

УДК 575.86+57.065

Пам'яті Олексія Корнюшина

КЛАДОГЕНЕЗ ХОРДОВИХ ТВАРИН (CHORDOZOA). ЧАСТИНА 1. ПОНЯТТЯ ТА ОЗНАКИ ТИПУ, ВЗАЄМИНИ З ІНШИМИ ГРУПАМИ

І. Загороднюк, О. Головачов

Кладогенез хордових тварин (Chordozoa). Частина 1. Поняття та ознаки типу, взаємини з іншими групами. — І. Загороднюк¹, О. Головачов². — Розглянуто сутність категорії “тип” в систематиці та філогенетиці. Показано, що існує очевидна еволюція наших уявлень про природу речей і різноманіття, при якій протиставлення категорій “людина” та “фауна” поступово і закономірно змінюється так, що ранг людини на шкалі біологічної диференціації поступово знижується, натомість ранг окремих груп фауни і ступінь їх подрібнення зростають. У класифікаційному розумінні тип — це категорія для позначення груп класів; тип має власні ознаки та їх комбінації, що складають його план будови, і число можливих типів тварин обмежене (до 30 планів будови). Ознаки типу є суттєвішими і давнішими за ознаки інших нижчих рівнів родинності (класів ... родів). Типи не є рівнозначними і знаходяться у певній ієрархії, яка відтворює єдність їх походження і структуру родинних стосунків. Хребетні формувались у надрах інших типів, і структура родинності типів свідчить про багатостадійність формування цього типу. Ознаки хребетних формувались як адаптивні варіанти в межах хордатного плану будови. “Проміжні” групи — не виняток, а поширене явище; “проміжними” є групи, для яких не передбачено місця у традиційних класифікаціях; проміжний характер груп визначається збереженням яскравих плезіоморфій.

Ключові слова: еволюція, кладогенез, систематика, тип, хордові, Chordozoa.

Адреса: ¹ — Ужгородський національний університет, вул. Волошина 32, 88000, Ужгород, Україна; e-mail: zoozag@ukr.net. ² — Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського 4, Львів, 79005, Україна; e-mail: zoomus@franko.lviv.ua.

Cladogenesis in chordate animals (Chordozoa). Part 1. Concept and features of the phylum, relations with other groups. — І. Zagorodniuk¹, О. Holovachov². — The essence of a category “phylum” in a systematics and phylogenetics is considered. It is shown, that there is an obvious evolution of our imagination about the nature of things and diversity. During this evolution, opposition of categories “man” and “fauna” gradually and naturally changes so, that the rank of the “man” on a scale of biological differentiation is gradually reduced, whereas a rank of some groups of a fauna as well as degree of their splitting, on the contrary, increase. In classification understanding, the phylum is a category for a designation of the groups of classes; the type has own attributes and their combinations, which make his bodyplan, and the number of possible phylums of animals is limited (up to 30 plans). Attributes of phylum are more essential and ancient in comparison with attributes of other lower levels of relationship (class ... genus). The phylums are not equivalent, and they are in the certain hierarchy, which reflects unity of their origin and structure of the relations. Vertebrate were formed within other phylums, and the structure of their relationship testifies to many-stage formation of this phylum. The attributes of vertebrate were formed as adaptive variants within chordate bodyplan. «Intermediate» groups are not exception, and they are widespread phenomenon. “Intermediate” groups are the groups, for which the place in traditional classifications is not stipulated; and the intermediate character of groups is determined by preservation of bright plesiomorphies.

Key words: chordates, Chordozoa, cladogenesis, evolution, phylum, systematics.

Address: ¹ — Uzhgorod National University, 32 Woloszyn str., 88000, Uzhgorod, Ukraine; e-mail: zoozag@ukr.net.

² — Ivan Franko National University of Lviv, 4 Hrushevsky str., Lviv, 79005, Ukraine; e-mail: zoomus@franko.lviv.ua.

Вступ

Сучасний період розвитку систематики характеризується широким застосуванням нових підходів до визначення родинних стосунків різних груп живих організмів. На зміну (в кращому разі у доповнення) традиційним морфології, ембріології і палеонтології прийшли “тонка” морфологія та цитогенетика, аналіз кількості ДНК і нуклеотидних послідовностей [28, 55, 56, 80, 84, 98, 102], а також нові підходи до інтерпретації даних. Серед останніх визначне місце посідає кладистична ме-

тодологія, що оформилася у окремий напрямок — “філогенетична систематика” — після праць В. Генніга [57]. Проте, більшість цитованих у цій праці авторів використовують на практиці так званий “паттерн-кладизм”, оформлений методологічно дещо пізніше [75]. Ці дві речі слід чітко розрізняти. Нові і надзвичайно цікаві факти щодо структури родинних стосунків вищих таксонів та її таксономічної інтерпретації призвели до появи численних рекласифікацій.

Різноманіття точок зору на родинні стосунки типів досягли тієї ж величини, яку дає звичайна комбінаторика для кількості таксономічних груп, що аналізуються. Не минуло це і хордових, для яких запропоновано величезну кількість нових класифікацій. При цьому легкість, з якою вони пропонуються, є вражаючою (див.: [12]). Від класичних поглядів залишилося мало що.

Ця праця є статейним варіантом доповіді на другій конференції з циклу “Еволюціонізм та креаціонізм” (Київ, 24.05.2002). Робота викладається двома частинами. Перша частина присвячена проблемі окреслення поняття тип та розгляду підстав до виокремлення типу хордових в окрему гілку тваринного світу, імовірним філогенетичним взаєминам хордових з іншими типами. Друга частина торкається напрямків еволюції хордових, розглянутих крізь призму кладогенетичної гіпотези. В обох частинах спеціальна увага приділяється поступовості змін рівня організації на різних етапах розвитку типу Chordata та розгляду статусу так званих “проміжних” груп.

Перша класифікація та її еволюція

Вивчення людиною навколишнього світу відбувалося поступово, і весь цей час людина шукала пояснення свого місця і свою роль у природі: “людина-фауна-флора” – це, очевидно, і була перша класифікація живої природи.

У подальшому кількість класифікаційних одиниць зростала, і ми розглянемо це на прикладі найбільш подібних до людини об’єктів: хордових. Людина постійно змінювала своє уявлення про свій “ранг” у світі. Онтогенез знання закономірно вів до зниження рангу людини у системі природи. Одночасно відбувалось подрібнення класифікації об’єктів природи, з відповідним підвищенням рангу їхніх груп. У згаданій первинній класифікації її складові (людина, фауна, флора) загалом відповідали тодішньому поняттю царств.

Подальші зміни рангу людини йшли у бік зниження рангу *Homo*. У 18 ст. людину виокремлювали у “спеціальний” ряд *Bimanus*, потім – у лише родину *Hominae* ряду *Primates*, тепер це один з кількох родів антропоїдів, який включає один рецентний (*Homo sapiens*) та вісім вимерлих (*H. neanderthalensis*, *erectus*, *heidelbergensis*, *habilis*, *ergaster*, *rudolfensis*, *antecessor* та *floresiensis*) видів [36, 46]¹. Об’єктивності у цих вправах додавали прагнення дослідників до створення *одномасштабної* системи [3] з певною ієрархією груп (рис. 1). В поняття “системи природи” (“природної класифікації”) вкладали ідею відтворення у наших знаннях *божественного порядку*. Уявлення про цей порядок вимагали багаторазових і суттєвих уточнень [27], у т. ч. через природну нашу обмеженість у розумінні природи.

¹ До речі, у Ліннея рід *Homo* (“одинак”) включав два види: людину розумну (нас?) і людину лісову (орангутанга).

Зворотнім процесом пізнання стало підвищення рангів інших груп, як рослин, так і тварин. У пізнанні тварин ми пройшли шлях від найпростішого аристотелівського “кровні-безкровні” і загальноживаних “хребетні-безхребетні” до визнання великого різноманіття типів, тобто до великообсяжних класифікаційних груп, які відповідають різним планам будови.

Процес цей не завершено, і зараз очевидно, що ці знання будуть уточнюватись постійно. За суттєвими ознаками морфології, онтогенезу і фізіології (з урахуванням даних генетики) вже зараз тільки в межах “безхребетних” визнають щонайменше 20–25 типів; лише найпростіших тепер поділяють на 4–5 типів, відмінності між якими є суттєвішими, ніж, напр., між нами і рибами.

З цієї частини можна зробити такі висновки:

- існує очевидна еволюція наших уявлень про природу речей і різноманіття живого загалом,
- ранг людини у наших знаннях про живу природу поступово і закономірно знижується,
- ранг окремих груп тварин і ступінь їх подрібнення поступово і закономірно зростають.

Тип як одиниця класифікації і план будови

У систематиці тип – це класифікаційна категорія, створена (нами!) для позначення груп класів біологічних об’єктів. У морфології тип – це план будови. Грецькою “*typus*” означає “форма, зразок” і за зоологічним словником [13] тлумачиться як “вища *природна* [курсив наш!] систематична категорія, яка об’єднує родинні класи”.

Щодо класифікації. По-перше, категорія дійсно створена нами (людиною), як і отримані нами знання про біологічне різноманіття. У доступній літературі ніхто не називає тип *універсалією* (хоча саме це і мається на увазі). Класифікацію людина створювала зверху вниз, від себе і від добре відомих об’єктів вниз, за шаблями “драбини природи” (про це далі). Еволюція же, і це загальновизнано, йшла у зворотному напрямку, від простішого до складного: спочатку були трави і риби, а вже потім – птахи та звірі [20]. Типи тварин (ну хоча б хребетні!) сформувалися очевидно раніше за людину, і пізнати нам їхню природу так само складно, як і дітям батьків.

Те, що зараз називають типом, загалом відповідає колишнім (пост-лінеївським) уявленням про класи, тобто відбулась певна інфляція понять. Проте проблема створення єдиномасштабної класифікації, як зазначено вище, вела до зниження рангів наближених до людини таксонів², збільшення рангів “нижчих” тварин (наразі визнають близько 30 типів). Очевидна умовність рангу, оскільки у природі існує велика кількість перехідних форм, які пов’язують “основні” визнані нами типи (про що писав П. Пучков [24]).

² У другому виданні Нельсона тетраподи – група рангу ряду риб, їх бічна гілочка, що виправлено у 3-му [74].

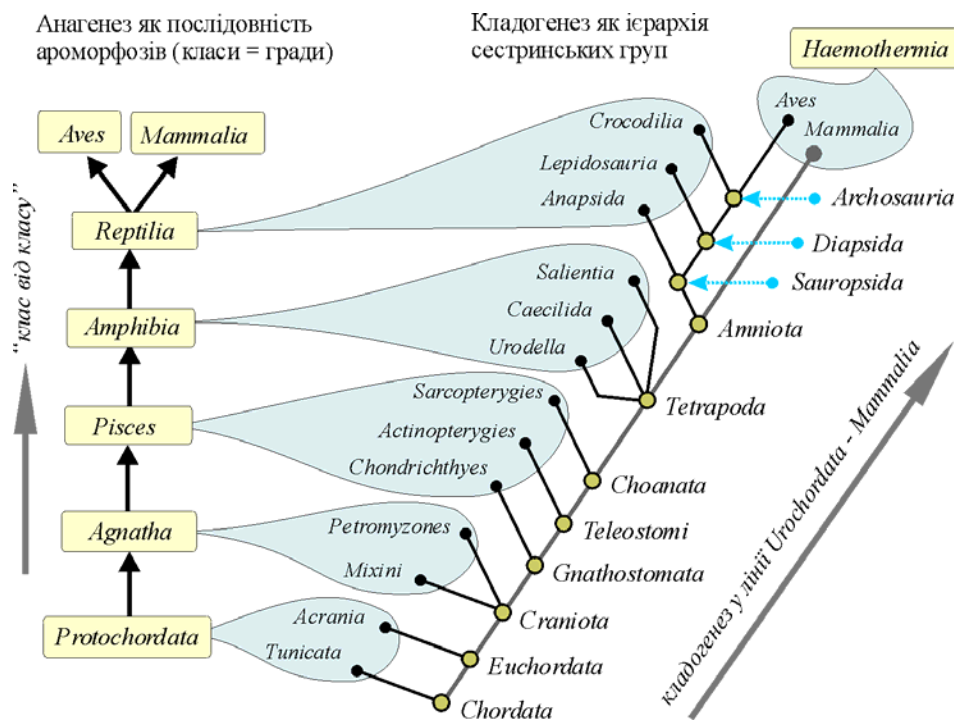


Рис. 1. Два варіанти інтерпретації драбини природи: ліворуч — анагенетичний, праворуч — кладистичний. Число щаблів (град) ліворуч задається вихідними знаннями, число щаблів праворуч (клад) визначається шляхом реконструкції клатогенезу, що стає основою певної кладистичної гіпотези.

Щодо морфології. Тип – це неповторний комплекс ознак і властивостей. Вісі тіла, типи руху, живлення, нервової системи т. і. визначають *план будови* та основні засади життєдіяльності. Під планом будови як морфологічним відповідником класифікаційного поняття “тип” розуміють кілька різних речей: або це спільні ознаки всіх відомих субтаксонів (синапоморфії), або це ознаки вихідної популяції (тоді визнаємо, що популяція і тип можуть бути одним і тим же). Загальновизнаним є включення до плану будови унікальних ознак, які притаманні усім представникам типу.

Проте далі суцільні проблеми. Є личинкові та дефінітивні ознаки, і при тому личинки характерні не для всіх груп. Є очевидні плезіоморфії (ознаки, вихідні для типу і властиві іншим групам), а є і гомоплазії, що розвиваються незалежно в різних групах як результат конвергентної еволюції. Знайомлячись з підручниками, звершаєш увагу, що у опис типів часто включають ознаки, властиві лише найбільш просунутим його представникам і відсутні у примітивних груп. Що, здавалось, спільного у наповненої водою асцидії (Tunicata) і спритного койота (Mammalia). Але ж ми відносимо їх до одного типу, хоч і визнаємо різні рівні їхньої “просунутості” (рис. 1).

Число типів. Очевидно, що сутностей не може бути безкінечна кількість вже за визначенням. Виходячи з можливих варіантів плану будови, кількість можливих морфологічних типів тварин зведено до 30 [5] хоча у західній літературі число

типів не регламентується якимись кількісними показниками³. Це число трохи більше визнаних зараз типів (28 типів білатералій за рис. 2), проте зазначимо, що розрахункова модель виходить лише з відомих нам ознак і функцій. Звичайно, існують певні фізичні, онтогенетичні та інші обмеження на існування та комбінацію ознак (не може бути слоноподібного комара, хордового на колесах або фотосинтезуючих моллюсків, або джгутикових гуманоїдів, або ж одноклітинних, що розмножуються на тій же джгутиковій стадії).

І все ж різноманіття типів чимале: 30 – це зовсім на первинне “хребетні–безхребетні”.

Чому не більше? Мабуть, цим переймаються послідовники ідеї “бараміна”, у тому числі тлумачі Біблії як наукового (а не духовного) джерела [21]. Тип – лише одна з можливих вакансій, які створює природа. У тривимірному просторі з трьома середовищами існування, з одними і тими ж хромосомами, протеїнами і клітинами, в умовах одних і тих самих сонячного світла, фотоперіоду і гравітації – скільки можна створити життєздатних проєктів? Більше природи міг тільки Бог. Але щось зупинило його! Чи не перші діплевролоїди, в яких він побачив ідею Адама?

³ У останніх ревізіях [43, 102] число типів сягає 37, проте, як зазначає О. Корнюшин [12], у нових класифікаціях ранг типів надають, зокрема, таким групам, яких раніше включали в межі одного поліфілетичного типу Plathelminthes, а тепер переносять в інші філогенетичні гілки Metazoa (напр., Acoela, Nemeritodermatida, Gnathostomulida, Xenoturbellida та Catenulida зі складу Plathelminthes s. l.) (див. рис. 2).

З цієї частини маємо такі висновки:

- тип – класифікаційна одиниця, створена для позначення груп класів;
- ця одиниця має власні ознаки та їх комбінації, що складають план будови типу;
- число можливих типів тварин обмежене 30-ма основними планами будови.

Тип як сутність та як еволюційна одиниця

Три змісти. У сучасних оглядах щодо категорії “вид” як основної систематичної категорії склалась тенденція до його розуміння як *сутності*, що до певної міри відповідає його давньому розумінню як універсалії. Такі ж тенденції виявились і в розумінні поняття “рід” [48]. Визнані зараз три змісти виду – *сукупність, індивідуальність, історична сутність* [52, 101] – можуть бути застосовані так само і до типу.

Тип – це така сукупність (класів, рядів, родин), оскільки є результатом класифікування підпорядкованих груп нижчого рангу і оскільки еволюція його складових незалежна, неузгоджена. А також тому, що наша класифікація (система) примітивна, а деякі наші систематичні композиції є задалегідь штучними і вимагають перегляду.

Тип – це очевидна індивідуальність. Вона має свої власні ознаки, свою долю, своє народження і розвиток, має свою систему дозволів і заперечень у цьому розвитку. Народжений хребетним не стане анелідою, молюск не має шансів стати павуком. Це з одного боку.

З іншого ж боку, тип – це історична сутність. Важко уявити угруповання автотрофів без гетеротрофів та редуцентів. Рослини не могли не народити тварин. Тип – система, що саморозвивається, має свій онтогенез. Знаючи закономірності онтогенезу, важко уявити, щоб рибоподібні прашури народили щось інше, ніж саламандру, на те вони хребетні, щелепнороті, ще й пузирні. У ланцетнику вже був закладений ссавець, залишалось тільки збільшити розміри та більше рухатись, і морфогенез своє надолужить і без впливу вищих сил.

Ознаки типу⁴. Надзвичайно цікаві дані для розуміння типу дає порівняльна ембріологія. Очевидно, що ознаки типу закладаються на більш ранніх стадіях онтогенезу, ніж ознаки роду чи інших нижчих категорій. Якщо подумки рухатись у своєму пізнанні сутності онтогенезу (тобто індивідуального розвитку) від видимих і очевидних дефінітивних ознак до неподіленого яйця, ми мо-

жемо подумати, що ознаки типів, або планів будови, закладаються з самого початку, або вони з самого початку вже закладені у яйці.

Проте такий шлях міркувань хибний. По-перше, ми в черговий раз, як і при класифікуванні, рухаємось у зворотному до природних процесів напрямку. По-друге, такий шлях міркувань примушує нас визнати існування кількох (напр., 30-ти згаданих) типів яєць, насіяних по Землі, що входить у нездоланне протиріччя з єдиним планом будови еукаріотних клітин, включаючи структуру і функції ядра, генетичний код і цикл Кребса, клітинну мембрану і будову джгутиків [5].

Це протиріччя уникається після визнання того, що типи формувались у єдиному “первинному бульйоні” і мають певну ієрархію (структуру родинних стосунків), порядок виникнення і шляхи історичного розвитку. Вони є окремими протуберанціями єдиної живої плазми, формами її існування. Тип як сутність відповідає поняттям “план будови” і “тип життєдіяльності”. Тип як еволюційна одиниця відповідає напрямку розвитку живого в межах історично складеного морфотипу.

В межах цього напрямку і реалізується основна ознака живого: *умноження сутностей*, тобто збільшення чисельності та біомаси через розвиток ознак, які забезпечують виживання нащадків, приріст контрольованої енергії, можливість розвитку нових вторинних адаптацій. Останній комплекс складає суть *прогресивної еволюції*.

З цієї частини можна зробити такі висновки:

- поняття типу має три змісти – тип як сукупність, як індивідуальність, як історична сутність;
- ознаки типу є суттєвішими і давнішими за ознаки класів, рядів, родин, родів, видів;
- типи знаходяться у певній ієрархії, яка відтворює їх єдине походження і структуру родинних стосунків.

Драбина природи та місце хордових

Еволюціонізм виник як коментар до аристотелівської драбини природи і закону неперервності (Красилов, 1988: 14)

Тип встановлено 130 р. тому: Беллом 1878 р. як Chordata та Геккелем 1874 р. – як Chordonia. Існування типу у сучасному розумінні його меж обґрунтоване О. Ковалевським, який, вивчаючи онтогенез покривників і ланцетників, встановив їхню принципову схожість з хребетними, що стало загальноновизнаним [38, 100].

Різний рівень складності (довершеності за мірками людини) тварин визначив формування концепції драбини природи, відомої з часів Аристотеля. Внизу її – невіразні “черв’яки”, на вершині – “богоподібна людина”, посередині, як і на кладограмі, – безхребетні, риби, гади і, звісно, птахи зі звірами). Ця ідея відтворена “Бутті” [20] і у різноманітних підручниках (напр., [25]); цей самий порядок формування груп (хоча й у “трохи” іншому часовому мірілі) підтверджують і сучасні генетичні дані [28, 56].

⁴ Існує і суто формалізований підхід [31], при якому в якості *єдиного* критерію таксономічної категорії використовує час диверсифікації таксону (момент розділення єдиного спільного предка цього таксону на нащадків). Таким чином, “типами”, згідно з цитованими авторами, слід вважати такі сукупності живих організмів, час диверсифікації яких припадає на Кембрійський період. Але що робити з тими типами, найдавніші знахідки яких датуються Кайнозойом (нематоди, волосатики) або “Післялевенгуківською ерою” (черевовійчасті, гнатостомуліди, коловертки). Тут єдиним виходом може бути застосування досить сумнівного “молекулярного годинника”.

Хордова мотрійка. Все було спокійно, поки біологи визнавали дві групи – хребетних і безхребетних. Хоча і тоді створювалися такі забавні концепції, як “хордові як перевернуті ракоподібні”, “хордові як нащадки павуків” тощо [17, 25]. Досліди Ковалевського породили сумніви щодо рівновіддаленості типів і спонукали до нових досліджень. Так сформувалися концепції целомних тварин і вторинноротих та уявлення про три рівня визначення меж хордових (Chordata) [7]:

- 1 – найширший (Chordata s. l.) – об’єднує хребетних з головохордовими, покривниками і напівхордовими⁵,
- 2 – найпопулярніший “середній” (Chordata vera), що обіймає перші три групи,
- 3 – вузький (Chordata s. str. = Notochordata sensu Nielsen [79]), що включає хребетних і ланцетників.

З іншого боку, поглиблення досліджень дальніх груп целомних тварин – плечоногих, моховаток, щетинкощелепних, погонофор [17, 42] – дозволило віднести свого часу до вторинноротих також два останні типи, і всіх вторинноротих розглядати як єдину з моховатками і плечоногими групу лофофорних (Lophophorata). Для останніх властиві навколоротовий щупальцевий апарат і вийчата личинка. Сформульовано низку гіпотез філогенезу деутеростомат. У всіх них визнається *поступовість і багатоступовість* формування ознак хордових і таксономічного різноманіття вторинноротих загалом [7, 59, 90].

Всі дослідники, зокрема, сходяться на тому, що спочатку сформувалися голкошкірі та напівхордові, а вже потім – нижчі хордові (хвостохордові та головохордові) (рис. 2), вже від яких пішли різноманітні і численні агнати і типові хребетні з їх унікальними сенсорними і локомоторними системами, у т. ч. нервовим гребенем, ектодермальними плакодами, м’язовим гіпомером, хвостовим стеблом [4, 15, 81, 82].

Очевидним є походження хордових від лофопоратної гілки, з якою їх об’єднує личинкова стадія кишководишних (тип “диплеврула” [77]). З іншого боку, ті самі кишководишні за планом будови тіла (зачатки хорди, тричленна будова, фаринготремія) відносяться до групи/клади хордових у широкому розумінні. У межах цієї гілки хордові демонструють очевидну родинність із голкошкірими та напівхордовими. Це, зокрема, виявляється у таких унікальних ознаках, як тип поділу яйцеклітин (спіральний), рання детермінація ембріонального розвитку (є, щоправда, і у нематод), сегментованість целому, ентоцерельна закладка мезодерми тощо [5, 11, 17] (табл. 1).

Є певні розбіжності у визначенні структури родинних стосунків, пов’язані з відсутністю достатньої кількості однозначно інтерпретованих па-

леонтологічних даних щодо м’якотілих тварин. У зв’язку з цим сформульовано чимало гіпотез (зокрема, гіпотези Гарстанга, Енсена, Уайтер, Беррилла, Джоллі, Малахова, Догеля) і низку більш сучасних реконструкцій [7, 25, 33, 53, 61, 62, 89, 91, 99, 100], аналізованих далі. Попри різноманіття точок зору, спільними для більшості схем є такі рівні спільності хребетних з іншими групами (всі вони багатоклітинні, білатеральні, целомні):

- рівень 1 – “форонозойний” (група типів, що включає форонід і плечоногих та наступний рівень 2),
- рівень 2 – деутеростомний (група, що включає голкошкірих і наступний рівень 3),
- рівень 3 – фаринготрематний (група, що включає напівхордових і наступний рівень 4),
- рівень 4 – хордатний (група, що включає покривників і наступний рівень 5),
- рівень 5 – еухордатний (група, що включає ланцетників, пікаї і наступний рівень 6),
- рівень 6 – вертебратний =крістозойний (група, що включає круглоротих та всіх інших хребетних).

Палеонтологія. Кількість відомих “нових” груп, що можуть бути визнані за носіїв окремих планів будови та які можуть пролити світло на ранню еволюцію хордових, завдяки розвитку палеозоологічних досліджень зросла [15]. Відповідно, говорити про відсутність палеонтологічних даних, які свідчать про філогенетичні взаємини різних груп, підстав все менше. Особливо велике різноманіття форм, у т. ч. невідомих нині вторинноротих, демонструють зразки кембрійського віку [97]. Наразі як найближчих до хордових (або й у їх складі) розглядають щонайменше три викопні групи вторинноротих: Vitulicolia, Graptolitha, Calcichordata (=?Mitrata) [45, 83, 87, 89].

Так, палеозойських граптолітів (Graptolithina) тепер розглядають як вихідну групу для невеликого за обсягом (25 видів) “напівхордового” класу крилозязбрових (рівень фаринготремат), що у сучасній фауні поширені переважно в Антарктиці і є дуже дрібними (0,2–3 мм) сидячими організмами, мало схожими на інших вторинноротих. Першим доведеним представником хвостохордових є нижньо-(ранньо)кембрійська *Shankouclava shankouense* [41]. До групи Vetulicolia [89], якій автори надали статус окремого типу, відносяться кілька малознаних викопних представників, рештки яких з впевненістю свідчать лише про належність їх до вторинноротих [65].

А ще тепер відомі ланцетникоподібні Пікаї (рівень головохордових) [44], колись загадкові, а тепер добре описані конодонти (рівень безщелепних) [29, 47, 58, 85]. Особливо значними є успіхи палеонтологів у пошуку ранніх еухордових, зокрема ранньокембрійських крістозойних хордових *Yunpanozoon* і *Haikouella*, яких іноді об’єднують з ветуліколіями [40, 49, 68, 90]. Всі ці групи демонструють очевидні синапоморфії з хордовими тваринами на відповідних рівнях їхньої таксономічної ієрархії.

⁵ Nielsen [79] поділяє Hemichordata на два типи Pterobranchia та Enteropneusta і розглядає Pterobranchia як сестринську групу до Echinodermata та клади Cyrtotreta (в трихогемії), а в межах Cyrtotreta об’єднує Enteropneusta та Chordata vera.

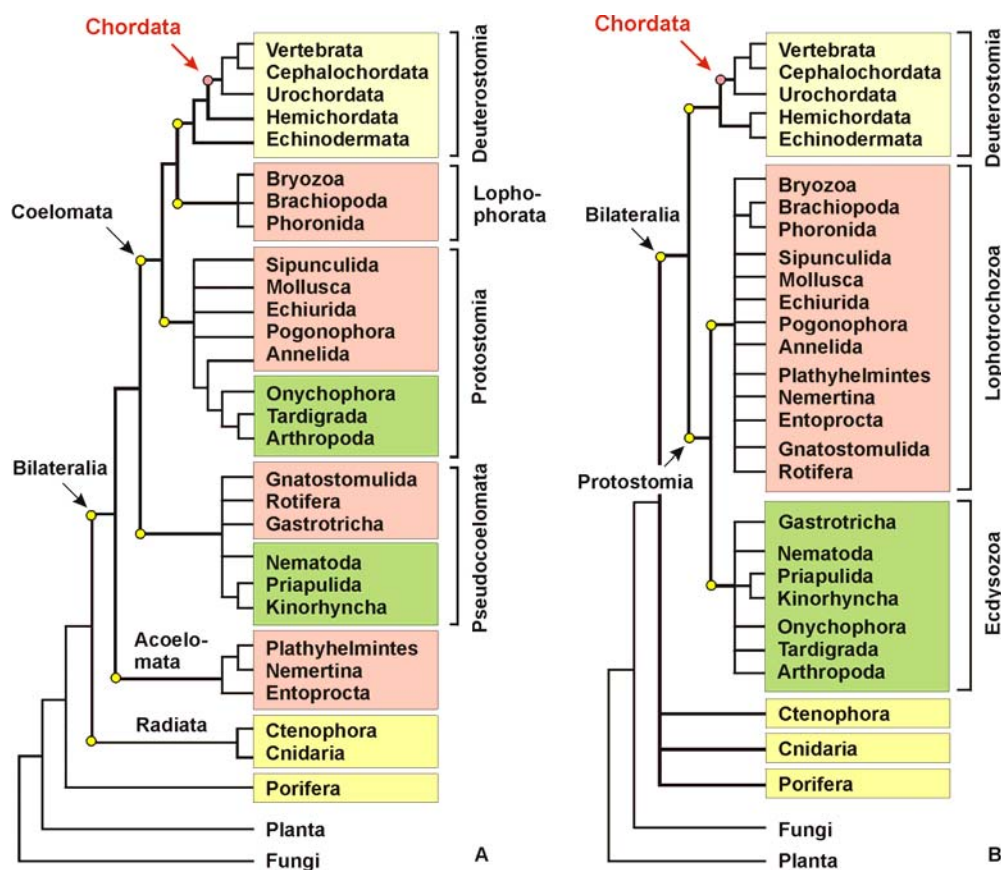


Рис. 2. Два погляди на філогенію багатоклітинних (Metazoa) та місце хордових в системі тваринного світу. (А) — традиційна схема, основана на морфології, в адаптації Гімана; (В) — філогенія за даними молекулярної генетики (за: [28], “вертикальний” порядок наведення типів тут змінено для узгодження лівого і правого рисунків).

Генетика. Вагомі зміни у погляді на систему тваринного світу останніми роками внесла генетика, зокрема, аналіз послідовностей 18s рибосомної ДНК [28, 54, 84, 100, 102 та багато ін.]. Результати порівняння традиційних, основаних на морфології, схем родоводу основних груп тварин та сучасних схем, основаних на генетичних даних, представлено на рис. 2.

Як видно, між цими двома схемами існують суттєві відмінності, зокрема, у визначенні обсягу та структури родинних стосунків близьких до хордових груп – типових первинноротих, псевдоцеломних, ліняючих тощо. При цьому обсяг вторинноротих (у межах сучасної фауни) скоротився до хордових, голкошкірих і напівхордових, з яких останні дві групи формують кладу “Ambulacraria”. Ця схема у загальних своїх рисах є усталеною, і різночитання стосуються лише статусу окремих груп (для огляду див.: [12, 54]).

З цієї частини можна зробити такі висновки:

- хребетні формувались у надрах розвитку інших типів тварин та інших планів будови,
- структура родинності типів свідчить про багатостанність формування хребетних,
- ознаки хребетних формувались як адаптивні варіанти в межах хордатного типу.

Поняття і статус проміжних та стовбурових груп

“Проміжні” групи не дають спокою і креаціоністам, і класифікаторам (теж творцям). До проміжних відносять ті групи, описи яких не вкладаються у діагноз відомих таксонів. Розвиток мореплавства породив сумніви щодо незмінності списку і обсягу відомих таксонів. Новим групам не було місця у старосвітській системі. Ліней [66] для таких “створив” спеціальні таксони, зокрема: клас амфібій, куди відніс усіх “гадів”, і ряд bestій (ссавці), куди разом зі свинями включив броненосця, їжака, крота, землерийку, опосума.

Якщо подивитись на кладограму, яка являє собою максимально об’єктивний виклад системи наших знань про біологічне (зокрема, таксономічне і морфологічне) різноманіття живого, ми побачимо дивну річ. Всі систематичні групи, окрім лише тих, що знаходяться на вершинах дерева життя, є проміжними по відношенню до будь-якої суміжної систематичної групи (рис. 1).

І це не випадково. Ми, попри свої шрами, лисини та інші апоморфії з гомоплазіями, є проміжними між прашурами-антропоїдами і нащадками-гуманоїдами. Немає сумніву, що ланцетник зберігає у своїй будові низку “унікальних для хребет-

них плезіоморфій” [перепрошуємо за каламбур]. Проте за суттєвими морфологічними й анатомічними ознаками (хорда, нервова трубка, міомери і зяброві щілини, ендостиль і печінковий виріст, нефридії і напрям кровотоку) він – безсумнівний представник еухордат. Тобто власне хордових (Euchordata), без покривників [7].

Можна показати, що міксини – те, що “втєкло від ланцетників, але не добігло до акул”, а акули “застрягли” десь між міногами і карасями. Амфібії – окрема пісня, співана ще Лінеєм (див. вище), який об’єднав у такий клас (клас!) всіх не-риб, не-птахів і не-звірів, тобто “гадів”. І так по всьому дереву життя. Суцільні переходи.

Можна також доводити, що качконіс – це рідкісний плазун (є низка відомих плезіоморфій) або збочений птах (кілька не менш відомих гомоплазій), можна пропонувати вважати його ще одним класом (що теж було) [16]. Проте його місце на кладограмі хребетних – у корені стовбура ссавців – від цього не зміниться.

Стовбурові групи та межі типу. Все відоме таксономічне різноманіття, нанесене на філогенетичне дерево, можна розділити на два типи груп: кронові та стовбурові. Ця концепція введена Джеферісом [59]. До кронової групи належить той елемент філогенетичного дерева, що складається із рецентних і вимерлих таксонів, які всі об’єднані

одним спільним нині існуючим предком, тобто нижня межа кронової групи визначається її найбазальнішим рецентним представником. Стовбурова група об’єднує цілком вимерлі клади, певні таксони яких можуть бути предками кронових груп. Концепція кронової та стовбурової груп важлива для розуміння меж певного таксону (в даному варіанті – типу) та номенклатурного статусу викопних форм (рис. 3).

Проблема стовбурових груп не хвилює неонтологів, які займаються лише рецентними таксонами. Проте, перед кожним філогенетиком, що починає шукати підтвердження своїм кладистичним побудовам у палеонтологічному літописі, постає питання – якого номенклатурного (систематичного) статусу надавати викопним зразкам, що утворюють стовбурові групи? Якщо таксони, схематично зображені нами як стовбурові групи Типу 1 (група II на рис. 3) визначаються набором унікальних синапоморфій (ключова ознака) та автоматично включаються в межі цього типу, то як трактувати стовбурові види, що не підпадають під його діагноз, хоч є його предками (група I)? В багатьох випадках їм надається статус окремих типів (наприклад *Vetulicolia*, *Lobopodia*), та не через унікальний план будови, а через неможливість однозначно і чітко їх класифікувати...

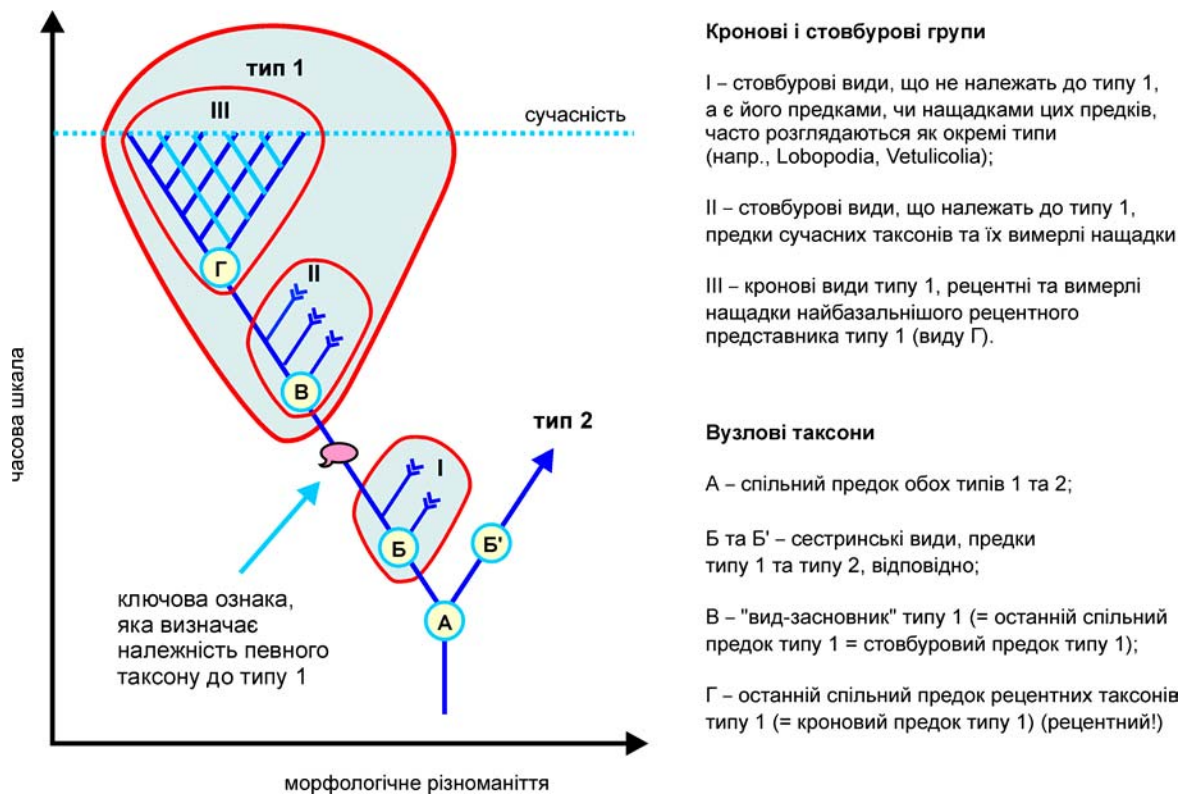


Рис. 3. Графічний зміст та співвідношення понять кронових і стовбурових груп на прикладі філогенетичних взаємовідносин двох гіпотетичних типів (тип-1 і тип-2); А...Г — ключові таксони, що є вихідними в еволюції окремих кронових і стовбурових груп (за [37, 96], зі змінами).

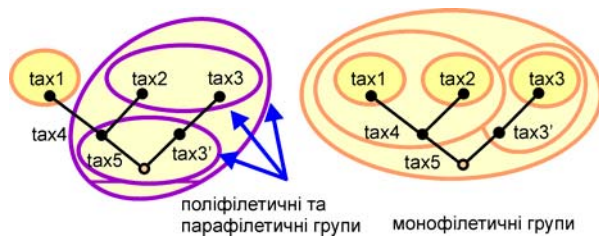


Рис. 4. Ілюстрація поняття таксону як монофілетичної групи. Ліворуч – приклади парафілетичних та поліфілетичних груп, які не мають власних ознак спеціалізації (апоморфій). Праворуч – можливі монофілетичні групи: основних їх – 5 (окрім 3³=3), що відповідає сумі з числа кінцевих гілок кладограми (таких 3) та кількості точок їх розгалуження, або нод (таких 2).

Поняття таксону у філогенетиці визначається через монофілію: таксон – це клада, визначена через апоморфії [23, 30]. У класифікаціях існує чимало груп, що відповідають не таксону, а певному екоморфологічному типу (напр., “риби”) або еволюційному рівню (“нижчі хордові”). Діагнозом будь-якого таксону є набір унікальних ознак спеціалізації (апоморфій), і вже потім до діагнозу таксону можна включати плезіоморфії (для стовбурових груп це часом є нормою). Очевидно, що поняття “риба”, яке обіймає всіх первинноводних хребетних, не має жодної унікальної ознаки, яка б відрізняла його від, скажімо, тетрапод.

Такими ж збірними залишаються й інші групи хордових, яким тут надано ранг надкласів чи класів: первинноводні (Anamnia), безщелепні (Agnatha), хрящові риби (Chondrichthyes), земноводні (Amphibia) тощо [15], годі вже казати про плазунів (Reptilia) та “нижчих хордових” (Protochordata). Варто зазначити, що родинні стосунки в межах цих і подібних їм систематичних груп дотепер дискутуються, і у цій праці деякі з таких груп (напр., “безщелепні”) прийнято у традиційному розумінні їхнього обсягу.

Приклади збірних і монофілетичних груп показано на рис. 4. “Безхребетні”, “нижчі хордові”, як і розглянуті далі “хордові безхребетні” та багато інших класифікаційних груп (риба, фауна) не є монофілетичними і не визначаються через унікальні ознаками (=апоморфії). Не мають таких ознак і численні стовбурові (стемові) групи, які, на відміну від кронних груп, добре визначаються лише описово, проте є не повними кладами, а лише фрагментами клад (напр., нижчі хордові)⁶.

З цієї частини можна зробити такі висновки:

- “проміжні” групи – не виняток, а правило, тобто дуже поширене в природі явище;
- проміжними є групи, для яких нами не передбачено місце у наших класифікаціях;
- проміжний характер груп визначається збереженням у цих груп яскравих плезіоморфій.

⁶ Доволі часто обсяг таких груп можна визначити лише при арифметичних вправах типу: Pisces = Vertebrata – Tetrapoda.

Хордові безхребетні

Поняття вторинноротих. Загально визнано, що хордові відносяться до групи вторинноротих, Deuterostomia. В її обсяг разом із хордовими включають також типи напівхордових (Hemichordata) і голкошкірих (Echinodermata), форонід (Phoronida) та брахіопод (Brachiopoda), які разом утворюють групу Phoronozoa [79]. Відношення інших груп до цього надтипу суперечливе, проте нерідко сюди включають також погонофор (Pogonophora) і щетинкощелепних (Chaetognatha), а також чудернацьку і надзвичайно просто побудовану *Xenoturbella* в якості типу Xenoturbellida.

Традиція відносити Pogonophora та Chaetognatha до вторинноротих особливо виразна у працях Догеля і його послідовників [6, 9, 19]. Нещодавно погонофор (разом з вестиментіферами) “повернули” у лоно аннелід (Annelida) аж до зниження їхнього рангу до однієї з родин поліхет [70, 84]. Щетинкощелепних також виключили з Deuterostomia: перші молекулярні філогенетичні побудови показали, що щетинкощелепні належать до гілки “линяючих” (Ecdysozoa) [95] і походять від нецеломних тварин незалежно, що узгоджується із припущенням про їхню певну схожість з цефалоринхами [18].

Останнє – результат так званої “long branch attraction”, викликаний наявністю численних унікальних але негомологічних послідовностей в ДНК обох груп (Chaetognatha і Ecdysozoa), що не свідчить про їхню філогенетичну близькість. Палеонтологи [93] зближують щетинкощелепних з кембрійськими і ранньордовіцькими протоконодонтами (які не мають нічого спільного із справжніми конодонтами, окрім зовнішньої подібності їх решток), тоді як неонтологи залишаються суперечливими у своїх припущеннях: чи то розміщуючи щетинкощелепних “десь” серед первинноротих [73], чи то об’єднуючи їх в межі групи Gnathifera [79], разом з Gnathostomulida, Micrognathozoa, Rotifera та Acanthocephala.

Що стосується *Xenoturbella*, то її відносили до плоских червів [10], молюсків [63], вторинноротих [34]. Остання праця на цю тему залишає питання про приналежності цього дивного роду до певного типу відкритим [64].

Отже, обсяг таксону вторинноротих і, звісно, перелік можливих найближчих родичів хордових обмежений лише двома групами (типами) – напівхордовими (Hemichordata) та голкошкірими (Echinodermata). Разом ці три групи характеризуються певним набором ознак, які входять до характеристики Deuterostomia, хоча властиві не всім їх сучасним представникам, оскільки частина з них була змінена у процесі подальшої еволюції. Відмінності вторинноротих від інших (зокр., первинноротих) є дуже глибокими, і закладка таких ключових ознак була зміщена на ранні стадії розвитку яйця і личинки (табл. 1).

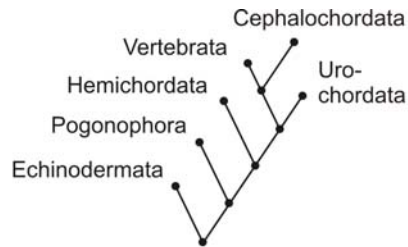
Таблиця 1. Відмінності вторинно- від первинноротих

Ознака	Первиннороті	Вториннороті
Дробіння яйця	спіральне	радіальне
Детермінація	рання детермінація	здатні до регенерації
Личинка	трохофора	торнарія
Рот	на місці бластопора	вторинний
Целом	схізоцельна закладка	ентероцельний
Мезодерма	первинна мезодермальна клітина	стілки целомних мішків

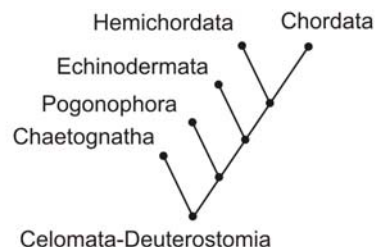
Сестринські групи хордових. Різноманіття точок зору щодо місця хордових в системі вторинноротих відтворено на рис. 5. За класифікаціями, що базуються на морфології, найближчою до хордових групою є напівхордові, зокрема, клас кишководишних (Enteropneusta). Така ж точка зору присутня у більшості класифікацій (у т. ч. в 4-х із 6-ти представлених на рис. 5), і Нільсен для пари Enteropneusta + Chordata [76, 80] пропонує визнати групу Cyrtotreta.

Проте ця точка зору не єдина. Так, Джефері [59] найближчими до хордових вважає голкошкірих, і виводить їх із псевдо-колоніальних шупальцевих напівхордових. Малахов [17], навпаки, розносить голкошкірих і хордових у дві різні гілки вторинноротих: перших він об'єднує з напівхордовими, фактично визнаючи монофілію групи Ambulacraria (*sensu* Nielsen: див. рис. 6), а других (хордових) об'єднує із погонофорами, обґрунтовуючи їхні близькі стосунки.

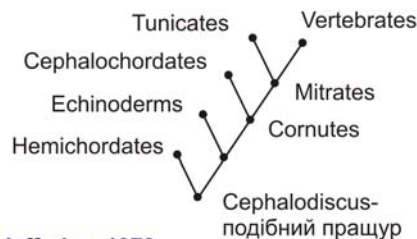
Варто зазначити, що всі такі реконструкції базувались на аналізі лише однієї системи ознак: переважно морфологічних особливостей личинкових стадій та їх онтогенезу, не завжди коректно поданих з огляду на засади кладистики. Так, Барингтон [32], подаючи гіпотезу розвитку личинкових стадій вторинноротих шляхом неотенії та зміни типів живлення дорослих, припускав багаторазову зміну плезіоморфних ознак апоморфними і навпаки. Догель [6] приймав ту саму гіпотезу, посилюючи її аналізом целомів.



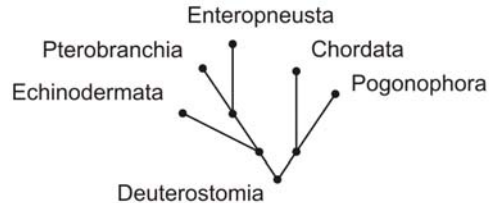
Barrington, 1965



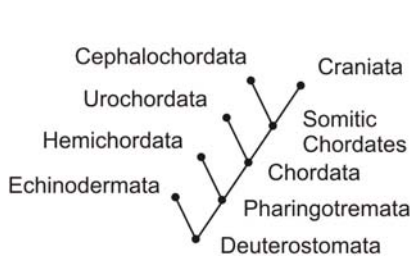
Догель, 1975



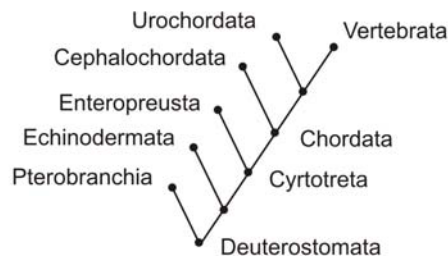
Jefferies, 1979



Малахов, 1982



Schaeffer, 1987



Zrzavy et al., 1998

Рис. 5. Місце хордових (Chordozoa) у системі вторинноротих згідно з різними філогенетичними схемами, основаними на морфологічних особливостях тварин. Синонімія вживаних назв: Acrania = Cephalochordata, Tunicata = Urochordata, Hemichordata = Enteropneusta + Pterobranchia (за: [7], зі змінами; також див.: [100]).

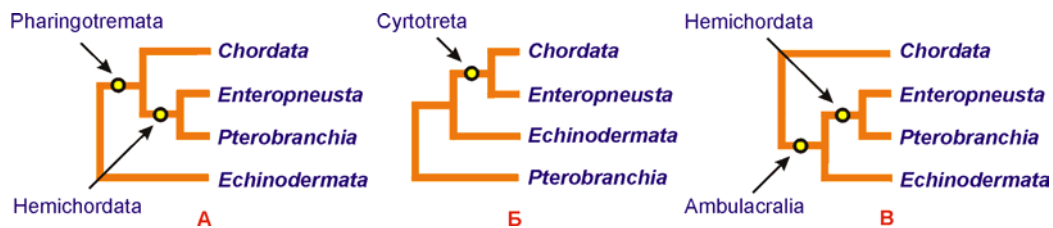


Рис. 6. Три гіпотези родинних стосунків напівхордових (Enteropneusta & Pterobranchia) відносно типу хордових та типу голкошкірих. А — традиційна система [6 та ін.], що оснований на морфології та морфогенезі і визнає групу фаринготрема, Б — модифікована система, яка оснований на морфологічних ознаках і визнає збірність типу напівхордових та реальність групи цитотретів (за: [76, 102]; В — схема, побудована на основі дослідження рибосомної ДНК, і в якій визнають кладу амбулакралів [28, 102]; у версії Камерона [38] Enteropneusta розглядаються як анцестрари всіх вторинноротих і як група, в межах якої сформувалися Pterobranchia.

Найбільш екстравагантними є гіпотези Малахова [17] (*post Cuvier*) про походження хордових від анелід (зокрема, погонофор) шляхом дорзовентральної інверсії, а також Єнсена про виникнення хребетних від немертин [60, 61]. І, хоча гіпотеза Малахова про перехід від плану будови дохордових тварин до хордових через зміщення осей тіла і дотепер приймається [86], можлива й інша інтерпретація: зокрема, через перерозподіл нервової тканини та зміщення серця [51], а також через зміщення топографічного центру тіла до хвостового стебла у зв'язку з розвитком останнього [7]. Попри всі заперечення [92], гіпотезу Єнсена розвиває Дзік [50], який, поєднуючи вендських діплеврозой *Dickinsonia*, немертин і кембрійських *Yunnanozoon*, пояснює таким чином походження спинного розташування нервової системи та наявність внутрішніх зябер у хордових.

Однією з найбільш виважених є схема таксономії, запропонована Нільсеном [76, 79] і розвинута Зржавим із колегами [102] на підставі клади-стичного аналізу 276 морфологічних ознак, проте в цій та подібних суто таксономічних схемах майже не аналізуються вісі тіла і плани будови.

Геміхордати (Hemichordata). Їх звичайно розглядають за межами типу Chordozoa і називають "хордовими безхребетними" [11, 15]. До цього типу належать два класи морських тварин: кишководишні (Enteropneusta) і крилозяброві (Pterobranchia). Перші представляють собою вільноживучих червоподібних істот, що мешкають у норках, другі — дрібні колоніальні тварини, що живуть у створених ними будинках-грубках. Ці два класи сильно відрізняються один від одного, і схожість між ними переважно — плезіоморфна (зокрема, за будовою личинки торнарії, а також за наявністю двох нервових тяжів).

Ця плезіоморфність дозволяє розглядати геміхордат (а саме кишководишних) як анцестральну групу для всіх вторинноротих [38]. Зокрема, личинка напівхордових не відмінна від личинок інших вторинноротих (зокрема, від личинок голкошкірих), а здатність крилозябрових до живлення "органічним дощем" за допомогою щупалець-лофофорів свідчить про їх спорідненість з іншими

лофофоратами, яких розглядають як одну із сестринських груп вторинноротих [28, 84]. За низкою суттєвих морфологічних ознак ця група виглядає ближчою до хордових, ніж голкошкірі, а тим паче — погонофори [6, 7].

За класифікацією, прийнятою тут, цей тип разом із хордовими формує групу Pharingotremata, хоча останнім часом набули поширення ще дві гіпотези: "цитотретна" і "амбулакральна" (рис. 6). За останньою, напівхордових виключають з імовірних прашурів хордат і зближують із голкошкірими [17, 35, 38, 100], визнаючи тим самим кладу Ambulacraria [28, 102]⁷.

Система хордових

«Чому шакал більш схожий на лисицю, ніж на кішку, на будь-якого звіра — більше, ніж на муху, на муху — більше, ніж на мухомор? ... звідки ця убутна подібність, що дозволяє об'єднувати близькі види в роди, роди в родини і так до царств?» (П. Пучков, 2001).

Будь-яка класифікація є спрощенням наших уявлень про структуру родинних стосунків аналізованих груп [69]. Кожне таке спрощення спотворює реальну ситуацію, і його єдиною перевагою є можливість відтворення (і розуміння) основних рівнів ієрархії таксонів. Крім того, неможливість повністю відобразити родинні зв'язки за допомогою "лінійських" таксонів призвела до виникнення т. зв. філогенетичної класифікації та розробки ФілоКоду [39].

Суть останнього, якщо коротко, полягає у безранговому найменуванні кожної класифікаційної одиниці філогенетичного дерева. Останнє дозволяє уникнути проблеми обмеженого числа таксономічних рангів та не підвищувати штучно ранги викопних форм (напр., в деякий момент своєї історії вид був сестринським до іншого виду того ж роду і одночасно родоначальником нового типу).

⁷ Взагалі є протиріччя молекулярних (таксономія кронових груп) і морфологічних даних (реконструкція плану будови), яке можна уникнути визнанням того, що ранні вториннороті за планом будови були подібними до кишководишних. На це прямо вказують Шу з кол. [89]: "Зяброві щілини були втрачені всіма сучасними ехінодерматами, і також немає жодного ясного сліду ендостилія в цьому типі".

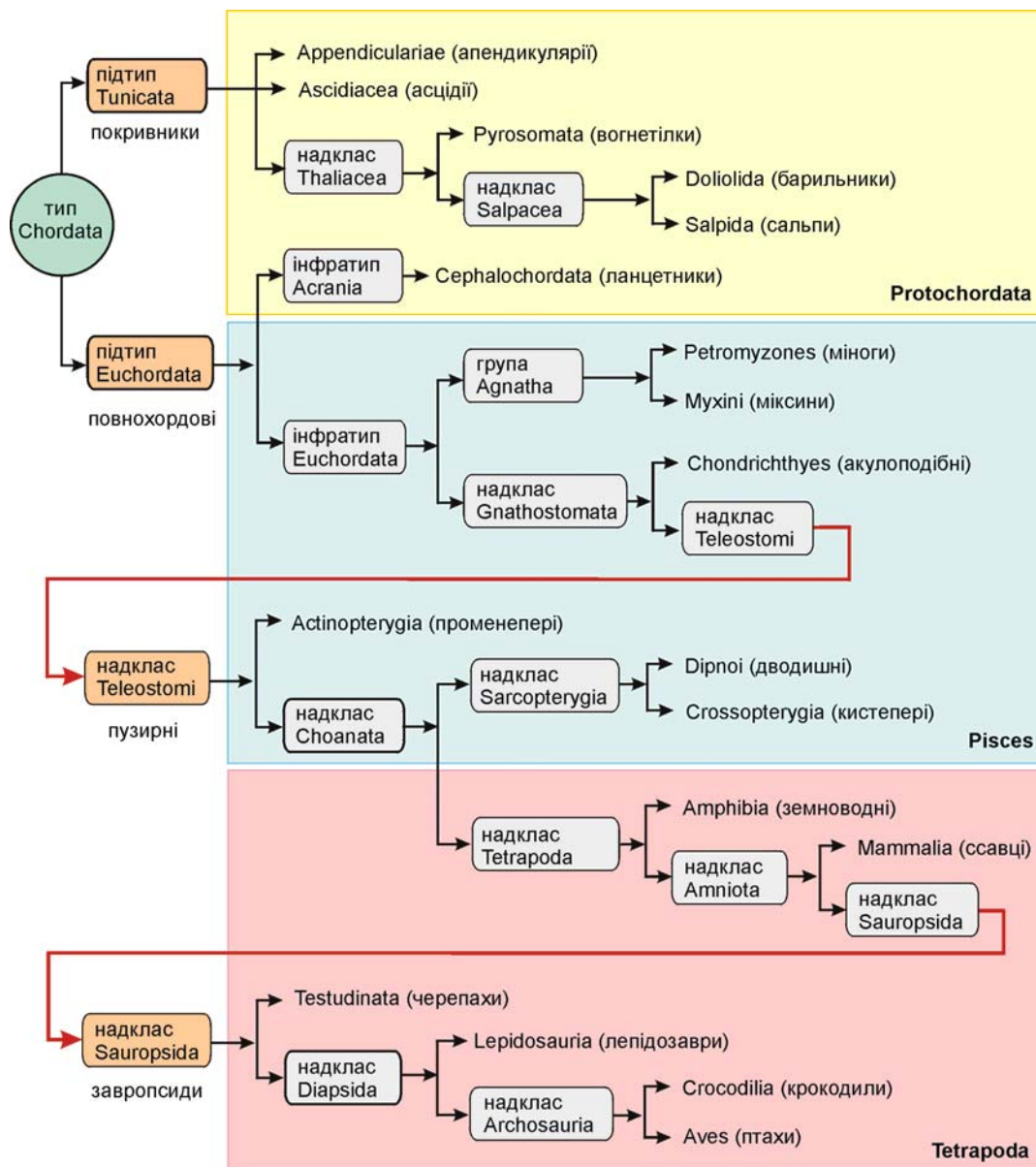


Рис. 7. Родинні стосунки сучасних груп хордових рангу класу згідно із розгорнутою схемою їх класифікації (за: [8], зі змінами). Назви класів (підкласів) розміщено на кінцевих гілках, назви надкласів подано у рамках. Три виділені кольором групи класів відповідають трьом шаблям еволюційної диференціації хордових: нижчі хордові (Protochordata), рибоподібні (Pisces) і наземні хребетні (Tetrapoda).

Традиційна класифікація. За найпростішими класифікаціями тип хордових обіймає три великі групи: нижчих хордових (Protochordata), рибоподібних (Pisces) і наземних хребетних (Tetrapoda). Перша представлена підтипами останні покривників (Tunicata) і безчерепних (Acrania), з яких є перехідною ланкою до “риб”. Ця друга група – “риби” – представлена круглоротими (Cyclostomata), хрящовими (Chondrichthyes) і кістковими рибами (Osteichthyes), а в межах останніх розрізняють променеперих (Actinopterygii) і лопатеперих (Sarcopterygii). Останні є перехідною ланкою до третьої групи – тетрапод. Загалом ця схема таксономії включає 3 підтипи і 15 класів (вкл. 4 вимерлі класи) [22].

Прийнята тут схема родинних стосунків кривих груп хордових на рівні класів і підкласів показана на рис. 7. Окрім проблеми подолання неправильних (але усталених!) поглядів на структуру родинних взаємин основних груп хордових, існує не менша проблема відносності таксономічних рангів. Клас у тетрапод – не те, що клас у голкошкірих, годі казати про членистоногих. У нашому випадку (див. рис. 7) поняття “надклас” відповідає семи (!) різним рівням таксономічної ієрархії, яка веде до птахів.

Очевидно, що надання того чи іншого рангу певній систематичній групі – данина традиції. Ще у класифікації К. Ліннея було вжито побутові поняття “звір”, “птиця”, “риба”, “гад”, що мали ранг

класів [66], звідки вони у тому ж обсязі перейшли у сучасні класифікації. Попри очевидну необхідність приведення системи до одного масштабу, наразі ніхто не береться називати птахів підкласом плазунів (або лише архозаврів), натомість самих плазунів все частіше представляють як групу класів, у тому числі черепах (Parareptilia), лепідозаврів (Lepidosauria, вкл. Squamata) та архозаврів (Archosauria) [8, 67].

Ієрархія ознак хордових. Хордові відрізняються від усіх інших типів низкою унікальних ознак (рис. 8), які забезпечують їм можливість неповторного еволюційного розвитку групи. За класичними схемами [22], хордовим властиві 8 ознак, показаних на рис. 8. Проте, цей набір включає як власні ознаки, так і ознаки більш обсяжних таксонів. Окрім того, до ознак типу часто включають ті, що визначають групу у філогенезі, але не властиві всім її сучасним представникам (наприклад, зябра і хорда). Тому традиційний набір ознак хордових треба диференціювати за таксономічними рівнями (мірилами).

Як йшлося вище, існує три концепції обсягу хордових. У широкому розумінні (Pharingotremata) цей тип включає 4 групи – Vertebrata, Tunicata, Acrania та Nemichordata. У прийнятому тут “середньому” визначенні – названі групи, окрім Nemichordata; у найвужчому (Craniota) – тільки повнохордових (Euchordata = Acrania + Vertebrata). Кожний з трьох наведених далі блоків ознак маркує певний етап філогенезу вторинноротих у напрямку вертебрат (за: [7], зі змінами):

Рівень 1. Pharingotremata (Chordata s. lato). Цей рівень визначається зачатковим станом ознак, які є ключовими у діагностиці хордових, у т. ч. зміною зовнішньої фільтрації на глоткову. Це, насамперед, такі 4 ключові ознаки:

- *є осьовий скелет*, представлений хордою. Звичайно у дорослих хорда редукована (Tunicata) чи заміщена хребцями (Vertebrata): частково (Pisces) чи повністю (Tetrapoda). Хорда формується як дорзальне відокремлення кишкової трубки, оточена сполучнотканинною оболонкою і відіграє опорну роль лише у нижчих хордових. Осьовий скелет легший за зовнішній, не заважає росту, пластичний з точки зору диференціації;
- *є глотка* (розширення переднього відділу кишки), що перфорована зябровими отворами. З глоткою пов'язані такі три структури, як ендостиль (див. далі), зябра і вісцеральний скелет, тобто ключові ознаки власне хордових, що визначає провідну роль типу живлення у формуванні цього типу. У подальшому глотка стає місцем формування органів дихання: зябер та легень;
- *зяброві щілини* мають різну функцію та морфологію. У нижчих хордових звичайно використовуються для фільтрації, у водних хребетних (анамній) – як дихальна структура, у наземних вони закладаються лише на час формування щелеп і середнього вуха. Зябра як орган дихання присутні у вигляді численних щілин (Cephalochordata), стигм (Tunicata), міхурів (Agnatha), низки почергових (Chondrichthyes) або групи прикритих кришкою дуг із зябровими пелостками (Osteichthyes);

- *нотохорда, або стомохорд* – прототип осьового скелету, який замінює “гідростатичний скелет” на основі целому. Формується як непарний виріст спинної частини кишечника, у геміхордат – як пустотілий виріст глотки у комірцевому відділі, що проникає в хоботок. Функція полягає у опорі для головного відділу тіла.

Рівень 2. Chordozoa (Chordata vera). Всі ознаки власне хордових добре представлені лише на личинкових стадіях, позаяк у дорослому стані ступінь їх розвитку дуже різний. Основою личинкових ознак є формування хвостатого пуголовка, а ознак дорослих – розвиток глотки та її похідних. Ознаки хордових у найпоширенішому розумінні їх обсягу (Tunicata + Euchordata) такі:

- *ендостиль* – спеціалізований відділ глотки, розміщений на її дні (Acrania, Tunicata, личинки Agnatha), що виконує функцію продукування слизу, травних ферментів та деяких (ростових) гормонів і є основним органом травлення у фільтраторів. У Craniota ендостиль змінює функцію травної залози на гормональну;
- *центральна нервова система* у вигляді спинної трубки ектодермального походження. Трубка формується в час ембріогенезу з ектодерми і має в середині порожнину – невроцель, виповнену рідиною. У нижчих хордових (Tunicata) вона спрощується до 1–2 гангліїв, у вищих розвивається головний мозок (Vertebrata)⁸;
- *хорда* входить у склад рушійного (хвостового) відділу тіла, продовжуючись вздовж кишечника у тулубний відділ; зберігається закономірно лише на личинкових стадіях (якщо такі не втрачені); фактично формується триада взаємозалежних ознак: хорда, м'язи (стрічки або міомери) і нервова трубка;
- *напрямок току крові*: кров тече по власних судинах (тобто кровоносна система замкнена) вперед по черевному боку біла та в напрямку хвоста зі спинного боку⁹; у Tunicata ймовірно вторинне спрощення кровоносної системи і перехід до лакунарного типу будови.

Рівень 3. Euchordata (Chordata s. str.). Ознаки власне хордових, тобто головохордових і хребетних (Acraniata + Vertebrata), пов'язані з сегментацією тіла (міомери, нефридії) і відповідним розвитком хвостового стебла (а, отже, хорди і нервової трубки). Підвищення загальної рухомості у цій кладі супроводжується диференціацією серця, формуванням плавців і мозкових пузирів:

- *серце* як пульсуючий відділ кровоносної системи на черевному боці; у більшості хордових будова серця ускладнюється до 2–4-камерного органу, що не тільки штовхає кров по судинах, але й розділяє потоки венозної та артеріальної крові;
- *нефридійний тип* видільної системи; його основними елементами є трубчасті нефридії, що є каналцями для виведення продуктів білкового обміну з целому у середовище. Припускається, що основою формування нефридій послужили цедомодукти (пори целомних порожнин); нефридії сходяться у єдину протоку;

⁸ У “безхребетних” центральна нервова система розташована переважно на черевному боці тіла і є гангліозною.

⁹ Ця ознака – одна з ключових у гіпотезах про переверот плану будови хордових [17]: перикард – з лівого боку, целомодукти відкриті на череві, кров тече вперед з черевного боку.

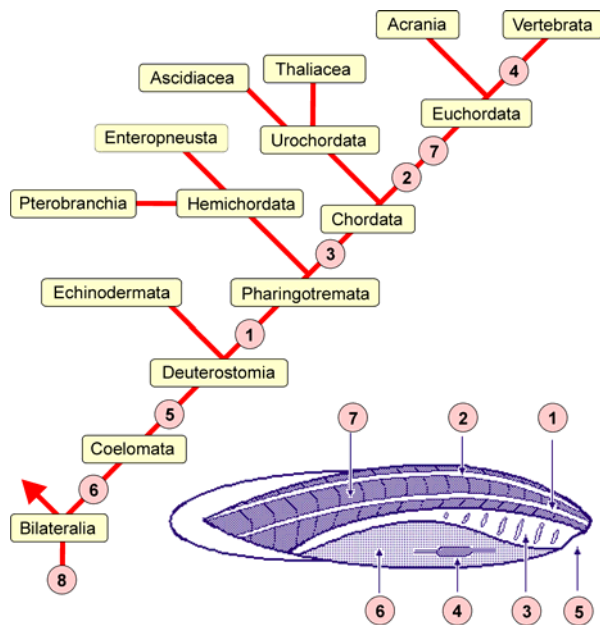


Рис. 8. Розподіл традиційних діагностичних ознак Chordozoa [22] на родоводі вторинноротих: 1 – хорда та її похідні, 2 – нервова трубка, 3 – глотка з зябрами, 4 – серце з черевного боку, 5 – вторинний рот, 6 – целом, 7 – сегментація тіла, 8 – двобічна симетрія (за [7]).

- **метамерія:** визначається поsegmentним розміщенням м'язів, зябер, хребців, спинних і головних нервів, нефридів; порушена біля кінцівок, щелеп тощо; в основі метамерії – сегментація третього (тулубного) відділу целому: повна у хвостовому відділі тіла і неповна – у головному і грудному відділах;
- **нервова трубка** є ключовим елементом плану будови повнохордових, вона продовжується вздовж всієї хорди і міомерного комплексу, забезпечуючи останній іннервацією (рухомі і чутливі нерви);
- **хорда** йде через все тіло і зберігається протягом всього онтогенезу (від личинкової стадії до дорослого віку), але у більшості Gnathostomata витісняється хребцями, що розвиваються в сполучнотканинній оболонці хорди з мезодерми; гомологія нотохорди хордових і стомохорди напівхордових сумнівна;
- **хвостове стебло**, що формується на основі сегментованого третього відділу целому, набуває функції рушійного органу, який у більшості анамній є основним органом руху, і лише у наземних хребетних (Tetrapoda) втрачає цю функцію, видозмінює свої функції (напр., балансир чи хвостовий орган) або редукується.

Перелічені три блоки ознак є діагнозами відповідних систематичних груп та основою відповідних кладистичних реконструкцій. Розподіл ключових ознак на родоводі Chordata показано на рис. 8. Всі ці ознаки не виникли одночасно, а формувалися поступово, протягом всієї еволюції вторинноротих. Серед сучасних форм у найближчому до вихідного стану ознаки хордових збереглися у кишководишних (Enteropneusta). Як і кожна “перехідна” група, останні мають комплекс ознак, що включають як ознаки еволюційно попередньої групи (вториннороті загалом), так і ознаки, що увійшли до плану будови хордових.

Ознаки вищих таксонів. Окрім перелічених ознак, хордовим властиві й інші риси, які визначають їх належність до значно більш обсяжних таксономічних груп, проте які нерідко включають у діагноз самих хордових. Такими ознаками для типу хордових є [6, 7, 15, 17]:

- **багатоклітинні, тришарові, двобічні, целомні** – ці ознаки визначають належність хордових до відповідних підрозділів тваринного світу і коментарів не вимагають. Двобічність (через тіло можна провести лише одну площину симетрії) забезпечила хордовим розвиток рухової активності, а целомність (розвиток вторинної порожнини тіла) – збільшення розмірів тіла;
- **ранні стадії розвитку яйця і личинкові ознаки (торнарія)** є дуже характерними для дохордових і ранніх хордових: формування бластули шляхом радіального дробіння (у первинноротих – спіральне). Одночасно у вторинноротих відсутня рання детермінація розвитку бластомерів (табл. 1), і з яйця розвивається війчаста личинка (торнарія), проте у хордових відбувається заміна цієї личинки більш розвиненим пуголовком¹⁰.
- **вторинноротість** – ознака, яка визначає належність хордових до надтипу Deuterostomia. У вторинноротих первинний рот (бластопор) виконує функцію анального отвору, а дефінітивний рот закладається на протилежному боці тіла личинки (або зародка). Варто зазначити, що схожість таксонів за ознакою вторинноротості може бути гомопластичною, тобто виникати незалежно;
- **метамерія** – сегментація тіла дозволяє збільшувати їхні розміри та досягати подальшої спеціалізації окремих сегментів. Первинними у всіх вторинноротих є три сегменти тіла, що відповідає первинній сегментації целому на 3 відділи¹¹. Подальша метамерія у хордових проявляється у структурі периферійної нервової системи (спинномозкові нерви), міохордального комплексу (м'язи, судини), видільної системи (нефридії).
- **ентероцелія** – у вузькому розумінні – спосіб закладки мезодерми шляхом формування трьох пар вип'ячувань первинної кишки у вигляді кишеньок, кожна з яких має пору, що сполучає кожний целом із зовнішнім середовищем. Це т. зв. ентоцельний спосіб закладки целому. У широкому розумінні ентоцельність забезпечує характерне для хордових явище інвагінальності, тобто закладки (чи ускладнення структури) органів та їх систем шляхом різного роду випинань [7]¹².

До цього переліку ознак слід додати, що тіло хордових, як правило, не буває вкритим одношаровим війчастим епітелієм. Окрім того, видільні органи хордових (від найбільш простих видільних каналців у ланцетників до нирок хребетних), побудовані за єдиним принципом метанефридій, характерних і для інших целомат.

¹⁰ Показано, що апікальний орган торнарії може розглядатися як попередник головного мозку хребетних [78, 94].

¹¹ Вважають що самих сегментів тіла у дохордових було 4; при цьому подальшу метамеризацію 3-го целому у Chordata пов'язують із проникненням 3-го целому у 4-й сегмент, що у напівхордових виконував роль личинкового “якоря” (у кишководишні) або стебельця у дорослих (крилозяброві) [17].

¹² Останнє характерно і для інших вторинноротих. Зокрема, цим шляхом (з 2-го лівого целому) розвиваються шупальця-лофофори у крилозябрових (Pterobranchia) та амбулакральна система у голкошкірих (Echinodermata).

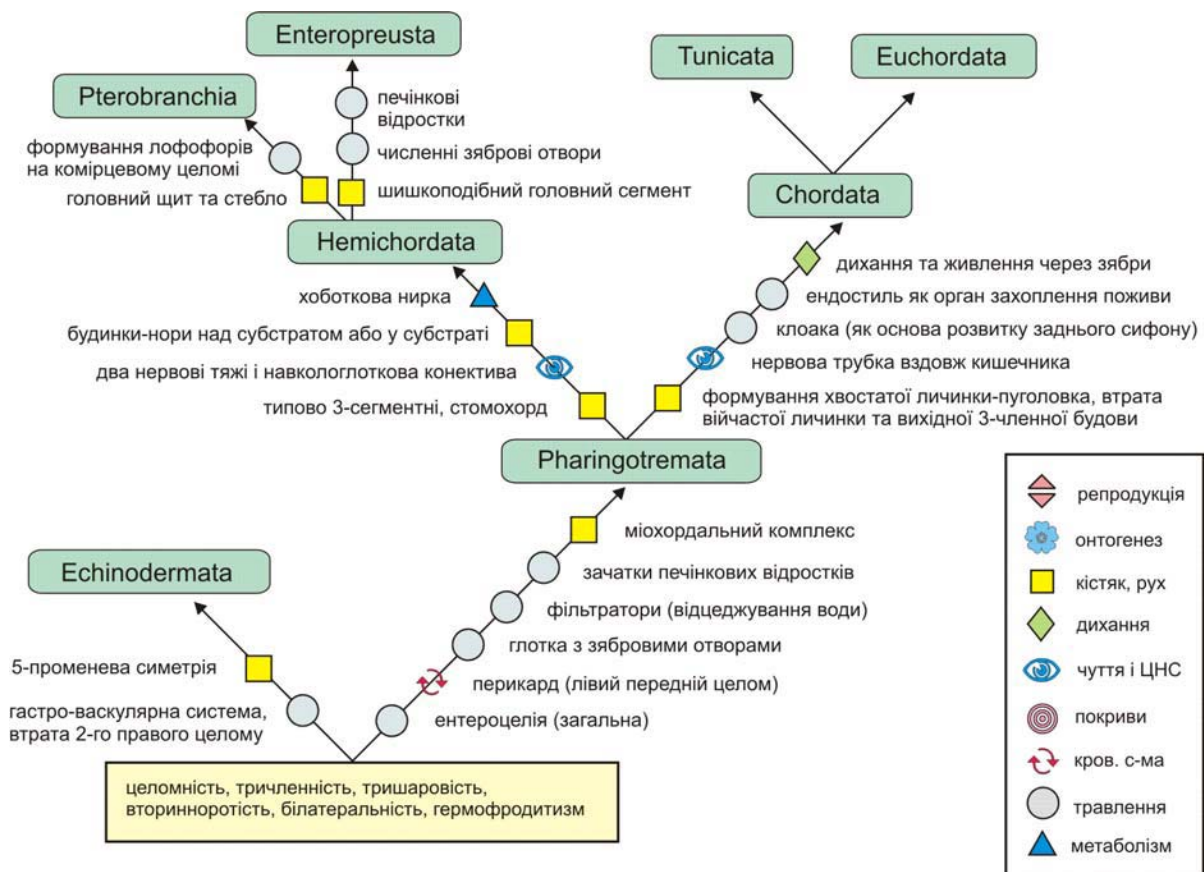


Рис. 9. Імовірні родинні стосунки дохордових і ранніх хордових тварин на підставі аналізу розподілу ключових діагностичних ознак хордових (описи ознак і пояснення – в тексті). Легенда містить 9 груп ознак, проте на наведеній частині кладограми закономірно проявляється лише частина цих ознак (див. текст).

Низи кладограми хордат

"Існують деякі фундаментальні філософські й емпіричні відмінності між симуляціями фіктивних таксонів та і їхніми ДНК-послідовностями, з одного боку, і реально існуючими таксонами та особливостями їхніх секвенцій, з іншого боку" (Miyamoto, Cracraft, 1991: 11).

Мова йде лише про "кранові групи" (*sensu* [59, 71]), проаналізовані із усіма головними засадами кладистики [2, 23]. Реконструкції базуються на ознаках лише сучасних таксонів, без аналізу стемових груп, повна реконструкція ознак яких є неможливою (зокрема, звичайно залишаються невідомими ознаки онтогенезу, будова "м'яких" систем і органів). Докладний аналіз клад і порівняння різних схем кладогенезу буде наведено в наступних повідомленнях.

Результати проведеного нами аналізу кладогенезу хордових показано на рис. 9. На схемі наведено дані щодо рівнів морфологічної схожості 5 кранових груп: голкошкірих, обох груп геміхордат (кишководишні і крилозяброві) та двох груп хордових, а саме хвостохордових (=покривники) і повнохордових (головохордові і хребетні).

В аналіз включено лише морфологічні та загально-біологічні ознаки, що використовуються при описі цих таксонів у довідковій та навчальній лі-

тературі, а також ті ознаки, які характеризують плани будови та екоморфологічні типи.

Як видно (рис. 9), ключові зміни в ряду від плану будови вторинноротих до хордових торкаються лише половини систем (див. легенду). Максимум припадає на ознаки, функціонально пов'язані з травленням, а топографічно – з головним (глотковим) відділом тіла. Це яскраво засвідчує головні особливості цього етапу кладогенезу: видозміна типів живлення. Варто зазначити, що такий перехід мав бути жорстко зкорельований з підвищенням рухової активності та зміною функцій кишечника і його похідних (зокр., целому)¹³.

На другому за значимістю місці стоять ознаки, що пов'язані з рухом і які формують єдину плеяду з ознаками травлення. Врешті, ключовою ознакою стало формування пелагічних рухомих стадій, зокрема, "пуголовків". Весь процес розвитку хордових виглядає каналізованим [1, 26], і зовсім не тому, що аналіз ведеться в напрямку людини. В напрямку збільшення загального таксономічного різноманіття хордових.

¹³ Тут доречною є аналогія з формуванням у вищих хордових (Teleostomi) двох еволюційних гілок: легеневодишних (Chonata) та власне міхурних (Actinopterygia), а в межах останніх – відкритоміхурних і закритоміхурних риб.

Післямова до креаціоністів

Вважаємо за необхідне повторити деякі висловлені вище думки у стислій формі. Розуміння та усвідомлення цього дозволить нам звільнитись від частини догм, які є нашим примітивним знанням, приписаним нами ж вищій силі (природі), і які створюють штучні перепони на шляху до розуміння природи біорізноманіття.

1. Ми очевидно “закомплексовані” ідеєю існування у наших знаннях кількох стандартних планів будови тварин, і постійно та необґрунтовано переносимо наші побутові гастрономічні уявлення про оточуючий нас світ (побутові типи і побутові класи на кшталт “риби” чи “найпростіші”) у наукові концепції.

2. Кожну свою класифікацію живих об’єктів людина створювала зверху вниз, від себе і повсякденно відомих їй об’єктів – вниз за шаблями “драбини природи”, до черв’яків та гідр. Еволюція же йшла у зворотному напрямку, від простішого до складного, що визнано і у Дарвіна, і в Біблії. Поділ світу на людину і фауну, на хребетних та інших (тобто “безхребетних”) – історичний примітив, зручний у побуті.

3. “Проміжні групи” – результат нашого нерозумного втискання невідомих раніше об’єктів природи у створені нами ж на попередньому етапі власного незнання класифікації. Латимерія – таки риба, проте поняття “риба” – не класифікаційне, і ми незаперечно відносимо її до клади хоанових, тобто зовсім не до карасів.

4. Кількість “дозволенних” і вже випробуваних природою типів будови обмежена фізичними і біотичними умовами, і формування нових планів будови в умовах насичених живим екосистем є малоймовірним, що і визначає відносно невелике число існуючих наразі типів як планів будови. Типів настільки ж менше, ніж родів, наскільки особин більше порівняно з видами.

5. Тип – умовна категорія (а не об’єктивна реальність), і особливих ознак “типу” як таксономічного рангу чи як систематичної групи не існує. Птахів можна визнавати окремим типом, а можна лише одним з рядів архозаврів, що колись (років 50 млн. тому) і було, поки ця гілка живого не досягла свого сучасного розквіту. Її ознаки у своєму розвитку напевно були ознаками різновидів чи навіть вікових стадій архозаврів.

6. Шукати в Біблії природну класифікацію і нею обґрунтовувати власне розуміння (незнання) світу значить використовувати це унікальне джерело знань не за призначенням. Жодна наукова концепція не є дїєздатною, якщо не визнаватиме неперервність родоводу і відмінність нащадків від пращурів.

7. Все змінюється, і не варто думати, що хордові були завжди, і що завжди у Європі примати пасли унгулят. І що 10^x поколінь тому ми були такими, як зараз, і умови життя не змінилися. Було тут і море, і в ньому жила моховатка, і народила вона баланоглоса, який народила ланцетника, який народив міногу, яка народила акулу і ... зворотне довести неможливо. Інакше Авраам народив би тільки Авраама, ніяк не Ісаака.

Подяки. Висловлюємо щирі подяки всім учасникам конференції і особливо Дар’ї Корольовій, Павлу Пучкову, Олексію Корнюшину, Анатолію Лісовському та Віктору Турову за цікаві дискусії та цінні зауваження щодо основних положень цієї праці, а також Юлії Зізда за велику технічну допомогу при підготовці статті до друку.

Післямова до еволюціоністів

Молекулярні філогенії не показують, як різні плани будови з’явилися, кого тварини нагадували, як вони функціонували і в яких умовах вони мешкали (Shu et al., 2001: 419)

Розвиток власне наукової частини досліджень не є простим, і з прогресом досліджень кількість гіпотез, тобто припущень, явно не зменшується.

1. Розвиток традиційної (описової) систематики веде до зростання кількості нетипіфікованих груп, ранг і обсяг яких є умовними і визначаються свавіллям дослідників, проте перехід до ідеї Філокодів не є виходом з ситуації, оскільки в обох випадках поза увагою залишаються екоморфологія та плани будови.

2. Зміна класифікаційної парадигми – з типологічної на еволюційну – є ключовою подією у розвитку еволюційної біології, і головним найближчим результатом цього переходу необхідно вважати “девелопментальну” біологію, яка базується на пошуку закономірностей індивідуального розвитку та закономірностей формування ознак протягом онтогенезу і філогенезу, що в нашій країні майже не розвивається.

3. Ідея аналізу стемових (стовбурових) і кронових груп є надзвичайно перспективною для аналізу і дозволяє уникнути протиріч при порівнянні даних палеонтологів і класифікаторів з даними, отриманими лише при аналізі сучасних нам груп тварин, у тому числі даних порівняльних морфології та генетики.

4. Період існування типів визначається багатозначними цифрами, і очевидно, що ситуації, подібні до кембрійського вибуху, наразі не очікуються, проте і сам цей вибух, як багаторазово зазначав Гулд, був таким лише з огляду на віддаль у часі, а насправді тривав сотні мільйонів років – час не малий для формування основних планів будови метазоїв.

5. Поширене останнім часом захоплення дослідників молекулярною філогенетикою дає чимало важливих висновків щодо рівня родинності сучасних груп, проте не дає жодних підстав для аналізу еволюції плану будови хордових. Жодні результати такого аналізу не можуть бути використані для реконструкції морфологічного типу пращурів і їхніх еконіш, способів їхнього живлення та життєвих циклів.

6. Так само проблематичним залишається аналіз апоморфій у застосуванні до стемових груп, що особливо яскраво видно на прикладі ознак кишководишних: чи є вони синапоморфіями з лише хордовими, чи були в основі кладі вторинноротих і втрачені частиною їх (голкошкірими) – наразі ніхто не скаже.

7. Застарілість наявної у нас учбової та довідкової літератури з еволюційної біології та невисока обізнаність наших викладачів у сучасних проблемах дослідження викопних і сучасних форм (геносистематика, еводево, філгеографія тощо) ведуть до формування у студентів і молодих науковців вкрай примітивних уявлень про еволюцію хордових на рівні знань з “Буття” і зоології у викладі Наумова з Карташовим.

1. Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л. С. Труды по теории эволюции (1922–1930). – Ленинград: Наука, 1977. – С. 95–311.
2. Боркин Л. Я. Через кладизм к новой систематике // Принципы и методы зоологической систематики. – Ленинград, 1989. – С. 3–7. – (Тр. ЗИН АН СССР. Том 206).
3. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс–Традиция, 1999. – 640 с.
4. Гамбарян П. П. Способы движения как основа становления типа хордовых // Морфология млекопитающих и проблемы локомоции. – Ленинград, 1990. – С. 3–8. – (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Том 215).
5. Гилберт С. Эмбриологические механизмы эволюционных изменений // Гилберт С. Биология развития. В трех томах. – Пер. с англ. – Москва: Мир, 1995. – Том 3. – С. 294–324.
6. Дозель В. А. Основные этапы филогенетического развития животного мира // Зоология беспозвоночных. – Москва: Высшая школа, 1975. – 6-е изд. – С. 534–538.
7. Загороднюк І. Діагностичні ознаки типу Chordozoa та шляхи становлення хребетних тварин // Доповіді НАН України. – 1998. – № 8. – С. 168–176.
8. Загороднюк І. В., Покиньючерда В. В. Унификация научных названий высших таксонов хордовых животных (Chordozoa, Animalia) // Доповіді НАН України. – 1997. – № 11. – С. 160–166.
9. Иванов А. В. Об эволюции зародышевых листков // Зоологический журнал. – 1986. – Том 65, вып. 5. – С. 652–665.
10. Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria). Их происхождение и эволюция. – Ленинград: Наука, 1973. – 221 с.
11. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. – М.: Наука, 1978. – Низшие хордовые. – 167 с.; Иглокожие и полухордовые. – 163 с.
12. Корнюшин А. В. Критический анализ современных представлений о филогении многоклеточных животных // Вестник зоологии. – 2004. – Том 38, № 1. – С. 3–18.
13. Крапивный А. П., Радкевич В. А., Тихонова Н. И. Краткий зоологический словарь (2-е издание, перераб. и дополн.). – Минск: Изд-во “Высшая школа”, 1990. – 240 с.
14. Красилов В. А. Вавиловский вид как система // Эволюционные исследования. Вавиловские темы: сборник научных трудов. – Владивосток: БПИ, 1988. – С. 6–16.
15. Кэрролл Р. Происхождение позвоночных // Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: – Перевод с англ. – Москва: Мир, 1992. – Том 1. – С. 25–35.
16. Кэрролл Р. Эволюция // Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: – Перевод с англ. – Москва: Мир, 1993. – Том 3. – С. 141–168.
17. Малахов В. В. Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. – Москва, 1982. – № 5. – С. 42–47.
18. Малахов В. В., Адрианов А. В. Головохоботные (Cephalophyncha) – новый тип животного царства. – Москва: КМК Лтд., 1995. – 206 с.
19. Малахов В. В., Попеляев И. С., Галкин С. В. К вопросу о положении Vestimentifera в системе животного мира // Зоол. журнал. – 1997. – Том 76, вып. 11. – С. 1336–1347.
20. Мойсей. Буття // Біблія, або книги святого писма старого й нового заповіту. – Укр. біблійне т-во, 2000. – С. 1–56.
21. Моррис Г. Жизнь плоти. Библейская биология // Моррис Г. Библейские основания современной науки. – СПб.: Библия для всех, 1995. – С. 363–386.
22. Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных. – Москва: Высшая школа, 1979. – Том 1: Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные. – 333 с.
23. Павлинов И. Я. Методы кладистики. – Москва: Изд-во МГУ, 1989. – 118 с.
24. Пучков П. В. Эволюция или творение? // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. – Київ: НВП “Вірій”, 2001.
25. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: Пер. с англ., в 2-х томах. – Москва: Мир, 1992. – Том 1. – 358 с.
26. Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. – Москва, 1988. – Том 2. – С. 142–169.
27. Энумейн В. М. Философия систематики. Книга первая: Методология, история, системный подход. – Харьков: Ранонок, 1999. – 368 с.
28. Adoutte A., Balavoine G., Lartillot N. et al. A new animal phylogeny: reliability and implications // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2000. – Vol. 97, N 9. – P. 4453–4456.
29. Aldridge R. J., Purnell M. A. The Conodont controversies // Trends Ecol. Evol. – 1996. – Vol. 11, N 11. – P. 463–468.
30. Ashlock P. D. Monophyly and other associated terms // Syst. Zool. – 1971. – Vol. 20. – P. 63–69.
31. Avise J. C., Johns G. C. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species // PNAS. – 1999. – Vol. 96. – P. 7358–7363.
32. Barrington E. J. W. The biology of Hemichordata & Protochordata. – Edinburgh, London: Oliver & Boyd, 1965. – P. 223–270.
33. Berrill N. J. Origin of vertebrates. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1955. – 257 p.
34. Bouwlat S. J., Nielsen C., Lockyer A. E. et al. *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs // Nature. – 2003. – Vol. 424. – P. 925–928.
35. Bromham L. D., Degnan B. M. Hemichordate and deuterostome evolution: robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade // Evol. Dev. – 1999. – Vol. 1. – P. 166–171.
36. Brown P., Sutkina T., Morwood M. J. et al. A new small-bodied hominid from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia // Nature. – 2004. – Vol. 431. – P. 1055–1061.
37. Budd G.E., Jensen S. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla // Biological Reviews. – 2000. – Vol. 75. – P. 253–295.
38. Cameron C. B., Garey J. R., Swalla B. J. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // PNAS (Proc. Natl. Acad. Sci. USA). – 2000. – Vol. 97, N 9. – P. 4469–4474.
39. Cantino P. D., de Queiroz K. PhyloCode: a phylogenetic code of biological nomenclature. – 2000. – 43 p.
40. Chen J.-Y., Huang D.-Y., Li C.-W. An early Cambrian craniate-like chordate // Nature. – 1999. – Vol. 402, N 2. – P. 518–522.
41. Chen J.-Y., Huang D. Y., Peng Q.-Q. et al. The first tunicate from the Early Cambrian of South China // PNAS. – 2003. – Vol. 100. – P. 8314–8318.
42. Clark R. B. Radiation of the Metazoa // Ed. M. R. House. The origin of major invertebrate groups. – London; New York; San Francisco: Acad. Press, 1979. – P. 55–102.
43. Collins A. G., Valentine J. W. Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plans // Evolution & Development. – 2001. – Vol. 3. – P. 432–442.
44. Conway Morris S. The Burgess Shale (Middle Cambrian) fauna // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1979. – Vol. 10. – P. 327–349.
45. Conway Morris S. The fossil record and early evolution of the Metazoa // Nature. – 1993. – Vol. 361, 21 Jan. – P. 219–225.
46. Cracraft J., Donohue M.J. (eds.). Assembling the Tree of life. – Oxford: Oxford University Press, 2004. – P. 517–535.
47. Donoghue P. C. J., Forey P. L., Aldridge R. J. Conodont affinity and chordate phylogeny // Biol. Rev. – 2000. – Vol. 75. – P. 191–251.
48. Dubois A. The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics. – Paris, 1988. – P. 1–124. – (Mem. Mus. natl. Nat. hist. – Serie A (Zoologie), Tome 140).
49. Dzik J. *Yunnanozoon* and the ancestry of chordates // Acta Palaeontol. Pol. – 1995. – Vol. 40. – P. 341–360.
50. Dzik J. Early diversification of organisms in the fossil record / Fundamentals of Life. – Elsevier, 2002. – P. 219–248.
51. Gerhart J. Inversion of the chordate body axis: Are there alternatives? // PNAS. – 2000. – Vol. 97, N 9. – P. 4445–4448.
52. Ghiselin M. T. A radical solution to the species problem // Systematic Zoology. – 1974. – 23. – P. 536–544.
53. Gudo M., Grasshoff M. The origin and early evolution of Chordates: the 'Hydroskelett-Theorie' and new insights towards a metamerous ancestor // Senckenbergiana lethaea. – 2002. – Vol. 82. – P. 325–346.
54. Halanych K. M. The new view of animal phylogeny // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2004. – Vol. 35. – P. 229–256.

55. Hillis D. M. Approaches for assessing phylogenetic accuracy // Systematic Biology. – 1995. – Vol. 44, N 1. – P. 3–16.
56. Hedges S. B. Molecular evidence for the early history of living vertebrates // Major Events in Early Vertebrate Evolution (Per E. Ahlberg, Ed.). – London: Taylor & Francis, 2001. – P. 119–134.
57. Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematic. – 1950. [передрук як: Hennig W. Phylogenetic Systematics. – University of Illinois Press, 1999. – 263 p.].
58. Janvier P. The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil 'agnathans' // J. Vert. Paleont. – 1981. – Vol. 1, 121–159.
59. Jefferies R. P. S. The origin of Chordates – a methodological essay // Ed. M. R. House. The origin of major invertebrate groups. – London, New York, San Francisco: Acad. Press, 1979. – P. 443–477.
60. Jensen D. D. Hoplonemertean, myxinoids and deuterostome origins // Nature. – 1960. – Vol. 188. – P. 649–650.
61. Jensen D. D. Hubrecht, Macfarlane, Jensen and Willmer: on the nature and testability of four versions of the nemertean theory of vertebrate origins // Hydrobiologia. – 1988. – Vol. 150. – P. 99–104.
62. Jollie M. J. The origin of the chordates // Acta Zool. – 1973. – Vol. 54. – P. 81–100.
63. Israelsson O. New light on the enigmatic *Xenoturbella* (phylum uncertain): ontogeny and phylogeny // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1999. – Vol. 266. – P. 835–841.
64. Israelsson O., Budd G. E. Eggs and embryos in *Xenoturbella* (phylum uncertain) are not ingested prey // Dev. Gen. Evol. – 2005. – in press.
65. Lacalli T. C. Vetulicolia – are they deuterostomes? chordates? // BioEssays. – 2002. – Vol. 24. – P. 208–211.
66. Linnaeus C. Systema naturae. Regnum animaliae. – London, 1956 (1758). – 823 p.
67. Løvtrup S. On the classification of the taxon Tetrapoda // Systematic Zoology. – 1985. – Vol. 34, N 4. – P. 463–470.
68. Mallatt J., Chen J. Y. Fossil sister group of craniates: predicted and found // Journal of Morphology. – 2003. – Vol. 258. – P. 1–31.
69. Mayr E., Bock W. J. Classifications and other ordering systems // Z. Zool. Syst. Evol. Research. – 2002. – Vol. 40. – P. 169–194.
70. McHugh D. Molecular phylogeny of the Annelida // Can. J. Zool. – 2000. – Vol. 78. – P. 1873–1884.
71. McKenna M. C., Bell S. K. Classification of mammals above species level. – New York: Columbia University Press, 1997. – P. I–XII + 1–631.
72. Miyamoto M. M., Cracraft J. Phylogenetic inference, DNA sequence analysis, and the future of molecular systematics // Phylogenetic analysis of DNA sequences (M. M. Miyamoto, J. Cracraft, eds.). – New York: Oxford Univ. Press, 1991. – P. 3–17.
73. Nelford M. J. Affinity for arrow worms // Nature. – 2004. – Vol. 431. – P. 254–256.
74. Nelson J. S. Fishes of the world. – (Third edition). – N. Y.: John Wiley & Sons, 1994. – 600 p.
75. Nelson G., Platnick V. Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. – New York: Columbia University Press, 1981. – 567 p.
76. Nielsen C. Animal evolution. Interrelationships of the living phyla. Oxford, Oxford University Press, 1995.
77. Nielsen C. Origin and evolution of animal life cycles // Biological reviews. – 1998. – Vol. 73. – P. 125–155.
78. Nielsen C. Origin of the chordate central nervous system and the origin of chordates // Dev. Genes Evol. – 1999. – Vol. 209. – P. 198–205.
79. Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. – 2nd ed. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2001. – 561 p.
80. Nielsen C., Scharff N., Eibye-Jacobsen D. Cladistic analyses of the animal kingdom // Biol. J. Linn. Soc. – 1996. – Vol. 57. – P. 385–410.
81. Northcutt R. G. The origin of craniates: neural crest, neurogenic placodes, and homeobox genes // Israel Journal of Zoology. – 1996. – Vol. 42. – P. 273–313.
82. Northcutt R. G., Gans C. The genesis of neural crest and epidermal placodes: a reinterpretation of vertebrate origins // Quart. Rev. Biol. – 1983. – Vol. 58, N 1. – P. 1–28.
83. Peterson K. J. A phylogenetic test of the calcichordate scenario // Lethaia. – 1995. – Vol. 28. – P. 25–38.
84. Peterson K. J., Eernisse D. J. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // Evolution & Development. – 2001. – Vol. 3, N 3. – P. 170–205.
85. Purnell M. A., Donoghue P. C. J., Aldridge R. J. Orientation and anatomical notation in conodonts // J. Paleont. – 2000. – Vol. 74, N 1. – P. 113–122.
86. Ruppert E. E., Cameron C. B., Frick J. F. Endostyle-like features of the dorsal epibranchial ridge of an enteropneust and the hypothesis of dorsal-ventral axis inversion in chordates // Invert Biol. – 1999. – Vol. 118. – P. 202–212.
87. Ruta M. A cladistic analysis of the anomalocystid mitrates // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1999. – Vol. 127. – P. 345–421.
88. Schaeffer B. Deuterostome monophyly and phylogeny // Evolutionary biology. – New York; London: Plenum Publ. Corp., 1987. – Vol. 21. – P. 137–210.
89. Shu D.-G., Conway Morris S., Han J. et al. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China) // Nature. – 2001. – Vol. 414. – P. 419–424.
90. Shu D., Conway Morris S., Zhang Z. F. et al. A new species of *Yunnanzoozoan* with implications for deuterostome evolution // Science. – 2003. – Vol. 299. – P. 1380–1384.
91. Simonetta A. M., Pucci A., Dzik J. Hypotheses on the origin and early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence // Ital. J. Zool. – 1999. – Vol. 66. – P. 99–119.
92. Sundberg P., Turbeville J. M., Härling M. S. There is no support for Jensen's hypothesis of nemertean as ancestors of vertebrates // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 365. – P. 47–54.
93. Szaniawski H. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // Acta Palaeontol. Pol. – 2002. – Vol. 47. – P. 405–419.
94. Tagawa K., Humphreys T., Satoh N. T-Brain expression in the apical organ of hemichordate tornaria larvae suggest its evolutionary link to the vertebrate forebrain // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). – 2000. – Vol. 288. – P. 23–31.
95. Telford M. J., Holland P. W. H. The phylogenetic affinities of the Chaetognaths: a molecular analysis // Mol. Biol. Evol. – 1993. – Vol. 10, N 3. – P. 660–676.
96. Valentine J. W. On the origin of Phyla. – The University of Chicago Press, 2004. – 614 p.
97. Valentine J. W., Jablonski D., Erwin D. H. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion // Development. – 1999. – Vol. 126. – P. 851–859.
98. Wada H., Satoh N. Details of the evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequence of 18S rDNA // PNAS USA. – 1994. – Vol. 91. – P. 383–490.
99. Whitear M. Some remarks on the ascidian affinities of vertebrates // Ann. and Mag. Nat. Hist. (Zool., Bot., & Geol.). – 1957. – 12th series: vol. 10, N 113. – P. 338–348.
100. Winchell C. J., Sullivan J., Cameron C. B. et al. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data // Mol. Biol. Evol. – 2002. – Vol. 19, N 5. – P. 762–776.
101. Wiley E. O. Is the evolutionary species fiction? – A consideration of classes, individuals, and historical entities // Syst. Zool. – 1980. – Vol. 29, N 1. – P. 76–80.
102. Zrzavy J., Mihulka S., Kepka P. et al. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence // Cladistics. – 1998. – Vol. 14. – P. 249–285.

Отримано: 20 грудня 2004 р.

Прийнято до друку: 11 березня 2005 р.