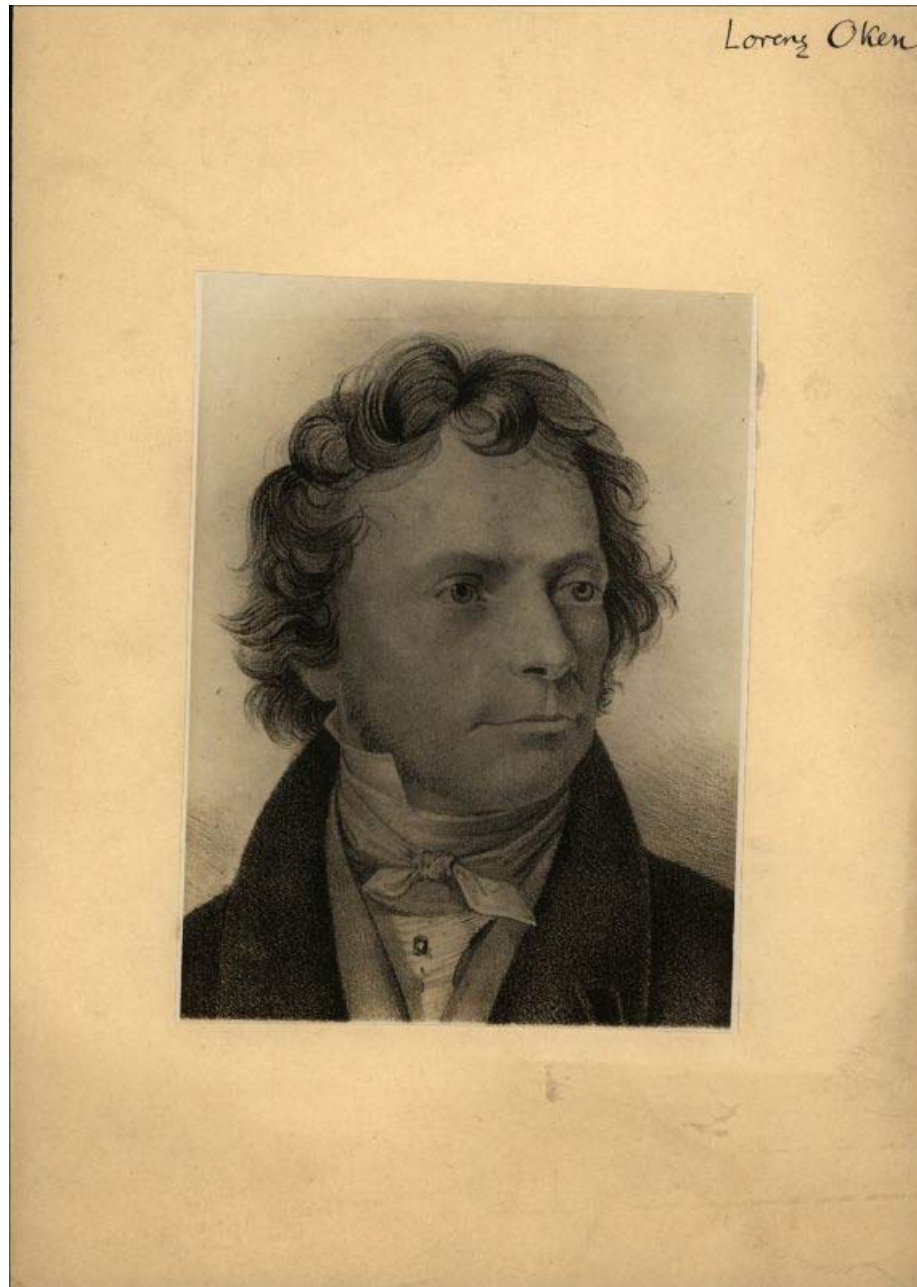
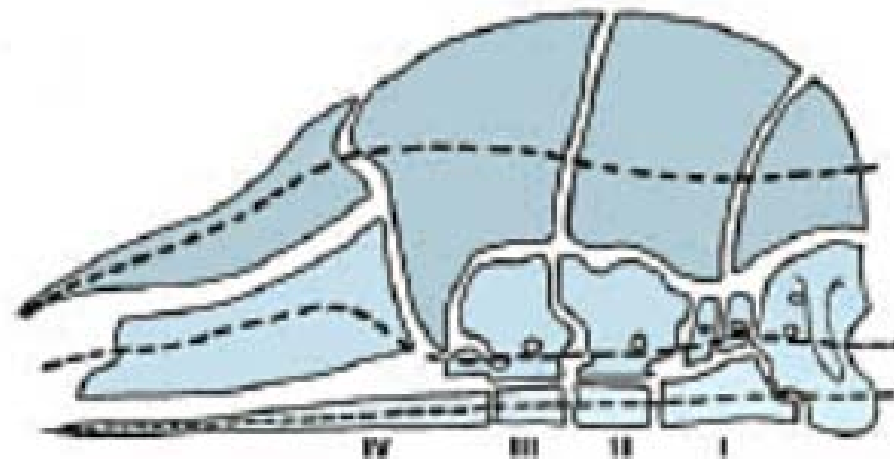


**Сегментация головы позвоночных:
современное состояние старой
проблемы
(1807 – 2012)**



Лоренц Окен (1807):
«Головной мозг есть
сильно развитый спинной
мозг, так же как мозговая
коробка есть объемистый
спинной хребет».

Окен считал, что череп состоит из четырех сросшихся
ПОЗВОНКОВ:

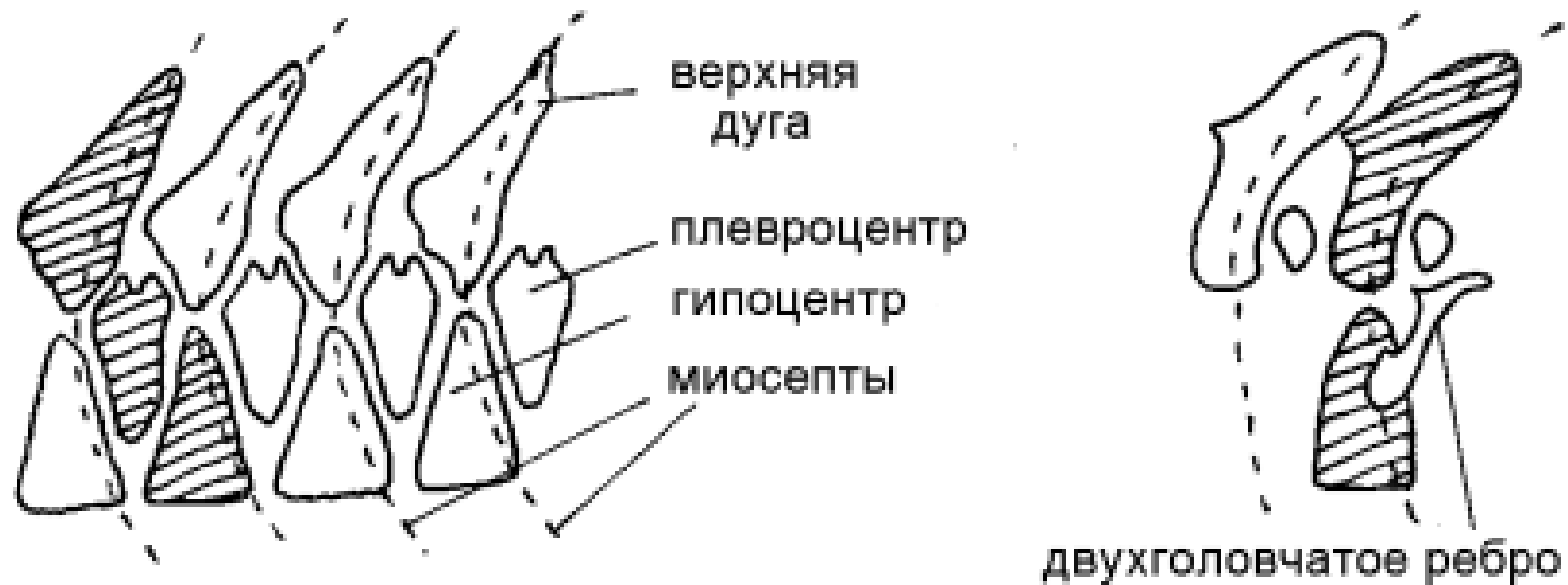




Луи Агассиц (1834):
«Принцип строения
головы показывает нам,
что в черепе есть только
один позвонок, а именно
затылочный, и что вся
остальная голова чужда
позвоночной системе».

Традиционная точка зрения на понятия «метамерия» и «сегментация»:

- **Метамерия** – любое повторение подобных органов вдоль оси тела.
- **Сегментация** – полное рассечение тела на повторяющиеся единицы.
- В современной литературе (особенно эмбриологической!) представление о «сегментах», отличающихся от «метамеров», фактически отброшено: сегментация всегда касается отдельных систем органов, повторяющиеся части которых могут перекрываться в разной степени и разными способами.



Пример условности понятия сегмента: позвоночник
исходно состоит из нескольких элементов на миомер,
которые могут объединяться в работающий позвонок
разными способами.



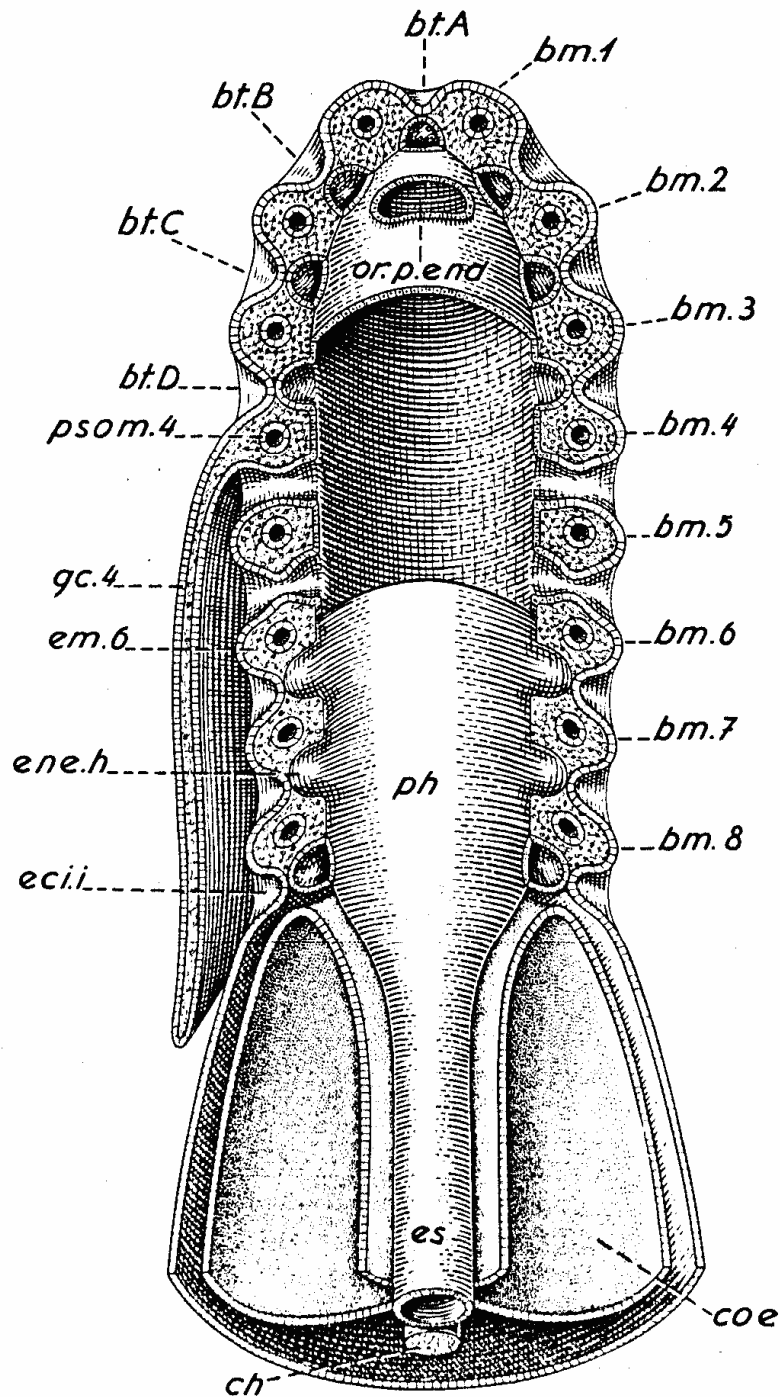
Различие между понятиями
«сегментация» и «метамерия»
никогда не было четким.
Например, Борис Степанович
Матвеев просто объединял их
(см. статью «Метамерия» в
БСЭ).

Образец современного взгляда на проблему сегментации (Budd, 2001):

«The very word "segmentation" is ambiguous, because it can refer both to something being divided into identical modules and to the serial repetition of an organ. It is only in the first sense that the word could be applied to organism as a whole, yet it clearly fails to describe the true situation, because organisms are typically not strictly divided into such modules. In the latter sense, segmentation only applies to organs, not organisms, because organ can be serially repeated whereas an organism (typically!) cannot be, even if many important aspects of its morphology are organised by the same developmental regulatory mechanism».

Проблема сегментации головы: сегментализм и антисегментализм

- Понятия «сегментализм» и «антисегментализм» были введены в конце XX века Филиппом Жанвье (Janvier, 1996).
- Однако в действительности этим направлениям мысли столько же лет, сколько и самой проблеме сегментации головы.
- Сегментализм можно назвать «линией Окена», антисегментализм – «линией Агассица».

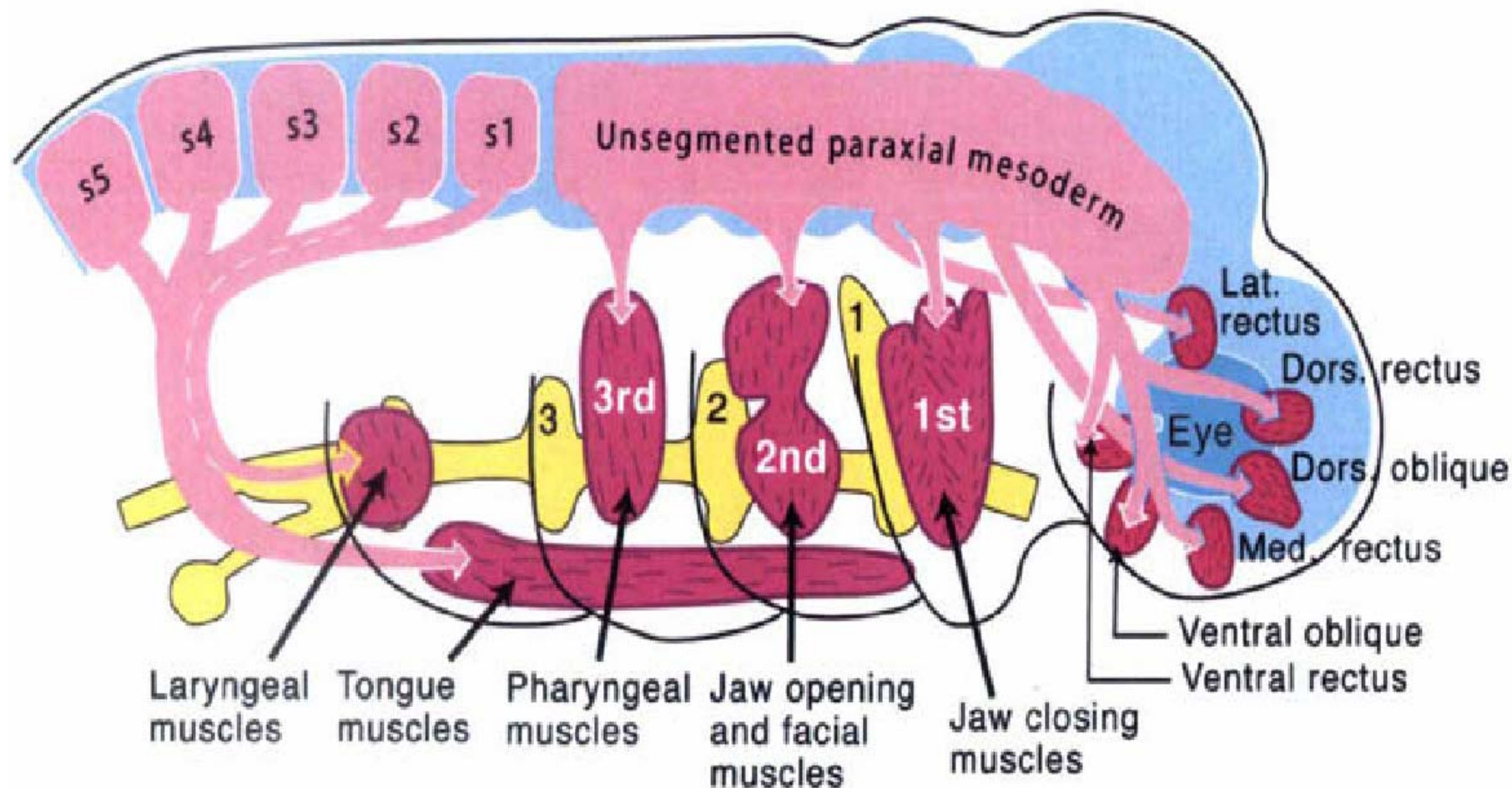


Современный сегментализм:
 фронтальный разрез через
 тело воображаемого
 предкового черепного
 (Bjerring, 1977).

Состав головного сегмента по Бьёррингу:

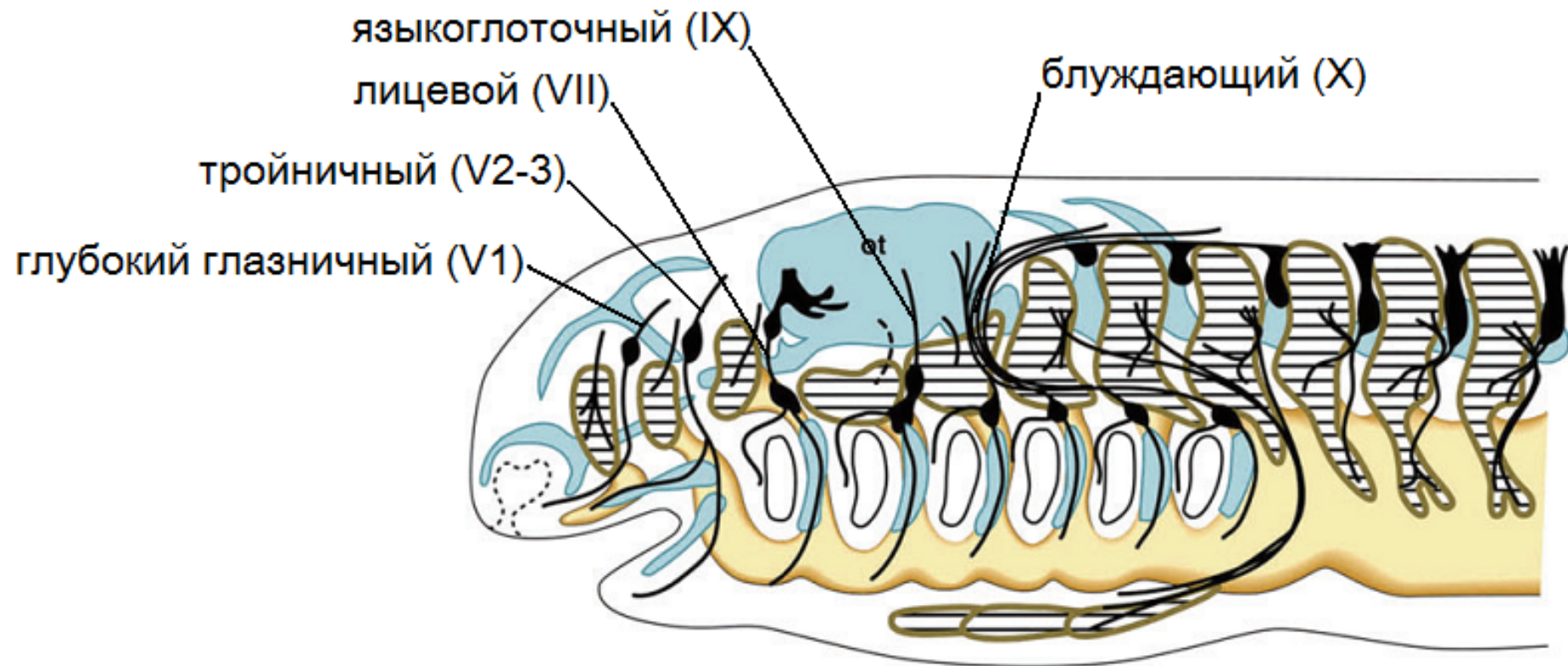
- Части сомита: миотом, склеротом, дерматом.
- Элементы жаберной дуги: супрафаринго-, инфрафаринго-, эпи-, церато-, гипо-.
- Нервы: дорсальный (жаберный), вентральный (соматически-двигательный).

Счет сегментов: терминальный (I), премандибулярный (II), мандибулярный (III), гиоидный (IV), 1-й метагиоидный (V), 2-й метагиоидный (VI).

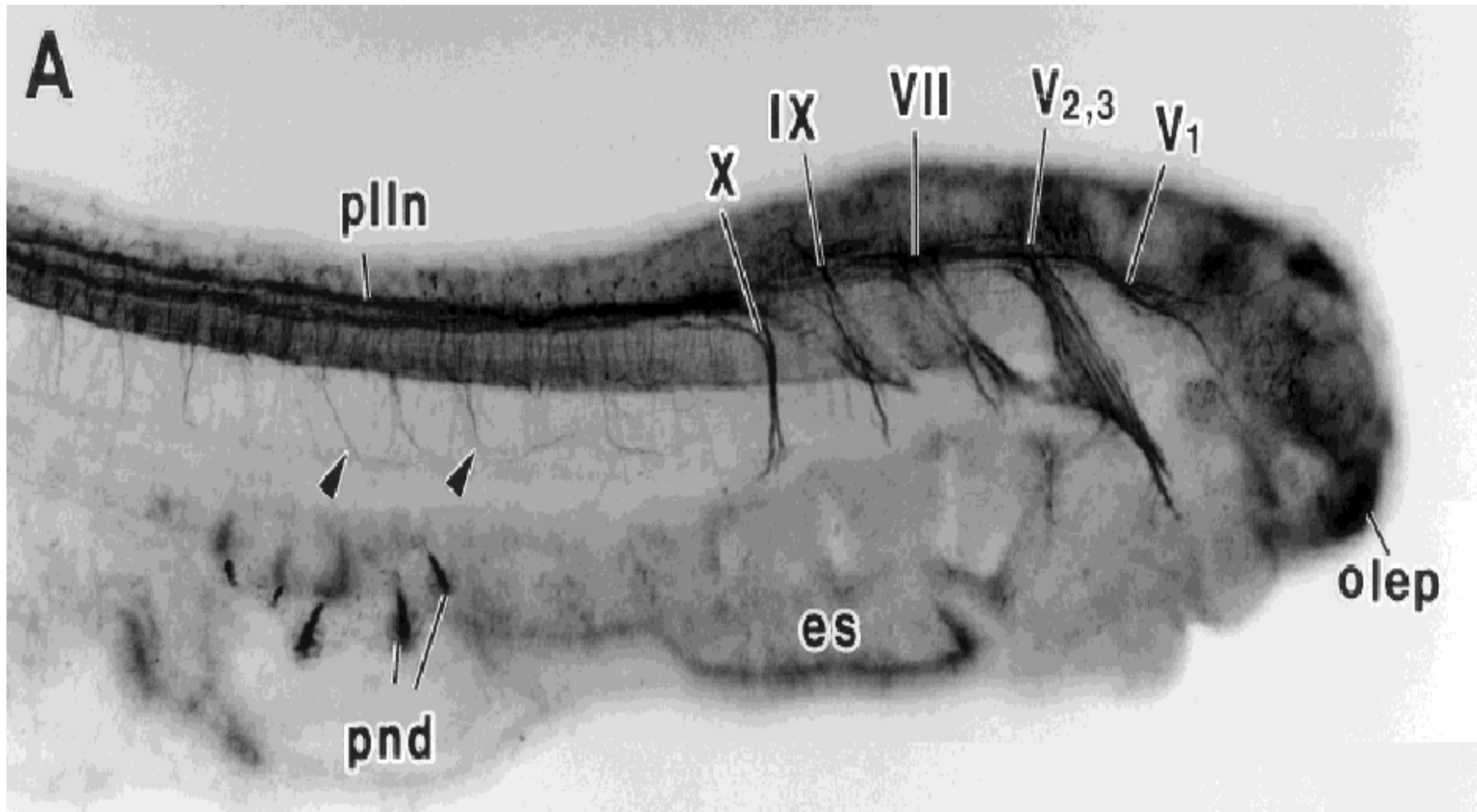


Современный антисегментализм: впереди от слухового пузырька отрицается существование вообще любой сегментации (Noden, Schneider, 2006).

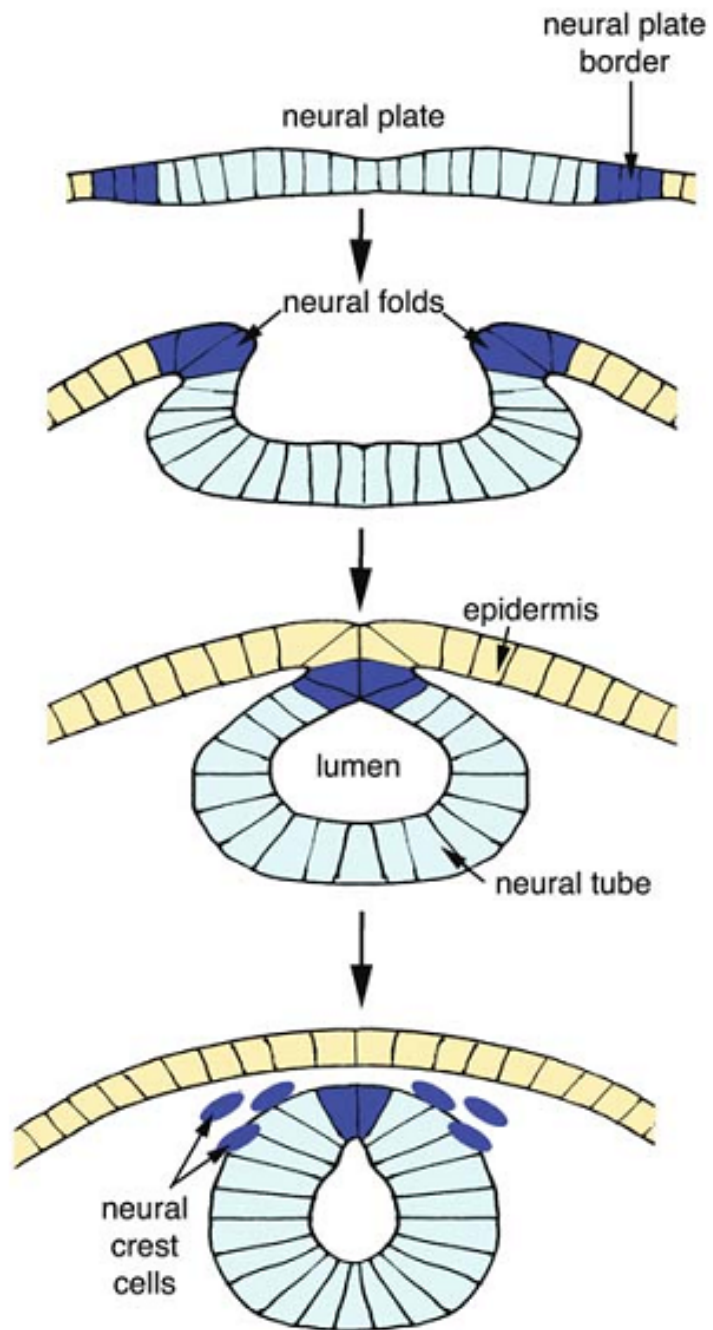
- Главный аргумент антисегменталистов: в голове не доказано существование мезодермальных сомитов.
- Фактически этот довод основан на старом убеждении, что настоящая сегментация – только мезодермальная.
- Между тем в голове позвоночных есть две группы немезодермальных образований, сериальная гомология которых внутри каждой группы не вызывает сомнений: (а) жаберные нервы, (б) потоки клеток нервного гребня с их производными.



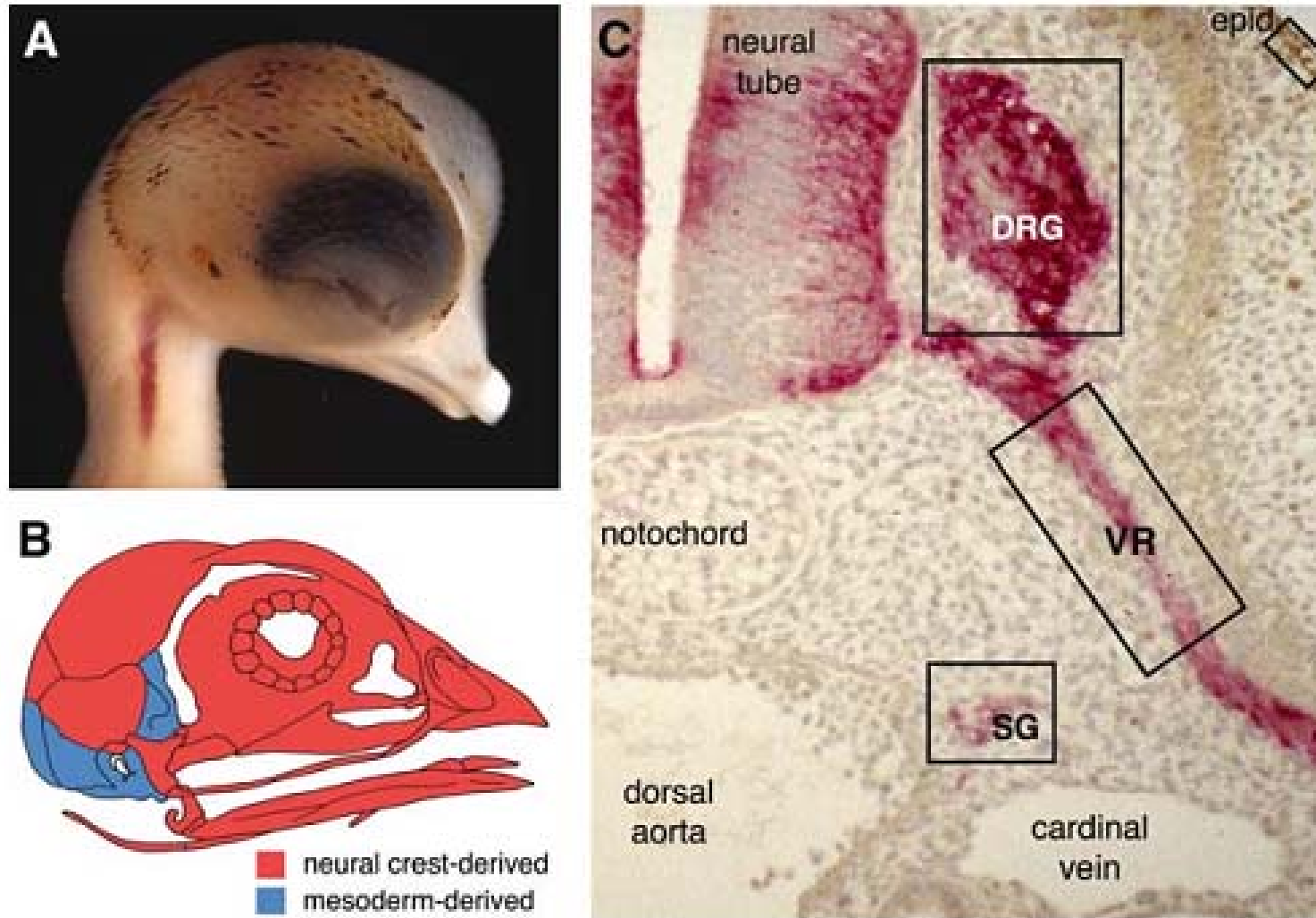
Жаберные нервы примитивного позвоночного
(по Гудричу).



Фотография зародыша миноги с пятью жаберными нервами (Kuratanі et al., 1997).

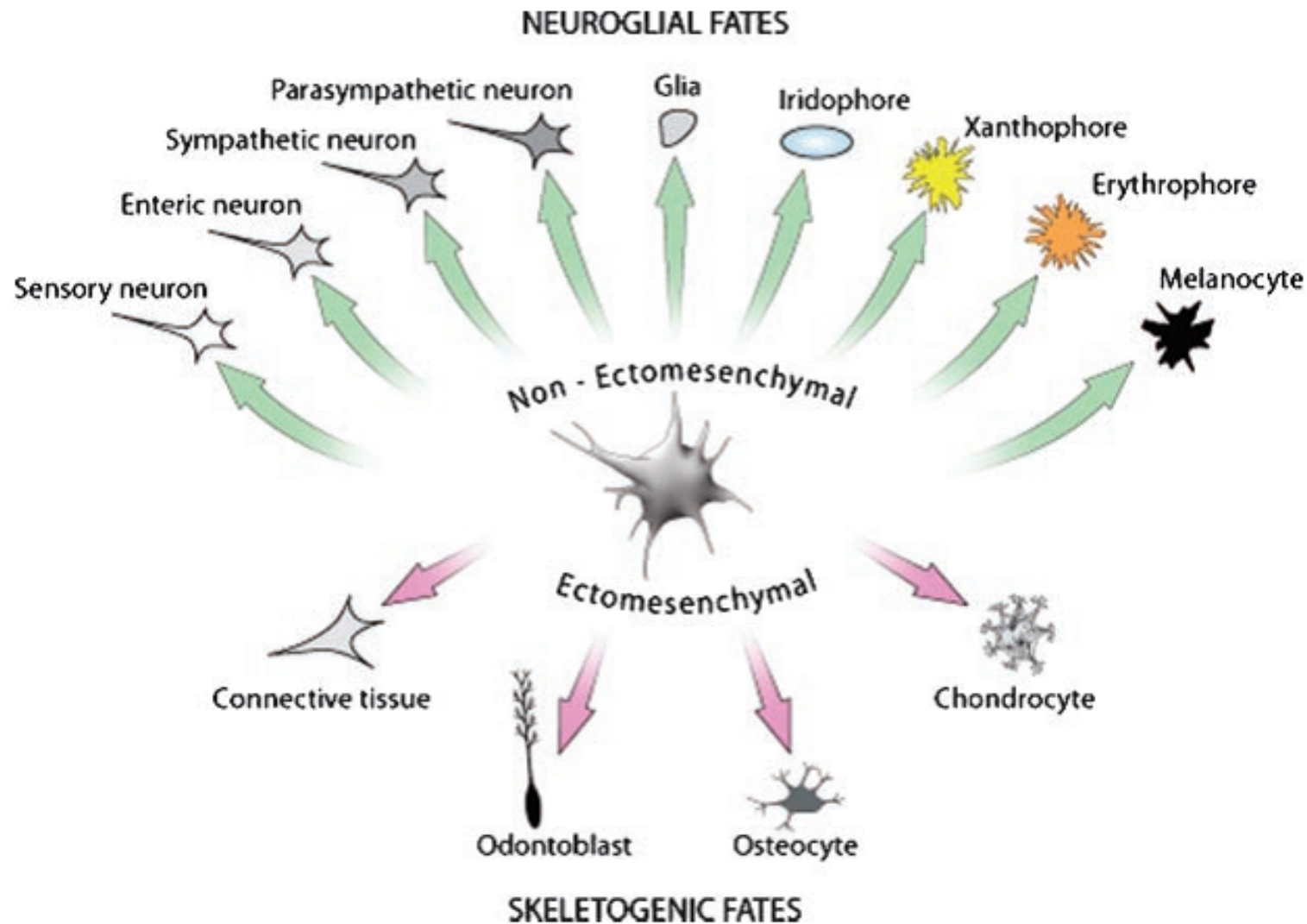


Нервный гребень –
«четвертый зародышевый
листок» ПОЗВОНОЧНЫХ.



Вклад нервного гребня в тело птицы: А – меланоциты, В – череп, С – нервные образования

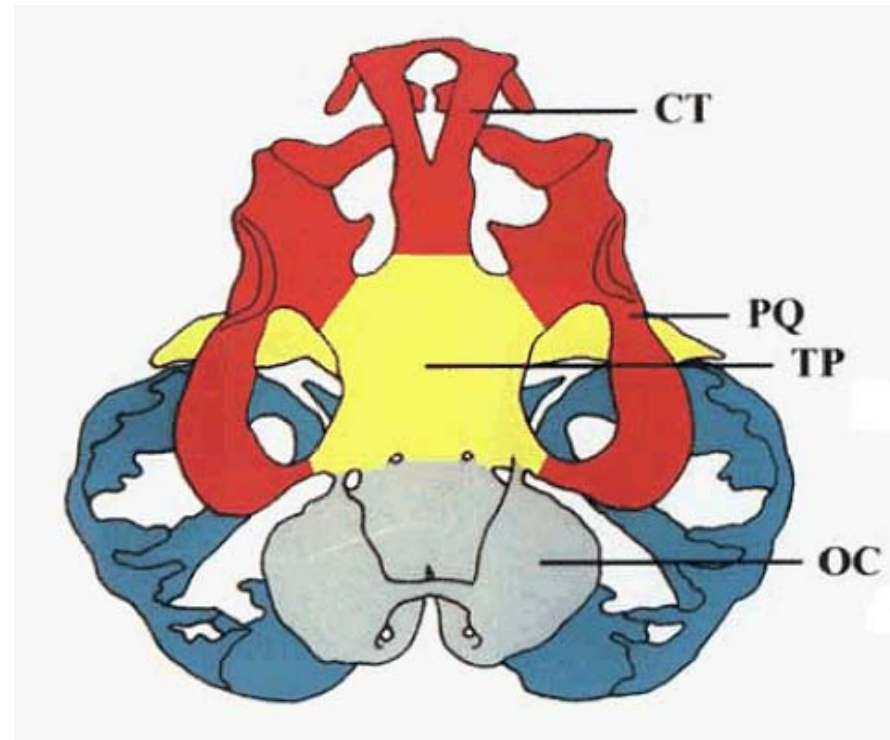
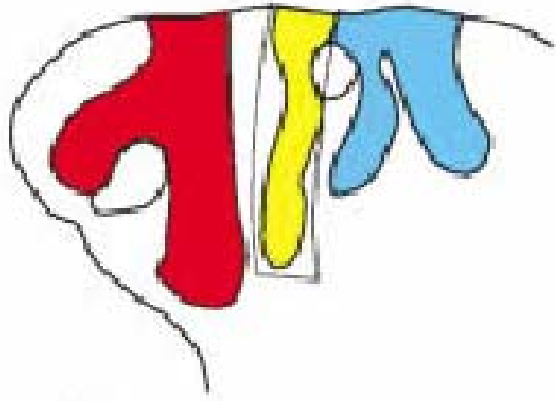
(DRG – ганглии спинных корешков, SG – симпатические ганглии, VR – брюшной корешок, где нервный гребень образует шванновские клетки).



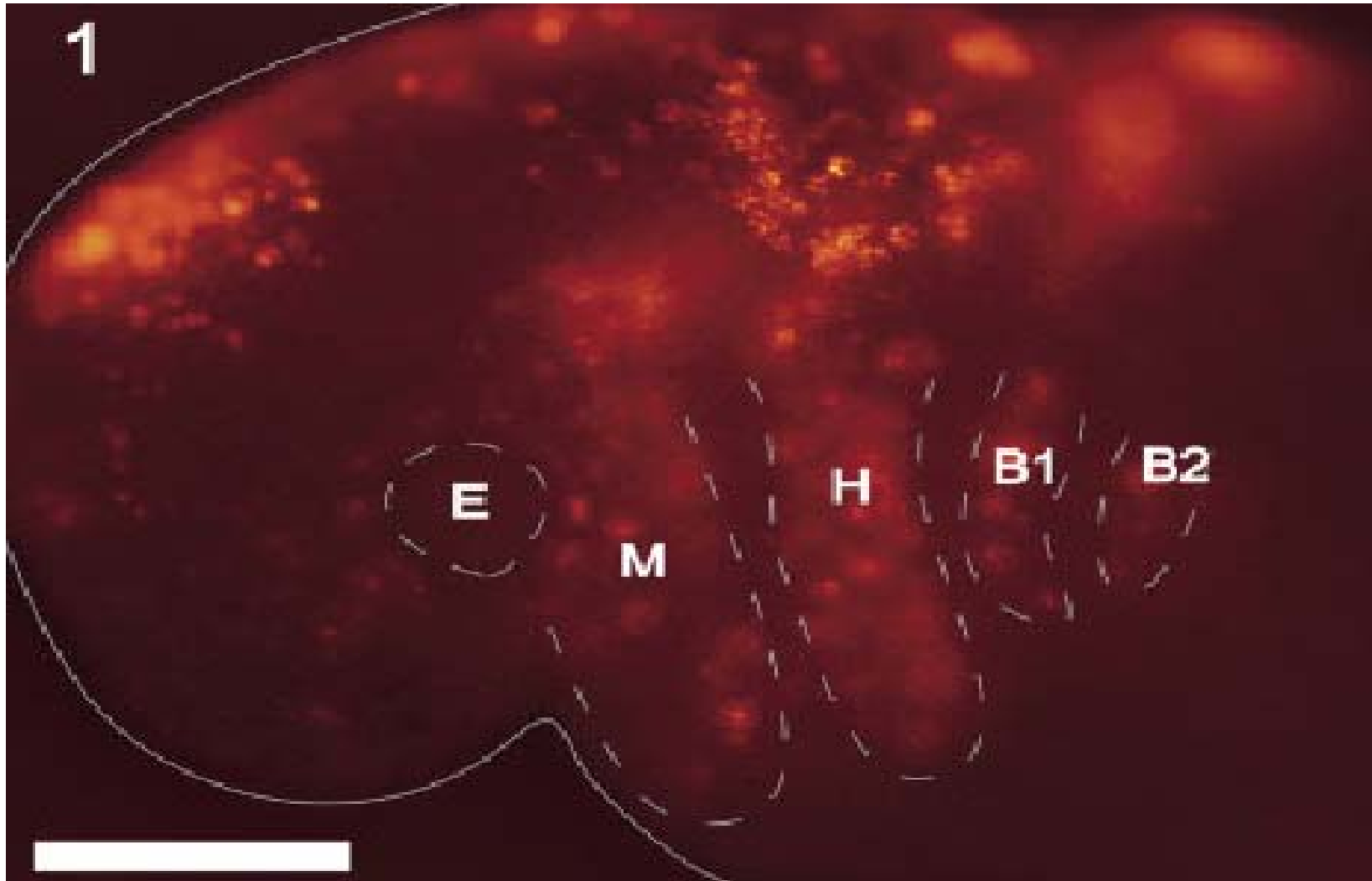
Многообразие путей дифференцировки клеток нервного гребня.



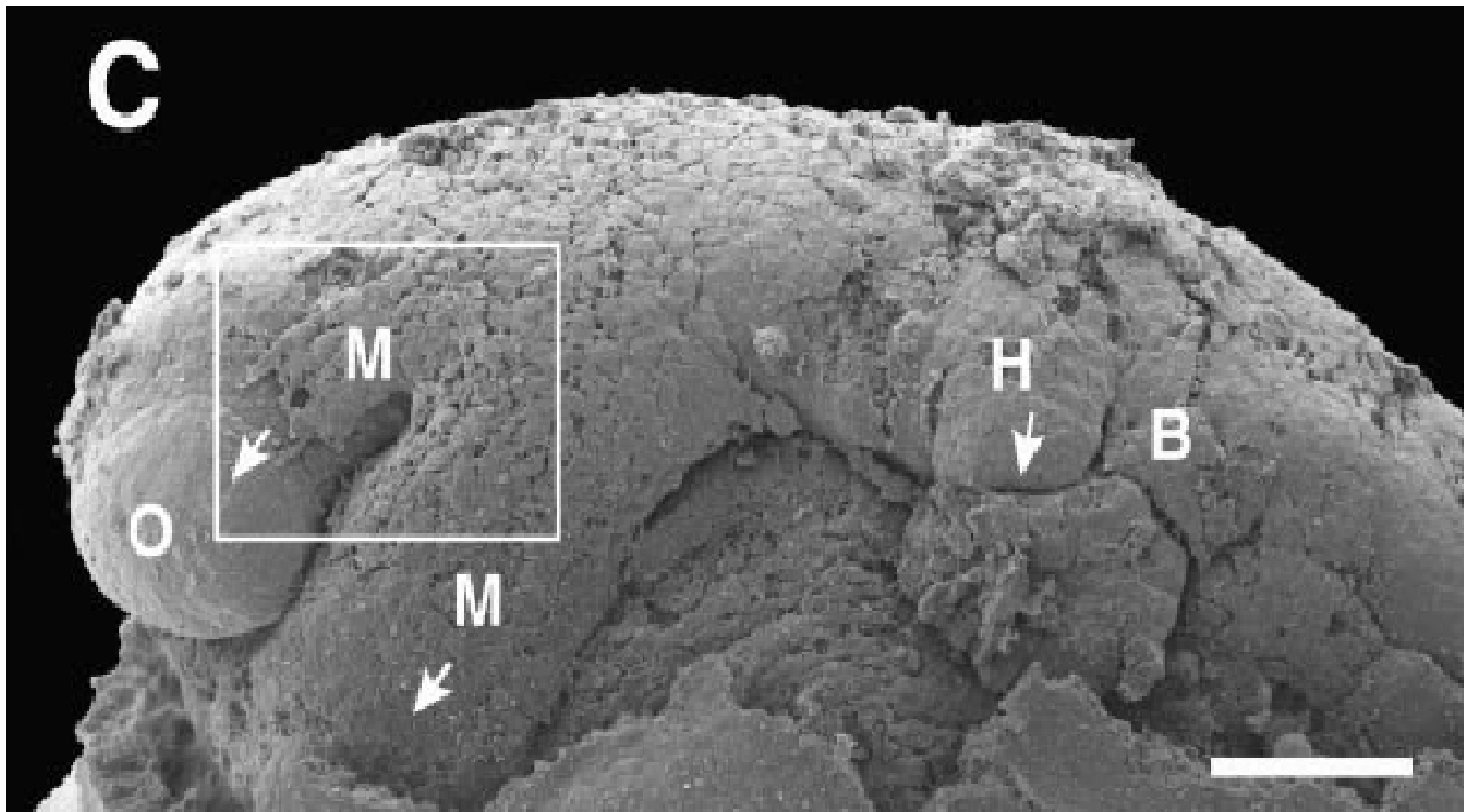
Юн-Юань Чен, предложивший переименовать таксон Vertebrata в Cristozoa.



Потоки нервного гребня и их вклад в череп жерлянки (по Олссону с соавторами).

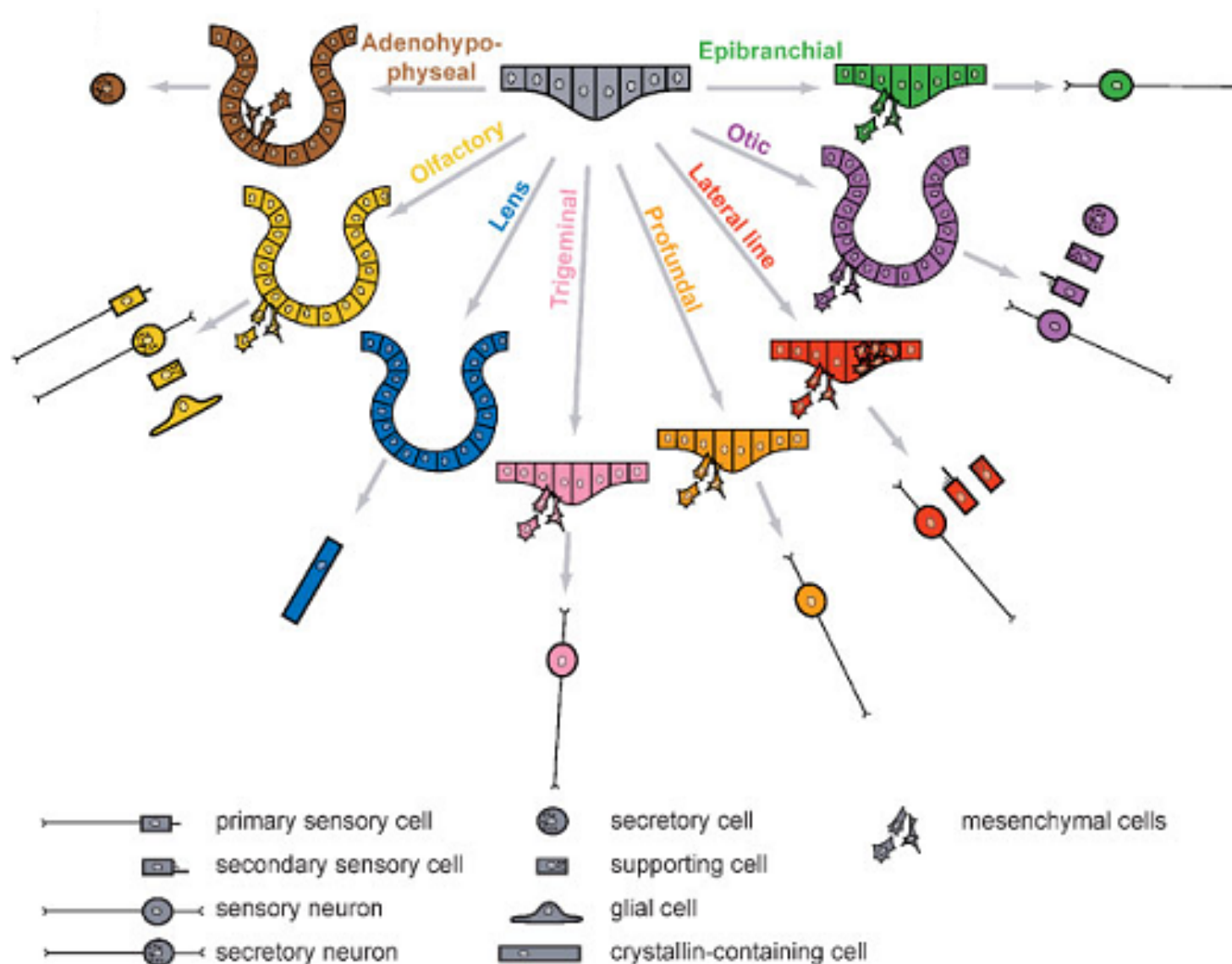


Фотография потоков клеток нервного гребня у зародыша *Neoceratodus* (Ericsson et al., 2008).



Потоки клеток нервного гребня у зародыша *Neoceratodus* на электронной микрофотографии (Falck et al., 2000).

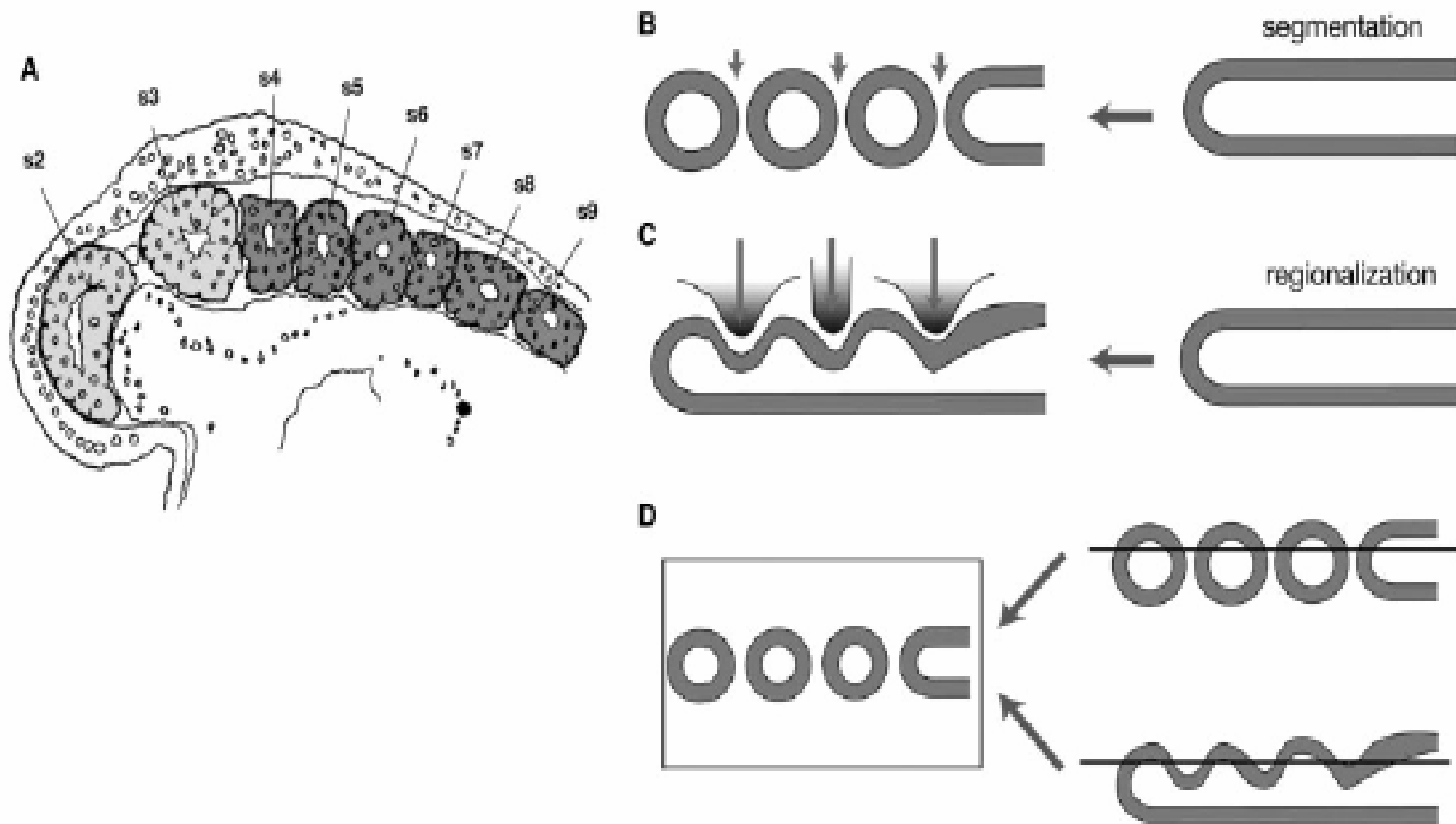
Нерв	Поток нервного гребня	Жаберная дуга
V1	премандибулярный	предчелюстная
V2-3	мандибулярный	челюстная
VII	гиоидный	гиоидная
IX	1-й жаберный	1-я метагиоидная
X	2-й жаберный	остальные метагиоидные



Важно: нейроны жабрных нервов развиваются не из нервного гребня, а из эпибранхиальных плакод (рисунок Г. Шлоссера).

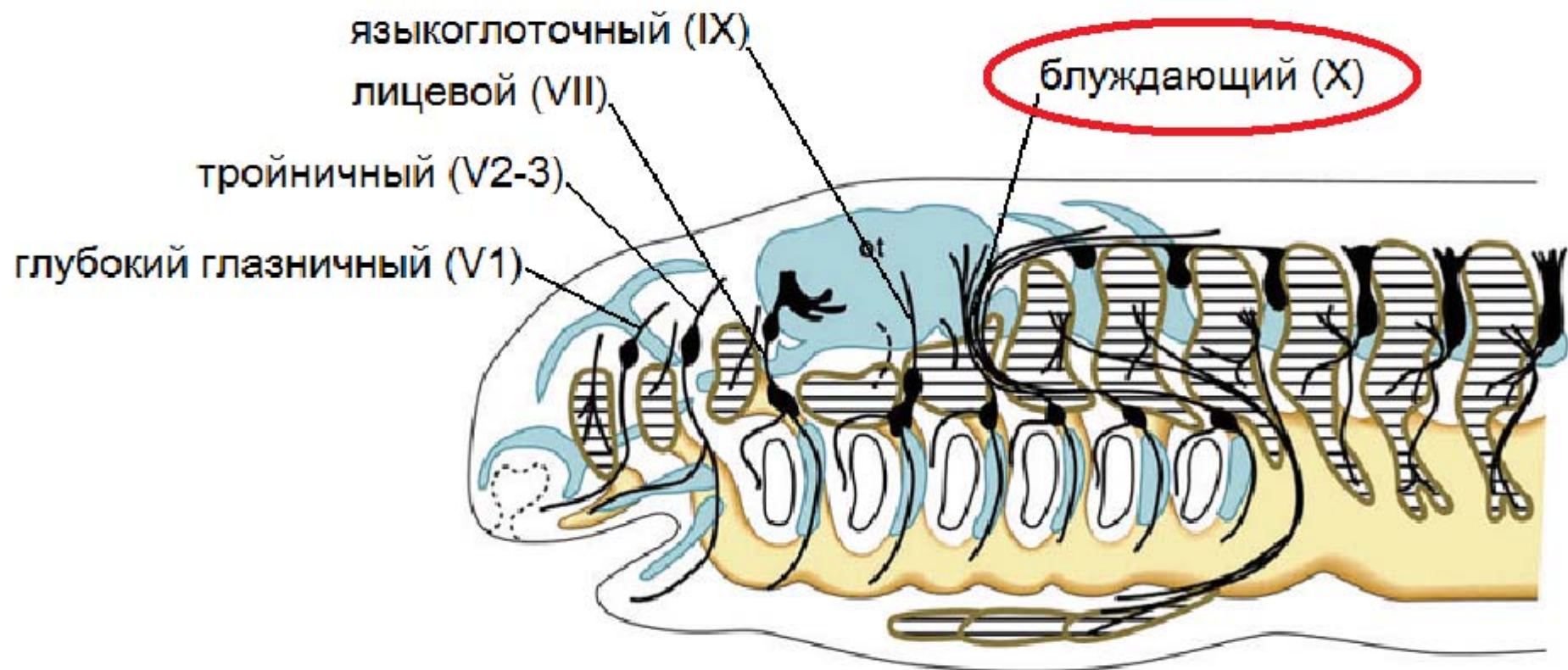


Николай Константинович Кольцов и его объект —
ручьевая минога *Lampetra planeri*.



Попытка Куратани вступить в полемику с Кольцовым (Kuratani, 2008).

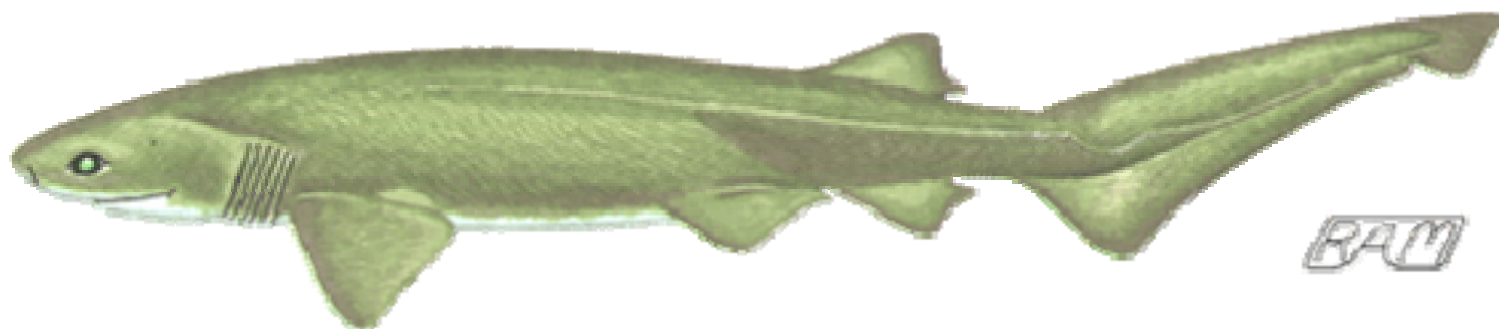
- Существование в голове замкнутых мезодермальных полостей (сомитов или сомитомеров) вовсе не опровергнуто.
- Современные данные по немезодермальным структурам дают основание выделить пять головных сегментов – премандибулярный, мандибулярный, гиоидный и два метагиоидных – в каждый из которых входит жаберный нерв и поток нервного гребня.
- В первые четыре сегмента входит по одной жаберной дуге.
- Стройность картины нарушается наличием системы X нерва, который иннервирует несколько жаберных дуг.



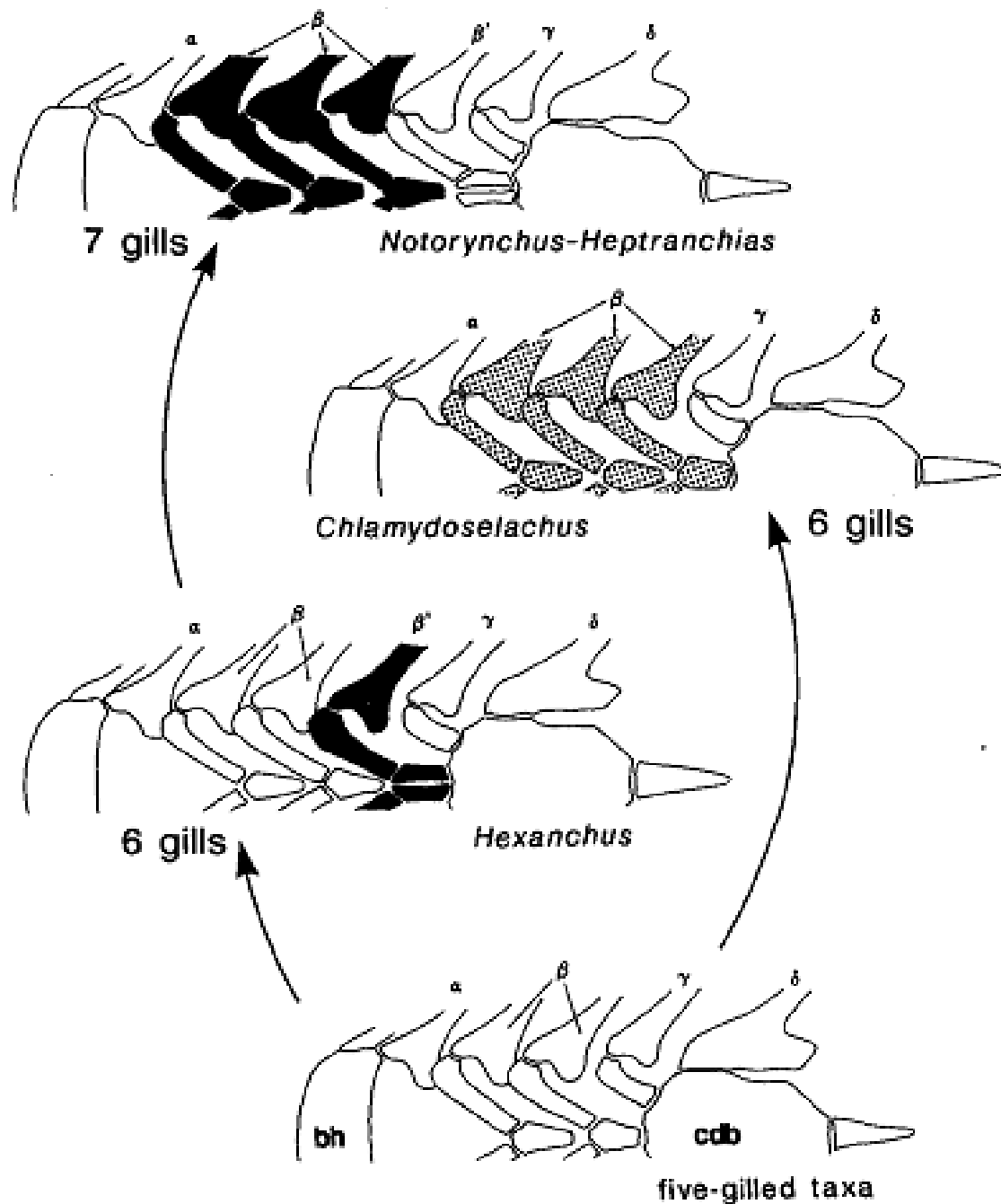
На этом рисунке мы видим промежуточную стадию некоего процесса. Но вот какого? Если исходить из того, что вначале все жаберные нервы иннервировали по одной жаберной дуге, то возникают два варианта.

Версии происхождения системы блуждающего нерва:

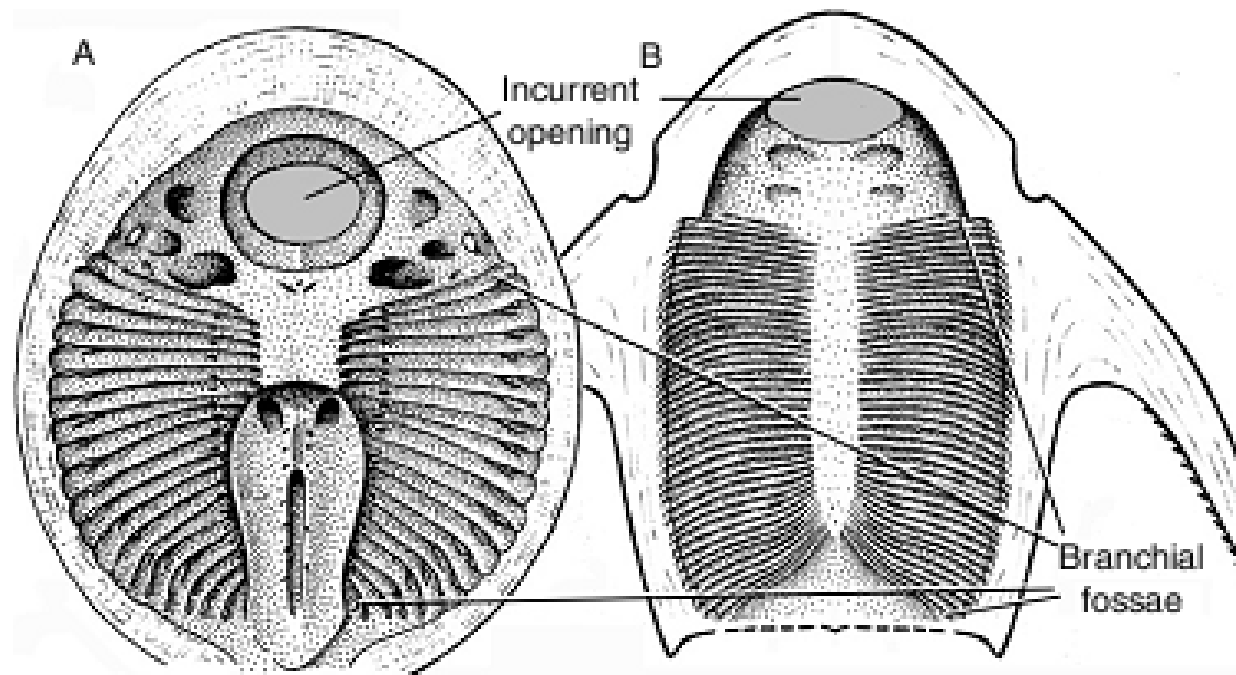
- Жаберные ветви всех нервов, расположенных позади от блуждающего, перешли в состав последнего, превратив его в надметамерную структуру (гипотеза Гегенбаура).
- Блуждающий нерв разросся, образовав дополнительные ветви для иннервации новых жаберных щелей, возникших сзади (гипотеза Эджворта).
- Гипотеза Гегенбаура не отвечает на вопрос, куда делись задние черепно-мозговые нервы, потерявшие жаберные ветви (спинальным нервам они не гомологичны!).
- Гипотеза Эджворта приводит к непривычному утверждению, что первоначально жаберных дуг было всего пять, причем метагиоидных – всего две.



Пример увеличения числа жаберных щелей у позвоночных: шестижаберная акула *Hexanchus*.



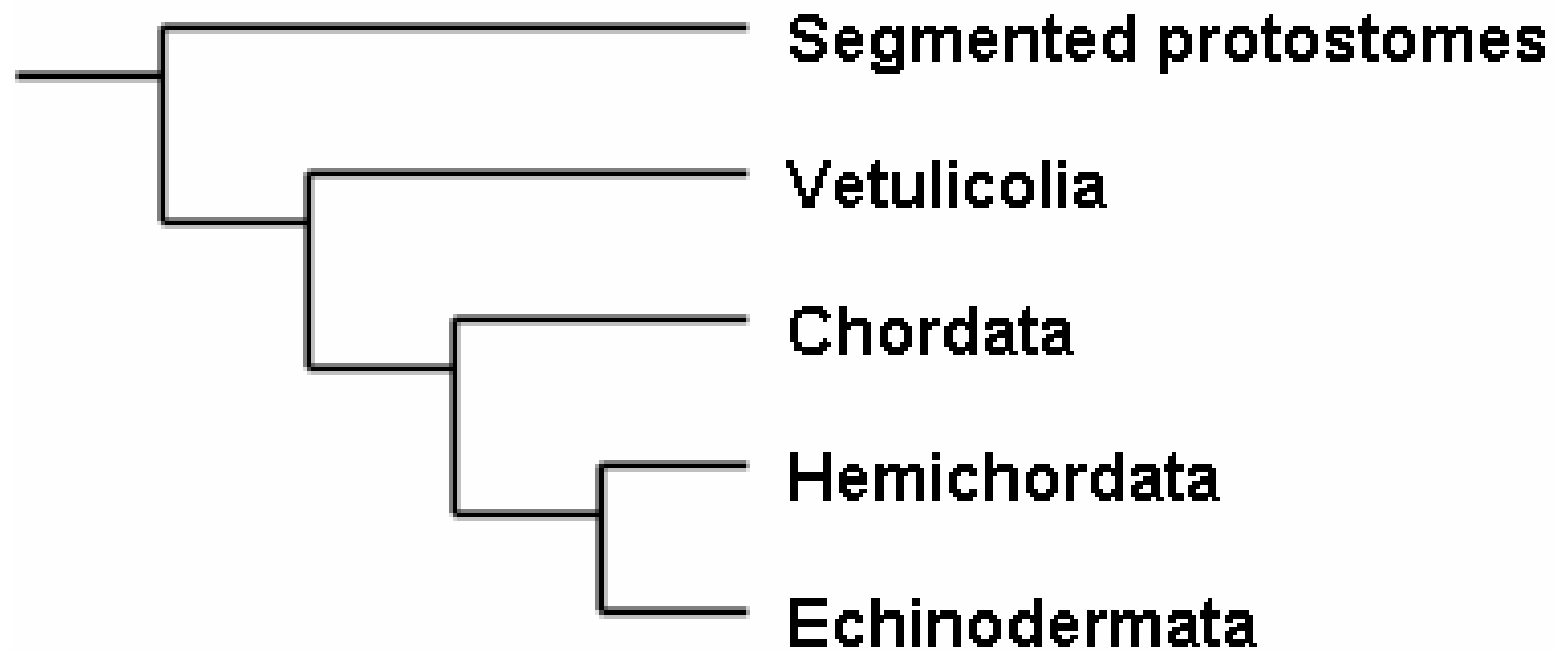
Эволюционный
сценарий увеличения
числа жаберных дуг у
акул (Shirai, 1992).



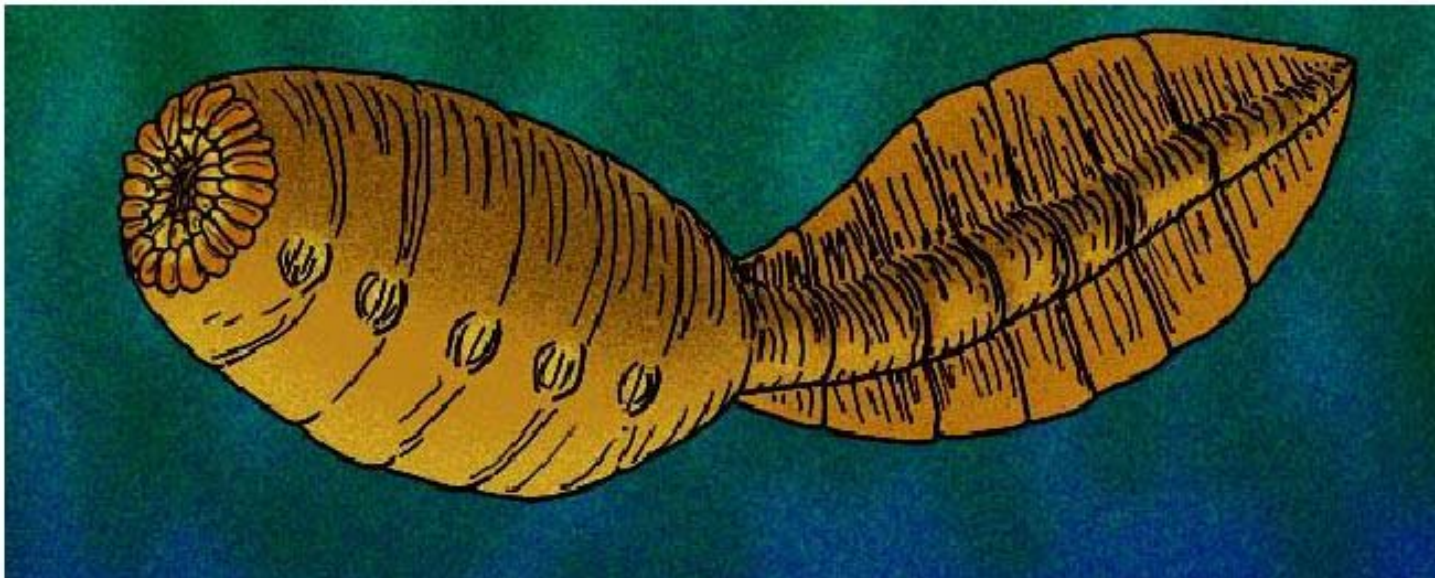
Пример увеличения числа жаберных дуг у позвоночных:
девонские галеаспиды – до 40 пар (Janvier, 2007).



тип Vetulicolia
класс Vetulicolida
отряд Vetulicolata
семейство Vetulicolidae
роды *Vetulicola*



Филогения вторичноротых (Shu, 2003).



Ветуликолии *Didazon* и *Xidazon* с пятью парами жаберных щелей.



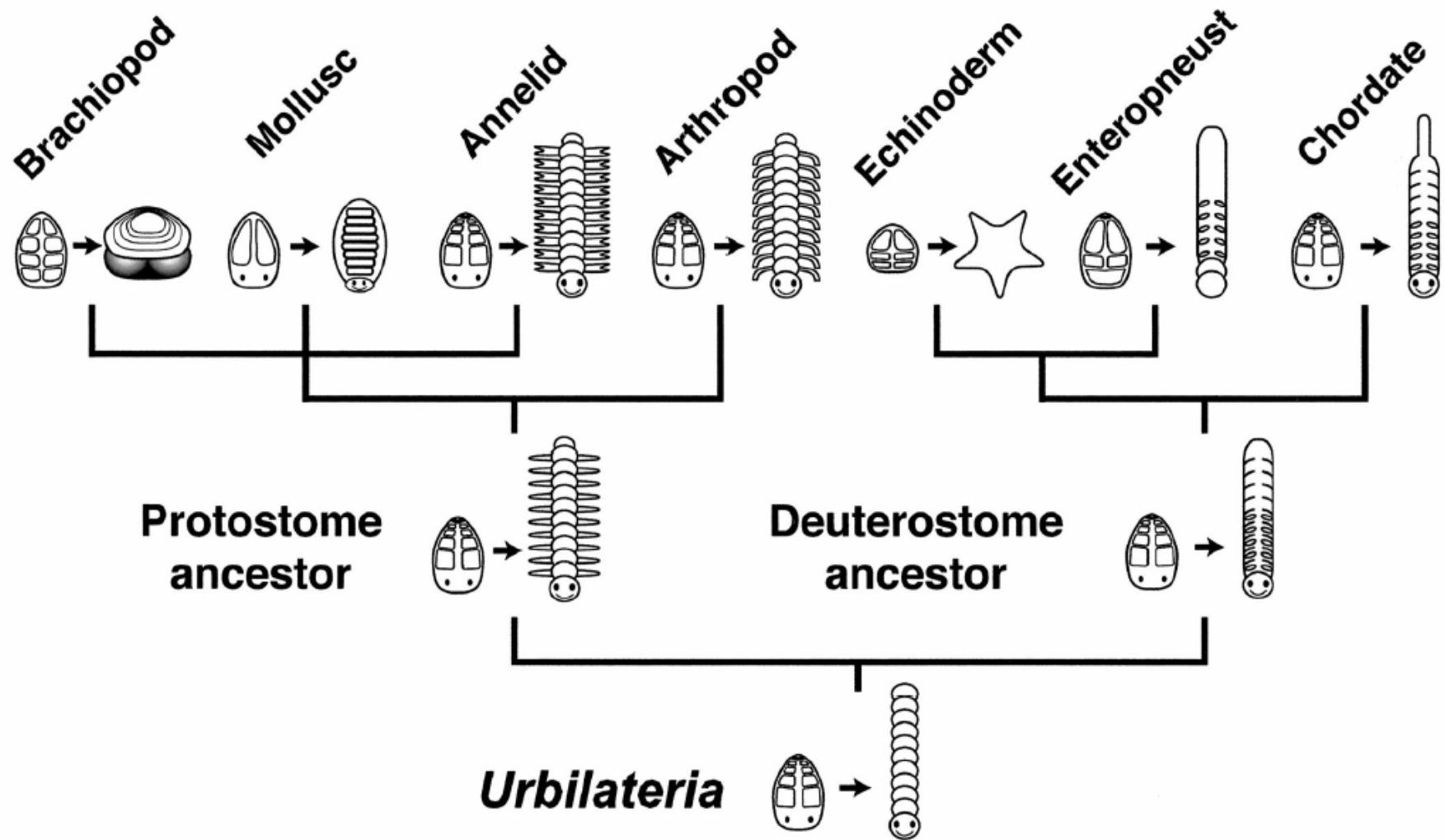
Области экспрессии генов семейства Нох в жаберных дугах позвоночного (Kuratani, 2005).

Внимание:
последовательность стадий отражает онтогенез, но не филогенез!



Петр Павлович Иванов
(1878–1942), автор
концепции первичной
гетерономности
сегментации Bilateria.

- У всех Bilateria в передней части тела есть зона, где нет экспрессии генов Hox, но есть экспрессия генов Otx.
- У всех полимерных Bilateria в эту зону входят два атипичных «сегмента» – предротовой и ротовой.
- У членистоногих это преантеннальный и антеннальный сегменты, у кольчатых червей – простомииум и перистомииум, у позвоночных – области предчелюстной и челюстной дуг.
- Это наводит на мысль о единстве плана строения сегментированных животных, которое может быть или глубоким параллелизмом, или свидетельством происхождения от общего сегментированного предка.



Гипотеза происхождения всех Bilateria от общего сегментированного предка (Balavoine, Adoutte, 2003).



GEOFFROY SAINT-HILAIRE.

В любом случае,
исследования сегментации
на уровне биологии развития
еще раз подтверждают
правильность идей Этьена
Жоффруа Сент-Илера о
единстве плана строения
животных.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!