

И. С. БАРСКОВ

**О СТРОЕНИИ ПРОТОКОНХА И ОНТОГЕНЕЗЕ БЕЛЕМНИТОВ
(COLEOIDEA, CEPHALOPODA)**

(Представлено академиком В. В. Меннером 9 X 1972)

В настоящее время существуют весьма противоречивые представления о стадиях индивидуального развития белемнитид и о последовательности образования отдельных слоев и элементов скелета. Большинство исследователей (⁵⁻⁸, ¹⁰) считает, что белемниты в онтогенезе проходили период личиночного развития, хотя существует мнение и о прямом развитии (⁴). Согласно представлениям одних авторов (⁸, ¹⁰), в личиночный период строился протоконх и часть фрагмокона, а ростр появлялся позже; другие исследователи (⁵, ¹³) считают, что на стадии личинки (или даже ранее) имелись не только указанные элементы, но и ростр; третьи полагают, что первоначально образовывался лишь начальный «примордиальный» ростр, а протоконх и фрагмокон формировались позднее (⁶, ⁷). По мнению большинства исследователей, личинка белемнитов была планктонной, но недавно (⁷) высказано мнение о ее активном нектонном образе жизни.

Столь большое разнообразие трактовок ранних стадий развития белемнитид связано, в первую очередь, с тем, что до последнего времени оставались неизвестными многие детали строения протоконха и его соотношение с другими частями скелета. В последние годы автором при помощи растрового электронного микроскопа (JSM-2) изучена структура слоев протоконха, начальных частей фрагмокона и ростра некоторых белемнитид (¹⁻³), выяснено соотношение между собой этих элементов раковины и отдельных их слоев. Строение начальных частей скелета белемнитид показано на рис. 1.

Протоконх представляет собой полусферическую камеру, полностью изолированную от остальной части фрагмокона. Призматические слои, образующие протоконх, не переходят в слои фрагмокона. Апикальная и боковые части протоконха сложены двумя слоями. Примерно на середине боковых сторон внутренний слой на отдельных участках отходит от наружного, образуя продольно вытянутые выпуклости внутрь протоконха (рис. 1В, Г). При заполнении полости протоконха вторичным кальцитом и образовании внутреннего ядра на последнем образуются соответствующие вдавленности (рис. 1Д, Е). Число вдавленностей и их расположение специфично, по крайней мере, для родов. Переднее ограничение протоконха (closing membrane) представляет собой продолжение указанных выше слоев, которые в передних углах протоконха сливаются в один слой. Первая перегородка — единственная из перегородок, состоящая из одного призматического слоя, продолжается в стенку фрагмокона, образуя внутренний слой стенки на всем ее последующем протяжении. Наружный слой двуслойной стенки фрагмокона — перламутровый; он не только слагает стенку, но и охватывает снаружи протоконх с боковых его сторон. В апикальной части этот слой отходит от слоев протоконха, между ним и наружным слоем протоконха образуется первично пустое пространство, имеющее в сечении серповидную форму. При диагенезе это пространство заполняется вторичным кальцитом, как и все первично «пустые» камеры фрагмокона и протоконх. Именно этот промежуток между слоями тракто-

вался ранее как особый морфологический элемент скелета — «примордиальный ростр». Совершенно ясно, что он не представляет собой какого-либо самостоятельного структурного элемента скелета, и ему не следует придавать значения в онтогенезе, он не может быть наиболее древней частью раковины, как полагали (^{6, 7}).

Полученные данные о строении начальных частей скелета белемнитид позволяют дать довольно однозначную картину последовательности образования слоев и элементов скелета, отвечающую этапам индивидуального развития. Совершенно очевидно, что наиболее «старым» элементом скелета является протоконх, потому что на него наслаиваются слои других скелетных элементов. Из двух слоев протоконха первым образовывался внутренний слой. Но если так, то внутренний слой мог сформироваться только как наружная раковина, ибо невероятно образование карбонатного слоя внутри на пустом пространстве полости протоконха. Таким образом, необходимо признать, что на начальных этапах индивидуального развития раковина белемнитид была наружной (рис. 2А).

Дальнейший порядок образования слоев представляется следующим. Первичная наружная раковина постепенно охватывалась мягким телом животного, раковина становилась внутренней, и формировался второй слой протоконха (наружный). Значительная часть мягкого тела, по-видимому, находилась еще внутри протоконха (рис. 2Б). На следующей стадии задний конец тела подтягивался вперед и затем образовывал переднее ограничение протоконха (closing membrane). На этой стадии раковина была уже целиком внутренней и представляла собой изолированную камеру, вероятно, заполненную газом или легкой жидкостью и действующую как пассивный гидростатический аппарат. За счет этого животное было взвешено в воде и вело планктонный образ жизни.

Все элементы скелета, образующиеся на рассмотренных стадиях онтогенеза, образованы слоями одной и той же структуры, фактически одним слоем. На боковых и на апикальной стороне протоконха этот слой имеет призматическую структуру. Переднее ограничение протоконха, возможно, первично не было обызвествлено. Все это свидетельствует о том, что эпителий, ответственный за образование скелета на протяжении данных стадий онтогенеза, не был дифференцирован. Лишь на последующих стадиях появляются слои разной структуры, что характерно уже для деятельности эпителия, дифференцированного так же, как у взрослого животного. Это означает, что между стадиями четвертой и пятой (рис. 2Г, Д) произошло образование отделов эпителия, отсутствовавших ранее. Начиная с этого периода появляется, в частности, перламутровый слой, который охватывает протоконх и образует наружный слой стенки фрагмокона. Этим же слоем, но неизбежно сложным, сложено так называемое основание сифона (foot of siphuncle, по (⁷)). Эпителий задней части тела, находящийся внутри фрагмокона, образует в этот период первую перегородку. Этот слой имеет призматическую структуру.

Далее дифференциация эпителия продолжается, и окончательно формируются все отделы эпителия, которые секретируют слои всех элементов скелета взрослого животного. Продолжается образование перламутрового слоя стенки фрагмокона на всем его последующем протяжении. Призматический слой, образовывавший на предыдущей стадии первую перегородку, непосредственно продолжается в стенку фрагмокона, образуя ее внутренний слой. Эпителий заднего конца тела также претерпевает дополнительную дифференциацию, превращаясь в отдел, формирующий соединительные кольца сифона (эпителий сифона), и в отдел, ответственный за образование перегородок. Каждая из перегородок — трехслойная, со средним перламутровым слоем, что характерно и для перегородок наружнораковинных цефалопод (^{8, 14}). Существенную дифференциацию испытывает эпителий, покрывающий раковину снаружи (эпителий раковинного мешка). Эта часть эпителия образует ростр. Как

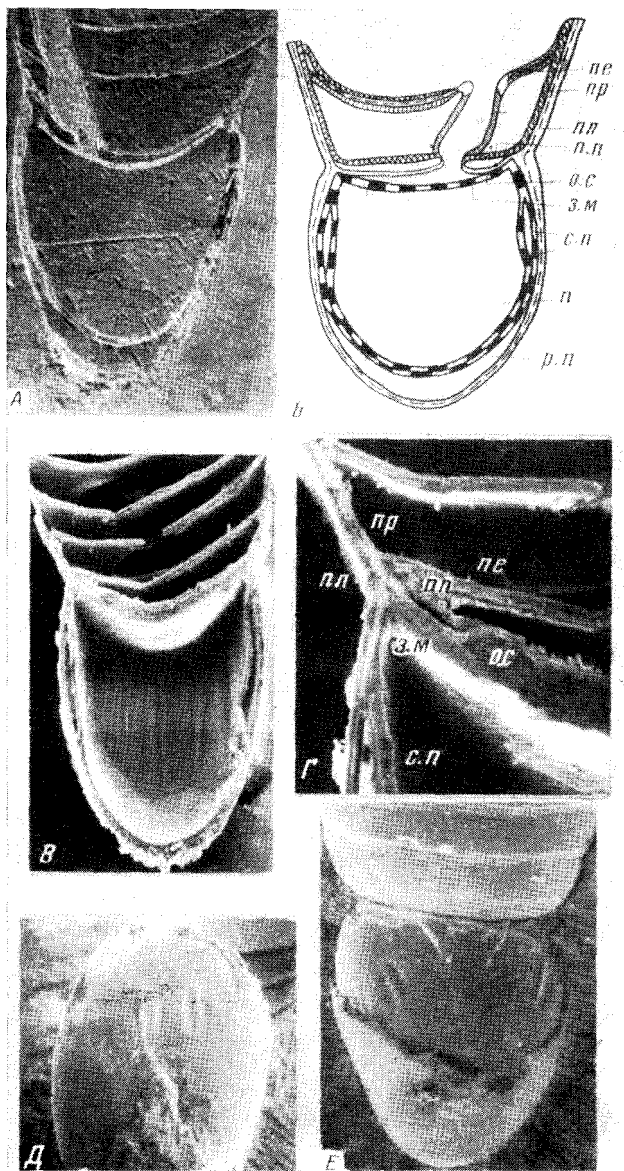


Рис. 1. Строение начальных частей скелета белемнитид. А — *Mesohibolites* sp., № 132/21, продольная шлифовка в медиальной плоскости, хорошо видно, что «примордиальный ростр» заполнен вторичным кальцитом, как и первично полое пространство протоконха (75×); Крым, с. Партизанское (р. Альма), верхний баррем или нижний апт; В — схема строения начальной части скелета белемнитид (з. м. — замыкающая мембрана, о. с. — основание сифона, п — протоконх, пе — перегородки, пп — перламутровый слой стенки фрагмокона, п. п. — первая перегородка, пр — призматический слой стенки фрагмокона, р. п. — «примордиальный ростр», с. п. — соединительные кольца, с. п. — слой протоконха); В — протоконх и начальная часть фрагмокона *Pachyteuthis russinsis* (Orbigny), № 132/20, продольный раскол в суб-медиальной плоскости, хорошо видны внутренние продольные складки в протоконхе (75×); Г — то же. часть предыдущего снимка при большем увеличении, условные обозначения те же, что на рис. 1Б (520×); Московская обл., район г. Воскресенска, верхняя юра, верхневожжский ярус; Д — то же. ядро протоконха с латеральной стороны (75×); Крым, нижний мел. валанжин; Е — *Conobelus conicus* Blainville, № 132/1, внутреннее ядро протоконха и части фрагмента с сифональной стороны, виден симметричный ряд отпечатков на ядре протоконха (75×)

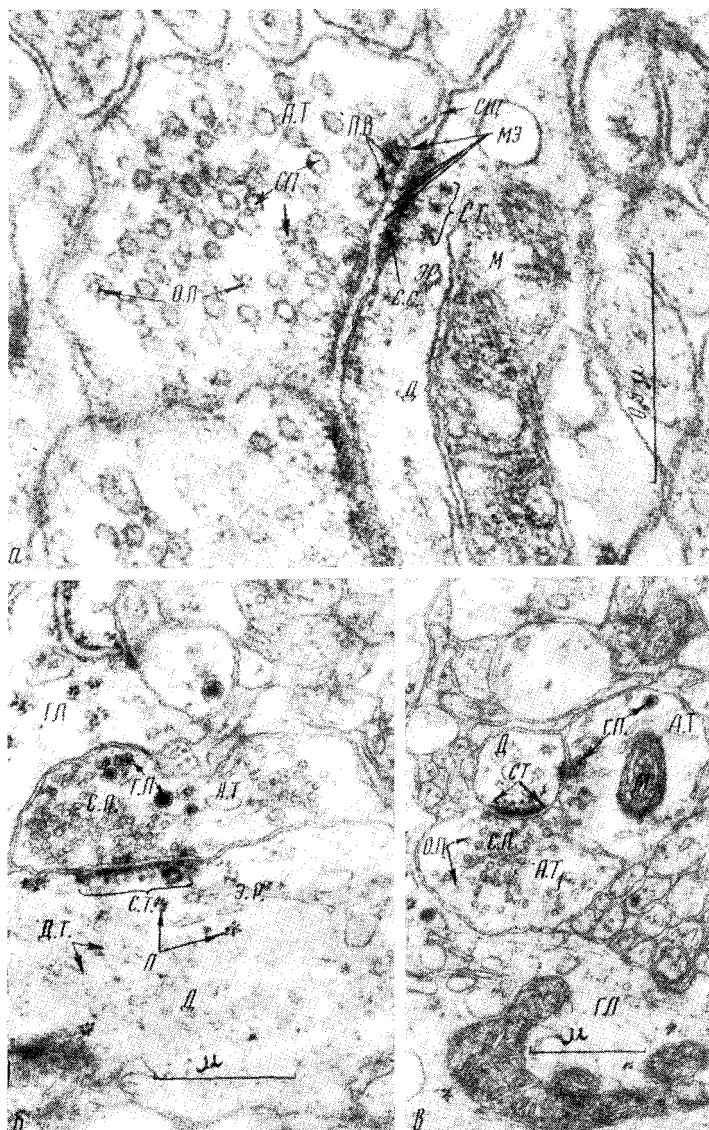


Рис. 1. Аксодедритические синапсы с субсинаптическими телами в гипоталамусе крысы. а — заднее гипоталамическое ядро; б — вентромедиальное ядро, в аксонной терминали видны кроме светлых синаптических пузырьков гранулярные везикулы; в — заднее гипоталамическое ядро; две смежно расположенные на дендрите аксонные терминали. Только одна из них (АТ₁) образует синапс с субсинаптическими телами. Обозначения: АТ — аксонная терминаль, гл. — глия, г.п. — гранулярные пузырьки, д — дендрит, д.т. — дендритические тубули, м — митохондрия, м.э. — межламнарные элементы, о.п. — окаймленные (сложные) пузырьки, п — полисомы, п.в. — плотные выступы, с.п. — синаптические пузырьки, с.с. — субсинаптическая сеть, с.т. — субсинаптические тела, с.щ. — синаптическая щель, э.р. — эндоплазматический ретикулум

показано (^{1, 2}), роостр состоит из чередующихся призматических и перламутровых слоев. Таким образом, функционирование эпителия раковинного мешка в какой-то степени аналогично секреторной деятельности эпителия задней части тела, находящегося внутри фрагмокона и образующего перегородки. И в том, и в другом случае происходит чередование «функциональных фаз секреции» (⁹), в течение которых формировались то призматические, то перламутровые слои.

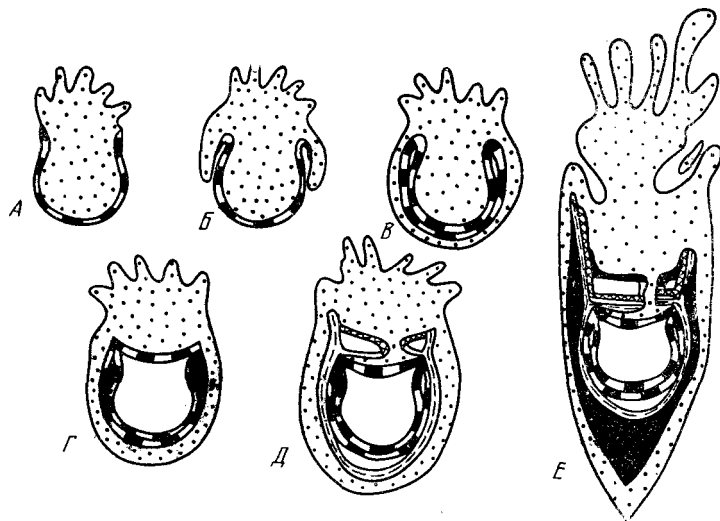


Рис. 2. Последовательность образования слоев и частей скелета белемнитид. А — скелет из одного слоя (внутренний слой протоконха), раковина наружная; В — начало формирования наружного слоя протоконха; В — окончательно сформировался наружный слой протоконха, раковина внутренняя; Г — образование замыкающей мембраны, раковина образует пассивный гидростатический аппарат личинки; Д — стадия, вероятно следующая за метаморфозом личинки и образованием дифференцированного раковинного эпителия: формируется перламутровый слой наружной стенки фрагмокона и призматическая первая перегородка; Е — сформированы все части скелета, раковинный эпителий окончательно дифференцирован; зачернены роостр и вторая перегородка, сложенные чередующимися призматическими и перламутровыми слоями

Рассмотренной стадией (рис. 2Е) фактически кончается ранний онтогенез белемнитов, на протяжении которого были образованы все элементы скелета, состоящие из всех слоев со структурой, характерной для раковины взрослого животного.

Дальнейшие стадии онтогенеза белемнитид прослеживаются уже по «линиям нарастания» роостра и детально рассмотрены (⁴). Для них предложены названия непнионической, неанической и эфебическо-геронтической стадий по (^{11, 12}), или юной, взрослой и старческой стадий.

Наиболее существенной чертой в установленной последовательности образования элементов скелета и их слоев является момент образования перламутрового слоя. Начало образования перламутрового слоя свидетельствует о принципиально иной, чем до этого момента, дифференциации эпителия, секретирующего скелет. Перестройку эпителия наиболее логично связывать с периодом метаморфоза личинки и превращением ее в юное животное. Известно (^{9, 14}), что у *Nautilus*, имеющего прямое развитие, все слои, в том числе и перламутровый, образуются с самого начала формирования скелета, еще в яйцевых оболочках. В то же время, у аммонитов, для которых большинством исследователей предполагается личиночное развитие, перламутровый слой появляется существенно позже, и появление его связывается с концом полного метаморфоза.

Таким образом, у белемнитов личиночному развитию соответствует строение раковины, показанное на рис. 2Б—Г. Раковина, состоящая из

одного слоя, покрывающего тело снаружи (рис. 2А), отвечает строению личинки, только что вышедшей из яйца. Внутренний слой протококса представляет собой наружную эмбриональную раковину. Превращение раковины во внутреннюю происходило в период личиночного развития, на протяжении которого был образован протококс, имевший пассивную гидростатическую функцию. Это свидетельствует о планктонном образе жизни личинки. Переход к активному плаванию, связанный с образованием ростра, произошел после метаморфоза.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
9 X 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. С. Барсков, Тр. Палеонтол. инст., **130**, 210 (1971). ² И. С. Барсков, Палеонтол. журн., № 4, 110 (1970). ³ И. С. Барсков, Тез. докл., III Всесоюз. коллективум по наутилоидеям и родственным группам, 1971, стр. 11. ⁴ Д. П. Наидин, Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов, М., 1969. ⁵ O. Abel, Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten, Jena, 1916. ⁶ T. Hanai, Japan. J. Geol. and Geogr., Trans., **23**, 63 (1953). ⁷ J. A. Jéletzky, Univ. Kansas Paleontol. Contribut., Mollusca, Art. 7 (1966). ⁸ H. Muller-Stoll, Nova Acta Leopoldina, New Ser., **4**, № 20, 159 (1936). ⁹ H. Mutvei, Arkiv Zool., **16**, Part 14, 221 (1964). ¹⁰ A. Naef, Die fossilen Tintenfische, Jena, 1922. ¹¹ A. G. Fisher, Meddel. Grönland, **133**, Part 5, 1 (1947). ¹² G. Pugaczewska, Acta Palaeontol. Polonica, **6**, № 2, 105 (1961). ¹³ E. Stolley, Niedersächs. Geol. Verein. Jahresb., **4**, 174 (1911). ¹⁴ H. K. Erben, G. Flais, A. Siehl, Palaeontographica, **132**, Abt. A (1969).