

Тип Хордовые

На эволюционном древе есть семь крупных ветвей, без упоминания которых не обходится ни один разговор о животном царстве.

Это губки, гребневники, пластинчатые, стрекающие, лияющие, спиральнодробящиеся и вторичноротые.

Вторичноротые



Гомойотермные

С оболочками вокруг плода

С внутренним скелетом

Со вторичной полостью тела и
кровеносной системой

С первичной полостью тела,
открытой ПС

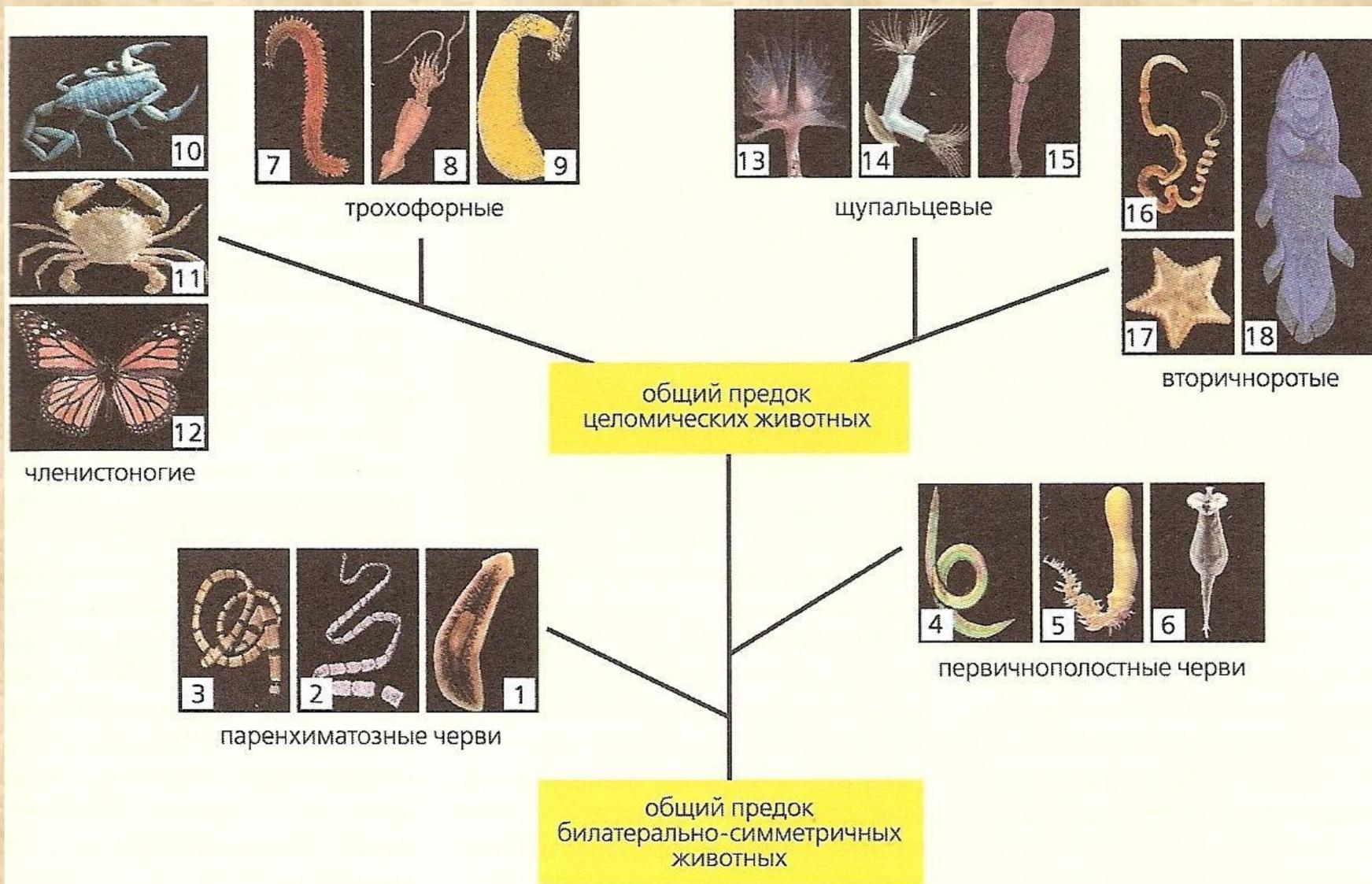
Многоклеточные на основе
трехслойного зародыша без
полости тела, с двусторонней
симметрией, замкнутой ПС

Многоклеточные двуслойные

Многоклеточные однослойные



Классические представления о системе и филогении билатерально-симметричных животных



Новые представления о системе и филогении билатерально-симметричных животных



Плоские черви, кольчатые и моллюски – в 1 группе. Дробление спиральное

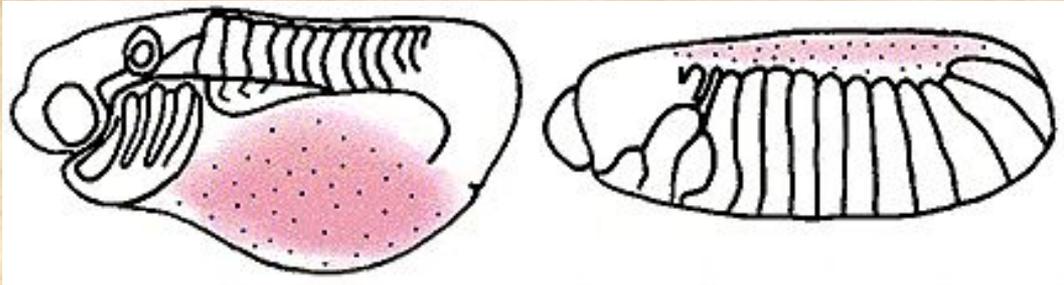
Первичнополостные черви и членистоногие – в 1 группе

Предковая группа имела вторичную полость, дивергировала на вторично- и первичноротых

1 — свободноживущие плоские черви (турбеллярии), 2 — паразитические плоские черви, 3 — немертины, 4 — круглые черви (нематоды), 5 — головохоботные черви, 6 — коловратки, 7 — кольчатые черви, 8 — моллюски, 9 — сипункулиды, 10 — хелицеровые, 11 — ракообразные, 12 — насекомые, 13 — форониды, 14 — мшанки, 15 — брахиоподы, 16 — полухордовые, 17 — иглокожие, 18 — хордовые. На схеме представлены далеко не все группы животных.

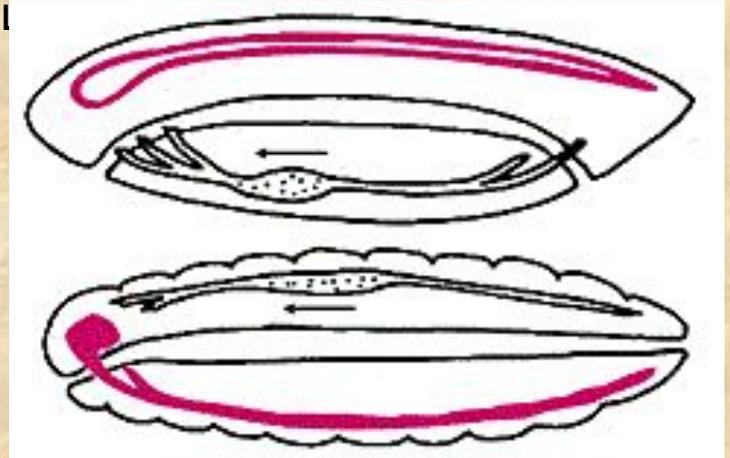
Гипотеза происхождения хордовых

Нервная пластинка хордовых, закладывающаяся по месту замыкания бластопора, превращается не в брюшную нервную цепочку, а в спинную нервную трубку; сердце у хордовых находится на брюшной стороне, и кровь течет вперед не по спинной стороне, а по брюшной. Это означает, что **вторичноротые предки** хордовых в своем эволюционном развитии испытали инверсию сторон тела, то есть перевернулись и стали передвигаться на морфологически спинной стороне, которая стала функционировать как физиологически брюш



Расположение желтка (показано цветом) у зародышей лягушки и дрозофилы.

Остроумные и хорошо объясняющие план строения хордовых гипотезы их происхождения от перевернутых аннелид или членистоногих утратили свою популярность прежде всего в связи с тем, что стали ясны фундаментальные эмбриологические отличия между кольчатыми червями и членистоногими, с одной стороны, и хордовыми - с другой. Верным будет сравнение между разными вторичноротыми



Сопоставление схем организации хордовых (ланцетника) и членистоногих.

Передний конец тела всюду обращен влево, спинная сторона - кверху.

Красиво, но не корректно.

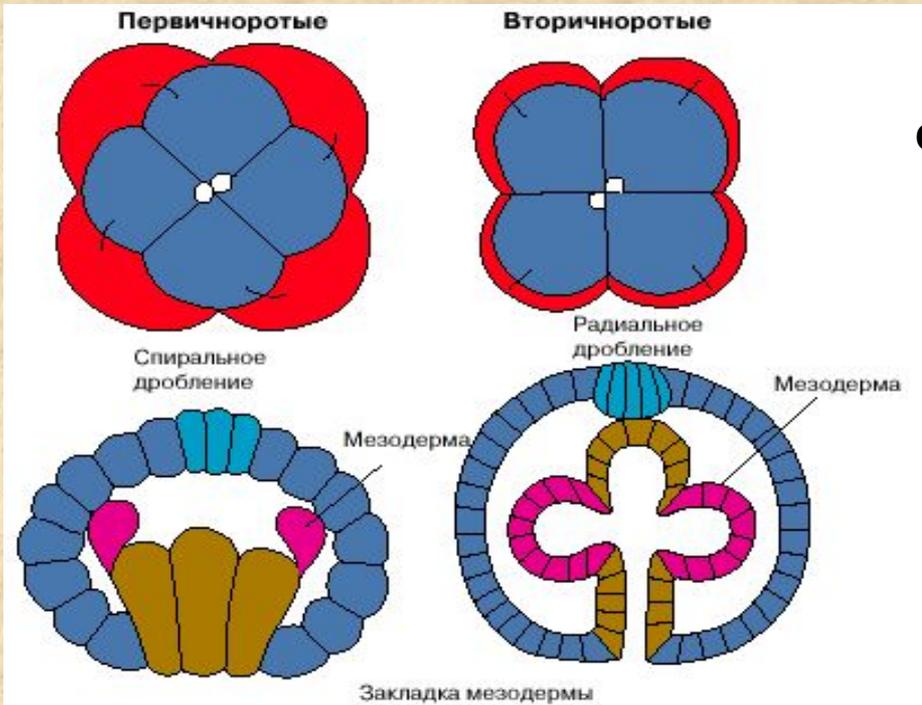
Сравнивать нужно личинки

Вторичноротые рано ответвились от общего корня, отличаясь тем, что их рот и анус формируются без связи с бластопором (у иглокожих бластопор становится анусом). Помимо судьбы рта, **первичноротые и вторичноротые могут отличаться** другими эмбриологическими особенностями.

Во-первых, это характер дробления зиготы:

у трохофорных первичноротых оно спиральное детерминированное*, а у вторичноротых - радиальное недетерминированное

Другое отличие состоит в способе закладки целома: у трохофорных первичноротых стенки вторичной полости тела происходят от двух клеток, а у вторичноротых за счет выпячивания карманов эмбрионального кишечника

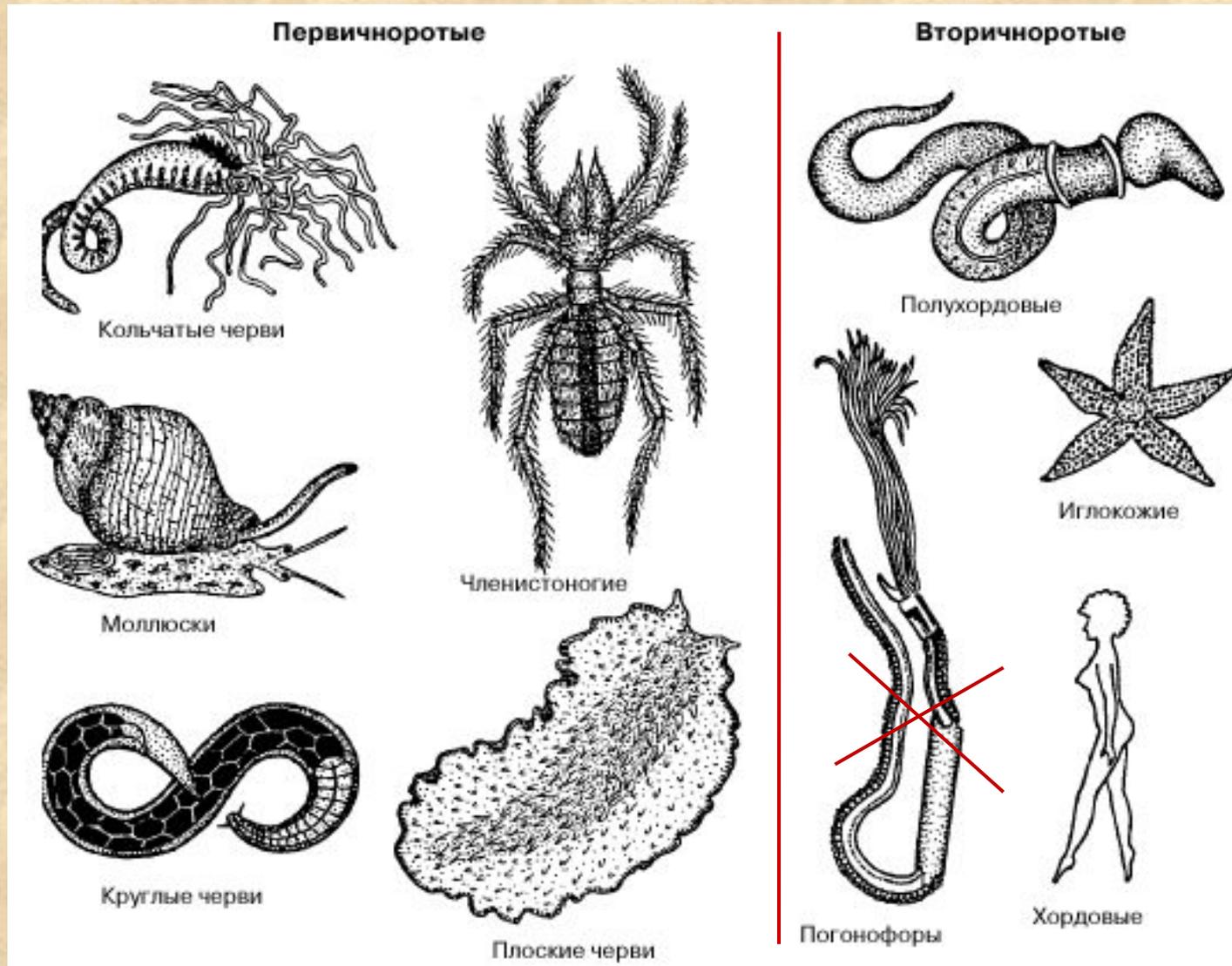


Третьим важнейшим различием между первично- и вторичноротыми является судьба зачатка первичного мозга: у первичноротых он дает начало мозгу взрослых форм, а у вторичноротых всегда редуцируется, так что новый нервный центр возникает в другом месте заново.

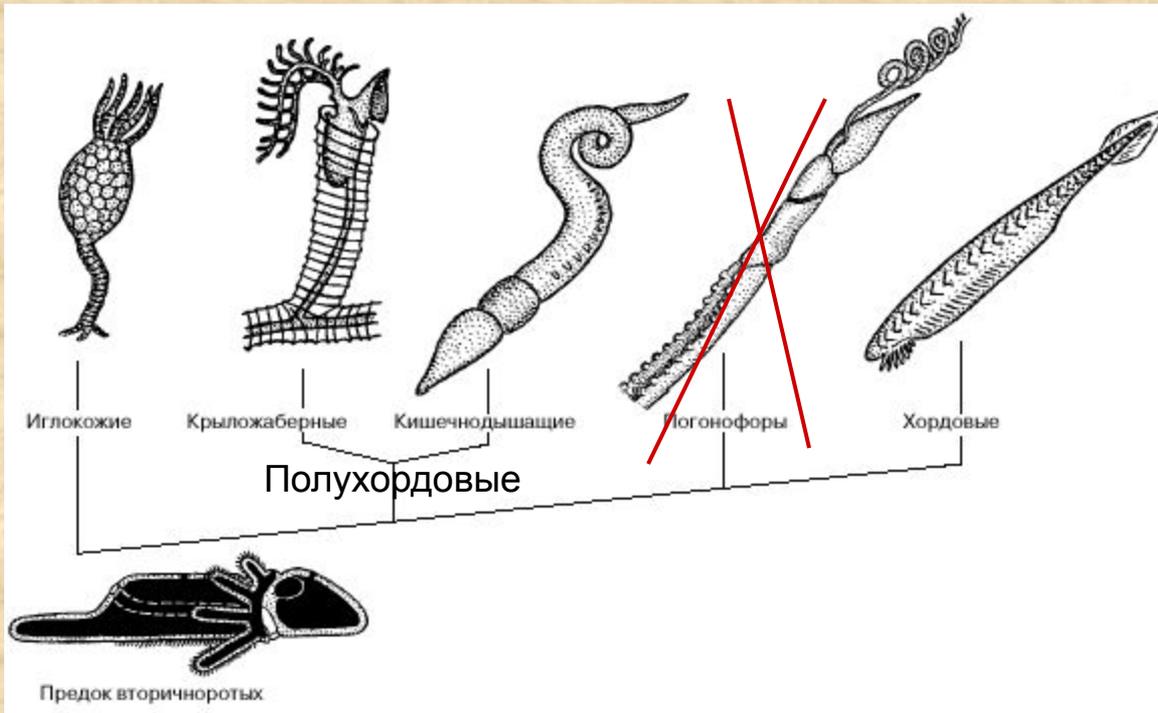
Вторичноротые - это вторичномозговые животные.

* См. развитие линяющих и щупальцевых - не спиральное

Помимо хордовых к вторичноротым относятся полухордовые и иглокожие. В состав первичноротых входят плоские и круглые черви, кольчатые черви, моллюски, членистоногие.



Погонофоры теперь относят к кольчатым



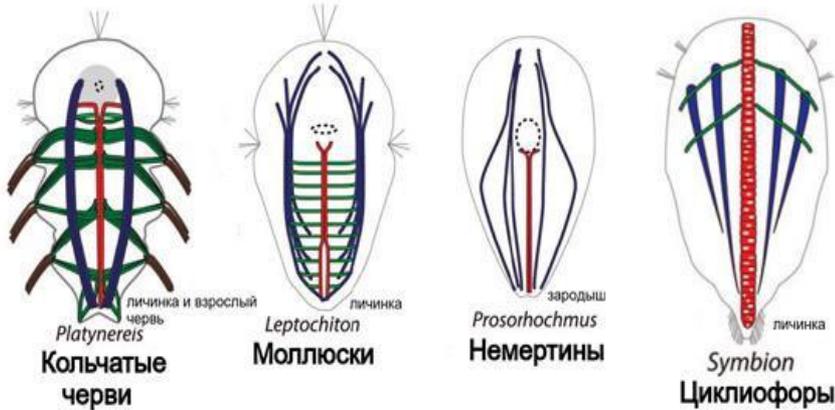
Организация личинок асцидий (самых примитивных хордовых) рекапитулирует (то есть повторяет в сжатой, видоизмененной форме) в индивидуальном развитии определенный филогенетический этап в историческом развитии хордовых, а именно строение предков хордовых до их переворота.

Филогенетические отношения между вторичноротыми животными.

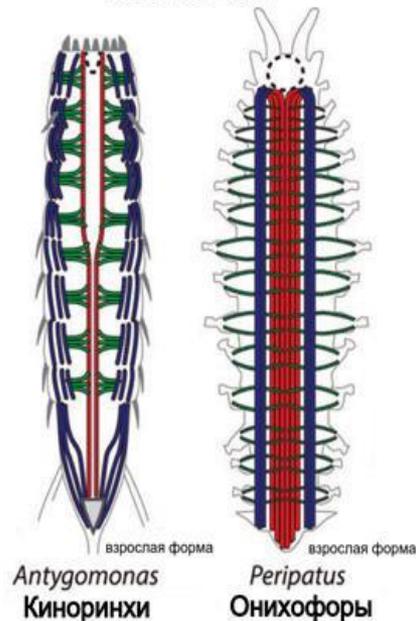
Предки иглокожих перешли к сидячему образу жизни и стали собирать взвешенные в воде пищевые частицы с помощью щупалец. Радиальная симметрия иглокожих - это наследие сидячего образа жизни, который среди современных форм сохраняют морские лилии, тогда как морские звезды, морские ежи, офиуры и голотурии способны медленно переползать с места на место.

Полухордовые в качестве основного органа движения стали использовать переднюю часть тела: хобот кишечнодышащих или головной щит крыложаберных. Обычно полухордовых считают близкими предками хордовых, о чем говорит и само название этой группы. В действительности эта группа не слишком близка к хордовым, в частности потому, что имеет два нервных тяжа, только один из которых может быть гомологизирован с нервной трубкой хордовых. У них имеется слепой вырост кишечника - стомохорд, который сформировался как опорная структура хобота и не имеет прямого отношения к хорде хордовых животных.

SPIRALIA



ECDYSOZOA



CHORDATA



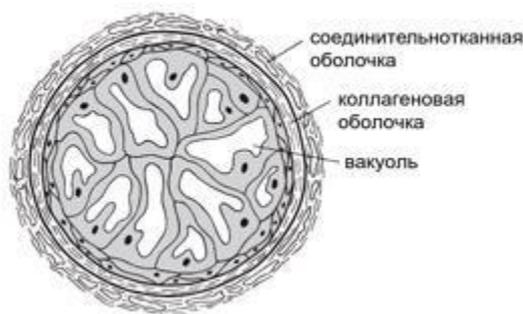
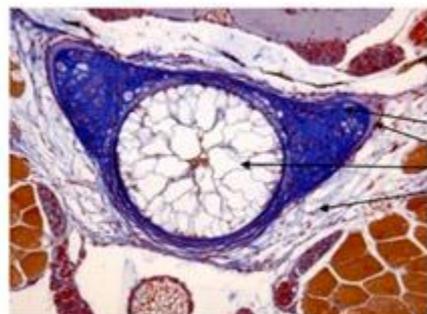
Дополнения

Предполагается, что типичная хорда (нотохорд) произошла непосредственно от аксохорда, который, вероятно, был уже у самых древних двусторонне-симметричных животных. У кольчатых червей его изначально назвали «срединная брюшная продольная мышца», его положение – между брюшным сосудом и нервной цепочкой.

Гомологи аксохорда у разных животных (спиральнодробящихся, линяющих и хордовых).

Хорда — это плотный шнур особой ткани, залегающий у хордовых на спинной стороне под центральной нервной системой. Главная особенность ткани хорды — она обычно состоит из сильно вакуолизированных клеток. Любая вакуоль представляет собой находящийся внутри живой клетки мембранный мешок, заполненный не студнеобразной цитоплазмой, а просто водой с растворенными в ней веществами. Поэтому хорда будет работать в теле животного как несжимаемый элемент (один из видов гидроскелета). Стать короче, утолстившись, она не может из-за прочной оболочки, богатой кольцевыми волокнами белка коллагена, которые плохо растягиваются. При этом хорда очень гибкая, изгибам она

совершенно не мешает

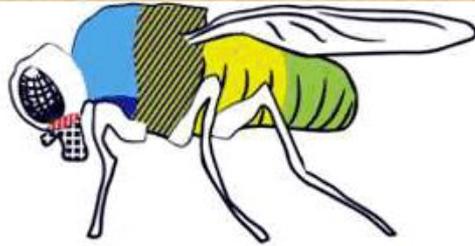


Слева — фотография поперечного разреза через область хорды типичного зародыша позвоночного

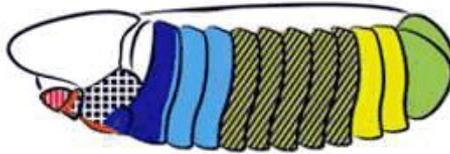
Хорда позвоночных — многослойный тяж вакуолизированных клеток без полости и без мышечных волокон. Упругость там создается исключительно вакуолями, которые занимают клетки почти целиком, делая их (под микроскопом) похожими на мыльные пузыри, заключенные в ограниченный объем.

У зародышей позвоночных хорда служит первичным организационным центром – образует вещество (индуктор), которое влияет на развитие над хордой нервной трубки. В процессе эволюции хорда теряет биомеханическую функцию, но сохраняет формообразовательную, поэтому сохраняется у всех зародышей.

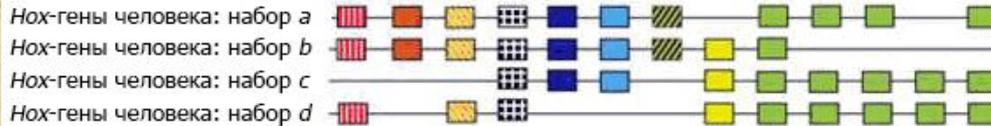
Развитием органов с
метамерным строением
управляет группа
Нох-генов



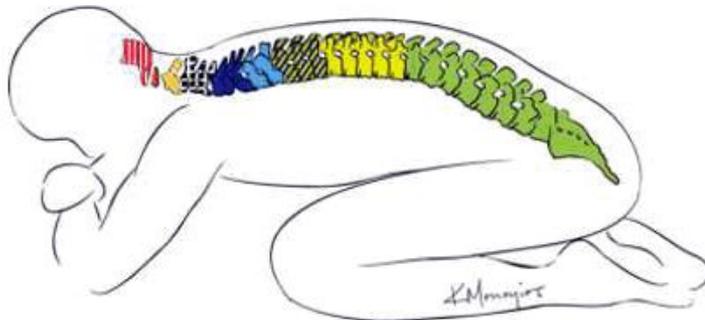
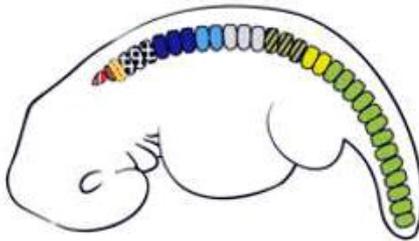
Личинка
мухи дрозофилы



Нох-гены дрозофилы



Эмбрион человека



http://www.e-reading.link/bookreader.php/1020983/Shubin_-_Vnutrennyaya_ryba.html

Тип Хордовые

(43 тыс. видов)

Признаки типа:

- внутренний скелет – как минимум хорда
- жаберные щели в глотке, как минимум у зародыша
- нервная система трубчатого типа на спинной стороне
- замкнутая (кроме оболочников) кровеносная система с сердцем на брюшной стороне

Характерно
только для
хордовых

- симметрия двусторонняя
- слабо выраженная метамерия
- вторичная полость тела
- вторичный рот

Тип Хордовые

п/т Личиночно-
хордовые =
оболочники

Асцидии

Черепные =
позвоночные

н/кл. **Бесчелюстные**

*Круглоротые -
миноги, миксины*

Челюстноротые

↓
**Классы
высших
хордовых**

**Бесчерепные =
головохордовые**

Ланцетники

Оболочник - асцидия

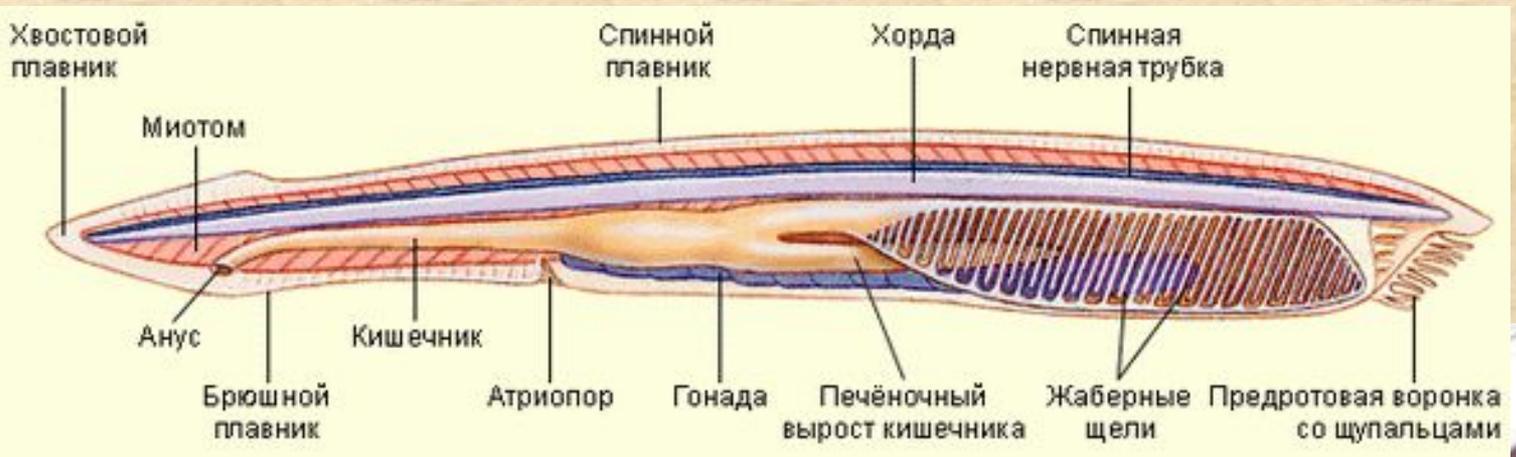


Хорда оболочников представляет собой трубочку из плотно прижатых друг к другу клеток без вакуолей. Внутри трубочки – жидкость.

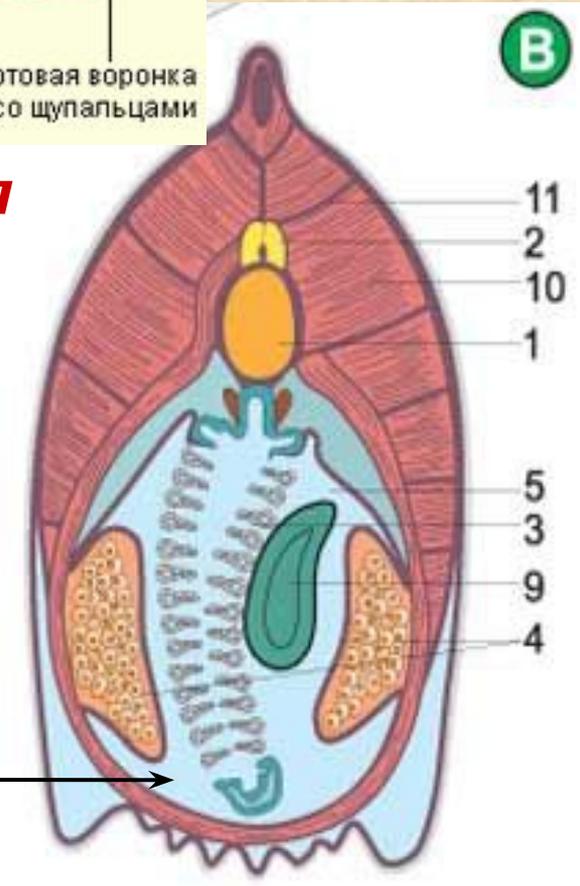
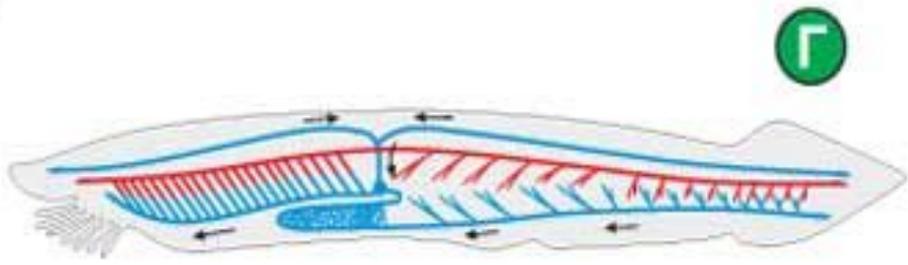
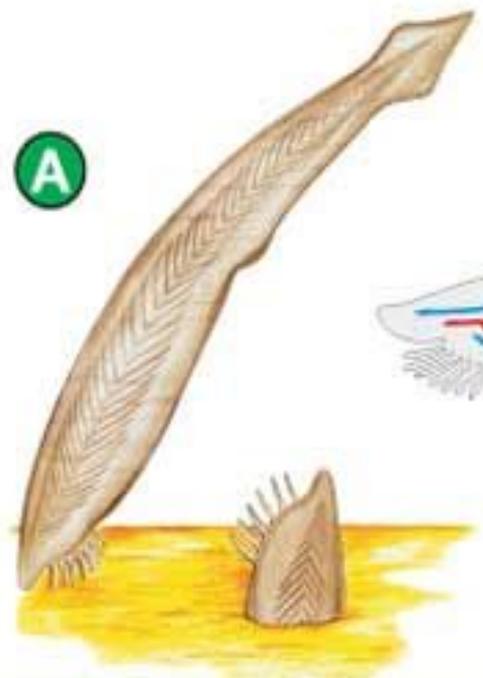
Подтип Бесчерепные (головохордовые)

Ланцетник





Ланцетник – схема строения



Окологлоточная (атриальная) полость, атриопор – выход из нее

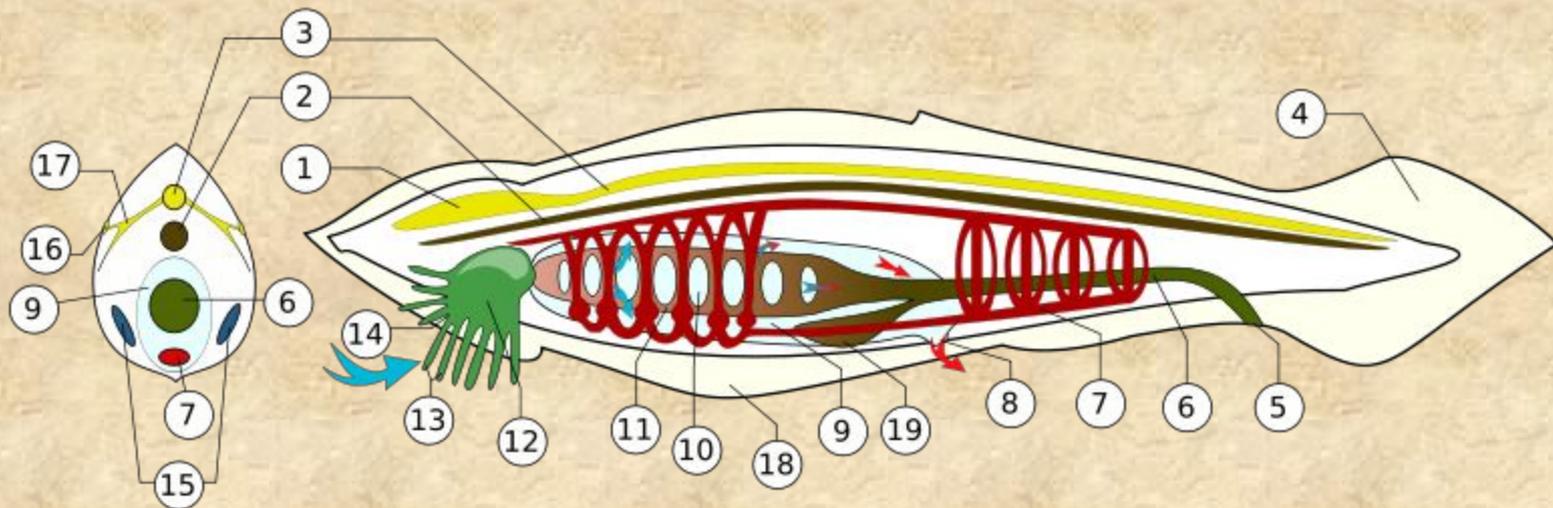


Схема строения головохордовых на примере ланцетника: 1 — утолщение нервной трубки спереди («мозг»); 2 — хорда; 3 — спинной нервный тяж («спинной мозг»); 4 — хвостовой плавник; 5 — анус; 6 — пищеварительный канал; 7 — кровеносная система; 8 — выходное отверстие околожаберной полости (атриопор); 9 — околожаберная полость; 10 — глоточные (жаберные) щели; 11 — глотка; 12 — ротовая полость; 13 — околоротовые щупальца; 14 — ротовое отверстие; 15 — половые железы (семенники или яичники); 16 — глазки Гессе; 17 — нервы; 18 — метаплевральная складка; 19 — слепой печёночный вырост. Дыхание (газообмен): синей стрелкой указан вход воды, богатой

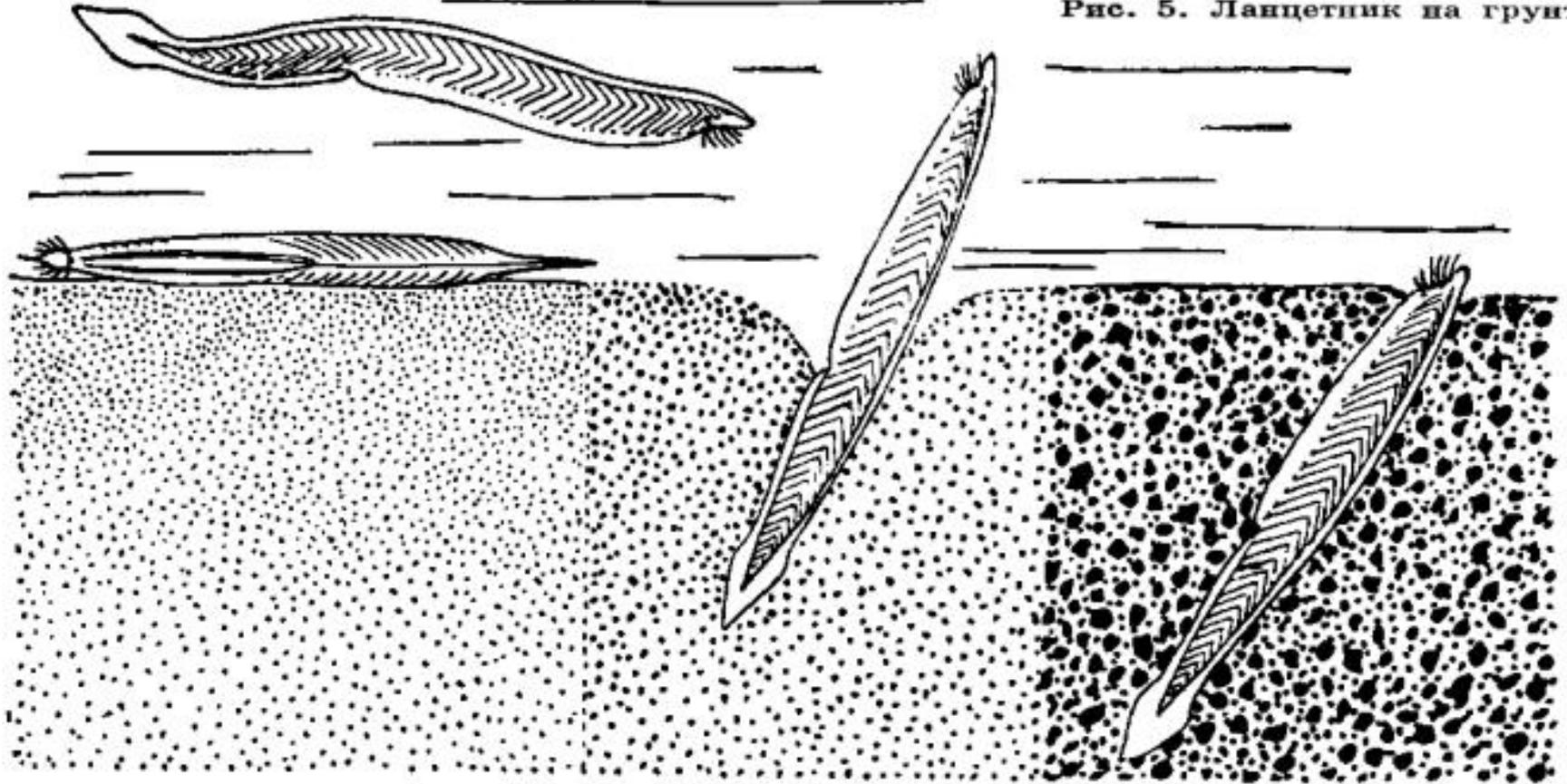
Хорда ланцетника — плотный шнур, образованный крупными дисковидными клетками, которые составлены буквально как монеты в столбике. В каждой такой клетке есть крупная вакуоль. Кроме того, в той части цитоплазмы, которая вакуолью не занята, есть сократимые мышечные элементы - миофибриллы (они ориентированы поперек хорды). Клетки хорды ланцетника — одновременно вакуолизированные и мышечные. Сокращение миофибрилл повышает упругость хорды, помогая ей работать опорным элементом. Ни у кого, кроме ланцетника, мышечной хорды нет, это его уникальная особенность.

Ланцетник впервые описан П. С. Палласом (1774), принявшим его за моллюска (*Limax lanceolatus*). А. О. Ковалевский, изучавший развитие ланцетника, показал, что он относится к хордовым (подтип бесчерепных) и занимает промежуточное положение между низшими хордовыми (оболочники) и позвоночными животными.

Ланцетники отличаются от позвоночных рядом особенностей. Хорда простирается от переднего до заднего конца тела животного. Передний конец центральной нервной системы, имеющий вид трубки, не доходит до конца хорды. Головной мозг не дифференцирован, и вокруг него нет никакого зачатка черепной коробки. Очень слабо развиты органы чувств: имеются только обонятельная ямка на переднем конце тела (орган обоняния), непарное светочувствительное пигментное пятно на передней стенке нервной трубки и ряд небольших пигментных пятен вдоль нервной трубки, механорецепторы в коже и ротовых щупальцах. Наружный покров состоит из одного слоя клеток. **Мускулатура в виде продольных мышечных лент**, разделенных поперечными перегородками на 50—80 мышечных сегментов (миомеров, или миотомов) и расположенных по одной справа и слева по бокам тела. **Посегментно расположены многочисленные половые железы (гонады) и выделительные железы. Мышечного сердца нет, и его роль выполняет пульсирующий брюшной сосуд.**

Ланцетник – фильтратор. Предротовым отверстием открывается вход в **дыхательно-пищеварительную систему ланцетника**. Оно ведет в предротовую полость, в глубине которой находится рот. **Ротовое отверстие ведет далее в объемистую глотку, стенки которой прободены многочисленными (свыше 100) жаберными щелями, ведущими не прямо наружу, а в окружающую глотку особую околожаберную полость.** От глотки идет кишечная трубка, открывающаяся на брюшной стороне анальным отверстием; **желудка нет, но есть пищеварительная железа – печень.**

Рис. 5. Ланцетник на грунте.



ил

чистый песок

смешанный грунт

Ланцетники — **раздельнополые животные**. В популяции число мужских и женских особей одинаково.

Размножаются ланцетники в весеннее, летнее или осеннее время. Сразу же после захода солнца самки начинают метать зрелые икринки (яйца). Так как половых протоков нет, созревшие гаметы выходят в атриальную полость через разорванные стенки гонад и стенки тела, а уже оттуда попадают в воду.

Оплодотворение наружное

Через 4—5 дней после оплодотворения из икры выходит личинка, имеющая очень малые размеры, которая начинает самостоятельно питаться. Некоторое время личинка плавает при помощи покрывающих тело ресничек, затем опускается на дно, где **развивается с метаморфозом**. Личинки, достигшие длины в 3,5—5,2 мм, поднимаются ночью к верхним слоям воды, а днём опускаются ко дну. Ланцетники пребывают в личиночной стадии около трёх месяцев.

Подтип Черепные = Позвоночные

Позвоночные — высший подтип хордовых. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни.

У позвоночных **развит головной мозг и органы чувств**, для их защиты возник **череп**.

В качестве осевого скелета взамен хорды функционирует более совершенное и прочное образование — **позвоночник, который выполняет роль не только опорного стержня тела, но и футляра, заключающего в себе спинной мозг**. Скелет участвует в движении тела, осуществляет защиту внутренних органов. К скелету прикрепляется мускулатура. В костях скелета обычно располагаются кроветворные ткани — в частности, красный костный мозг.

В области переднего отдела кишечной трубки возникают **подвижные части скелета, из которых формируется ротовой, а у огромного большинства — челюстной аппарат**, обеспечивающий схватывание, удерживание пищи, а у высших позвоночных и измельчение её.

У бесчерепных позвонки либо из хряща (минога), либо они могут отсутствовать, а если есть – то в редуцированном состоянии и только в хвостовом отделе (разные виды миксин)

Надкласс Бесчелюстные



Миксина

(более 70 видов)

Ареал обитания – Северная Атлантика. Днем миксина зарывается в ил, выставляя наружу часть головы. На охоту выходит только в ночное время. Миксина **нападает на рыб**, попавших на крючковую снасть или в сети, а также на **больных и ослабленных**. Она прогрызает стенку тела добычи, обычно в области жабр, и проникает в полость тела, поедая сначала внутренности, а потом и мышцы. **Если жертва еще способна к сопротивлению, миксины проникают под ее жаберную крышку и выделяют обильную слизь. В результате жабры жертвы перестают нормально работать, и рыба погибает от удушья.**

Единственная ноздря размещается на конце головы. Благодаря тому, что она сообщается с полостью глотки, миксина может “дышать носом”, втягивая воду, содержащую кислород, через носовое отверстие.



Минога

Проходные морские и жилые озерные и речные формы, многие виды – наружные паразиты крупных рыб. Являются объектом промысла.

Все миноги размножаются в пресной воде. Развитие с личиночной стадией — пескоройкой. Питаются пескоройки детритом и микроскопическими организмами, втягиваемыми через ротовое отверстие с током воды. По способу питания они — внутренние фильтраторы водяного тока.



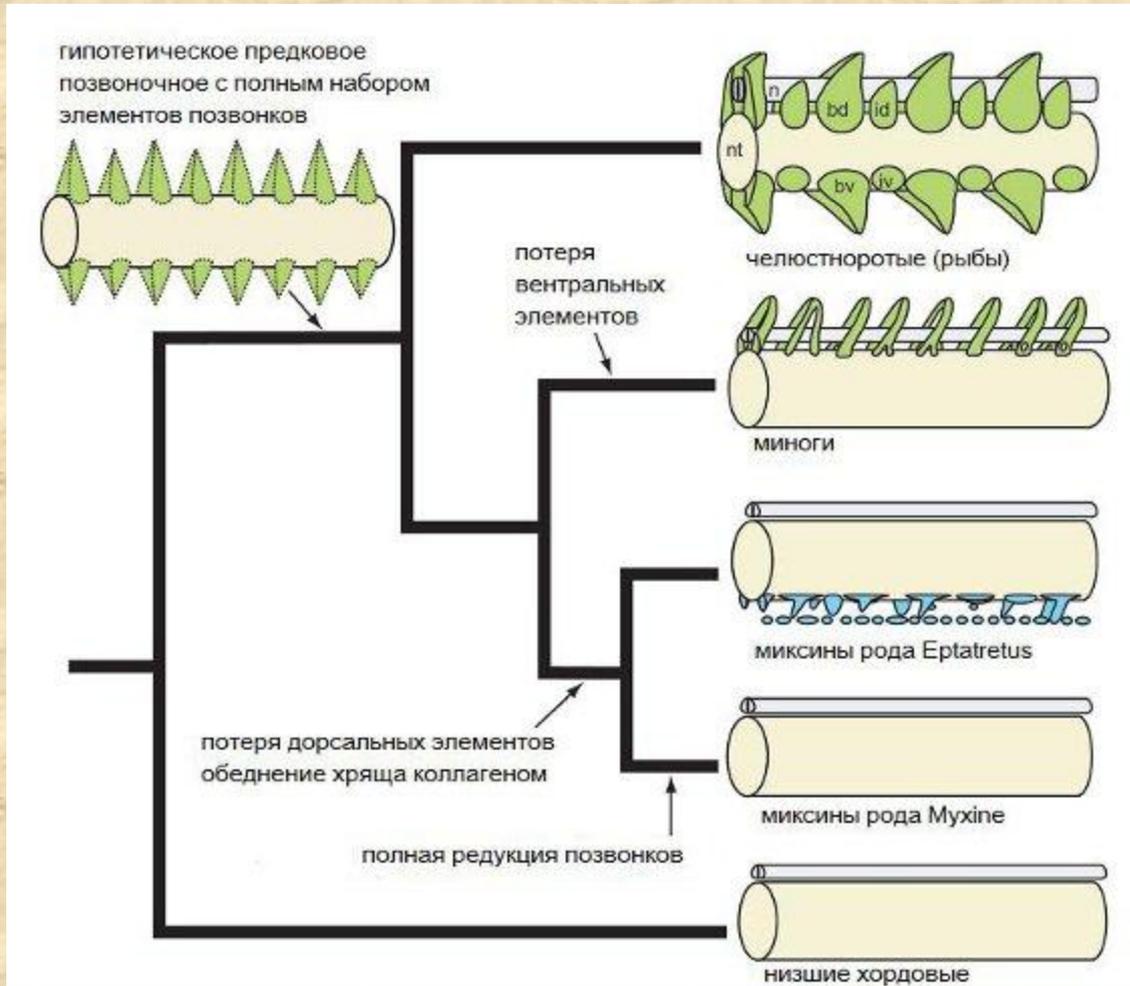
Пескоройка – «упрощенная схема типичного хордового»



Пескоройка — личинка миноги — представляет собой, как и ланцетник, «живую упрощенную схему типичного хордового». Она не сосет кровь у рыб, как многие взрослые миноги, а фильтрует воду через жаберные щели, как ланцетник. Фото с сайта www.briancoad.com

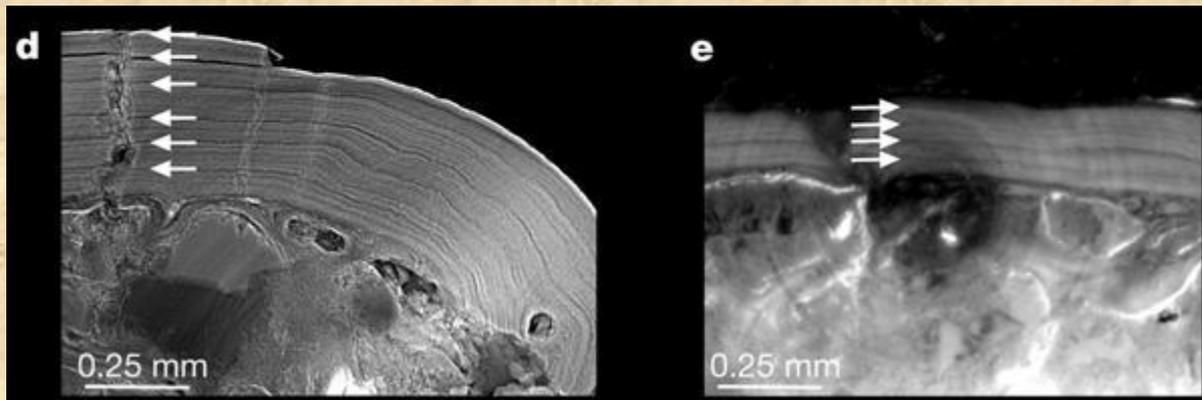
По поводу того, что примерно представлял из себя общий предок хордовых, особых разногласий нет уже со времен Ковалевского. Это было червеобразное животное с хордой, спинной нервной трубкой и жаберными щелями, сходное по своему строению с ланцетником, личинками оболочников и пескоройками — личинками миног.

Дополнения



Предполагается, что у древнего позвоночного — предка и миксин, и миног, и рыб — имелся полный набор элементов позвонка: и дорсальные дуги, и вентральные. У рыб все они сохранились. А у бесчелюстных позвонков редуцировался, причем в разных группах разными путями: у миног от него остались только дорсальные элементы, а у миксин — только вентральные. Заодно у миксин изменился состав хрящевой ткани — она потеряла коллаген. Иными словами, получается, что у миксин вместе с редукцией дорсальных дуг позвонков произошло «размягчение» хряща, возможно, связанное с тем, что эти животные ведут придонный образ жизни и не очень хорошо плавают.

Гипотеза ранней эволюции позвоночника. nt — хорда, n — нервная трубка, bd, id — дорсальные и bv, iv — вентральные элементы позвонков. Два типа хряща обозначены разными цветами: хрящ, богатый коллагеном — зелёным, хрящ, бедный коллагеном — голубым. Рисунок из обсуждаемой статьи в *Journal of Experimental Zoology*, с изменениями



Линии задержки роста («годовые кольца») в кортикальном слое плечевых костей акантостеги (показаны *стрелками*). Видно, что линии не сгущаются по мере приближения к поверхности. Это значит, что рост животных не замедлялся вплоть до самой гибели. Из этого авторы делают вывод, что акантостеги, которым принадлежали изученные плечевые кости, не были взрослыми.

Получается, что у акантостег было очень долгое детство. Несколько лет они жили с хрящевым скелетом, потом еще не менее шести — с постепенно окостеневающим, всё еще оставаясь неполовозрелыми. Скорее всего, размножаться они начинали не ранее 10-летнего возраста. Это согласуется с данными по другим древним тетраподам и лопастеперым рыбам. Так, у рогозуба, современной двоякодышащей рыбы, зрелость наступает в возрасте 15–20 лет

Определение возраста у тетрапод по результатам изучения костей акантостеги при помощи относительно новой и весьма мощной методики —

синхротронной микротомографии, которая позволяет получать исключительно детальные трехмерные реконструкции внутренней структуры костей, не повреждая их