

УДК 596/599

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

© 2011 г. Л. П. Татаринов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: vg@paleo.ru

Поступила в редакцию 28.01.2010 г.

Принята к печати 17.09.2010 г.

Впервые родственные с предками позвоночных группы животных были исследованы А.О. Ковалевским в 1865–1867 гг. Это были ланцетник (*Branchiostoma*) и туникаты (*Ascidia*). После разделения К. Гроббеном (Grobben, 1908) “над-кишечнополостных” многоклеточных на первичноротых и вторичноротых поиски отдаленных родичей позвоночных сосредоточилось на вторичноротых. Подходящими предками позвоночных и хордовых в целом долго считались кишечнодышащие. На смену пришла гипотеза происхождения хордовых от абберантных вторичноротых с кальцитовым скелетом, которых называли *Stylophora* или *Calcichordata* (Jeffries, 1983). В.В. Малахов (2006), базируясь на данных о гомеобоксных генах, предположил, что хордовые могли приобрести признаки вторичноротости независимо от иглокожих. Особняком стоит теория Е.К. Сеппа (1959), выступившего с теорией происхождения позвоночных от “дубликатуры” морских кольчатых червей. Самые примитивные современные позвоночные – круглоротые – имеют гипофиз, заключенный в необычно длинный канал, проходящий под мозгом и открывающийся отверстием непосредственно впереди мозга. Вместе с палеозойскими панцирными рыбообразными круглоротые образуют самую примитивную группу позвоночных – *Agnatha*.

Название для группы, объединяющей позвоночных животных, ланцетников и туникат впервые ввел в науку под именем *Chordonia* Э. Геккель (Haeckel, 1874). Это название вскоре было заменено на более благозвучное – *Chordata* (Balfour, 1880), которое и стало общепринятым.

До создания Геккелем теории гастреи (Haeckel, 1874) судить о филогении типов многоклеточных животных было очень трудно. Но человек издавна интересовался причинами многообразия животного и растительного мира. Еще до появления дарвинизма ученым было хорошо известно имя Ламарка. Было известно о длившейся более 20 лет дискуссии Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера, которая окончилась только в 1830–1832 гг. поражением Сент-Илера. Напомним, что Кювье утверждал о наличии в природе всего четырех типов животных, каждый из которых имеет свой план строения, а Сент-Илер настаивал на единстве плана строения для всего мира животных в целом, из которого можно вывести (путем эволюции?) все разнообразие жизни. К слову сказать, Сент-Илер даже предлагал рассматривать насекомое как “положенное на спину позвоночное” (Лункевич, 1950; Gould, 1977).

Крупный прорыв в исследовании вопроса о происхождении позвоночных сделал А.О. Ковалевский (1865; Kowalevsky, 1867a, b), который, исследуя эмбриональное развитие сначала ланцетника (*Branchiostoma*), а затем и асцидии (*Tunicata*), показал близость или принадлежность этих форм к предкам позвоночных. После этих работ популярность Ко-

валевского в лаборатории Геккеля и в Йене необычно возросла. На вечеринках там в честь Ковалевского исполнялась песня, посвященная развитию ланцетника. Эта песня начиналась с описания, как “мадам Амфиоксус” искала место, в котором она могла бы отложить яйцо (напомню, что амфиоксус – один из синонимов ланцетника).

Еще при жизни Ч. Дарвина французский эмбриолог Э. Серрес (Serres, 1860), бывший горячим сторонником учения Сент-Илера о единстве плана строения всех животных, выступил с идеей о связи позвоночных с кольчатыми червями. Серрес обратил особое внимание на сходство выделительной системы олигомерных кольчатых червей типа *Dinophilus* и позвоночных. В обеих группах выделительная система имеет сегментальный метанефридальный тип строения, но у позвоночных выводные каналы нефридий объединяются в общий проток, который имеет эктодермальное происхождение. Серрес указал, далее, что ротовое отверстие у позвоночных имеет вторичное происхождение. У зародыша ланцетника, например, оно закладывается сначала на левой стороне тела, а потом перемещается вперед. Несмотря на отличия, идею Серреса о происхождении позвоночных от кольчатых червей энергично поддержал А. Дорн (Dorn, 1875). Сам Дорн больше известен работами по скелету рыб и, особенно, как создатель принципа смены функций. Согласно этому принципу, органы, закладывающиеся у эмбриона, зачастую еще не способны выполнять функцию, которую орган выполняет у взрослой особи. Поэтому их формирование сопровожда-

ется сменой функций. Сходный процесс смены функций совершается и в филогенезе.

ВЕРОЯТНОСТЬ РОДСТВА ХОРДОВЫХ С ДРУГИМИ ВТОРИЧНОРОТЫМИ МНОГОКЛЕТОЧНЫМИ

Хордовых объединяет с иглокожими необычная структура гастролы и процесс гастрюляции в целом (Grobben, 1908). Гроббен считал, что у них на месте бластопора образуется анальное отверстие, а рот формируется почти на противоположном конце зародыша. Из-за этой особенности иглокожие и хордовые вместе объединяются в группу вторичноротых (Deuterostomata). У остальных “над-кишечнополостных” многоклеточных ротовое отверстие образуется на месте бластопора, а анальное отверстие образуется вторично на другом конце эмбриона. Эти животные, называемые первичноротыми (Protostomata), объединяют червей, моллюсков, членистоногих и большую часть других типов многоклеточных. Вместе с вторичноротыми они образуют группу Bilateria (Grobben, 1908). Причины появления различий между первичноротыми и вторичноротыми остаются неясными, вызывает сомнение и генетическое единство каждой из групп. Но как бы ни было, эта система многоклеточных животных до сих пор остается самой распространенной, хотя и считать ее общепринятой, мягко говоря, не приходится.

Остановимся, в основном, на многочисленных сомнениях по поводу филогенетического единства вторичноротых (Шимкевич, 1923; Иванов, 1937; Беклемишев, 1952). По эмбриологическим данным, к вторичноротым, кроме иглокожих и хордовых, обычно относят также и хетогнат. Одно время считалось возможной принадлежность к вторичноротым также и брахиопод, но теперь это отвергается всеми морфологами.

П.П. Иванов (1937) подчеркивает, что поразительное сходство иглокожих с предполагаемыми предками позвоночных — кишечнотышашими — обнаруживается только на стадии ранних личинок, называемых торнариями. В отличие от иглокожих и кишечнотышаших, у которых вторичные полости происходят от кишечника и образуют полости амбулакральной системы, у настоящих хордовых (позвоночных) мезодерма инвагинирует рядом с энтодермой и, не входя в кишечник, образует трубку осевой мезодермы. В этом отношении “настоящие” хордовые (позвоночные) сближаются с кольчатыми червями и другими первичноротыми Bilateria со спиральным дроблением яйца. Бластопор у настоящих хордовых (позвоночных) остается чисто эмбриональным образованием, не связанным с кишечником. Неясным остается происхождение хорды и значение эмбриональной связи заднего конца кишечника с надхордовым каналом, что характерно для ланцетника и примитивных позвоночных. За-

чаток возможной хорды появляется у кишечнотышаших (Enteropneusta) в виде небольшого переднего отростка кишечника, занимающего верхнее положение. Этот отросток, в отличие от настоящей хорды, не может служить механической опорой всего тела животного. Тело зрелой торнарии состоит из трех сегментов — хоботок, воротник и удлиненное тело. Рот находится на брюшной стороне, анальное отверстие находится сзади. Передний (хоботковый) целом непарный, но он может открываться двумя порами. От правого хоботкового целома обособляется зачаточное сердце.

Но прежде всего, нужно указать, что положение ротового и анального отверстий у различных первичноротых и у их личинок может варьировать. Например, у немертины *Oerstedia* на месте бластопора открывается анальное отверстие, а рот возникает на новом месте и ведет в среднюю кишку (Беклемишев, 1952). В особом положении открывается рот у трохофорных кольчатых червей, а также у моллюсков (Иванов, 1937). Х. Дельсман (Delsman, 1922) выступил с новой теорией происхождения хордовых от трохофорных личинок кольчатых червей через промежуточную стадию форм, подобных трехчленистым кишечнополостным (Enterocoelia). Он указывает, что при образовании нервной трубки, которую он считает бывшим пищеводом, она у зародыша спереди открывалась нейропором, а сзади этот бывший пищевод посредством невро-энтерического анастомоза связан с кишечником. Затем прежний пищевод отшнуровывается от основной части кишечника и утрачивает свои прежние функции. Сливаясь с бывшей брюшной нервной цепочкой, бывший пищевод становится основой центральной нервной системы, хотя свойственные пищеводу мерцательные реснички сохраняются на внутренней поверхности нервной трубки. Около нейропора у хордовых возникает ротовое отверстие.

Но построения Дельсмана имеют и сомнительные моменты. Укажем прежде всего, что пищевод, по Дельсману, через основание невро-энтерического анастомоза, минуя основную часть кишечника, ведет непосредственно в анальное отверстие. Затем кишечник, по Дельсману, должен был круто изгибаться вперед и на своем конце образовывать новое ротовое отверстие по соседству с нейропором. Спасти основные построения Дельсмана можно, если принять, что не пищевод, а задняя кишка должна была слиться с брюшной нервной цепочкой. Может быть, самолюбие сторонников Дельсмана устроит факт, что не только нейропор, но и новое ротовое отверстие находились на морфологически переднем конце тела этого гипотетического предка хордовых.

ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ХОРДОВЫХ ОТ ДУПЛИКАТУРЫ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ

Е. К. Сепп (1959) не относит кишечнодышащих к иглокожим и не присоединяет их к хордовым, а выделяет в особый тип, так как он не считает возможным приравнять “хорду” кишечнодышащих к настоящей хорде позвоночных, у которых хорда образует основу осевого скелета. У кишечнодышащих “хорда”, в отличие от хордовых, представляет собой передний вырост кишечной трубки с облитерированной полостью. У взрослых кишечнодышащих “хорда” выполняет функцию скелета сердца. Задняя стенка сердца у них и образована этой зачаточной “хордой” (Jeffries, 1986). Кстати, у ланцетника настоящего сердца нет, но многие сосуды способны к самостоятельным пульсациям (Проссер, 1978).

Нервная трубка у личинок кишечнодышащих (баланоглосс) закладывается, возможно, в передней части воротника в виде эпителиального желоба, который вскоре сворачивается в трубку (Хлопин, 1950). Жаберные щели имеются не только у первичноводных позвоночных и у кишечнодышащих, но также у аберрантных иглокожих, которых раньше относили не к иглокожим, а к пельматозоям, и выделяли их особый класс *Caproidea* (Jaekel, 1901). Впоследствии их выделяли в новый подкласс иглокожих *Calcichordates*, а теперь разделили на отряды *Cornutes* и *Mitrates* (Jeffries, 1986).

Новую теорию происхождения позвоночных от “дубликатуры” кольчатых червей (аннелид) предложил отечественный невролог Сепп (1959). Аннелидные предки, по мнению Сеппа, обитали в Y-образных ямках в морском дне, из которых они выбирались для поисков пищи. В этих ямках аннелидные предки находились в согнутом положении передним концом наружу. Укажем, что Y-образные укрытия в морском дне используют и кишечнодышащие. Термин “дубликатура” означает у Сеппа, что аннелидные предки хордовых, чтобы стать хордовыми, должны были сложиться пополам — передняя половина, которая высовывалась наружу и лежала “сверху”, должна была прирасти к задней, расположенной “снизу”. Кишечнодышащих Сепп не относил к хордовым. Туникат Сепп специально не рассматривает, начиная описание своей гипотезы с ланцетника.

Свое название хордовые получили от упругого продольного стержня, расположенного над кишечником. Немногие авторы допускают, что хорда возникла, возможно, путем сворачивания в трубку листка эктодермы (Хлопин, 1946), хотя Б. Гатшек (Hatshek, 1881) и Р. Джеффрис (Jeffries, 1983) убеждены в ее эндодермальном происхождении. У ланцетника хорда сохраняется пожизненно, а у настоящих позвоночных хорда служит основой для развития позвоночника — процесс, который остается не вполне завершенным у многих низших рыб и части примитивных амфибий. Но основное, хотя и от-

нюдь недостаточное, подтверждение гипотеза дубликатуры имеет, пожалуй, в строении закладки кишечника у эмбрионов хордовых, который образует петлю на заднем конце тела из спинной и брюшной частей. Верхняя часть кишечной петли не имеет кишечной функции, но служит основой для развития спинного мозга и кончается спереди остатками нейропора. На переднем конце брюшной части кишечной части кишечника заново образуется ротовое отверстие, а на заднем, также заново, анальное отверстие. У хордовых образуются парные целомические полости. Верхние парные полости, по сторонам от бывшей верхней кишечной петли, образует миоцели, а нижние парные полости, по сторонам от кишечника, образуют спланхоцели. Уже указывалось, что в спланхоцели у позвоночных образуется сердце, а так называемое “квазисердце” кишечнодышащих образуется дорсально от “хорды”, представляющей собой дорсальный вырост передней части кишечника. Позднее у эмбрионов позвоночных образуется зачаток хвоста, формирующийся над концом кишечной трубки. В него врастает задний конец хорды вместе с зачатками хвостовых позвонков и хвостовыми миоцелями.

СТИЛОФОРЫ, ИЛИ КАЛЬЦИХОРДАТЫ, ПТЕРОБРАНХИИ, КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ И ДРУГИЕ “ХОРДОВООБРАЗНЫЕ”

Построения Сеппа очень интересны, хотя гипотеза дубликатуры аннелид представляется слишком мудреной, чтобы походить на правду. Но в научной полноценности гипотезу Сеппа намного превосходит только новый труд Джеффриса (Jeffries, 1983), основанный на всесторонних исследованиях “хордовообразных” вторичноротых, включая новую группу *Stylophora*, птеробранхий, а также примитивных настоящих хордовых, в том числе ланцетников, туникат и даже современных бесчелостных рыбообразных и частично акул. Стилофор Джеффрис считает не иглокожими, а хордовыми с кальциевым скелетом. Из их числа *Mitrates* обладают сравнительно длинным хвостом.

Теория Джеффриса выделяет кишечнодышащих и птеробранхий в особый тип примитивных вторичноротых — *Hemichordata*, а иглокожих и настоящих хордовых Джеффрис выделяет в монофилетическую группу (надтип?) *Dexiothetica*. Джеффрис работал над проблемой происхождения хордовых и связи с ними иглокожих и других вторичноротых не менее 20 лет. Вклад Джеффриса в решение этой проблемы можно смело назвать выдающимся, хотя некоторые вопросы и ему не удалось разрешить.

Кроме собственно кишечнодышащих (*Balanoglossus* и *Saccoglossus*), Джеффрис относит к *Hemichordata* также сидящих птеробранхий с щупальцами на головном сегменте (роды *Cephalodiscus*, *Atubararia* и *Rhabdopleura*), которых он описывает с большой тщательностью. У птеробранхий, так же,

как у кишечнодышащих, тело состоит из трех сегментов, передний целом также непарный. В головном сегменте у *Cephalodiscus*, как и у кишечнодышащих, имеется сердце, расположенное впереди зачаточной “псевдохорды”, или стомохорды, за ней следует кишечный мезентерий, подстилаемый первичной почкой. Остатки бластопора, возможно, вместе с гонопором открываются у *Atubaria* у основания задней щупальцы. Рот лежит в самом начале переднего туловищного сегмента, ниже рта в расширении глотки расположена единственная жаберная щель (*Cephalodiscus*, *Atubaria*). У очень мелкой *Rhabdopleura* (длина менее 1 мм) жаберной щели нет. Ниже рта на специальном отростке, в который заходит метациелом и который более длинный у *Atubaria*, расположена прикрепительная присоска. Она расположена против довольно объемистого желудка на заднем конце тела. От желудка кишечник круто заворачивается вперед и кончается анальным отверстием, расположенным позади последнего из головных щупалец.

Остановимся также на нервной системе *Cephalodiscus*, в которой при некоторой фантазии можно увидеть прообраз еще не обращенной в брюшную сторону центральной нервной системы. В ней выделяется только один ганглий, расположенный у основания одного из медиальных щупалец. Этот ганглий дает начало трем нервным стволам. Передний дорсальный нерв снабжает органы головного целома, меньший по размерам задний дорсальный нерв снабжает основное число головных щупалец. А самый длинный вентральный нерв, в котором можно видеть прообраз спинного мозга, тянется через все тело к базальной присоске. В глоточной части этот нерв образует циркулярную петлю.

Calcichordata Джеффрис относит непосредственно к хордовым. К ним принадлежат *Cornutes*, резко асимметричные, с хвостоподобным придатком, и *Mitrates*, с более развитой двусторонней симметрией. *Calcichordata* существовали со среднего кембрия по средний девон. У всех кальцихордат головной щит массивного известкового наружного скелета переходит непосредственно в хвост, служащий локомоторным органом. Головной щит покрывает полость тела и все внутренние органы, включая глотку с жаберными отверстиями, кишечник с расположенным впереди ртом и анальным отверстием, смещенным влево в конце головного щита. Сердце расположено в правом переднем целоме несколько левее заднего конца глотки, но нет оснований считать сердце кальцихордат смещенным на брюшную сторону тела. У многих *Cornutes* головной щит имеет два или три передних придатка, это делает голову обычно не вполне симметричной. Рот у многих резко смещен вправо. У *Mitrates* головной щит обычно более симметричный. У *Cornutes* жаберные щели открываются, по-видимому, только с левой стороны головы. Число жаберных щелей составляет у *Cothuncystis* 14, у *Nevadaecystis* — 7. У *Mitrates* жабер-

ные щели открываются также с правой стороны, но число их с левой стороны, обычно, не столь велико. У *Placocystites* число их с обеих сторон 14.

Хвост кальцихордат состоит из трех частей и с самого начала резко обособлен от головы, что позволяет предполагать его подвижность. Средний отдел (стилокон) состоит из двух несколько удлинненных полуцилиндрических косточек известковой природы. Основной (задний) отдел хвоста состоит из коротких полуцилиндров, узкий просвет между которыми допускает предположение о нахождении в нем сосудов и нервов, а по идее Джеффриса — даже и зачаток хорды. Последнее мне кажется крайне сомнительным. Джеффрис полагает далее, что от разных митрат независимо произошли различные ветви хордовых. Ланцетник и все *Acraniata*, по его мнению, произошли от форм, сходных с *Lagynocystis* и *Pikaria*, туникаты — от форм, сходных с *Anatipopsis*, а позвоночные — от форм, сходных с *Placocystis* или *Mitrocystella*. Все эти предположения, кроме, возможно, первого, касающегося акраният, нуждаются в дополнительных доказательствах. Кстати, оболочники имеют тонкостенное сердце, лишенное клапанов, которое гонит кровь то в одном направлении, то в противоположном, изменяя характер сокращений (Проссер, 1978).

Lagynocystis и *Pikaria*, как и современный ланцетник, имеют усложненные трехраздельные жаберные щели, срединную вентральную атриопору, возможный нефридий в заднем целоме. Сердца у них нет, глаз тоже нет. В мозге *Lagynocystis* не удалось обнаружить тригеминального и ушного ганглиев, ямки Гатчека в предротовом отделе также нет. Напомним, что ямкой Гатчека у позвоночных и у ланцетников называют смещенный несколько назад правый самый передний (премандибулярный) целом. Возможный нотохорд имеется лишь в хвосте *Lagynocystis*.

ПРИМИТИВНЫЕ ХОРДОВЫЕ И НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О БЕСПАНИЦНЫХ РЫБООБРАЗНЫХ

Много вопросов остается и в отношении происхождения ланцетника, особенно по поводу морфологии предротового отдела его головы. Хорда только у акраният развита до самого конца предротового отдела, парус и предротовые щупальца практически не известны у других хордовых, кроме акраният. Под дном мозга непосредственно позади его переднего отдела обнаружена маленькая группа железистых клеток, сравнимых, возможно, с гипофизом (Meves, 1973). Два рода акраният — *Asymmetron* и *Heteropleuron* — отличаются несимметричным развитием половых органов только на правой стороне.

В.В. Малахов (1977, 2006) насчитывает шесть признаков, отличающих, по его мнению, хордовых от вторичноротых, а по ряду признаков — и от всех

Bilateria. Все эти признаки имеют важное значение, но они менее универсальны, чем, по-видимому, заключает Малахов. В отношении некоторых признаков, как положение бластопора, это оговаривает и сам Малахов. У меня сложилось впечатление, что когда речь идет о размерах самых передних премандибулярных целомов, дело идет больше об асимметрии (левый целом расположен впереди правой ямки Гатчека), чем о размерах. При обсуждении тезиса о положении сердца на брюшной стороне у всех хордовых, надо отметить, что у примитивных представителей хордовых сердца нет, а у туникат из-за изменения формы о положении сердца относительно брюха трудно судить. Больше впечатляют рассуждения Малахова о гомеобоксных генах, которые, теоретически рассуждая, могут участвовать в инверсии сторон тела у предков хордовых. Но вопрос этот слишком мало изучен, чтобы о такой возможности можно было сказать нечто более конкретное.

Современные бесчелюстные позвоночные (Cyclostomata, или Agnatha) имеют ряд необычных признаков. (1) Хорда кончается впереди уровня мозжечка под средним отделом головного мозга. (2) Центральная нервная система (головной и спинной мозг), как и у ланцетников, расположена над хордой. (3) Предротовой отдел головы усложнен, он несколько напоминает предротовой отдел головы ланцетника, но относительно не такой большой и устроен намного проще последнего. У *Muxine* он вооружен с каждой стороны двумя краевыми зубами, у *Lampetra* зубы смещены несколько внутрь, ближе к язычным зубам. (4) Круглоротые имеют чрезвычайно длинный назо-гипофизарный канал, огибающий снизу мозг и кончающийся отверстием выше переднего конца головного мозга. (5) У миног непарные, связанные с мозгом, глазки (пинеальный и парапинеальный) выходят на длинном стебельке на поверхность мозга и оканчиваются перед передним краем большого мозга. У миксин непарные глазки не развиты и их место занимает хабенулярный ганглий, выходящий на поверхность между промежуточным мозгом и большими полушариями. (6) Внутреннее ухо имеет только два полукружных канала.

Сочетание этих признаков несколько необычно. Они, кроме миксин, у которых непарные глазки недоразвиты, свойственны всем круглоротым, и потому почти не возникает сомнений в единстве этой группы. Малахов (2006) добавляет к этому перечню ссылку на направление кровотока по магистральным сосудам всех хордовых — по спинному сосуду назад, а по брюшному — вперед. Но, как мы уже указывали, это неправильно в отношении туникат. Далее, ссылку на положение сердца у хордовых осторожней было бы убрать, поскольку сердца нет у ланцетника.

Исключение представляют странные особенности обонятельного нерва основной группы круглоротых — миног. Непосредственно впереди обонятельных луковиц оба обонятельных нерва проходят через очень широкую хрящевую капсулу, в которой они, по-видимому, распадаются на отдельные волокна, самостоятельно следующие к обонятельным органам. Рисунок к работе Э. Гудрича (Goodrich, 1909) не дает оснований предполагать, что при этом происходит перераспределение волокон между обоими нервами. Смысл подобного перераспределения так же, как возможные причины появления этой капсулы впереди обонятельных луковиц, остается неясным. Но Ф. Жанвье (Janvier, 1978, 1981) на основании сопоставления этого рисунка с данными по ископаемому Agnatha пришел к выводу о целесообразности отделения миксин от других бесчелюстных, которых он объединяет в группу *Muorterygii*. Л.И. Новицкая (2006) находит, что внешне непарный носовой мешок имелся не только у миног, но и у палеозойских остеоостраков, но ее утверждение, что у остеоостраков и миног орган обоняния был связан с гипофизом и у них имелось назо-гипофизарное отверстие, нуждается в дополнительном подтверждении. Во всяком случае, у миноги *Lampetra* гипофиз непосредственно не был связан с органом обоняния, хотя “назо-гипофизальное” отверстие и открывается вплотную к обонятельной капсуле, но не сливается с ним (Goodrich, 1909; Marinelli, Strenger, 1954).

Вообще, идея об объединении органа обоняния и гипофиза в орган с некой общей функцией мне кажется сомнительной. Обонятельный нерв и сопутствующие сосуды обслуживают органы обоняния, расположенные на переднем крае головы. Гипофиз — мультифункциональный орган внутренней секреции, действующий и через кровеносное русло, и частично через мозг. Гипофиз состоит из двух частей различного происхождения (Jarvik, 1980). Задняя часть гипофиза (нейрогипофиз, или гипоталамус) закладывается на участке дна промежуточного мозга непосредственно позади перекрестка зрительного нерва. Передняя часть гипофиза, или аденогипофиз, имеет вне мозговое (эктодермальное) происхождение и на конце практически включает область нейропора. Топографическая близость выводного канала гипофиза с носовым отверстием в черепной коробке скорее всего не имеет прямой связи с функцией гипофиза. Но в любом случае обе части гипофиза не имеют прямого отношения к обонянию.

За многие полезные замечания автор искренне благодарен С.В. Рожнову (ПИН РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Ч. 1. М.: Наука, 1952. 432 с.

- Иванов П.П.* Общая сравнительная эмбриология. М., Л.: Биомедгиз, 1937. 809 с.
- Ковалевский А.О.* История развития ланцетника *Amphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lumbricum*. СПб.: Тип. Н. Тиблена и Комп. (Н. Неклюдова), 1865. 47 с.
- Лункевич В.В.* От Гераклита до Дарвина. Т. 2. М.: Учпедгиз, 1950. 547 с.
- Малахов В.В.* Проблемы основного плана строения в различных группах вторичноротых // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 4. С. 485–499.
- Малахов В.В.* Происхождение хордовых — старые и новые идеи // Проблемы эволюционной морфологии животных. Тез. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 73–76.
- Новицкая Л.И.* О результатах применения онтогенетического подхода. К исследованию проблемы происхождения челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) // Проблемы эволюционной морфологии животных. Тез. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 84–85.
- Проссер П.* Сравнительная физиология животных. Т. 3. М.: Мир, 1978. 653 с.
- Сепп Е.К.* История развития нервной системы позвоночных. М.: Медгиз, 1959. 428 с.
- Хлопин Н.Г.* Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М.: АН СССР, 1946. 492 с.
- Шимкевич В.М.* Биологические основы зоологии. Т. 1. М., Петроград, 1923. 361 с.
- Balfour F.M.* A treatise on comparative embryology. V. 1. L.: Macmillan and Co, 1880. 492 p.
- Delsman H.C.* The ancestry of vertebrates. Amersfoort: Valkoff and Co, 1922. 236 p.
- Dhorn A.* Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels: Genealogische Skizzen. Leipzig: W. Engelmann, 1875. XV + 87 p.
- Goodrich E.S.* The Vertebrata Craniata (cyclostomes and fishes) // Treatise on zoology. V. 91. / Ed. E.R. Lankester. L.: A. and C. Black, 1909. XVI + 518 p.
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Grobben K.* Die systematische Einteilung des Tierreiches // Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1908. Bd 58. S. 491–511.
- Haeckel E.* Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreiches und die Homologie der Keimblätter // Jena. Z. Natur. 1874. Bd 8. S. 1–88.
- Hatschek B.* Studien über die Entwicklung des Amphioxus // Arch. Zool. Inst. Univ. Wien. 1981. Bd 4. S. 1–88.
- Jaekel O.* Über Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen // Z. Deut. Geol. Ges. 1901. Bd 53. S. 651–677.
- Janvier P.* Les nageoires paires des osteostracés et la position systématique des céphalaspidoformes // Ann. Paléontol. 1978. V. 64. P. 113–142.
- Janvier P.* The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of the fossil agnathans // J. Vertebr. Paleontol. 1981. V. 1. № 2. P. 121–159.
- Jarvik E.* Basic structure and evolution of Vertebrates. V. 2. L. et al.: Acad. Press, 1980. 337 p.
- Jeffries R.P.S.* The ancestry of the vertebrates. L.: British Museum (Natural History), 1986. 376 p.
- Kowalevsky A.O.* Entwicklungsgeschichte de einfache Ascidién // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Ser. 7. 1867a. Bd 10 (15). S. 1–19.
- Kowalevsky A. O.* Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Ser. 7. 1867b. Bd 11 (4). S. 1–17.
- Marinelli W., Strenger A.* Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. Bd 1. Lfg. 1. Lampetra fluviatilis L. Wien: Deuticke, 1954. 80 S.
- Meves A.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Zytoarchitektur des Gehirns von Branchiostoma lanceolatum // Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 1973. Bd 139. S. 511–532.
- Serres E.R.A.* Principes d'embriogenie, de zoogenie et de teratogenie // Mém. Acad. Sci. Paris. 1860. T. 25. P. 1–943.

Some Problems of the Origin of the Vertebrata

L. P. Tatarinov

A.O. Kowalevsky was the first to examine in 1865–1867 the groups related to ancestors of vertebrates. They were represented by lancelet (*Branchiostoma*) and tunicates (*Ascidia*). As Grobben (1908) divided metazoans which are more advanced than coelenterates into protostomes and deuterostomes, searching for remote relatives of vertebrates was performed among deuterostomes. For a long time, enteropneusts were considered to be probable ancestors of vertebrates and chordates as a whole. Subsequently, this concept was replaced by the hypothesis that chordates evolved from aberrant deuterostomes with a calcitic skeleton, which were named Stylophora or Calcichordata (Jeffries, 1986). Based on the data on the homeobox genes, Malakhov (2006) proposed that chordates could have acquired characters of deuterostomes independently of echinoderms. A separate position is occupied by the theory of Sepp (1959), who proposed that vertebrates appeared as a result of “duplication” of marine annelids. The most primitive living vertebrates, Cyclostomata, have a hypophysis which is enclosed in an unusually long canal under the brain and opens in an aperture just anterior to the brain. Cyclostomata, along with Paleozoic armored fishlike forms, compose the most primitive vertebrate group, Agnatha.