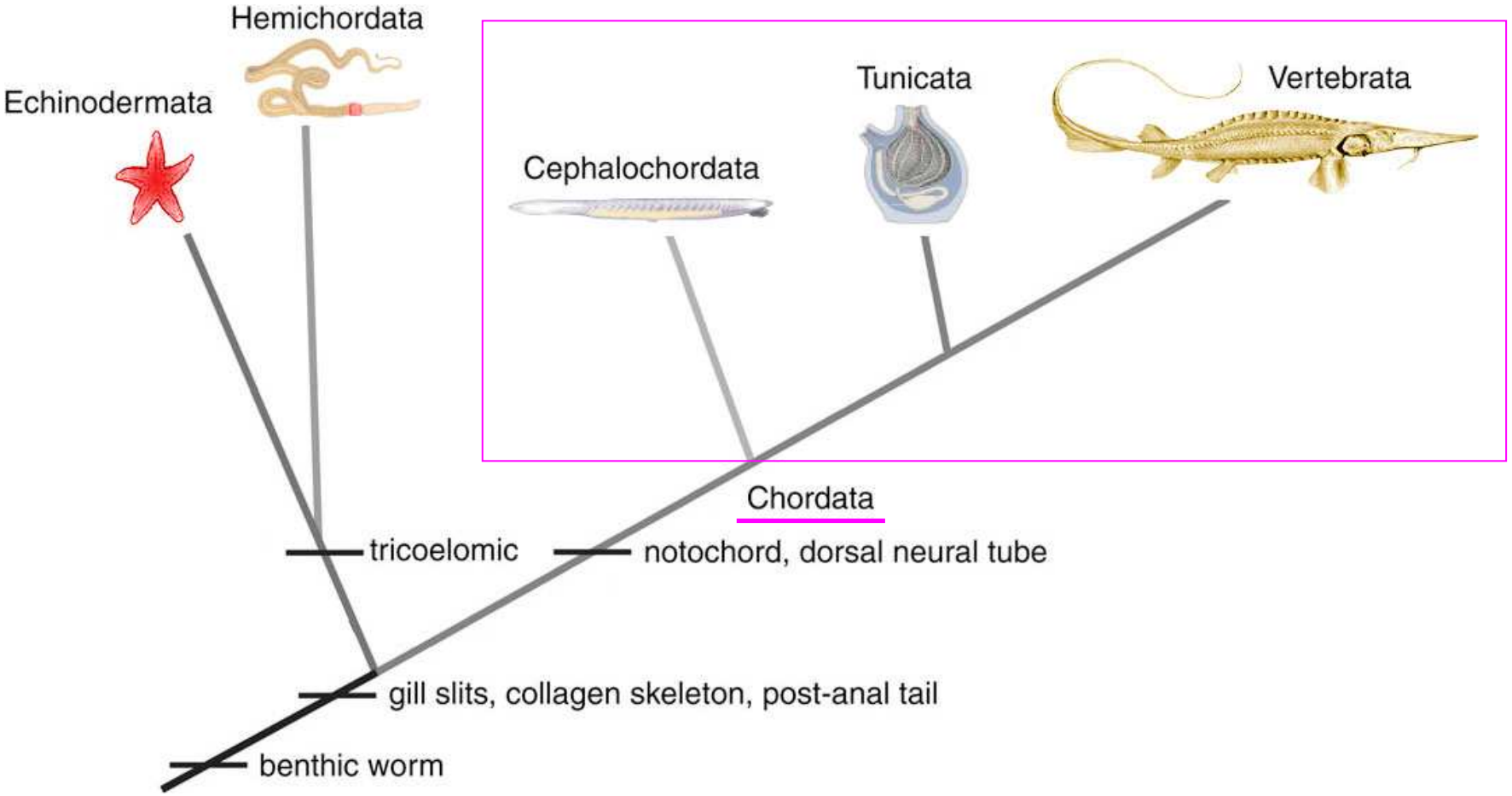
родственные связи хордовых установлены окончательно



… но **КАК** это произошло, остается загадкой

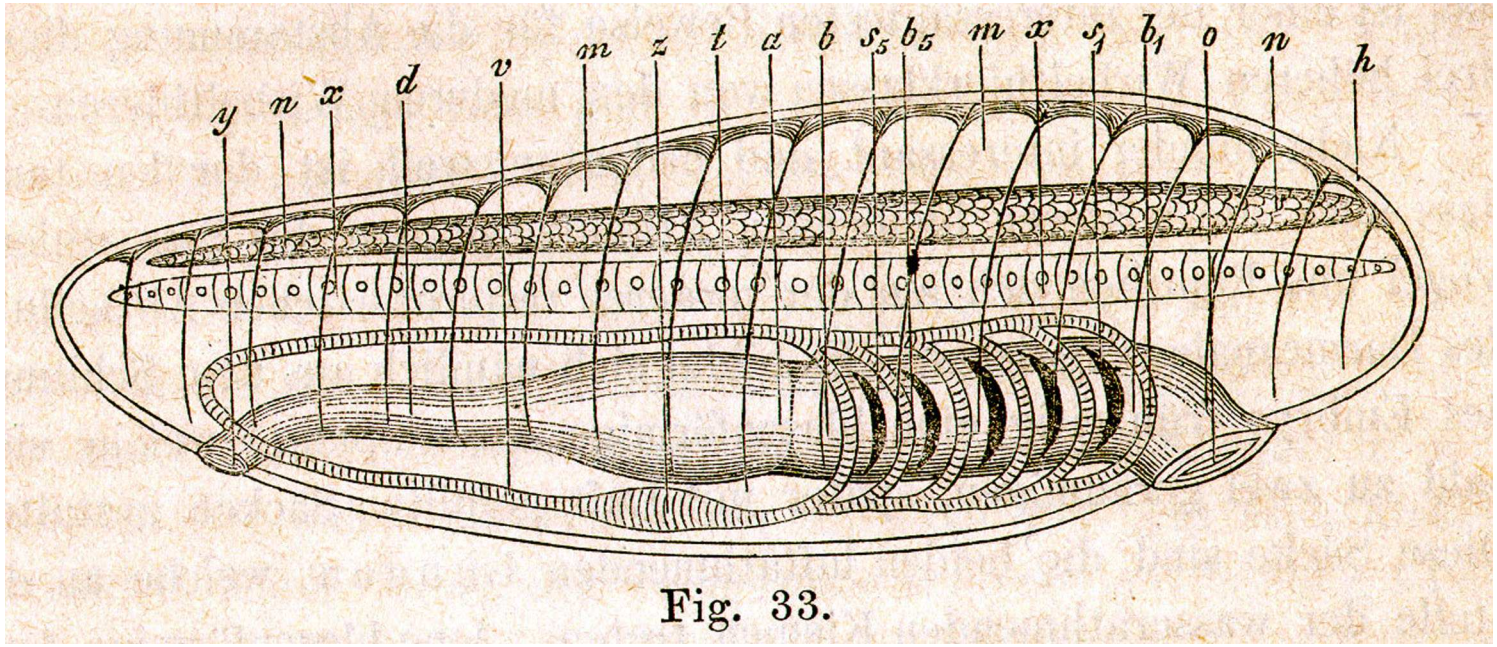
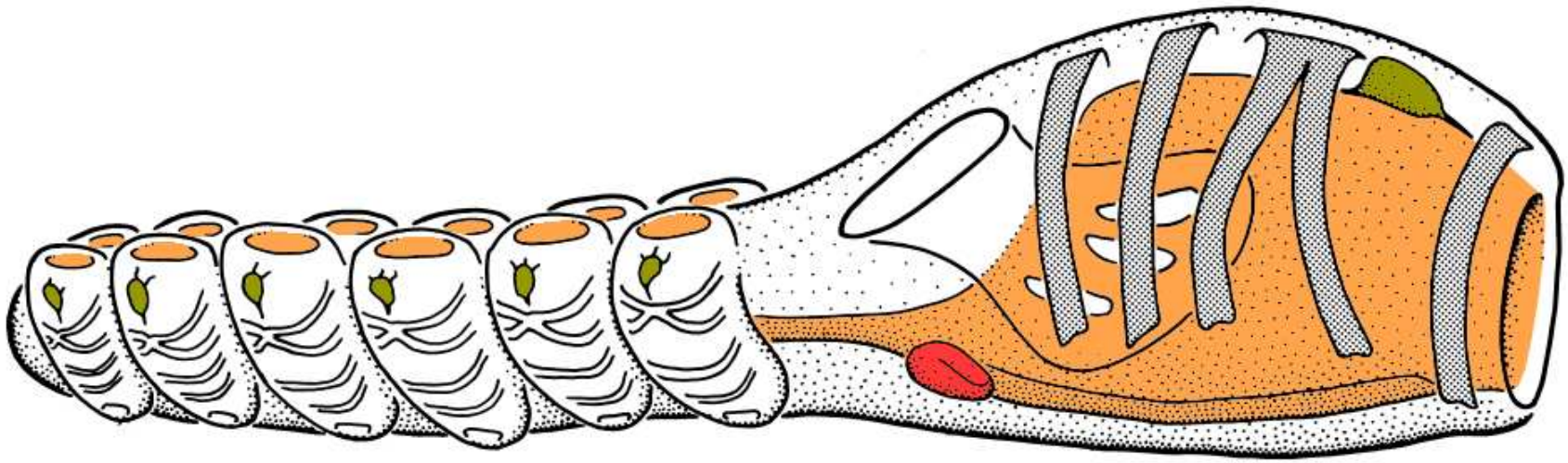


Fig. 33.

- Количество теорий приближается к 100, а объяснить они пытаются всего несколько черт: (1) общий дорсо-вентральный порядок органов, (2) хорда, (3) нервная трубка на спине, (4) глотка с жаберными щелями, (4) постанальный хвост.
- Набор черт можно обогатить, если не сбрасывать со счетов позвоночных.
- Теории происхождения от недифференцированного предка я не принимаю в расчет как безответственные.

Лакалли, 1999

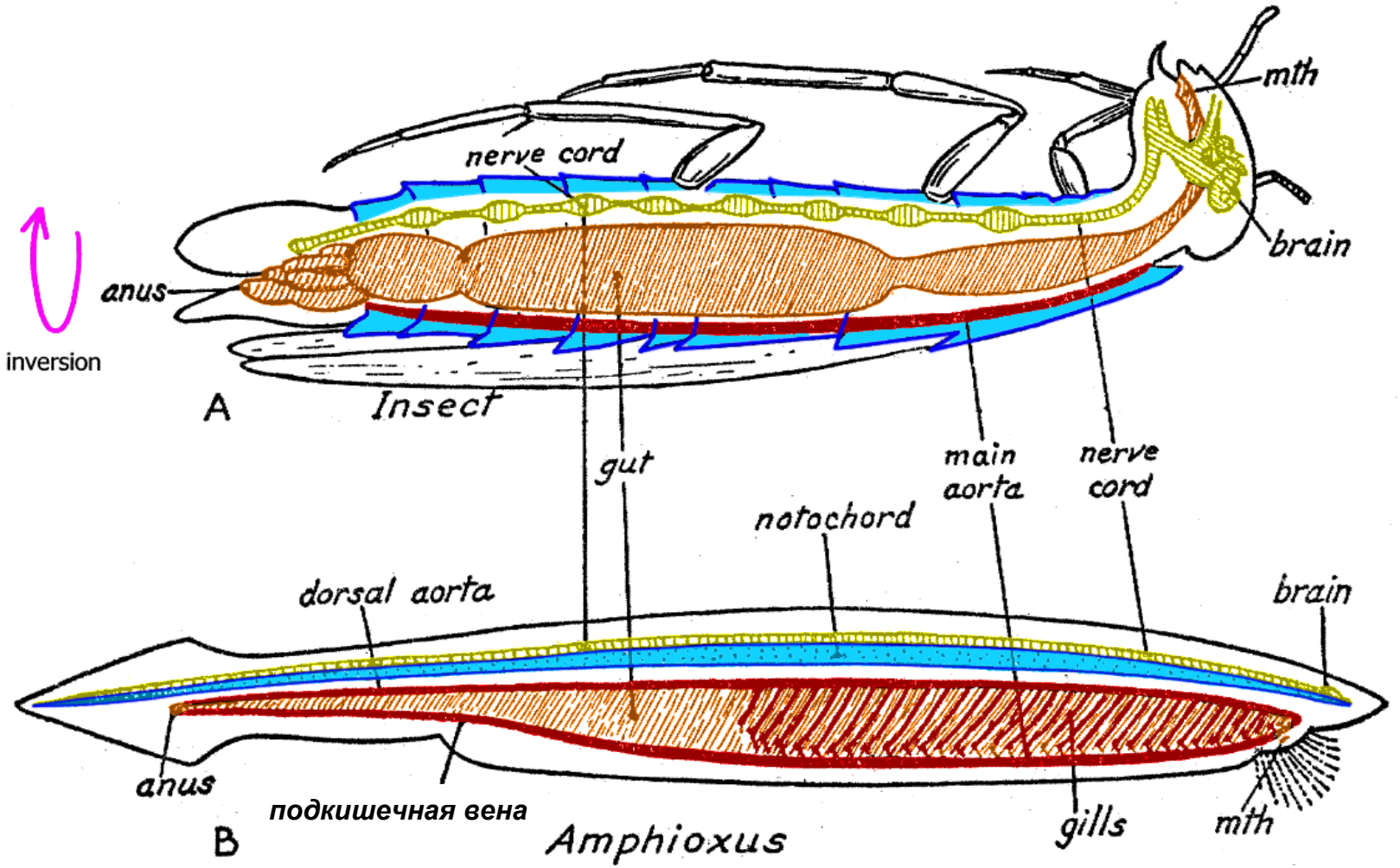
колониальное происхождение



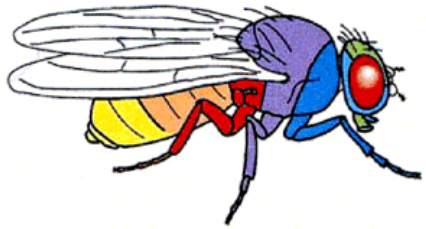
зооиды превратятся в сомиты

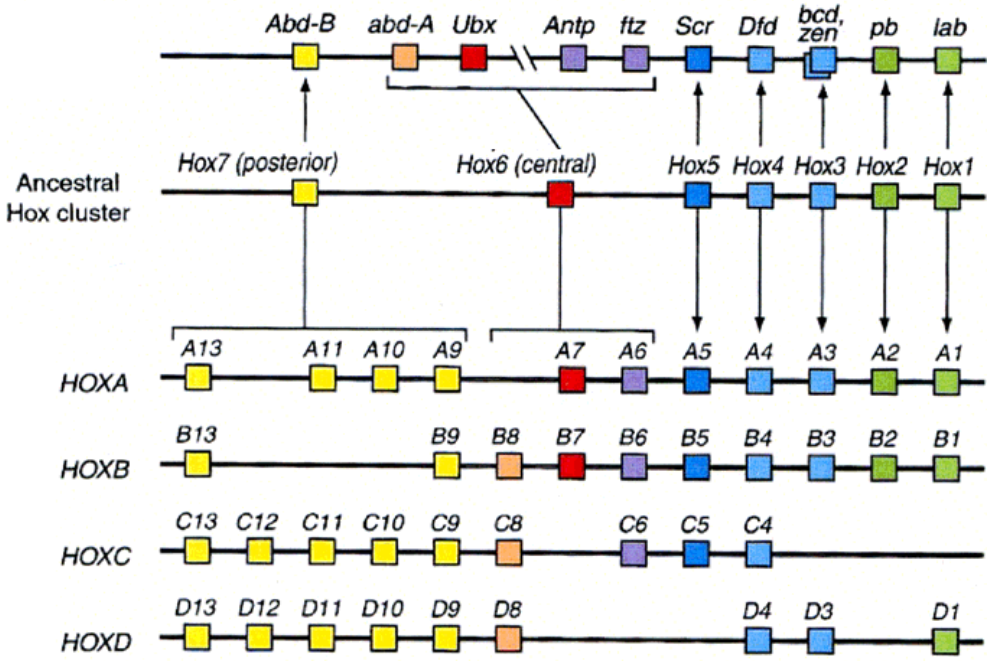
кормилка

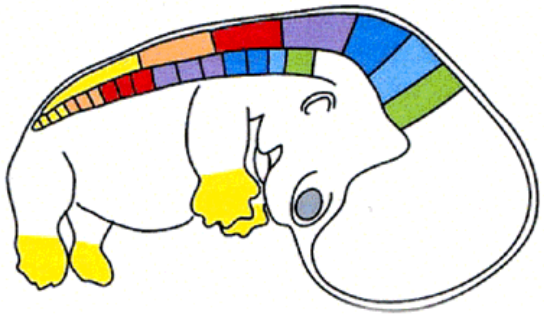
Жоффруа Сент-Илер, 1822



Где голова?
Аргумент против сальто

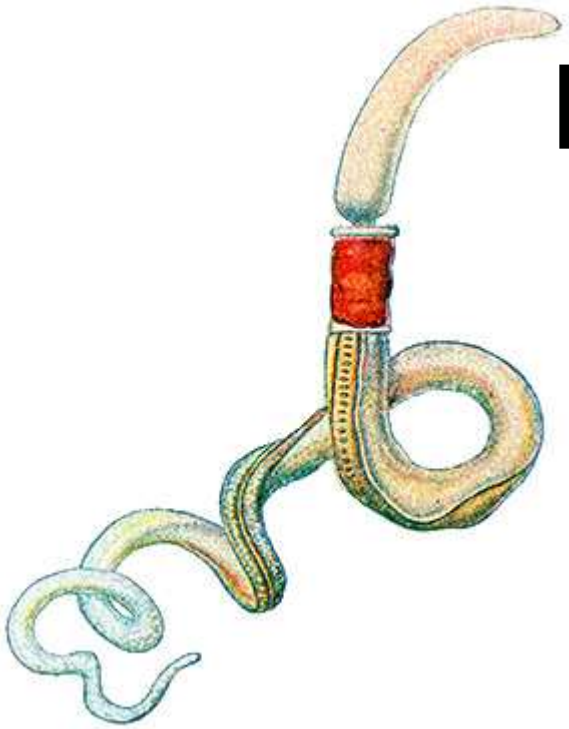


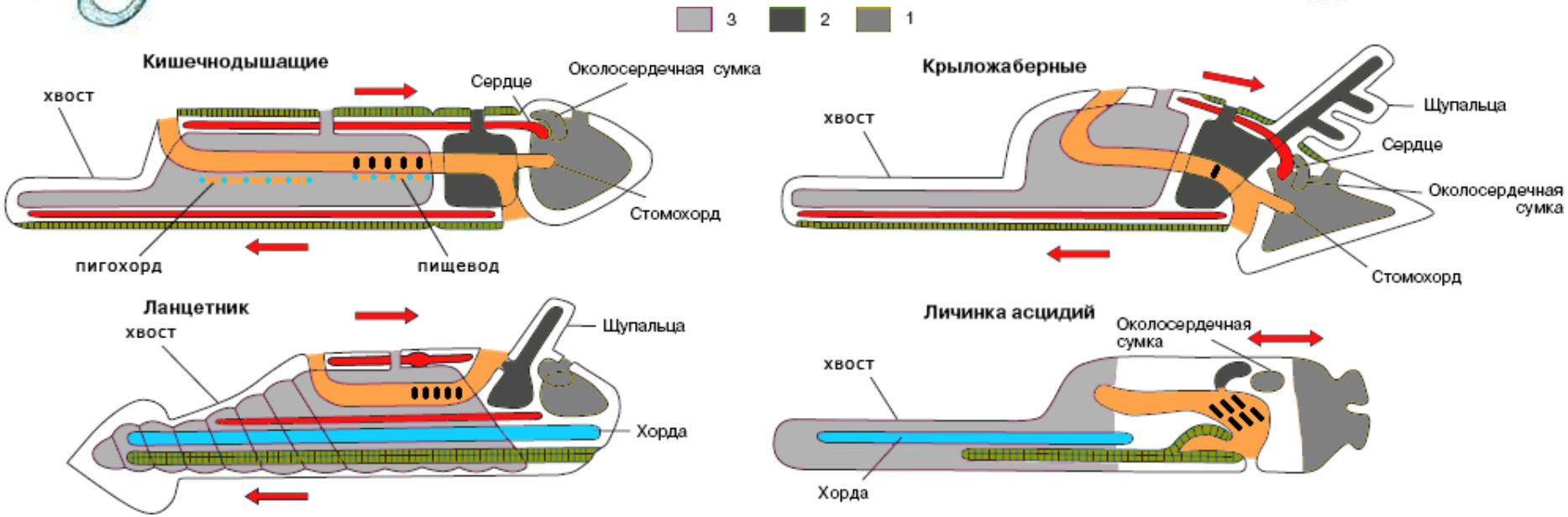




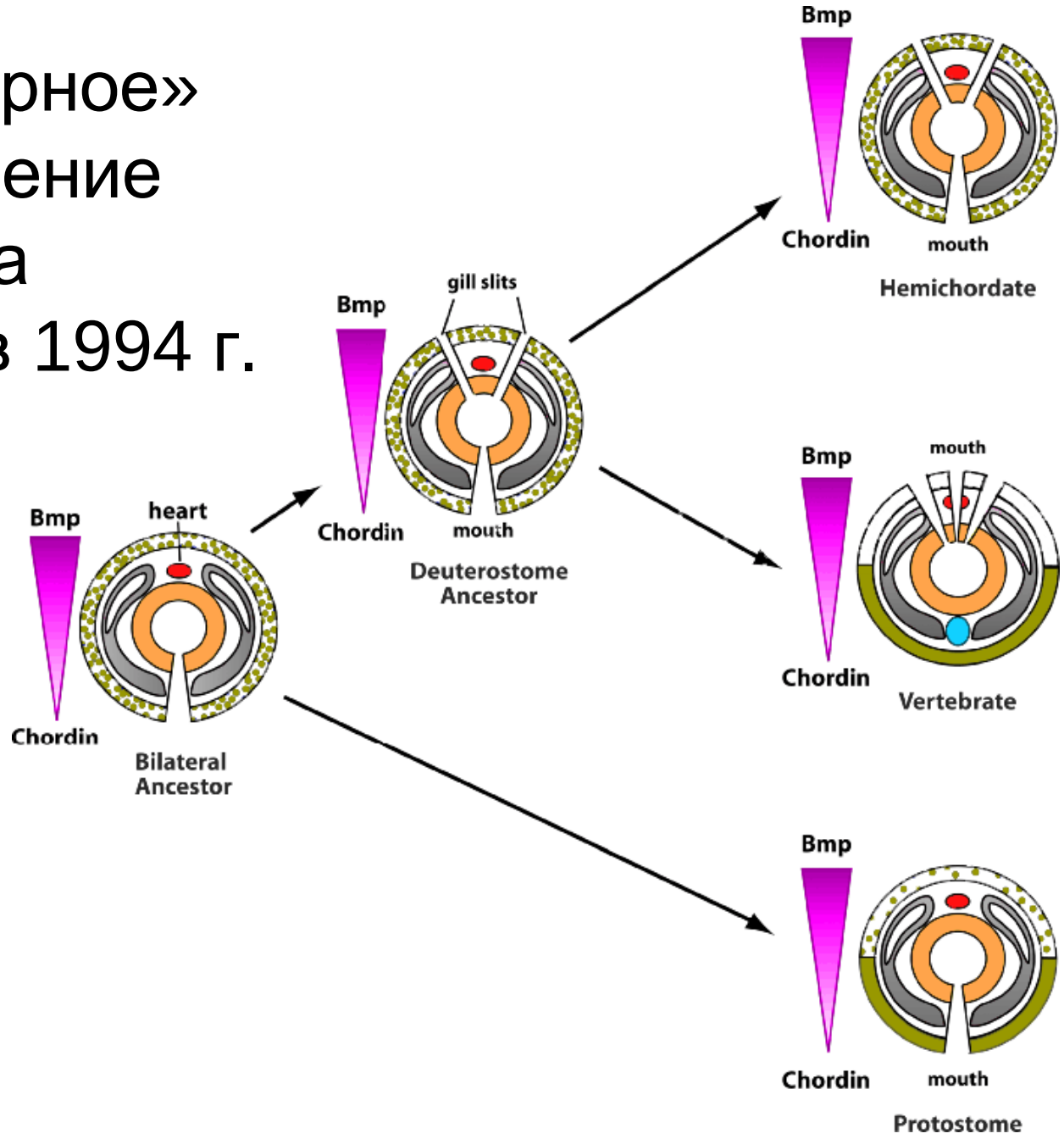
- ***Hox*-гены (от homeotic и homeobox) – важнейшие регуляторы развития Bilateria.**
- ***Hox*-гены осуществляют раннюю регионализацию переднезадней оси эмбриона.**
- ***Hox*-гены собраны в кластеры.**
- ***Hox*-гены экспрессируются колинеарно переднезадней оси эмбриона.**

Малахов, 1977





«молекулярное» подтверждение переворота получено в 1994 г.



сейчас переворот рассматривается по отношению к кишечнодышащим

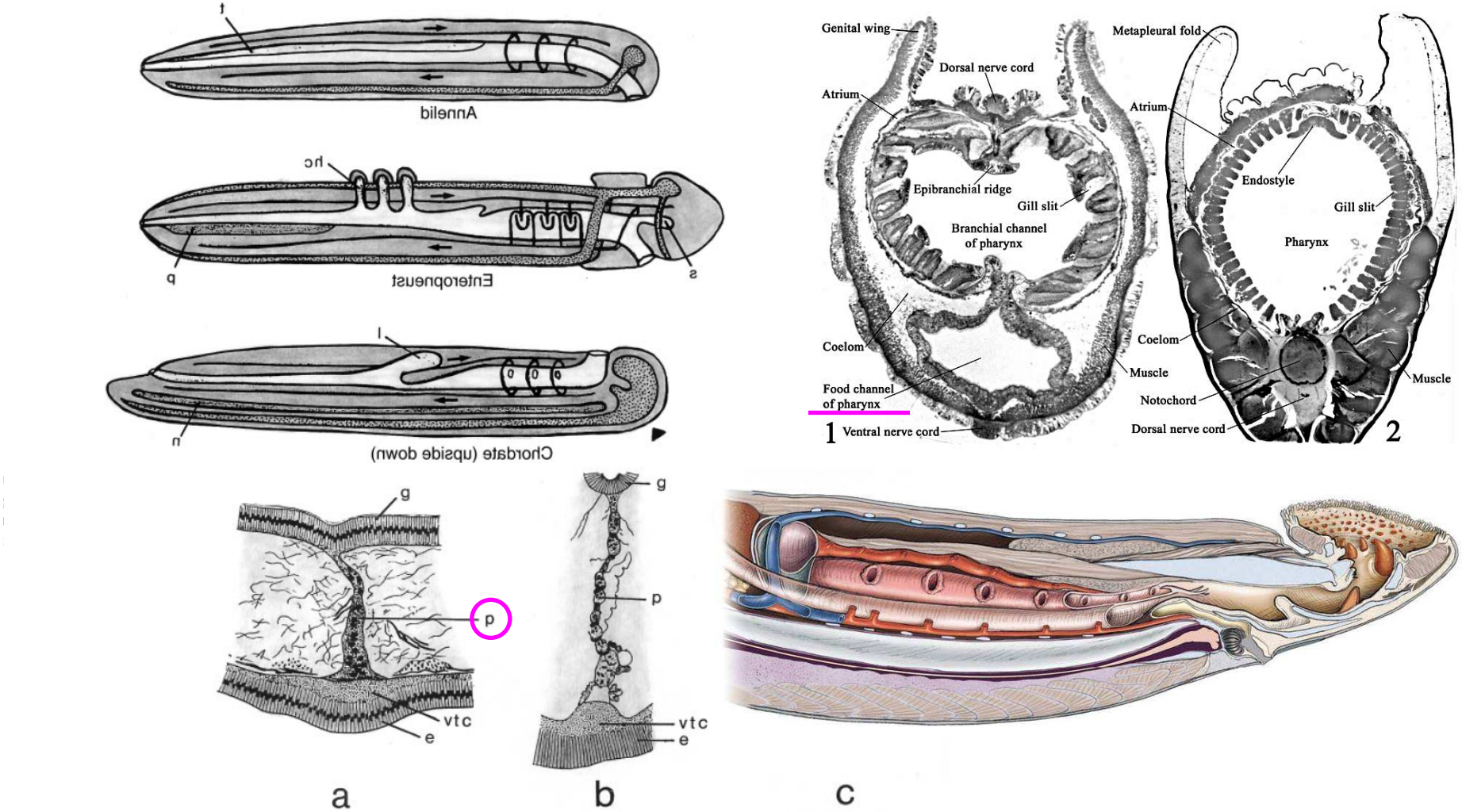
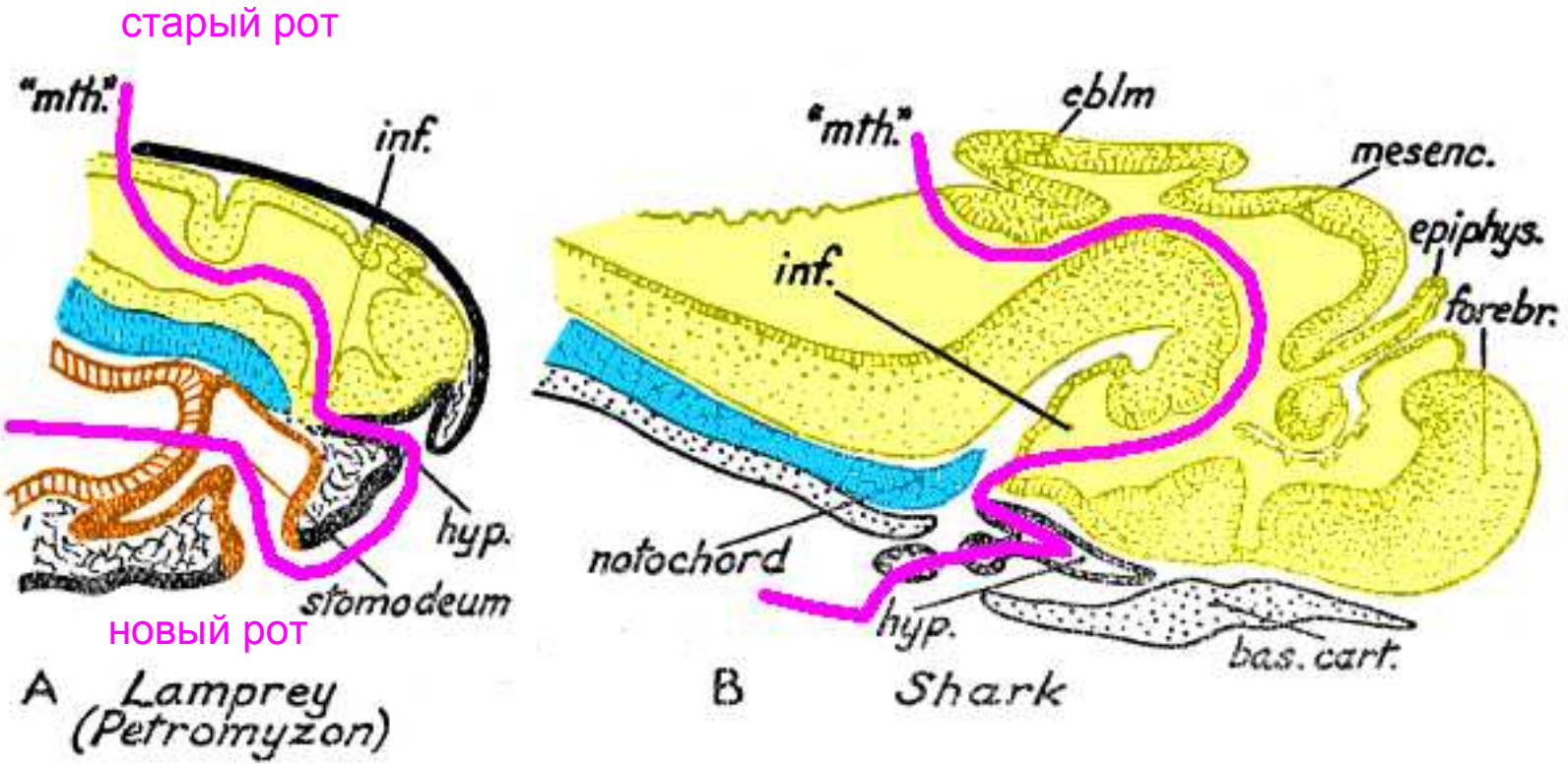


Fig. 2. Subintestinal pygochord (p) in cross-sectioned *Ptychodera flava* (a), *Ptychodera pelsorti* (b) and *Glossobalanus* (c). Note that the cells of the pygochord (p) lie in the ventral mesentery between gut epithelium (g) and ventral trunk cord (vtc). e, ventral epidermis. [a, b from Van der Horst 1939 and c from Grassé 1948 (c)]

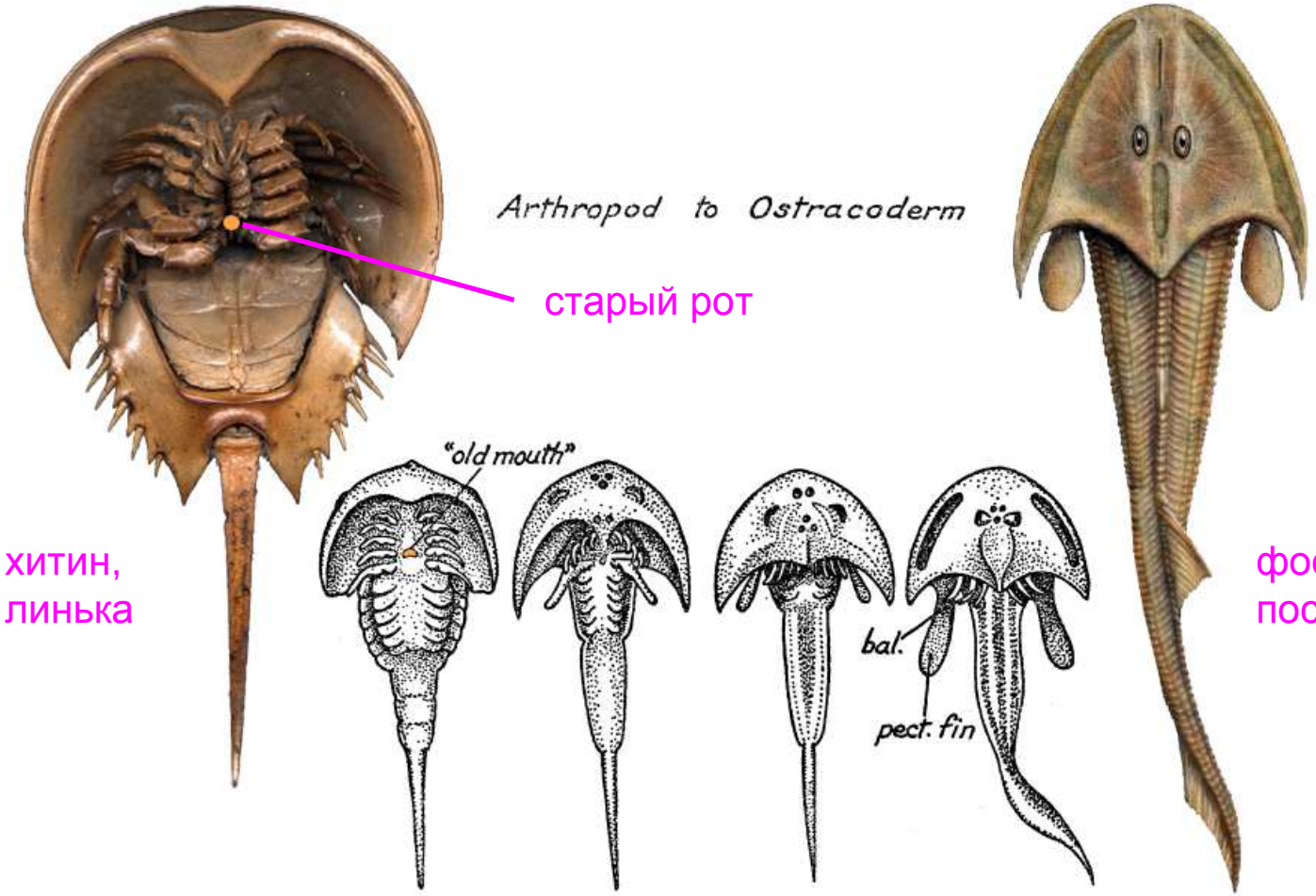
проблема окологлоточного кольца



зародыш миноги

Паттен, 1884-1912

из перевернутого хелицерового

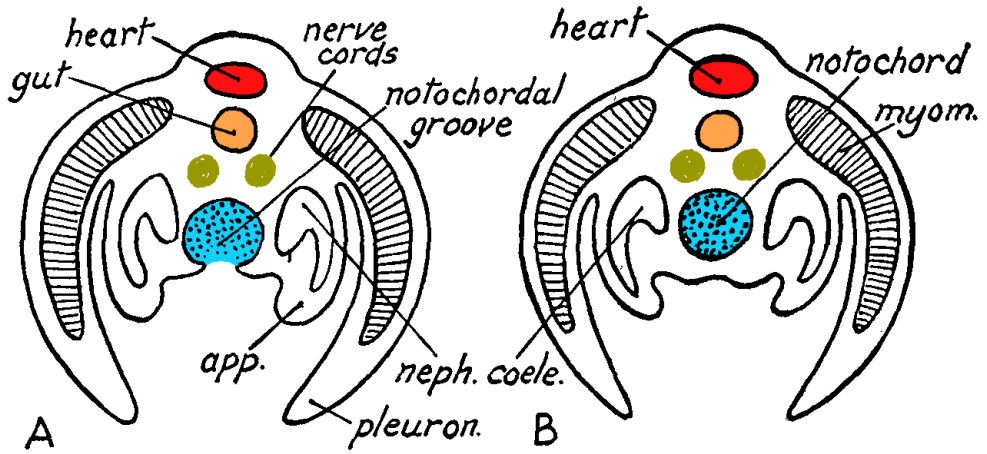


хитин,
линька

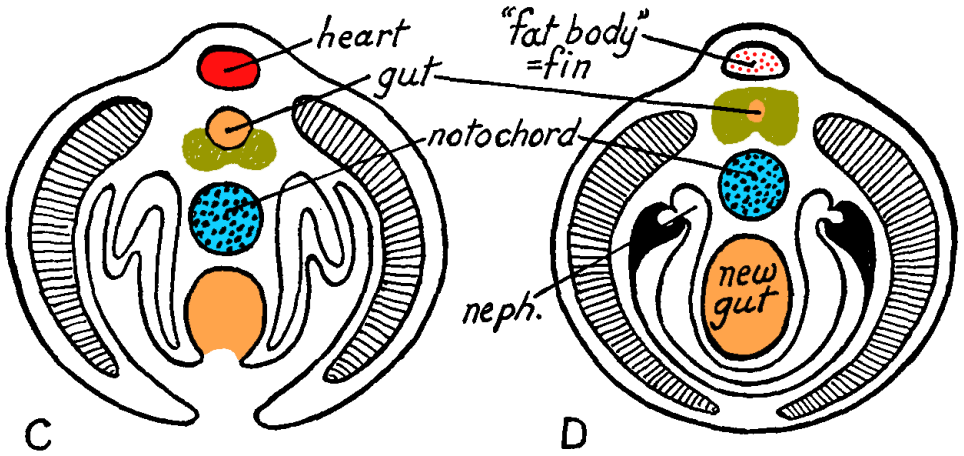
фосфат кальция,
постоянный рост

Гэскел, 1896-1908

личинка
мечехвоста

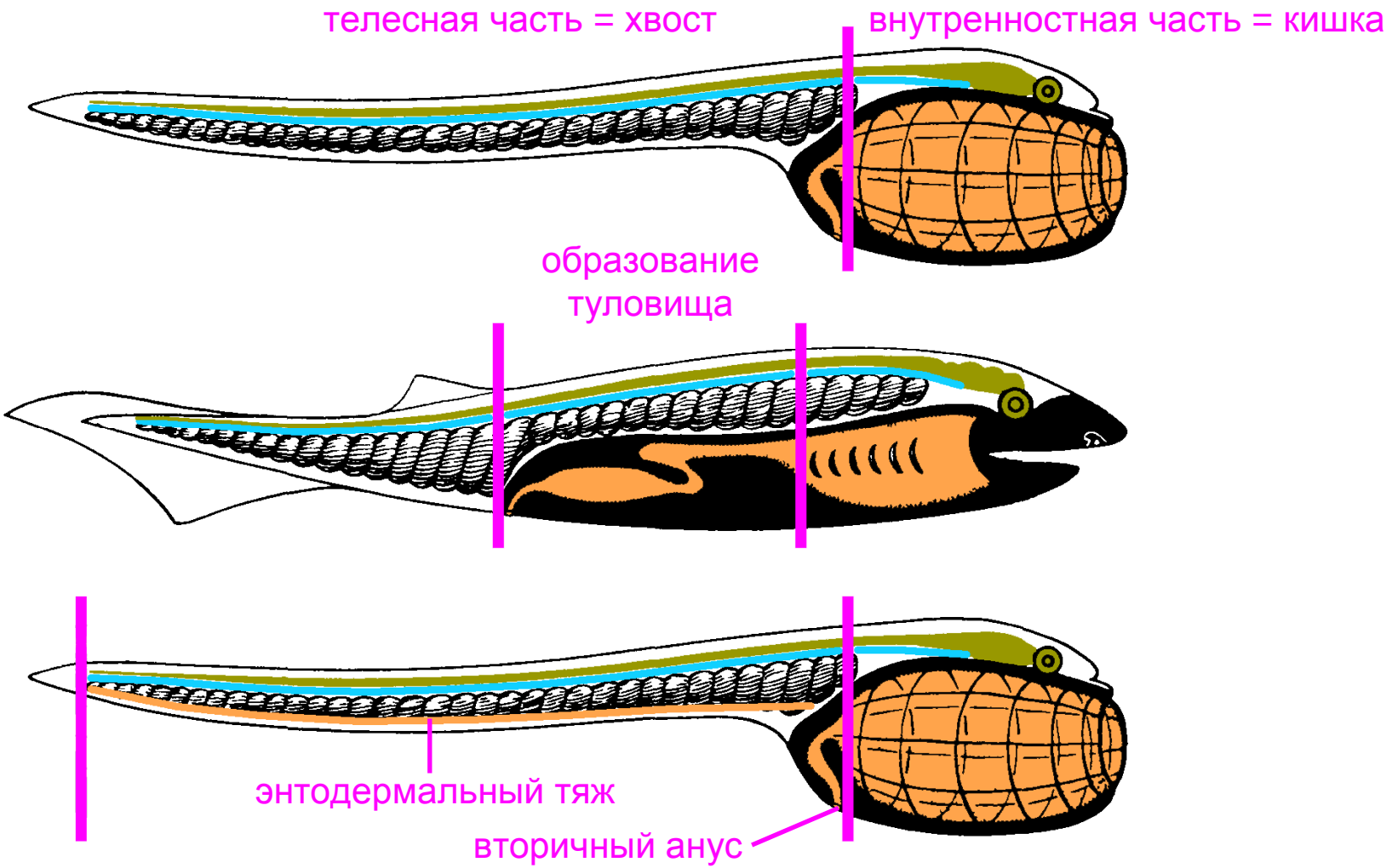


из хелицерового без переворота

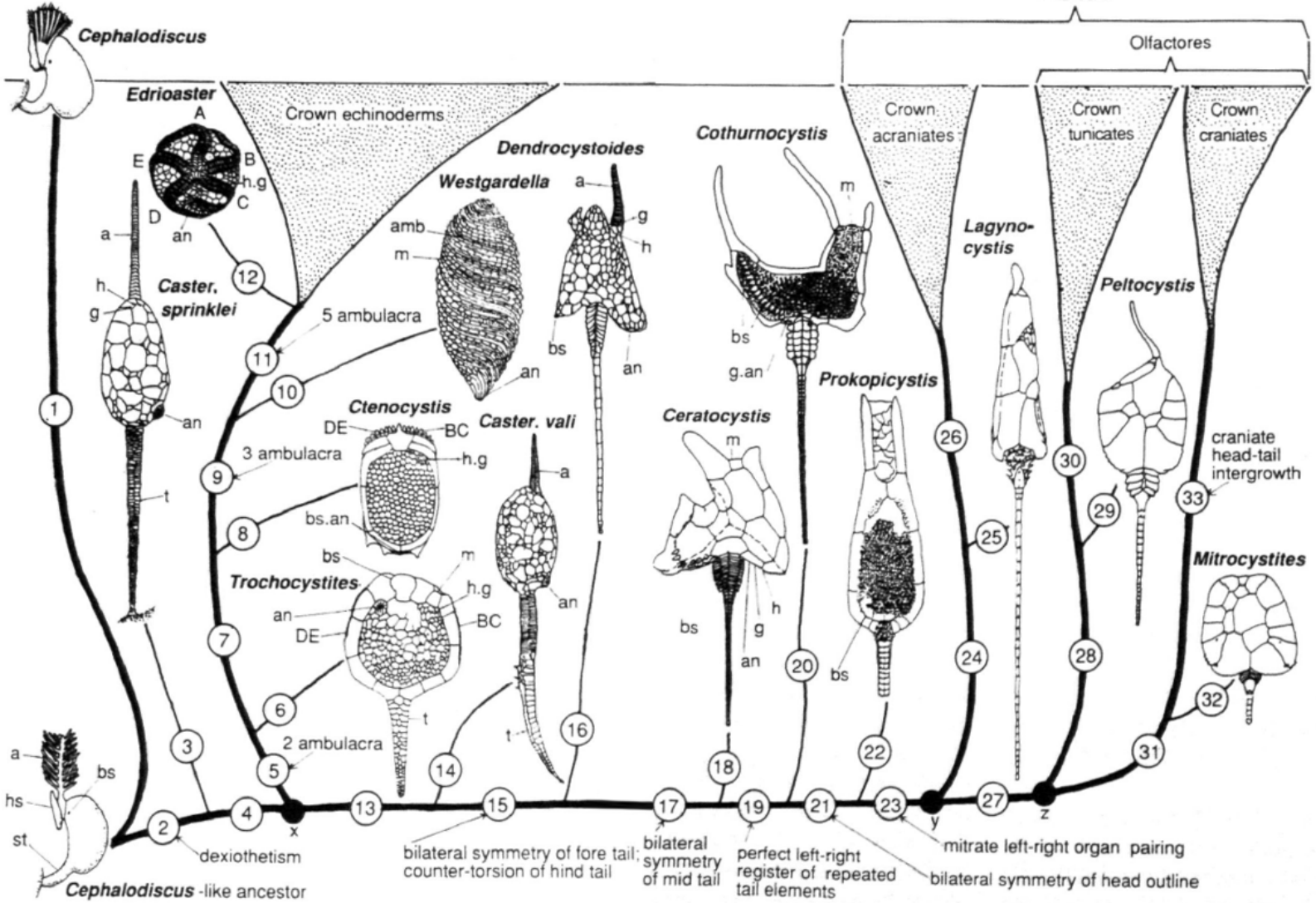


пескоройка

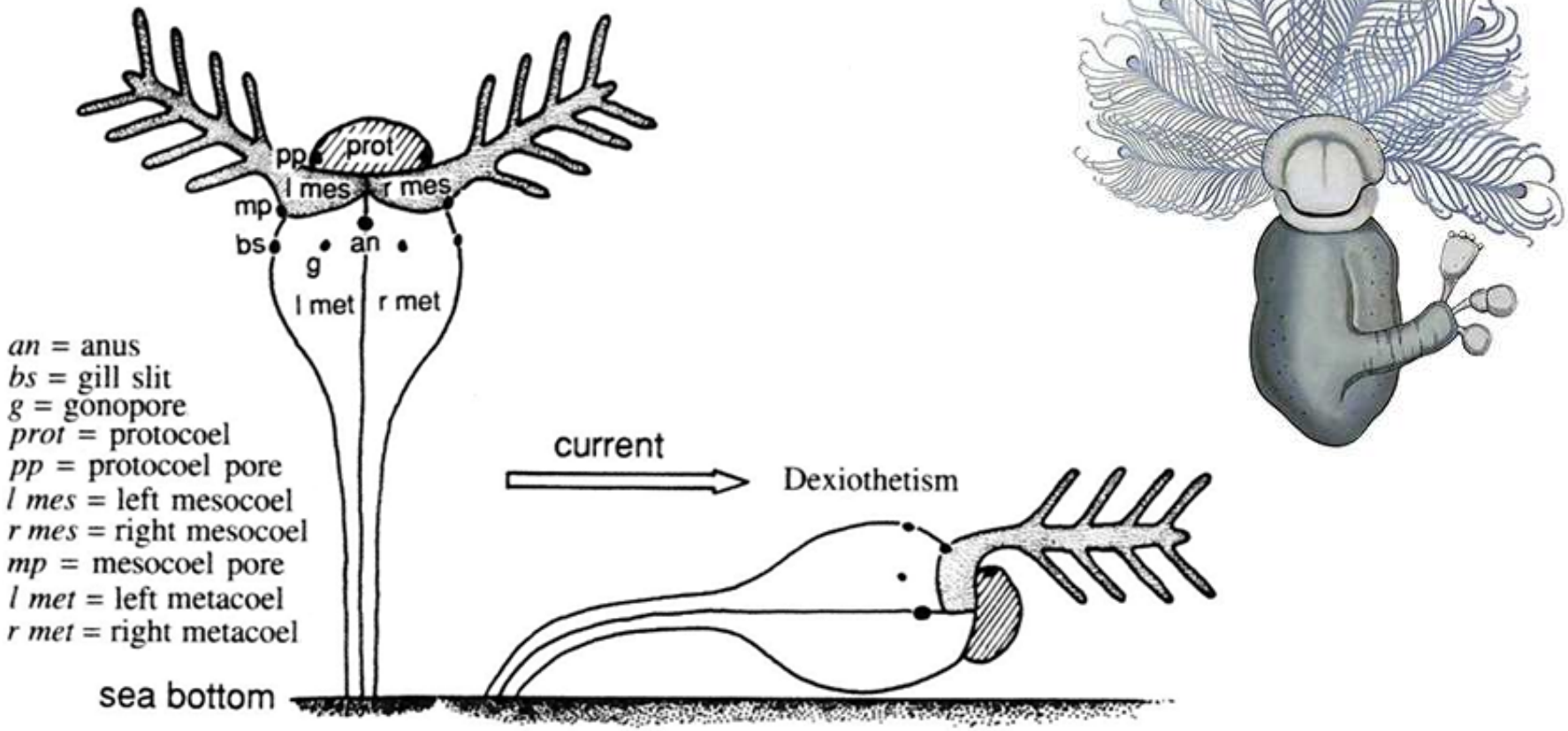
Ромер, 1972


телесная часть = хвост
внутренностная часть = кишка
образование
туловища
энтодермальный тяж
вторичный анус

Джефрис, 1967

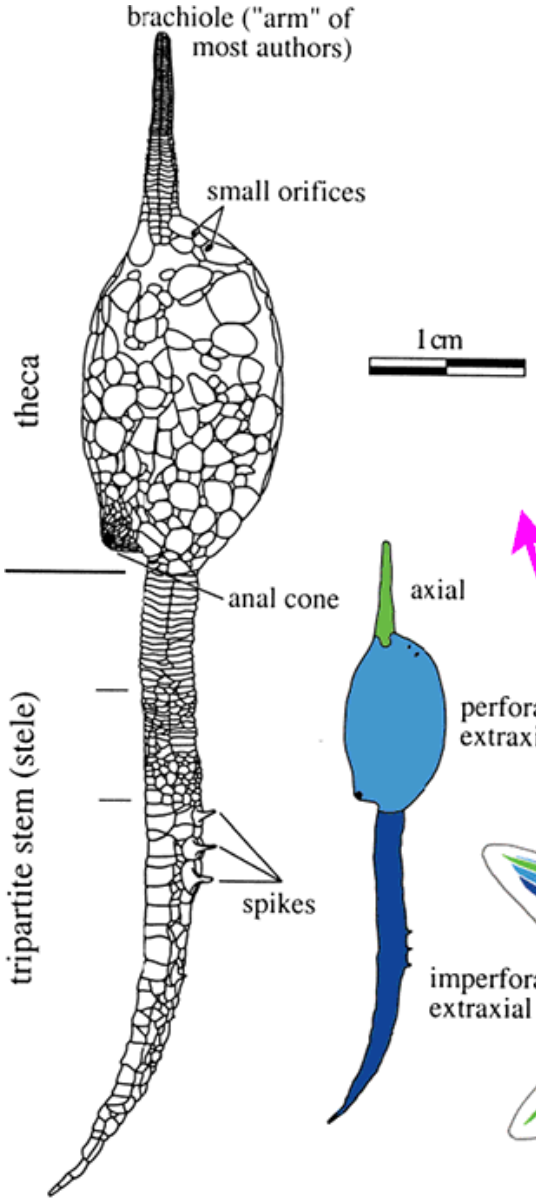


Джефрис, 1967

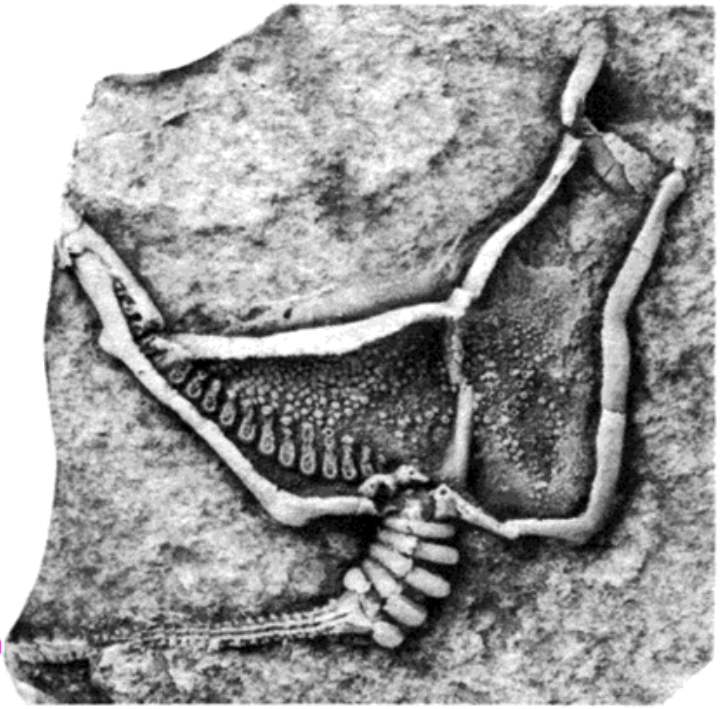


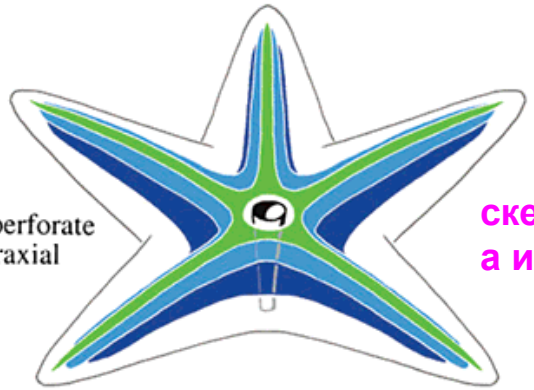
Кальцихордаты или иглокожие?

Castericystis vali, средний кембрий

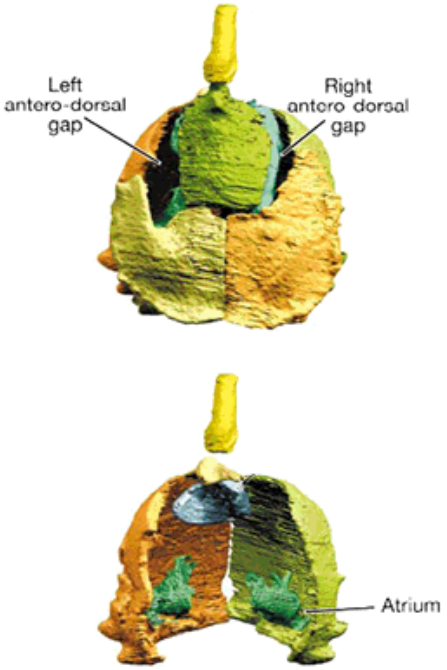


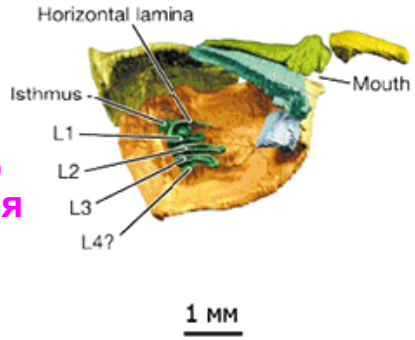
Cothurnocystis elizae, поздний ордовик





Jaekelocarpus oklahomensis, поздний карбон

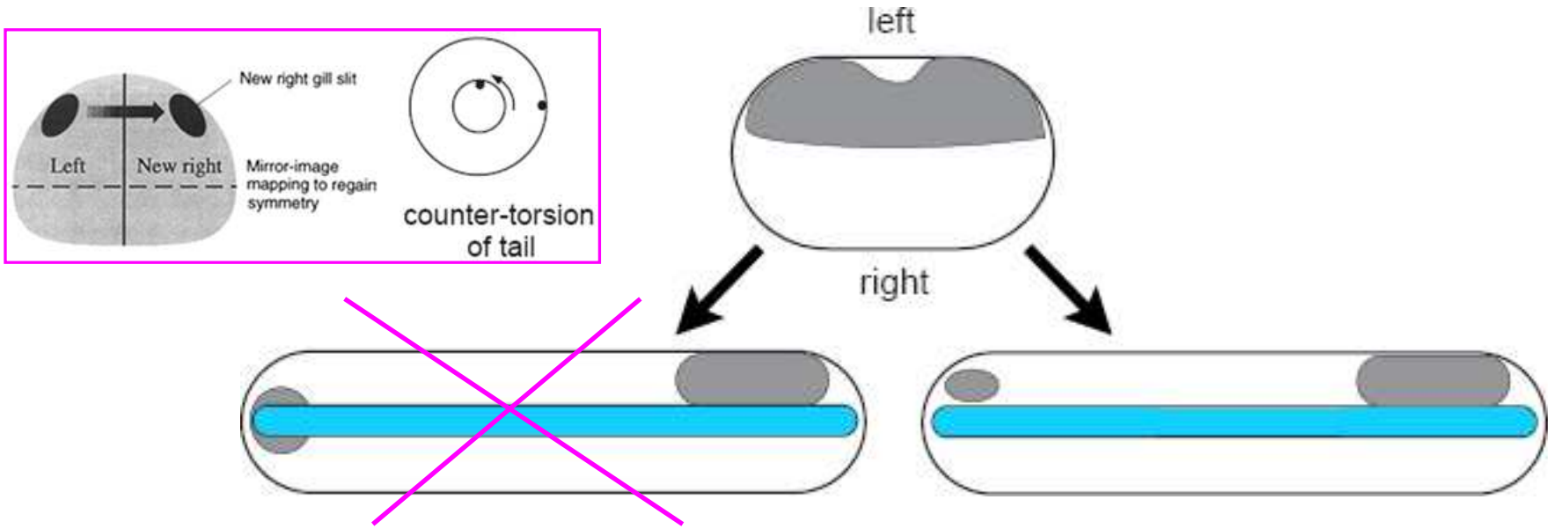




скелет не из фосфата,
а из карбоната кальция

Где левая сторона?

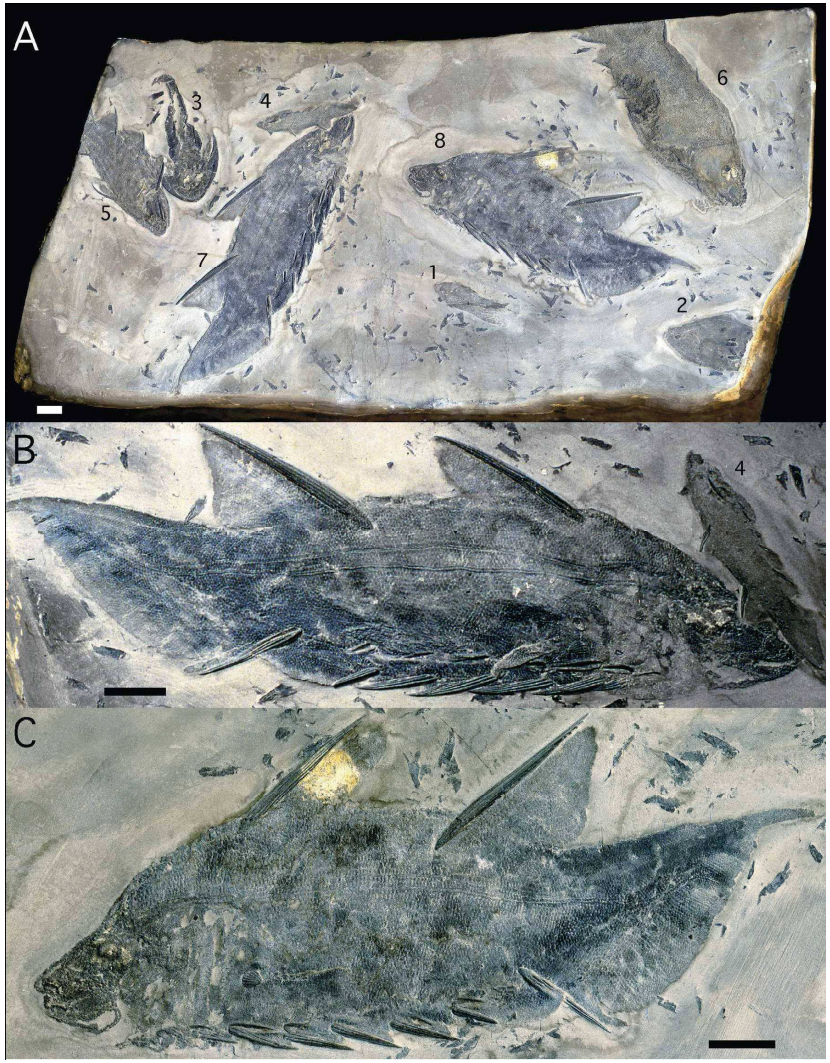
Эксперссеия «левостороннего» гена
BbPtx в мезодерме личинки ланцетника

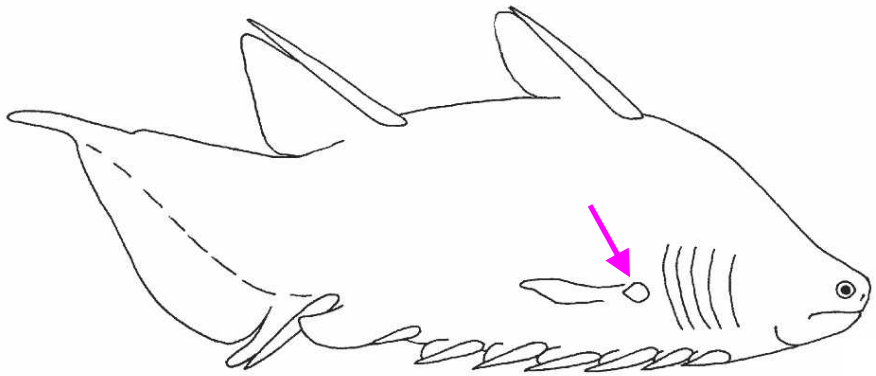


Так должно было бы быть, если бы Джефрис был прав насчет раскручивания хвоста

Так происходит на самом деле

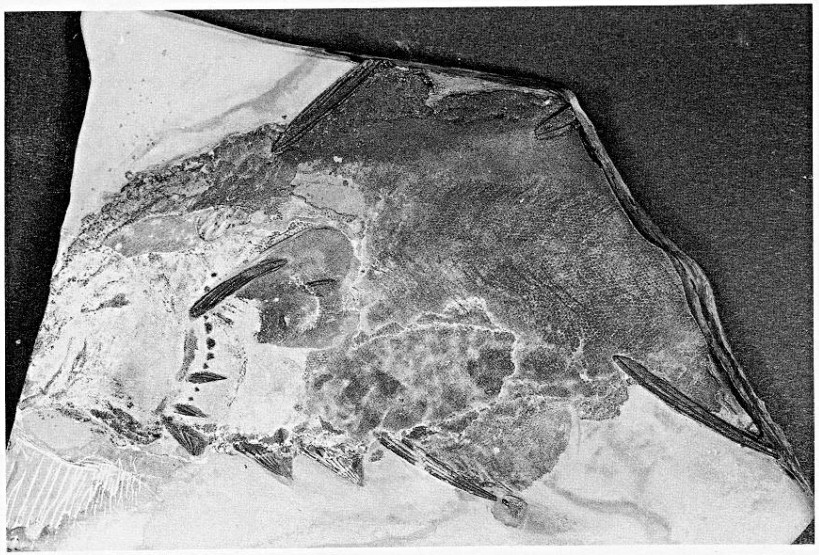
акантода *Brochoadmones milesi* (ранний девон, Канада)

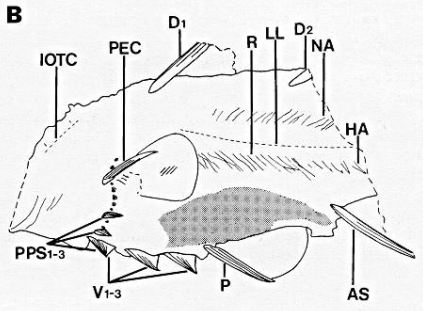




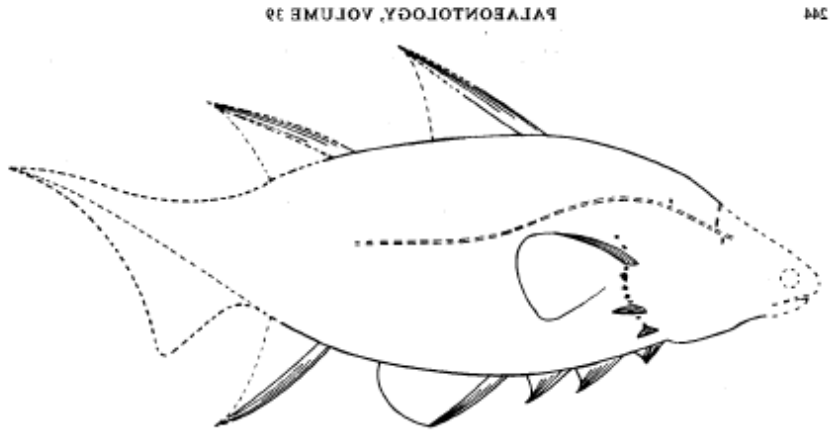
Грегори считал, что парные конечности челюстноротых позвоночных образовались на основе передней и задней пар дентиновых шипов акантодий, но теперь выясняется, что грудной плавник не относится к брюшной серии шипов, а расположен выше.

акантода *Kathemacanthus rosulentus* (ранний девон, Канада)





TEXT-FIG. 3. *Kathemacanthus rosulentus*, holotype, UALVP 32402, in left lateral view. A, photograph of specimen ×1·3. B, explanatory drawing. Abbreviations: AS = anal fin spine; D1 = anterior dorsal fin spine; D2 = posterior dorsal fin spine; HA = haemal arch; IOTC = otic part of infra-orbital sensory line; LL = lateral line; NA = neural arch; P = pelvic spine; PEC = left pectoral fin spine; PPS 1–3 = prepectoral spines; R = abdominal rib; V1–3 = intermediate spines. The shaded area represents gut infilling; the small hatched area on the pectoral fin represents a raised area on the specimen believed to contain the posterior tip of the right pectoral fin spine.



Здесь брюшной плавник находится в горизонтальной серии шипов, а грудной – в вертикальной.

акантода *Gyracanthides murrayi* (ранний карбон, Австралия)

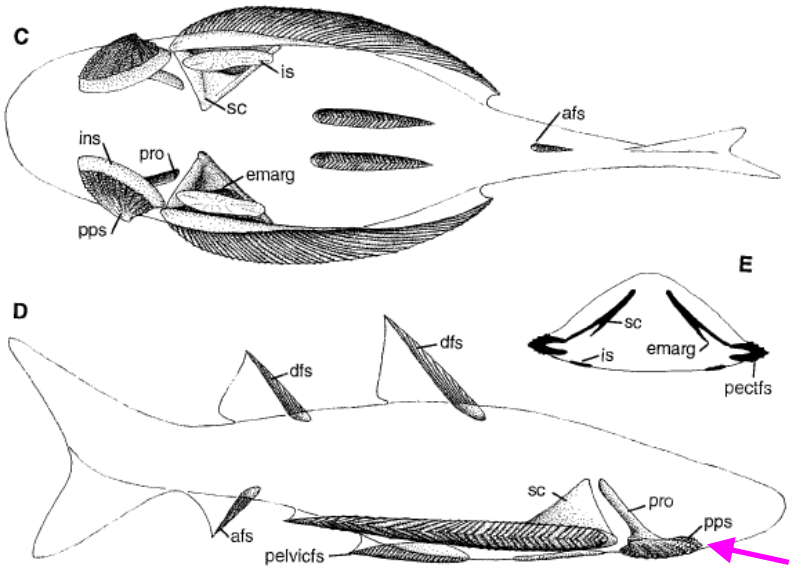


FIGURE 2. **A**, reconstruction of *Gyracanthides murrayi* by Woodward (1906:text fig. 1), ventral view. The triangular paired elements in the pectoral area were termed anterior (**afps**) and posterior (**pfps**) free pectoral spines. **B**, revised reconstruction after Miles (1973:fig. 38B) and Denison (1979:fig. 24). The orientation of the posterior free pectoral spine was reversed by Miles so that the apex of the triangle points laterally, and the element was homologized with prepectoral spine three (**pps3**). The basal plate in Woodward's reconstruction has been renamed the middle pinnal plate (**mpp**). **C–E**, new reconstructions in ventral and lateral views, and in a transverse section through the pectoral area. The anterior free pectoral spines are here identified as prepectoral spines (**pps**) attached to a procoracoid (**pro**) and the posterior free pectoral spines identified as the scapulocoracoid (**sc**). The basal plates are probably degenerate intermediate spines (**is**).

Можно предположить, что у этих костистых рыб брюшной плавник не сдвигался в эволюции вперед, а «рекапитулировал» в передней точке брюшной линии.

Здесь грудной шип гипертрофирован, а передняя пара брюшной серии находится в положении брюшного плавника многих костистых рыб.

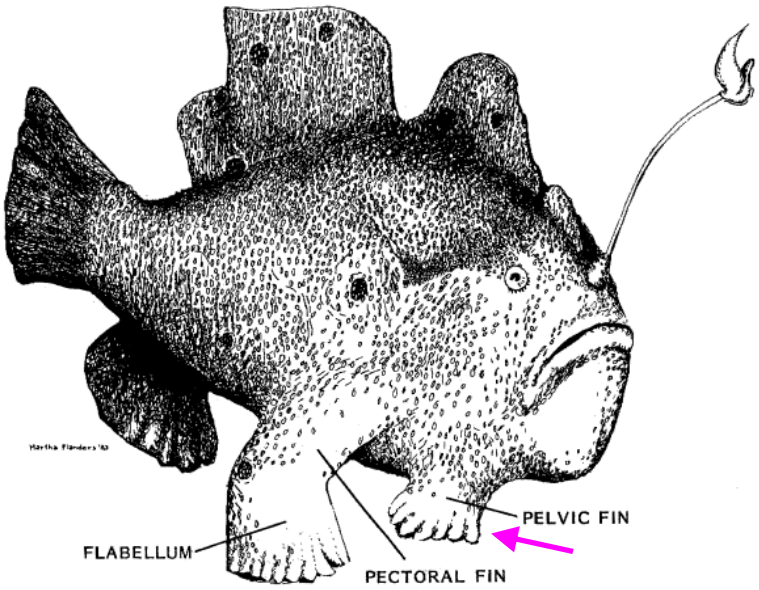
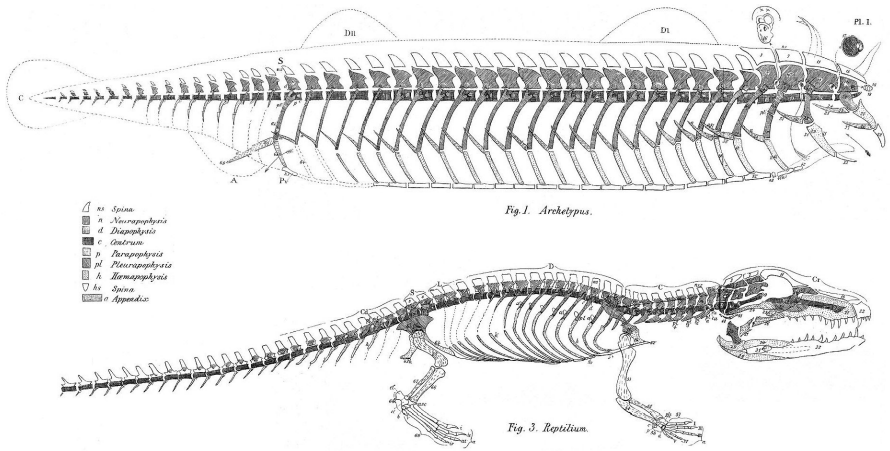
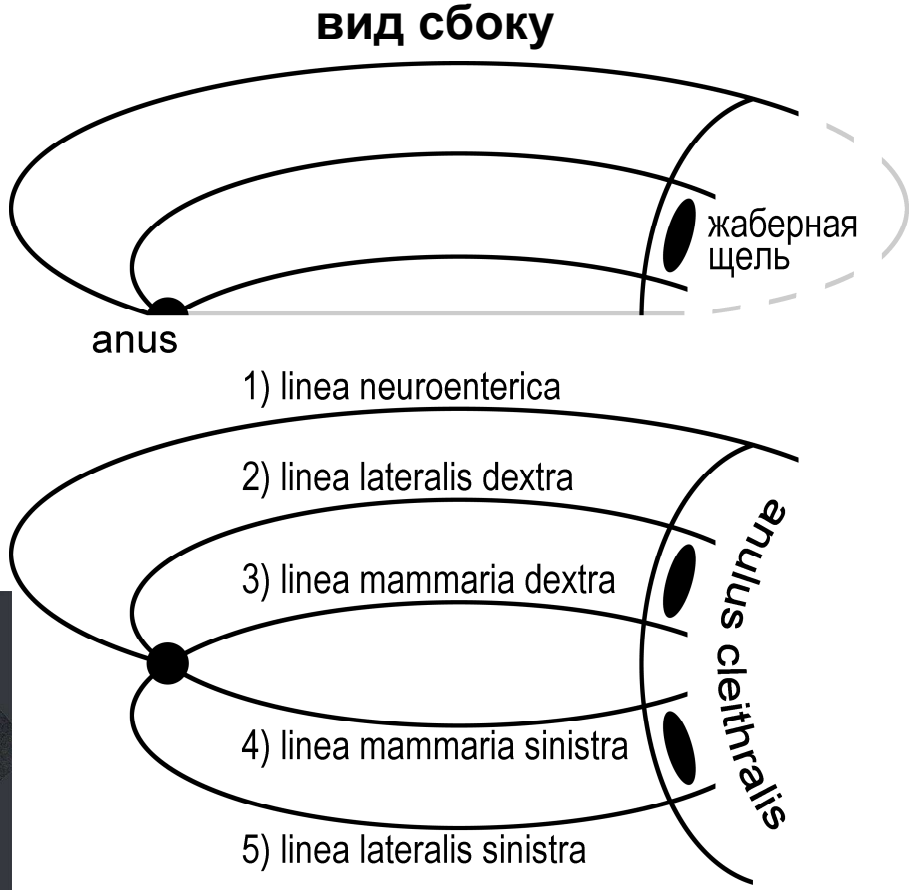


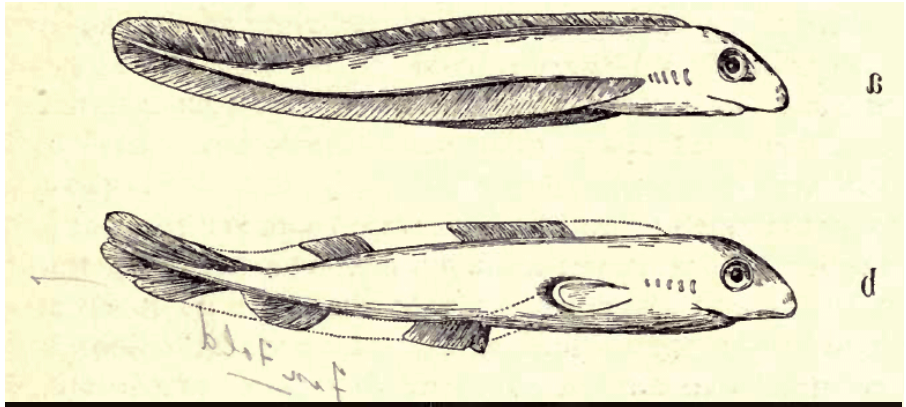
FIG. 16. *Antennarius pictus* in typical position, with paired fins firmly planted on substrate.

старый и новый архетипы

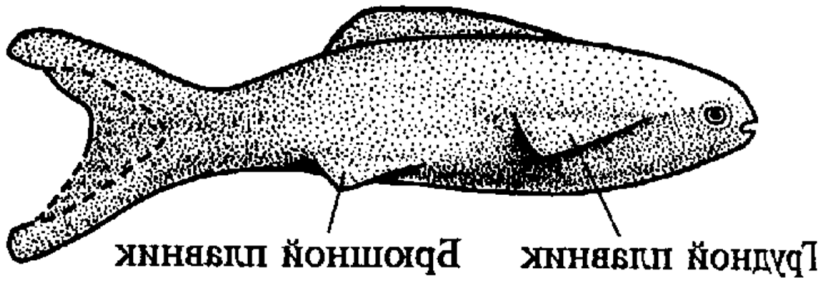




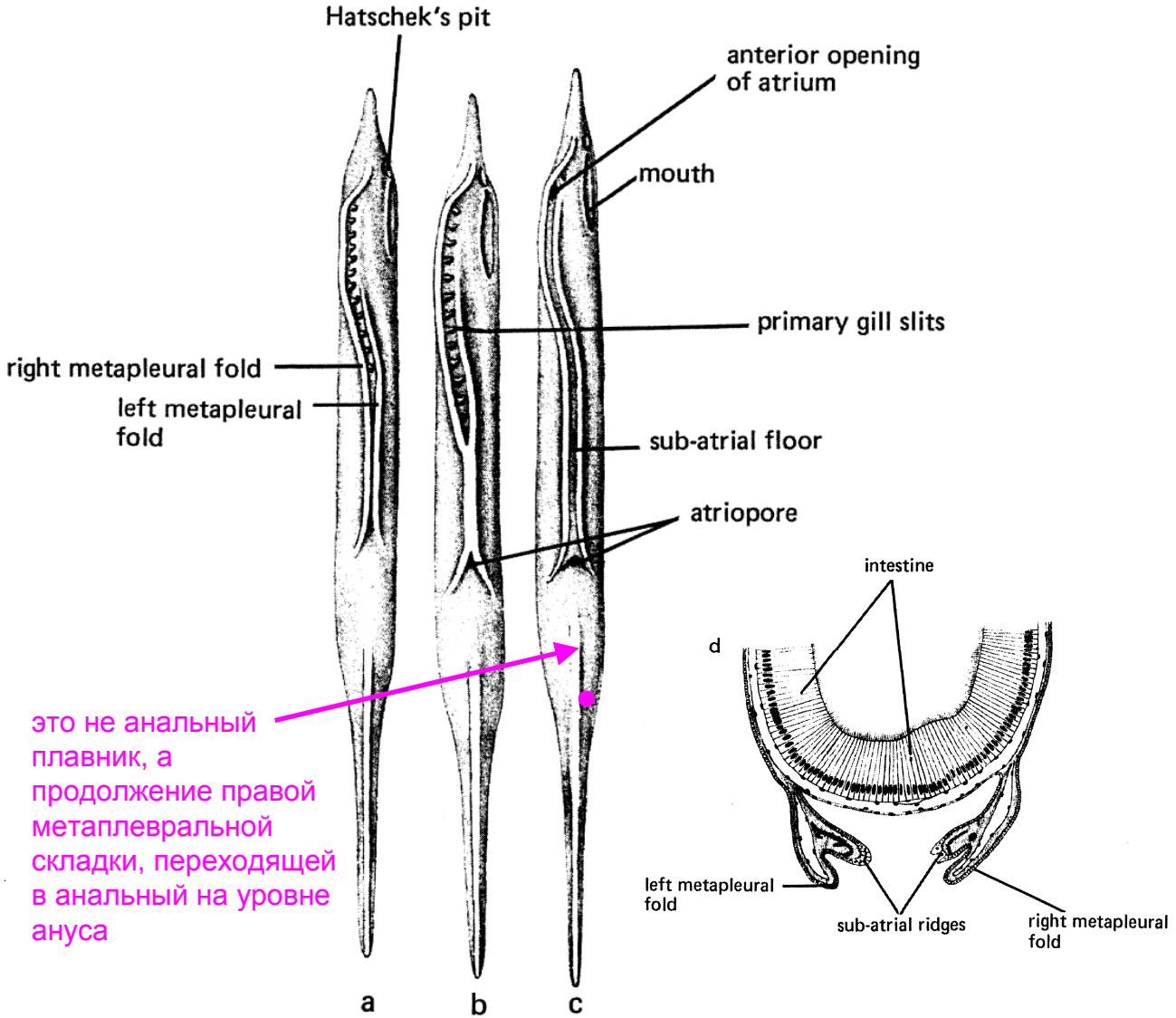
теория Тэчера-Майварта-Бальфура неверна, т.к. единой боковой складки не было



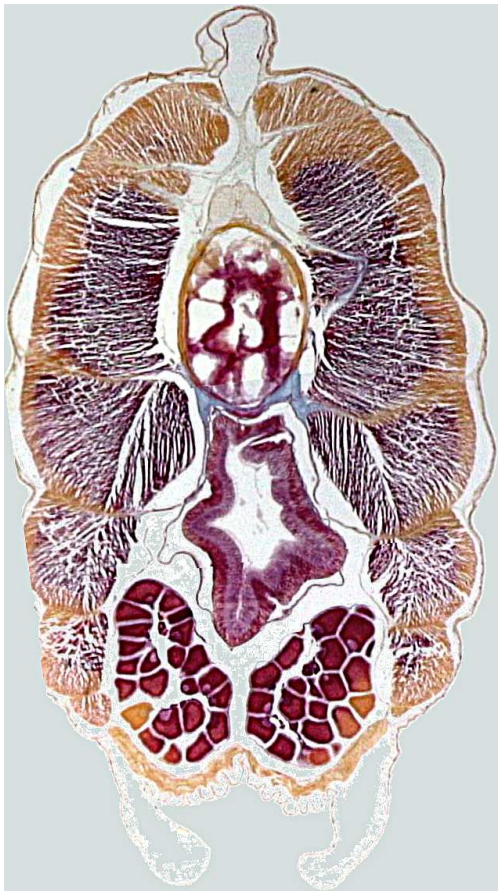
телодонт *Shielia* (силур, Шотландия)



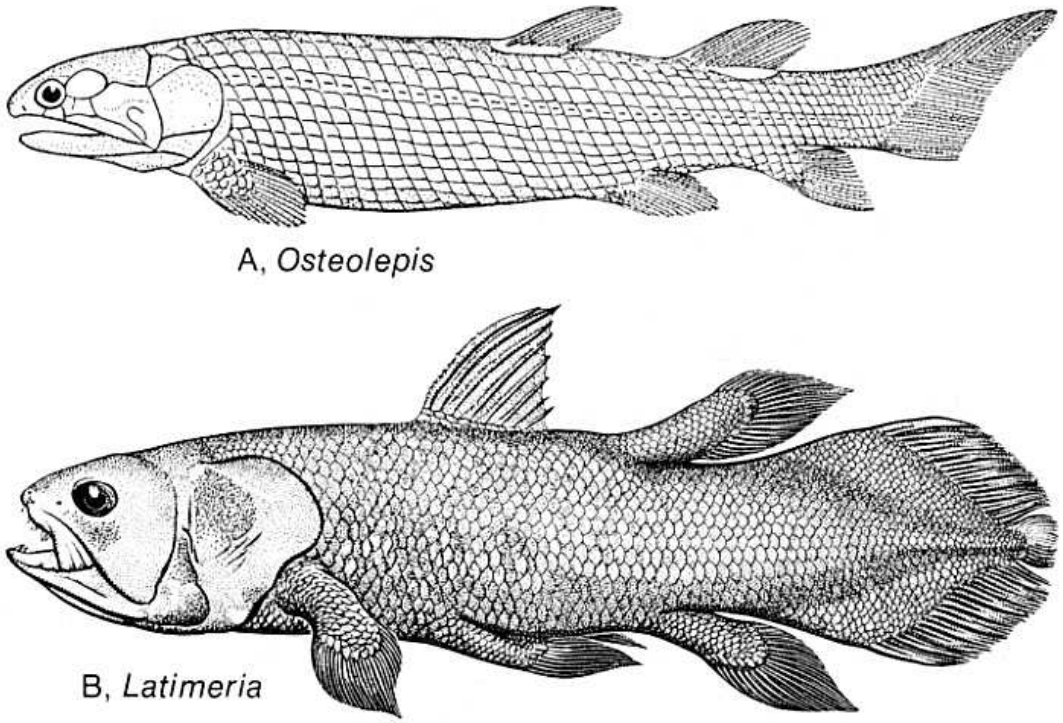
метаплевральные складки ланцетника образуются не по млечному, а по боковому меридиану



это не анальный плавник, а продолжение правой метаплевральной складки, переходящей в анальный на уровне ануса



второй спинной и анальный плавники целакантов построены по шаблону парных плавников, что наводит на мысль о механизме тиражирования сериальных органов по всем линиям архетипической разметки



Crossopterygians. *A,* Typical Devonian form; *B,* the only living coelacanth.

добавочные конечности

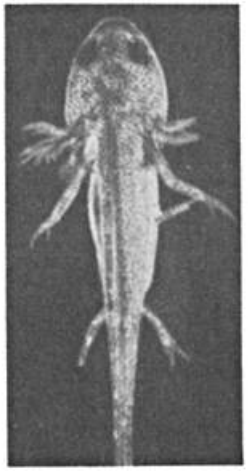
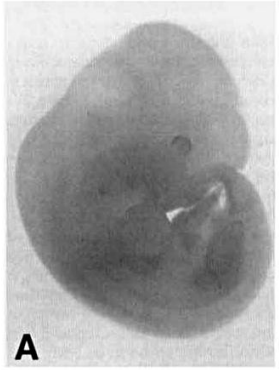
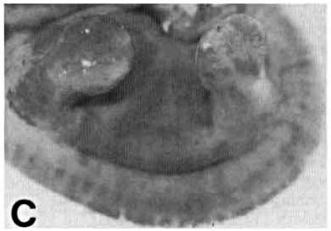
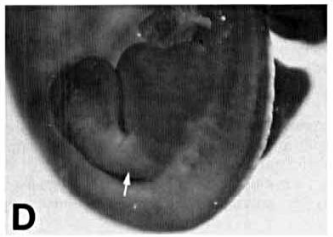


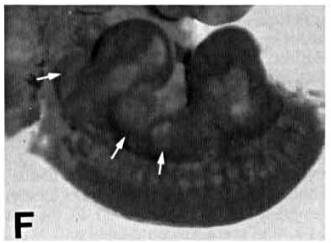
Abb. 8.

Abb. 9.

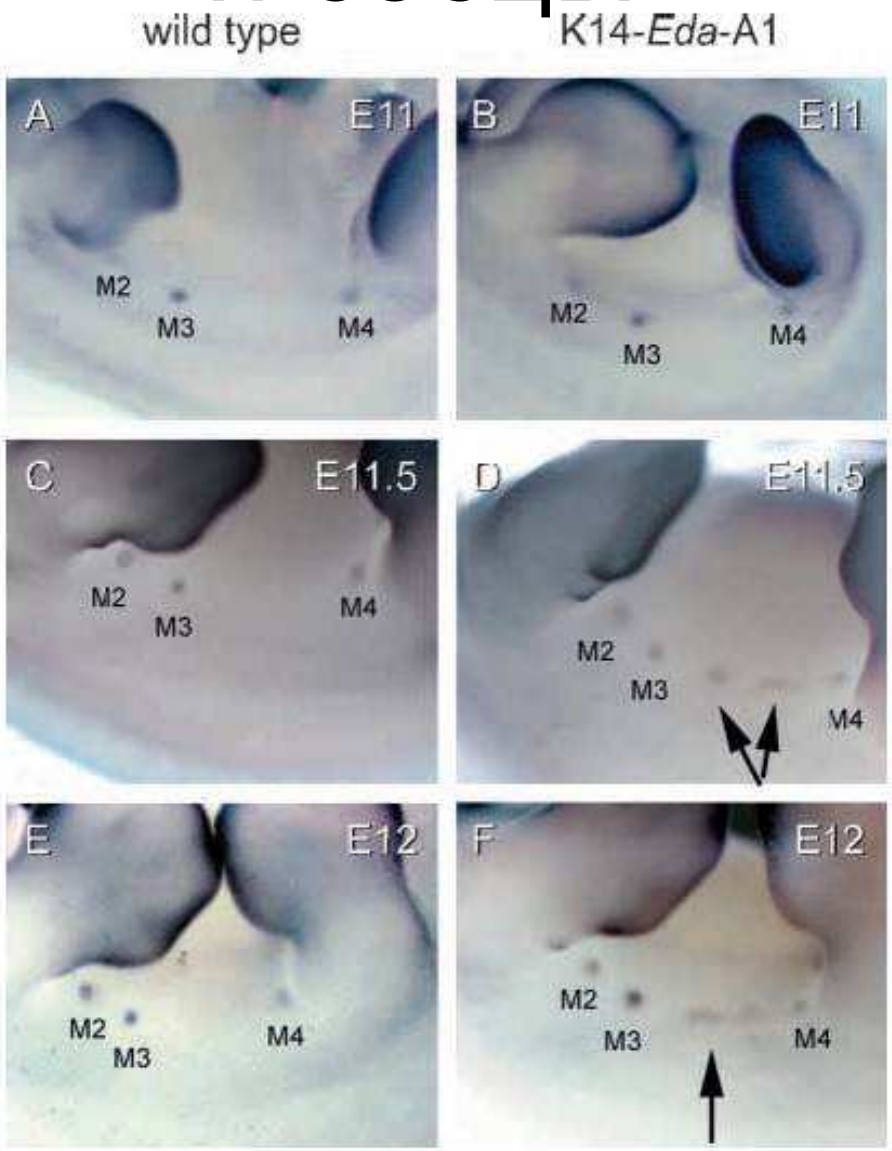


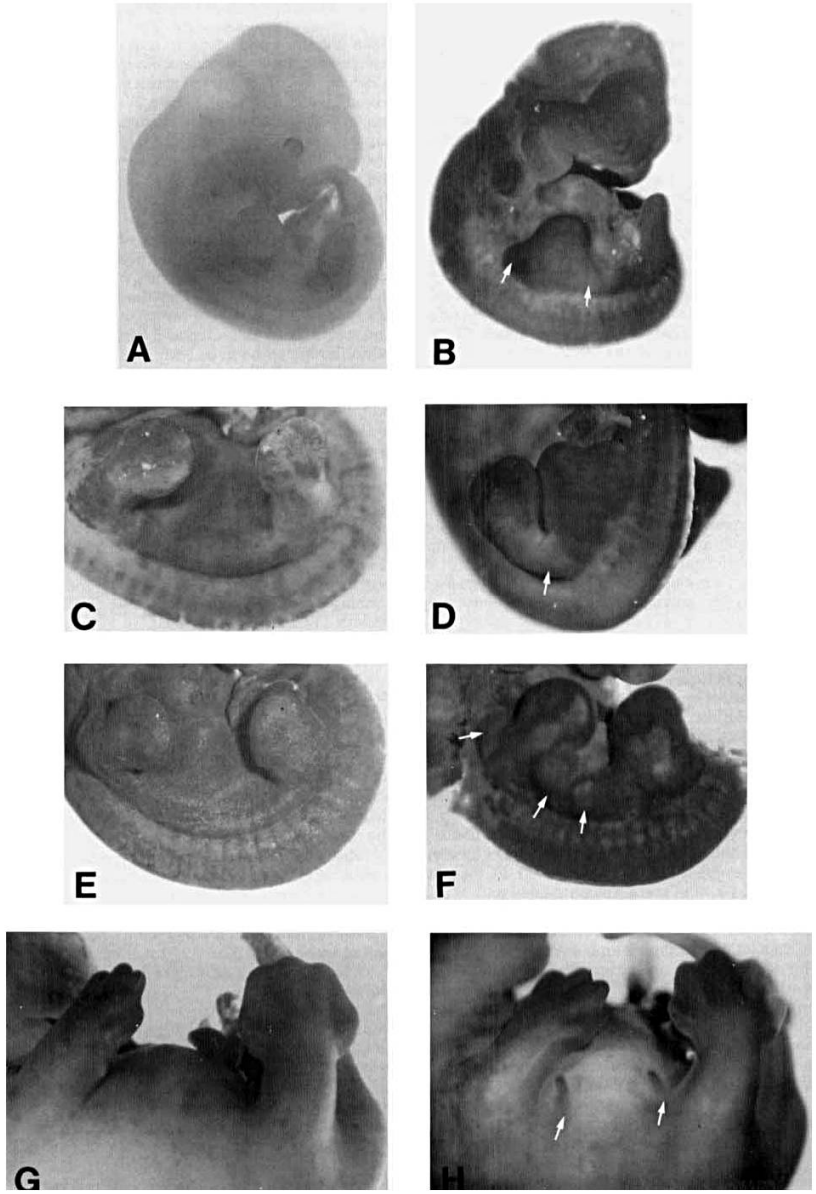






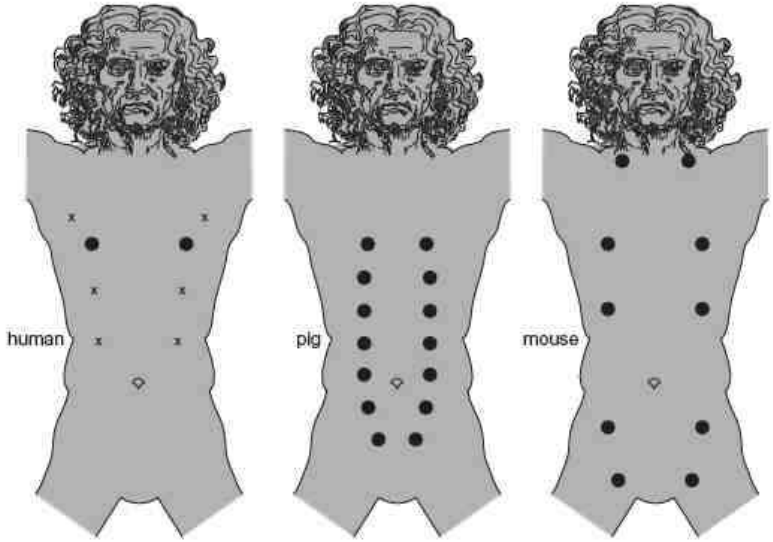
добавочные конечности и сосцы

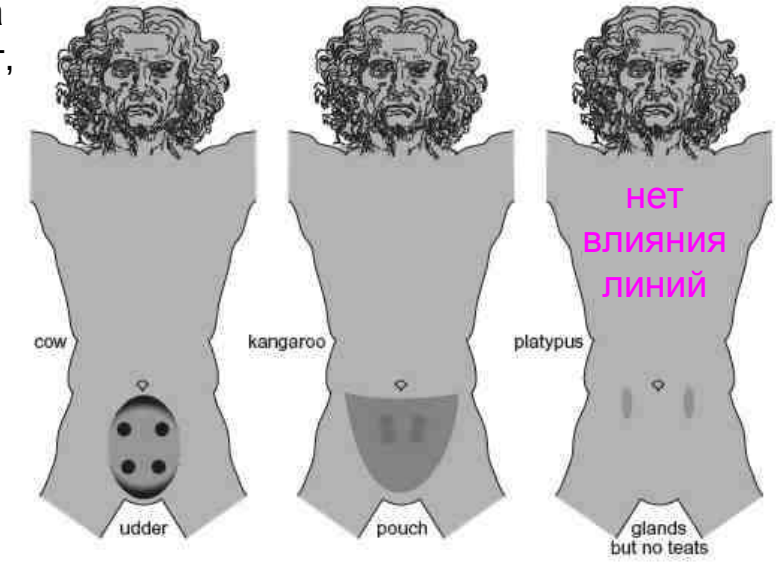




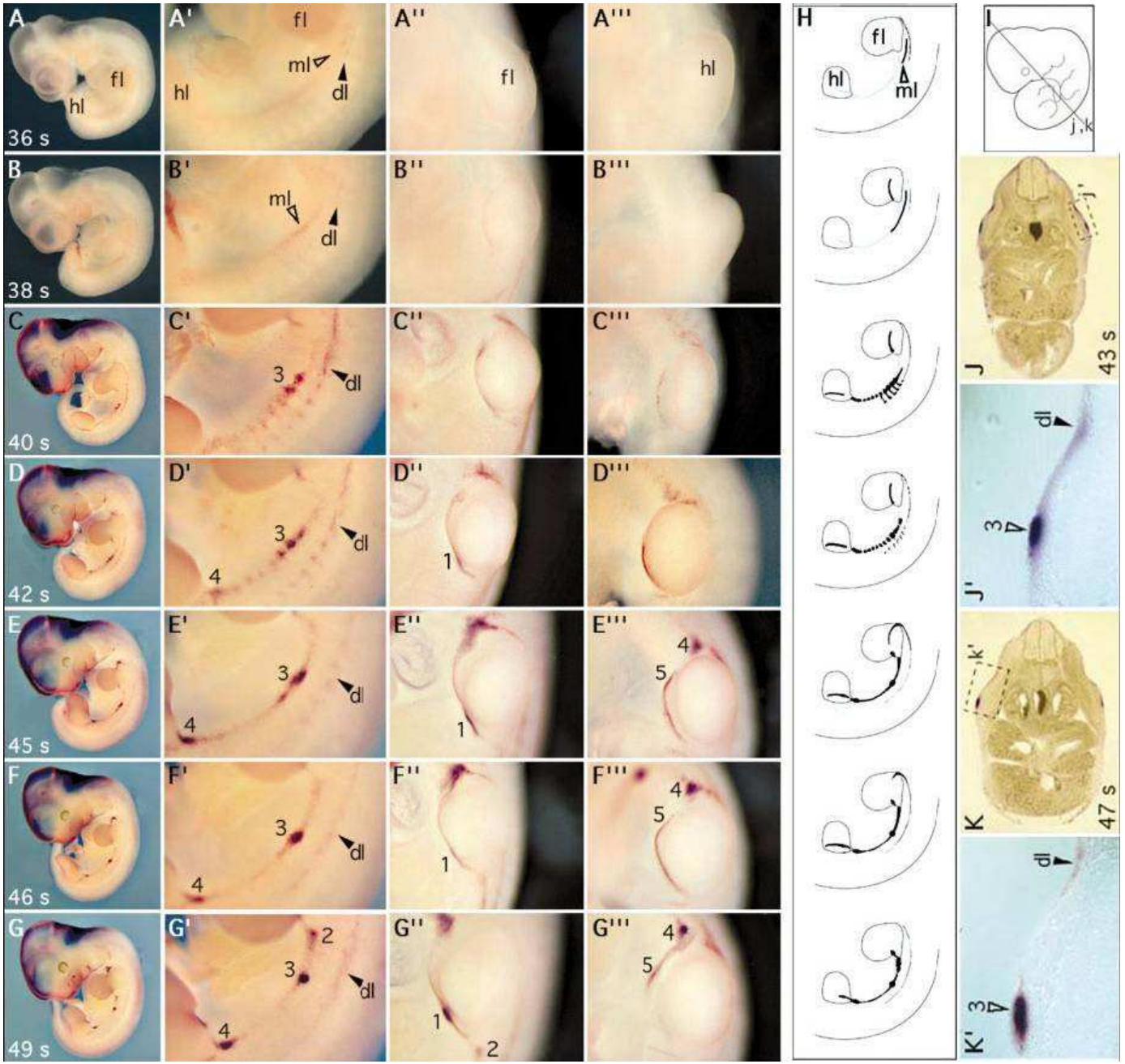
СОСЦЫ

расположение сосцов на ступнях и локтях говорит, что линии разметки для сосцов и конечностей одни и те же



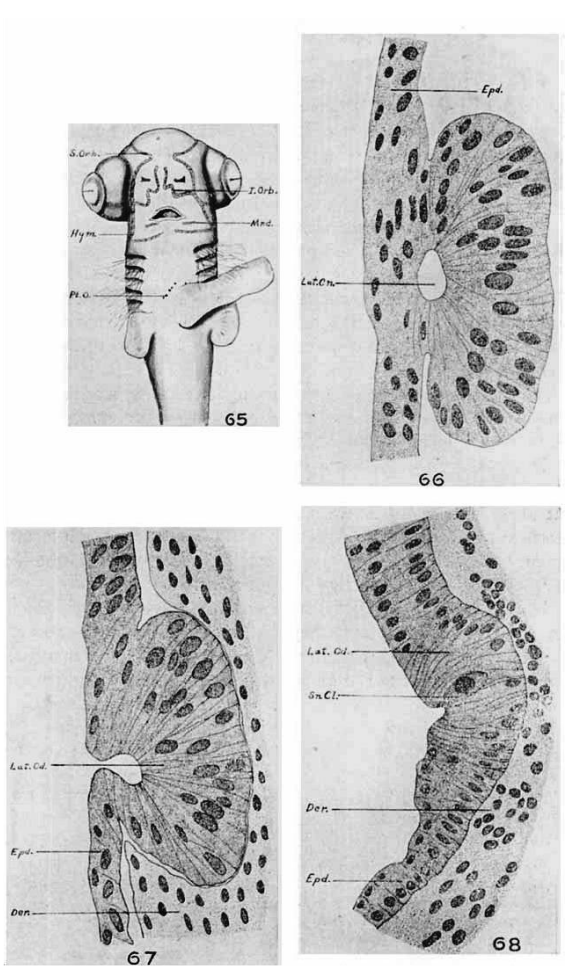


у кролика 4 пары сосцов на млечной линии и 1 пара на клейтральном кольце подмышкой



двойная млечная линия у мыши

каналы боковой линии – гомолог нервной трубки



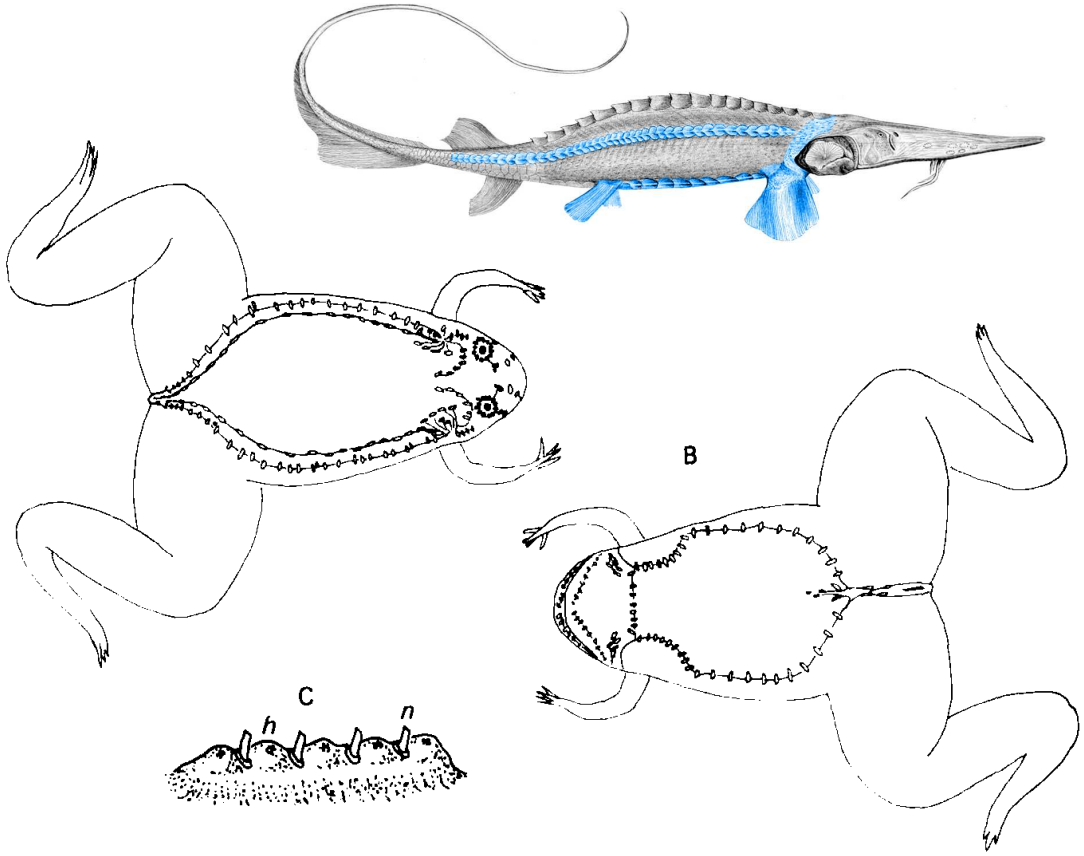
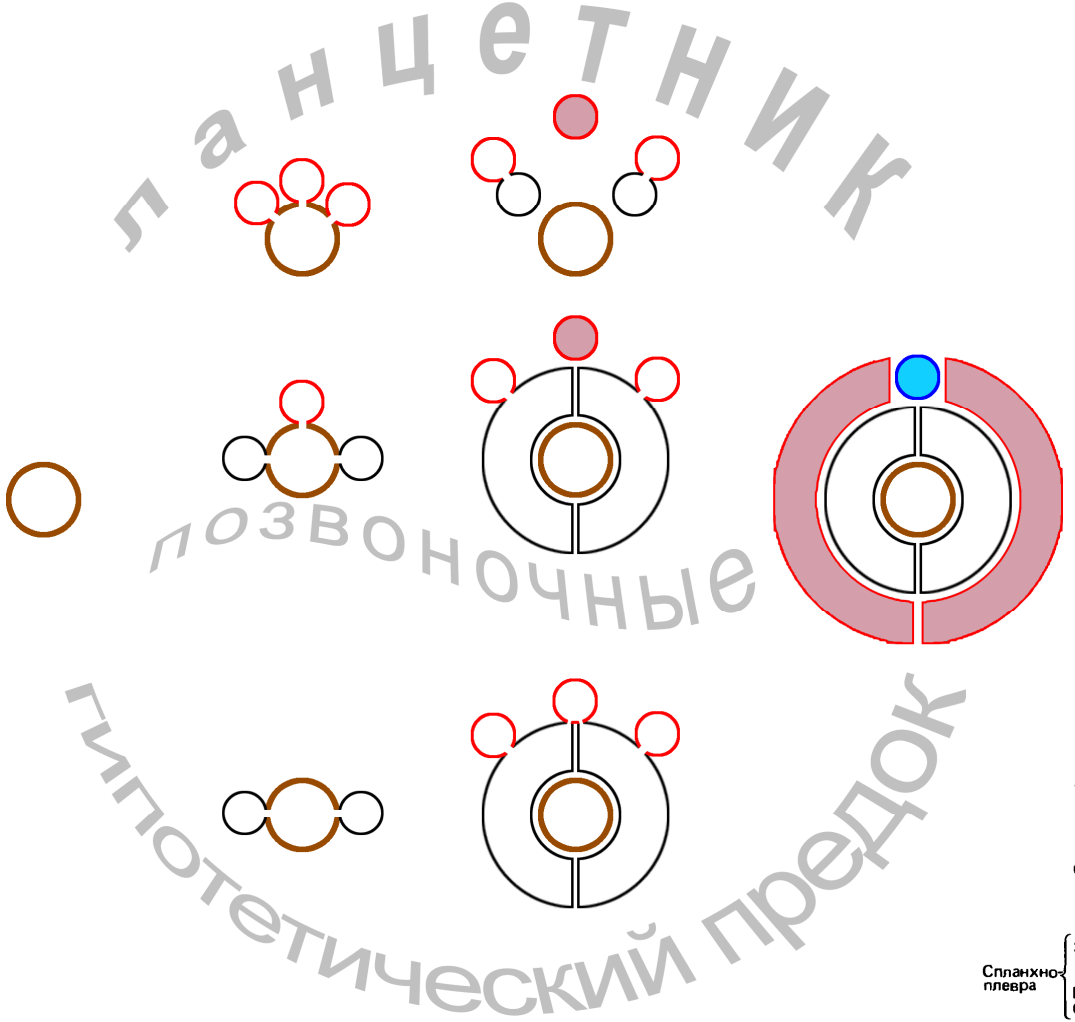
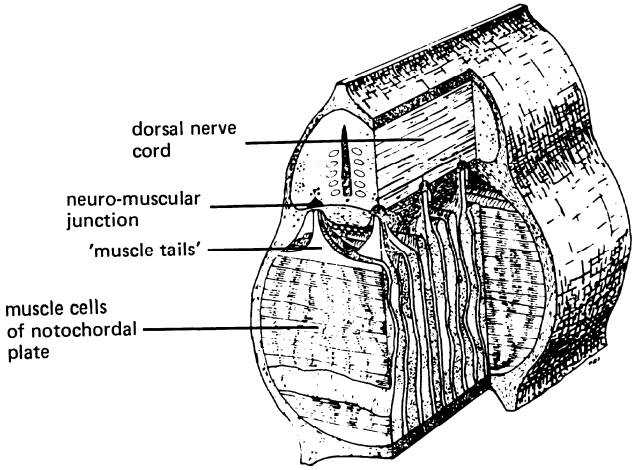


Fig. 14. Distribution of stitches in the clawed toad *Xenopus*. (A) Dorsal surface. (B) Ventral surface. (C) Schematic drawing of a stitch of four neuromasts (*n*) with rectangular cupulae separated by sensory humps (*h*) (redrawn from Shelton, 1970).

развитие мезодермы





the notochord of amphioxus and its relations to the dorsal nerve cord; from Flood, Guthrie & Banks

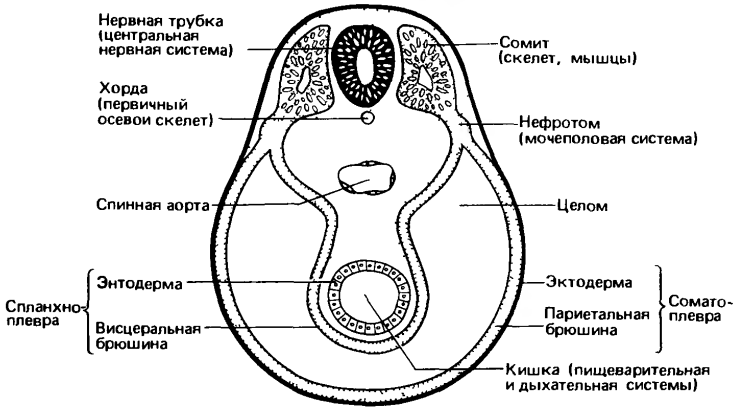
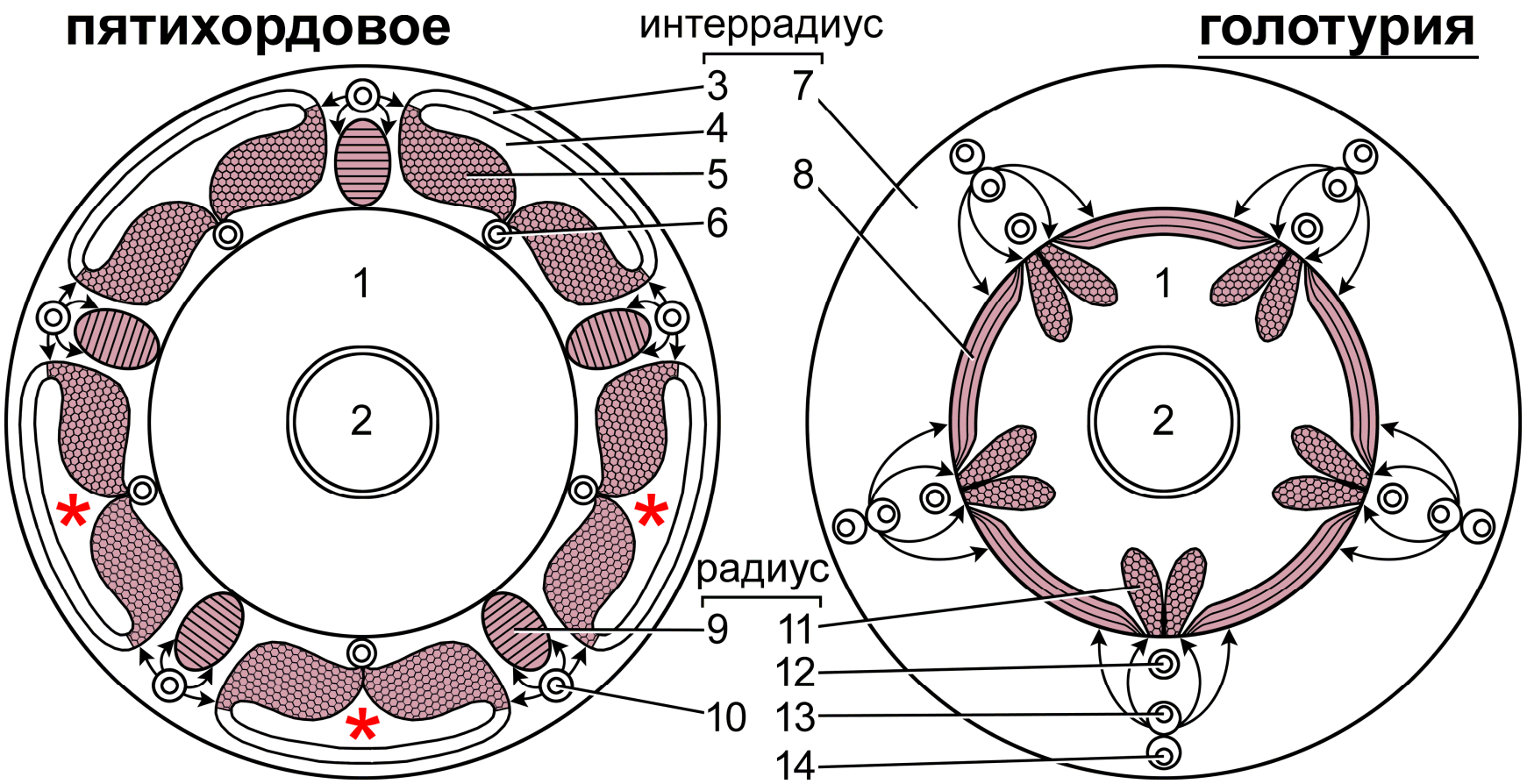
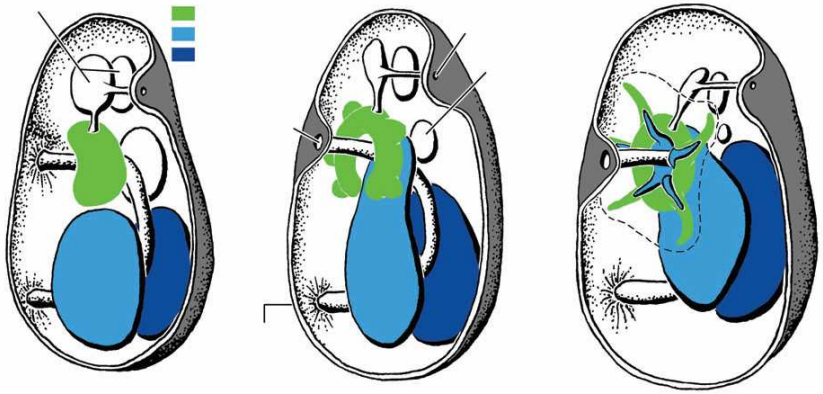


Рис. 219. Схема поперечного разреза зародыша млекопитающего, показывающая компоновку мезодермы. (Из Arey.)

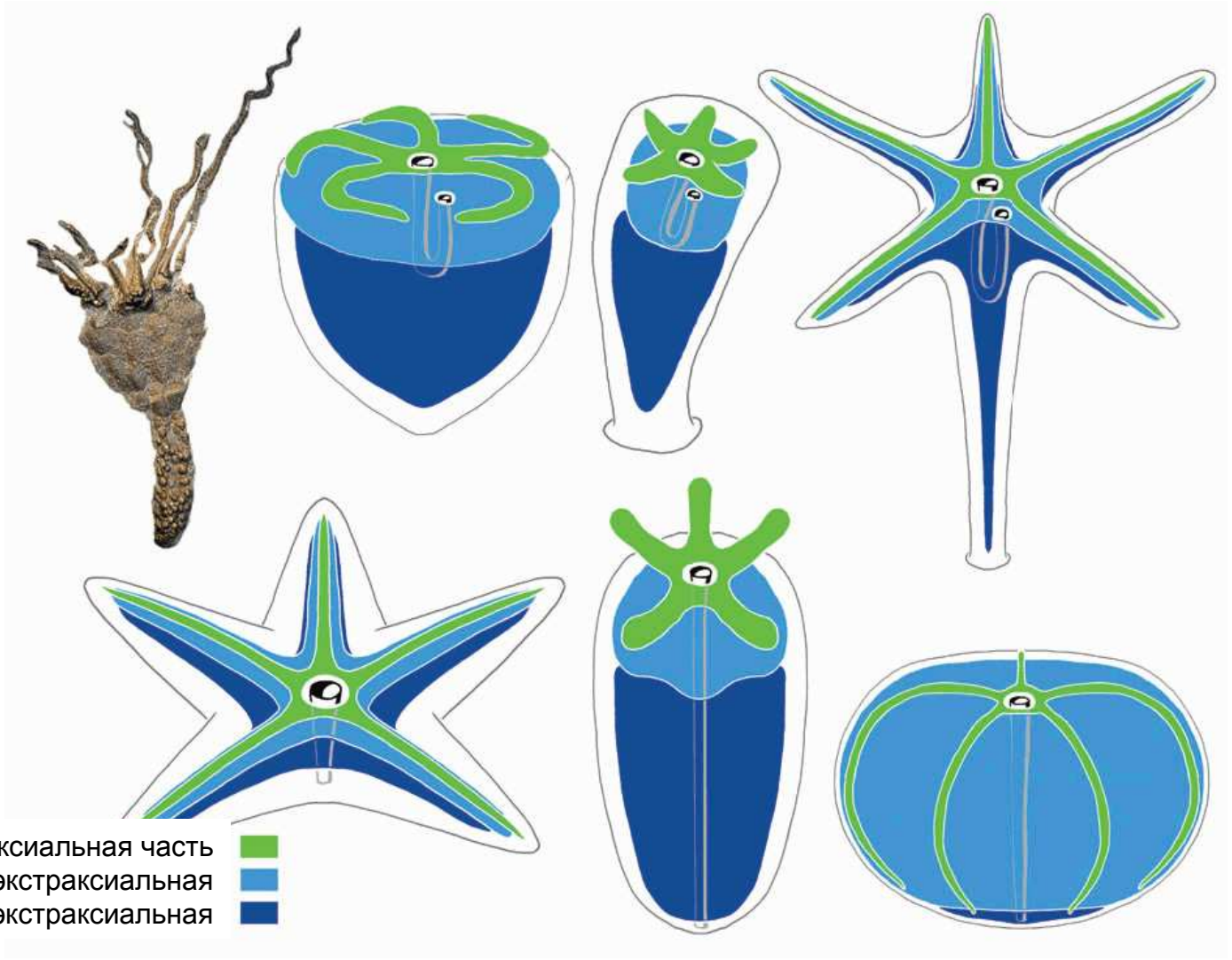


1 – целомическая полость тела, 2 – кишка, 3 – дерматом, 4 – целомическая полость сомита, 5 – миотом, 6 – архинефрический канал, 7 – дерма, 8 – кольцевая миоэпителиальная складка, 9 – мышечная хорда, 10 – нервная трубка, 11 – продольная мышечная лента, 12 – амбулакральный канал, 13 – гипоневральная трубка, 14 – эктоневральная трубка.
Стрелками показана эфферентная иннервация мышечных элементов.

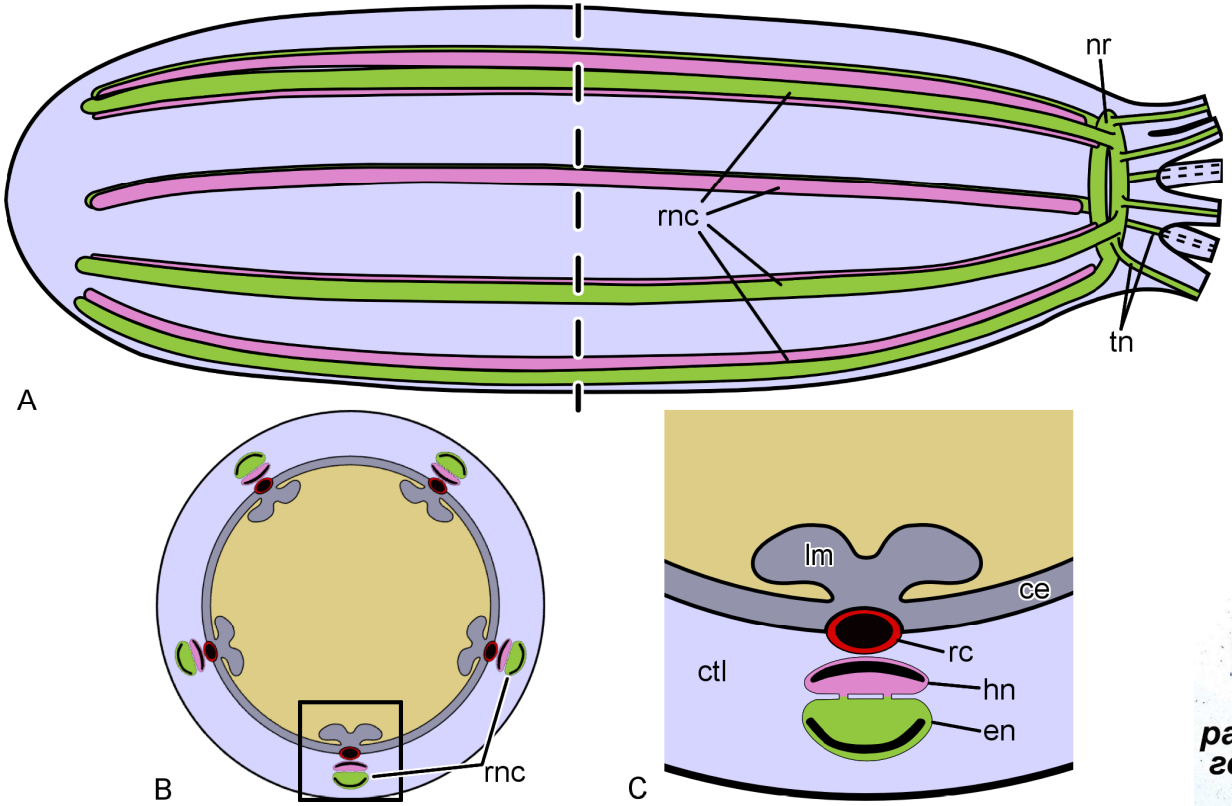
голотурии – единственный пример вторичной билатеризации пятилучевого тела

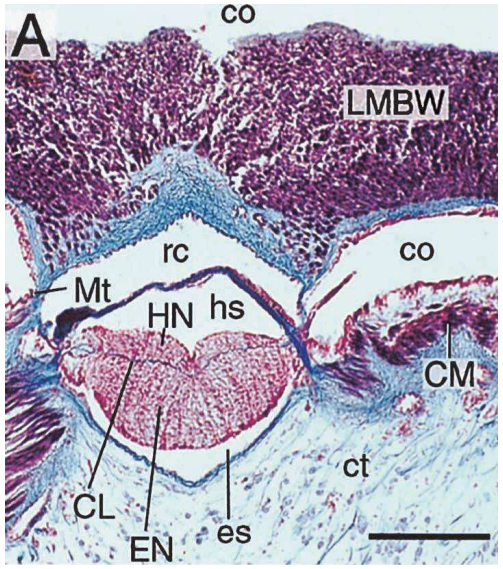


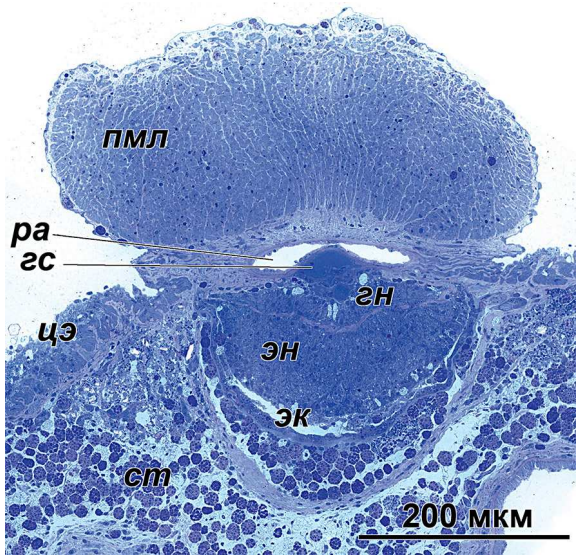
экстраксиально-аксиальная теория строения тела иглокожих



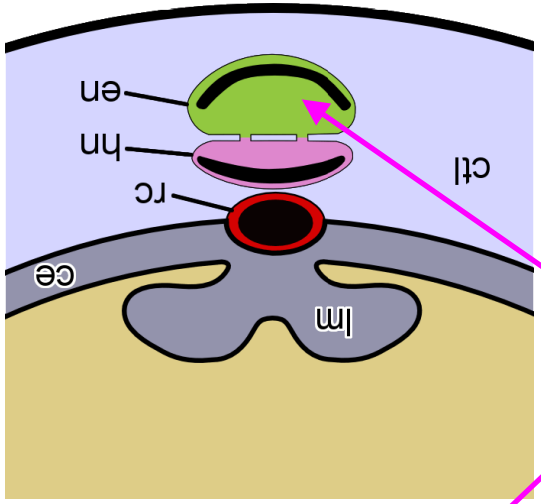
трубки в теле голотурий

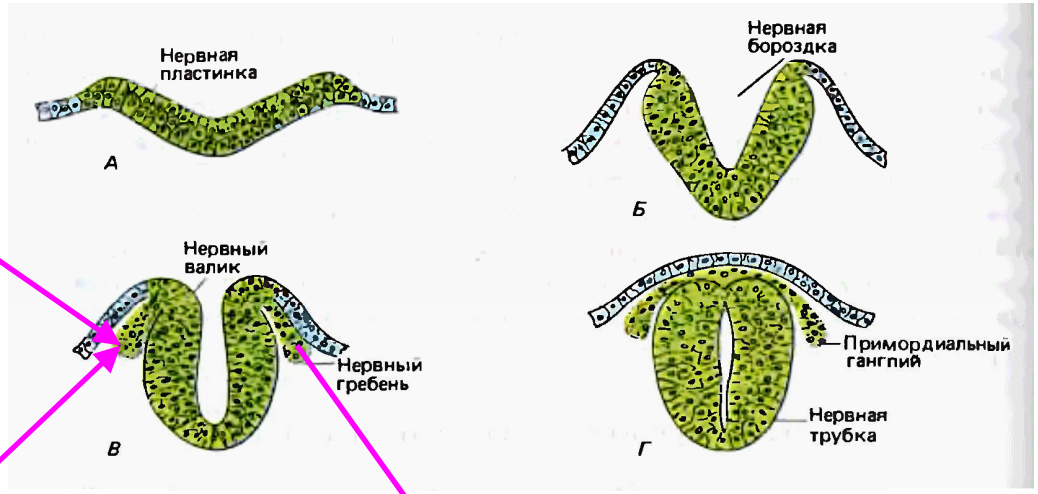


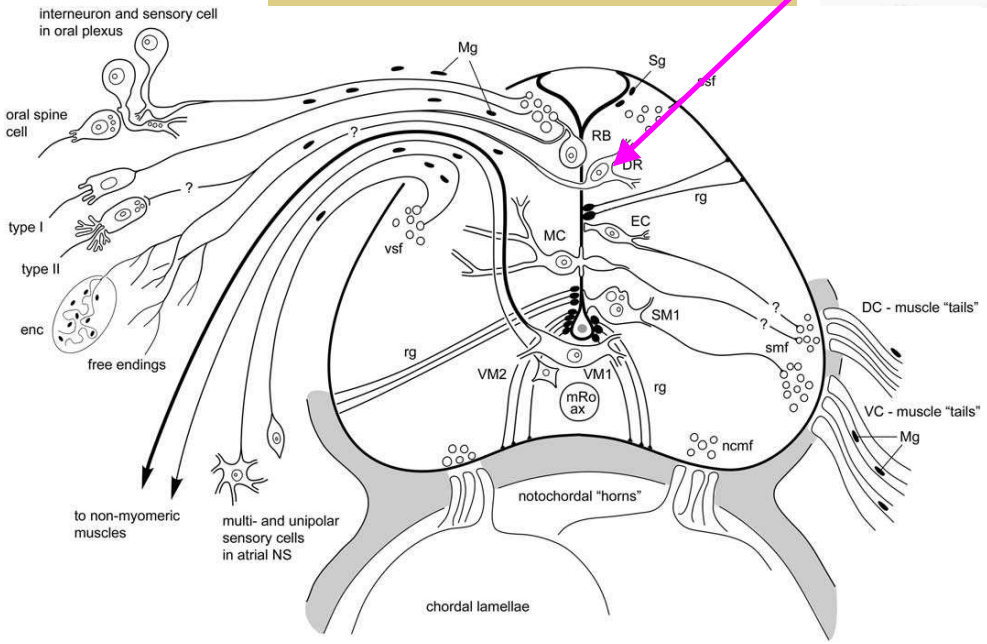


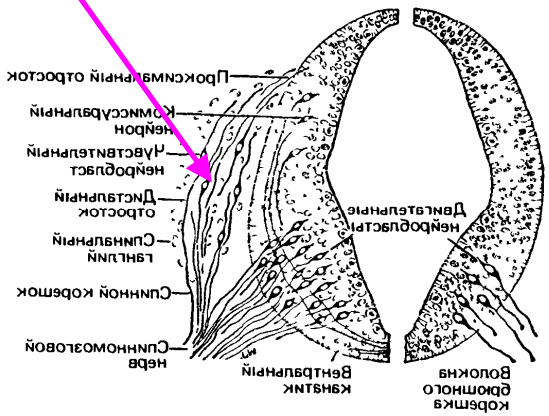


сравнение афферентных компонентов ЦНС голотурии, ланцетника и позвоночных

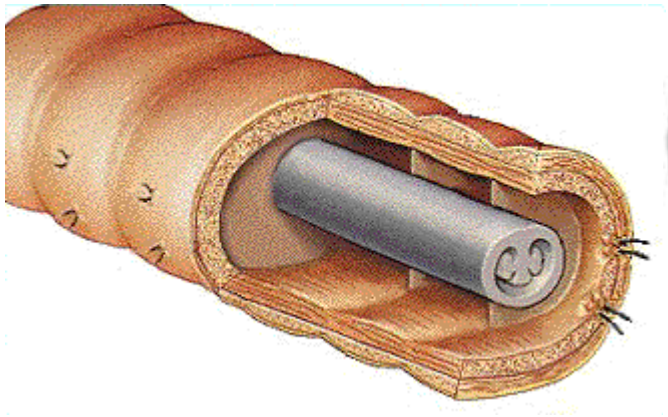


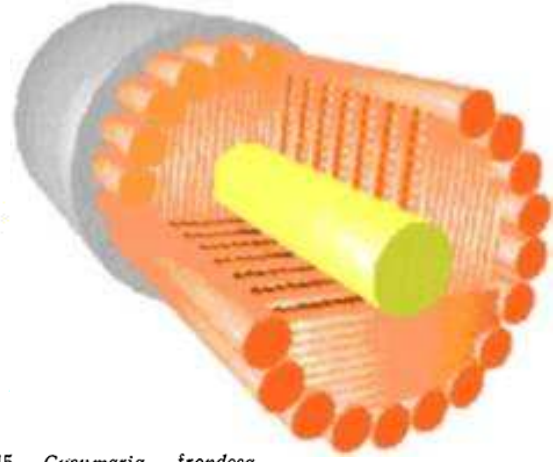


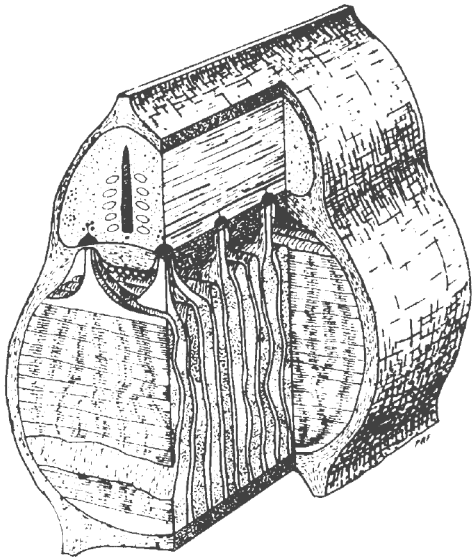




мышечные гидростаты







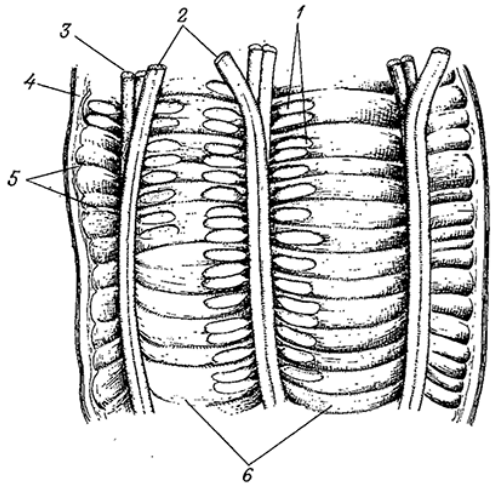
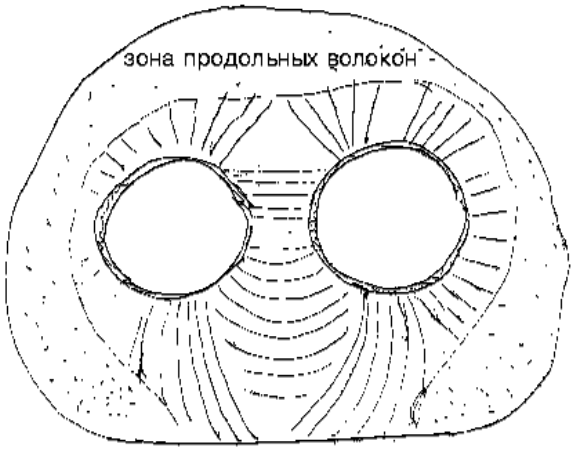
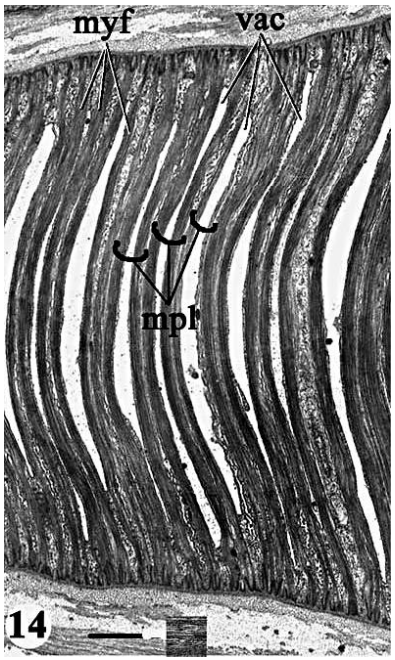
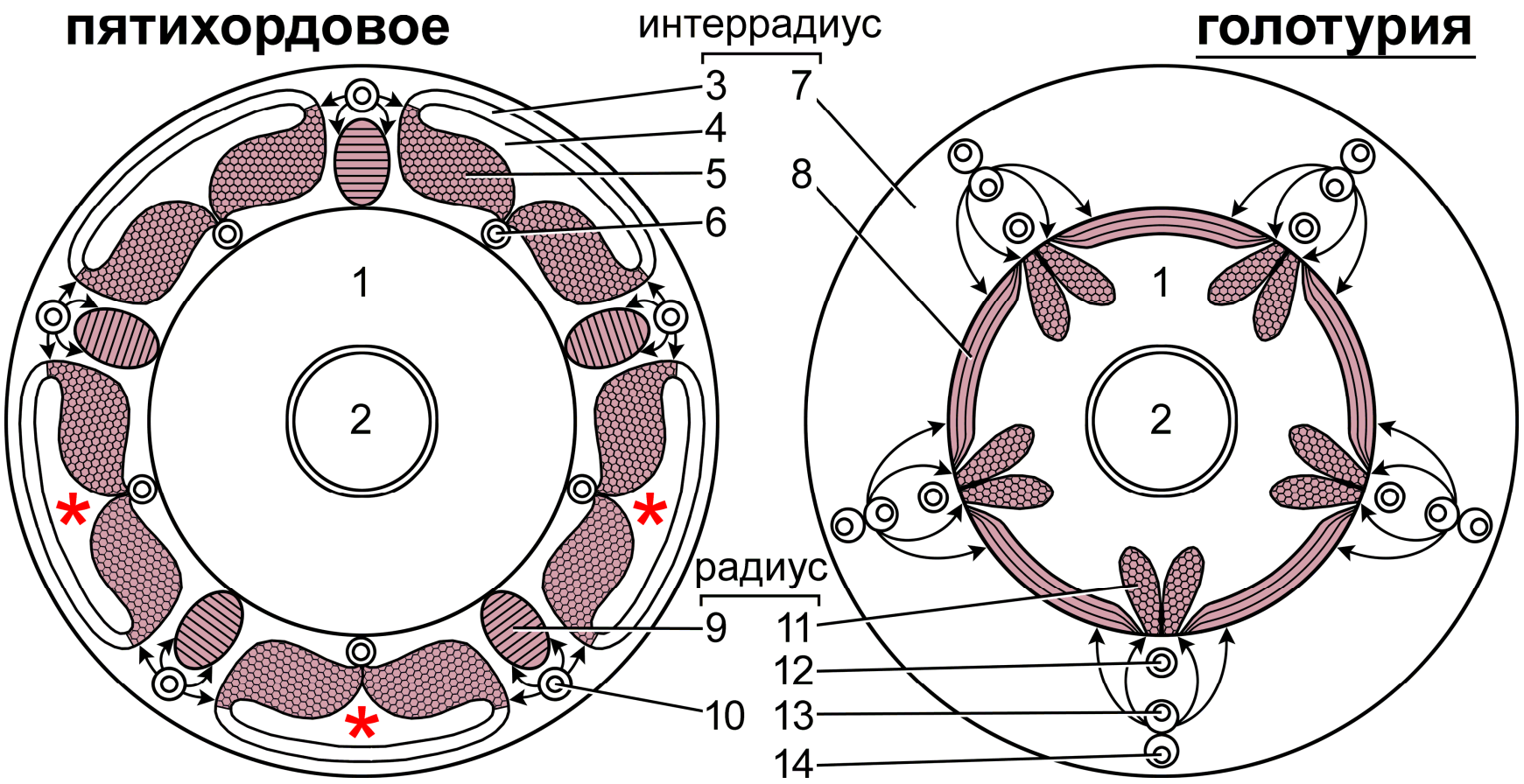


Рис. 345. *Cucumaria frondosa*. Стенка тела в передней части голотурии. Вид изнутри (ориг.):
1 — ампулы амбулакральных ножек, *2* — ретракторы переднего конца тела, *3* — продольные мышечные ленты, *4* — стенка тела, *5* — поперечные мышцы, *6* — интеррадиальные мышечные поля

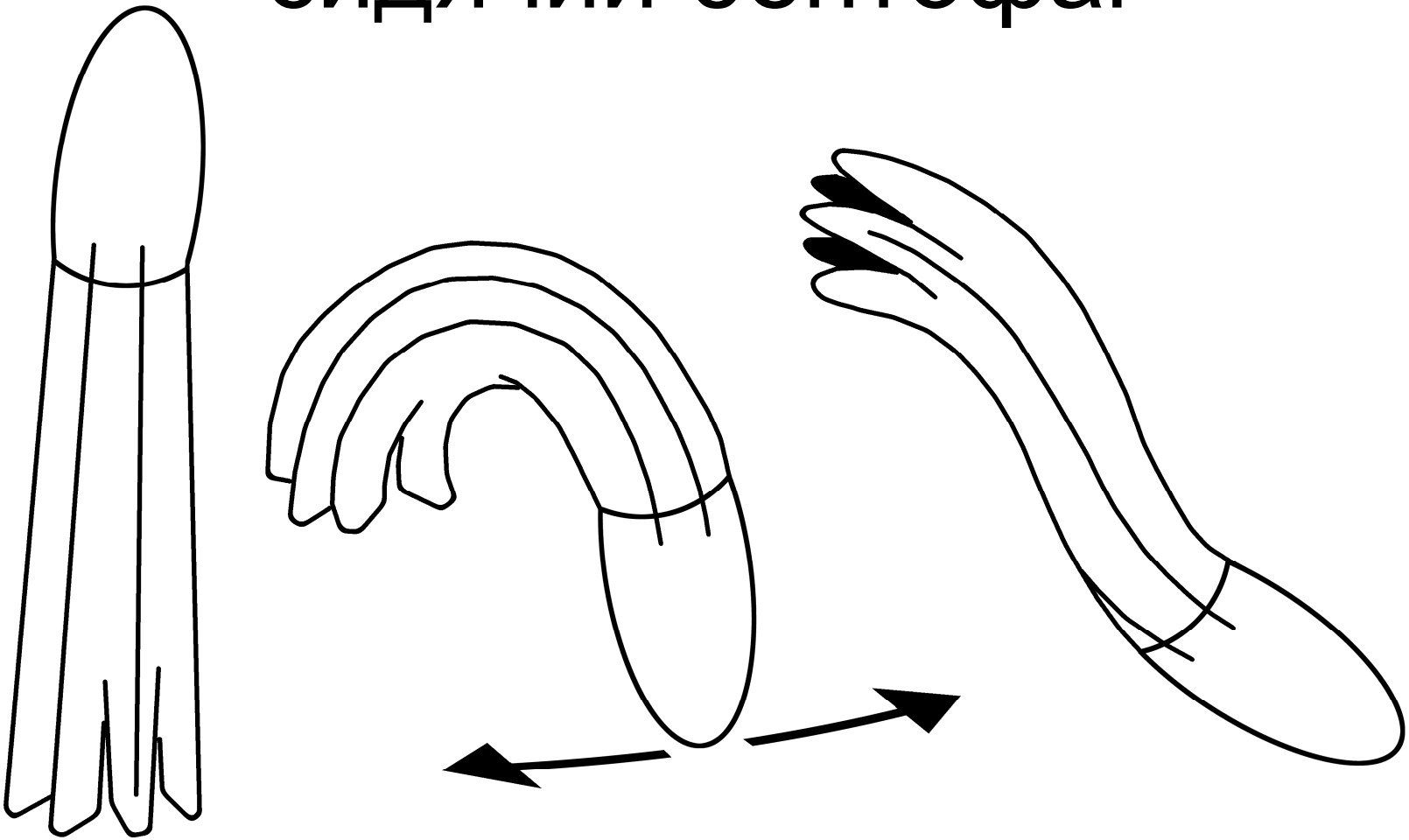




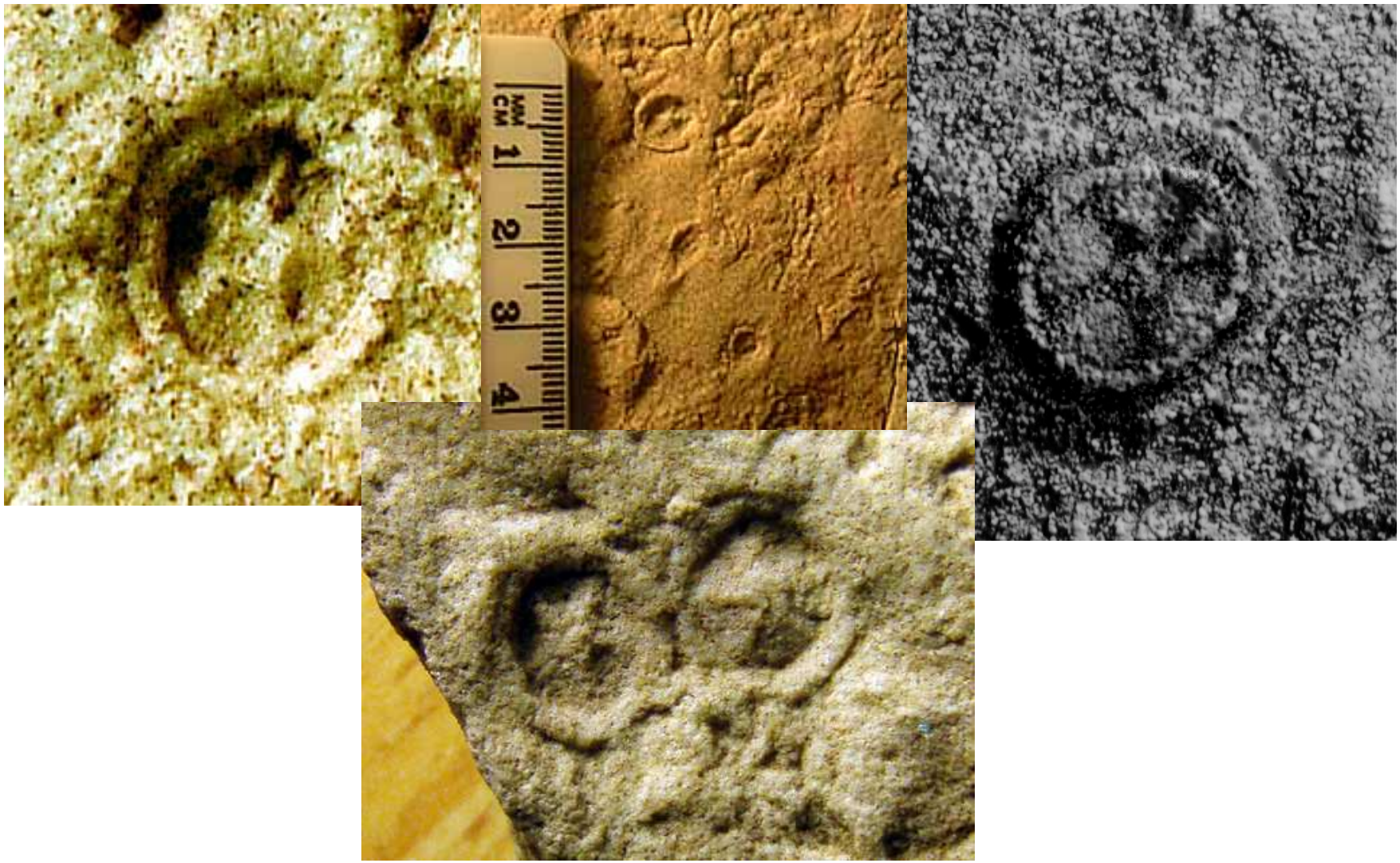


Если признать за предками хордовых пятилучевую симметрию, то переворот на 180^0 уже не может служить объяснением расположения нервной трубки на спине, а не на брюхе. Сравнение с голотуриями показывает, что то же самое с равным успехом могло возникнуть путем переворота на 36^0 или 108^0, как по часовой стрелке, так и против. В любом случае, реального переворота не было, а иллюзия перевернутости возникла в результате «падения» тела из вертикального положения на разные бока – на радиус (у голотурий) или на интерradиус (у хордовых). Вероятно, разные хордовые тоже взаимно повернуты – судя по тому, что у позвоночных рот открывается ровно в плоскости двусторонней симметрии туловища, а у личинки ланцетника – слева от нее.

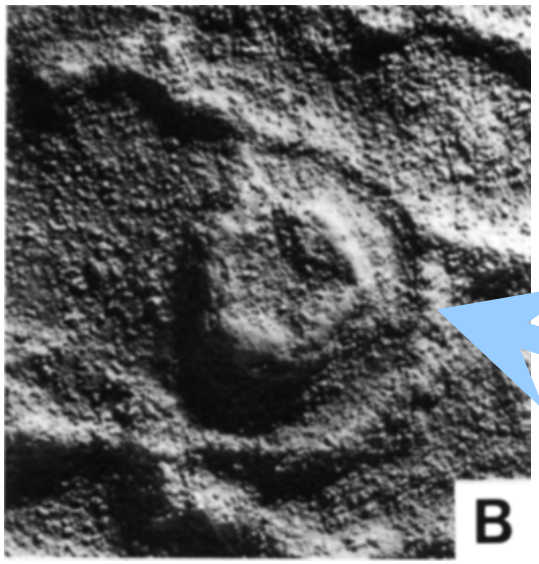
Humbertiana humberti, Lol. – сидячий бентофаг

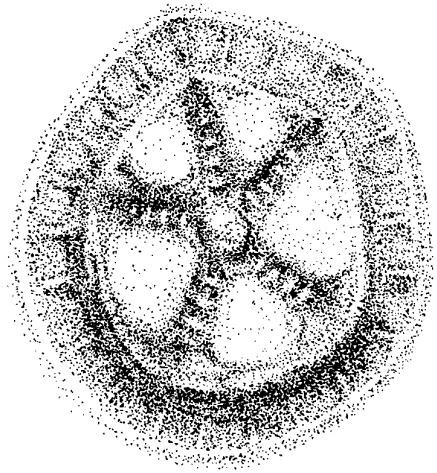


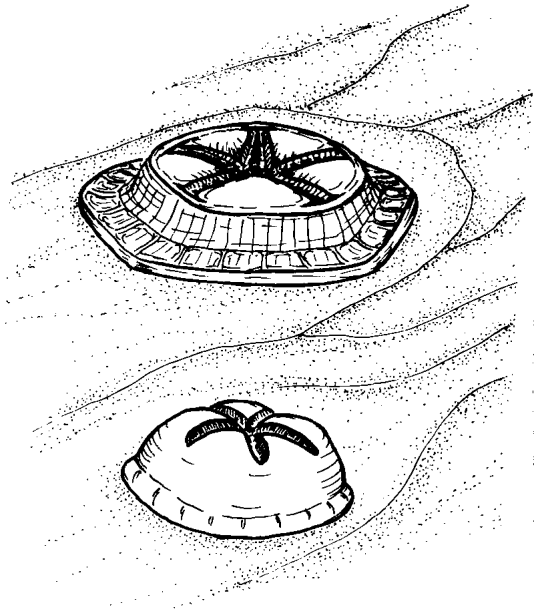
Arkarua adami, Gehling, 1987 (эдиакар, Австралия)

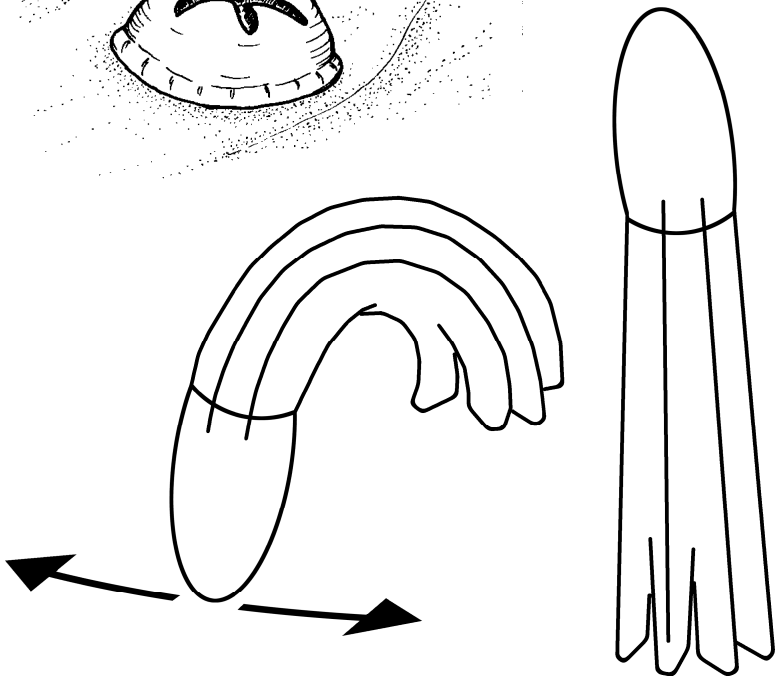


реконструкции *Arkarua adami*

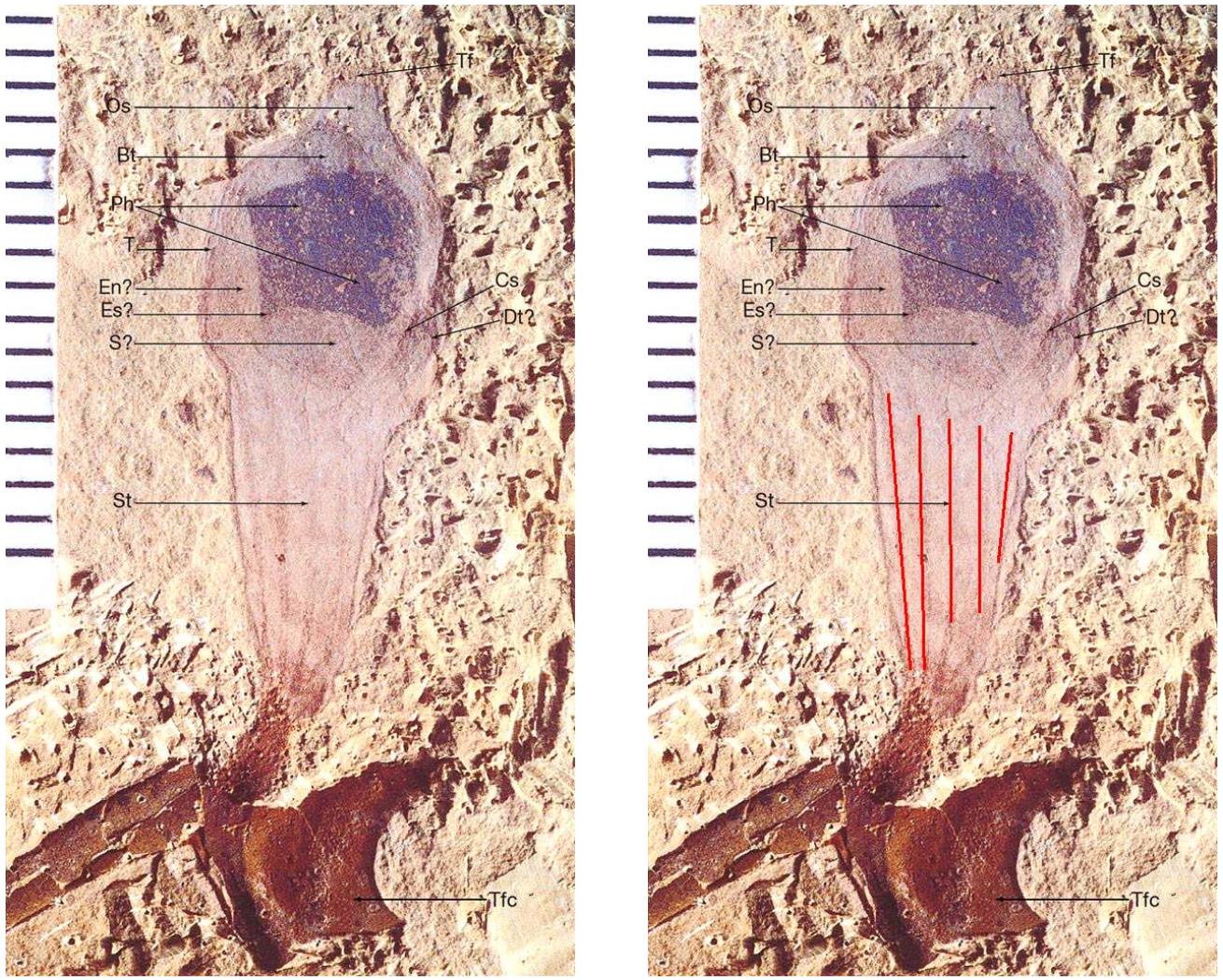




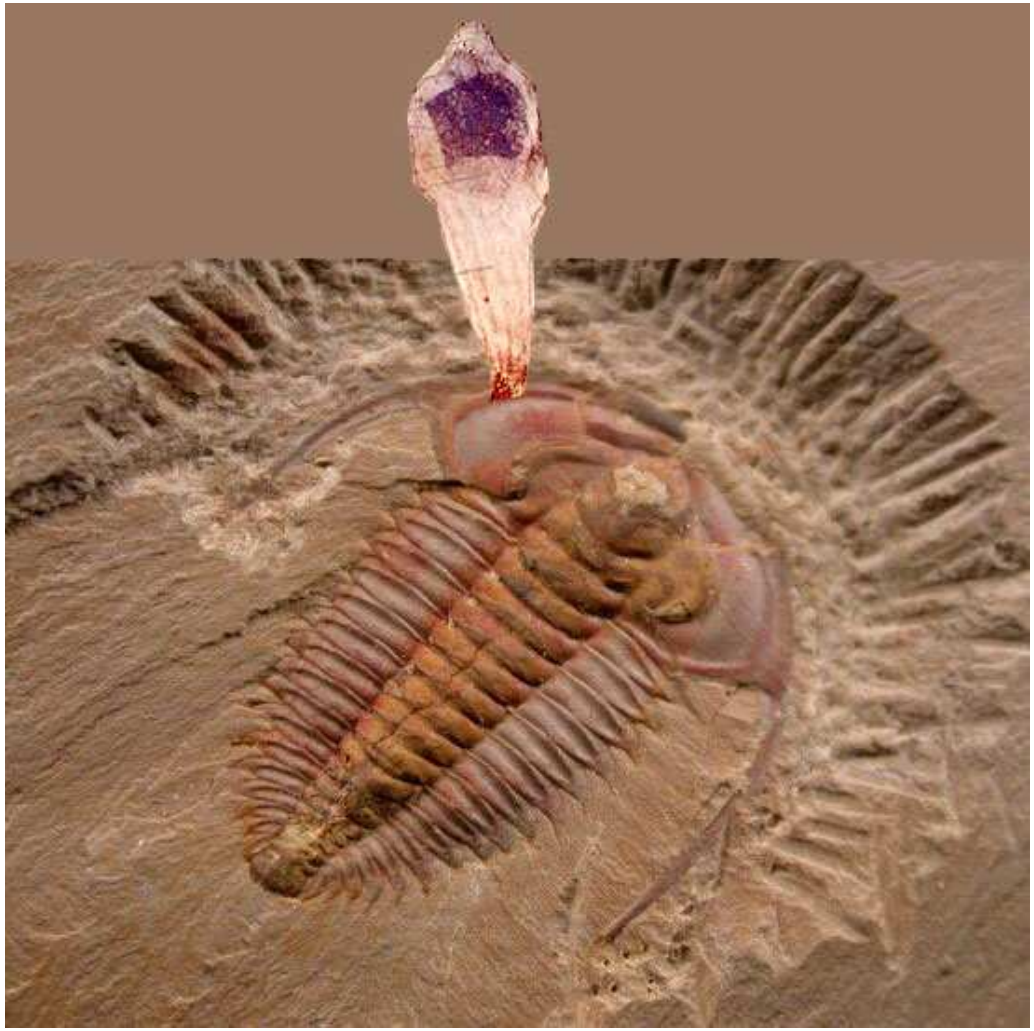




Cheungkongella ancestralis, Shu, 2001 (ранний кембрий, Китай)



Cheungkongella ancestralis - оболочник или пятихордовое?



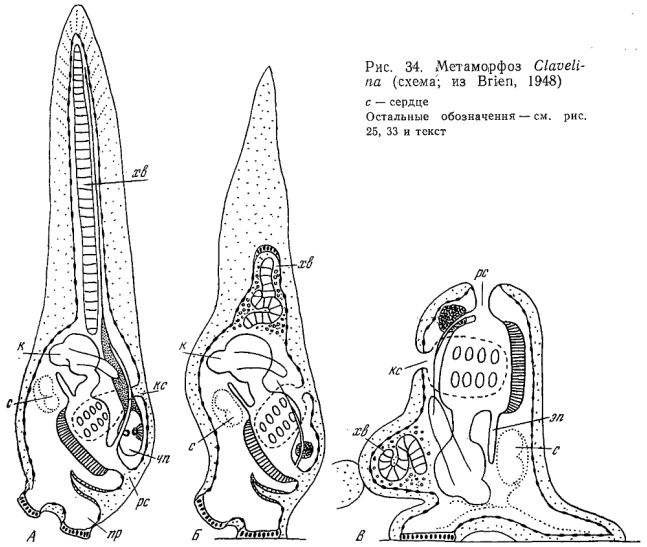
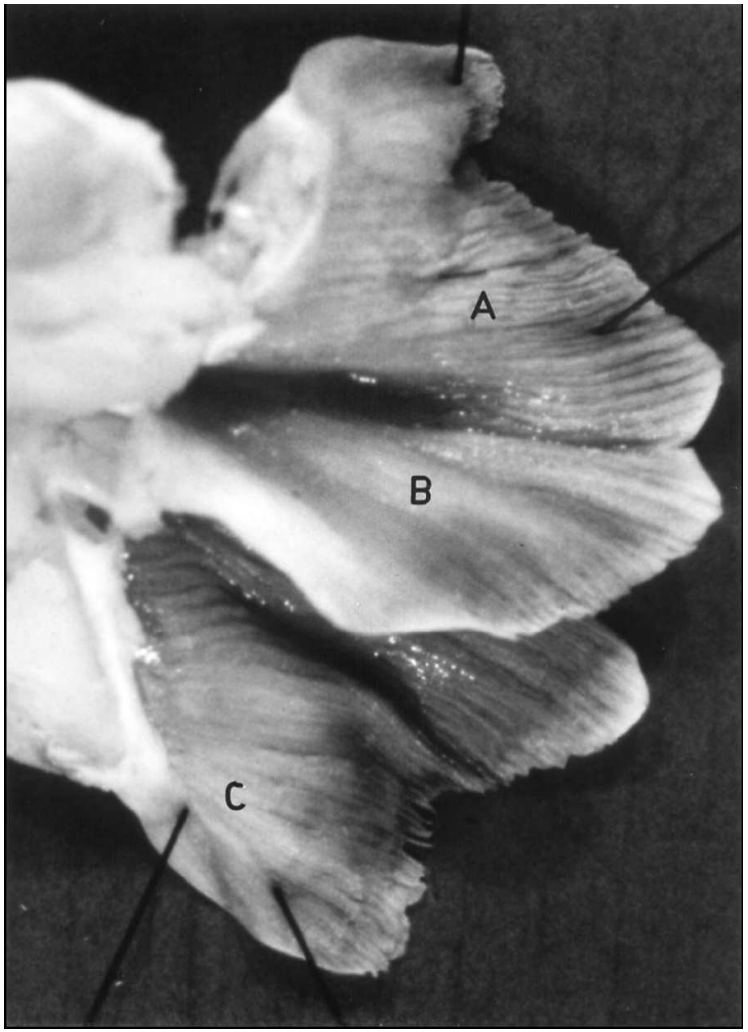


Рис. 34. Метаморфоз *Clavelina* (схема; из Brien, 1948)
с — сердце
Остальные обозначения — см. рис. 25, 33 и текст

experimentum crucis



Утроение и частичное слияние анального плавника (A, B, C) у ювенильного *Acipenser fulvescens* в водоеме, загрязненном ретиноевой кислотой.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ

- При выполнении работы автору особенно помогли советами доктора А.В. Гебрук, И.Ю. Долматов, А.В. Зиновьев и J.G. Gehling.
- Ценные замечания по тексту получены от профессора Ф.Я. Дзержинского.
- Работа доведена до публикации благодаря технической помощи Г.С. Раутиан и А. Пантелеева и поддержке А. Ермакова и профессора Л.В. Белоусова.