

ПРИЧИНА РЕОРИЕНТАЦИИ РАКОВИНЫ У БРЮХОНОГИХ (MOLLUSCA: GASTROPODA)

Эдуард Олегович ХЕЙФЕЦ

Rezumat

Motivul reorientării cochiliei la gasteropode (Mollusca: Gastropoda). Este propusă o explicație a reorientării cochiliei la gasteropode, bazată pe anatomia comparativă a moluștelor.

Cuvinte cheie: *gasteropode, cochilie, reorientare, detorsiune, orientarea primară, branhii.*

Реориентация раковины у брюхоногих

У относительно примитивных переднежаберных брюхоногих личинка в ходе метаморфоза разворачивает раковину на 180° (Рисунок 1). При этом происходит перекручивание туловищного стебелька и проходящих через него частей внутренних органов. В частности, оказываются перекрученными нервы, что дало основание называть эту группу Streptoneura. Явление получило название торсион, хотя в тех случаях, когда его причиной указывается положение раковины, целесообразней было бы употреблять термин «реориентация», либо «переворот».

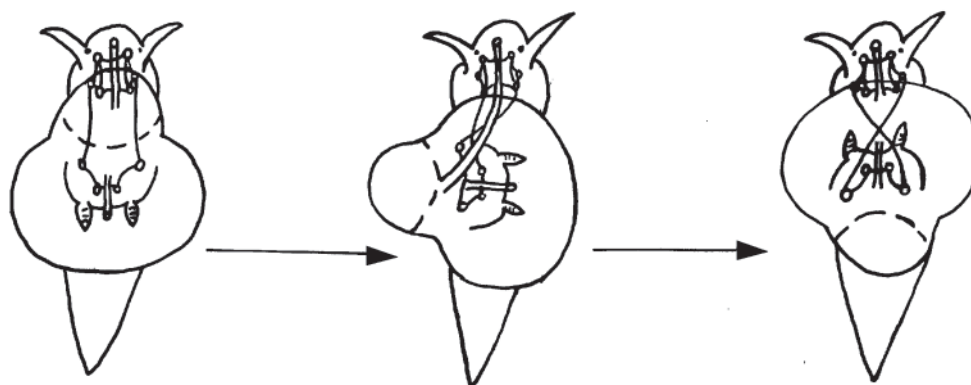


Рис. 1. Переворот раковины и торсия мягких тканей у личинок улиток.

А. Ланг [4] предположил, что предки брюхоногих имели удлиненную раковину, которая падала вправо, а затем, в результате трения о грунт, перекатывалась назад, вызывая закручивание органов. При этом возникает вопрос, почему раковина падала именно вправо, а не назад (по инерции) или влево, и далее, почему внутренние органы, раскручиваясь, не возвращали ее на прежнее место?

А. Нэф [6] замечает, что завиток, направленный на голову, не был удобен для ползающего животного, давя на переднюю, ведущую часть тела. Моллюск разворачивал раковину в более приемлемую позицию, как ныне делают

улитки в соответствующих ситуациях. Эволюция сделала новую ориентацию наследственной. Изначальное положение раковины Нэф объяснял тем, что улитки происходят от наутилусоподобного предка, ориентация которого соответствовала распределению плавучести в раковине, наполненной газом [5].

Следует заметить, что такая реконструкция основана лишь на одном критерии – ориентации завитка и не подтверждается другими данными. Более того, вследствие плавающего образа жизни наутилуса, переднему краю других моллюсков у него соответствует спиной, а заднему – брюшной.

В случае перехода на дно наутилус должен был перевернуться на 90°. При этом спинной край окажется столь же неприспособленным к роли переднего, как и брюшной. К тому же продвижению в бывшем спином направлении препятствовал бы завиток. В результате передним краем бентосной формы стал бы брюшной край плавающей, а завиток оказался бы первично направленным назад.

Таким образом, в теории Нэфа наличествует с одной стороны, произвольное допущение, а с другой – рациональное доказательство нецелесообразности первичной ориентации у брюхоногих. Благодаря этому его объяснение получило широкое признание. Однако в последнее время сомнения в справедливости его реконструкции вызвали целый ряд новых объяснений, где без какой-либо критики отбрасывается не только реконструкция предковой формы, но и объяснение целесообразности реориентации.

В. Гарстранг [2] полагает, что имеет место личиночная адаптация, вызванная единичной мутацией. Однако, как правило, макромутации неадаптивны. Особи, не подверженные таким изменениям получили бы преимущество в борьбе за существование. Здесь же реориентация стала всеобщим явлением, причем в самом процветающем классе моллюсков.

М. Т. Гиселин [3] придерживается версии Нэфа с той поправкой, что первичная ориентация объясняется личиночной адаптацией.

А. Ундервуд [8] предполагает, что первая половина торсии развилась у личинок из-за позиции паруса, в то время, как вторая половина связана с неизвестными потребностями гастропод.

Однако личиночная стадия у брюхоногих коротка и служит для расселения моллюска. Торсия при метаморфозе неблагоприятно сказывается на функционировании взрослого долгоживущего организма. Личиночная адаптация должна была бы заключаться, напротив, в торсии у личинок и в последующем раскручивании в ходе метаморфоза.

Первичную ориентацию завитка у брюхоногих следует вывести не из плавающего образа жизни предков, а из особенностей роста раковины. У большинства раковинных моллюсков задний край раковины длиннее переднего. До сих пор из-за недостатка обобщения такая особенность оставалась незамеченной. Ей соответствует необычная анатомическая деталь: жабры, чьей функцией является абсорбция жизненно важных веществ из воды, у большинства моллюсков расположены возле ануса, который выбрасывает в ту же воду отходы организма (Рисунок 2).

Такая позиция свидетельствует о несовершенстве выделительной системы и объясняется поглощением выведенных из организма солей [9]. В результате, задний край мантии оказывается в лучших условиях и интенсивнее формирует раковину. Исключениями из этого правила являются немногие двустворчатые и внутреннераковинные головоногие. В последнем случае реориентация объясняется перераспределением плавучести в раковине, заполненной газом и удаленной как от жабр, так и от ануса [1].

Выяснение первичной ориентации раковины моллюсков позволяет уточнить теорию Нэфа. Неравносторонняя раковина большинства моллюсков не препятствует их перемещению. Это было справедливо и для предков брюхоногих, чья раковина была блюдцевидной, что соответствовало потребностям медленно ползающего животного, подобного современной пателле, либо хитону. Приспособление к более подвижному образу жизни привело к развитию мускулатуры и к необходимости высовывать ногу за край раковины. С другой

стороны раковина продолжала служить основным средством защиты. Отсюда уменьшение диаметра устья вместе с увеличением объема раковины, которая первоначально превратилась в загнутую вперед трубку, а затем в спираль, направленную на голову моллюска. Именно тогда она стала существенным препятствием для передвижения. Затем события развивались по Нэфу.

У большинства современных брюхоногих раковина асимметрична. Изначально ее завиток был обращен вбок. Именно в реориентации асимметричной раковины А. Солем [7] усмотрел причину торсиона. Действительно у брюхоногих с башневидной раковиной завиток направляется назад, а с кубаревидной – вверх. Однако угол поворота здесь составляет не 180°, а лишь 90°. Таким образом, Солем открыл дополнительную реориентацию раковины брюхоногих и сам не заметил этого.

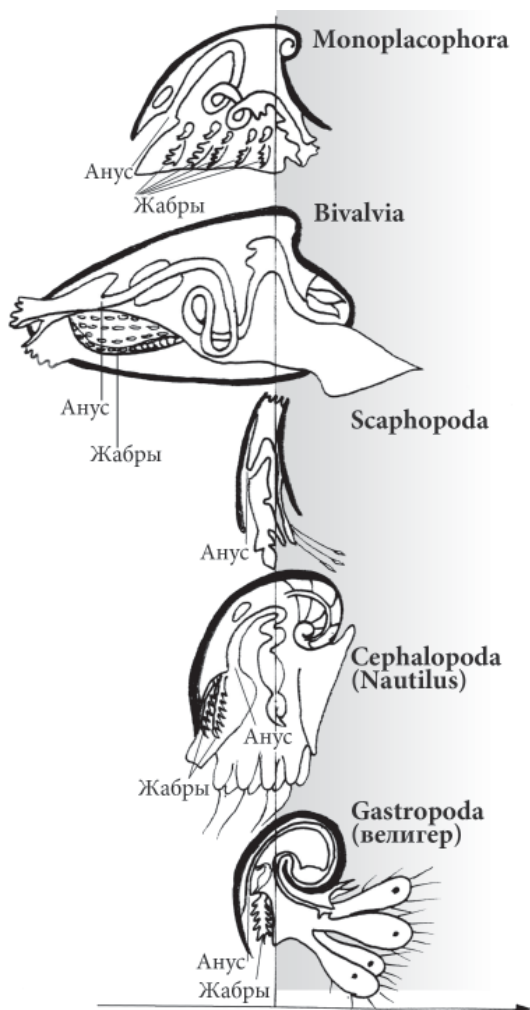


Рис. 2. Первичная ориентация раковины у различных классов моллюсков.

Ныне этот феномен получил название «регулятивной деторсии». Данный термин подразумевает, что такая реориентация компенсирует изменения, внесенные переворотом раковины. Между тем, объектом приложения здесь служит не торсия, а асимметричный завиток, разворачиваемый в позицию удобную для передвижения моллюска. Более того, поворот кубаревидной раковины не исправляет торсию, а у заднежаберных и легочных следы торсии исчезли. Здесь поворот раковины, напротив, вызывает вторичную торсию. Этот феномен было бы целесообразно назвать Солемовой реориентацией, либо поворотом.

Наблюдение Солема позволяет утверждать, что асимметрия раковины развилась уже после первичной реориентации и вызвала необходимость дополнительного поворота.

Список литературы

1. Хейфец Э. Происхождение спироулы (*Spirula spirula* Linnaeus, 1758). In: Buletin științific. Revista de Etnografie, Științele Naturii și Muzeologie. Științele Naturii, Chișinău, 2013, nr. 18 (31), с. 49-63.
2. Garstang W. The origin and evolution of larval forms. In: Nature, 1928, vol. 211, p. 366.
3. Ghiselen M.T. The adaptive significance of gastropod torsion. In: Evolution, 1966, vol. 20, p. 337-348.
4. Lang A. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Fischer, Jena, 1960. 509 p.
5. Lever J. On torsion in gastropods. In: Van der Spoel S., A. C. Van Bruggen & J. Lever (eds.), Pathways in Malacology: 6th European Malacological Congress, Amsterdam, 1977. The Hague. Dr W. Junk b.v. Publishers, 1979, p. 5-21.
6. Naef A. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 1. Teil: über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. In: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, 1911, vol. 3, p. 73-164.
7. Solem A. The Shell Makers, Introducing Molluscs. New York: Wiley-Interscience, 1974. 289 p.
8. Underwood A. J. Spawning, larval development and settlement behavior of *Gubbula cineraria* (Gastropoda: Prosobranchia) with a reappraisal of torsion in gastropods. In: Marine Biology, 1972, vol. 17, p. 341-349.
9. Wilson J. A. Principles of animal physiology. New York: The Macmillan company, 1972. 891 p.

Abstract

The cause of reorientation of shell in gastropods (Mollusca: Gastropoda).
Explanation of torsion in gastropods, based on comparative anatomy of molluscs is proposed.

Keywords: gastropods, the shell, reorientation, detorsion, primary orientation, the gills.

Селекционно-генетический институт
Национальный Центр семеноведения и сортоизучения УААН
Одесса, Украина