Muzeul Naţional de Etnografie şi Istorie Naturală a Moldovei

BULETIN ŞTIINŢIFIC

Revistă de Etnografie, Ştiinţele Naturii şi Muzeologie

Nr. 18 (31)

Serie nouă

Fascicula Ştiinţele Naturii

National Museum of Ethnography and Natural History of Moldova

SCIENTIFIC BULLETIN

Ethnography, Natural Sciences and Museology

No 18 (31)

New series

Branch Natural sciences

Национальный Музей природы и этнографии Молдовы

БЮЛЛЕТЕНЬ

Этнография, естественные науки и музеология

№ 18 (31)

Новая серия

Естественные науки

Chişinău, 2013

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПИРУЛЫ (*SPIRULA SPIRULA* LINNAEUS, 1758)

Эдуард ХЕЙФЕЦ

Rezumat

Originea spirulei (Spirula spirula Linnaeus, 1758). *În articol sunt prezentate dovezi despre originea spirulei de la forme cu cochilie spiralată în exterior. Este revăzută vârsta ei geologică: de la Miocen la Jurasic. Sunt elucidate cauzele de reorientare ale cochiliei. A fost precizat modul de viață al moluscului. Este demonstrată influența teoriei asupra sesizării faptelor.*

Введение

Спиральная раковина неоднократно возникала в эволюции различных групп животных. Таковы фораминиферы, полихеты Spirorbis, брюхоногие, ряд двустворок (экзогирусы, грифеи вымершая сердцевидка Prosodacna и т. д.).

У головоногих наружная плоскоспиральная раковина возникает у наутилид, аммонитов и, вторично – у самок аргонавтов. Результаты налицо: компактизация раковины в качестве приспособления к маневренности (за счет скорости). Другое дело, что на пути к успеху стоял временный отказ от активного образа жизни – переход от прямой раковины к изогнутой, и лишь затем – к спиральной.

Еще проблематичней спирализация раковины у внутреннераковинных головоногих (колеоидей), в частности спирулы.

В настоящей статье приведены доводы в пользу противоположной точки зрения, без учета свидетельств о происхождении других групп колеоидей от спиральных форм (например, наличия плоскоспиральной верхушки гладиуса у современного кальмара Hystiotheutis), что требует отдельного обсуждения. В отличие от обзорных работ, она представляет не более чем развернутое доказательство тезиса. Поэтому автор останавливается лишь на определенных аспектах, не претендуя на всеобъемлющее описание спирулы и родственных форм.

Более того, в ходе работы из статьи исключались доводы, теряющие непосредственное касательство к теме. Несмотря на это, найден целый ряд фактов, не замеченных ранее. Естественно, что признаки, выглядящие пренебрежимыми, приобретают важность при иной постановке вопроса и, наоборот, рассмотрение вопроса с „общепринятой" точки зрения способно заслонить и даже исказить факты.

Спирула и родственные формы

Спирула – реликтовый головоногий моллюск с внутренней спиральной раковиной со свободными оборотами. В настоящее время ее производят от белемнитоподобных Belemnoseina с изогнутой камерной частью раковины – фрагмоконом (Рисунок 1).

Я. И. Старобогатов [7] выделил белемнитоподобных родственников спирулы в подотряд Belemnoseina. Подобного подразделения придерживается и автор настоящей статьи. Последующая дискуссия показала, что предложение

Старобогатова не было воспринято современным научным обществом. В основу принятой ныне классификации легла система, предложенная в монографии Елецкого [11]. Семейство гренландибеллид здесь присоединено к сепиидам, тогда как происхождение указанного отряда от белемнитов отвергнуто. В любом случае, белемнозеины являются естественной группой, четко обособленной как от сепиид и спирулы, так и от гренландибеллид, и заслуживают отдельного места в систематике.

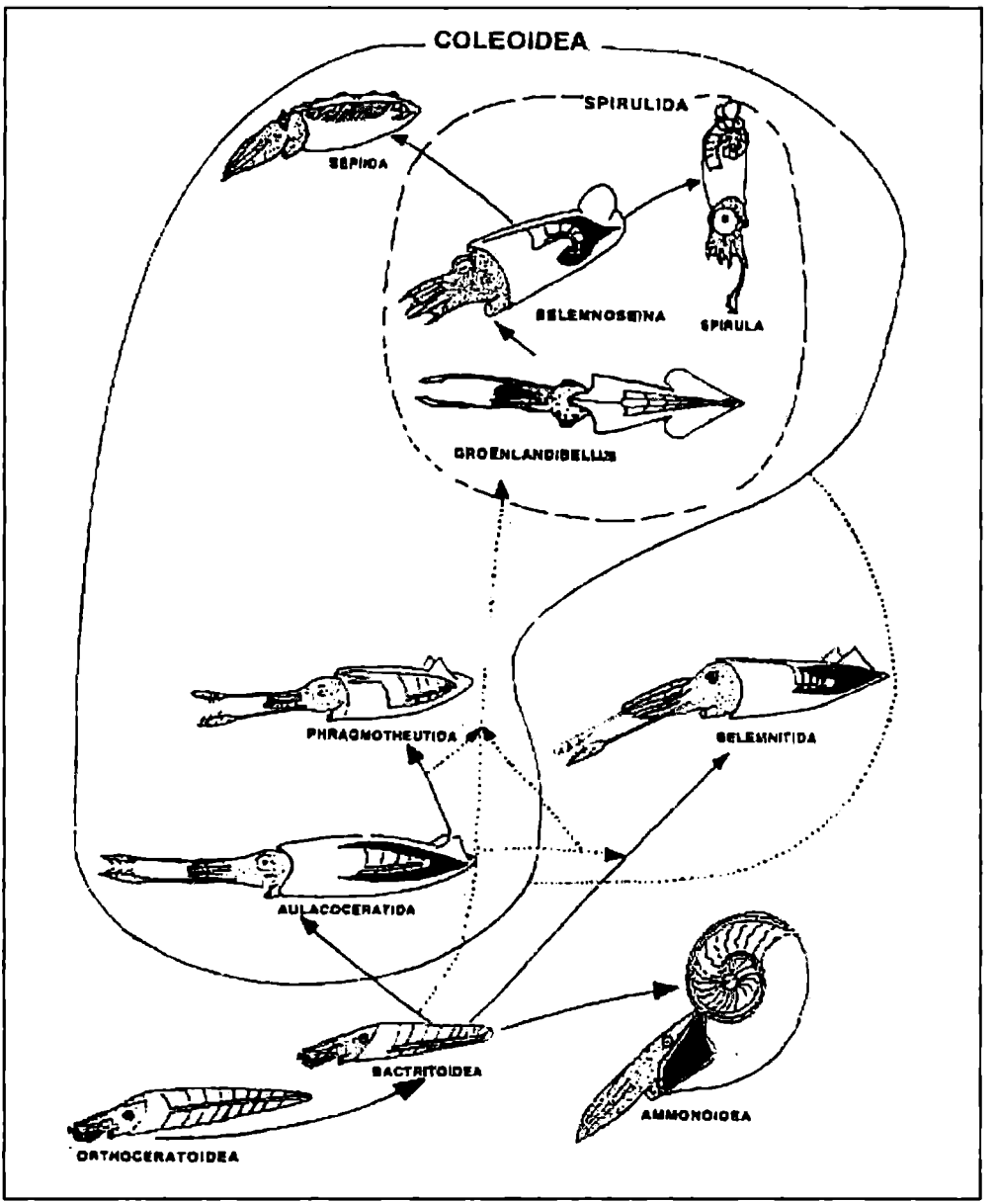

Рис. 1. **Происхождение спирулы согласно существующей версии.**

Существующая точка зрения на происхождение спирулы изначально не могла быть обоснована эмпирически: в отличие от белемнитов, являющихся руководящими ископаемыми, белемнозеины крайне редки, т. к. их рострум состоит не из кальцита, а из менее стойкого арагонита [4].

Другое дело, обоснование интуитивное, предшествующее теоретическому: наличие внутреннераковинных придатков белемнозеин, позволившее сблизить их с белемнитами, представляется более весомым, чем спиральная форма раковины, возникающая независимо во многих группах раковинных животных. К тому же, завиток раковины у спирулы ориентирован в противоположном направлении, нежели у наружнораковинных головоногих (см. ниже).

Между тем, нормальной тенденцией в эволюции моллюсков с внутренней раковиной является не продукция, а редукция вплоть до полного исчезновения. Кажущиеся исключения, такие, как образующиеся внутреннераковинные придатки, увеличивая расход материала, уменьшают рабочий объем раковины, т. е. силу плавучести.

Из функции фрагмокона напрашивается вывод, что рассматриваемый процесс связан с развитием пассивных средств плавучести. Такова классическая версия эволюции сепиид [15]. Можно заметить, однако, что она не согласуется с бентосным образом жизни большинства каракатиц. К тому же, со всех точек зрения более эффективным средством повышения плавучести является редукция рострума. Это дает существенную экономию материала плюс увеличение объема полости тела, и наоборот: продукция фрагмокона приводит к несущественному увеличению затрат на постройку раковины и к уменьшению объема полости, усугубляемую у спиральных и изогнутых форм „мертвым пространством" между завитками, альтернативой чего является простое увеличение диаметра фрагмокона, как у белемнитов.

Между тем, наиболее изогнутые формы белемнозеин (*Spirulirostra*) обладают массивным роструумом, сводящим на нет предполагаемое увеличение плавучести (Рисунок 2).

Елецкий прямо указывает на то, что увеличение кривизны фрагмокона в „корневой группе спирулы" сопровождается утяжелением рострума [11]. Более того, роструумы белемнозеин значительно изменчивее фрагмоконов, нередко – причудливой формы (Рисунок 2).

Поскольку естественный отбор лишь сохраняет благоприятные изменения, рострум должен в первую очередь отобразить эволюционную тенденцию. Однако в пределах подотряда белемнозеин он не выказывает склонности к редукции.

Таким образом, вывод о спирализации раковины у белемнозеин не соответствует как относительной изменчивости частей, так и потребностям моллюсков. Не говорит в пользу принятой версии и отсутствие у спирулы каких-либо следов внутреннераковинных придатков, т. е., проостракума и рострума. Вопросом о них задавались неоднократно. Хун [8] (Chun, Кун в издании 1902 года, что не соответствует как немецкому прочтению, так и написанию фамилии в других отечественных источниках), изучив светящийся орган спирулы, первоначально предположил, что это зачаточный рострум. Впоследствии он

установил действительное значение органа, считавшегося ранее прикрепительным диском. Варнке и Болецкий [17] принимают за остаток рострума тонкую мембрану, соединяющую первые камеры на вентральной стороне.

Дальнейшее обоснование существующей версии разработал Бизиков. Он останавливается на вопросе происхождения колеоидей от спиральных предков, и решает его отрицательно: „...Среди древнейших колеоидей нет ни одной спирально закрученной формы. Невозможность происхождения колеоидей от спирально закрученных форм можно подкрепить и логическими доводами. Проостракум (прямая опорная структура, соизмеримая по длине с телом) не мог возникнуть у животных со спирально закрученной раковиной" [1].

Развернутое возражение косвенно свидетельствует в пользу рассмотрения вопроса. Другое дело, сколь основательны приведенные доводы. Противоречие между изогнутым фрагмоконом и массивным роструумом белемнозеин Бизиков объясняет тем, что первый был личиночной адаптацией к переносу океаническими течениями, тогда, как второй соответствовал бентосному образу жизни взрослых форм [1].

Между тем, мощный капитулюм, обволакивающий первые камеры с вентральной стороны (Рисунок 3), свидетельствует о том, что формирование рострума предшествовало вентральному изгибу раковины, а значит, сводило на нет гипотетическое приспособление. Впоследствии мантийный мешок белемнозеин терял контакт с вогнутой частью фрагмокона и переставал наращивать роструум на брюшной стороне – в отличие от аналогичного образования белемнитов (Рисунок 2, 3).

Данная особенность характерна и для белемнозеин с выпрямленной раковиной и их потомков, настоящих каракатиц, где изгиб фрагмокона не может воспрепятствовать развитию рострума. Отсюда следует, что выпрямленные формы происходят от более изогнутых, а не наоборот.

В соответствии с предположением о личиночных адаптациях белемнозеин, Бизиков объясняет такие особенности, как отсутствие внутреннераковинных придатков и спирализацию раковины неотеническим происхождением спирулы [1].

Такая гипотеза позволяет пристальней взглянуть на факты. Остановлюсь на раковине, чьи ювенильные пузыревидные камеры столь резко отличаются

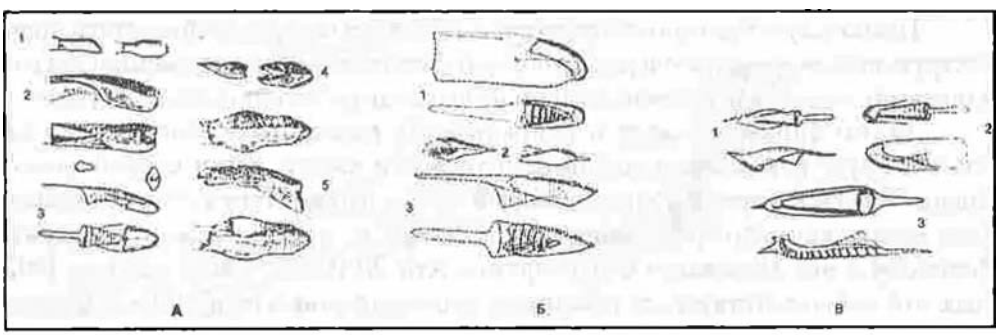

Рис. 2. **Раковины семейств *Belopteridae* (А), *Belemnopsidae* (Б) и *Spirulirostridae* (В) [4].**

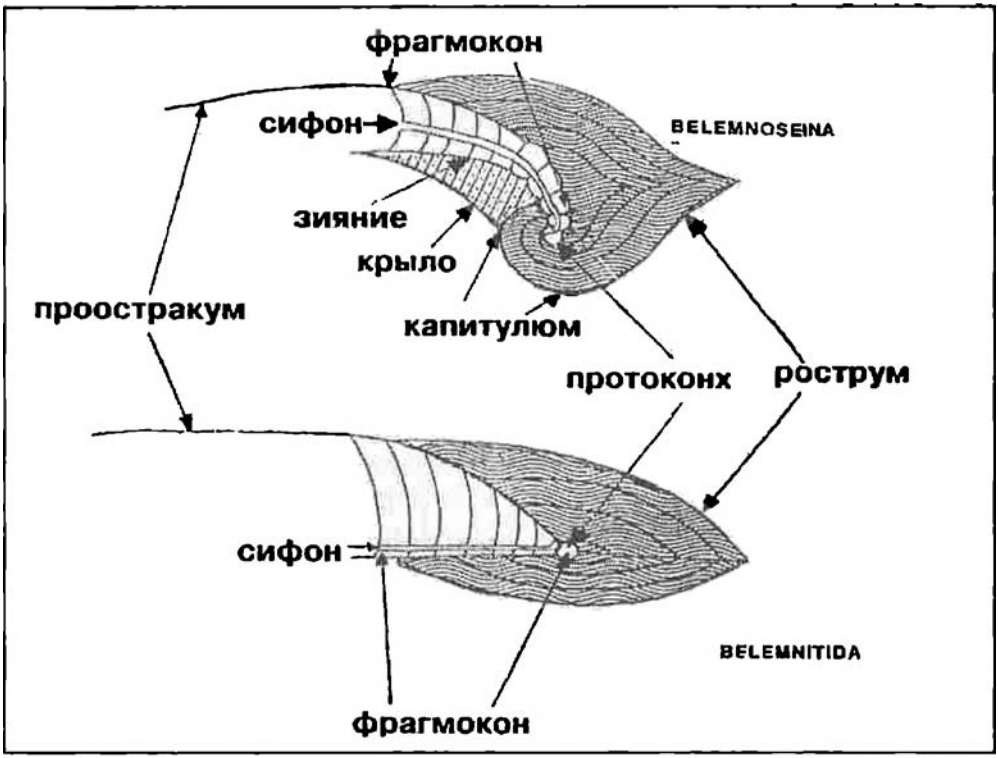

Рис. 3. **Сравнительная морфология раковин *Belemnitida* и *Belemnoseina*.**

от боченковидных, образующихся в зрелом возрасте. На внутренней, антиростральной стороне ювенильного оборота находится пара килей с желобом между ними. На первый взгляд она сходна с сифоном, но, разглядывая срезы или же экземпляры с разбитыми камерами, нетрудно убедиться, что данные образования самостоятельны (Рисунок 4).

В отличие от рострума белемнозеин и сепий, представляющего собой наплыв, кили четко обособлены от фрагмокона. Возникая на 2-й камере после протоконха, они сглаживаются к 12-й, достигая 0,3 мм в высоту. При желании их можно было бы сопоставить с „*крыльями*" белемнозеин (см. Рисунок 3). Однако, последние являются производными рострума, не заходящими на внутреннюю часть фрагмокона, а прикрывающими его с боков.

С другой стороны, кили обнаруживают значительное сходство – как внешнее, так и функциональное, с листовыми пазухами высших аронниковых. Судя по расположению и геометрически правильной форме, кили представляют своего рода чехол, обнимавший наружную часть предшествующего оборота. Данная структура не была описана подробно, что объясняется как малыми размерами, так и „неясным" значением. Нэф [15] ограничивается упоминанием вентрального ребра ювенильной части раковины. На разрезе первых двух камер (куда кили не заходят) приведено лишь схематическое изображение „ребра" (Рисунок 5).

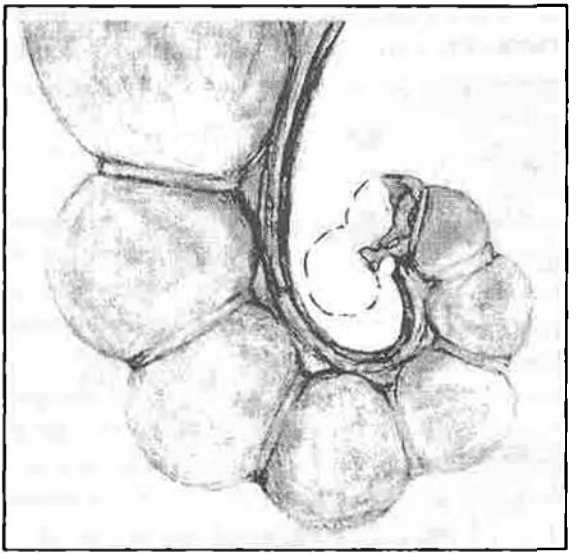

Рис. 4. **Пара килей на ювенильных оборотах раковины спирулы (зарисовка с объекта).**

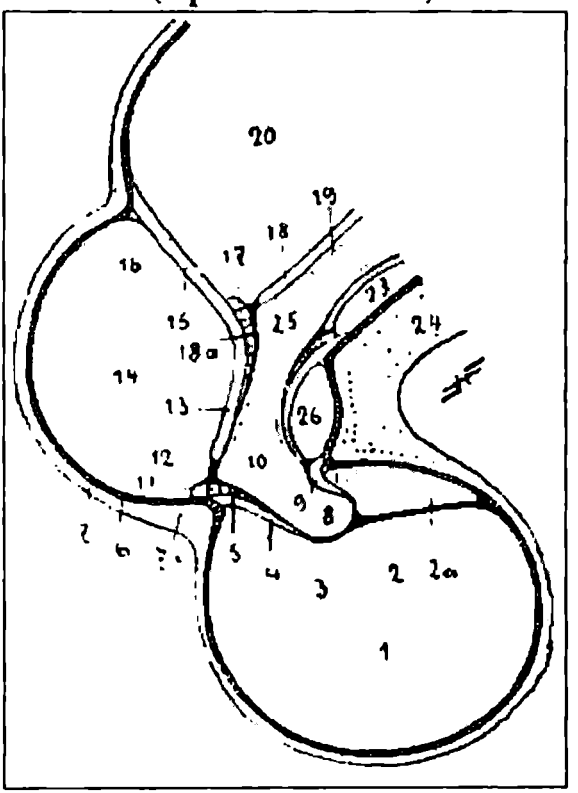

Рис. 5. **Сечение ювенильной раковины (24 – вентральное ребро) [15].**

Кроме того, между протоконхом и последующей камерой порой сохраняется тонкая мембрана. Она была описана Бранко (Branco),1880 и Аппелефом (Appelqf), 1893, а в 2009 г. переоткрыта Варнке и Болецки. Как было отмечено, внимание к этой структуре объясняется ее интерпретацией в качестве остатка рострума [17]. Закономерно, что Варнке и Болецки не отмечают килей. Судя по всему, указанная мембрана представляет собой остаточный контакт первых оборотов, а „ребро" – сочетание мембраны и килей.

Таким образом, если наружная сторона раковины спирулы лишена внутреннераковинных придатков, то внутренняя несет наглядные свидетельства происхождения спирулы от форм не с изогнутой, а с плотноспиральной раковиной.

Аммонитные черты спирулы

Целый ряд признаков, сближающих спирулу с наружнораковинными головоногими затушевывается ее рассмотрением сквозь призму существующей версии. С другой стороны, налицо попытки сблизить эти группы „контрабандой" (произведением гренландибеллид от аммонитов и обособлением их от белемнитов, единственно на основании примитивного протоконха [11, 16]), обязанные явному сходству спирулы с амонитами. В частности, внутренняя раковина моллюска не вписывается в контуры тела, а выступает со

спиной и брюшной стороны. Таким образом, её диаметр вместе с покрывающей её кожицей больше такового туловища. Нередко раковина прорывает кожицу и выходит со спинной и брюшной сторон тела.

Спирула в случае опасности втягивает голову с конечностями в мантию, которая закрывается мантийными клапанами (Рисунок 6). Здесь уместно напомнить исходную реконструкцию Траута (Trauth), согласно которой аммониты закрывали устье раковины не головной лопастью, как наутилиды, а мантийным оперкулюмом, цельным (анаптих) либо створчатым (аптихи). В пользу этого свидетельствует удлинённая жилая камера аммонитов. При хищном образе жизни это соответствовало развившимся щупальцам. Во втянутом состоянии голова оказывалась в глубине раковины и не могла закрыть её устья.

Такую реконструкцию отверг Шиндевольф на единственном основании, что мантия не может одновременно синтезировать арагонитовую раковину и кальцитовый оперкулюм. Аптихи и анаптихи были интерпретированы как челюсти аммонитов, что противоречит, как положению этих образований в устье, так и находкам у аммонитов челюстей, типичных для головоногих [3, 14]. В последнее время появилась «синтетическая» версия, согласно которой нижняя челюсть аммонитов могла играть роль щита, закрывающего устье [13]. Для принятия этой гипотезы нужны более весомые аргументы, чем невозможность одновременного синтеза мантией кальцитового оперкулюма и арагонитовой раковины, что наглядно опровергается сравнением с белемнитами, чья мантия вырабатывала как арагонитовый фрагмокон, так и кальцитовый рострум.

Спирула служит дополнительным аргументом в пользу классической версии, а последняя – подтверждением происхождения спирулы от аммонитов [12].

Ориентация раковины

Одним из важнейших доводов против родства аммонитов и спирулы является противоположная ориентация спирали. У первых она направлена на спину (экзогастричный), у последней – на брюхо (эндогастричный завиток). Такое расположение сходно с белемнитами, у которых спиной край раковины был длиннее брюшного. Нэф [15] пишет: „Шаг за шагом происходит очень сильный вентральный изгиб фрагмоконов, так, что белемноид внедрялся в тело животного до невозможной степени".

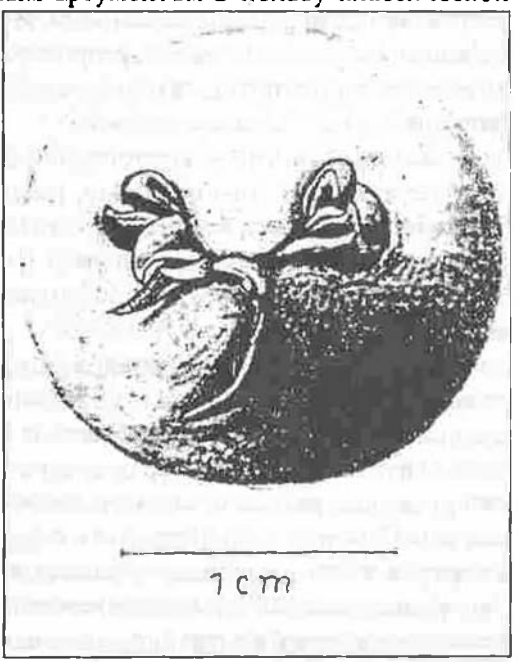

Рис. 6. **Спирула, втянувшая голову в мантию, вид спереди (из [10]).**

Сторонник „аммонитной" версии, Елецкий указывает: „Наличие как цекума, так и просифона у... сепиид предполагает более близкое родство к *Ammonitida*, чем к любому другому отряду наружнораковинных, но произведение сепиид от аммонитов следует отвергнуть из-за противоположного направления закручивания (изгиба) их раковин" [11].

Таким образом, представляется невероятным, что уже сформированная спираль раковины внезапно изменила ориентацию, а не постепенно развилась независимым путем в результате изгиба фрагмокона в направлении противоположном таковому наружнораковиннных головоногих.

По мнению автора, основная причина затруднения коренилась в кажущейся обоснованности происхождения спирулы от белемнитоподобных форм. Достаточно вспомнить, что у гастропод раковина в ходе метаморфоза поворачивается на 180°. Дополнительная реориентация, поворот на 90° связан с образованием асимметричного завитка, ориентированного вдоль оси тела у веретеновидных и башенковидных форм либо перпендикулярно ей – у кубаревидных (*Trochidae*).

Наконец, причиной реориентации в исключительных случаях может быть мутация (случай наименее интересный для эволюциониста, отслеживающего логику процесса), в ходе которой происходит смена темпов роста противоположных сторон раковины. Таковы достаточно обычные левозакрученные гастроподы, многие из которых обладают веретеновидной раковиной и представляют собой как бы зеркальное отражение правозакрученных родственников, без перехода через плоскоспиральные формы, например, в роде *Neptunea* (*N. contraria* L) .). Аналогичная смена темпов синтеза могла произойти у аномальных девонских аммонитов отряда *Climeniida*, обладавших спинным сифоном. В отличие от улиток, реориентированной здесь должна была оказаться не раковина (чья позиция определяется плавучестью), а брюшная и спинная стороны мягкого тела животного.

Закручивание внутренней раковины на поверку оказывается проблематичнее. По-видимому, реориентация все же имела место, и ее причины надлежит выяснить. Прежде всего, заметим, что исходная позиция раковины у типичных аммонитов и у современного наутилуса определяется ни чем иным, как распределением плавучести. Сказанное справедливо и для внутреннераковинных форм.

Предположим, что предок спирулы, плававший в горизонтальном положении, обладал, подобно аммонитам, раковиной с экзогастричным (направленным на спину) завитком.

Адаптацией к более равномерному распределению плавучести стало раскручивание раковины с одновременным смещением большого диаметра вдоль оси тела (Рисунок 7, А). В результате, бывший центр плавучести, находившийся в верхней части раковины, сместился на 90° вниз, т. е., к аборальному концу. Такое распределение сделало бы как экзо-, так и эндогастрическую ориентацию примерно одинаково уравновешенными. Однако, поскольку, в отличие от наружнораковинных аммонитов, тело моллюска не утяжеляет жилую камеру, центр плавучести должен был сместиться дополнительно вниз, по направлению к устью.

На рисунке 7, Б показано распределение плавучести в спиральной раковине до и после реориентации. Тем не менее, следует учесть, что раковина спирулы, не прирастая к стенкам мантийного мешка, окружена плотным хрящом, препятствующим колебаниям раковины при смене курса животного [1].

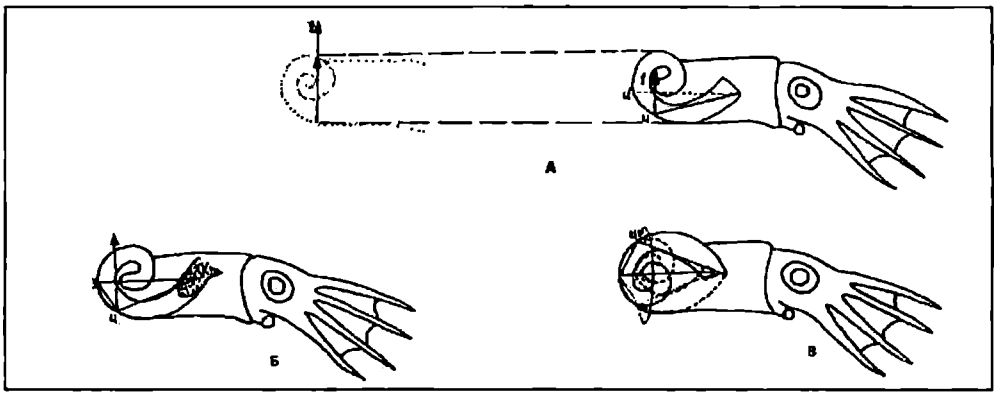

Рис. 7. Переворот раковины у предков спирулы.

Таким образом, переворот, мог произойти до полного формирования завитка (или достаточно мощной хрящевой капсулы). Здесь изменение позиции раковины связано не с естественным отбором, но с прямым влиянием механических факторов. Иное дело, сохранение правильной спирали при раскручивании тканей в точке роста (деторсии). О таком процессе свидетельствует сифон, находящийся, как у амммонитов, близ брюшного края раковины, но вследствии ее реориентации – у внутренней стороны завитка, а не у наружной, как у типичных аммонитов. По-видимому, такое раскручивание происходило достаточно долго. При этом, стороны прилегающего участка мантиии сменяли соотношение темпа синтеза раковины. В результате, спираль сохранила прежнее направление.

Аналогично, гастроподы, переворачивают раковину в ходе метаморфоза на 180°. Если у переднежаберных (группа *Streptoneura*) сохраняется перекручивание висцерального мешка и перекрещивание нервных стволов (отсюда название), то у заднежаберных и легочных (группа *Ethyneura*) перекручивание мягких тканей полностью исчезает при сохранении благоприобретенной ориентации раковины.

Соответственно, у белемнитов продольный разрез фрагмокона может быть принят за прямоугольный треугольник, где гипотенузой служила спинная, большим катетом – брюшная сторона, находившаяся в позиции близкой к горизонтальной. Меньшим, воображаемым катетом служит линия, проведенная через крайние точки указанных сторон, диаметр устья. Центр плавучести проходил через биссектрису угла между сторонами. Линии гипотенузы, т. е. спиной стороны, и биссектрисы шли наклонно вверх, тогда как при обратной ориентации они оказались бы направлены наклонно вниз. Перемещению линии, соединяющей центры плавучести, в горизонтальную плоскость препятствовало положение тела и тяжесть рострума (Рисунок 8).

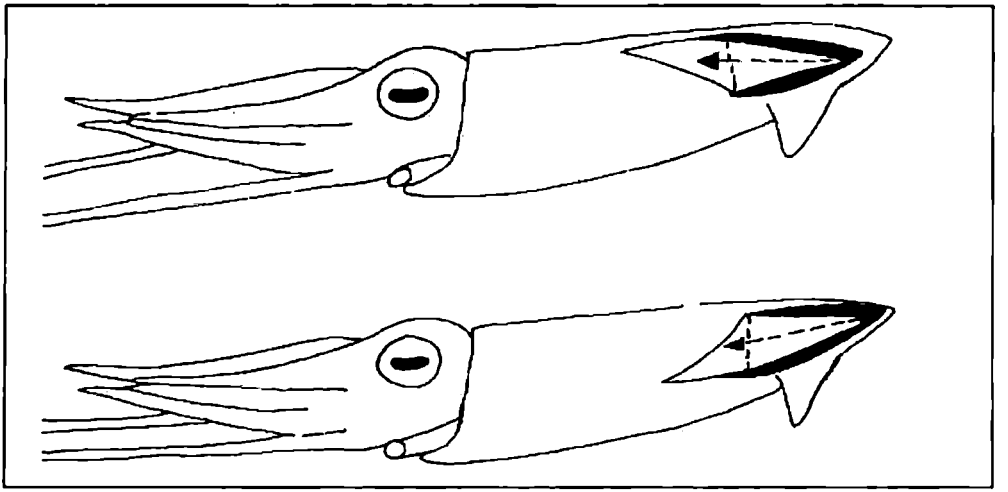

Рис. 8. Распределение плавучести в раковине белемнитоподобных головоногих.

Географическое распространение и геологический возраст спирулы

Ископаемые остатки спирулы найдены в Миоцене, т. е. много позже вымирания аммонитов. Естественно, что ее тонкостенные раковинки, лишенные придатков, имеют гораздо меньше шансов сохраниться в ископаемом состоянии, нежели встречающиеся в более ранних эоценовых слоях белемнозеины, которые сами являются редкими ископаемыми (см. выше). Таким образом, ископаемые раковинки спирулы могут свидетельствовать лишь о том, что моллюск возник не позднее Миоцена.

Еще Нэф [15] полагал, что моллюск распространен во всех теплых открытых морях мирового океана. Этой точки зрения придерживаются поныне, несмотря на существенные уточнения датского ученого А. Бруна (Bruun), возглавлявшего экспедиции на судах "Тор" и "Дана". Полагаю, что здесь имеет место простое невнимание к подробностям, представляющимися несущественными для палеонтолога. Сам автор статьи обратил внимание на ареал спирулы лишь после того, как вопрос о геологическом возрасте был поставлен его оппонентами, абсолютизировавшими значение ископаемых свидетельств. Между тем, именно география позволяет определить возраст спирулы с гораздо большей точностью, нежели скудные ископаемые остатки.

Следует подчеркнуть,что соответствующий раздел в отчете Брунна озаглавен "Географическре распостранение" [10], а не "Места вылова", что налагает большую ответственность, в особеноcти по отношению к негативным результатам. Здесь нам следует положиться на добросовестность экспедиции, остающейся по-прежднему авторитетнейшим источником.

Что касается положительных результатов, то тогда как предшествующие экспедиции ("Challenger", 1872-1876), ("Blake", 1877-1886), ("Princesse Alice", 1886-1922), ("Valdivia", 1898-1899) поймали по одной особи, а "Michael Sars" (1904-1913) – восемь особей (итого – 12), применение набора сетей для различных

глубин, соответственно задачам исследования, позволило экспедициям Брууна выловить 193 особи в различных районах мирового океана. При этом, экспедиция 1909 г. на судне „Тор" добыла лишь одну спирулу. Экспедиция „Дана" в 1920 году отловила 3 особи, в 1921-1922 – 95, в 1928-1930 – 93 особи, а экспедиция 1931 года – вновь один экземпляр [10].

Ареал моллюска разорван на три части. В Индо-Пацифике он охватывает район Индии, а также северной и восточной Австралии. На побережье Индийского океана Африки спирула не была выловлена. Практически не отслежено тихоокеанское побережье Америк, за исключением двух негативных станций: между Панамским заливом (где были обильные глубинные выловы) и Маркизовыми островами [10] (см. Рисунок 9, правую часть). Соответственно, в сборах, просмотренных мной, целый ряд пунктов на побережье Америк (Техас, Флорида, Бразилия, Барбадос) относится к Атлантике, но не к Пацифике. По всей видимости, Бруун не обследовал Тихоокеанское побережье Америк, зная об отсутствии береговых выбросов раковин спирулы.

Отсутствие вылова спирулы между Индийским и Тихоокеанским анклавами позволяют предположить, что центром ее происхождения был океан Тетис, соединявший Атлантику с Индийским океаном, и существовавший с ранней Юры до Олигоцена (Рисунок 10). В позднем Олигоцене Тетис перестал сообщаться с Индийским океаном [5]. Связь же с Атлантикой прервалась в Маастрихте, т. е. в позднем Мелу [6]. Остаток Тетиса, Древне-Средиземный бассейн, практически высох в Мессинский кризис, т. е. в поздний Миоцен. Очевидно, тогда же погибла и местная популяция спирулы. Мелководный Гибралтарский пролив ныне стал на пути миграции моллюска в Средиземное море.

Таким образом, даже если бы местонахождения ископаемых спирул в Тетисе (точнее, в Миоцене Италии [15] не были известны, можно было указать, что искать их следует в этом районе. По нашему мнению, поиски желательно продолжить.

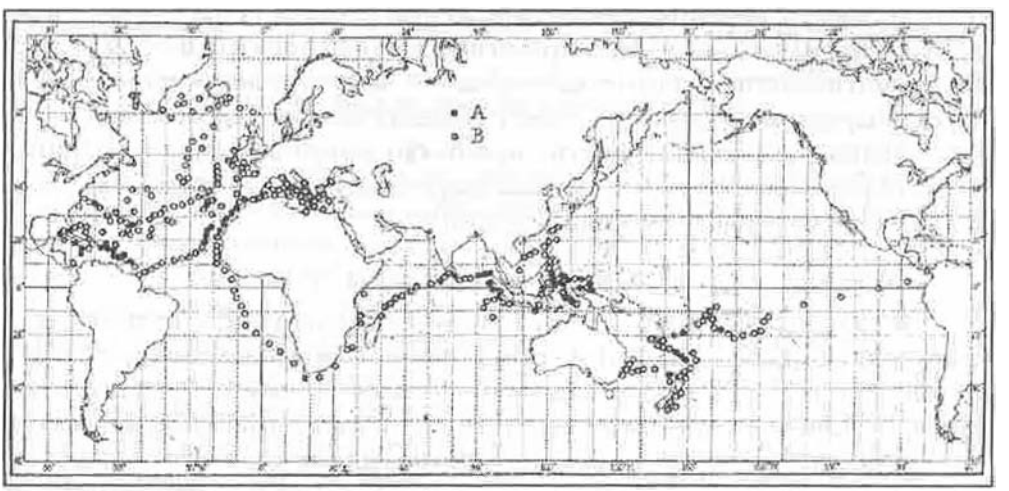

Рис. 9. Места вылова спирулы экспедициями «Тор» и «Дана»: А – положительный, В – отрицательный результат (из [10]).

Рис. 10. Расположение материков и океанов в позднем Мелу (из [2]).

Особый интерес представляет собой Атлантическое распространение моллюска. Здесь спирула встречается близ устья Тетиса, в северной части атлантического побережья Африки – от Гибралтара до середины Мавританского выступа, а также в гигантской выемке у берегов Америк (Мексиканский залив, Саргассово и Карибское моря), соответствующей африканскому выступу. В Атлантику спирула должна была проникнуть до окончательного отделения Африки и Южной Америки, произошедшего в поздней Юре [2].

Примечательно отсутствие атлантических популяций южнее этих районов, что может быть связано с изменениями биоценоза в процессе формирования Океана. Спирула является единственным представителем каракатиц в Новом Свете. Факт отсутствия прочих форм свидетельствует о том, что мелководные спирулы, давшие начало белемнозеинам, в юрский период существовали наряду с рассматриваемым видом в реликтовой нише (Тетисе либо Индийском океане). Последний и ныне представляет собой убежище многих реликтов (гелиопориды, наутилусы, тригонии), а заодно – центр видового разнообразия сепиид.

Данные экспедиции Брууна позволяют предположить, что спирула является реликтом Тетиса, и что данный вид возник не ранее начала и не позднее конца Юрского периода Мезозойской эры.

Образ жизни спирулы

В соответствии с версией о развитии пассивного средства плавучести, спируле приписывают пассивный же образ жизни. Считается, что в естественных условиях моллюск плавает в вертикальном положении головой вниз, в соответствии с распределением плавучести в теле, и неспособен к нормальному перемещению.

Существующее представление обосновывают данными экспедиций Брууна. Наблюдения проводились в аквариуме на судне. Как было указано выше, выборка составила 193 особи. Животные оставались активными до 2-х суток [10].

Придя к выводу об активном образе жизни спирулы на основании стайного ее существования и, в особенности, строения светящегося органа (явно служащего для дальней коммуникации, а потому, объявляемого загадочным), автор предположил, что текущая версия связана с некритическим отношением к условиям наблюдения. В самом деле, спирула была извлечена с большой глубины, испытала температурный шок (на судне не было холодильной установки и вода вскоре нагрелась до температуры воздуха), спирула прошла сквозь слой жалящих кишечнополостных, у животных был поврежден наружный слой мантии и т. д. (там же).

Тем не менее, обращение к тексту показало, что животные повисли вниз головой лишь в первые минуты пребывания в аквариуме, до того, как полностью оправились от шока (этот текст и лег в основу существующей версии). Далее следует: „Как и другие каракатицы, спирула часто производит лёгкие пульсирующие движения, внезапно бросаясь в любом направлении: вверх, вниз или из стороны в сторону... обычно животное двигалось задним концом вперёд,... прижав к нему плавники /и справляясь с отклоняющей силой плавучести с помощью одной лишь воронки/. Реже спирула... делала бросок головой вперёд" [10] (Рисунок 11).

Movements. Whether the specimens caught were somewhat damaged or not they always hung in a vertical position, shell uppmost, near the surface when brought into aquarias "motionless, and to all appearance lifeless" as Schmidt (1922) states. He continues: "As a rule, however, death was only simulated. Left to themselves, they would generally come to life, and soon begin breathing and other movements. The respiratory movements are effected by rhythmical contractions of the mantle, whereby water is forced out through the funnel. As the mouth of this is turned towards the rear—*i. e.* upwards—the water flows up along the ventral side of the mantle. This vertically ascending current of water is easily noticeable, from its disturbing the frayed surface of the mantle.

Like other cuttle-fish, *Spirula* often makes swift jerky movements, dashing off suddenly in any direction: upwards, downwards, or from side to side. These rushes were generally made by "backing", *i. e.* the animal moved with its hinder end forward, having first "reversed" the funnel, so as to turn its opening forward towards the head, at the same time flattening the fins close into the posterior end. . . . . Less frequently *Spirula* was observed in the aquarium making a forward rush with its head to the front—*i. e.* without reversing the funnel. It is possible, however, that this latter mode of progress is the usual one—for example, when in pursuit of prey.

Рис. 11. **Фрагмент текста отчета Брууна.**

Очевидно, что указанные наблюдения противоречили хорошо обоснованной версии происхождения спирулы. С другой стороны, не оставляла сомнений и основательность научной экспедиции Брууна. В результате текст неосознанно „согласовали" с теорией, проглядев „излишний" фрагмент.

Согласно приведенному описанию, спирула отнюдь не похожа на пассивное животное с редуцированной мускулатурой (наподобие кальмаров-батискафов кранхий). Будучи превосходным пловцом, она вынуждена преодолевать избыточную плавучесть раковины. В этой ситуации рострум не мог оказаться ненужным балластом. Его отсутствие равно, как и спиральная форма раковины являются примитивными признаками, унаследованными от наружнораковинных аммонитов.

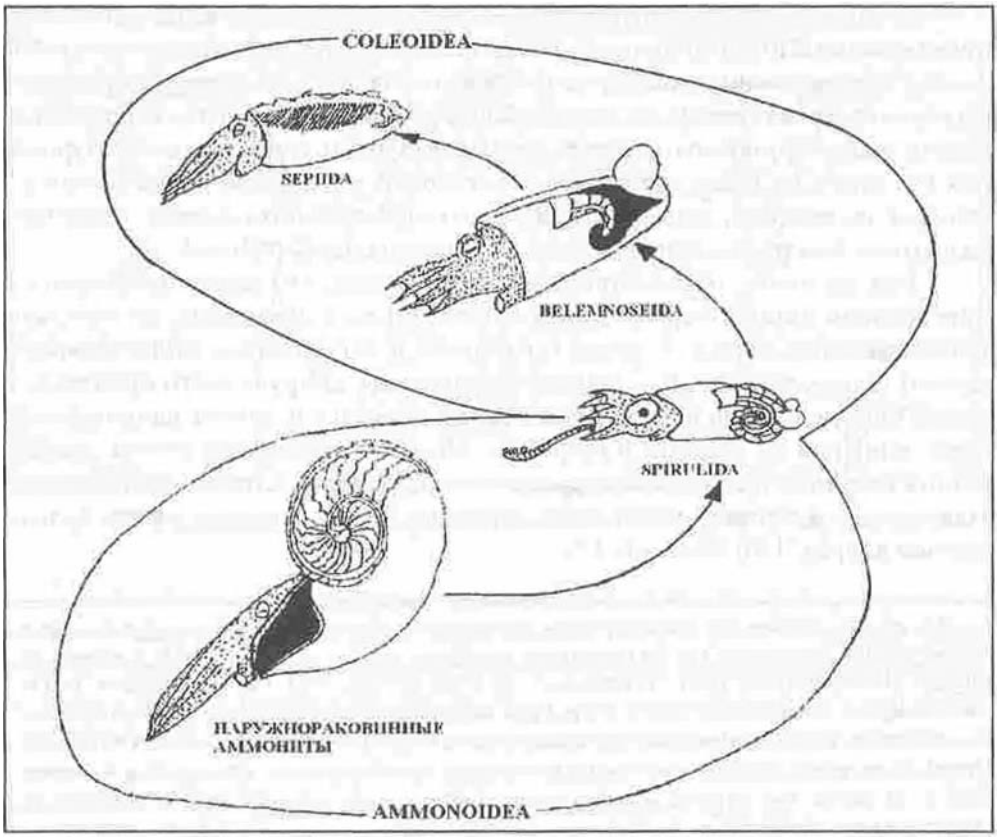

Рис. 12. **Родственные связи спирулы согласно настоящей статье.**

Соответственно, пассивная защита спирулы представляется не новейшей адаптацией, а наследием предков, подобным способности подвижных и кусачих мягкопанцирных черепах втягивать голову в панцирь.

Указанные прототипические черты спирулы позволяют получить представление об облике аммонитов, что дает основание рассматривать ее в качестве специализированного представителя этого подкласса. В то же время спирула обладает такими новейшими адаптациями, как мускулистой мантией и плавниками. Таким образом, она представляет собой переходное звено между важнейшими этапами эволюции головоногих.

Благодарности

Существенную помощь оказали сотрудники Иерусалимского Университета (Hebrew University of Jerusalem), профессор Й. Геллер (J. Heller) и доктор Х. Минис (H. Mienis), а также сотрудник Геологического Института Израиля (Geological Survey of Israel) проф. З. Леви (Z. Lewy). При оформлении иллюстраций меня консультировал художник-анималист В. Фергюссон (W. Fergusson). Всем им выражаю свою искреннюю признательность.

Список литературы

1. БИЗИКОВ А. В. – Эволюция формы и функции раковины головоногих моллюсков подкласса *Coleoidea* // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва, 2008. С. 1-52.

2. ГОРОДНИЦКИЙ А. М., ЗОНЕНШТАЙН Л. П., МИРЛИН Е. Г. – Реконструкция положения материков в фанерозое. Москва, „Наука", 1978. – С. 1-121.

3. ДРУЩИЦ В. В., ДОГУЖАЕВА Л. А. – Аммониты под электронным микроскопом. Москва, Издательство МГУ, 1981. – С. 1-240.

4. КРЫМГОЛЬЦ Г. Я. – Основы палеонтологии. Моллюски – Головоногие. Ч. II. Под ред. Орлова Ю. А. Москва, „Гостехиздат", 1958. – С. 1-359.

5. ЛЕОНОВ Г. П. – Историческая геология. Москва, Издательство МГУ, 1956 – С. 1-363.

6. СВИТОЧ А. А., СОРОХТИН О. Г., УШАКОВ С. А. – Палеогеография. Москва, „Academia", 2004. – С. 1-448.

7. СТАРОБОГАТОВ Я. И. – Основные особенности филогении головоногих моллюсков и вопросы их системы // Тезисы докладов Совещания „Основные проблемы систематики животных". Москва, 1976. – С. 17-22.

8. ХУН К. – Из глубин океана. Описание путешествия первой глубоководной германской экспедиции Карла Куна. Санкт-Петербург, типография Н. И. Тихомирова, 1902. – С. 1-306.

9. BIRKELUND T., HANSEN H. J. – **Shell ultrastrucures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implication.** Munskgaard, København, 1974. – P. 1-34.

10. BRUUN A. – *The biology of Spirula spirula. Dana-report, 1943.* – P. 1-44 // **http://rogov. zwz.ru/bruun,%....ula.pdf**

11. JELETZKY J. A. – **Comparative morphology, phyllogeny and classification of fossil Coleoidea.** Kansas, The University of Kansas publishers, 1966. – P. 1-162.

12. LEHMANN U. – **The Ammonites. Their life and their forms.** Cambridge; Cambridge University Press, 1982. – P. 1-466.

13. LEHMANN U., KULICKI C. – *Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula* // **Lethaia.** N 23, 1990. – P. 325-331.

14. LEWY Z. – *Nevertheless, aptychi are ammonoid opercular plates, Geological Survey of Israel* // **Current research.** V. 12, 2000. – P. 155-158.

15. NAEF A. – **Die fossile Tintenfische.** Verlag Gustav Fischer, Jena, 1922. – P. 1-322.

16. REITHNER J., ENGESER T. – *Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha)* // **Neues Jahrbuch** für Geologie und Paläontologie. V. 164, 1982. – P. 156-162.

17. WARNKE K. M., BOLETZKY S. von. – *The "ventral rib" of the shell in Spirula (Cephalopoda, Coleoidea): a cryptic guard?* // **Berliner Paläobiologische Abhandlungen.** Nr. 10, 2009. – P. 357-359.

Abstract

The origin of the ram's horn squid (Spirula spirula Linnaeus, 1758). *The article presents evidence regarding the origin of the ram's horn squid from spiral-shelled forms. The geological age of the species is revised from the Miocene to the Jurassic. The causes of the reorientation of the shell are elucidated. The mode of life of the mollusk is specified. The influence of the theory on facts perception is shown.*

Keywords: *Spirula spirula L., origin, orientation of the shell, distribution and geological age, mode of life.*

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