

На правах рукописи

ПАРХАЕВ Павел Юрьевич

**КЕМБРИЙСКАЯ РАДИАЦИЯ МОЛЛЮСКОВ:
СТАНОВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО
И ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ**

Специальность 25.00.02 - палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2012

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Барсков Игорь Сергеевич (МГУ),
доктор геолого-минералогических наук, профессор Захаров Виктор
Александрович (ГИН РАН),
доктор биологических наук Шилейко Анатолий Алексеевич (ИПЭЭ РАН).

Ведущая организация:

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН

Защита состоится 25 апреля 2012 г. в 15:00 на заседании
диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом институте
им. А.А. Борисяка РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123


С диссертацией можно ознакомиться в Библиотеке
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)

Отзывы на автореферат высылать в двух экземплярах по адресу:
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Профсоюзная ул., 123, 117997, Москва, Россия
Ученому секретарю диссертационного совета;
факс (495) 339 1266

Автореферат разослан

2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат геол.-мин. наук



Ю.Е. Демиденко

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Моллюски – один из крупнейших типов Metazoa; уступая лишь членистоногим по таксономическому разнообразию, он включает около 130 тысяч описанных современных видов и около 70 тысяч описанных ископаемых видов (Haszprunar et al., 2008). Согласно последним оценкам (Haszprunar et al., 2008; Ponder, Lindberg, 2008), общее разнообразие современной малакофауны приближается к 200 тысячам видов, и, таким образом, приблизительно 70 тысяч современных видов еще ждут своего формального описания.

Кроме высокого таксономического разнообразия, моллюски характеризуются наличием нескольких, резко отличающихся планов строения. Моллюски освоили многочисленные и разнообразные биотопы, занимая всевозможные экологические ниши в морских бассейнах, пресных водах и на суше. Подобное разнообразие и экологический успех были достигнуты в результате продолжительной эволюции типа, длившейся, по меньшей мере, в течение всего фанерозоя.

Находки древнейших моллюсков происходят из отложений терминального венда (верхи немакит-далдынского яруса) – базального кембрия (низы томмотского яруса), где они появляются как часть события массовой скелетизации (Розанов, 1986) – важнейшего события в эволюции органического мира Земли, открытого отечественными палеонтологами (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969). Остатки моллюсков в массе представлены в фаунистических комплексах так называемых мелкораквинных ископаемых («small shelly fossils», SSF), которые в обилии содержатся в кембрийских осадочных породах (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Yu, 1979; Jiang, 1980; Воронин и др., 1982; Khomentovsky, Karlova, 1993; Есакова, Жегалло, 1996).

Изучение древнейших моллюсков позволяет приблизиться к решению проблемы происхождения типа Mollusca, которая «стара как собственно и сама малакология» (Haszprunar, 1996). Однако протягивание ствола мягкотелых вниз до границы докембрия–кембрия и, соответственно, до момента появления в палеонтологической летописи скелетных организмов, оставляет мало надежд на то, что данная проблема может быть решена исключительно на основе палеонтологических данных – находок «переходных форм», которые могли бы связать моллюсков и их предполагаемых предков, в качестве которых рассматриваются различные таксоны червеобразных организмов. Тем не менее, изучение древнейших моллюсков из отложений кембрийской системы, безусловно, представляет огромный интерес для общей и эволюционной малакологии, так как может дать ряд данных о формировании и ранних этапах эволюции крупных ветвей типа.

Основными проблемами в изучении древнейших моллюсков из отложений кембрийской системы являются их систематическая принадлежность и характер филогенетических взаимоотношений с более поздними таксонами типа Mollusca. Другими словами, необходимо получить ответ на вопрос: являются ли кембрийские моллюски древнейшими представителями рецентных классов (и если да, то каких), либо они принадлежат к обособленным вымершим группы высокого таксономического ранга? В свою очередь, с данной проблематикой тесно связано построение общей модели эволюции и макроструктуры типа мягкотелых. В настоящее время однозначного и непротиворечивого ответа на данные вопросы пока не существует.

2. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель работы – характеристика кембрийского этапа развития малакофауны и определение места и роли кембрийских одностворчатых моллюсков в эволюции типа Mollusca.

Для решения данной проблемы поставлены следующие задачи:

- (1) изучить особенности морфологии раковин кембрийских моллюсков;
- (2) определить таксономическую структуры кембрийской малакофауны;
- (3) выявить основные вопросы палеобиологии кембрийских гелиционеллоидных моллюсков – наиболее разнообразной группы в морфологическом и систематическом аспектах;
- (4) предложить реконструкцию филогенеза и построить систему кембрийских гелиционеллоидных моллюсков;
- (5) провести таксономическую ревизию кембрийских гелиционеллоидных моллюсков на семейственном и родовом уровнях;
- (6) выявить филогенетические и систематические взаимоотношения кембрийских моллюсков с основными группами более поздних представителей типа.

3. ЗАЩИЩАЕМЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

1. В результате изучения функциональной морфологии раковин древнейших гелиционеллоидных моллюсков реконструированы важные элементы их организации – наличие эндогастрической раковины, трех пар раковинных мускулов у колпачковидных форм и одного колумеллярного мускула у спиральнозавитых форм, передней мантийной полости, заднее-переднего направления циркуляционных токов в мантийной полости. Данный план строения характеризует гелиционеллоидных моллюсков как примитивных гастропод.

2. Древнейшие представители брюхоногих – гелиционеллоидные моллюски представляли наиболее разнообразную группу кембрийских моллюсков в морфологическом и таксономическом аспектах. Основная часть кембрийских брюхоногих образует подкласс Archaeobranchia, включающий два отряда – Helcionelliformes (сем. Helcionellidae, Coeospiridae, Carinopeltidae, Securiconidae, Stenothecidae и Yochehcionellidae) и Pelagielliformes (сем. Aldanellidae и Pelagiellidae).

3. Подкласс Archaeobranchia является «фундаментом» дальнейшей эволюции класса Gastropoda – в качестве потомков археобранхий могут рассматриваться крупные группы брюхоногих: подклассы Cyclobranchia (=Patellogastropoda), Scutibranchia (=Vetigastropoda без Trochoidea, Turbinoidea и Seguenzioidea), Pectinibranchia (Trochoidea, Turbinoidea и Seguenzioidea + Caenogastropoda) и группа Heterobranchia (подклассы Divasibranchia, Dextrobranchia, Sinistrobranchia и Opistobranchia).

4. Классы Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda и Bivalvia обособились на рубеже докембрия–кембрия, т. е. с начала палеонтологически документированной эволюционной истории типа Mollusca, а предположение об их более позднем происхождении – неубедительно. Другие классы моллюсков возникли позднее: Cephalopoda – в позднем кембрии, Scaphopoda – в ордовике, Aplacophora – в силуре.

Личный авторский вклад в работу. Автором определена цель работы и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены оригинальные авторские исследования, проводившиеся в 1995–2011 гг. Часть ископаемого материала была собрана автором в ходе экспедиционных работ на отложениях нижнего кембрия в Якутии, Восточная Сибирь (1995–1996 и 2006–2009 гг.) и в Китае (2005 г.). Препарирование части образцов выполнено автором. Подавляющее большинство рисунков и фотоиллюстраций выполнено автором.

Научная новизна работы. Работа представляет собой первое крупное монографическое исследование, посвященное кембрийским моллюскам, в которой впервые проведено обобщение всех имеющихся данных по древнейшим представителям типа. Оригинальными и новыми являются выводы по палеобиологии указанных форм. В существенной степени новыми являются систематика односторчатых моллюсков и предложенный автором филогенетический сценарий эволюции группы. Автором высказаны новые идеи и филогенетической связи кембрийской малакофауны и более поздних представителей типа Mollusca. Автором изучены и ревизованы 177 номинальных родов кембрийских моллюсков, из которых признаны валидными и впервые монографически описаны в единой сводке 92 рода (16 из них – новые роды, установлены автором), по различным причинам 85 родов аргументированно признаны невалидными. Автором установлены четыре новых таксона высшего ранга: 1 подкласс, 1 отряд, 1 семейство, 1 подсемейство.

Теоретическое и практическое значение. Работа представляет первое крупное теоретическое обобщение по морфологии, палеобиологии, систематике, филогении и эволюции древнейших моллюсков. Результаты исследования по происхождению и ранней радиации брюхоногих моллюсков имеет важное теоретическое значение для общей малакологии и разработки учения о функциональной морфологии, филогении и систематике моллюсков, а также для построения общей системы Metazoa. Сформулированная в ходе исследования характеристика кембрийского этапа развития мягкотелых вносят значительный теоретический вклад в изучение древнейших скелетных организмов и феномена «скелетизации» на рубеже докембрия–кембрия. Систематическая часть работы может быть использована как практическая основа для дальнейших монографических работ по фауне кембрия, в том числе при составлении различных региональных атласов фаун, определителей и других научных изданий прикладного характера. Результаты ревизии кембрийской малакофауны на родовом уровне могут быть использованы для оценки ископаемого биоразнообразия

в мировом и региональных масштабах, а также для построения различных моделей динамики биоразнообразия прошлого в связи с различными биотическими и абиотическими событиями. Уточненная автором номенклатура и систематика кембрийских моллюсков является надежной основой для стратиграфических работ и может служить удобным инструментом для решения практических задач по расчленению и корреляции кембрийских отложений.

Апробация работы и публикации. Основные положения исследования были опубликованы в материалах всероссийских и международных совещаний и представлены: на Всероссийском симпозиуме «Загадочные организмы в эволюции и филогении» (Москва, 1996), на XLIII сессии ВПО «Проблемы систематики и эволюции органического мира» (Санкт-Петербург, 1997), на XL молодежной конференции МОИП (Москва, 2000), на международной конференции «The Wiman Meeting 2000» (Упсала, Швеция, 2000), на XLIX сессии ВПО «Палеонтология и природопользование» (Москва, 2003), на 26 Международном северном геологическом конгрессе (Упсала, Швеция, 2004), на 15 Международном малакологическом конгрессе (Перт, Австралия, 2004), на 32 Международном геологическом конгрессе (Флоренция, Италия, 2004), на 1, 2 и 3 Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов «Современная Российская палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2004, 2005, 2006), на международной конференции, посвященной 75-летию ПИН РАН (Москва, 2005), на Международной конференции «Происхождение и эволюция биосферы» (Новосибирск, 2005), на 4 Международном конгрессе по кембрийской системе (Нанкин, Китай, 2005), на 1 Китайско-Российском совещании по расчленению кембрийской системы (Нанкин, Китай, 2006), на 2 Китайско-Российском совещании по расчленению кембрийской системы (Москва, 2007), на 13 Международной полевой конференции по кембрийской системе (Якутск, 2008), на международной конференции посвященной 80-летию ПИН РАН (Москва, 2010), на всероссийской конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» (Москва, 2011), на 16 Международной полевой конференции по кембрийской системе (Аризона-Невада, США, 2011), на 3 Международной конференции «Biosphere origin and evolution – III» (Ретимнон, Греция, 2011). По теме диссертации опубликовано 50 работ, в том числе 6 монографий в соавторстве, 30 статей (из них 22 работы опубликованы в журналах из перечня ВАК) и 14 тезисов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав (Основные вопросы палеобиологии и функциональной морфологии кембрийских моллюсков; Филогенез и система гелиционеллоидных моллюсков; Кембрийский этап эволюции типа Mollusca; Систематическая часть), заключения и списка литературы из 530 наименований (из них 431 на иностранных языках), включает 50 полутоновых и штриховых рисунков, 1 таблицу. Общий объем работы 422 страницы машинописного текста.

Благодарности. Работа выполнена в лаборатории древнейших организмов Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Автор благодарит за постоянную поддержку и полезные советы заведующего лаборатории, многие годы директора института, академика А.Ю. Розанова и выражает признательность всем сотрудникам лаборатории за многолетнее сотрудничество и поддержку. За стимулирование завершения настоящей работы автор признателен директору института, члену-корреспонденту РАН С.В. Рожнову. Автор особо благодарен члену-корреспонденту РАН А.В. Лопатину за обсуждение рукописи и ряд ценных замечаний, И.С. Барскову, Е.А. Жегалло, Г.А. Карловой, Д. Линдбергу, А.В. Мазяеву, В. Пондеру и А.Г. Пономаренко – за полезное обсуждение морфологии и стратиграфии кембрийских моллюсков. С глубокой благодарностью автор вспоминает покойных Я.И. Старобогатова и Э. Йохельсона за интересные дискуссии по систематике и эволюции моллюсков. При работе с коллекциями в ЦСГМ (г. Новосибирск) автору неоценимую помощь оказали Г.А. Карлова, В.А. Лучинина и И.В. Коровников, во ВНИГРИ (г. Санкт-Петербург) – А.И. Киричкова. За техническую помощь автор благодарен Л.Т. Протасевичу, А.В. Кравцеву и М.К. Емельяновой. В завершение автор считает своим долгом поблагодарить всех своих коллег, в течение многих десятилетий собиравших ископаемый материал в экспедициях.

Работа выполнена при поддержке следующих грантов и программ: гранты Президента РФ на поддержку молодых ученых и ведущих научных школ МК-723.2004.4, МК-3571.2005.4, МК-2836.2007.4, НШ-974.2003.5, НШ-6186.2006.5, НШ-4207.2008.5, НШ-65493.2010.4, гранты РФФИ №№ 96-05-64224, 96-05-64130, 00-04-48409, 00-15-97764, 02-04-06197, 02-04-06198, 03-04-06065, 05-04-48008, 08-04-00484, 09-04-00294, Программы Президиума

РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (2004–2007 гг.), «Происхождение и эволюция геобиологических систем» (2008–2011 гг.), «Биоразнообразие и динамика генофондов» (2005–2007 гг.), ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. («Проведение научных исследований коллективами научно-образовательных центров в области общей биологии и генетики»), Благотворительного Фонда содействия отечественной науке (2004–2005 гг.), Американского палеонтологического общества PalSIRP Sepkoski Grant (2001, 2003, 2004 гг.).

4. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

4.1. Материал. Основой для работы послужил материал, представленный внутренними ядрами и раковинами моллюсков (всего более 15 тыс. экз.), происходящих из кембрийских отложений более чем ста местонахождений различных регионов мира: Сибирская платформа (колл. ПИН, №№ 4368, 5083, 5278; колл. ЦСГМ, № 762; колл. ГИН, № 3470; колл. ВНИГРИ, № 732), Китай (колл. ПИН, № 4552), Монголия (колл. ПИН, № 3302; колл. ГИН, № 4294), Забайкалье (колл. ПИН, № 2019), Алтае-Саянская СО (колл. ГИН, № 3593), Южная Австралия (колл. ПИН, № 4664) и др. Эти обширные коллекции собраны за последние десятилетия сотрудниками научных институтов и организаций России и других стран (М.И. Барскова, Н.И. Васильева, Ван Бин, С.А. Воданюк, Л.Г. Воронова, Ю.Е. Демиденко, А.Н. Диденко, В.В. Ермак, Н.В. Есакова, Е.А. Жегалло, И.Т. Журавлева, Г.А. Карлова, В.И. Коршунов, Е.С. Кутейников, Н.П. Мешкова, В.В. Миссаржевский, С.В. Нужнов, П.Ю. Пархаев, Ю.Л. Пельман, Дж.С. Пил, С.В. Потапов, Л.Н. Репина, А.Ю. Розанов, В.Е. Савицкий, Т.А. Саютина, С.М. Сеница, Д.П. Сипин, Г.Т. Ушатинская, В.В. Хоментовский).

4.2. Методики изучения. Древнейшие моллюски представлены в комплексах мелкораковинных ископаемых. Для извлечения SSF использовалась стандартная методика – химическое препарирование (растворение образцов карбонатных пород в слабом растворе уксусной кислоты). В результате, карбонатная составляющая породы растворяется, а нерастворимый осадок, включающий силикатные или фосфатные остатки организмов (окремнение и фосфатизация могут быть первичными или вторичными), промывается, сушится и затем готов к изучению.

Изучение общей морфологии раковин и внутренних ядер кембрийских моллюсков, а также микроструктуры стенки их раковин проводилось в Кабинете приборной аналитики ПИН РАН на сканирующем электронном микроскопе SamScan-4 с предварительным опылением объектов золотом или палладием. Фотоизображения мелких раковин (менее 5 мм) получены с помощью СЭМ, крупных раковин – с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 50D с объективом Canon EF 100 mm f/2.8 Macro USM и удлинительными кольцами Canon EF 12 mm II и Canon EF 25 mm II, предварительно объекты напылялись хлористым аммонием.

4.3. Морфологический очерк основных групп кембрийских моллюсков. В главе рассмотрены основные морфологические признаки раковин кембрийских моллюсков, условно разделенных на три группы: односторчатые формы, двусторчатые формы и склеритомные формы.

5. ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОБИОЛОГИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ КЕМБРИЙСКИХ МОЛЛЮСКОВ

Несмотря на значительное число работ, посвященных вопросам морфологии и эволюции кембрийских моллюсков, система типа, и в особенности таксонов, стоящих в основании данного ствола животных, все еще не стабилизировалась, и взгляды специалистов на систему отдельных групп мягкотелых или всего типа в целом нередко расходятся, а иногда и прямо противоположны. Это объясняется спецификой палеонтологического материала: раковины моллюсков несут малую часть из числа признаков, используемых зоологами при построении системы ныне живущих моллюсков. Палеомалакологам недоступно (за очень редким исключением) изучение таких важных для современной систематики структур, как радула, пищеварительная, выделительная и репродуктивная системы и другие детали анатомии. Поэтому в изучении кембрийских моллюсков важнейшая роль принадлежит морфофункциональному анализу раковины. Анализируя различные элементы раковины в функ-

циональном аспекте, можно реконструировать отдельные детали внутреннего строения мягкого тела, предположить особенности экологии и получить ряд данных, позволяющих решить вопрос о систематическом положении организма. Ниже рассмотрен ряд важнейших вопросов палеобиологии и функциональной морфологии кембрийских моллюсков, в первую очередь одностворчатых, так как именно с ними связано большая часть проблем и противоречий в трактовке систематики и филогенеза кембрийских мягкотелых. Ключевыми вопросами палеобиологии этих форм являются: положение раковины на теле моллюска и строение раковинной мускулатуры, характер циркуляционных токов в мантийной полости, наличие или отсутствие торсии в онтогенезе, формирование асимметрии и ряд других.

5.1. Морфология раковинной мускулатуры гелиционеллоидных моллюсков.

Раковинная мускулатура представляет собой разновидность дорсовентральной мышечной системы моллюсков и соединяет мягкое тело животного с раковиной. Активность раковинных мускулов обеспечивает управление раковиной. Внутренняя поверхность раковин в местах прикрепления мускульных волокон обычно характеризуется особым рельефом. Такие зоны называются «мускульными отпечатками» и часто хорошо распознаваемы на ископаемых материалах. Известно, что морфология раковинной мускулатуры полностью контролируется геометрией раковины и функциональными особенностями, связанными с образом жизни моллюска (Haszprunar, 1988; Wahlman, 1992), в результате в строении мускулатуры весьма многочисленны проявления параллелизма и конвергенции, что затрудняет установление гомологичных мускулов среди представителей различных групп. Тем не менее, особенности раковинной мускулатуры позволяют делать определенные предположения об организации и систематическом положении ископаемых моллюсков (Старобогатов, 1970; Пархаев, 2002б, 2005а, 2006б; Lindberg, 2009). Я.И. Старобогатов (1970) на примере беллерофонтоподобных моллюсков показал, что характер расположения мускулов в планоспиральных раковинах зависит от ориентации завитка. Так как центр тяжести у таких раковин проецируется не в центр устья, раковинный мускул должен проходить косо, уравнивая вес завитка. Если раковина эндогастрическая (завиток ориентирован назад), то мускул должен прикрепляться к париетальной стенке, а если она экзогастрическая (завиток ориентирован вперед) – к периферии последнего оборота. Выяснение места крепления раковинных мускулов в спирально-закрученной раковине ископаемого моллюска позволяет определить характер навивания последней, что имеет важное значение для отнесения изучаемой группы моллюсков к моноплакофорам (раковина экзогастрическая) или брюхоногим моллюскам (раковина эндогастрическая).

Несмотря на более чем 150-летний период изучения кембрийских моллюсков, строение их раковинной мускулатуры оставалось загадкой (Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta, Runnegar, 1976; Yochelson, 1978; Миссаржевский, 1989; Peel, 1991b; Пархаев, 2000, 2002б). Если не считать единичные и довольно сомнительные указания на находки мускульных отпечатков у нескольких форм кембрийских гелиционеллоидных моллюсков (Runnegar, 1981; Васильева, 1990; Geyer, 1994), положение мускулов в их раковине до последнего времени определить не удавалось. Целенаправленные исследования внутренних ядер кембрийских моллюсков, проведенные в ходе настоящей работы (Пархаев, 2002б, 2004а, 2006б, 2011), выявили микроскульптурные особенности, характерные для отпечатков мускулов. Оказалось, что поверхность ядер некоторых видов (роды *Bemella*, *Anabarella*, *Anhuiconus*, *Latouchella*, *Aldanella* и *Beshatshella*) в микроскульптурном отношении неоднородна – на фоне более или менее однообразной по орнаментации поверхности ядер выделяются зоны с отчетливой ячеистой микроскульптурой. Причем зоны ячеистой микроскульптуры расположены именно в тех местах, где, в соответствии с функциональными соображениями, следующим из морфологии раковины, должны крепиться раковинные мускулы, т. е. у спиральнозавитых форм в колумеллярной области, у колпачковидных форм – на дорзальной стороне. В пользу «мускульной» природы этих зон свидетельствует и особенности их микрорельефа (рис. 1). Именно такой рельеф характерен для палиального миостракума, т. е. участка раковины, к которому прикрепляются мускульные волокна. Подобная ячеистая микроскульптура наблюдается на отпечатках мускулов у современных моллюсков, причем она практически идентична у моноплакофор, гастропод, и двустворчатых моллюсков. Кроме моллюсков, аналогичный рельеф мускульных отпечатков отмечен у беззамковых брахиопод (Williams, Wright, 1970).

Изученный материал позволяет констатировать наличие одной-трех пар раковинных мускулов у колпачковидных представителей *Helcionellidae* и единственного колумелляр-

ного мускула у спиральнозавитых Coreospiridae, Aldanellidae и Onychochilidae. Раковинная мускулатура *Bemella communis* характеризуется наиболее полным набором отпечатков (рис. 2). Важно определить соотношение между отпечатками и раковинными мускулами, для чего обратимся к морфологии современных моноплакофор и пателлогастропод, которые обладают сходной колпачковидной раковиной, и у которых следует ожидать близкий план строения раковинной мускулатуры.

Раковинная мускулатура моноплакофор довольно сложна и представлена многочисленными мускулами (Lemche, Wingstrand, 1959; Wingstrand, 1985). Однако все их разнообразие можно свести к трем основным группам – pedalные ретракторы, радулярные и букальные мускулы (Haszprunar, 2008). У пателлогастропод выделяются pedalные ретракторы, цефалические ретракторы и палиальные мускулы («мантийная линия») (Haszprunar, 2008). Конфигурация мускульных отпечатков, обнаруженная у *Bemella communis*, отличается от обеих схем. Но характер расположения и форма отпечатков позволяет их условно дифференцировать. При этом будем считать моллюска эндогастрическим, т. е. с вершиной ориентированной назад, что принимается большинством исследователей, вне зависимости от точки зрения на систематическое положение гелционеллоидных моллюсков (обзор см. Пархаев, 2005а; Parkhaev, 2008). Вероятно, что средняя пара отпечатков представляет pedalные ретракторы. Отпечатки расположены так, что отходящие от них мускулы могут быть направлены в центральную часть устья под наименьшим углом от перпендикуляра к его плоскости, по сравнению с другими отпечатками. Задняя пара отпечатков ориентирована так, что отходящие от них мускулы направлены в сторону переднего края раковины. По-видимому, задняя пара отпечатков представляет ретракторы головы. Очевидно, что обособление pedalной и цефалической мускулатуры обеспечивает большую независимость и подвижность головы, что реализуется у различных групп современных гастропод путем разделения единого колумеллярного мускула на две крупные ветви – pedalную и цефалическую. Сложнее интерпретировать переднюю пару отпечатков. Возможно, что узкие и длинные отпечатки, располагающиеся в области головы моллюска, являются следом прикрепления мантии к стенке раковины. Таким образом, это аналог мантийной линии пателлогастропод, но только не замкнутый. Расширение отпечатков в задней части могло соответствовать положению пары ктенидиев, крепившихся к крыше мантийной полости. Подобная реконструкция раковинной мускулатуры по общей организации ближе к брюхоногим моллюскам, чем к моноплакофорам, хотя и отличается от состояния, наблюдаемого у современных гастропод.

Полученные данные по строению мускулатуры дают ряд ценных указаний на некоторые особенности внутренней организации гелционеллоидных моллюсков. Во-первых, колумеллярное прикрепление раковинных мускулов у Coreospiridae и Aldanellidae свидетельствует об эндогастричности этих групп, что еще раз подтверждает предположение об ориентации раковины гелционеллоидных моллюсков завитком назад (Пархаев, 2000). Во-вторых, положение отпечатков палиальных мускулов и связанных с ними жабр в передней части раковины *Bemella* позволяет предполагать переднее положение мантийной полости у гелционеллид.

5.2. Функциональная морфология внутренних складок в раковинах гелционеллоидных моллюсков. На внутренней поверхности подвершинной части планоспиральных раковин некоторых кембрийских моллюсков отмечены образования, имеющие вид резких гребневидных складок, идущих от привершинной области раковины к устью. Число складок у разных видов колеблется от одной до трех пар (Robison, 1964; Runnegar, Jell, 1976; Peel, 1991a, b). Раннегар и Джелл (Runnegar, Jell, 1976), считая гелционеллид экзогастрическими, интерпретировали внутрираковинные складки как структуры, которые направляли токи воды, входившие в раковину с переднего края устья. Пил (Peel, 1991a; Gubanov, Peel, 2001) придерживался противоположной точки зрения на ориентацию раковины гелционеллид, считая ее эндогастрической. В соответствии с его представлениями, завиток раковины смотрел назад, и в задней части раковины располагалась мантийная полость с симметрично расположенными в ней жабрами. Токи воды поступали в раковину с боковых сторон и выходили из заднего (подвершинного) края устья. Принимая подобную ориентацию раковины, Пил интерпретирует внутренние складки как структуры, служащие для разделения токов воды в мантийной полости моллюска.

На наш взгляд, функциональное объяснение данных структур как регуляторов токов воды в мантийной полости не удачно (Пархаев, 2000). Во-первых, внутренние складки не

приурочены только лишь к краю устья, а протягиваются вглубь раковины почти до привершинной области. Сомнительно, что мантийная полость, протягивалась бы практически до вершины раковины. Очевидно, что в такой высокой и в то же время узкой мантийной полости циркуляция воды была бы затруднена. Во-вторых, две пары складок у *Dorispira megino* и три пары у *Dorispira* sp. формируют, соответственно, четыре-пять и шесть-семь желобков, по которым должны были бы двигаться разнонаправленные токи (при однонаправленных токах теряется смысл в разделяющих складках). Подобную схему циркуляции сложно истолковать с практической точки зрения.

Возможно, что гребневидные складки служили для опоры и разделения тяжелой раковинной мускулатуры, идущих от мягкого тела моллюска и прикреплявшихся к раковине в привершинной области (Пархаев, 2000). Аналогичные структуры широко распространены у брюхоногих моллюсков и представлены париетальными и колюмеллярными складками. Складки гелиционеллид вполне соотносимы с париетальными складками гастропод по следующим причинам. Во-первых, подвершинный край устья раковин гелиционеллид аналогичен (а, вероятно, и гомологичен) париетальному краю устья гастропод. Во-вторых, профиль складок *D. megino*, имеющих тенденцию к Т-образной форме, весьма близок к профилю париетально-колюмеллярных складок некоторых гастропод (*Volutidae*, *Marginellidae*, *Mitridae*, *Costellariidae* и др.). В-третьих, примечателен тот факт, что складки были обнаружены у видов, обладающих относительно высокой раковиной, требующей больших усилий и более сложных манипуляций при управлении по сравнению с более низкими формами.

Таким образом, функция внутренних складок в раковинах гелиционеллид интерпретируется совершенно аналогичным образом, как и функция колюмеллярных складок современных брюхоногих. У современных гастропод складки располагаются субпараллельно саггитальной плоскости ноги, причем в заднем относительно направления движения секторе устья. Соответственно, несущий складки подвершинный край раковины гелиционеллид можно так же считать задним. Это является дополнительным подтверждением наличия колюмеллярной мускулатуры у кембрийских гелиционеллоидных моллюсков со спиральной раковиной и, как следствие, их эндогастричности.

5.3. Внутренняя организация гелиционеллоидных моллюсков. Для определения плана внутреннего строения гелиционеллоидных моллюсков крайне важными представляются следующие вопросы: (1) как ориентирована раковина на теле моллюска, т.е. была ли она экзогастрической или эндогастрической? (2) в какой части раковины располагалась мантийная полость? (3) претерпевали или нет моллюски торсию в раннем онтогенезе? Ответ на первый вопрос получен благодаря реконструкции положения раковинных мускулов в планоспиральных раковинах (см. выше) по микроструктурным данным и в ходе анализа функции париетальных складок. Эти две группы независимых свидетельств определено указывают на крепление раковинной мускулатуры планоспиральных форм к париетальной стенке, что подтверждает эндогастричность (завитк назад) раковин гелиционеллоидных моллюсков.

Очевидно, что боковое положение мантийной полости вызывает сомнение в силу латеральной уплощенности раковин гелиционеллид (Yochelson, 1978). Так как подвершинная сторона раковин у большинства форм значительно уже, чем противоположная, логично расположить мантийную полость в более широкой части последнего оборота, которая при эндогастрическом положении раковины оказывается спереди. При таком положении мантийная полость не испытывает давление завитка, а сокращение раковинной мускулатуры, прикрепляющейся к париетальной стенке, не мешает ее нормальному функционированию, как это могло бы быть при заднем положении мантийной полости. Кроме того, реконструкция отпечатков палиаментов мускулов и связанных с ними жабр в передней части раковины *Vemella* предполагает переднее положение мантийной полости.

Решить проблему с торсией наиболее сложно, так как раковины моллюсков не обладают признаками, по которым мы могли бы однозначно судить, с чем имеем дело: с гастроподами или моноплакофорами (Harper, Rollins, 1982; Haszprunar, 1988; Wahlman, 1992). Для выяснения этого вопроса наиболее перспективным представляется реконструировать схему циркуляционных токов в мантийной полости (Пархаев, 2000, 2001a), так как во многих группах моллюсков система вододвижения находит отражение в строении раковины (сифоны, желобки, синусы устьевого края и проч.), а положение анального отверстия всегда скоррелировано с основным выводящим током (рис. 3, 4).

Различие в положении анального отверстия обуславливает отличия в схеме циркуляции воды у торсионных и бесторсионных геллионеллид. При заднем положении ануса (рис. 4б) входящие токи поступают в мантийную полость с переднего края устья, омывают жабры, проходят латерально от ноги, затем омывают анальное отверстие и выходят из раковины через задний край устья. В пользу такой схемы циркуляции может свидетельствовать то, что именно переднезаднее генеральное направление токов характерно и для моноплакофор (Lemche, Wingstrand, 1959), и для низших брюхоногих подкласса Cyclobranchia (Barns, 1987). Вероятно, что поступление воды в раковину Patellidae с заднего и боковых секторов устья (Заренков, 1989) – явление вторичное (Haszprunar, 1988) и связано с редукцией ктенидия в мантийной полости и возникновением вторичных палиальных жабр в циркумпедальной борозде, причем даже в этом случае сохраняется обычный ток в мантийной полости и вода поступает с передне-левой стороны мантийной полости и выходит с задне-правой. Кроме того, в пользу заднего вывода воды может говорить присутствие выреза (или желобка) на подвершинном крае устья у ряда геллионеллид, который интерпретируется некоторыми исследователями (Geyer, 1986; Peel, 1991b) как анальный синус.

При переднем положении ануса (рис. 4а) входящие токи поступают в раковину с заднего края устья, проходят латерально от ноги, поступают в мантийную полость, омывают жабры и анальное отверстие и затем выходят из раковины через передний край устья. Такая схема циркуляции воды для геллионеллид предложена А.Н. Голиковым и Я.И. Старобогатовым (1988). В пользу подобного предположения свидетельствует наличие хорошо развитого парietального трена у некоторых геллионеллид (например, *Trenella*) и морских блюдечек Patellidae. Parietalный трен служит для создания своеобразной крыши над задней частью ноги, которая благодаря ресничному эпителию и/или волнообразным сокращениям гонит воду в мантийную полость, расположенную спереди (Голиков, Старобогатов, 1988). В пользу вывода воды через передний край устья говорит присутствие продольного валика, проходящего посередине дорсальной стороны у *Carinopeltidae*. Валик, формирующий на внутренней поверхности раковины желобок, выполнял функцию водосборного канала в мантийной полости и выводил отработанную воду и экскременты моллюска с переднего края устья. Таким образом, возможны два варианта внутренней организации геллионеллид (рис. 3). Если мы принимаем торсионный план организации, то данных моллюсков следует относить к гастроподам. В противоположном же случае геллионеллиды несомненно являются моноплакофорами, обладающими, однако, весьма своеобразной морфологией (эндогастрическая раковина, передняя или переднелатеральная мантийная полость).

Способствовать определению наиболее вероятного плана строения этой группы моллюсков и ее систематического положения может выяснение внутренней морфологии геллионеллид рода *Yochelcionella* (рис. 3), объединяющего более двадцати видов с ортоконической или слабо циртоконической раковинной. Своеобразие форм заключается в наличии трубчатого отростка – snorkеля, отходящего от подвершинной стороны раковины. При первоописании *Yochelcionella* данный элемент интерпретировался как структура для вододвижения (Runnegar, Pojeta, 1974) и эта точка зрения стала традиционной, однако, иногда высказывались сомнения по поводу возможности движения воды через snorkель в связи с весьма маленьким внутренним диаметром трубки. Отметим, что поверхность snorkеля несет линии нарастания, что свидетельствует об акреционном характере роста трубки (как и самой раковины) за счет мантийной секреции раковинного вещества по периферическому краю. Если представить себе форму мантии, которая вышеуказанным способом продуцировала snorkель, то очевидно, что это будет трубчатый сифон, дистальная часть которого секретировала трубку, а проксимальная открывалась в мантийную полость. Наиболее вероятно, что подобная структура служила для сообщения полости с внешней средой, а, следовательно, очевидно значение snorkеля для вододвижения. Кроме того, движение воды через трубки близкой размерности демонстрируют и некоторые современные скафоподы.

Проанализируем возможность двустороннего тока воды через snorkель *Yochelcionella*. При такой схеме вододвижения один канал может быть использован двояко – входящий и выходящий токи проходят через него либо одновременно, либо циклично (с чередованием фаз «вдох»/«выдох»). Первый вариант может обеспечиваться функционированием ресничной выстилки мантии, второй же вызывается мышцами. Мы не имеем никаких указаний на наличие циклического характера движения воды, обеспечиваемого работой мускулов в раковине *Yochelcionella*, а одновременное движение разнонаправленных токов воды че-

рез snorkель сомнительно в связи с формой сечения трубки – она приближается к кругу. Аналогичные структуры у животных показывают, что для эффективного движения разнонаправленных токов воды через одно отверстие (канал) последнее приобретает вытянутую, иногда даже щелевидную форму (пневмостом сифонариид, сифоноглифы актиний). В связи с этим, возможность двустороннего тока воды через snorkель мало вероятна.

На наш взгляд, функция snorkеля как вводной структуры не вызывает сомнений. Во-первых, образование именно вводного сифона – очень распространенное явление среди гастропод. Практически все представители брюхоногих подкласса Pectinibranchia обладают вводным сифоном и многие из них – соответствующими структурами раковины – от сифональной вырезки до трубчатого сифонального канала. Вводной сифон Pectinibranchia повышает эффективность ввода воды, необходимой для дыхания (Заренков, 1989). Для вывода воды присутствует так называемый парietальный сифон, однако он развит в существенно меньшей степени, и только лишь у ряда представителей Muricidae (Typhinae), Bursidae и Triforidae формируются трубообразные выросты на поверхности раковины при неизменном наличии и вводных трубок. Во-вторых, очевидно, что snorkель Yochelcionella служил для локализации тока воды и его обособления от края устья. Можно предположить, что моллюск сформировал это приспособление именно для ввода воды, обогащенной кислородом и, соответственно, жизненно необходимой для дыхания. Значение вводного snorkеля становится понятным, когда моллюск прижимал раковину к субстрату или вел полуинфаунный образ жизни. Но наиболее существенными аргументами в пользу вводной функции snorkеля оказывается ряд физических предпосылок. На некоторых экземплярах йохельсионелл с полностью сохранившимся snorkелем (рис. 3а) видно, что дистальная часть последнего раструбовидно расширяется. Такая форма канала характерна для вводных устройств: вводные сифоны двусторчатых моллюсков, воронковидные поры в стенках археоциат. Это объясняется тем, что раструбовидное расширение дистальной части вводного канала повышает эффективность ввода воды за счет увеличения скорости потока в трубке, возникающего в результате сложения векторов скоростей течения в воронке. Кроме того, такая форма канала предотвращает эффект сжатия струи, который неизбежно возникает при цилиндрической или конической зауженной форме вводной трубки (Бутиков и др., 1989). Выводные устройства, напротив, часто обладают конической зауженной дистальной частью канала (например, выводные сифоны пелелипод), что находит аналогичное объяснение с точки зрения гидродинамики.

Некоторые организмы, живущие в ламинарном течении, используют динамическое давление потока, работая по принципу трубки Пито. Так функционируют вводные сифоны асцидий и личинок ручейников Macropoda, у которых устье верхнего вводного сифона располагается поперек тока воды, а устье нижнего выводного – параллельно току (Vogel, 1988). Не исключено, что snorkель Yochelcionella мог работать аналогичным образом, и, соответственно, являться приспособлением для ввода воды. В таком случае, значение snorkеля можно объяснить следующим образом. При тении жидкости, обладающей вязкостью, вдоль твердой поверхности (в нашем случае – течение морской воды вдоль субстрата) наблюдается градиент скорости: скорость резко возрастает при удалении от этой поверхности (Vogel, 1988). Следовательно, snorkель позволяет забирать воду из слоев воды, характеризующихся большей скоростью течения, и является очевидным адаптивным приспособлением, повышающим эффективность дыхания, по сравнению со структурами, вводящими воду через устьевой край.

В подтверждение вводной функции snorkеля Yochelcionella, обратимся к морфологии близкого рода Eotebenna. Морфологически Eotebenna занимает промежуточное положение между типичными гелльсионеллидами с подвершинным синусом и Yochelcionella со snorkелем: задние края ее устья сильно сближены, но не срастаются с образованием замкнутой трубки. В связи со значительной латеральной уплощенностью раковины, Eotebenna вела инфаунный или полуинфаунный образ жизни. Очевидно, что при этом наличие вводного сифона, выступающего над поверхностью грунта, крайне предпочтительно. Это обеспечивает поступление в мантийную полость животного обогащенной кислородом воды. В случае забора воды через устьевой край и вывод ее через snorkель органы газообмена могут быть загрязнены частицами грунта, а вода из интерстициали содержит меньшее количество растворенного кислорода. Полагая, что Eotebenna и Yochelcionella обладали аналогичным типом циркуляции воды, мы приходим к схеме рис. 4а, которая соответствует реконструкции гелльсионеллид как торсионных моллюсков.

5.4. Формирование асимметрии у гелиционеллоидных моллюсков. Если для гелиционеллиды мы принимаем план строения, соответствующий брюхоногим моллюскам, возникновение асимметрии раковин у ряда представителей этой группы можно объяснить следующим образом. С увеличением числа оборотов завитка центр тяжести раковины смещается назад, что обуславливает возрастание давления на зону, через которую осуществляется подача воды в мантийную полость. Для устранения этого очевидного «неудобства» у моллюсков образуются следующие приспособления. У форм с небольшим завитком (*Anabarella*, *Protowenella*) подводящая зона распадается на два участка, расположенных по сторонам от завитка, и вода поступает в раковину по двум желобкам, сформированным задним краем устья. У моллюсков, завиток которых более массивен (например, *Latouchella*), подводящая зона смещается из под завитка либо в правую, либо в левую сторону, что вызывает асимметрию раковины (рис. 5б, 5в). Первые асимметричные формы обладали как декстральными, так и синистральными раковинами даже в пределах одного вида (*Parkhaev*, *Demidenko*, 2010). Данное обстоятельство является следствием того, что «у наиболее древних форм преимущество асимметрии одного знака еще не закреплено отбором» (Миничев, Старобогатов, 1979, с. 299). У примитивных форм эта асимметрия выражалась лишь в изменении очертаний заднего края устья и не затрагивала общую форму последнего оборота. Позднее, в силу того, что правый и левый токи воды стали отличаться по мощности, один из первоначально парных и равных ктенидиев мог претерпевать редукцию (правый, если подводящая зона сместилась влево относительно завитка и, напротив, левый, если зона сместилась вправо). Это отразилось на форме мантийной полости и, соответственно, на общей форме последнего оборота, который приобрел заметную асимметрию: у продвинутых форм (*Pelagiella*) асимметрия раковины выражена более отчетливо (рис. 5г). Премущественное развитие получили формы с декстральными раковинами, у которых подводящая зона сместилась влево от завитка и, соответственно, левый ктенидий выполнял основную дыхательную функцию. Такой вариант асимметрии хорошо объясним в случае, если гелиционеллиды были гастроподами и обладали только правой гонадой. Следовательно, периодически выделяемые половые продукты не «засоряли» основной (левой) ктенидий, как это могло происходить у моллюсков, обладавших синистральной раковиной и правым основным ктенидием. Синистральные гелиционеллиды все же существовали (*Xinjispiga*), но их раковины не обладали значительной асимметрией. Это связано с наличием парных и практически равных ктенидиев, левый из которых был способен подменять работу правого при выбросе половых продуктов из гонады, проток которой открывался в правой части мантийной полости.

Дальнейшее развитие декстральных форм могло идти по пути усовершенствования респираторной системы: поворот вводящей структуры по часовой стрелке до занятия переднего положения (регулятивная деторсия?), которое является адаптивно более выгодным (Заренков, 1989). Затем становится возможным развитие трохойдной раковины с выдвинутым завитком, так как при подобной ориентации раковины выдвинутый завиток не нарушает балансировку раковины – центр тяжести близок к сагиттальной плоскости животного (рис. 5д). Не исключено, что по такому пути могли «пойти» формы, давшие начало типичным брюхоногим. Предполагаемый механизм формирования асимметрии у гелиционеллид принципиально отличен от принятого в классической теории диссимметрии гастропод А. Нефа (Беклемишев, 1964; Заренков, 1989). Согласно его гипотезе, асимметрия мантийного комплекса у брюхоногих возникает как результат перестройки симметричной планоспиральной раковины в асимметричную декстральную трохойдную (Беклемишев, 1964). В предлагаемом механизме формирования асимметрии у гелиционеллид асимметрия мантийного комплекса возникает не вследствие асимметрии раковины, а в результате неравнозначности токов воды, приходящих к правому и левому ктенидиям в сбалансированной, но слегка асимметричной раковине. И лишь после возникновения внутренней асимметрии животного возникает возможность формирования асимметричной трохойдной раковины.

5.5. Хиральность. Брюхоногие моллюски представляют одну из групп животных организмов, характерной чертой которых является выраженная асимметрия анатомического строения (Palmer, 1996). В большинстве случаев внутренняя асимметрия гастропод сопровождается асимметрией наружной, так как большая их часть обладает турбоспиральной раковиной, в которой навивание происходит не в одной плоскости, а со смещением вдоль оси. В связи с асимметричным строением у брюхоногих наблюдается хиральность –

существование «правых» и «левых» морфотипов в пределах какого-либо таксона. Если хиральные морфы давно известны у современных и относительно молодых ископаемых гастропод (Vermeij, 1975; Hendricks, 2002), то среди древнейших представителей класса это явление ранее детально не рассматривалось. Результаты проведенного исследования позволяют констатировать проявление хиральности у самых древних брюхоногих. Показано, что для кембрийских моллюсков характерны хиральные аберрации, выражающиеся в появлении аномальных экземпляров с противоположным навиванием раковины. Кроме того, как у современных гастропод, для кембрийских моллюсков предполагается возможность видообразования путем мутаций в локусе генома, обуславливающим хиральность. С другой стороны, в отличие от современных моллюсков, для древнейших брюхоногих пока не отмечено существование хиральных морф в пределах одного вида, но предполагается наличие видов – хиральных «двойников» (Пархаев, 2007).

5.6. Морфология протоконха и особенности раннего онтогенеза геллиционеллоидных моллюсков. Исследования ранних стадий развития раковины кембрийских моллюсков является одним из перспективных направлений изучения древнейших представителей типа. Во-первых, строение личиночной раковины – протоконха в существенной степени различно у современных брюхоногих моллюсков и моноплакофор, и сравнение кембрийских представителей может дать дополнительные данные в пользу отнесения геллиционеллоидных форм к тому или иному классу. Во-вторых, размер и форма протоконха тесно связаны с образом жизни моллюска на ранних стадиях его онтогенеза.

До недавнего времени наши представления о морфологии начальной раковины кембрийских моллюсков были крайне скудны. Изучение массового ископаемого материала хорошей сохранности из кембрийских толщ Сибирской платформы (Пархаев, 2006б; Parkhaev, Karlova, 2011) и Китая (Parkhaev, Demidenko, 2010), проведенное в рамках настоящей работы, позволило обнаружить несколько форм с сохранившимся протоконхом (рис. 6) и на их основе сделать ряд важных выводов по систематике и палеоэкологии древнейших моллюсков. Так у *Aldanella operosa* описана пара септ (рис. 6в), отделяющих протоконх от дефинитивной раковины, у *A. sibirica* (рис. 6е) и *Igorella emeiensis* описана морфология протоконхов. Протоконх *Igorella emeiensis* лишен концентрической скульптуры и линий нарастания, выраженных на остальной части раковины, и отделен от нее четким ребрышком. Между ребрышком и последующими линиями нарастания наблюдается угол в 40–60°, а задняя часть протоконха накрывает заднюю часть телеоконха, что, вероятно, соответствует метаморфозу в онтогенезе моллюска и изменению в ориентации раковины относительно тела организма при переходе от личиночной стадии к ювенильной. Не исключено, что это связано торсией. Наличие перегородок в начальной части раковины – широко распространенное явление среди современных и ископаемых брюхоногих моллюсков. У современных низших гастропод (*Trochiformes*, *Turbiniformes*) происходит заполнение начальных оборотов раковины карбонатом кальция (Голиков, Старобогатов, 1988), в других группах (*Turritelliformes*, *Ranelliformes*) формируется серия септ. Все эти приспособления имеют явную функцию – сохранить герметичность раковины в апикальной части, которая является наиболее старой и, следовательно, подвержена наиболее длительному воздействию воды в качестве корродирующего агента. Кроме того, вершина у большинства форм является наиболее выступающей частью раковины, что так же приводит к ее разрушению в результате механических воздействий (удары, истирание и прочее). По-видимому, именно сохранение герметичности раковины и обеспечивали септы у *A. operosa*.

Анализируя форму протоконхов у современных низших брюхоногих (Sasaki, 1998), можно прийти к выводу, что протоконх алданелл морфологически занимает промежуточное положение между удлиненными, колоколовидными протоконхами пателлогастропод и турбоспиральными малооборотными протоконхами низших пектинибранхий. Наличие септ сближает алданелл с пателлоидеями, у которых протоконх отделяется септой от телеоконха на стадии, когда общие размеры раковины не превышают 1–2 мм. Важно подчеркнуть слабую асимметрию протоконха у алданелл, которая свойственна многим группам гастропод. Предполагается, что асимметрия в малооборотных протоконхах гастропод возникает из-за механической деформации еще неминерализованной преторсионной раковины в результате активности личиночных мускулов-ретракторов (Bandel, 1982). Предполагается, что подобная мускульная активность непосредственно связана с торсионным процессом (Crofts, 1937, 1955; Wanninger et al., 2000).

Таким образом, наличие протоконха и септ в начальной части раковины алданелл и строгий характер их расположения исключает предположение Э. Йохельсона (Yochelson, 1975, 1978; Bockelie, Yochelson, 1979) о возможном положении алданеллид среди седентарных полихет. Морфологическая близость протоконха алданелл с личиночными раковинами низших брюхоногих свидетельствует о положении семейства в одной из базальных групп гастропод.

Проанализированы оригинальные данные по размерам эмбриональных раковин кембрийских брюхоногих, основанные на измерениях протоконхов и апикальных частей внутренних ядер с выраженными пережимами. Установлен большой диапазон в размерах личиночных раковин – от 80–90 мкм до 400 мкм, редко более. Предполагается, что уже в кембрийское время среди древнейших моллюсков были представители, обладавшие личинками как с прямым развитием в бентосе (формы с крупными протоконхами), так и с планктонным лецитотрофным развитием (формы с мелкими протоконхами), что противоречит некоторым моделям развития древнейших *Metazoa* (Chaffee, Lindberg, 1986). Для подтверждения возможности планктонного развития привлечены палеогеографические данные о распространении кембрийских моллюсков. Выявлено широкое распространение ряда видов кембрийских моллюсков в палеобассейнах удаленных регионов мира, что убедительно показывает существование видов с планктонной стадией в онтогенезе уже в раннем кембрии.

5.7. Размер раковин древнейших моллюсков. Первые попытки оценить размер кембрийских моллюсков относятся к 1970–1980 гг., т. е. сразу после открытия богатейших комплексов мелкораковинных ископаемых из кембрийских толщ (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969). По подсчетам Б. Раннегара и П. Джелла (Runnegar, Jell, 1976; Runnegar, 1983) размер большинства раннекембрийских форм лежит в пределах 2–3 мм, реже встречаются формы от 5 до 10–12 мм, и только в позднем кембрии начинают доминировать формы размером 25–30 мм и более. Идея о древнейших «микромоллюсках» была воспринята исследователями, и разного рода обобщения по эволюции многоклеточных широко ее тиражировали, она в значительной степени повлияла на создание нового «архетипа» моллюсков и реконструкцию ранней эволюции типа (Haszprunar, 1988), а также на развитие представлений об эволюции различных анатомических и физиологических особенностей древнейших моллюсков, таких как локомоция, биология размножения и развития, строение мантийной полости, целома и др. (Chaffee, Lindberg, 1986; Haszprunar, 1988, 1992). Но еще в конце 1960 гг. В.В. Миссаржевский описал остатки крупных моллюсков (25–35 мм) из отложений томмотского и атдабанского ярусов Сибирской платформы и ботомского яруса Алтае-Саянской складчатой области (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969). Затем подобные находки были дополнены другими исследователями (Вальков, Карлова, 1984; Сундуков, Федоров, 1986; Dzik, 1991). В нашей коллекции присутствуют крупные раковины моллюсков (15–35 мм) из нижнего кембрия Китая, Монголии, Алтая и Сибирской платформы. Такое обилие находок и их географическая широта не оставляют сомнений, что размерный диапазон древнейших моллюсков не ограничивается мелкими формами в 1–3 мм, а был значительно шире. Е. Дзик предположил, что значительное число и разнообразие мелких форм – артефакт, вызванный техникой препарирования образцов (Dzik, 1991). Убедительным свидетельством в пользу такого предположения, являются богатые комплексы личинок и ювенильных раковин брюхоногих моллюсков из ордовика Балтийского региона (Dzik, 1991), встречающиеся в определенных фациях, и обычно отдельно от крупных взрослых форм. Недавние находки крупных (20–30 мм) гелиционеллоидных моллюсков в нижнем кембрии центральной Испании (Martí Mus et al., 2008), подтверждают предположение Дзика. Начальная часть раковины этих форм весьма напоминает представителей некоторых родов и видов, описанных ранее по мелким (до 1 мм) раковинам или ядрам, в связи с чем возникает вопрос: не являются ли все «микромоллюски», описанные из комплексов SSF личиночными раковинами более крупных особей. Скорее всего, это справедливо для части таксонов, и среди кембрийской малакофауны были представители как относительно мелких (первые миллиметры), так и более крупных моллюсков (первые сантиметры).

Несмотря на общее представление о том, что все современные моллюски – крупные животные (максимальный размер раковин брюхоногих – 914 мм, двусторчатых – 1370 мм), значительное число видов обладают довольно мелкими размерами, сопоставимыми с кембрийскими формами. Так, в ходе интенсивного изучения малакофауны Новой Каледонии в 1990-х гг. с применением всеобъемлющей техники сбора материала были получены ин-

тересные результаты. Из 2738 обнаруженных видов (>125 000 экз.) около 33 % было представлено формами, размер взрослых особей которых менее 4 мм (Bouchet, 2008). Это позволяет утверждать, что при переходе от древнейшей кембрийской малакофауны к более молодым фаунам и, в конечном итоге, к современной мы наблюдаем не принципиальное изменение в размерном классе организмов, а расширение размерного спектра в сторону увеличения абсолютных размеров. В этой связи, вопрос о специфике древнейшей малакофауны следует формулировать несколько с другим акцентом – почему среди кембрийских моллюсков не было очень крупных форм? Вероятно, ответ на этот вопрос лежит в области изучения экологии кембрийских моллюсков, в частности в исследованиях их трофических связей и отношений «хищник–жертва».

6. ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМА ГЕЛЬЦИОНЕЛЛОИДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

6.1. Развитие взглядов на систематику кембрийских моллюсков. Первые моллюски из кембрийских отложений были описаны в середине XIX в. Дж. Холлом и А. д'Орбиньи. Во второй половине XIX в. число таксонов древнейших моллюсков значительно увеличилось благодаря многочисленным публикациям по кембрию Европы, США и Австралии (Barrande, 1867; Billings, 1872; Shaler, Foerste, 1888; Tate, 1892; Matthew, 1895, и др.). Авторы помещали описанные роды и виды в ранее выделенные семейства и отряды брюхоногих: колпачковидные формы сближались с пателлоидными гастроподами, спирально завитые – с другими низшими брюхоногими. Такое систематическое положение кембрийских моллюсков доминировало и в первой половине XX в. В середине XX в. Н. Однер (Odhner in Wenz, 1940) ввел термин *Monoplacophora*, а чуть позже В. Венц (Wenz in Knight, 1952) стал использовать его в качестве названия отряда палеозойских колпачковидных гастропод. Некоторые кембрийские одностворчатые моллюски были отнесены к отряду *Monoplacophora*. В 1952 г. в результате глубоководных тралений у западных берегов Коста-Рики были обнаружены рецентные моноплакофоры, а в 1957 г. Лемхе (Lemche, 1957) использовал термин *Monoplacophora* в качестве названия класса.

С середины 1960-х гг. начался новый этап в изучении кембрийской биоты. В Москве в Геологическом институте АН СССР была организована лаборатория, в которой стали проводить работы по массовому извлечению органических остатков из нижнекембрийских пород с помощью химического препарирования. Выяснилось, что отложения этого возраста содержат богатейший комплекс мелкораковинных окаменелостей, среди которых значительное число – моллюски. В результате внедрения новой методики число публикаций по фауне кембрия и, как следствие, число таксонов мелкораковинных организмов, включая моллюсков, стремительно росло. Резко увеличилось и число специалистов, занимающихся изучением кембрийских моллюсков, сформировались различные взгляды на систематику кембрийских моллюсков. В настоящее время конкурируют три основные гипотезы на природу кембрийских одностворчатых моллюсков – гелиционеллид: (1) это примитивные гастроподы (Knight et al., 1960; Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Golikov, Starobogatov, 1975, Голиков, Старобогатов, 1988; Пархаев, 2000, 2001a, 2002a, б, 2005a, 2006a, 2006б, 2007; Parkhaev, 2001, 2007, 2008); (2) это моноплакофоры (Runnegar, Pojeta, 1974, 1985; Runnegar, Jell, 1976, 1980; Pojeta, Runnegar, 1976; Runnegar, 1981, 1983, 1985, 1996; Миссаржевский, 1989; Brock, Cooper, 1993; Kouchinsky, 1999; Vendrasco et al., 2010, 2011a, б); (3) большая их часть относится к отдельным классам моллюсков, отсутствующим в раннем палеозое (Yochelson, 1975, 1978; Bockelie, Yochelson, 1979; Linsley, Kier, 1984; Geyer, 1986, 1994; Berg-Madsen, Peel, 1987; Peel, Yochelson, 1987; Peel, 1991a, б, 2004, 2006; Landing, Bartowski, 1996; Brock, 1998; Gubanov, Peel, 1998, 1999, 2000, 2001, 2003; Landing et al., 2002; Gubanov et al., 2004a, б, с; Atkins, Peel, 2004, 2008; Skovsted, 2004, 2006; Isakar, Peel, 2007; Skovsted, Peel, 2007; Kouchinsky et al., 2011).

По результатам анализа различных морфологических структур раковин гелиционеллоидных моллюсков в функциональном аспекте, наиболее приемлема модель, согласно которой они являются древнейшими брюхоногими. Особенности морфологии раковин и реконструкция внутренней организации свидетельствуют, что гелиционеллоидные моллюски в значительной степени отличаются от остальных гастропод. Диагноз группы следующий: моллюски, претерпевшие торсию, с эндогастрической, изначально симметричной раковиной (колпачковидной или планоспиральной), мантийный комплекс органов

симметричный с примитивным задне-передним током воды внутри мантийной полости. Такой диагноз оправдывает выделение гелиционеллоидных моллюсков в качестве отдельного подкласса брюхоногих – *Archaeobranchia* (Parkhaev, 2001; Пархаев, 2002а).

6.2. Морфогенез, филогенез и система кембрийских гелиционеллоидных моллюсков. Наиболее примитивным типом раковины можно считать простую колпачковидную раковину с центральной или субцентральной вершиной типа *Helcionella* или *Isanella*. Данные роды составляют основу обширного семейства *Helcionellidae*. Его представители обладали вышеуказанным типом раковины и характеризовались симметричным мантийным комплексом и задне-передним циркуляционным током: вода поступала в раковину с заднего края устья и выбрасывалась над головой моллюска с переднего края. Такой тип циркуляции низших брюхоногих унаследован от моноплакофор (Голиков, Старобогатов, 1988), которые обладали задней мантийной полостью, вода в нее поступала за счет работы ресничного эпителия ноги, мантии и мускулатуры ноги. В результате торсии мантийная полость у гастропод приобрела переднее положение, но основная вододвигательная функция оставалась за ногами. Семейство *Helcionellidae* включает многочисленные формы с наиболее простой морфологией раковины, никаких структур, повышающих эффективность ввода/вывода воды, у представителей семейства не отмечается.

В дальнейшем подобные приспособления образуются в ряде групп. У родов *Carinopelta*, *Protoconus* и др. формируются валик по периферическому краю раковины, образующий на внутренней поверхности раковины желобок, аккумулировавший отработанную воду и экскременты животного и выводивший их через передний край устья. Эти формы выделены в семейство *Carinopeltidae*.

По другому пути пошли моллюски, усовершенствовавшие вводную структуру и сформировавшие сифональный желобок (видоизмененный парietальный трен) на заднем крае устья. Это приспособление позволяло не прекращать подачу воды во внутреннюю полость моллюска при прижатии раковины к субстрату. Очевидно, что сифональный желобок существенно расширил возможность освоения различных экологических ниш и, как следствие, имел огромный эволюционный успех у гелиционеллид. Все многообразие гелиционеллид с отчетливым сифональным желобком можно разделить на три группы: (1) моллюски с колпачковидной раковиной, близкой по форме к предковым *Helcionellidae*, но отличающейся наличием сифонального желобка (*Trenella*, *Securiconus* и др.); (2) моллюски, у которых происходит сильное сближение вентральных краев желобка, вплоть до замыкания в трубку (*Eotebenna*, *Yochelcionella*); (3) моллюски с сильно сжатыми латерально колпачковидными раковинами (*Anabarella*, *Stenotheca* и др.). Первая группа выделена в сем. *Securiconidae*, вторая и третья традиционно обособляются в качестве семейств *Yochelcionellidae* и *Stenothecidae*. Из стенотецид род *Watsonella* обособлен в отдельное подсемейство *Watsonellinae*, представляющих специализированных моллюсков со значительным дуговидным изгибом устьевого края и развитием внутренней пластинки – пегмы. Представляется, что пегма была местом прикрепления раковинных мускулов и ее формирование связано с необходимостью усиления мускулатуры моллюска, живущего внутри субстрата. Семейства *Securiconidae*, *Stenothecidae* и *Yochelcionellidae* формируют надсемейство *Yochelcionelloidae* – ветвь гелиционеллоидных моллюсков, характеризующихся развитием парietального тренга и его модификаций.

Наряду с различными преобразованиями устьевого края раковины, связанными с вододвижением, морфогенез гелиционеллид шел и в направлении преобразования формы раковины, которая первично у *Helcionellidae* была колпачковидной. Увеличение объема раковины привело к ее планоспиральному закручиванию. Возможно, что такое преобразование происходило неоднократно, по крайней мере – дважды. Все планоспиральные формы с одним и более оборотами могут быть четко разделены на две группы: (1) обороты завитка существенно латерально уплощены, а устье удлинено в продольном направлении (*Latouchella*, *Coreospira* и др.); (2) сечение оборотов завитка и форма устья приближаются к кругу (*Khairkhaniania*, *Protowenella* и др.). Обособление этих двух групп от *Helcionellidae* шло независимо, и их следует выделять в отдельные семейства *Coreospiridae* и *Khairkhanianidae*.

Семейство *Coreospiridae* объединяет роды со спирально закрученной раковиной, латерально уплощенным последним оборотом и удлинением устьем. Семейство происходит от гелиционеллид с сильно загнутой вершиной и тенденцией к планоспиральному закручиванию. У некоторых спиральнозавитых форм присутствует слабое отклонение от пла-

носпиральности. Морфологически, кореоспириды все еще оставались довольно близкими к предковой группе – Helcionellidae, и они вместе с семейством Carinopeltidae объединены в надсемейство Helcionelloidea.

У кореоспирид слабая асимметрия выражалась лишь в изменении очертаний заднего края устья и не затрагивала общую форму последнего оборота. У более продвинутых форм – представителей семейств Aldanellidae и Pelagiellidae раковина уже турбоспиральная и асимметрия выражена отчетливо. Асимметрия раковин алданеллид (Aldanella), предками которых являлись слабоасимметричные кореоспириды Pseudoyangtzespira (Parkhaev, Karlova, 2011), достигалась за счет выдвигания завитка, тогда как форма устья оставалась близкой к эллиптической. У представителей семейства пелагиеллид (Pelagiella, Tannuspira и др.), возможно происходящих от алданеллид, раковина со слабо выступающим завитком, но с треугольным профилем устья, обусловленным оттянутой базальной частью последнего оборота. Базальный угол устья являлся зоной, через которую вода поступала внутрь мантийной полости и этот участок может быть гомологичен париетальному трену кореоспирид. Семейства Pelagiellidae и Aldanellidae объединены в отряд Pelagielliformes.

Вторая группа моллюсков с планоспиральной раковиной – сем. Khairkhaniidae морфологически значительно отделилась от предкового таксона Helcionellidae. Хаирханииды обладают относительно многооборотной (до 3-4) спиральной раковиной. В составе семейства присутствуют как планоспиральные (Protowenella), так и слабо декстральные (Philoxenella) и слабо синистральные (Barskovia) формы. В отличие от кореоспирид, у которых сечение оборота удлинненное, хаирханииды характеризуются округлым или почти округлым сечением. Хаирханииды представляют самостоятельную ветвь, независимо произошедшую от гелиционеллид, в которой параллельно кореоспиродам сформировалась спиральнозавитая раковина. Завивание относительно узкой раковиной трубкой в плотную спираль не могло не сопровождаться изменениями анатомии. Сжатие мантийной полости в компактную трубку привело к сближению парных ктенидиев, а также к сближению вводных и выводных токов. Вероятно, именно так мог сформироваться мантийный цекум брюхоногих (Пархаев, 2002а). Семейство отнесено к отдельному отряду Khairkhaniiformes подкласса Divasibranchia (Пархаев, 2002а, 2005а).

Именно от Khairkhaniidae в результате выдвигания завитка влево обособились первые Onychochilidae. Семейство включает многочисленные роды раннепалеозойских моллюсков с гиперстрофной раковиной, но несколько форм известны в кембрии. Онихохилиды – это другая группа кембрийских моллюсков, которая не принадлежит к подклассу Archaeobranchia, а относится к подклассу Dextrobranchia (Голиков, Старобогатов, 1988). Представители подкласса характеризуются турбоспиральной гиперстрофной раковиной, мантийной полостью с палиальным цекумом, в которой остались только правые элементы мантийного комплекса органов (Старобогатов, 1976). Предполагается, что предками онихохилид были хаирханииды: постепенная трансформация формы раковины от планоспиральных Khairkhaniidae к гиперстрофным Onychochilidae хорошо прослеживается в линии Protowenella ® Xinjispira ® Beshtashella.

В итоге, всех гелиционеллоидных моллюсков предлагается разделить на три отряда: Helcionelliformes, Pelagielliformes и Khairkhaniiformes. В первом отряде могут быть выделены два надсемейства: Helcionelloidea (с сем. Helcionellidae, Carinopeltidae, Coreospiridae) и Yochelcionelloidea (с сем. Securiconidae, Yochelcionellidae, Stenothecidae). В отряде Pelagielliformes выделяются сем. Aldanellidae и Pelagiellidae, а отряд Khairkhaniiformes – монотипический. Предполагаемые филогенетические отношения таксонов приведены на рис. 7. Первые представители класса брюхоногих моллюсков появились в позднем докембрии (верхи немакит-далдына) – раннем кембрии (основание томмота). В это время сформировался подкласс Archaeobranchia. Археобранхии были наиболее разнообразны в раннем и среднем кембрии и, по некоторым данным (Gubanov, Peel, 2001), дожили до ордовика.

6.3. Гелиционеллоидные моллюски как фундамент эволюции брюхоногих. Систематика и филогенетические взаимоотношения современных таксонов гастропод высокого ранга далеки от стабильности, так как эти таксоны, в основном, представляют собой так называемые «crown-groups» с довольно продвинутыми признаками, развитие которых очень сложно проследить в филогенезе. Очевидно, что привлечение палеонтологических данных является необходимым условием для успешного решения систематических и филогенетических задач. В этой связи, попытка определить корни крупных таксономических

категорий гастропод среди разнообразия кембрийских представителей класса (Пархаев, 2005a; Parkhaev, 2007) не лишена смысла. В последние годы в результате активных исследований в областях молекулярной филогении, биологии развития и других направлений биологической науки сложилась макросистема гастропод, основанная на сопряженном анализе кладистическими методами морфологических и молекулярных данных по современным представителям класса (Aktipis et al., 2008). Невозможность использования в подобном анализе палеонтологических данных заставляет нас обратиться к системе брюхоногих, которая в общем виде была представлена А.Н. Голиковым и Я.И. Старобогатовым в 1975 г. (Golikov, Starobogatov, 1975), а затем уточнялась и дополнялась в последующих публикациях (Старобогатов, 1976; Миничев, Старобогатов, 1979; Голиков, Старобогатов, 1988). Наряду с различными анатомическими признаками в строении мягкого тела, эта система в значительной степени основана на общем плане организации мантийного комплекса органов. Исключительное значение особенностей строения мантийной полости и мантийного комплекса органов для систематики и филогении высоких таксонов брюхоногих отмечалось неоднократно (Yonge, 1960; Morton, Yonge, 1964; Lindberg, Ponder, 1996, 2001). В отличие от анатомических признаков, которые широко используются в систематике и филогенетике современных форм (Haszprunar, 1985, 1988; Ponder, Lindberg, 1997; Sasaki 1998), но неприменимы к ископаемым, общая организация мантийного комплекса органов может быть реконструирована на основе морфологических особенностей раковины, по крайней мере, хотя бы частично. Поэтому использование системы Голикова-Старобогатова делает возможным наметить основные связи кембрийских археобранхий с большинством современных подклассов.

В этой системе наиболее примитивными группами считаются подклассы *Cyclobranchia* и *Scutibranchia* (Голиков, Старобогатов, 1988). *Cyclobranchia* характеризуются колпачковидной раковиной без синусов или желобков, парой раковинных мускулов, сливающихся в один подковообразный (Golikov, Starobogatov, 1975), первично асимметричной (вторично симметричной) мантийной полостью, примитивной докоглоссной радулой, принципиально сходной с радулой моноплакофор (Старобогатов, 1990). Отметим, что ветвь циклобранхий (пателлогастропод) надежно обособляется от остальных брюхоногих (Golikov, Starobogatov, 1975; Haszprunar, 1988; Lindberg, 1988; Ponder, Lindberg, 1997), и многие авторы рассматривают ее в качестве сестринской группы по отношению к ортогастроподам. А.А. Шилейко (1977) подчеркнул морфологические особенности *Dosoglossa* и, выразив сомнение по поводу монофилии класса брюхоногих, одним из первых поставил вопрос о независимом происхождении пателлоидных форм от моноплакофороподобных предков. Самые древние представители циклобранхий известны только лишь с триаса (Hedegaard et al., 1997; Lindberg, 2008), а все палеозойские находки, относимые к группе, не могут рассматриваться как вполне убедительные (Fryda et al., 2008). Поэтому происхождение *Cyclobranchia* до сих пор остается загадкой.

Одним из важнейших представляется вопрос – колпачковидная раковина циклобранхий – это плезиоморфное состояние, или вторичное упрощение, как происходило неоднократно во многих других группах брюхоногих. Если верно первое утверждение, то предков циклобранхий, очевидно, стоит искать среди кембрийских археобранхий с симметричной колпачковидной раковиной. Во втором случае, предком могла быть одна из групп палеозойских гастропод с трохоидной раковиной. В пользу этого может свидетельствовать наличие единственного левого двуперистого ктенидия у *Acmaeidae* и *Lottiidae* (у других циклобранхий – *Patellidae* и *Nacellidae* ктенидий утрачен, и обычно развиты вторичные жабры в циркумпедалной борозде). Асимметричная конфигурация дыхательной системы (только левый ктенидий) – характерная черта *Pectinibranchia* с турбоспиральной раковиной (Голиков, Старобогатов, 1988). Можно предположить, что циклобранхии унаследовали это состояние от турбоспиральных предков, а колпачковидная раковина развилась вторично.

Если бы это было так, то у пателлоидных брюхоногих следовало бы ожидать наличие спирально завитого или хотя бы асимметричного протоконха – состояние, наблюдаемое у форм, вторично пришедших к колпачковидной раковине, например, *Fissurellidae* или *Phenacolepidae* (Batten, 1975; Sasaki, 1998). Но протоконх циклобранхий – билатерально симметричная колбовидная структура (Sasaki, 1998; Wanninger et al., 1999), близкая по форме к протоконхам кембрийских гелиционеллоидных моллюсков. Скорее всего, колпачковидная раковина циклобранхий плезиоморфна, что согласуется с колпачковидным обликом

архетипа гастропод (Haszprunar, 1988). В таком случае, редукция правой части мантийного комплекса органов у циклобранхий не связана с формированием турбоспиральной раковины и является исключительно проявлением параллелизма с другими брюхоногими, у которых этот процесс проходил независимо, как минимум четыре раза (Lindberg, Ponder, 2001).

Не просто предположить причины редукции правого ктенидия у пателлогастропод, так как первичная симметрия раковины не дает предпосылок к такому процессу, в отличие от асимметричной раковины. Представляется возможным следующий сценарий. На ранних этапах эволюции циклобранхий претерпели миниатюризацию. В результате первичные жабры были полностью утрачены и дыхание осуществлялось поверхностью мантии, как у современных мелких Lepetidae и Neolepetopsidae. Затем, при повторном увеличении размеров тела возникла необходимость в увеличении интенсивности и эффективности газообмена (конфликт площади/объема), для чего у одних представителей *Cyclobranchia* развились палиальные жабры, а в другой филогенетической ветви был сформирован один крупный ктенидий в левой части мантийной полости, гомологичность которого с левыми ктенидиями ортогастропод иногда ставится под сомнение (Eertman, 1996; Lindberg, Ponder, 2001). Если все же ктенидии гомологичны, можно предложить иной вариант морфогенеза, также через стадию миниатюризации. Известно, что это явление вызывает серьезные анатомические перестройки и может быть причиной асимметричной редукции органов. Так у мельчайших жесткокрылых насекомых – жуков-перокрылок Ptiliidae в результате миниатюризации происходит асимметричная редукция половой системы – исчезают левый семенник и левый яичник (Полилов, 2008), а у самых мелких насекомых – паразитических наездников-яйцедов семейства Mymaridae наблюдается асимметричность в строении центральной нервной и половой систем (Полилов, 2006). Можно предположить, что у некоторых циклобранхий (предки *Acmaeidae* и *Lottiidae*) в процессе миниатюризации произошла не полная редукция ктенидиев, а исчез только правый. Ответ на вопрос – почему ктенидий был сохранен (а в первом варианте – восстановлен) именно слева, на наш взгляд, очевиден. Справа у всех гастропод открывается проток единственной (правой) гонады и при единственном правом ктенидии выделение половых продуктов могло препятствовать нормальному дыханию.

Таким образом, предками циклобранхий можно считать представителей кембрийского подкласса *Archaeobranchia* с симметричной колпачковидной раковиной, возможно – гельционеллид. Различие в принципиальной схеме циркуляции воды в мантийной полости (у гельционеллид основной ток спереди – назад, у циклобранхий сложная круговая система токов, с преобладанием тока слева – направо и спереди – назад), могло быть нивелировано при реорганизации строения мантийной полости в процессе миниатюризации циклобранхий и частичной или полной редукции первичных жабр.

Рассмотрим взаимоотношения археогастропод с другими подклассами системы Голикова-Старобогатова. Предполагается, что внутренне асимметричные формы с турбоспиральной раковиной из отряда *Pelagielliformes* были предками подкласса *Scutibranchia*, который, в свою очередь, дал ранних лектинибранхий с редуцированными правыми элементами мантийного комплекса органов. Положение беллерофонтид в системе гастропод представляет особый интерес в связи с происхождением скутибранхий. Голиков и Старобогатов (1988) включили их в качестве базального и наиболее примитивного отряда подкласса *Scutibranchia* благодаря наличию антеромедиальной вырезки для вывода воды из раковины. В соответствии с этим, беллерофонтиды могут быть помещены в основание подкласса *Scutibranchia*, между *Archaeobranchia* и типичными представителями первого подкласса (рис. 8б). Однако устьевая вырезка присутствует в различных группах современных гастропод, что, несомненно, является конвергенцией, и поэтому «наличие вырезки, в качестве единственного признака, имеет незначительное филогенетическое значение» (Haszprunar, 1988, с. 372). Возможно, что отряд *Bellerophonitiformes* следует исключить из состава *Scutibranchia* и поместить его в подкласс *Archaeobranchia* (рис. 8а) в связи с планоспиральностью раковины. Очевидно, что планоспиральность – это плезиоморфное состояние для большинства гастропод, но для археобранхий это относительно продвинутый признак. Как уже отмечалось, беллерофонтиды могут быть произведены от семейства *Carinopeltidae* с периферическим валиком. На возможное удаленное родство беллерофонтид и раннекембрийских гельционеллоидных моллюсков указал Е. Дзик (Dzik, 1981), вслед за Раннегаром и Джеллом (Runnegar, Jell, 1976) поместивший ранне-среднекембрийский планоспиральный род *Prowenella* в группу беллерофонтид.

Другой современный подкласс – *Dextrobranchia* берет начало от семейства *Khairkhanidae*. В системе Голикова-Старобогатова этот подкласс выводится из *Divasibranchia*, который характеризуется парой вен, впадающих в единственное предсердие. Предполагается, что такое состояние могло возникнуть в результате слияния двух предсердий у предковой группы благодаря значительному сближению ктенидиев в модифицированной мантийной полости (Голиков, Старобогатов, 1988). Здесь можно допустить, что трансформация ширококонической раковины в раковину, представленную узкой трубкой, плотно завитой в спираль, как раз и обусловило сближение ктенидиев. Это, в свою очередь, могло вызвать слияние предсердий. Подобные преобразования раковины имеют место при переходе от *Helcionelloidea* к *Khairkhanidae* (Пархаев, 2002а), поэтому возможно, что последнее семейство соответствует состоянию со слившимися предсердием, что соответствует диагнозу подкласса *Divasibranchia*.

В результате, подкласс *Archaeobranchia* может быть прямо или опосредованно связан с представителями пяти современных подклассов: *Cyclobranchia*, *Scutibranchia*, *Pectinibranchia*, *Divasibranchia* и *Dextrobranchia*, три эутиневральных подкласса (*Sinistrobranchia*, *Opistobranchia* и *Pulmonata*) являются более поздними производными дивазибранхий (Голиков, Старобогатов, 1988). Таким образом, подкласс *Archaeobranchia* может считаться «фундаментом» ранней эволюции класса *Gastropoda*. Филогенетические взаимоотношения подклассов могут быть представлены в соответствии с рис. 8.

7. КЕМБРИЙСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ ТИПА MOLLUSCA

Наиболее древние представители моллюсков происходят из терминального докембрия Сибири, Монголии (верхи немакит-далдынского яруса) и Китая (низы мейшучунского яруса). Это следующие формы: склериты диплакофор *Halkieria*, *Siphonuchites* и *Sachites*, раковины моноплакофор *Purella* и *Canoroconus*, гастропод *Anabarella*, *Latouchella* и *Barskovia*. В более древних отложениях венда и верхнего рифея какие-либо моллюскоподобные организмы неизвестны.

В конце 1990-х гг. возникла идея (Fedonkin, Waggoner 1997; Федонкин, 1998) о моллюсковой природе вендского ископаемого *Kimberella*. М.А. Федонкин и Б. Ваггонер реконструировали кимбереллу как билатеральное многоклеточное животное с ползательной ногой и относительно плотной дорзальной раковиной и предположили, что это древнейшие моллюски. Последовавшие затем находки следов питания, ассоциированные с отпечатками кимберелл (веерообразные царапины на микробальном мате) усилили эту гипотезу, так как были интерпретированы как следы от радулы (Seilacher, 1999, 2007). Также были обнаружены следы ползания, в конце которых располагались тела кимберелл (Ivantsov, Fedonkin, 2001). Изучение нового материала позволило А.Ю. Иванцову (2009, 2010) дополнить детали строения кимбереллы и предложить ее новую реконструкцию. Оказалось, что животное передвигалось аборальным концом вперед, что хорошо видно на экземплярах, сочетающих следы ползания и телесные остатки. Также было доказано, что сплошной твердой раковины у кимберелл не было, иначе сложно было бы объяснить наблюдаемое разнообразие в форме и пропорциях тела найденных экземпляров. Бугорчатая спинная поверхность некоторых особей объяснялась наличием мелких, возможно минерализованных склеритов в наружных покровах тела кимберелл. Голова была слабо обособлена от тела, но ее передняя часть могла вытягиваться в виде «хобота» и совершать сгребавшие движения, при этом «зубовидные структуры» на ней отрывали кусочки бактериального мата, которым, по-видимому, питался организм.

На наш взгляд такая реконструкция *Kimberella* не соответствует архетипу моллюсков. В первую очередь, это касается направления движения – все моллюски ползают головой вперед. Во-вторых, способ питания совсем не типичен для моллюсков, которые при обскребывании пищевого субстрата совершают поступательные движения радулой вперед, а не назад (Иванов, 1990), так как она располагается у них на языке в глотке, а не на переднем придатке головы. Поэтому очевидно отсутствие каких-либо гомологий между «зубами» кимбереллы и радулой моллюсков. Наконец, наличие спикүлоподобных склеритов в дорзальных покровах, предполагаемое по косвенным признакам, также не является свидетельством о моллюсковой природе кимберелл, так как скелетные образования такого рода встречаются в различных типах животных. Поэтому, каких либо предков моллюсков среди мягкотелых вендских организмов обнаружить пока не удастся.

В качестве предков Mollusca предлагались турбелляриеподобные плоские черви или кольцецы – аннелиды. По новейшим молекулярным данным (Kocot et al., 2011; Vinther et al., 2011) именно аннелиды оказываются в наиболее близком родстве с моллюсками, что подтверждает ряд морфологических построений, основанных на классической сравнительной анатомии (Naef, 1924; Lemche, Wingstrand, 1959; Миничев, Старобогатов, 1975; Иванов, 1990). Наиболее древние достоверные находки аннелид присходят из нижнекембрийского лагерштагта Сириус Пассет в Гренландии – это *Phragmochaeta canicularis* (Conway Morris, Peel, 2008) и *Pugocirrus butyriscampum* (Vinther et al., 2011). Из более молодых отложений полихеты известны в обилии – это формы из среднекембрийских сланцев Бёрджесс Канады – *Canadia spinosa*, *Burgessochaeta seigera*, *Insollicorypha psygma*, *Stephenoscolex argutus* (Conway Morris, 1979; Eibye-Jacobsen, 2004), а также многочисленные и разнообразные палеозойские махаеридии (Vinther et al., 2008; Högström et al., 2009; Vinther, Briggs, 2009; Briggs, Bartels, 2010; Vinther, Rudkin, 2010). Вероятно, что среди разнообразных склеритов из позднекембрийских (немакит-далдынских) и раннекембрийских комплексов SSF также присутствуют скелетные элементы полихет, распознать которых пока затруднительно в связи с отсутствием фрагментов склеритомов.

Тогда же, в немакит-далдынское время от аннелид происходят первые хитиноподобные моллюски – представители группы *Diplacophora* и получают крайне широкое распространение в раннекембрийских бассейнах мира. Сложно описать разнообразие морфотипов раннекембрийских диплакофор, так как значительное число таксонов, относящихся к группе, представлено изолированными склеритами. Определенно можно сказать о существовании в это время форм с типичным набором дорсального вооружения – парой раковинных пластинок на головном и хвостовом отделах тела и множеством ножевидных склеритов между ними (сем. *Halkieriidae*). В среднем кембрии известны диплакофоры с редуцированными раковинными пластинками. Из сланцев Бёрджесс описаны формы с одной раковинной пластинкой на головном отделе – *Orthrozanclus reburrus* и вовсе без раковинных пластинок – *Wiwaxia conrugata*. Со спинной стороны тело ортозанклюса (Conway Morris, Caron, 2007) и виваксии (Conway Morris, 1985) покрыто плотным покровом из двух типов склеритов – мелкими, часто расположенными, и редкими, но очень крупными – шиповидными, обеспечивающими, вероятно, дополнительную защиту. Положение рода *Wiwaxia* среди моллюсков подтверждается сравнительным изучением зубовидных структур виваксии и радул современных моллюсков – аплакофор (Scheltema et al., 2003). Склериты виваксии были, скорее всего, не минерализованы или минерализованы слабо (Conway Morris, 1985), но их общее конструктивное сходство со склеритами халкиерий сохраняется.

К позднему кембрию – ордовику сформировались типичные полиплакофоры, число спинных пластинок достигло семи-восьми (*Matthævia*, *Hemithecella*, *Elongata*, *Chelodes* и др.) (Runnegar et al., 1979; Dzik, 1986; Stinchcomb, Darrough, 1995; Vendrasco, Runnegar, 2004). Однако до конца палеозоя среди хитонов встречались формы с множественными пластинками (отряд *Multiplacophora*), либо с развитыми дополнительными шипами на перинотуме, как у ордовикского *Echinochiton dufoei* (Pojeta et al., 2003). У каменноугольного *Polysacos vickersianum* дорсальное вооружение состоит из 17 пластинок (Vendrasco et al., 2004) – головной, хвостовой, пяти пар промежуточных латеральных пластинок, и еще пяти центральных узких пластинок. Аналогичное строение наблюдается и у девонского *Strobilepis spinigera* Clarke, 1888 (Hoare, Mapes, 1995; Vendrasco et al., 2004). Филогенетические отношения между группами полиплакофор, диплакофор и мультиплакофор весьма противоречивы (Sigwart, Sutton, 2007; Vinther et al., 2011). Однако сейчас можно утверждать, что архетип «плакофор» сложился на рубеже докембрия – кембрия, а в раннем кембрии эти моллюски уже были широко распространены и, судя по обилию их остатков в комплексах SSF, играли заметную роль в морских бентосных сообществах.

Как отмечалось выше, среди самых первых моллюсков, появившихся в геологической летописи, присутствуют и моноплакофоры. В своем происхождении моноплакофоры несомненно связаны с полиплакофорами. О близком родстве групп свидетельствуют как сравнительно-анатомические (Lemche, Wingstrand, 1959; Wingstrand, 1985; Salvini-Plawen, Steiner, 1996), так и молекулярные (Giribet et al., 2006) данные. Современные моноплакофоры представлены одним отрядом *Tryblidiida* (30 видов, 8 родов, 2 семейства) (Ruthensteiner et al., 2010), характеризующимся низкой колпачковидной экзогастрической раковиной и сериальным расположением органов дыхательной, кровеносной, выделительной систем и

мускулатуры (Lemche, Wingstrand, 1959; Старобогатов, Москалев, 1987; Warén, Hain, 1992). Топография нервной и пищеварительной систем указывает на отсутствии торсии.

Распознавание представителей класса моноплакофор в ископаемой летописи связано с определенными трудностями. Уже не раз отмечалось, что колпачковидные раковины моллюсков практически лишены признаков, по которым можно однозначно отличить гастропод от моноплакофор (Harper, Rollins, 1982; Haszprunar, 1988, 2008; Пархаев, 2000, 2005а; Lindberg, 2009). Поэтому отнесение многих палеозойских групп к моноплакофорам дискуссионно (Старобогатов, 1970; Старобогатов, Москалев, 1987; Peel, 1991b; Benton, Erwin, 1993; Wagner, 2001; Fryda et al., 2008). Наиболее перспективным направлением для определения систематического положения ископаемых форм является изучение их протоконхов (Parkhaev, 2008), так как эмбриональные раковины современных моноплакофор и гастропод отличаются: у моноплакофор протоконх в виде неглубокой, чуть выпуклой округлой в плане чашечки, а у брюхоногих эмбриональная раковина более объемна и способна вместить тело личинки.

К кембрийским моноплакофорам мы условно относим (Ponder et al., 2007; Parkhaev, Demidenko, 2010; Розанов и др., 2010) майханеллид – группу кембрийских моллюсков неясного систематического положения. Диагностической чертой сем. Maikhanellidae является специфическая чешуйчатая микроскульптура раковины, что отличает представителей семейства от всех других кембрийских одностворчатых моллюсков. Майханеллиды были обособлены в качестве семейства в сборной группе отрядного ранга Eomonoplacophora (Миссаржевский, 1989), затем рассматривались как проблематики неясного систематического положения (Qian, Bengtson, 1989), относились к кембрийским проблематикам класса Coeloscleritophora (Bengtson, 1992), либо считались древнейшими моноплакофорами (Feng et al., 2001, 2002). Недавно изучена микроструктура раковины некоторых представителей майханеллид (Feng, Sun, 2003), и обнаружен перекрестно-пластинчатый слой, характерный для многих групп моллюсков.

Наши исследования (Ponder et al., 2007) выявили еще большее сходство майханеллид и моллюсков, выраженное в наличии микроскопических чешуйчатых минерализованных образований, покрывающих наружный органический слой – периостракум у современных фицсуреллид *Vascirena* и разнообразных чешуеподобных скульптурных элементов у майханеллид. Вершинная часть раковины майханеллид (Parkhaev, Demidenko, 2010), которая может быть интерпретирована как протоконх, близка по форме к таковой современных моноплакофор (Warén, 1988; Warén, Hain, 1992; Warén, Gofas, 1996), так как имеет форму довольно низкого сегмента сферы или эллипсоида. Основываясь на этом сходстве, а так же учитывая то, что представители майханеллид являются одними из древнейших достоверных моллюсков с минерализованной раковинной, мы условно относим сем. Maikhanellidae к классу Monoplacophora. Возможно, именно майханеллиды представляют потомков склеритомных полиплакофор. Значительное сходство в строении склеритов халкиерид с чешуями майханеллид отмечено С. Бенгтсоном (Bengtson, 1992). Вероятный характер морфогенеза дорзального вооружения при переходе от полиплакофор к моноплакофорам выражался в олигомеризации и редукции склеритов и пластин до одной единственной раковинной пластины, морфологически близкой к раковинам майханеллид.

На протяжении всей своей эволюционной истории моноплакофоры так и не достигли сколь-нибудь значительного морфологического и систематического разнообразия, оставаясь «малым классом» с незначительным числом видов как в кембрии, так и в раннем палеозое. Оказалось, что позднекембрийские – ордовикские роды с высококонической раковинной и серией мускульных отпечатков (*Kirengella*, *Romaniella*, *Lenaella*, *Angarella* и др.), относящиеся к отряду *Kirengellida* (Позов, 1968, 1970, 1975; Догужаева, 1972, 1981; Stinchcomb, 1975, 1980, 1986) представляют дорсальные створки брахиопод, близких к краинидам (Dzik, 2010). Таким образом, среди достоверных ископаемых моноплакофор остаются лишь немногочисленные представители позднекембрийского – нижнедевонского сем. *Triblidiidae* (*Propilina*, *Pilina*, *Tryblidium* и др.) с низкоконической раковинной и терминальной вершиной – т. е. морфотипом раковины, сохранившимся и у современных моноплакофор. После девона моноплакофоры выпадают из палеонтологической летописи на значительный период времени, вплоть до среднего плейстоцена, откуда известны представители современного рода *Micropilina* (Taviani et al., 1990)

От позднекембрийских моноплакофор следует выводить древнейших брюхоногих *Archaeobranchia* – сем. *Helcionellidae*. Здесь мы не обсуждаем подробно вопрос происхожде-

ния класса Gastropoda, который, очевидно, напрямую связан с причинами и следствиями торсионного процесса – проблеме, которой посвящены десятки работ начиная с конца XIX в. Заметим лишь, что в ряде последних публикаций по раннему онтогенезу базальных брюхоногих (Page, 1997a, b; Wanninger et al., 1999, 2000), убедительно показано, что торсия – исключительно личиночная адаптация, что согласуется с мнением многих специалистов (Garstrang, 1928; Eales, 1950; Crofts, 1955; Morton, 1958; Morton, Yonge, 1964). Установлено, что в торсии задействованы личиночные раковинные мускулы, резорбирующиеся при метаморфозе, и вновь возникающие раковинные мускулы взрослого моллюска им не гомологичны. Также подчеркивается, что симметрия протоконха пателлогастропод сохраняется после завершения торсии, из чего можно сделать вывод, что асимметрия раковины не есть неотъемлемое следствие торсии, что соответствует нашим представлениям о возможном механизме возникновения асимметричной раковины у кембрийских геллионеллоидных моллюсков.

Идея о том, что торсия – личиночная адаптация созвучна гипотезе Ю.С. Миничева и Я.И. Старобогатова (1972), предполагающих, что торсионный процесс решает проблему балансировки личинки гастропод, у которых, в отличие от большинства других моллюсков, соотношение переднезадней оси тела не совпадает с осью верхнего полушария личинки. Иными словами, формирование объемной личиночной раковины на боковой поверхности вызывает смещение центра тяжести вбок от оси прототроха, что создает очевидные неудобства при парении – вызывает вращение личинки. Решением этой проблемы стал разворот внутренностного мешка и сведение его центра тяжести с осью основного движителя личинки – прототроха. Похоже, что «плоские» протоконхи моноплакофор подобной дисбалансировки не вызывали. Но как только морфогенез пошел в направлении формирования личиночной раковины, способной вместить мягкое тело личинки, возникает необходимость в торсии. Появление другой синапоморфии гастропод – крышечки – подтверждает данный сценарий, так как первостепенная функция оперкулула – изоляция личинки от внешней среды внутри эмбриональной раковины. Невозможно представить, что такие, явно адаптивные морфологические новации, как вместилищная личиночная раковина и крышечка, не коррелированы в своем происхождении. Причины, вызывавшие необходимость «приобретения» личиночной «раковины-убежища» и «двери-опрекулула» могли быть как абиотического, так и биотического характера, но мы оставим их рассмотрение за рамками данной работы. Отметим лишь, что торсия оказалась крайне ценна адаптивно, создав небывалые возможности для прогрессивной эволюции брюхоногих моллюсков (Миничев, 1967). Результат мы видим уже в самом начале раннего кембрия, когда древнейшие гастроподы практически моментально дали веер форм, разнообразных в морфологическом и систематическом отношении.

Первые двустворчатые моллюски в геологической летописи появляются в раннем кембрии: *Fordilla troyensis* – в позднем томмоте, а *Pojetaia gunnegari* – в раннем атдабане. Если фордилла имела относительно ограниченное распространение, то пожелайя распространилась практически повсеместно, являясь единственным, но массовым видом пелелипод в позднеатдабанских – тойонских комплексах Австралии, Сибирской платформы, Забайкалья, Монголии, Китая, Гренландии, Дании, Германии, Турции. В среднем кембрии двустворки чуть более разнообразны, отсюда известны три монотипических рода: *Tuarangia*, *Samya* и *Arhouria*. Предполагается, что кембрийские двустворчатые моллюски неглубоко зарывались в илестый субстрат, где питались детритом (Elicki, Gürsu, 2009). В пользу инфанунного образа жизни свидетельствуют находки преимущественно сочлененных створок, отсутствие эпибионтов и эндолитических водорослей на раковинах, общая латерально уплощенная форма. Однако существует и противоположная точка зрения, полагающая эпифаунный образ жизни кембрийских пелелипод (Tevesz, McCall, 1976, 1985). Причины низкого разнообразия кембрийских двустворчатых моллюсков не ясны, а заметная диверсификация класса наблюдается только лишь в ордовике (Pojeta, 1971; Pojeta, Runnegar, 1974; Pojeta et al., 1978; Runnegar, Pojeta, 1992; Cope, Babin, 1999).

Собственно происхождение класса *Bivalvia* также представляется загадкой. Хотя существует мнение (Pojeta, Runnegar, 1974; Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta et al., 1978; Vendrasco et al., 2011), что род *Fordilla* мог произойти от сильно латерально уплощенных моноплакофор, морфологически близких к *Watsonella*, эта модель кажется нам сомнительной. Напомним, что мы считаем ватсонеллу представителем сем. *Stenothecidae* и относим к брюхоногим моллюскам. Морфология раковины *Watsonella* не оставляет сомнений в том,

что она принадлежит к двустворчатым моллюскам, и даже если наши представления о ее систематическом положении ошибочны, сложно представить механизм формирования двустворчатой раковины с замком и лигаментом из раковины этого рода. Важной особенностью раннего развития пелеципод является одновременная закладка двух обособленных зон в эктодерме эмбриона, отвечающих за формирование правой и левой створок (Jacobs et al., 2000), в отличие от гастропод и скафопод, у которых эта зона единая (Waninger et al., 2008). Другое, более принципиальное отличие двустворчатых моллюсков от всех остальных классов типа выражается в особом характере дробления яйца – деление blastomeres происходит без образования типичного «моллюскового креста» (Verdonk, van den Biggelaar, 1983). Поэтому есть все основания полагать, что обособление группы произошло ранее, чем оформились двустворчатые кембрийские группы, и двустворки имеют более древние корни. В пользу такого предположения свидетельствует полное отсутствие слонных желез, радулы и каких-либо ее зачатков у двустворчатых моллюсков, в том или ином виде облигатно присутствующих у остальных представителей типа. Однако последние независимые молекулярно-филогенетические анализы (Kokot et al., 2011; Vinther et al., 2011) противоречат столь древнему происхождению Bivalvia и «упорно» помещают их в качестве сестринской группы к гастроподам.

Таким образом, в терминальном венде – начале раннего кембрия сформировались четыре класса типа Mollusca: Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda и Bivalvia. До позднего кембрия такая таксономическая структура типа сохранялась. Из середины верхнего кембрия Китая происходит род *Plectronoceras*, который интерпретируется как самый древний представитель головоногих (Chen, Teichert, 1983; Teichert, 1988; Nishiguchi, Mapes, 2008). Раковина плектроноцерасов относительно мелкая (~5–10 мм), слабо цирктоконическая, эндогастрическая. Внутри в апикальной части обнаружена система из часто расположенных перегородок и простой вентральной сифон (Chen, Teichert, 1983; Kröger et al., 2011). Наличие септ и пронизывающего их сифона гарантирует положение *Plectronoceras* в классе Scaphopoda. Е. Дзик на основе изучения протоконхов кембрийских хиолитов (вымершая группа неясного систематического положения) предложил оригинальную гипотезу происхождения цефалопод от циркотецид с округлым сечением раковины (Dzik, 1981b). Он заметил, что образование апикальных перегородок – характерная черта для раковин хиолитов и гастропод. Последние исключаются из возможных предков цефалопод, так как обладают ярко выраженной внутренней асимметрией, сформированной в ходе онтогенетической торсии, но у цефалопод подобной анатомической асимметрии не наблюдается. Таким образом, циркотецидные хиолиты могли быть предками головоногих. Следует заметить, что большинство специалистов рассматривают хиолитов в ранге самостоятельного типа в группе лототрохозой, сближая их с сипункулидами или брахиоподами, поэтому родство хиолитов с моллюсками сомнительно (Runnegar et al., 1975; Сысоев, 1976; Pojeta, 1987; Parkhaev, Demidenko, 2010), хотя существует и другое мнение о систематическом положении хиолитов (Сысоев, 1960; Marek, Yochelson, 1976; Dzik, 1978; Malinky, Yochelson, 2007).

Наиболее общепринятой гипотезой происхождения цефалопод (Nishiguchi, Mapes, 2008; Kröger et al., 2011) является их происхождение от позднекембрийского рода моноплакофороподобных моллюсков *Knightoconus* (Yochelson et al., 1973; Webers, Yochelson, 1989). Раковина *Knightoconus* относительно крупная (до 70 мм высотой), слабо цирктоконическая несет множественные апикальные септы. То есть, морфология раковины найтоконуса крайне близка к таковой плектроноцераса, однако какие-либо признаки сифона у первого отсутствует, что определяет положение *Knightoconus* еще среди моноплакофор, а не цефалопод. Формирование уникального гидростатического аппарата – «поплавка» – фрагмента, заполненного газом или жидкостью, по плотности уступающей морской воде, является основной апоморфией класса. Дальнейшая радиация группы обеспечивалась за счет усовершенствования как самого «поплавка» (различные сифональные и внутрикамерные структуры), так и морфогенетических преобразований мантии и ноги, сформировавших реактивный двигательный аппарат (Барсков, 1989). В конце позднего кембрия число родов головоногих немного увеличилось (Chen, Teichert, 1983), но настоящую вспышку разнообразия они дали уже в ордовике (Teichert, 1988).

В кембрии достоверных представителей классов Scaphopoda и Aplacophora не отмечено. И хотя их происхождение более позднее и не имеет отношения к кембрийской радиации моллюсков, для полноты картины эволюции типа Mollusca мы кратко остановимся

на происхождении данных классов. Предположительно самые древние скафоподы происходят из ордовика США – *Rhytidentalium kentuckyensis* и *Plagioglypta iowensis* (Bretsky, Bermingham, 1970; Pojeta, Runnegar, 1979). Но существуют мнения, что эти формы не относятся к скафоподам, а являются трубками полихет (Engeser, Riedel, 1996; Lamprell, Nealy, 1998; Yochelson, 1999, 2004). Древнейшие скафоподы рецентного отряда *Dentaliida* обнаружены в миссисипии (карбон) США (Yochelson, 1999, 2004; Reynolds, Steiner, 2008). Предки скафопод достоверно неизвестны, предполагается что они происходят от вымершего класса псевдодвусторчатых моллюсков – *Rostroconchia*. Долгое время скафопод помещали в группу *Diasoma* (*Rostroconchia* + *Bivalvia* + *Scaphopoda*) – первично латерально уплощенных моллюсков (Runnegar, Pojeta, 1974, 1985, 1992; Runnegar, 1996), предполагая более тесные родственные связи между этими классами моллюсков, чем с классами группы *Cyrtosoma* (*Cephalopoda* + *Gastropoda*) – первично дорсовентрально удлинённых мягкотелых. Однако эмбриологические данные показали, что скафоподы ближе к группе *Cephalopoda* + *Gastropoda*, так как закладка их раковины представляет собой единую зону (Wanninger, Haszprunar, 2001). Обнаружение цефалического ретрактора на личиночной стадии скафопод (Wanninger, Haszprunar, 2002) также подтверждает это родство, так как этот мускул присутствует только у гастропод и цефалопод. По новейшим молекулярным данным (Kocot et al., 2011) скафоподы считаются сестринской группой кладе *Pleistomollusca* (*Gastropoda* + *Bivalvia*), что еще больше запутывает выяснение родства скафопод с остальными классами типа *Mollusca*.

Продолжительное время группа *Aplacophora* (классы *Solenogastres* и *Caudofovata*) была известна только в рецентном состоянии, хотя предполагалось, что червеобразные безраковинные аплакофоры – самые примитивные моллюски, наиболее близкие к предковым формам (Haszprunar et al., 2008). Но недавно были описаны и ископаемые беспанцирные. Родственные взаимоотношения бороздчатообрюхих и ямкохвостых противоречивы (Todt et al., 2008): одни специалисты считают их сестринскими группами в пределах клады *Aplacophora* (Scheltema, 1988, 1993, 1996; Ivanov, 1996), другие признают полифилию последней (Salwini-Plawen, 1980, 1981, 1985; Salwini-Plawen, Steiner, 1996). Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям (Kocot et al., 2011; Vinther et al., 2011) *Solenogastres* и *Caudofovata* образуют монофилетическую группу *Aplacophora*, которая, в свою очередь, вместе с полиплакофорами образует монофилетическую кладу *Aculifera* – сестринскую группу кладе *Conchifera* (*Cephalopoda* + *Scaphopoda* + *Bivalvia* + *Gastropoda*). Отметим, что группа *Aculifera* как реальный таксон получила эмбриологическое и палеонтологическое подтверждение.

Исследования раннего онтогенеза бороздчатообрюхих выявили наличие семи серийно расположенных поперечных зон, лишенных склеритов, на дорсальной стороне личинки (Scheltema, Ivanov, 2002). На дорсальной стороне трохофорной личинки ямкохвостого моллюска *Chaetoderma* были обнаружены семь поперечных рядов клеток – спикуюлобластов, способных секретировать карбонат кальция (Nielsen et al., 2007). Эти семь «голых» зон бороздчатообрюхих и семь рядов спикуюлобластов ямкохвостых моллюсков гомологизируются с зонами закладки раковинных пластинок полиплакофор (Scheltema, Ivanov, 2002; Vinther et al., 2011). Палеонтологический материал также свидетельствует в пользу таких предположений. Находки аплакофороподобного ископаемого *Acaenoplax haaya* из силурийского лагерштатта Великобритания (Sutton et al., 2001a, b, 2004) демонстрирует семь спинных пластинок, гомологии которых с раковинными пластинками хитонов несомненны (но см. Steiner, Salwini-Plawen, 2001). Находки позднеордовикских хитонов *Helminthochiton thraivensis* с редуцированной ногой (Donovan et al., 2010) морфологически связывают полиплакофор с развитой ногой и аплакофор, у которых нога в значительной степени редуцирована (Vinther et al., 2011). Таким образом, происхождение аплакофор от хитоноподобных предков подтверждается данными палеонтологии и эмбриологии. Это сохраняет монофилию группы аплакофор, и убеждает в том, что они не являются самыми примитивными моллюсками, а скорее специализированной прогенетической группой – как предполагалось ранее (Scheltema, 1988, 1993, 1996; Ivanov, 1996).

В заключении анализа кембрийского этапа эволюции моллюсков остановимся на представителях единственного вымершего класса моллюсков – *Rostroconchia*. Несмотря на то, что класс как таксон был установлен 40 лет назад (Pojeta et al., 1972), мы мало знаем о функциональной морфологии, палеобиологии группы, и как следствие – о ее систематике

и филогенетических отношениях. До выделения класса ростоконокхй известные представители группы, преимущественно позднепалеозойские конокардииды, рассматривались как aberrantная группа двустворчатых моллюсков (Pojeta, Runnegar, 1976). Тот факт, что исключительное большинство находок представлено сомкнутыми створками объяснялся инфантным образом жизни моллюсков. Дж. Пожета с соавторами (Pojeta et al., 1972; Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta, Runnegar, 1976) предложил идею о самостоятельности группы как отдельного класса моллюсков. Аргументами в их концепции были: наличие непарного протоконха, отсутствие замка и лигамента, отсутствие мускулов-замыкателей створок. Тем самым, авторы выдвинули идею о независимости от пелеципод происхождения двустворчатой раковины у *Rostroconchia*. Находки закрытых раковин объяснялись тем, что соединение створок по дорсальной стороне было неподвижным, а не шарнирным как у пелеципод, и створки были сомкнуты всегда. Лишь в кратковременные периоды роста зона соединения ломалась, раковина приоткрывалась, нарастала по периметру и вновь «залечивала» карбонатом кальция трещины в дорсальной зоне соединения створок.

Я.И. Старобогатов (1977) критиковал данную гипотезу, считая ростоконокхй группой двустворчатых моллюсков, близкой к надотряду *Septibranchia*. Наибольшие сомнения у него вызывала неподвижность створок относительно друг друга и невозможность непрерывного роста. Действительно, существует противоречие между прерывистым процессом образования разломов и непрерывным ростом, который можно предполагать по наличию тонких и частых линий нарастания, заметных на многих раковинах ростоконокхй. Старобогатов предположил, что структура, которую Пожета с соавторами приняли за протоконх, в действительности является наружным лигаментом, раскрывающим створки. А внутренним лигаментом – антагонистом является пегма, закрывавшая створки (необходимой в «закрывателе» очевидна при редуцированных мускулах-аддукторах). Пегма на поздних стадиях онтогенеза при прекращении роста организма могла в значительной степени кальцифицироваться. Такой мощный «замок» и обеспечивает сохранность раковин в ископаемом состоянии с сомкнутыми створками. Подобная идея об организации ростоконокхй как своеобразной группы двустворчатых моллюсков кажется нам более приемлемой, чем модель Пожеты, требующая обязательного разлома створок для обеспечения роста раковины. Но необходимо заметить, что некоторые представители группы, такие как ордовикские *Pinnocaris* (Peel, 2004), вне всякого сомнения, демонстрируют непарный, причем спирально завитый протоконх, что исключает интерпретацию данной конкретной структуры как лигамента.

Мы видим лишь один возможный способ решения этого противоречия. Вероятно, что группа ростоконокхй неоднородна в систематическом отношении, и в ней объединены представители разных групп и классов моллюсков. Скорее всего, конокардиоидные формы действительно являются двустворчатыми моллюсками, и к ним применима реконструкция Старобогатова. Формы наподобие *Pinnocaris* ближе к гелиционеллоидным моллюскам, если принять что интерпретация Дж. Пила об их эндогастричности не верна (Peel, 2004, 2006). Действительно, сравнивая строение пиннокарисов, например, со стеноцидами *Eurekaregma* (MacKinnon, 1985), можно заметить схожую структуру на боковой поверхности обоих ископаемых. Это пара косых складок, идущих от вершины раковины вентрально. Так как *Eurekaregma* – скорее всего эндогастрическая форма (по нашей реконструкции это эндогастрические брюхоногие, по реконструкции Пила – эндогастрические бесторсионные гелиционеллиды), пластинки направлены косо вперед. Если эти структуры у *Eurekaregma* и *Pinnocaris* гомологичны, а внешнее их сходство очевидно и сомнений не вызывает, то при аналогичной ориентации этих пластин раковина пиннокариса эндогастрична, так как завиток протоконха ориентирован назад. Поэтому их вполне можно отнести к гелиционеллоидным моллюскам. Возможно и другие ордовикские риберииды – близки к этой группе древнейших брюхоногих, но это требует отдельного изучения. Поэтому, нам представляется, что ростоконокхй – сборная группа, объединяющая конвергентно близких по организации пелеципод с настоящей двустворчатой раковины и одностворчатых моллюсков, систематическое положение которых нуждается в уточнении. Достоверных находок «ростоконокхй» в кембрии практически не отмечено, за исключением нескольких сомнительных позднекембрийских форм, и их основная радиация началась в ордовике (Pojeta, Runnegar, 1976).

8. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В главе монографически описаны таксоны кембрийских полиплакофор (таксоны рангом от подкласса до группы семейства), моноплакофор и брюхоногих моллюсков (таксоны рангом от подкласса до группы рода). В описание включены ревизованные автором синонимика, диагноз, состав, сравнение и распространение, при необходимости – приведены замечания. Таким образом, описаны 3 класса, 4 подкласса (1 установлен автором), 5 отрядов (1 установлен автором), 4 надсемейства, 14 семейств (1 установлено автором), 6 подсемейств (1 установлено автором). Изучены и ревизованы 177 родов, из которых признаны валидными и монографически описаны 92 рода (16 установлены автором), 85 родов по различным причинам признаны невалидными.

8.1. Класс *Polyplacophora de Blainville, 1816*

Подкласс *Diplacophora Vinther et Nielsen, 2005*

Отряд *Sachitida He, 1980*

Надсемейство *Siphogonuchitoidea Qian, 1977*

Семейство *Siphogonuchitidae Qian, 1977*

Надсемейство *Halkierioidea Poulsen, 1967*

Семейство *Halkieriidae Poulsen, 1967*

Подсемейство *Halkieriinae Poulsen, 1967*

1. Род *Ocyrurus Liu, 1979*

2. Род *Eohalobia Jiang in Luo et al., 1982*

Подсемейство *Sachitinae Meshkova, 1969*

Семейство *Wiwaxiidae Walcott, 1911*

8.2. Класс *Monoplacophora Odnor in Wenz, 1940*

Семейство *Maikhanellidae Missarzhevsky, 1989*

3. Род *Xiadongoconus Yu, 1979*

4. Род *Sanopoconus Jiang in Luo et al., 1982*

5. Род *Maikhanella Zhegallo in Voronin et al., 1982*

6. Род *Jakobina Kerber, 1988*

7. Род *Aegides Jiang, 1980*

8. Род *Purella Missarzhevsky, 1974*

9. Род *Yunnanopleura Yu, 1987*

8.3. Класс *Gastropoda Cuvier, 1797*

Подкласс *Archaeobranchia Parkhaev, 2001*

Отряд *Helcionelliformes Golikov et Starobogatov, 1975*

Надсемейство *Helcionelloidea Wenz, 1938*

Семейство *Helcionellidae Wenz, 1938*

Подсемейство *Helcionellinae Wenz, 1938*

10. Род *Truncatoconus Yu, 1979*

11. Род *Calyptroconus Parkhaev in Gravestock et al., 2001*

12. Род *Asiapatella Parkhaev et Zhegallo in Parkhaev et Demidenko, 2010*

13. Род *Aegitellus Feng, Sun et Qian, 2000*

14. Род *Scenella Billings, 1872*

15. Род *Pseudoscenella Starobogatov et Moskalev, 1987*

16. Род *Aequiconus Parkhaev in Gravestock et al., 2001*

17. Род *Emarginoconus Yu, 1979*

18. Род *Helcionella Grabau et Shimer, 1909*

19. Род *Bemella Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969*

20. Род *Igorella Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969*

21. Род *Tichkaella Geyer, 1986*

22. Род *Ilsanella Missarzhevsky, 1981*

23. Род *Eocyrtolites Yu, 1986*

24. Род *Tuoraconus Missarzhevsky, 1989*

25. Род *Absidaticonus Yue in Xing et al., 1984*

26. Род *Randomia Matthew, 1899*

27. Род *Tannuella Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969*

28. Род *Hampilina Kobayashi, 1958*

29. Род *Actinoconus Yu, 1979*

30. Род *Asperoconus Yu, 1979*

31. Род *Eosoconus Yu, 1979*

31. Род *Merismoconcha* Yu, 1979
 33. Род *Prosinuites* Poulsen, 1967
 34. Род *Postacanthella* Yue in Xing et al., 1984
 35. Род *Marocella* Geyer, 1986
 36. Род *Fenqiaronia* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 Подсемейство *Yangtzeconinae* Yu, 1979
 37. Род *Ceratoconus* Chen et Zhang, 1980
 38. Род *Salanyella* Missarzhevsky, 1981
 39. Род *Yangtzeconus* Yu, 1979
 40. Род *Obtusoconus* Yu, 1979
 41. Род *Miroconulus* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 42. Род *Anuliconus* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 43. Род *Pararaconus* Runnegar, 1990
 44. Род *Daedalia* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 Семейство *Carinopeltidae* Parkhaev, nom. nov.
 45. Род *Protoconus* Yu, 1979
 46. Род *Carinopelta* Parkhaev, nom. nov.
 47. Род *Gonamella* Valkov et Karlova, 1984
 48. Род *Mastakhella* Missarzhevsky, 1989
 Семейство *Coreospiridae* Knight, 1947
 49. Род *Latouchella* Cobbold, 1921
 50. Род *Pseudoyangtzespira* Bokova, 1990
 51. Род *Asperconella* Landing in Landing et Bartowski, 1996
 52. Род *Humilispira* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 53. Род *Kutanja* Kruse, 1991
 54. Род *Coreospira* Saito, 1936
 Надсемейство *Yochelcionelloidea* Runnegar et Jell, 1976
 Семейство *Securiconidae* Missarzhevsky, 1989
 55. Род *Securiconus* Jiang, 1980
 56. Род *Rugaeconus* Vassiljeva, 1990
 57. Род *Figurina* Parkhaev in Gravestock et al., 2001
 58. Род *Xianfengella* He et Yang, 1982
 59. Род *Obscurella* Vassiljeva, 1990
 60. Род *Parailsanella* Zhegallo in Voronina et al., 1987
 61. Род *Mackinnonia* Runnegar in Bengtson et al., 1990
 62. Род *Leptostega* Geyer, 1986
 63. Род *Trenella* Parkhaev, 2001
 64. Род *Tubatoconus* Feng, Sun et Qian, 2000
 65. Род *Horsegullia* Parkhaev, 2004
 66. Род *Oelandia* Westergård, 1936
 67. Род *Dorispira* Parkhaev in Parkhaev et Demidenko, 2010
 68. Род *Perssuakiella* Peel, 1988
 69. Род *Acanthotheca* Vendrasco, Kouchinsky, Porter et Fernandez, 2011
 Семейство *Stenothecidae* Runnegar et Jell, 1980
 Подсемейство *Stenothecinae* Runnegar et Jell, 1980
 70. Род *Anabarella* Vostokova, 1962
 71. Род *Chuiiella* Gubanov et Peel, 2001
 72. Род *Mellopegma* Runnegar et Jell, 1976
 73. Род *Stenotheca* Salter in Hicks, 1872
 74. Род *Eurekapegma* Mackinnon, 1985
 Подсемейство *Watsonellinae* Parkhaev, 2001
 75. Род *Watsonella* Grabau, 1900
 Семейство *Yochelcionellidae* Runnegar et Jell, 1976
 76. Род *Eotebenna* Runnegar et Jell, 1976
 77. Род *Yochelcionella* Runnegar et Pojeta, 1974
 78. Род *Runnegarella* Parkhaev, 2002
 79. Род *Enigmaconus* Mackinnon, 1985
 Отряд *Pelagielliformes* Mackinnon, 1985
 Семейство *Pelagiellidae* Knight, 1956
 80. Род *Pelagiella* Matthew, 1895

81. Род *Costipelagiella* Horný, 1964
 82. Род *Tannuspira* Missarzhevsky, 1989
 Семейство Aldanellidae Linsley et Kier, 1984
 83. Род *Aदानella* Vostokova, 1962
 Подкласс Divasibranchia Minichev et Starobogatov, 1979
 Отряд Khairkhaniiformes Parkhaev, 2001
 Семейство Khairkhaniidae Missarzhevsky, 1989
 84. Род *Khairkhania* Missarzhevsky, 1981
 85. Род *Michniakia* Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966
 86. Род *Porcaconus* Qian et Xiao, 1984
 87. Род *Protowenella* Runnegar et Jell, 1976
 88. Род *Ardrossania* Runnegar in Bengtson et al., 1990
 89. Род *Philoxenella* Vostokova, 1962
 90. Род *Barskovia* Golubev, 1976
 91. Род *Xinjispira* Yu et Rong in Yu, 1987
 Подкласс Dextrobranchia Minichev et Starobogatov, 1975
 Отряд Onychochiliformes Minichev et Starobogatov, 1979
 Семейство Onychochilidae Koken, 1925
 92. Род *Beshtashella* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В ходе проведенного исследования обозначены и решены основные проблемы палеобиологии древнейших моллюсков, а именно: строение раковинной мускулатуры и положение раковины на теле моллюска, характер циркуляционных токов в мантийной полости, наличие или отсутствие торсии в онтогенезе, причины и характер формирования асимметрии. В частности, целенаправленные микроструктурные исследования выявили, что поверхность ядер кембрийских моллюсков в микроскульптурном отношении неоднородна – на фоне более или менее однообразной по орнаментации поверхности ядер выделяются зоны с отчетливой ячеистой микроскульптурой. Показано, что зоны ячеистой микроскульптуры расположены именно в тех местах, где, в соответствии с функциональными соображениями, следующими из морфологии раковины, должны прикрепляться раковинные мускулы. Установлено, что у спиральнозавитых форм (Coreospiridae, Aldanellidae и Onychochilidae) раковинная мускулатура крепилась в подвершинной области, у колпачковидных форм (Helcionellidae) – на дорсальной стороне. Сравнительное изучение выявило, что аналогичная ячеистая микроскульптура наблюдается на отпечатках мускулов у современных моллюсков, что подтверждает выводы относительно кембрийских форм. Полученные данные дают ряд важных указаний ряд особенностей внутренней организации гелиционеллоидных моллюсков. Так, колюмеллярное прикрепление раковинных мускулов у Coreospiridae и Aldanellidae свидетельствует об эндогастричности этих групп. Показано, что функция внутренних складок в раковинах гелиционеллид интерпретируется совершенно аналогичным образом, как и функция колумеллярных складок современных брюхоногих. Соответственно, несущий складки подвершинный край раковины гелиционеллид следует считать задним, что является дополнительным подтверждением в пользу наличия колумеллярной мускулатуры у кембрийских гелиционеллоидных моллюсков со спиральной раковиной и, как следствие, их эндогастричности.

На основе строения морфологических элементов раковины, участвующих в вододвижении (сифоны, желобки, синусы устьевого края), реконструирована схема циркуляционных токов в мантийной полости кембрийских моллюсков. Показано, что задний snorkel *Yochelcionella* являлся вводящей структурой, что подтвердилось функциональным анализом гомологичной структуры – подвершинного синуса близкородственного рода *Eotebenna*. Выказано предположение, что периферический валик Carinopeltidae – специализированная структура для вывода воды из мантийной полости с переднего края устья. В результате сделан вывод о том, что гелиционеллоидные моллюски претерпевали торсионный процесс и должны относиться к брюхоногим моллюскам.

На основе морфофункционального анализа раковин предложен оригинальный механизм формирования асимметрии у гелиционеллид. Выказано предположение, что у гелиционеллид асимметрия мантийного комплекса возникает не вследствие асимметрии

раковины, а в результате неравнозначности токов воды, приходящих к правому и левому ктенидиям в сбалансированной, но слегка асимметричной раковине. Лишь после возникновения внутренней асимметрии животного возникает возможность формирования асимметричной трохонидной раковины. Рассмотрены случаи проявления хиральности раковин у асимметричных кембрийских форм. Показано, что для древнейших брюхоногих моллюсков, также как и для более молодых и современных представителей класса, были характерны хиральные aberrации, выражающиеся в появлении аномальных экземпляров с противоположным наведением раковины. Как и для современных гастропод, для кембрийских моллюсков предполагается возможность видообразования путем мутаций в локусе генома, обуславливающим хиральность. В отличие от современных моллюсков, для древнейших брюхоногих пока не отмечено существование хиральных морф в пределах одного вида, но предполагается наличие видов – хиральных «двойников».

Изучена морфология протоконха и особенности раннего онтогенеза гелиционеллоидных моллюсков. Наличие протоконха и септ в начальной части раковины алданелл и строгий характер их расположения исключает предположения о возможном положении алданеллид среди седентарных полихет, подтверждая их моллюсковую природу. Морфологическая близость протоконха алданелл с личиночными раковинами низших брюхоногих свидетельствует о положении семейства в одной из базальных групп гастропод. Показано, что протоконх алданелл морфологически занимает промежуточное положение между удлинненными, колоколовидными протоконхами пателлоидных брюхоногих и турбоспиральными малооборотными протоконхами низших лектинибранхий. Проанализированы оригинальные данные по размерам эмбриональных раковин кембрийских брюхоногих, основанные на измерениях протоконхов и апикальных частей внутренних ядер с выраженными пережимами. Установлен большой диапазон размеров протоконхов у кембрийских моллюсков – от 80–90 мкм до 400 мкм, редко более. Предполагается, что уже в кембрийское время среди древнейших моллюсков были представители, обладавшие личинками как с прямым развитием в бентосе (формы с крупными протоконхами), так и с планктонным лецитотрофным развитием (формы с мелкими протоконхами), что противоречит некоторым моделям развития древнейших Metazoa. Для выяснения возможности планктонного развития проанализированы палеогеографические данные о распространении кембрийских моллюсков. Выявлено широкое распространение ряда видов кембрийских моллюсков в палеобассейнах удаленных регионов мира, что убедительно показывает существование видов с планктонной стадией в онтогенезе уже в раннем кембрии.

2. Рассмотрено развитие взглядов на систематическое положение гелиционеллоидных моллюсков. Показано, что в настоящее время конкурируют три основные гипотезы на природу этих организмов, предполагается что они: 1) примитивные гастроподы; 2) моноплакофоры; 3) относятся к отдельным классам моллюсков, исчезнувшим уже в раннем палеозое.

На основе особенностей морфологии раковин гелиционеллоидных моллюсков и реконструкции их внутренней организации сделан вывод, что гелиционеллоидные моллюски – древнейшие брюхоногие. Сформулирован оригинальный диагноз группы: моллюски, претерпевшие торсию, с эндогастрической, изначально симметричной раковинной (колпачковидной или планоспиральной), мантийный комплекс органов симметричный с примитивным задне-передним током воды внутри мантийной полости. Такой диагноз оправдывает выделение гелиционеллоидных моллюсков в качестве отдельного подкласса брюхоногих – *Archaeobranchia*. Установлено, что представители подкласса появились в позднем докембрии (верхи немакит-далдына) – раннем кембрии (основание томмота). Разработана оригинальная система гелиционеллоидных моллюсков и предложен филогенетический сценарий развития группы. Показано, что подкласс – монофилиетическая группа, состоящая состоит из восьми семейств, сгруппированных в два отряда. Археобранхий были наиболее разнообразны в раннем и среднем кембрии и дожили до ордовика. Самые примитивные формы обладали колпачковидной раковинной с центральной или субцентральной вершиной и планарным устьем без каких-либо вырезок. Два основных морфогенетических тренда лежат в основе радиации подкласса *Archaeobranchia*: (1) формирование и развитие структур, повышающих эффективность циркуляции воды (синусы устьевого края, желобки, валики и сифоны для ввода или вывода воды); (2) формирование спирально закрученной раковины. Показано, что среди кембрийских моллюсков наиболее разнообразной группой в морфологическом и систематическом аспектах были гели-

ционеллоидные моллюски – древнейшие представители класса брюхоногих. Основная часть кембрийских брюхоногих образует подкласс Archaeobranchia, включающий два отряда – Helcionelliformes (сем. Helcionellidae, Coreospiridae, Carinopeltidae, Securiconidae, Stenothecidae и Yochelcionellidae) и Pelagielliformes (сем. Aldanellidae и Pelagiellidae).

Изучение морфологии раковин археобранхий позволило сделать предположение о его филогенетических связях с крупными таксонами брюхоногих. Предполагается, что подкласс Archaeobranchia может быть прямо или опосредованно связан с представителями пяти современных подклассов: Cyclobranchia, Scutibranchia, Pectinibranchia, Divasibranchia и Dextrobranchia, а три эутиневральные подкласса (Sinistrobranchia, Opistobranchia и Pulmonata) являются более поздними производными дивазибранхий. Таким образом, подкласс Archaeobranchia может считаться фундаментом ранней эволюции класса Gastropoda.

4. В итоге работы охарактеризован кембрийский этап эволюции типа Mollusca. На основе разнообразных данных показано, что классы Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda и Bivalvia обособились на рубеже докембрия – кембрия, т. е. с начала палеонтологически документированной эволюционной истории типа, а предположение об их более позднем происхождении неубедительно. Другие классы моллюсков возникли позднее: Cephalopoda – в позднем кембрии, Scaphopoda – в ордовике, Aplacophora – в силуре.

5. Монографически описаны таксоны кембрийских полиплакофор (таксоны рангом от подкласса до группы семейства), моноплакофор и брюхоногих моллюсков (таксоны рангом от подкласса до группы рода). В описание включены ревизованные автором синонимика, диагноз, состав, сравнение и распространение, при необходимости приведены замечания. Таким образом, описаны 3 класса, 4 подкласса (1 установлен автором), 5 отрядов (1 установлен автором), 4 надсемейства, 14 семейств (1 установлено автором), 6 подсемейств (1 установлено автором). Изучены и ревизованы 177 родов, из которых признаны валидными и монографически описаны 92 рода (16 установлены автором), 85 родов по различным причинам признаны невалидными.

ВЫВОДЫ

1. В результате изучения функциональной морфологии раковин древнейших гелиционеллоидных моллюсков реконструированы важные элементы их организации – наличие эндогастрической раковины, трех пар раковинных мускулов у колпачковидных форм и одного колумеллярного мускула у спиральнозавитых форм, передней мантийной полости, заднее-переднего направления циркуляционных токов в мантийной полости. Данный план строения характеризует гелиционеллоидных моллюсков как примитивных гастропод.

2. Древнейшие представители брюхоногих – гелиционеллоидные моллюски представляли наиболее разнообразную группу кембрийских моллюсков в морфологическом и таксономическом аспектах. Основная часть кембрийских брюхоногих образует подкласс Archaeobranchia, включающий два отряда – Helcionelliformes (сем. Helcionellidae, Coreospiridae, Carinopeltidae, Securiconidae, Stenothecidae и Yochelcionellidae) и Pelagielliformes (сем. Aldanellidae и Pelagiellidae).

3. Подкласс Archaeobranchia является «фундаментом» дальнейшей эволюции класса Gastropoda – в качестве потомков археобранхий могут рассматриваться крупные группы брюхоногих: подклассы Cyclobranchia (=Patellogastropoda), Scutibranchia (=Vetigastropoda без Trochoidea, Turbinoidea и Seguenzioidea), Pectinibranchia (Trochoidea, Turbinoidea и Seguenzioidea + Caenogastropoda) и группа Heterobranchia (подклассы Divasibranchia, Dextrobranchia, Sinistrobranchia и Opistobranchia).

4. Классы Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda и Bivalvia обособились на рубеже докембрия – кембрия, т. е. с начала палеонтологически документированной эволюционной истории типа Mollusca, а предположение об их более позднем происхождении неубедительно. Другие классы моллюсков возникли позднее: Cephalopoda – в позднем кембрии, Scaphopoda – в ордовике, Aplacophora – в силуре.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии:

- 1) Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В., Шабанов Ю.Я., Абаимова Г.П., Демиденко Ю.Е., Карлова Г.А., Коровников И.В., Лучинина В.А., Малаховская Я.Е., **Пархаев П.Ю.**, Пегель Т.В., Скорлотова Н.А., Сундуков В.М., Сухов С.С., Фёдоров А.Б., Киприянова Л.Д. Кембрий Сибирской платформы. Книга 1: Алдано-Ленский регион. Москва: ПИН, 2008. 300 с.
- 2) Пегель Т.В., Сухов С.С., Шабанов Ю.Я., Сундуков В.М., Федоров А.Б., Егорова Л.И., Салихова А.К., Коровников А.В., Лучинина В.А., Журавлев А.Ю., **Пархаев П.Ю.**, Демиденко Ю.Е. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири (в девяти книгах). Кембрий Сибирской платформы. Новосибирск: Гео, 2012, 420 с.
- 3) Розанов А.Ю., **Пархаев П.Ю.**, Демиденко Ю.Е. и др. Ископаемые из стратотипов ярусов нижнего кембрия. М.: ПИН РАН, 2010. 228 с.
- 4) **Parkhaev P.Yu.** Molluscs and siphonocochns // The Cambrian Biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia. Alexander E.M., Jago J.B., Rozanov A.Yu. Zhuravlev A.Yu. (Eds.). Moscow: MAIK Nauka, 2001. P. 133–210.
- 5) **Parkhaev P.Yu.** Chapter 3: The Early Cambrian Radiation of Mollusca // Phylogeny and Evolution of the Mollusca / Eds. W.F. Ponder and D.R. Lindberg. Berkeley: Univ. California Press, 2008. P. 33–69.
- 6) **Parkhaev P.Yu.**, Demidenko Yu.E. Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun Section (Yunnan, China), and Taxonomy and Systematics of the Cambrian Small Shelly Fossils of China // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 8. P. 883–1161.

Статьи:

- 7) Демиденко Ю.Е., Жегалло Е.А., **Пархаев П.Ю.**, Шувалова Ю.В. О возрасте фосфоритов хубсугульского бассейна (Монголия) // Докл. Акад. наук. 2003. Т. 389. № 4. С. 501–505.
- 8) Демиденко Ю.Е., **Пархаев П.Ю.** Таксономическое разнообразие раннекембрийской мелкораковинной фауны Китая // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 492–505.
- 9) Демиденко Ю.Е., **Пархаев П.Ю.** Фаунистические комплексы зоопроблематик и моллюсков нижнего кембрия Ленно-Алданского района Сибири // XIII Междунар. Полевая конф. Рабочей группы по ярусному расчленению кембрия. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2008. С. 12–17.
- 10) **Пархаев П.Ю.** Siphonocochna – новый класс раннекембрийских двустворчатых организмов // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 3–16.
- 11) **Пархаев П.Ю.** Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – гельционеллид. Статья 1 // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 32–39.
- 12) **Пархаев П.Ю.** Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – гельционеллид. Статья 2 // Палеонтол. журн. 2001а. № 5. С. 20–26.
- 13) **Пархаев П.Ю.** *Trenella bifrons* gen. et sp. nov. – новый гельционеллоидный моллюск из нижнего кембрия Южной Австралии // Палеонтол. журн. 2001б. № 6. С. 22–24.
- 14) **Пархаев П.Ю.** Филогенез и система кембрийских одностворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. 2002а. № 1. С. 27–39.
- 15) **Пархаев П.Ю.** Отпечатки мускулов кембрийских одностворчатых моллюсков и их значение для систематики // Палеонтол. журн. 2002б. № 5. С. 15–19.
- 16) **Пархаев П.Ю.** Новые данные по морфологии раковинной мускулатуры кембрийских гельционеллоидных моллюсков // Палеонтол. журн. 2004а. № 3. С. 27–29.
- 17) **Пархаев П.Ю.** *Horsegullia* nom. nov. – новое замещающее родовое название для кембрийских брюхоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2004б. № 5. С. 106.
- 18) **Пархаев П.Ю.** Малакофауна быстринской свиты Восточного Забайкалья // Палеонтол. журн. 2004в. № 6. С. 9–25.
- 19) **Пархаев П.Ю.** Кембрийские гельционеллоидные моллюски как фундамент эволюции класса Gastropoda // Современная Российская палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2005а. С. 63–84.
- 20) **Пархаев П.Ю.** Два новых вида кембрийских гельционеллоидных моллюсков с севера Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 2005г. № 6. С. 43–46.
- 21) **Пархаев П.Ю.** О роде *Auricullina* Vassiljeva, 1998 и раковинных порых кембрийских гельционеллоидных моллюсков // Палеонтол. журн. 2006а. № 1. С. 20–32.
- 22) **Пархаев П.Ю.** Новые данные по морфологии древнейших брюхоногих моллюсков рода *Aldanella* Vostokova, 1962 (Archaeobranchia, Pelagielliformes) // Палеонтол. журн. 2006б. № 3. С. 15–21.
- 23) **Пархаев П.Ю.** Адаптивная радиация кембрийских гельционеллоидных моллюсков (Gastropoda, Archaeobranchia) // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006в. С. 282–296.

- 24) **Пархаев П.Ю.** Хиральность раковин кембрийских брюхоногих и синистральные представители рода *Aldanella* Vostokova, 1962 // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 3–9.
- 25) **Розанов А.Ю., Хоментовский В.В., Шабанов Ю.Я., Карлова Г.А., Варламов А.И., Лучинина В.А., Пегель Т.В., Демиденко Ю.Е., Пархаев П.Ю., Коровников И.В., Skorlotova N.A.** К проблеме ярусного расчленения нижнего кембрия // Стратиграф. Геол. корреляция. 2008. № 1. С. 3–21.
- 26) **Ушатинская Г.Т., Пархаев П.Ю.** Сохранение отпечатков и слепков клеток внешнего эпителия мантии в раковинах кембрийских брахиопод, моллюсков и проблематик // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 29–39.
- 27) **Demidenko Yu.E., Parkhaev P.Yu.** Taxonomy of the Cambrian small shelly fossils from China // Acta Micropaleontol. Sin. 2005. V. 22. Suppl. №. P. 29–30.
- 28) **Demidenko Yu.E., Zhegallo E.A., Parkhaev P.Yu., Shuvalova Yu.V.** Age of phosphorites from the Khubsugul Basin (Mongolia) // GFF. 2004. V. 126. Pt 1. P. 109.
- 29) **Parkhaev P.Yu.** New data on morphology of the shell muscles of the Cambrian Helcionelloid mollusks // GFF. 2004a. V. 126. Pt 1. P. 114–115.
- 30) **Parkhaev P.Yu.** The Cambrian 'basement' of gastropod evolution // The Rise and Fall of the Ediacaran Biota / Eds. P. Vickers-Rich, P. Komarower. Geol. Soc. L. Spec. Publ. 2007. V. 286. P. 415–421.
- 31) **Parkhaev P.Yu., Demidenko Yu.E.** Taxonomy of the Cambrian molluscs from China // Acta Micropaleontol. Sin. 2005. V. 22. Suppl. №. P. 139–140.
- 32) **Parkhaev P.Yu., Karlova G.A.** Taxonomic revision and evolution of Cambrian mollusks of the genus *Aldanella* Vostokova, 1962 (Gastropoda, Archaeobranchia) // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 10. P. 1145–1205.
- 33) **Parkhaev P.Yu., Karlova G.A., Rozanov A.Yu.** Taxonomy, stratigraphy and biogeography of *Aldanella attleborensis* – a possible candidate for defining the base of Cambrian Stage 2 // Bull. Museum Northern Arizona. 2001. № 67. P. 298–300.
- 34) **Ponder W.F., Parkhaev P.Yu., Beechey D.L.** A remarkable similarity in scaly shell structure in Early Cambrian univalved limpets (Monoplacophora; Maikhanellidae) and a Recent fissurellid limpet (Gastropoda: Vetigastropoda) with a review of Maikhanellidae // Molluscan Research. 2007. V. 27. № 3. P. 153–163.
- 35) **Rozanov A.Yu., Khomentovsky V.V., Shabanov Yu.Ya., Karlova G.A., Luchinina V.A., Pegel T.V., Demidenko Yu.E., Parkhaev P.Yu.** Stage subdivision of the Lower Cambrian // Acta Micropaleontol. Sin. 2005. V. 22. Suppl. №. P. 167–168.
- 36) **Rozanov A.Yu., Parkhaev P.Yu., Demidenko Yu.E., Skorlotova N.A.** *Mobergella radiolata* – a possible candidate for defining the base of Cambrian Series 2 and Stage 3 // Bull. Museum Northern Arizona. 2001. № 67. P. 304–306.

Тезисы:

- 37) **Демиденко Ю.Е., Пархаев П.Ю.** Мелкоракочинчатые ископаемые как основа зональной биостратиграфии нижнего кембрия Южной Австралии // Тез. докл. XLIX сес. ВПО «Палеонтология и природопользование». СПб: ВСЕГЕИ, 2003. С. 74–76.
- 38) **Жезалло Е.А., Пархаев П.Ю., Ушатинская Г.Т.** Моллюски или брахиоподы? // Тез. докл. XLIII сес. ВПО «Проблемы систематики и эволюции органического мира». СПб: ВСЕГЕИ, 1997. С. 27–29.
- 39) **Пархаев П.Ю.** Siphonoposcha - новый класс раннекембрийских двустворчатых организмов // Сб. докл. Всерос. симп. «Загадочные организмы в эволюции и филогении». М: ПИН РАН, 1996. С. 66–69.
- 40) **Пархаев П.Ю.** Гельционеллоидные моллюски – кембрийский тупик или фундамент эволюции брюхоногих? // Тез. докл. 1-ой Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов «Современная Российская палеонтология: классические и новейшие методы». М.: ПИН РАН, 2004г. С. 53–55.
- 41) **Пархаев П.Ю.** Древнейшие моллюски – полтора века изучения // Междунар. рабоч. совещ. «Происхождение и эволюция биосферы», Новосибирск: ИК СО РАН, 2005б. С. 230–231.
- 42) **Пархаев П.Ю.** Кембрийские алданеллиды – брюхоногие моллюски, парагастроподы или черви? // Тез. докл. 2-ой Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М.: ПИН РАН, 2005в. С. 53–55.
- 43) **Пархаев П.Ю.** Хиральность раковин кембрийских брюхоногих // Тез. докл. 3-ой Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М.: ПИН РАН, 2006г. С. 44–48.
- 44) **Пархаев П.Ю.** Морфогенез раковины и раковинной мускулатуры древнейших одностворчатых моллюсков // Тез. докл. конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии». М.: ПИН РАН, 2011. С. 37–39.
- 45) **Parkhaev P.Yu.** Early Cambrian Molluscan Stratigraphy of South Australia // Abst. The Wiman Meeting

2000. Uppsala: Uppsala Univ., 2000a. P. 20–21.
- 46) **Parkhaev P.Yu.** Functional morphology of Cambrian Univalved Molluscs // Abst. The Wiman Meeting 2000. Uppsala: Uppsala Univ., 2000b. P. 21–22.
- 47) **Parkhaev P.Yu.** Systematics of Cambrian Univalved Molluscs // Abst. The Wiman Meeting 2000. Uppsala: Uppsala Univ., 2000c. P. 22–23.
- 48) **Parkhaev P.Yu.** Ancient mollusks – 150-years of studying 500-Ma-old snails // Abst. 15 World Congr. Malacology, Perth, Western Australia. Perth: Western Australian Museum, 2004b. P. 113.
- 49) **Parkhaev P.Yu.** The earliest stage of gastropod evolution – a Cambrian basement // Abst. 32nd Int. Geol. Congr. 2004c. Pt 1. Abst. № 171–12. P. 804.
- 50) **Parkhaev P.Yu.** Early stages of molluscan evolution // Abstr. III International Conference «Biosphere Origin and Evolution». Rethymno, Creete, Greece, 16-20 October, 2011. P. 194–195.

Рис. 1. Полигональный микрорельеф поверхности мускульного отпечатка.

Рис. 2. Мускульные отпечатки (2а–2в) и реконструкция раковинной мускулатуры (2г, 2д) у *Vemella communis*.

Рис. 3. *Yochelcionella chinensis* (Pei, 1985) с раструбовидным snorkелем (3а) и предполагаемая функция snorkеля (3б).

Рис. 4. Внутренняя организация и схема циркуляции воды в раковине гельционеллоидных моллюсков.

Рис. 5. Предполагаемый механизм формирования асимметрии у гельционеллид.

Рис. 6. Морфология протоконхов кембрийских моллюсков рода *Aldanella*: 6а–6г – *A. operosa*, 6д–6ж – *A. sibirica*.

Рис. 7. Система и филогенетические отношения таксонов кембрийских гельционеллоидных моллюсков.

Рис. 8. Филогенетические отношения подклассов брюхоногих моллюсков и положение *Archaeobranchia*.

