

УДК 564.3:551.736(57.065)

ANETSHELLOIDA – НОВЫЙ ОТРЯД РОСТРОКОНХОВ (MOLLUSCA: ROSTROCONCHIA)

© 2012 г. А. В. Мазаев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 11.04.2011 г.

Принята к печати 27.04.2011 г.

В составе класса Rostroconchia (Mollusca) описан новый отряд Anetshelloida ordo nov. Морфологические структуры Anetshella golowkinskyi (Netchaev, 1894), единственного представителя отряда, подробно описаны и проанализированы с точки зрения их происхождения, развития, функционального значения и адаптивно-морфологических изменений. Описаны парные мускульные отпечатки и варианты предполагаемого внутреннего строения Anetshella gen. nov. Обсуждается возможный механизм роста раковин ростроконховых моллюсков. Показано, что способ закладки мантийного поля Anetshella сочетает в себе признаки как гелиционеллоидных, так и конокардиоидных моллюсков.

Ключевые слова: Mollusca, Rostroconchia, Anetshella, пермь, Восточно-Европейская платформа, Волго-Уральский регион.

ВВЕДЕНИЕ

В классической работе Н.А. Головкинского (1868) приводится описание ядра колпачковидной раковины, которое он определил как *Emarginula* sp. Позже А.В. Нечаев (1894) описал этот вид как *Ler-etopsis golowkinskyi* Netchaev, 1894. Морфологические особенности оригиналов Нечаева (представлены неполными внутренними ядрами) не позволяют с достаточной долей уверенности отнести их ни к одной из известных групп моллюсков. В 2003 г. В.В. Силантьев [Казанский государственный университет (КГУ)] передал мне хорошо сохранившийся внешний отпечаток раковины того же вида из карьера Бимы. Оказалось, что сзади макушки расположено зияние, отделенное примакушечной поперечной канавкой, а на заднем склоне имеется треугольная площадка, пространственное положение которой противоречит типу роста колпачковидных раковин гастропод, так как имеет максимальную ширину около макушки и сужается к заднему краю. Кроме того, на внутренних ядрах, помимо отпечатка поперечной септы, наблюдаются отпечатки двух коротких продольных септ. Исходя из полученного набора признаков, определение систематической принадлежности данного ископаемого материала казалось неразрешимой загадкой.

В 2004–2005 г. автором в междуречье рек Вятки и Немды (Кировская обл.) из разрезов верхнеказанского подъяруса были собраны отпечатки, внутренние ядра и частично сохранившиеся раковины того же вида. Последующая обработка дан-

ного материала показала, что все образцы, извлеченные из рифовых формаций, имеют такой же тип сохранности, как конокардииды в отложениях среднего карбона центральной части Русской плиты (внутренний слой раковины растворен, внешний прикреплен к матриксу). Сравнение внутреннего строения комиссуры *Conocardium* sp. с аналогичной структурой на треугольной площадке пермских колпачковидных форм оказалось исходной точкой к пониманию систематической принадлежности описанных здесь ископаемых.

Автор благодарит М.С. Бойко (ПИН РАН) и О.П. Шиловского (КГУ) за активное участие в полевых работах 2005 г., а также В.В. Силантьева (КГУ) за предоставленный им материал из карьера Бимы и оказанную помощь в работе с монографическими коллекциями Геологического музея им. А.А. Штуkenберга КГУ.

Автор особенно благодарен И.С. Барскову (МГУ), Т.Б. Леоновой и П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) за активное обсуждение настоящей работы и полученные ценные замечания.

Работа поддержана РФФИ (проект № 11-05-00408).

МАТЕРИАЛ

В распоряжении Нечаева, вместе с оригиналом Головкинского, имелось всего три внутренних ядра. Несмотря на плохую сохранность и маленькие размеры отпечатков раковин, Нечаев привел для них достаточно точные описания, но, к сожалению, не указал номеров оригиналов. Во время изу-

чения коллекции Нечаева, мною было установлено, что на табл. XII, фиг. 54 (Нечаев, 1894) изображен образец № 188/2, найденный Штукенбергом в с. Красновидово (обнажение на правом берегу р. Волги). В оригинальных описаниях Нечаев приводит размеры этого образца под № 2. На табл. XII, фиг. 55 изображен образец № 188/5, найденный А.В. Лаврским у д. Куркачи (обнажение на р. Казанке). Размеры этого образца даны под № 3, а под № 1 в описаниях Нечаева приведены размеры оригинала Головкинского, который вероятно утерян. Остальные несколько образцов того же вида, которые хранятся в коллекции Нечаева, по-видимому, были получены уже после публикации монографии.

В качестве лектотипа для *Lepetopsis golowkinskyi* выбран образец № 188/2 (рис. 1) из обнажения на р. Волге около с. Красновидово, доступного для изучения и в наши дни. Значительное число образцов в коллекции Нечаева, а также оригиналы Головкинского, происходят из этого обнажения из так называемых “отрицательных оолитов” пачки подлужник (средняя пермь, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои). В данном обнажении все раковины моллюсков представлены исключительно отпечатками.

В 2004–2005 гг. во время проведенных полевых работ отобрано более 1000 образцов с отпечатками раковин моллюсков, но только 10 из них принадлежат *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894). Часть материала, которая была отобрана из рифогенных тел в карьере Чимбулат (местонахождение № 4419/11 и № 4419/19), отличается типом сохранности от остальных местонахождений, поскольку раковина выщелочена не полностью. Как и у конокардиид, раковина *Anetshella*, очевидно, имела двухслойное строение. На всех образцах, отобранных из рифогенных тел, внутренний арагонитовый слой растворен, а внешний, вероятно, кальцитовый слой сохранился. В связи с тем, что внешний кальцитовый слой практически невозможно отделить от вмещающей породы, внешняя поверхность раковины наблюдается только на отпечатке из карьера Бимы и отпечатках, которые происходят из кровли карьера Кремешки. Последнее местонахождение (№ 4419/6) обнаруживает удивительное сходство с пачкой подлужник в окрестностях с. Красновидово, как по литологическим, так и по фаунистическим характеристикам. Попытки обнаружить отпечатки *Anetshella* в обнажениях около с. Красновидово во время проведения полевых работ в 2005 г. не увенчались успехом.

Весь изученный и описанный здесь материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), коллекция № 4919.

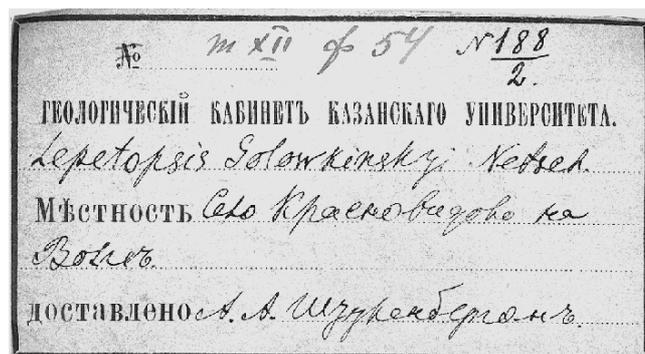


Рис. 1. Лектотип *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894), Геологический музей им. А.А. Штукенберга Казанского государственного университета, coll. А.В. Нечаева, обр. № 188/2.

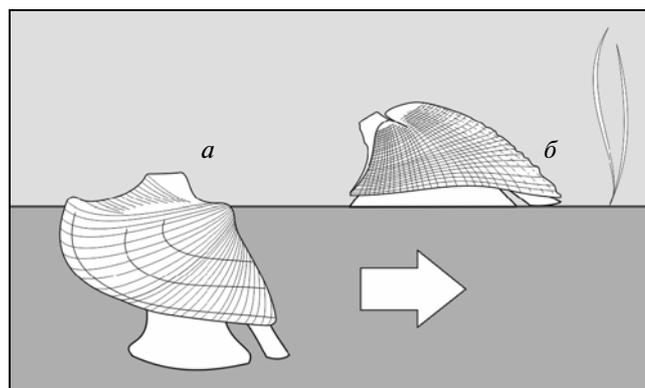


Рис. 2. Образ жизни ростроконхов: а – предполагаемое инфанное положение раковины *Pseudosconocardium lanterna* (Branson); б – предполагаемое эпифанное положение раковины *Anetshella golowkinskyi*; положение оси ростральной структуры у обоих моллюсков примерно одинаково; стрелкой показано направление движения моллюсков.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ, ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

План строения раковины *Anetshella* существенно отличается от плана строения конокардиид, что, очевидно, связано с изменением их образа жизни. В отличие от представителей отряда *Sconardioida*, которые, вне всяких сомнений, вели инфантный образ жизни (Runnegar, 1978), анечеллиды, судя по форме их раковины (табл. I, фиг. 1, 2), перешли к эпифанному образу жизни (рис. 2).

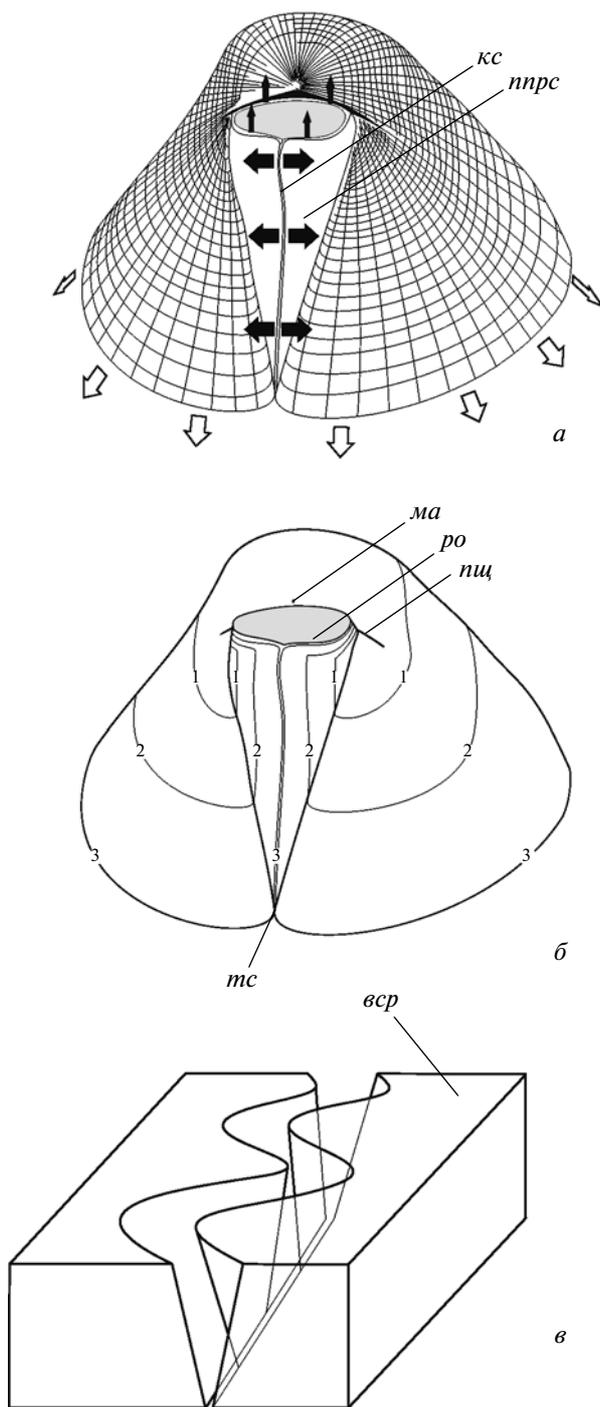


Рис. 3. Особенности роста раковины *Anetshella golowinskyi*: *а* – различаются две зоны роста раковины: сетчатая скульптура – рост раковины происходит благодаря приросту края раковины по периферии апертуры, векторы роста показаны белыми стрелками; поверхность ростральной структуры лишена скульптурных элементов, ее рост происходит благодаря приросту краев раковины вдоль комиссуры, а также в значительно меньшей мере за счет прироста в дистальной части рострального отверстия; векторы роста правого и левого полей ростральной структуры показаны большими черными стрелками; векторы прироста дистальной части ростральной структуры показаны маленькими черными стрелками; *б* – последовательность роста показана в три этапа (1–3), в процессе роста диаметр рострального отверстия увеличивается, дистальная часть ростральной структуры отделена от макушечной части раковины узкой поперечной канавкой; *в* – принципиальное строение краев правого и левого полей ростральной структуры вдоль комиссуры. Обозначения: *всп* – внутренняя сторона раковины, *ксс* – комиссура, *ма* – макушка, *ппрс* – правое поле ростральной структуры, *пщ* – примакушечная поперечная канавка, *ро* – ростральное отверстие, *тс* – точка смыкания латеральных краев раковины.

лась складка в виде септы, причем в ее верхней части имеется поперечная канавка, отделяющая макушку от дистальной части рострума (рис. 3, б). Если у конокардии дорсальная сторона ростральной структуры лежит почти на одной оси с протоконхом, то у анечеллид эта ось оказалась сложенной пополам внутри примакушечной поперечной канавки с образованием поперечной септы внутри раковины. Таким образом, возникновение поперечной септы у *Anetshella*, вероятно, обусловлено поворотом педально-висцеральной массы относительно оси рострума.

Переход от двустворчатой раковины конокардии к колпачковидной раковине *Anetshella* мог быть осуществлен достаточно легко. Во-первых, по сравнению с представителями отряда *Conocardioidea*, у *Anetshella* изменился характер роста ювенильной раковины, ее краевые части стали расти более равномерно, с небольшим опережением спереди. Во-вторых, стадия метаморфоза (характерная для всех представителей отряда *Conocardioidea*) начинается несколько позже, причем метаморфозу подвержена только задняя часть раковины, где развивается сильно измененная, резко сокращенная в своих размерах ростральная структура. Передняя часть раковины формируется на протяжении всей жизни моллюска с превалирующим сохранением ювенильных признаков, т.е. как колпачок.

Онтогенез раковин некоторых конокардиоидных ростроконхов впервые подробно рассмотрен Дж. Пожетой и Б. Раннегаром (Pojeta, Runnegar, 1976, с. 4, 5). Ювенильная раковина (не более 1.5 мм) имеет колпачковидную форму и, как предполагается, развивается из чашковидного протоконха. С самого начала развития на ювенильной

При этом положение рострума в пространстве осталось прежним, а висцерально-педальная масса претерпела поворот в саггитальной плоскости примерно на 20° против часовой стрелки, устье значительно увеличилось в размерах за счет исчезновения комиссуры на висцеральной стороне раковины, но с сохранением комиссуры на заднем склоне раковины в области ростральной структуры (рис. 3, а; 4, в). В результате произошедших преобразований в макушечной части сформирова-

раковине обозначаются превалирующие зоны роста. В случае с *Bransonia wilsoni* (Pojeta, Runnegar, 1976, табл. 52, фиг. 3–5) ускоренным ростом отличаются передние части латеральных зон, которые маркируются киями, увеличение задней зоны также идет с явным опережением. В целом, колпачковидная ювенильная раковина имеет очертания пирамиды. Ювенильная раковина *Hirrosagdia?* (Pojeta, Runnegar, 1976, табл. 57, фиг. 13–15) также демонстрирует неравномерность роста краевых частей. Ускоренным ростом отличаются передняя часть и латеральные зоны, причем их рост значительно опережает рост задней части, благодаря чему формируется колпачковидная раковина с резко смещенной назад макушкой. С началом стадии метаморфоза у обоих экземпляров отчетливо наблюдается смена зон роста, а периферия ювенильной раковины оказывается четко оконтуренной. Метаморфоз (резкая смена характера роста с формированием взрослой двустворчатой раковины) характеризуется заложением и последующим ростом трех основных зон: латеральных створок, замочной площадки между ними и роstralной структуры.

В отличие от конокардиоидных ростроконхов, у анечеллид формирование взрослой раковины происходит не за счет ускоренного увеличения латеральных областей, а за счет почти равномерного увеличения передней части раковины и латеральных краев, причем рост передней части раковины идет с небольшим опережением. Таким образом, передняя часть раковины и ее латеральные части формируются как единое поле, которое охватывает более 95% поверхности раковины, и отличается сетчатой скульптурой. Уникальным является тот факт, что данная часть раковины не проходит стадию метаморфоза. Поэтому замочная площадка между протоконхом и передним краем раковины не формируется, т.е. рост раковины, как уже было отмечено, идет с сохранением ювенильных признаков. Латеральные края раковины точно смыкаются сзади, где на овальной апертуре образуется небольшое V-образное углубление (рис. 3, б). В основном, рост раковины происходит благодаря почти равномерному приращению краев апертуры (на рис. 3, а показано белыми стрелками).

Роstralная структура *Anetshella* состоит из короткой роstralной трубки, отделенной от макушки поперечной канавкой. На заднем склоне раковины роstralная структура формирует треугольную площадку, которая топологически соответствует вентральной части роstralной структуры конокардиоидных ростроконхов. Ее поверхность почти никак не орнаментирована, за исключением слабовыраженных линий роста, и составляет не более 5% от площади остальной поверхности раковины. Вершина треугольной площадки упирается в точку смыкания латеральных краев раковины, а ее основание составляет задний

край роstralного отверстия (рис. 3, б). Посередине треугольной площадки проходит сложно устроенная комиссура, которая делит ее на правое и левое поля (рис. 3, а, в). Увеличение роstralной структуры с ростом раковины происходит одновременно в трех направлениях. Основной прирост краевых частей правого и левого полей происходит вдоль комиссуры в противоположных направлениях справа и слева от нее (рис. 3, а). В значительно меньшей степени прирост роstrума происходит за счет приращения его дистальной части (рис. 3, а, б). С другой стороны, основной прирост раковины происходит, как уже было сказано, за счет увеличения краевой части апертуры. Сложение трех векторов роста (направленных от апертуры вниз, а также влево и вправо от комиссуры) определяет форму и положение треугольной площадки правого и левого полей роstralной структуры. Последовательность роста взрослой раковины *Anetshella* для наглядности показана здесь в три этапа (рис. 3, б).

Очевидно, что увеличение правого и левого полей роstralной структуры обеспечивает необходимое увеличение диаметра трубки роstrума. В настоящее время неизвестно, на какой стадии и как именно происходит начальный рост роstralной структуры *Anetshella*. На самом маленьком из имеющихся образцов с поперечным диаметром устья равным примерно 4.2 мм внутренняя ширина роstrума составляет не более 1.2 мм (табл. II, фиг. 2). С ростом раковины соотношения данных размеров заметно изменяются. Так, на другом образце поперечный диаметр устья составляет 8.7 мм, а внутренняя ширина роstrума составляет не более 2 мм (табл. II, фиг. 3), то есть в первом случае отношение равно 3.5, а во втором – 4.5. Далее в процессе роста размеры роstrума изменяются непропорционально к остальным размерам раковины и он увеличивается незначительно. Тем не менее, даже незначительное увеличение объема роstralной структуры входит в противоречие с колпачковидной формой раковины, которая к тому же имеет поперечную септу.

Судя по изученному материалу, на внутреннем ядре роstrума, со стороны септы имеются два слабо выраженных продольных отпечатка (рис. 4), которые, вероятно, гомологичны роstralным канавкам конокардиоид.

Как известно, раковины конокардиоидных ростроконхов лишены лигамента, их створки имели жесткое соединение в замочной зоне, что подтверждается изучением поперечных шлифов (Pojeta, Runnegar, 1976), а также косвенно тем, что в ископаемом состоянии створки ростроконхов никогда не находят отдельно друг от друга. В то же время, их раковины имеют последовательные линии роста, как у бивальвий, что указывает на их аккреционный рост. В этой связи, механизм открытия створки, необходимый для роста краевых зон

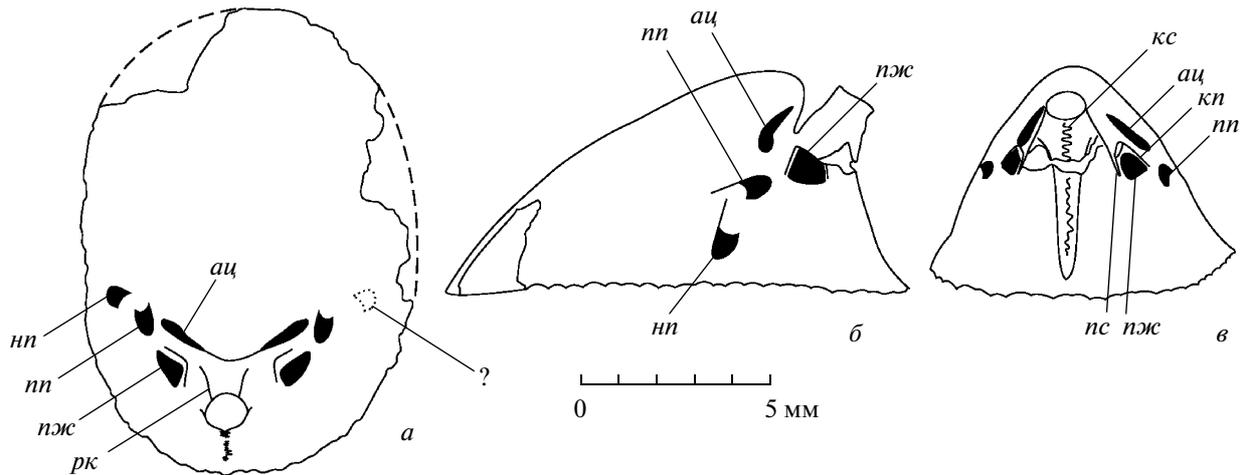


Рис. 4. Положение парных мускульных отпечатков на внутреннем ядре *Anetshella golowkinskyi*, экз. № 4919/6-250; Кировская обл., карьер Кремешки, местонахождение № 4919/6, основание пачки известняков, подстилающей косослоистые песчаники в кровле разреза; казанский ярус; *а* – вид сверху, *б* – вид слева, *в* – вид сзади. Обозначения: *ац* – цефалический мускульный отпечаток, *кп* – отпечаток карманообразной полости (вертушка обломана), *кс* – отпечаток комиссуры, *нп* – нижний pedalный мускульный отпечаток, *пж* – pedalно-жаберный мускульный отпечаток, *пс* – передний pedalный мускульный отпечаток, *рк* – отпечаток роstralной канавки.

вдоль комиссуры, до сих пор остается загадкой. Ранее были предложены два способа раскрытия створок конокардиид (Pojeta, Runnegar, 1976, с. 13). Однако ни один из них не подходит для объяснения раскрытия правого и левого полей роstralной площадки *Anetshella*.

Исходя из общего плана строения *Anetshella*, можно предположить, что раскрытие правого и левого полей роstralной площадки могло происходить только за счет создания избыточного давления, возникающего вдоль комиссуры. Такое давление могло создаваться специальными клетками края мантии. В частности, данное утверждение согласуется со сложноустроенной поверхностью смыкания правого и левого полей. На рис. 3, *б* схематично показано принципиальное строение краев полей роstralной площадки. С наружной стороны раковины края площадок смыкаются почти по прямой линии, а с внутренней стороны раковины края площадок имеют форму синусоиды. Извилистая форма края площадки обеспечивает большую площадь на единицу длины, что снижает значение силы давления на единицу площади. Кроме того, судя по внешним отпечаткам и внутренним следам, поля плотно смыкались только снаружи по прямой линии, но внутри, вдоль извилистой линии, поля не соприкасались. Таким образом, в поперечном сечении между полями оставалось клиновидное пространство, которое могло быть заполнено краями мантии. При рассмотрении строения комиссуры в целом видно, что около роstralного отверстия, где необходимы максимальные усилия для раскрытия полей, комиссура максимально извилистая. Наоборот, ближе к краю

раковины внутренняя линия комиссуры выравнивается, поскольку усилия, необходимые для раскрытия полей в этой части, минимальны. Последнее обусловлено двумя причинами: (1) за счет увеличения длины окружности раковина становится более гибкой, (2) ближе к краю раковины происходит сложение векторов роста вдоль комиссуры и векторов роста от края апертуры. На раковинах конокардиид комиссура имеет извилистую форму на всей ее вентральной стороне от устья до края роstrума (табл. II, фиг. 5).

Предлагаемый механизм открытия створок не имеет аналогов среди остальных групп моллюсков. Тем не менее, при отсутствии лигамента, вероятно, требовалось длительное воздействие для раскрытия створок, и по сравнению с ранее описанными способами данный механизм является более эффективным. С другой стороны, как именно происходит увеличение диаметра роstrума с ростом раковины при отсутствии таких шарнирных приспособлений, как лигамент, неизвестно. Можно только догадываться, что в процессе увеличения диаметра дистальной части роstrума вдоль роstralных канавок на дорсальной стороне роstrума со стороны макушки (соответствующих роstralным канавкам конокардиоид) раковина попросту давала микротрещины, которые “залечивались” мантией. Аналогичный механизм работы замочной площадки как шарнира был предложен для конокардиоидных роstrоконхов (Pojeta, Runnegar, 1976). Узкий канальчатый промежуток, отделяющий дистальную часть роstralной структуры *Anetshella* от макушечной части раковины, очевидно, должен обеспечивать необходимую

“свободу” для увеличения объема роstralной структуры. В то же время, расширение роstralной структуры не может происходить только за счет деформаций вдоль роstralных канавок, поскольку увеличение дистальных частей правого и левого полей роstrума вступает в противоречие с остальным, ранее сформировавшимся полем раковины *Anetshella*. Роль поперечной септы также неоднозначна: с одной стороны, она противодействует расширению изнутри, с другой стороны, по мере расширения раковины, каждый последующий слой септы имеет уже следующий линейный размер, и кажущееся противоречие в этом смысле может быть не столь существенным. Расширение раковины вдоль комиссуры ближе к краю устья, как уже было отмечено, до определенного момента может обеспечиваться ее гибкостью, но в большей мере компенсируется превалирующим ростом краевых частей устья.

Так или иначе, закономерности роста раковин роstroконхов в целом, и анечеллид в частности, во многом остаются неясными. Решение описанных выше противоречий лежит, скорее всего, в изначальной закладке роstralной структуры *Anetshella* в гипертрофированном виде, далее скорость ее роста значительно уступает скорости роста остальной части раковины. Это предположение, однако, требует обоснования на фактическом материале, которого пока нет в достаточном количестве.

ПРЕДПОЛАГАЕМОЕ СТРОЕНИЕ МЯГКОГО ТЕЛА

Мышечные отпечатки *Anetshella* парные и четко дифференцированы. На имеющихся внутренних ядрах всегда различаются три пары. Еще одна, – четвертая пара фиксируется пока только на одном экземпляре по одному левому отпечатку. Несмотря на то, что кроме самого отпечатка имеется еще и его мышечный след, с правой стороны внутреннего ядра отпечаток отсутствует.

Непосредственно под макушкой наблюдается хорошо выраженный парный отпечаток, который по своему положению, скорее всего, соответствует отпечатку цефалических мускулов (рис. 4). Сзади макушки, под дистальной частью роstrума, расположена пара крупных отпечатков, к которым, вероятно, крепились как задние pedalные мускулы, так и жаберные (рис. 4). Непосредственно под отпечатками цефалических мускулов, наблюдается третья пара отпечатков, к которым крепились передние pedalные мускулы (рис. 4). Вероятно, непосредственно под этой парой размещается еще одна пара отпечатков pedalной мускулатуры (рис. 4).

Исходя из вышеизложенной интерпретации имеющихся мышечных отпечатков, можно сделать следующие выводы: 1) *Anetshella* были актив-

но передвигающимися по поверхности субстрата моллюсками. Их нога управлялась тремя парами мускулов и имела круглую или субовальную подошву гастроподного типа. 2) Судя по размерам отпечатков, цефалические мускулы были хорошо развиты. Макушка раковины и роstralная структура находились сзади по отношению к голове. 3) Несомненно *Anetshella* обладали радулой и, возможно, были либо детритофагами, либо фитофагами, либо могли быть хищниками и питались зоообрастаниями.

Одним из самых важных вопросов в интерпретации строения мягкого тела *Anetshella* является вопрос о положении ктенидиев. Наиболее логично предположить, что ктенидии располагались непосредственно ниже роstralного отверстия. Отсюда можно найти функциональное объяснение двум карманообразным полостям, расположенным справа и слева от оси роstrума (рис. 4, 5). Данные полости отделены от остального объема роstrума тонкими продольными септами, которые примыкают к поперечной септе сзади (рис. 4). Скорее всего, ктенидии размещались с внутренних сторон продольных септ вдоль оси роstrума. Продольные септы, в свою очередь, не только поддерживали ктенидии, но и отделяли их от задних pedalных мускулов, которые оказались приподнятыми на уровень ктенидиев в карманообразных полостях. Подъем точки крепления мускулов является выгодным с точки зрения увеличения возможностей манипуляции ими. Таким образом, если принять предложенную схему, то становится очевидным тот факт, что две продольные септы необходимы для фиксации ктенидиев, отделения их от pedalной мускулатуры и для оптимизации объема роstralной полости раковины.

Исходя из вышеизложенного представления о положении головы, подошвы ноги и ктенидиев *Anetshella*, мы приходим к схеме внутреннего строения, которая очень близка к схеме предполагаемого строения представителя *Xenocoelia*, предложенной Я.И. Старобогатовым (1974). Различия заключаются лишь в форме раковины, снабженной роstralной структурой, а также в положении макушки, которая направлена назад (рис. 5).

Основываясь на особенностях строения раковины, представляется возможным рассматривать два варианта движения токов воды в мантийной полости *Anetshella*. Первый вариант предполагает создание тока воды в мантийной полости ресничным эпителием (рис. 5, а, б). Вода попадает в мантийную полость через роstralное отверстие, а выходит в задней части апертуры. Второй вариант (рис. 5, в, г) предполагает аэрацию мантийной полости путем ритмичного изменения ее объема, при помощи работы мышц. При этом мантийная полость представляет собой замкнутый объем, а вода

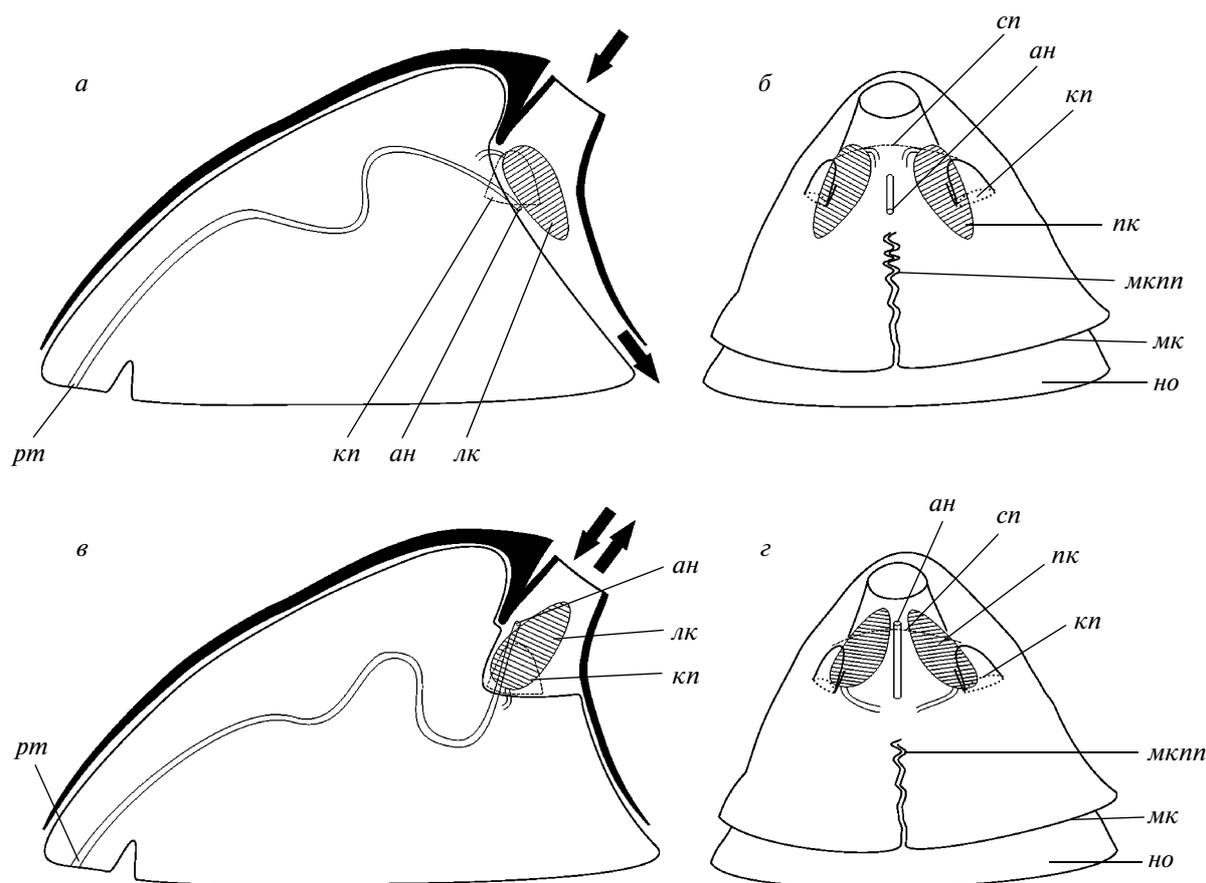


Рис. 5. Варианты предполагаемого внутреннего строения *Anetshella golowkinskyi*: *а, б* – ток воды в мантийной полости создается ресничным эпителием; *в, г* – ток воды в мантийной полости создается мышечными сокращениями, по принципу помпы; *а, в* – поперечный разрез, раковина показана черным, *б, г* – вид сзади, без раковины; стрелками показано направление движения воды. Обозначения: *ан* – анус, *кп* – карманообразная полость, *лк* – левый ктенидий, *мк* – мантийный край, *мкпп* – мантийный край правого поля рostrальной структуры (показана только нижняя часть), *но* – нога, *пк* – правый ктенидий, *рт* – рот, *сп* – местоположение септы.

входит и выходит через рostrальное отверстие. Нижняя часть мантийной полости могла быть натянутой между продольными септами и задней частью раковины и могла функционировать как мембрана по принципу помпы (вперед-назад). Подобный принцип используется для аэрации и санации мантийной полости некоторыми представителями современных фиссуреллид.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Предками *Anetshella* следует считать каких-то представителей семейства *Bransoniidae*, так как, в отличие от семейств *Conocardiidae* и *Hiprocardiidae*, они являются наименее специализированной группой. Их устье и внутренние стенки передней части раковины лишены продольных складчатых структур, которые характерны для *Conocardiidae* и *Hiprocardiidae*. Не исключено, что брансониды (по крайней мере, часть из них) с учетом таких ха-

рактерных особенностей, как большое устье по отношению к размерам раковины и короткий рostrум, могли вести полуинфаунный образ жизни, т.е. при необходимости могли свободно перемещаться по поверхности субстрата.

Не лишним основания является вопрос, почему *Anetshella* не могут быть непосредственно гелционеллоидными моллюсками, так как морфологическое сходство с некоторыми из них очевидно (Runnegar, 1978, рис. 19–21). Однако наличие стадии метаморфоза является принципиальным отличием рostrоконховых моллюсков от гелционеллоидных. Появление у *Anetshella* сокращенной стадии метаморфоза ознаменовало следующую ступень развития в данном эволюционном тренде: гелционеллоидные моллюски (стадия метаморфоза нет) → конокардиоидные рostrоконхи (стадия метаморфоза есть) → анечеллоидные рostrоконхи (сокращенная стадия метаморфоза).

СИСТЕМАТИКА

Объем и обоснованность выделения класса *Rostroconchia*, включающего три отряда: *Ribeirioidea*, *Ischyrioida* и *Conocardioidea*, как это было предложено его авторами (Pojeta, Runnegar, 1976), в настоящее время вызывает определенные сомнения, так как включает моллюсков как с экзогастрической, так и с эндогастрической раковиной (Peel, 2004). Судя по всему, конокардиоиды берут свое начало от гелционеллоидных моллюсков (Peel, 2006). В таком случае различия между рибейриоидными и конокардиоидными моллюсками находятся на значительно более высоком уровне, нежели различия между гелционеллоидными и конокардиоидными моллюсками.

Различные идиоадаптации гелционеллоидных моллюсков в виде формирования: (1) узких, сдавленных с двух сторон колпачковидных раковин, (2) snorkеля с одновременным удлинением колпачка или (3) почти двустворчатой раковины в виде трубки, отражают попытки перехода от эпифаунного образа жизни к инфаунному (Peel, 2006). Несомненный успех в данной стратегии был достигнут формами, которые в своем развитии проходили стадию метаморфоза (переход в постларвальном развитии от колпачковидной раковины к двустворчатой). Появление и реализация возможности формирования мантийным полем двустворчатой раковины, закрытой с вентральной стороны, оказалось успешным морфофункциональным преобразованием, которое характеризует ростроконхов как отдельную группу моллюсков (учитывая отсутствие лигамента и аддукторов). Это означает, что уровень отличий между гелционеллоидными моллюсками и конокардиоидными ростроконхами лежит, как минимум, на уровне отрядов. Несмотря на исключительно длительное (на протяжении всего палеозоя) инфаунное состояние, ростроконхи (судя по появлению *Anetshella*) сохранили морфофункциональную готовность к обратному переходу в эпифаунное состояние. В результате морфофункциональных преобразований (явно апоморфных) передняя часть раковины *Anetshella* формируется с сохранением ювенильных признаков в виде колпачка, как у гелционеллоидных моллюсков, а задняя часть раковины развивается с сохранением унаследованной ростральной структуры. Таким образом, уровень отличий *Anetshella* от остальных ростроконхов оказывается достаточно высоким, как в особенностях формирования раковины, так и по положению педально-висцеральной массы. С этой точки зрения, несмотря на то, что у них имеется ростральная структура, их размещение в отряде *Conocardioidea* кажется нецелесообразным, поэтому следует установить новый отряд *Anetshelloida*.

К Л А С С ROSTROCONCHIA POJETA,
RUNNEGAR, MORRIS ET NEWELL, 1972
О Т Р Я Д ANETSHELLOIDA MAZAEV,
ORDO NOV.

Д и а г н о з. Раковина билатерально симметричная, колпачковидная, макушка смещена назад, ростральная структура занимает заднее положение между макушкой и задним краем апертуры, снаружи ростральная структура отделена от макушки поперечной канавкой, внутри раковины – поперечной септой.

С о с т а в. Семейство *Anetshellidae* fam. nov.

С р а в н е н и е. Отличаются от *Conocardioidea* колпачковидной раковиной с одной макушкой.

З а м е ч а н и я. Раковины представителей *Anetshelloida* обладают исключительно сходной морфологией с некоторыми представителями отряда *Helcionelloida*, но отличаются развитой ростральной структурой.

СЕМЕЙСТВО ANETSHELLIDAE MAZAEV, FAM. NOV.

Т и п о в о й р о д. *Anetshella* gen. nov.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом отряда.

С о с т а в. Типовой род.

Род *Anetshella* Mazaev, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а в честь выдающегося русского геолога и палеонтолога А.В. Нечаева.

Т и п о в о й в и д – *Lepetopsis golowkinskyi* Netchaev, 1894; Россия, Татарстан и Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус, верхнеказанский подъярус.

Д и а г н о з. Раковина билатерально симметричная, колпачковидная, ростральное отверстие расположено сзади макушки и отделено поперечной примакушечной канавкой. Внутри раковины дистальная часть рострума отделена поперечной септой, внутренний слепок дистальной части рострума выглядит как короткий усеченный цилиндр неправильной формы. Поле ростральной структуры разделено на две части комиссурой, имеет форму треугольника, вершина треугольника упирается в заднюю точку апертуры. Поверхность рострального поля гладкая, остальная поверхность раковины покрыта радиальной и концентрической скульптурой.

С о с т а в. Типовой вид.

Anetshella golowkinskyi (Netchaev, 1894)

Табл. I, фиг. 1, 2; табл. II, фиг. 1–4

Emarginula? sp.: Головкинский, 1868, с. 109, табл. V, фиг. 11, 12.

Lepetopsis golowkinskyi: Нечаев, 1894, с. 327, табл. XII, фиг. 54, 55.

Лектотип – Геологический музей Казанского государственного университета, колл. № 14, обр. № 188/2, внутренний отпечаток раковины; Татарстан, правый берег р. Волги, с. Красновидово, белые или желтые грейнстоуны с оолитами или с пустотами от них; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, поволжский горизонт, верхнеуслонские слои, пачка подлужник (сборы А.А. Штукенберга).

Описание (рис. 1, 4). Раковина билатерально симметричная, колпачковидная, относительно массивная. Макушка клювовидная, смещена назад. Ростральное отверстие расположено сзади макушки, отделено от нее узкой поперечной канавкой. Профили переднего, правого и левого склонов выпуклые, профиль заднего склона вогнутый. Вся поверхность раковины, за исключением ростральной структуры, покрыта очень резкой, глубокой сетчатой скульптурой. Радиальные и кольцевые ребра примерно одинаковые в сечении, их высота сопоставима с межреберными промежутками. Число радиальных ребер более 50. Край устья относительно массивный, зубчатый. Каждый зубец является продолжением отдельного радиального ребра, промежутки между зубцами на крае устья отчетливо вогнутые, с внутренней стороны зубцы резкие, удлиненные в радиальном направлении. Устье в плане овальное, в его задней части имеется очень мелкая V-образная выемка, вершина которой маркирует точку перехода правого и левого краев устья в правый и левый края ростральных полей, а также точку смыкания задних краев правого и левого склонов раковины. Ростральная структура снаружи раковины состоит из рострального отверстия и ростральной площадки. Последняя размещена на заднем склоне раковины, имеет вид высокого равностороннего треугольника с цилиндрической поверхностью. Его вершина упирается в задний край устья, в точку смыкания задних краев правого и левого склона раковины. Основание треугольной площадки ростральной структуры формирует задний край и боковые края рострального отверстия. Поверхность ростральной площадки гладкая с тонкими линиями роста, состоит из правого и левого полей, разделенных комиссурой. В целом поверхность ростральной площадки по отношению к краям правого и левого склонов раковины вдавлена. Край склонов раковины вдоль сочленения с ростральной площадкой в профиле четко округлые. Комиссура снаружи ростральной площадки формирует тонкую прямую канавку, внутри раковины линия комиссуры имеет сложную зигзагообразную форму. На раковинах взрослых экземпляров комиссура ближе к устью становится менее извилистой. Передний край рострального отверстия плохо различим на имеющихся внешних отпечатках, но

определенно отделен от макушки. На внутренних ядрах видно, что дистальная часть рострума сформирована в виде трубки. В сечении дистальная часть рострума почти круглая, со стороны макушки слегка уплощенная, несет два слабовыраженных продольных валика. Внутри раковины, дистальная часть рострума отделена от остального внутреннего объема поперечной септой (пегмой), которая лежит в одной плоскости с примакушечной поперечной канавкой и, таким образом, является ее основанием. Со стороны ростральной структуры к концевым частям поперечной септы примыкают две короткие продольные септы, которые формируют справа и слева от основания внутренней трубки рострума две карманообразные полости. На всех имеющихся внутренних ядрах четко различимы три пары мускульных отпечатков. Еще одна, четвертая пара в виде одного левого отпечатка имеется на одном образце.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота раковины	Длина устья	Ширина устья (мм)
4919/11-122	4.0	6.6	4.5
4919/21-1	6.4	13.0	8.6
4919/6-250	6.7	12.9	≈10.0

Изменчивость. На имеющихся немногочисленных образцах изменчивость выражается в различном отношении высоты раковины к ее длине и различном наклоне плоскости примакушечной поперечной канавки (табл. I, фиг. 16, 26).

Замечания. С ростом раковины изменяется ряд соотношений. Так, отношение длины устья к его ширине у молодых экземпляров составляет около 1.3, а у более взрослых 1.44–1.5, то есть по мере роста раковина становится более узкой. На взрослых экземплярах максимальная ширина устья смещается от центра к заднему краю, а боковые края устья заметно сужаются к переднему краю.

Распространение. Республика Татарстан и Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус, верхнеказанский подъярус.

Материал. 10 экз. из колл. ПИН РАН: 1 – из местонахождения № 4919/21, карьер около с. Бимы; 5 – из местонахождения № 4919/6, карьер Кремешки, верхняя часть разреза; 3 – из местонахождения № 4919/11, карьер Чимбулат, нижняя часть рифогенного тела; 1 – из местонахождения № 4919/19, карьер Чимбулат, верхняя часть рифогенного тела; 4 экз. из колл. Нечаева, Геологический музей КГУ.

ВЫВОДЫ

1. В составе класса Rostroconchia установлен новый отряд Anetshelloida.

2. В отличие от представителей отряда Conocardioidea, у которых после стадии метаморфоза формируется двустворчатая раковина с двумя макушками, у единственного представителя отряда Anetshelloida — *Anetshella golowkinskyi* метаморфоза подвержена только задняя часть раковины, поэтому формируется колпачковидная раковина с одной макушкой.

3. Предками Anetshellidae являются представители семейства Bransoniidae, морфологические отличия данных семейств носят явный адаптивный характер.

4. Появление *Anetshella* свидетельствует о сохранении ростроконхами морфофункциональной готовности к обратному переходу от инфаунного к эпифаунному образу жизни.

5. Результатом данного перехода является появление формы, морфологически схожей с некоторыми гельционеллоидными моллюсками, что подтверждает предположение Дж. Пила (Peel, 2006) о происхождении конокардиоидных от гельционеллоидных моллюсков.

6. При очевидном морфологическом сходстве ростроконховые моллюски отличаются от гельционеллоидных наличием стадии метаморфоза.

7. Появление сокращенной стадии метаморфоза *Anetshella* ознаменовало следующую ступень развития в данном эволюционном тренде: гельционеллоидные моллюски (стадии метаморфоза нет) → конокардиоидные ростроконхи (стадия метаморфоза есть) → анечеллоидные ростроконхи (сокращенная стадия метаморфоза).

8. Морфологические особенности *Anetshella* имеют важное значение для понимания биологии и анатомии конокардиоидных моллюсков. Наличие более трех пар мускульных отпечатков, ноги гастроподного типа, радулы и заднее положение ктенидиев, указывает на филогенетическую близость данной группы к моноплакофорам.

9. Раскрытие раковин ростроконхов вдоль комиссуры для ее последующего роста могло осуществляться путем создания избыточного давления краем мантии между краями раковины. Ранее предложенные способы раскрытия створок ростроконхов не могут быть пригодными для объяснения механизма прироста раковины *Anetshella* вдоль комиссуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Головкинский Н.А.* О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна // Матер. по геологии России. 1868. Т. I, II. С. 1–146.
- Нечаев А.В.* Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России // Тр. Об-ва естествоиспыт. при импер. Казан. ун-те. 1894. Т. 27. Вып. 4. С. 1–503.
- Старобогатов Я.И.* Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков // Палеонтол. журн. 1974. № 1. С. 3–18.
- Peel J.* Pinnocaris and the origin of scaphopods // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 4. P. 543–550.
- Peel J.* Scaphopodization in Paleozoic molluscs // Palaeontology. 2006. V. 49. Pt 6. P. 1357–1364.
- Pojeta J., Runnegar B.* The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper. 1976. V. 968. P. 1–88.
- Runnegar B.* Origin and evolution of the class Rostroconchia // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Bd. 1978. V. 284. P. 319–333.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1, 2. *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894), ×5: 1 – экз. № 4919/21-1, Татарстан, карьер Бимы: верхнеказанский подъярус; латексный слепок с внешнего отпечатка раковины: 1а – вид со стороны рostrальной структуры, 1б – вид справа, 1в – вид сверху; 2 – экз. № 4919/6-250, Кировская обл., карьер Кремешки: верхнеказанский подъярус: 2а–2в – латексный слепок с внешнего отпечатка раковины: 2а – вид сверху, 2б – вид справа, 2в – вид с задней правой точки; 2г–2з – тот же экземпляр, внутреннее ядро: 2г – вид сверху, 2д – вид справа, 2е – вид со стороны рostrальной структуры, 2ж – вид слева, 2з – вид с задней правой точки.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–4. *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894): 1 – экз. № 4919/6-250, ×20, отпечаток сетчатой скульптуры раковины; Кировская обл., карьер Кремешки, верхнеказанский подъярус; 2 – экз. № 4919/11-123, ×5, фрагмент внутреннего ядра, самый крупный образец, форма отпечатка рostrума отличается от более мелких экземпляров; Кировская обл., карьер Чимбулат, верхнеказанский подъярус; 3 – экз. № 4919/11-122, ×10, местонахождение то же: 3а–3г – латексный слепок: 3а – вид сверху, 3б – вид со стороны рostrальной структуры, 3в – вид слева, 3г – наклонный вид с задней левой точки; 3д – образец, с которого снят латексный отпечаток, вид изнутри, внутренний слой раковины растворен, внешний слой раковины скреплен с матриксом; 4 – экз. № 4919/19-77, ×10, местонахождение и тип сохранности те же, вид изнутри, размер раковины заметно меньше, чем у предыдущего экземпляра, при этом размер рostrальных структур у обоих образцов примерно одинаковый.

Фиг. 5. *Conocardium?* sp., экз. № 4471/78-107, ×3; Рязанская обл., Акишинский карьер; средний карбон, московский ярус, мячковский подъярус, домодовская свита; внутренний слой раковины растворен, внешний слой раковины скреплен с матриксом, наблюдается зигзагообразный слепок комиссуры.

Anetshelloida, a New Rostroconch Order (Mollusca: Rostroconchia)

A. V. Mazaev

A new order, *Anetshelloida* ordo nov., of the class Rostroconchia (Mollusca) is described. Morphological structures of *Anetshella golowkinskyi* (Netchaev, 1894), the only member of the order, are described in detail and are analyzed from the point of view of their origin, development, functional significance, and adaptive morphological changes. The paired muscle scars and presumable variants of the internal structure of *Anetshella* gen. nov. are described. Probable mechanism for the shell growth in rostroconch mollusks is discussed. It is shown that the pattern of differentiation of the pallial field in *Anetshella* combines the characters of both helcionelloid and conocardioid mollusks.

Keywords: Mollusca, Rostroconchia, *Anetshella*, Permian, East Europe Platform, Volga–Ural Region.

Таблица I

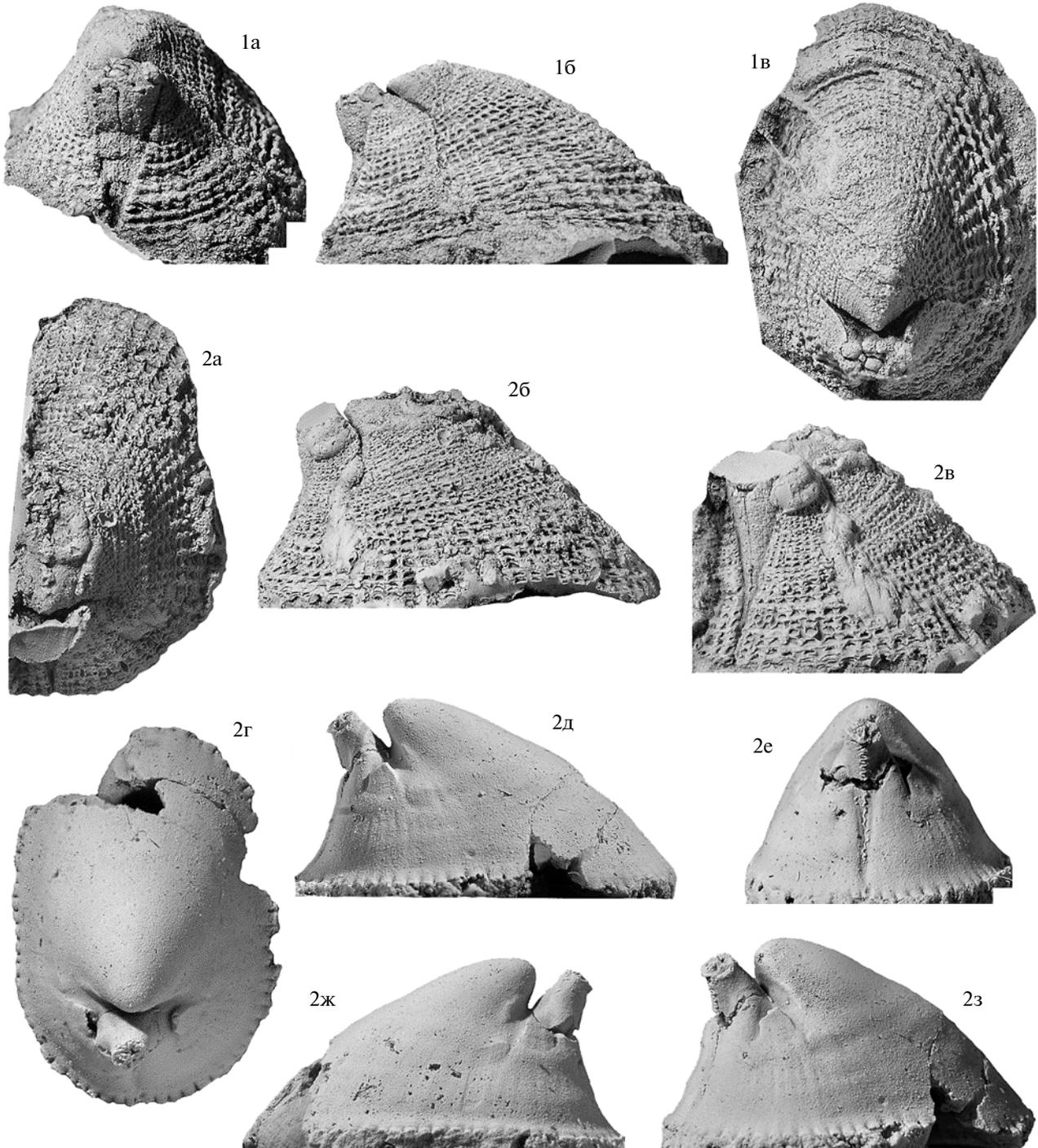


Таблица II

