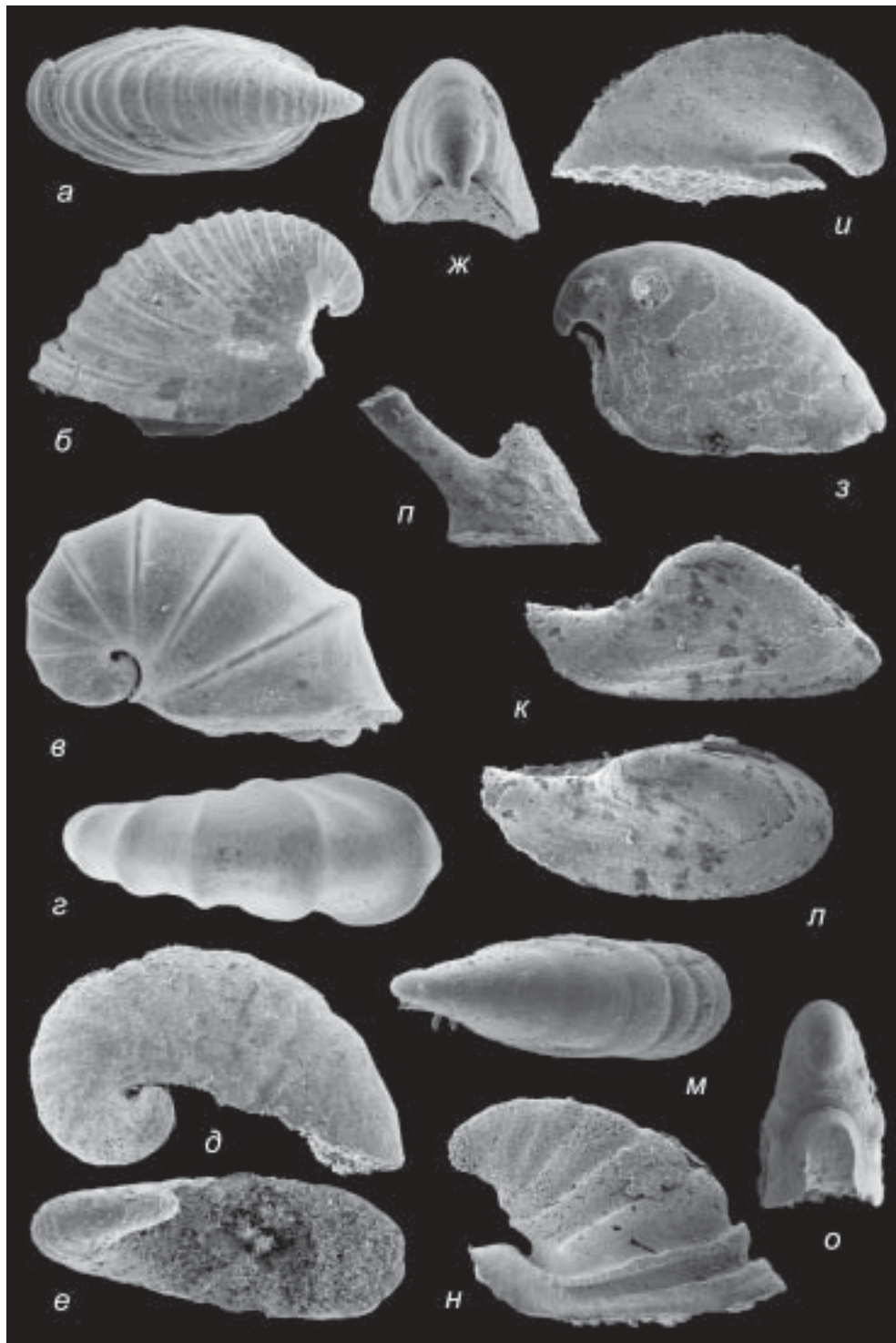


Рис. 4. Обитатели водорослевых талломов: а, б — семейство Helcionellidae, в–е — семейство Coreosporidae; ж–о — семейство Trenellidae; н — семейство Yochelcionellidae; а, б — *Igorella*

maidipingensis (Yu, 1974); экз. ПИН, № 4552/0144, внутреннее ядро ($\times 14$): *a* — сверху, *б* — слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *в*, *г* — *Latouchella memorabilis* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969; томмотский ярус; Западное Прианбарье, Сибирская платформа: *в* — экз. ПИН, № 5083/0148, внутреннее ядро справа ($\times 18$); *р*. Рассоха; *г* — экз. ПИН, № 5083/0182, внутреннее ядро, косой вид сверху ($\times 24$); *р*. Фомич; *д*, *е* — *Pseudoyangtzespira selindeica* Воква, 1990; экз. ПИН, № 5083/0604, внутреннее ядро ($\times 23$): *д* — справа, *е* — со стороны устья; томмотский ярус; *р*. Селинде, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *ж*, *з* — «*Securiconus*» *costulatus* Missarzhevsky, 1989; экз. ПИН, № 5083/0007, внутреннее ядро ($\times 23$): *ж* — косой вид сзади, *з* — справа; томмотский ярус; *р*. Котуй, Западное Прианбарье, Сибирская платформа; *и* — *Horsegullia horsegulliensis* (Parkhaev in Gravestock et al., 2001); голотип ПИН, № 4664/1499, внутреннее ядро слева ($\times 19$); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *к*, *л* — *Trenella bifrons* Parkhaev, 2001; голотип ПИН, № 4664/0665, внутреннее ядро ($\times 34$): *к* — справа, *л* — косой вид сверху; ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *м-о* — *Mackinnonia rostrata* (Zhou et Xiao, 1984); *м* — экз. ПИН, № 4664/0227, внутреннее ядро сверху ($\times 39$); *н* — экз. ПИН, № 4664/0233, внутреннее ядро справа ($\times 20$); *о* — экз. ПИН, № 4664/0274, внутреннее ядро сзади ($\times 40$); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *п* — *Yochelecionella crassa* Zhegalo in Esakova et Zhegalo, 1996; экз. ПИН, № 3302/5001, привершинный фрагмент внутреннего ядра справа ($\times 22$); ботомский ярус; Шингэин-Нуруу, Западная Монголия.

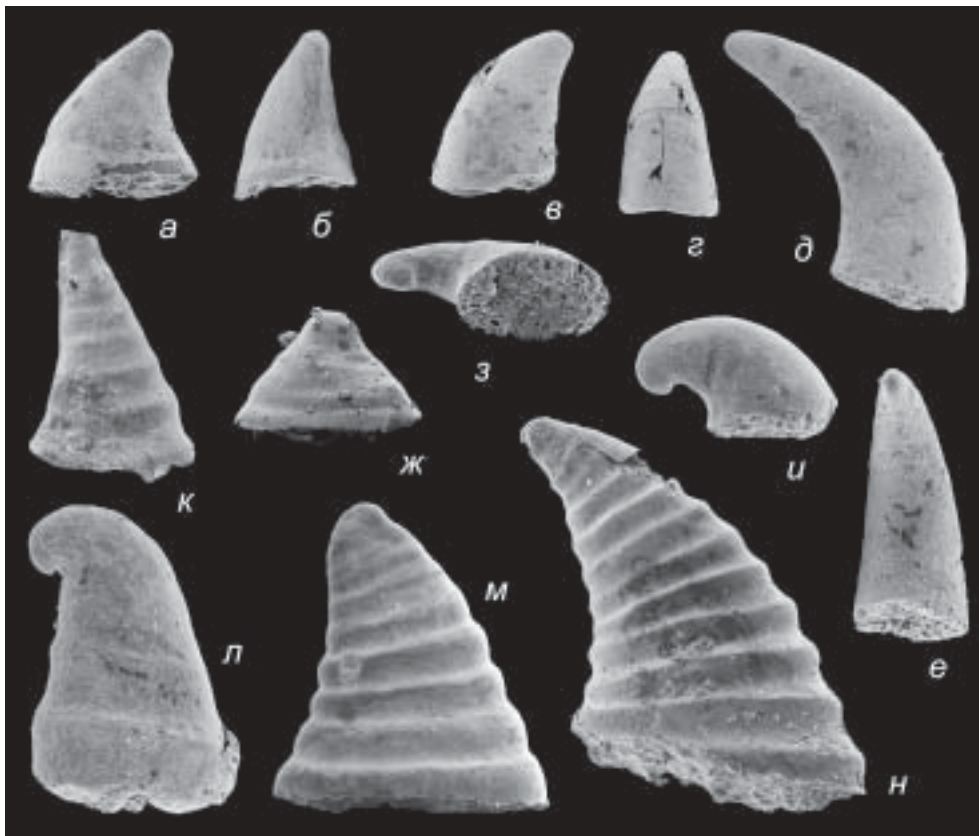


Рис. 5. Обитатели микроубежищ (трещины, каверны, и т.п.): *a-n* — семейство Helcionellidae; *a-г* — *Lenoconus sulcatus* Vassiljeva, 1990; *a, б* — экз. ПИН, № 5083/0514, внутреннее ядро ($\times 32$): *a* —

слева, *б* — косой вид сзади; *в*, *г* — экз. ПИН, № 5083/0572, раковина (×21): *в* — слева, *г* — косой вид спереди; томмотский ярус; *р*. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *д*, *е* — *Ceratoconus striatus* Chen et Zhang 1980; экз. ПИН, № 5083/0091, внутреннее ядро (×29): *д* — справа, *е* — косой вид сзади; томмотский ярус; *р*. Кенгедэ, Восточное Прианабарье, Сибирская платформа; *ж* — *Aequiconus zigzac* Parkhaev in Gravestock et al., 2001; голотип ПИН, № 4664/1507, ядро раковины, слева (×30); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *з*, *и* — *Igorellina monstrosa* (Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969); экз. ПИН, № 5083/0053, внутреннее ядро (×26): *з* — косой вид с устья, *и* — справа; томмотский ярус; *р*. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *к* — *Obtusococonus honorabilis* (Qian, Chen et Chen, 1979); экз. ПИН, № 4552/1167, внутреннее ядро, вид слева (×29); томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *л* — *Obtusococonus rostriptuetus* (Qian, 1978); экз. ПИН, № 5083/0553, внутреннее ядро справа (×23); томмотский ярус; *р*. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *м* — *Obtusococonus brevis* Zhegalo in Esakova et Zhegalo, 1996; экз. ПИН, № 4664/1337, внутреннее ядро слева (×29); ботомский ярус, формация Селлик-Хил; Майпонга-Бич, п-ов Флери, Южная Австралия; *н* — *Anulicoconus magnificus* Parkhaev in Gravestock et al., 2001, голотип ПИН, № 4664/0544, внутреннее ядро, вид справа (×25); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия.

растений (Rehder, 1994). Основываясь на этой приближенной аналогии, для гельционеллид с высококонической раковинной можно допустить сходный образ жизни.

Таким образом, скорее всего можно ожидать, что представители семейства Helcionellidae были слабоактивными обскребывателями, заселившими в раннем кембрии различные эпифаунные биотопы.

Повышение мобильности среди археобранхий связано с формированием спирально закрученной раковины. Отмечено, что формирование компактной по сравнению с колпачковидной, спирально завитой раковины не только позволяет уменьшить размер при сохранении внутреннего объема, но и обуславливает формирование маленького устья с тонким пережимом, соединяющим висцеральную массу в раковине с ногой (Ponder, Lindberg, 1997). Среди археобранхий формирование спирально закрученной раковины наблюдается в двух филогенетических линиях. Первая — это семейство Coreospiridae, представители которого характеризуются большим, продольно удлиненным устьем и относительно маленьким завитком (рис. 4, *в–е*). Их происхождение, по-видимому, связано с латерально уплощенными гельционеллидами, у которых происходил постепенный загиб вершины (рис. 4, *а, б*). Для кореоспирид можно также предположить близкий, возможно, чуть более активный образ жизни — обитание в водорослевых зарослях или на узких стеблевидных частях водной растительности. Прямых аналогов по морфометрическим параметрам раковины среди современных бентосных брюхоногих обнаружить не удастся. Возможно, наиболее близкие жизненные формы присутствуют среди пресноводных Planorbidae, тяготеющим к густым зарослям растительности.

Вторая филогенетическая линия, в которой возникли спирально закрученные раковины, — это семейство Khairkhaniidae. К этой группе относятся формы, у которых диаметр устья значительно меньше диаметра раковины (рис. 6, *к–р*). Предполагается, что возникновение таких скалярных форм может быть связано с высококоническими гельционеллидами (рис. 5, *д, е*), трубчатая раковина которых свернулась в спираль. Среди хаирханиид отмечены как симметричные, так и слабо декстральные или синистральные виды. Среди современных гастропод известны многочисленные виды с очень близкими по форме и размеру раковинами, например, морские Skeneopsidae (*Skeneopsis*), Omalogyridae (*Ammonicera*) и Vitrinellidae (*Teinostoma*, *Cyclostremisculus*), пресноводные Valvatidae (*Valvata*) и многие мелкие Planorbidae. Для них характерно обитание в зарослях

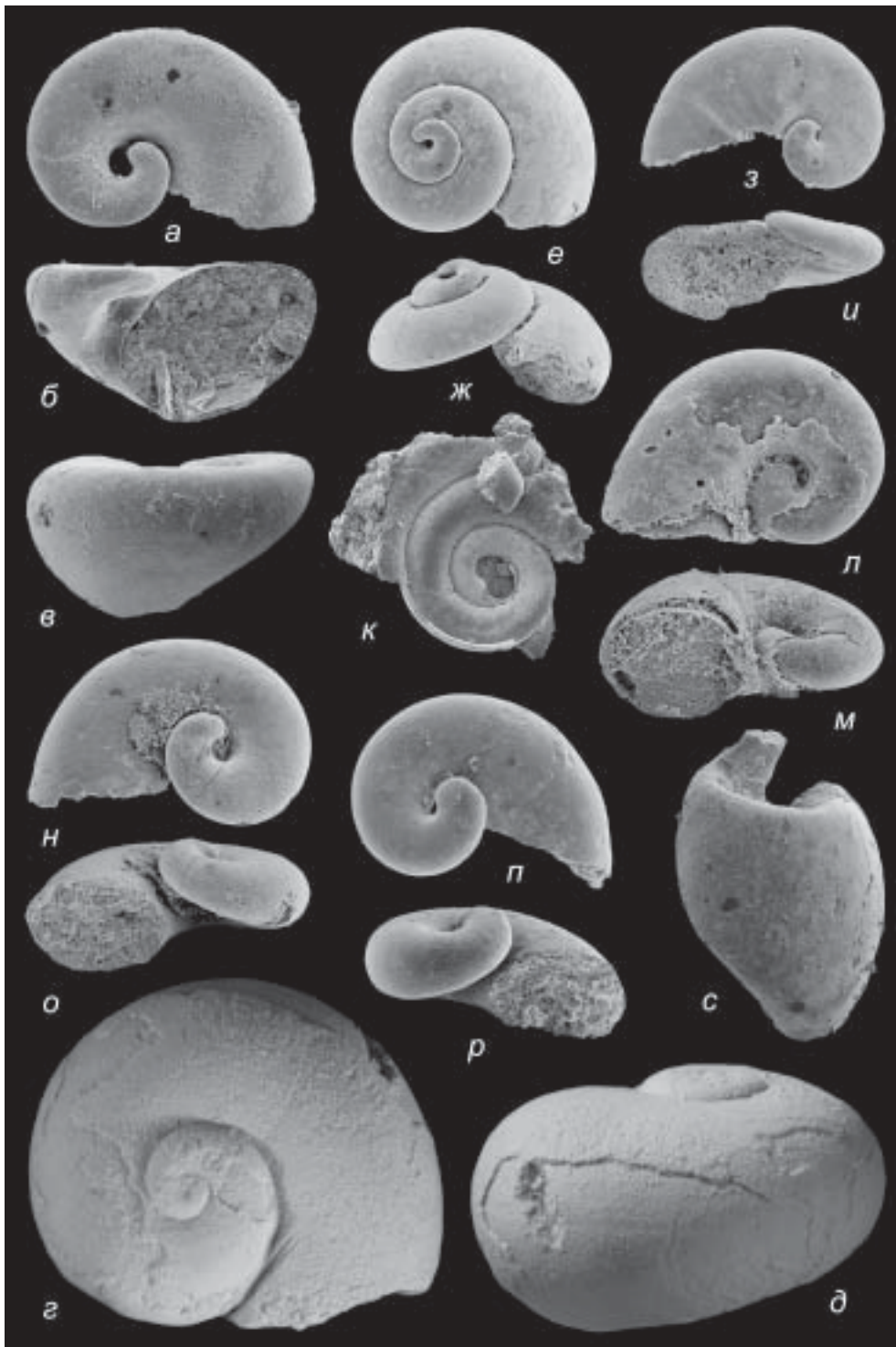


Рис. 6. Представители подвижного эпифаунного бентоса: *а-д* — семейство Pelagiellidae, *е-и* — семейство Aldanellidae; *к-р* — семейство Khairkhaniidae, *с* — семейство Onychochilidae; *а-в* —

Pelagiella adunca Missarzhevsky in Missarzhevsky et Rozanov, 1966; *a, в* — экз. ПИН, № 5083/0300, внутреннее ядро (×38): *a* — со стороны завитка; *в* — со стороны обратной устью; *б* — экз. ПИН, № 5083/0298, внутреннее ядро со стороны устья (×36); томмотский ярус; пос. Чекуровка, низовья р. Лены, Сибирская платформа; *г, д* — *Tannuspira magnifica* Missarzhevsky, 1989; голотип ГИН, № 3593/505, раковина (×3,4): *г* — со стороны завитка, *д* — с дорсальной стороны; ботомский ярус, санаштыгольский горизонт; Восточный Танну-Ола, Алтай-Саянская складчатая обл.; *е, ж* — *Aldanella rozanovi* Missarzhevsky, 1966; экз. ПИН, № 5083/0219, внутреннее ядро (×22): *е* — со стороны завитка, *ж* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Оленёк, Оленёкское поднятие, Сибирская платформа; *з, и* — *Aldanella* sp.; *з* — экз. ПИН, № 4386/1523, внутреннее ядро со стороны завитка (×19); *и* — экз. ПИН, № 4386/1520, внутреннее ядро со стороны устья (×16); томмотский ярус; р. Котуй, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *к* — *Ardrossania pavei* Runnegar in Bengtson et al., 1990; экз. ПИН, № 4664/1535, внутреннее ядро с фрагментами раковины, вид справа (×30); ботомский ярус, формация Парара; скв. Cur-D1В (гл. 278.35 м), п-ов Йорк, Южная Австралия; *л, м* — *Khairkhanianella rotata* Missarzhevsky, 1981; экз. ПИН, № 5083/0153, внутреннее ядро с фрагментами раковины (х 34): *л* — слева, *м* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *н, о* — *Barskovia hemisymmetricalis* Golubev, 1976; экз. ПИН, № 5083/0475, внутреннее ядро (х 28): *н* — со стороны завитка, *о* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *п, р* — *Philoxenella spirallis* Vostokova, 1962; экз. ПИН, № 5083/0018, внутреннее ядро (×31): *п* — со стороны завитка, *р* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *с* — *Beshtashella tortilis* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981; экз. ПИН, № 4664/1008, внутреннее ядро с дорсальной стороны (×40); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия.

нитчатых водорослей (*Skeneopsis*), среди гравийных зерен в корнях взморниковых или под камнями (*Vitrinellidae*), на макрофитах (*Planorbidae*) либо на их разлагающихся остатках (*Valvatidae*). Логично предположить и сходный образ жизни для *Khairkhanianidae*.

Формирование гиперстрофной раковины у семейства *Onychochilidae* (рис. 6, *с*), которое, видимо, берет начало от хаирханиид, несомненно отразилось на повышении мобильности моллюсков, так как коэффициент стройности их раковины (отношение высоты к максимальному диаметру) больше 1, и, таким образом, раковина вытянута вдоль тела животного. Представителей с гиперстрофными раковинами среди современной малакофауны нет, но близкая буллиформная раковина с длинным и узким устьем характерна для многих морских *Opisthobranchia* (*Bulliformes*) и некоторых пресноводных *Pulmonata* (*Bulinidae*, *Physidae*). Если первые ведут преимущественно инфаунный образ жизни будучи активными хищниками, то вторые занимают различные микробиотопы на водной растительности и являются растительноядными. Оба биотопа возможны для онихохилид, с той лишь оговоркой, что при инфаунном образе жизни хищничество сомнительно, и скорее они могли быть детритофагами.

По-видимому, повышение мобильности по сравнению с предковым семейством *Coreospiridae* наблюдалось у его потомков — семейств *Pelagiellidae* и *Aldanellidae*, для которых характерно наличие турбоспиральной раковины. Важно отметить, что асимметрия в этих двух группах достигалась разными путями — у алданеллид за счет выдвигания завитка (рис. 6, *е-и*), а у пелагиеллид за счет выпячивания левой (базальной) части последнего оборота (рис. 6, *а-д*). Но, вероятно, в обеих группах произошел поворот завитка раковины назад, и, таким образом, угол между телом животного и осью раковины стал меньше прямого (см. Пархаев, 2001, рис. 3, *ж, з*; Пархаев, 2006, рис. 1), как это было у кореоспирид. Для *Aldanellidae* аналогичными по морфометрии раковинами среди современных брюхоногих могут обладать представители *Tornidae* (роды *Tornus*, *Pseudoliotia*, *Pygmaeorota*), некоторые *Trochidae* (*Margarites*) и *Skeneopsidae* (*Lisstotesta*),

а для Pelagiellidae некоторые Trichotropidae (*Lepistes*), Littorinidae (*Lacuna*) и Vanicoridae (*Vanikoro*). Среди разнообразия биотопов, занимаемых этими современными брюхоногими, наиболее подходящими для кембрийских форм представляются талломы водорослей, а также трещины и каверны скальных грунтов, покрытые микрообрастаниями и водорослевыми пленками. Представители кембрийских родов *Aldanella* и *Pelagiella* часто являются преобладающими формами в образцах. Вероятно это вызвано тем, что в древних биоценозах это были доминирующие виды с высокой плотностью популяций. То же отмечается и для некоторых видов современных *Lacuna* и *Margarites* (Моллюски Белого моря, 1987).

Формирование структур, регулирующих циркуляцию токов воды в мантийной полости, является определяющим для двух групп гелльционеллоидных моллюсков, ответвившихся от семейства Helcionellidae. Первая группа – это семейство Igarkiellidae, апоморфией которого является наличие периферического желобка внутри на передней поверхности колпачковидной раковины; снаружи он выглядит как валик, тянущийся от вершины раковины к переднему краю устья (рис. 3, *n–m*). Несмотря на очевидность адаптивного значения периферического желобка как структуры для локализации выводного тока и, таким образом, для повышения эффективности циркуляции внутри мантийной полости (Пархаев, 2000, рис. 6), у нас нет данных о том, что игаркиеллиды освоили новые адаптивные зоны по сравнению с их предками — гелльционеллидами. Судя по низкой, часто даже прижатой, колпачковидной раковине, игаркиеллиды вели малоподвижный образ жизни и питались микрообрастаниями субстратов различного типа.

В другой группе морфогенез шел по пути оформления структур для ввода воды в мантийную полость. Это наблюдается у семейства Trenellidae и их потомков — Yochelecionellidae. В этих группах на базе париетального трена предковых гелльционеллид формируются подвершинный вводной желобок (рис. 4, *ж, з, н, о*) или даже сифон (сноркель) (рис. 4, *п*). Несмотря на эту инновацию, общая форма раковины тренеллид и йохелционеллид была близкой к таковой у гелльционеллид, заставляя нас предполагать, что эти семейства остались в той же адаптивной зоне, что и предковая группа. Возможно, только роды *Eotebena* и *Runnegarella* (Yochelecionellidae) с их крайне латерально уплощенной раковинной и выгнутым устьевым краем (рис. 7, *л*) могли перейти к частично зарывающемуся образу жизни (Peel, 1991, рис. 32). В таком случае сноркель *Runnegarella* и глубокий синус *Eotebena* являлись приспособлением для забора воды над поверхностью осадка.

Наконец, у семейства Stenothecidae, которое, вероятно, произошло от тренеллид, также наблюдается сильная латеральная уплощенность раковины. Если типичные стенотециды (*Stenotheca*, *Anabarella*) характеризуются почти планарным устьем (рис. 7, *а–е*), то у представителей подсемейства Watsonellinae (*Watsonella*, *Eurekapegma*) устьевой край сильно изогнут, что, видимо, предполагает их инфаунный образ жизни в мягких субстратах (7, *и, к*). Для рода *Watsonella* это подтверждено и находками экземпляров *in situ*, раковины которых ориентированы перпендикулярно плоскости напластования осадка (Landing, 1989). У рода *Eurekapegma* на боковых поверхностях внутри раковины присутствуют складки (MacKinnon, 1985, рис. 6А; Runnegar, 1996, рис. 6.3), которые могут быть интерпретированы как опора для развитой мускулатуры ноги, приспособленной для движения внутри осадка. Существуют и морфологически переходные формы между этими подсемействами, такие как *Mellopegma* (рис. 7, *ж, з*), которые, возможно, могли являться факультативными интрабионтами.

Среди современных брюхоногих моллюсков раковины, морфологически близкие к раковинам кембрийских *Stenotheca* и *Anabarella*, отсутствуют. Уплощенность раковины

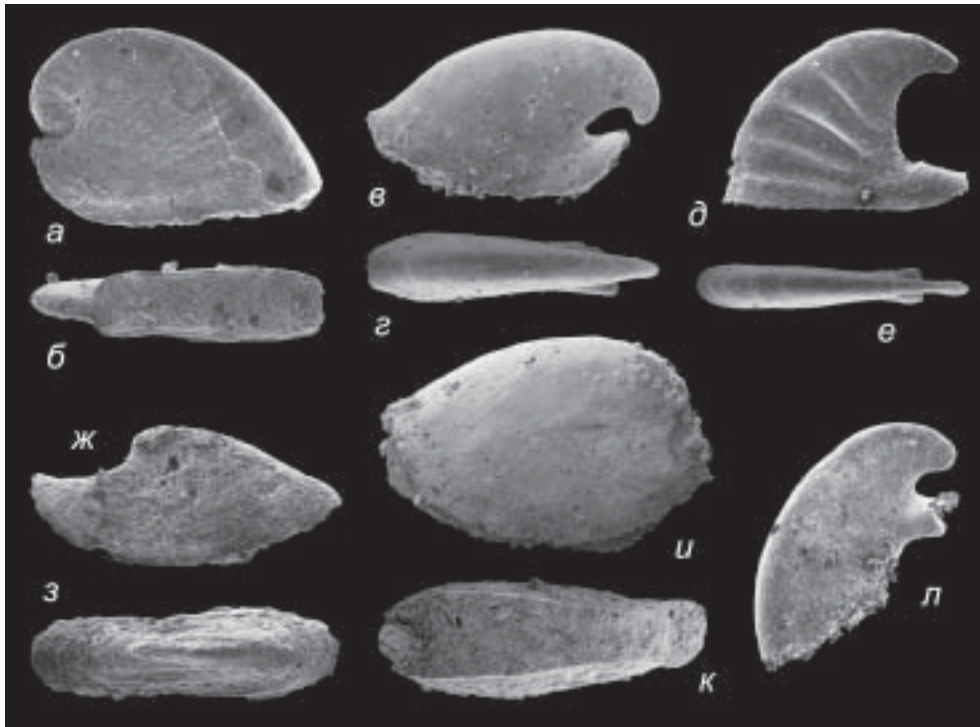


Рис. 7. Обитатели зарослей нитчатых водорослей (а–е — семейство Stenothecidae, подсемейство Stenothecinae), инфаунные обитатели (и, к — семейство Stenothecidae, подсемейство Watsonellinae, л — семейство Yochelcionellidae) и, возможно, факультативные интрабионты (ж, з — семейство Stenothecidae, подсемейство Stenothecinae); а–г — *Anabarella australis* Runnegar in Bengtson et al., 1990; п-ов Йорк, Южная Австралия: а — экз. ПИН, № 4664/1780, раковина справа (x 29); атдабанский ярус, формация Кулпара, скв. CD-2 (гл. 32.66 м); б — экз. ПИН, № 4664/0945, раковина со стороны устья (x55); атдабанский ярус, формация Кулпара, Хорс-Галли; в — экз. ПИН, № 4664/1695, внутреннее ядро слева (x36); ботомский ярус, формация Парара, скв. SYC-101 (гл. 197.40 м); г — экз. ПИН, № 4664/0172, внутреннее ядро сверху (x37); ботомский ярус, Хорс-Галли, формация Парара; д, е — *Stenotheca drepanoidea* (He et Pei in He et al., 1984); ботомский ярус, формация Парара; п-ов Йорк, Южная Австралия; д — экз. ПИН, № 4664/1731, внутреннее ядро слева (x26); скв. SYC-101 (гл. 168.80 м); е — экз. ПИН, № 4664/0608, внутреннее ядро сверху (x31), Хорс-Галли; ж, з — *Mellopegma uslonicum* Parkhaev, 2004; ж — экз. ПИН, № 2019/1047, внутреннее ядро справа (x35); з — экз. ПИН, № 2019/1049, внутреннее ядро сверху (x31); ботомский ярус, быстринская свита; с. Георгиевка, Восточное Забайкалье; и, к — *Watsonella crosbyi* Grabau, 1900; и — экз. ПИН, № 4664/1525, внутреннее ядро слева (x10); к — экз. ПИН, № 4664/1524, внутреннее ядро со стороны устья (x10); ботомский ярус, формация Селлик-Хил; Майпонга-Бич, п-ов Флери, Южная Австралия; л — *Runnegarella americana* (Runnegar et Pojeta, 1980); экз. из колл. Дж.С. Пила (Department of Earth Sciences, Uppsala University, Sweden), ядро раковины слева (x27); нижний кембрий; Ньюфаундленд, Канада.

этих стенотецид такова, что отношение длины к ширине достигает 5–6 и более. Планарность их устья исключает инфаунный образ жизни и предполагает скорее обитание на относительно твердом субстрате. Тогда можно предположить, что крайняя степень лагеральной уплощенности есть приспособление к обитанию в густых зарослях водорослей. Это находит подтверждение среди некоторых современных планорбид, напри-

мер, таких как *Anisus (Disculifer) vortex* или *Choanomphalus (Pseudogyraulus) rossmaessleri*, обитающих соответственно в кустистых макрофитах и зарослях нитчатки.

Заключение

Основные направления адаптивной радиации кембрийских брюхоногих моллюсков изображены на рис. 8. Таким образом, в начале кембрия преобладающим экологическим типом гастропод был эпифаунный обскребыватель микрообрастаний, приуроченный в основном к зарослям водорослей либо микроубежищам скального субстрата (трещины, каверны, полости). Число и разнообразие обитателей рифовых построек и открытых скальных биотопов были незначительны. Подчиненная роль принадлежала и обитателям мягких грунтов (*Eotebena*, *Runnegarella*, *Watsonella*, *Eurekapegma*), для которых возможна детритофагия. Важно отметить, что большая часть семейств и, как следствие, основных экотипов появилась почти одновременно на рубеже докембрия и кембрия (рис. 1).

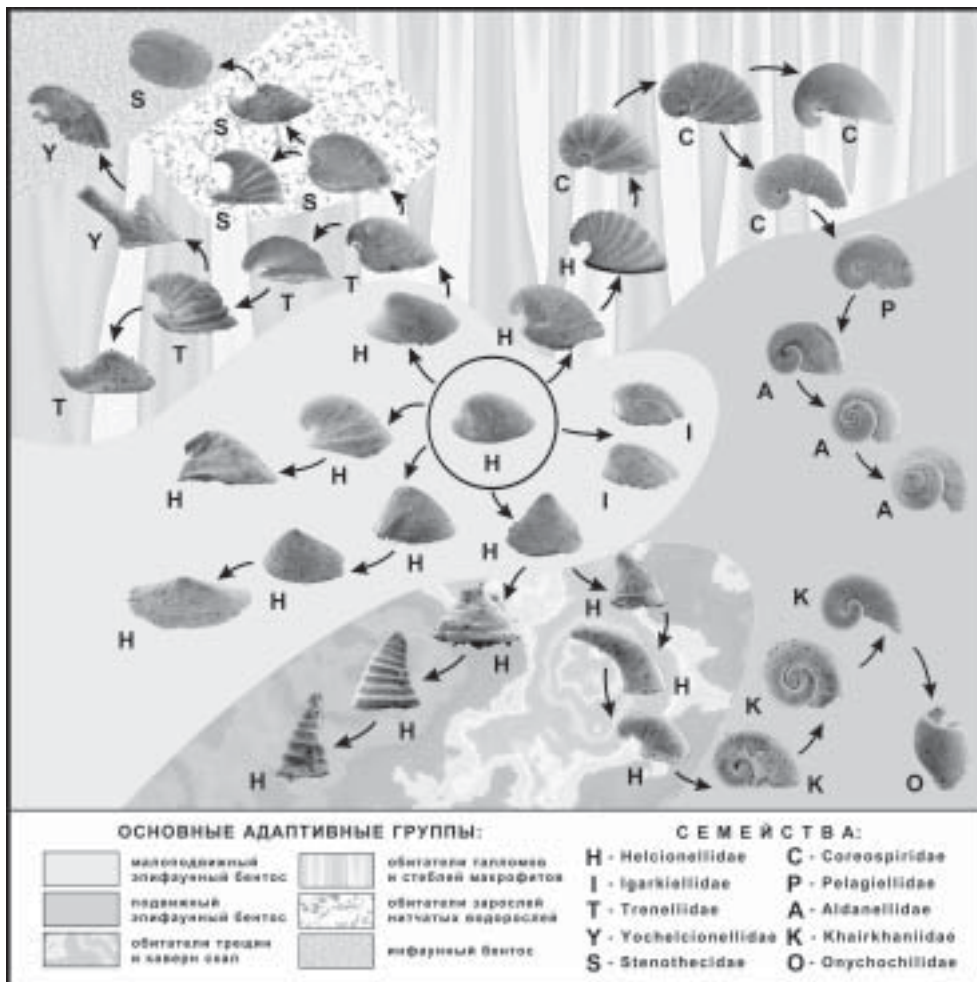


Рис. 8. Основные направления адаптивной радиации кембрийских брюхоногих моллюсков.

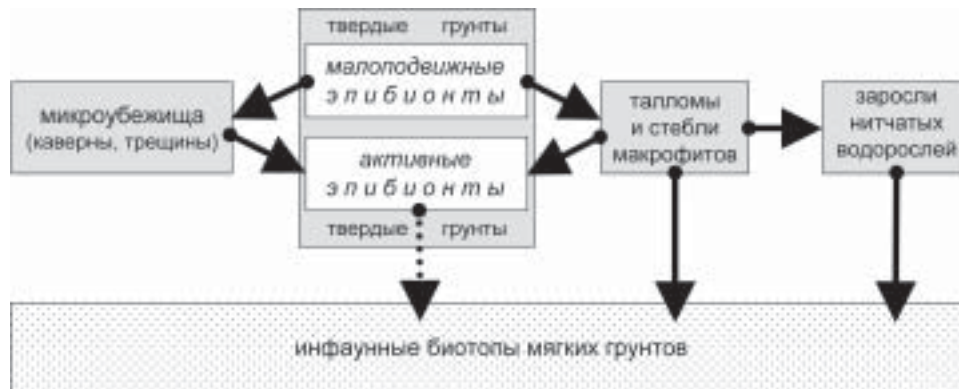


Рис. 9. Схема освоения различных биотопов древнейшими брюхоногими моллюсками.

Вероятно, это связано с существованием широких возможностей освоения трофического пространства, до того времени не использованного какими-либо сходными в экологическом смысле организмами.

На рис. 9 представлена схема освоения различных биотопов древнейшими брюхоногими моллюсками. Интересно отметить, что жизненная форма активных эпибионтов сформировалась из малоподвижных эпифаунных форм не «напрямую», а опосредованно, через обитателей микрорубежищ либо обитателей стеблей и талломов макрофитов. Видимо, морфологические преобразования у двух последних групп, вызванные особенностями образа жизни на растительности и в микрорубежищах, дали возможность моллюскам вернуться на открытые твердые субстраты уже в качестве довольно подвижных организмов.

В заключение следует отметить, что все вышеприведенные особенности адаптивной радиации и палеоэкологии древнейших брюхоногих в значительной степени предположительны и являются первым шагом в изучении кембрийских моллюсков в подобном аспекте. Дальнейшие исследования в этом направлении могут выявить новые детали развития группы и особенности освоения экологического пространства древнейшими брюхоногими – представителями класса моллюсков, которому в настоящее время нет равных по таксономическому разнообразию и разнообразию жизненных форм среди прочих морских беспозвоночных.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-48367), грантами Президента РФ на поддержку молодых российских ученых и ведущих научных школ №№ НШ-974.2003.5, НШ-6186.2006.5 и МК-723.2004.4, Фондом содействия отечественной науке.

Литература

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР // Определители по фауне. СССР. Вып. 116. Л.: Наука. 282 с.
 Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1988. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Тр. Зоол. ин-та. Т. 176. С. 4–77.

- Моллюски Белого моря. 1987. Определители по фауне СССР. Вып. 151./ О.А. Скарлато (ред.). Л.: Наука. 324 с.
- Пархаев П.Ю. 2000. Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – геллиционеллид. Статья 1 // Палеонтол. журн. № 4. С. 32–39.
- Пархаев П.Ю. 2001. Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – геллиционеллид. Статья 2 // Палеонтол. журн. № 5. С. 20–26.
- Пархаев П.Ю. 2002. Филогенез и система кембрийских одностворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. № 1. С. 27–39.
- Пархаев П.Ю. 2005. Кембрийские геллиционеллоидные моллюски как фундамент эволюции класса *Gastropoda* // Современная российская палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 63–84.
- Пархаев П.Ю. 2006. Новые данные по морфологии древнейших брюхоногих моллюсков рода *Aldanella Vostokova, 1962* (Archaeobranchia, Pelagielliformes) // Палеонтол. журн. № 3 (в печати).
- Сундуков В.М., Федоров А.Б. 1986. Палеонтологическая характеристика и возраст слоев с водорослево-археоциатовыми биогермами р. Медвежьей // Биостратиграфия и палеонтология кембрия Северной Азии. М.: Наука. С. 108–119 (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО РАН. Вып. 669).
- Burzin M.B., Debrenne F., Zhuravlev A.Yu. 2001. Evolution of shallow-water level bottom communities // The ecology of the Cambrian radiation. A.Yu. Zhuravlev, R. Riding (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 217–237.
- Dzik J. 1991. Is fossil evidence consistent with traditional views of the early metazoan phylogeny? // The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. A. Simonetta, S. Conway Morris (eds.). Cambridge: Univ. Press. P. 47–56.
- Gubanov A.P., Kouchinsky A.V., Peel J.S. 1999. The first evolutionary-adaptive lineage within fossil mollusks // *Lethaia*. Vol. 32. P. 155–157.
- Gubanov A.P., Peel J.S. 1999. *Oelandiella*, the earliest Cambrian helcionelloid mollusk from Siberia // *Palaeontology*. Vol. 42. Pt 2. P. 211–222.
- Kouchinsky A.V. 2001. Molluscs, hyoliths, stenotheccoids and coelosclerotophorans // The ecology of the Cambrian radiation. A.Yu. Zhuravlev, R. Riding (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 326–349.
- Landing E. 1989. Paleoecology and distribution of the Early Cambrian rostroconch *Watsonella crosbyi* Grabau // *J. Paleontol.* Vol. 63. No. 5. P. 566–573.
- Landing E. 1992. Lower Cambrian of southern Newfoundland: Epeirogeny and Lazarus faunas, lithofacies-biofacies linkages, and the myth of a global chronostratigraphy // *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. J.H. Lipps, P.W. Signor (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 283–309.
- MacKinnon D.I. 1985. New Zealand late Middle Cambrian molluscs and the origin of Rostroconchia and Bivalvia // *Alcheringa*. Vol. 9. No. 1–2. P. 65–81.
- Peel J.S. 1991. Functional morphology, evolution and systematics of Early Palaeozoic univalved molluscs // *Bull. Grøn. Geol. Unders.* Vol. 161. P. 1–116.
- Ponder W.F., Lindberg D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 119. P. 83–265.
- Rehder H.A. 1994. National Audubon Society: Field guide to North American seashells. N.Y.: Chanticleer Press Inc. 894 p.
- Runnegar B. 1996. Early evolution of the Mollusca: the fossil record // *Origin and evolution of the Mollusca*. J. Taylor (ed.). Oxford: Oxford Univ. Press. P. 77–87.
- Yochelson E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs // *Malacologia*. Vol. 17. No. 2. P. 165–191.