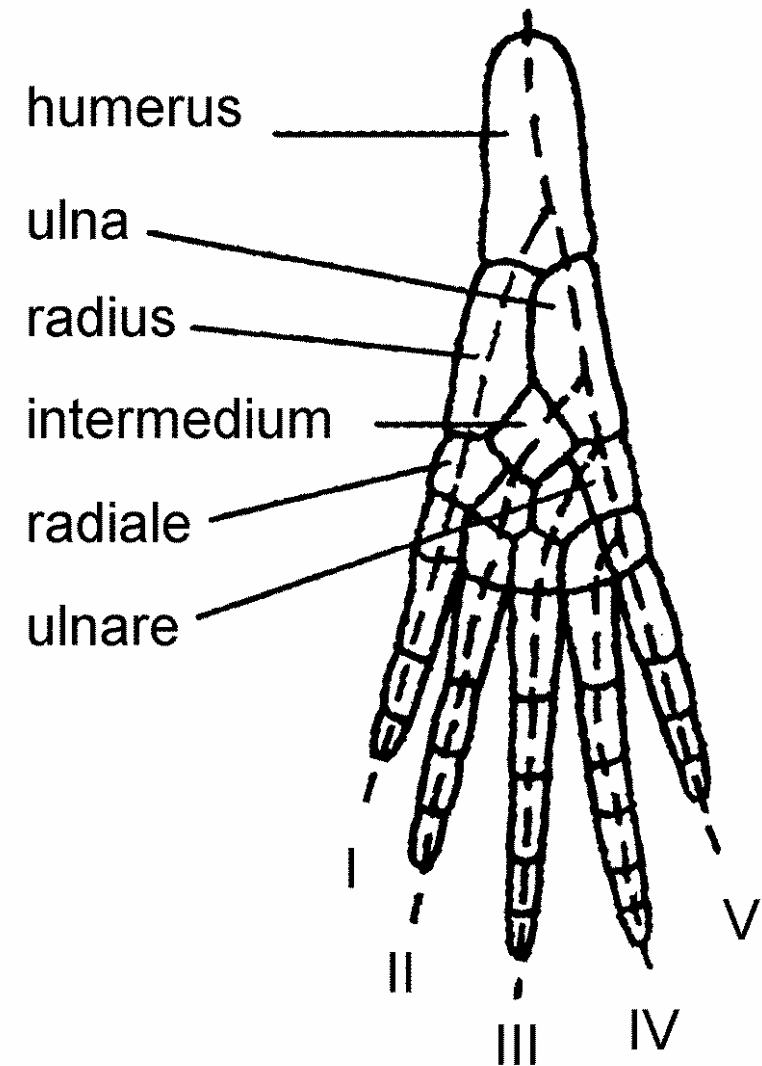


ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ «ПЯТИПАЛОЙ» КОНЕЧНОСТИ

К теории происхождения «пятипалой» конечности, по К. Гегенбауру

Гегенбаур нашел способ представить схему такой конечности в качестве унисериального архиптеригия.

Но его решение неоднозначно: он допускал и другой вариант прохождения метаптеригиальной оси – не через ulna, а через radius.



Версия Томаса Гексли

После открытия австралийской двоякодышащей рыбы (тогдашний *Ceratodus*) Thomas Huxley пытался распознать в пятипалой конечности бисериальный архиптеригий.

Но получилось это не гладко, поскольку он провел членистую ось с перерывом – между лучевой и локтевой костями.

Принятые для наземной конечности общие понятия

Общие термины

Частные термины

Для передней
конечности

Для задней
конечности

Stylopodium

Brachium:
humerus

Femur

Zeigopodium

Antebrachium:
ulna
radius

femur

Crus

tibia

fibula

Autopodium:

Manus:

Pes:

Basipodium

carpus

tarsus

Metapodium

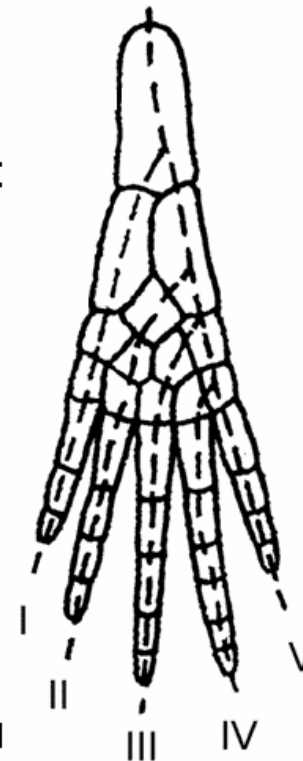
metacarpus

metatarsus

Acropodium

phalanges
digitorum

phalanges
digitorum



Преаксиальная
сторона

Постаксиальная
сторона

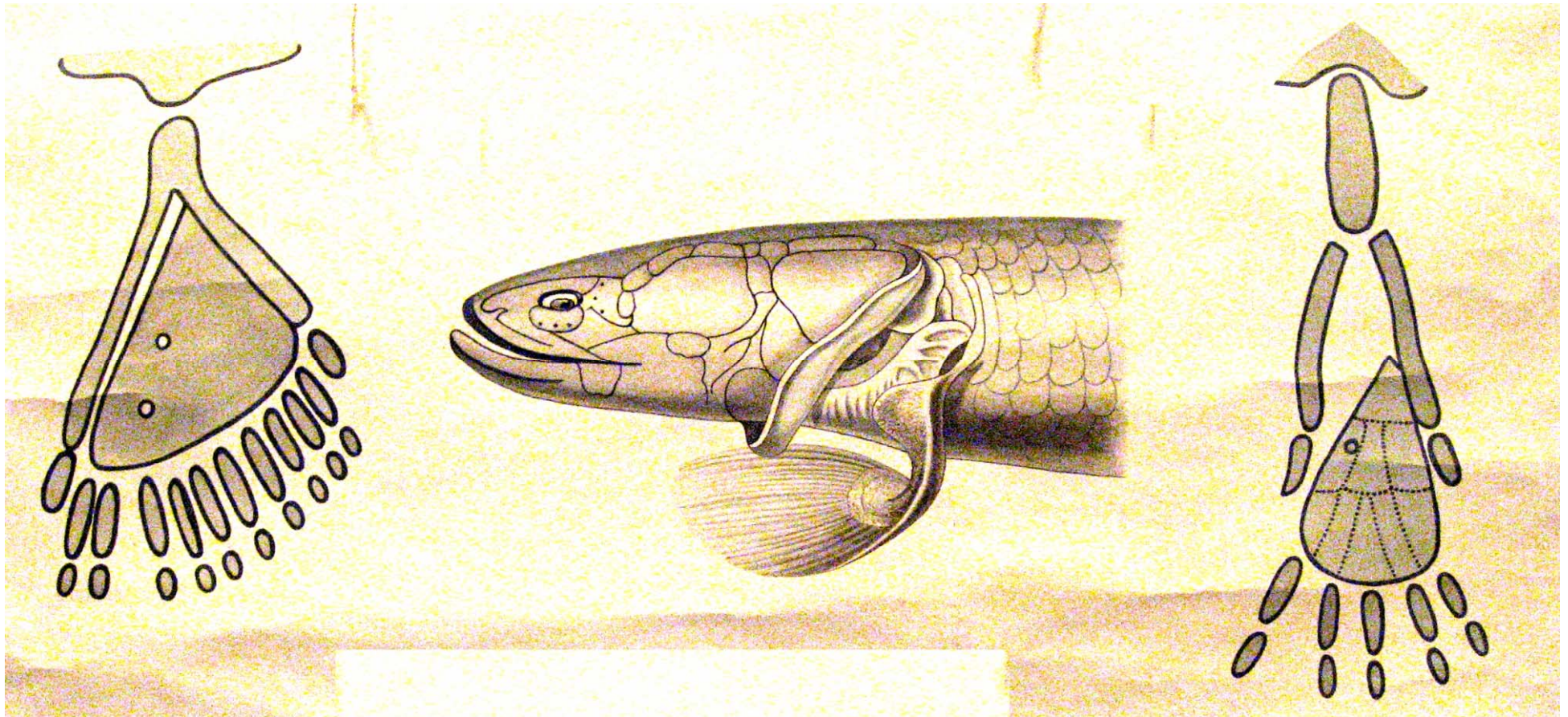
Сгибательная сторона:

пальмарная,
волярная

плантарная

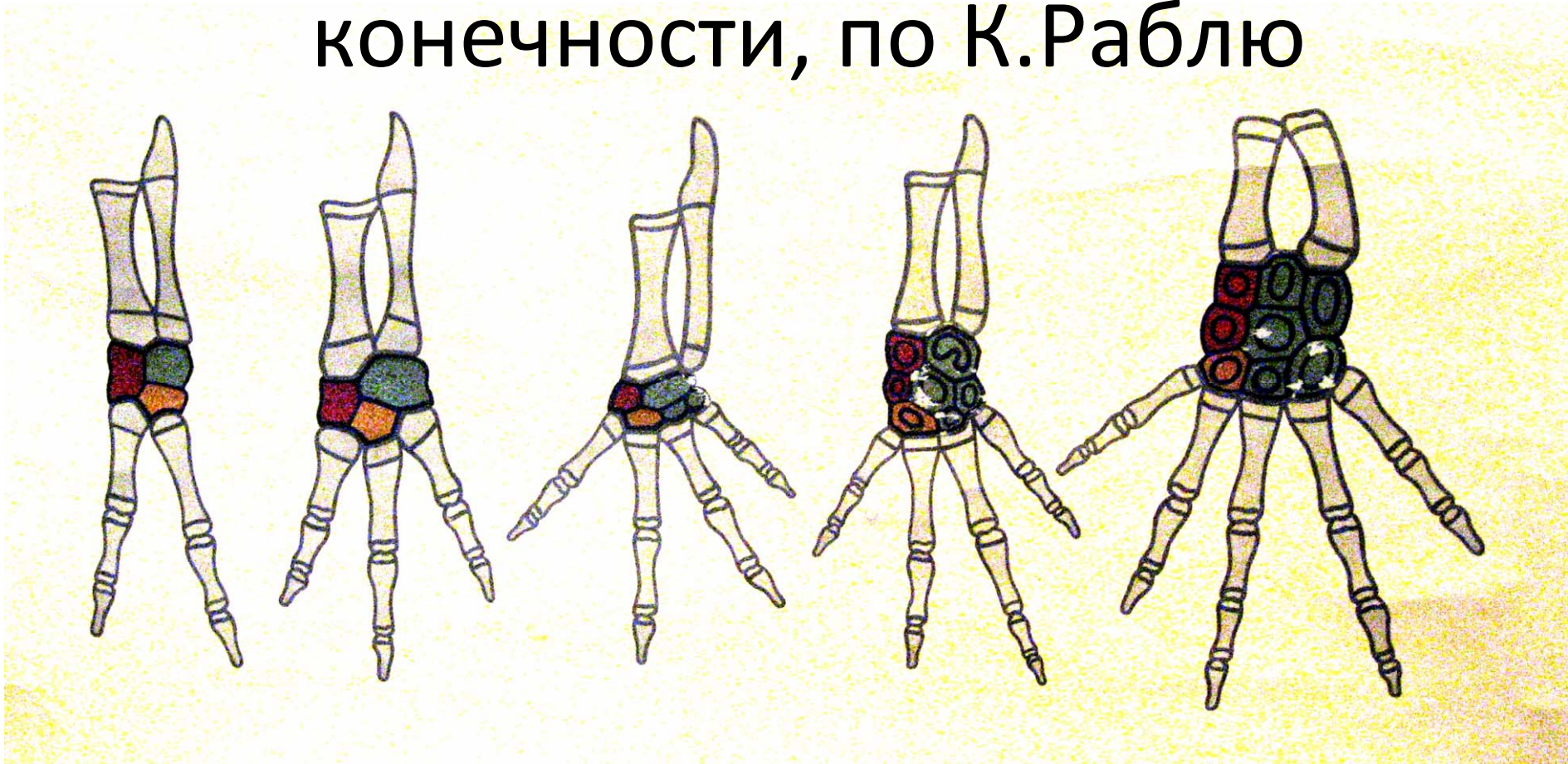
Разгибательная сторона - дорсальная

Происхождение 5-палой конечности, по Г. Клаачу



Источник – грудной плавник *Polypterus*

Происхождение 5-палой конечности, по К.Раблю

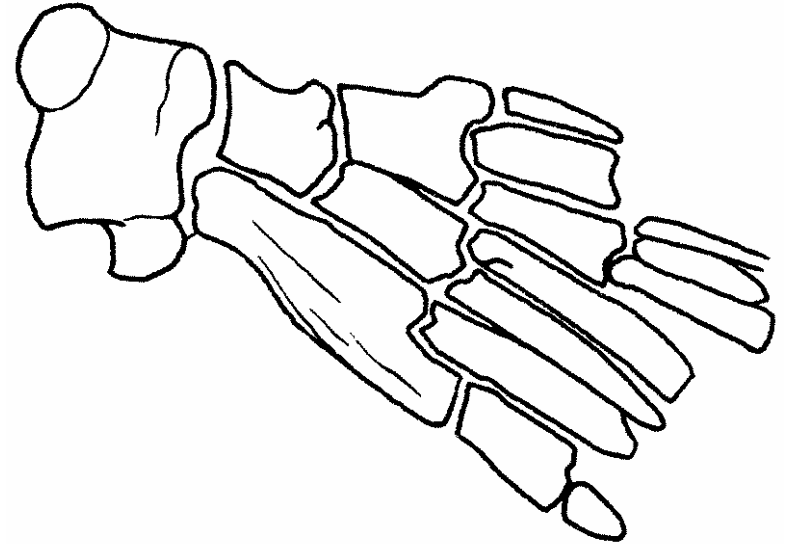


Источник – интерпретация жгутовидной конечности *Lepidosyren* в качестве однопалой.

Предполагаемая Раблем последовательность:
Proteus, Amphiuma, Siren, Necturus, Siredon

Представления А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена

Исходили из предложения Гегенбаура.



Опирались на строение плавника рипидистий, уже открытого в начале XX века, и на развитие конечностей современных тетрапод – хвостатых амфибий (Шмальгаузен, 1915) и рептилий (геккона, Северцов, 1908).

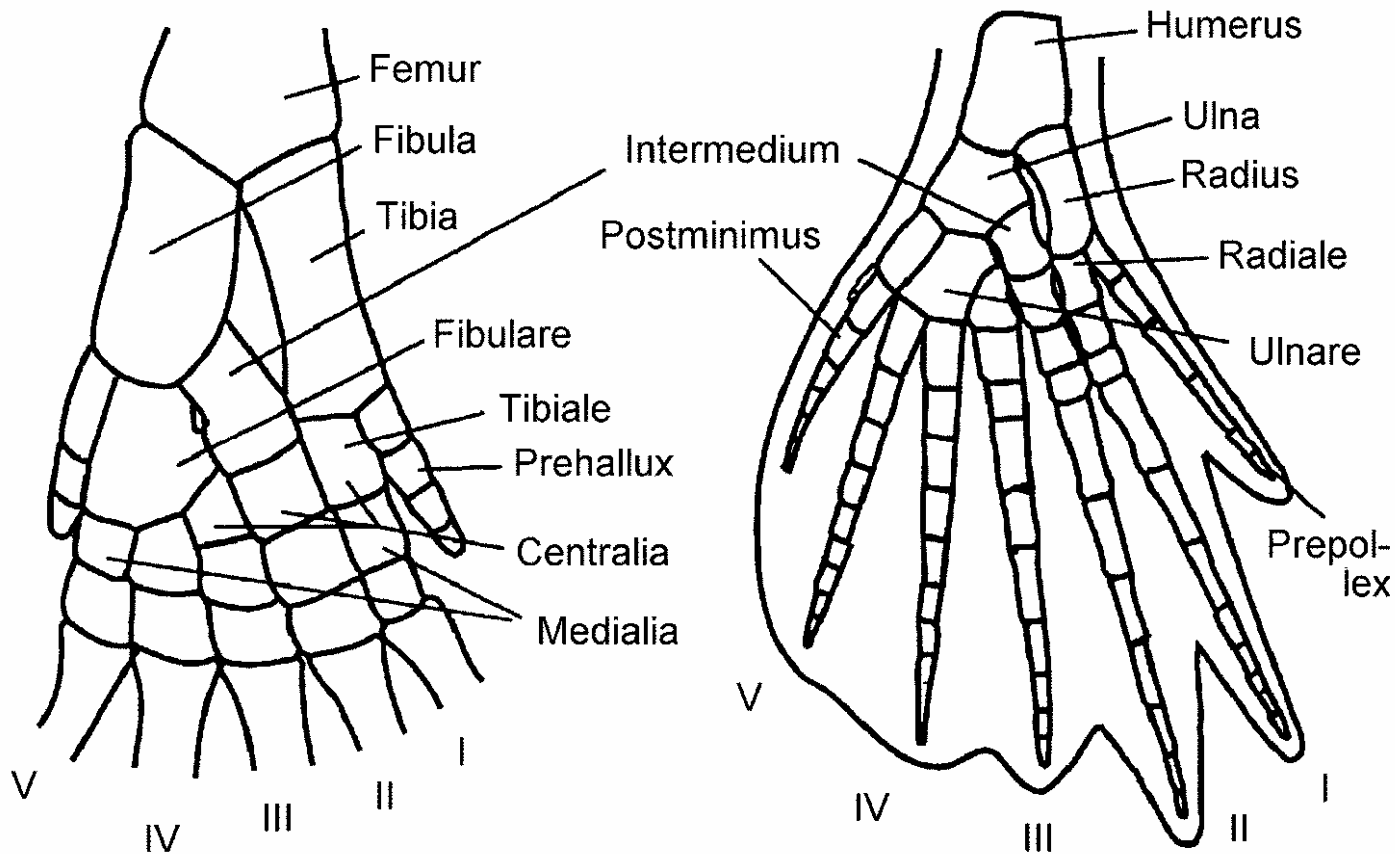
По Северцову, первичная конечность содержала не менее 7 лучей, усиленно развивается постаксиальный край.

По Шмальгаузену, опережало развитие преаксиального края.

Влияние косой позиции лапки на ее конфигурацию у амфибий и рептилий



Предполагаемые ранние стадии эволюции 5-палой конечности, по И.И. Шмальгаузену



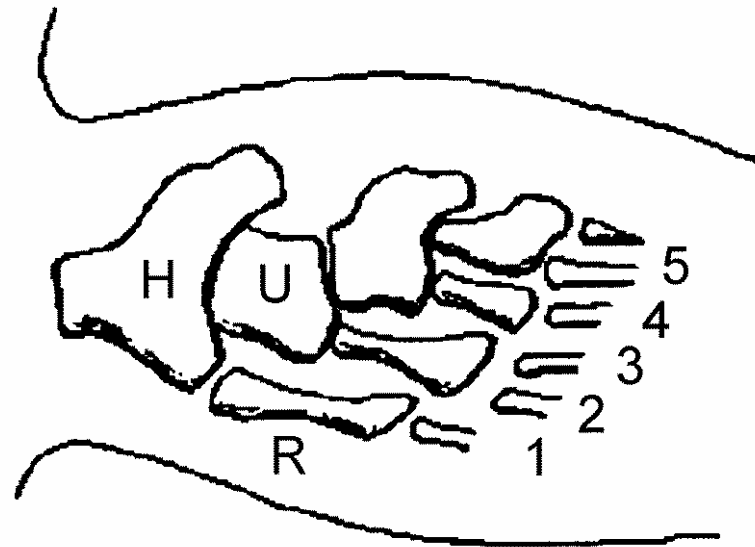
Архихиридий

Птеригохридий

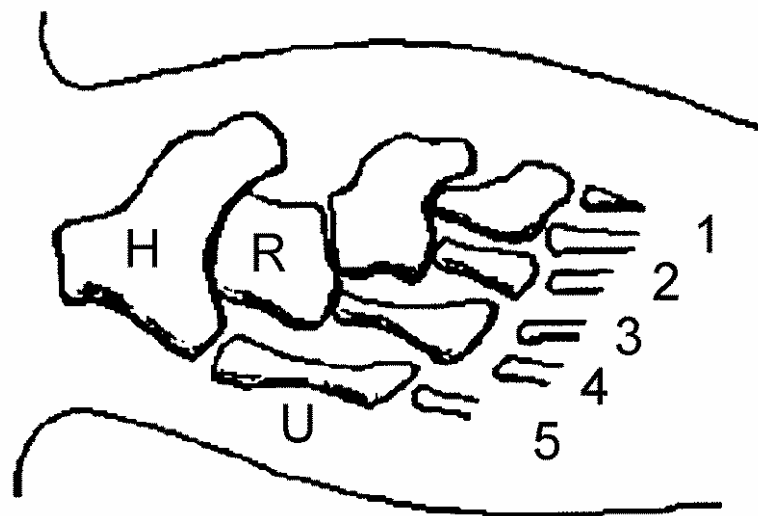
Общая черта – мощный базиподиум
(включает много костей, притом - крупных)

Выбор положения метаптеригиальной оси (из двух альтернатив, испробованных Гегенбауром)

Версия Грегори
(плавник стоит
ладонью внутрь)



Версия Ромера
(плавник стоит
ладонью наружу)

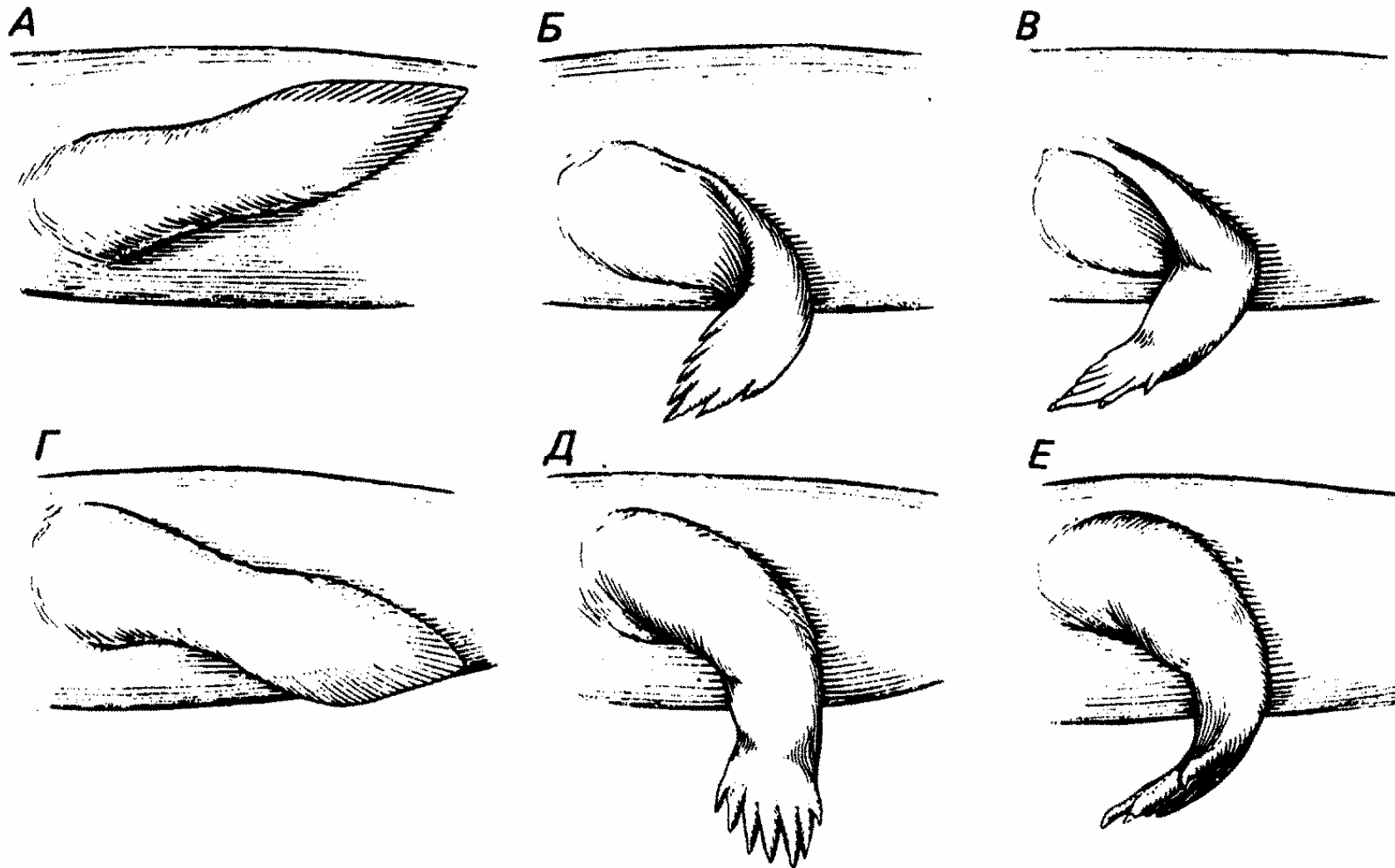


Аргументы Ромера

1. У современных рыб грудной плавник (но не брюшной) чаще повернут вентральной стороной наружу.
2. Передняя конечность перекручивается в области локтевого сустава, а задняя – в области пяточного сгиба.

Поэтому даже у нас дорсальные поверхности бедра и голени непрерывно переходят друг в друга через коленный сустав, тогда как в локтевом суставе вентральную сторону плеча (маркированную бицепсом) продолжает тыльная сторона предплечья (где размещены разгибатели).

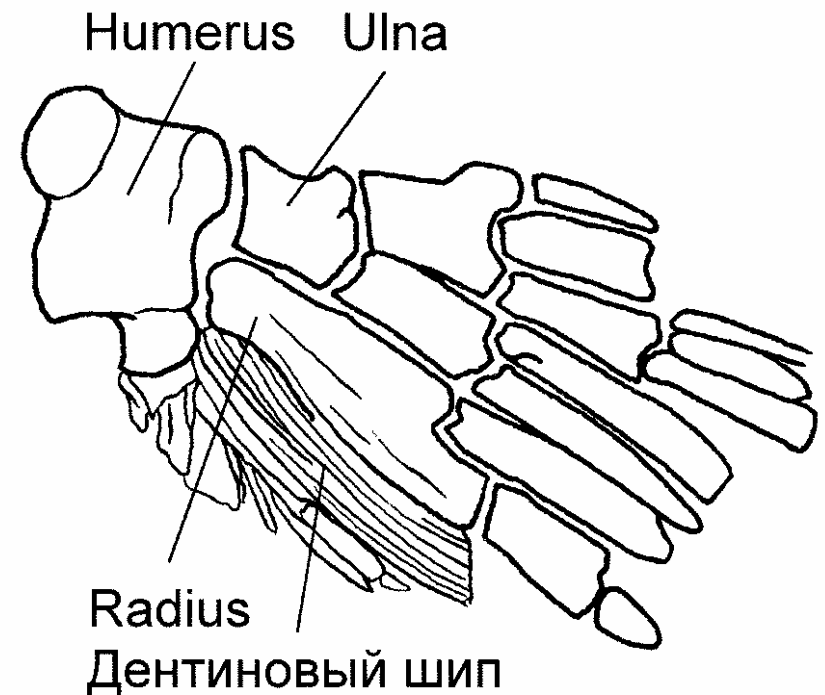
Формирование конечностей наземного типа из грудных и брюшных плавников рыбообразных предков тетрапод (по Romer, Byrne, 1931)



Аргументы Грегори

Грудной плавник рипидистий скорее стоял волярной стороной внутрь, как и брюшной.

На типовом экземпляре *Sauripterus* грудной плавник нес дентиновый шип, согласно представлениям Грегори, — маркер преаксиального края.



В пользу представления Грегори

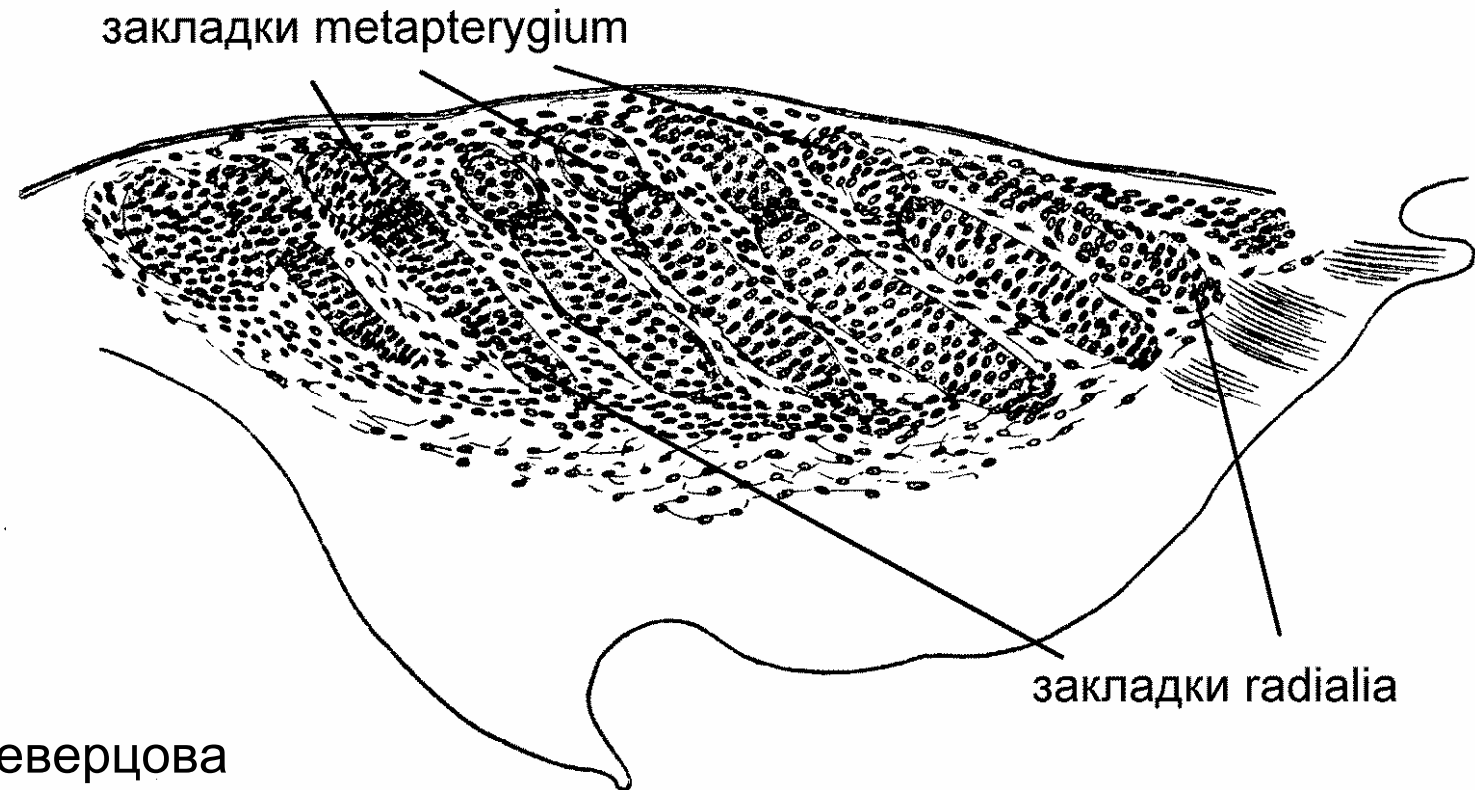
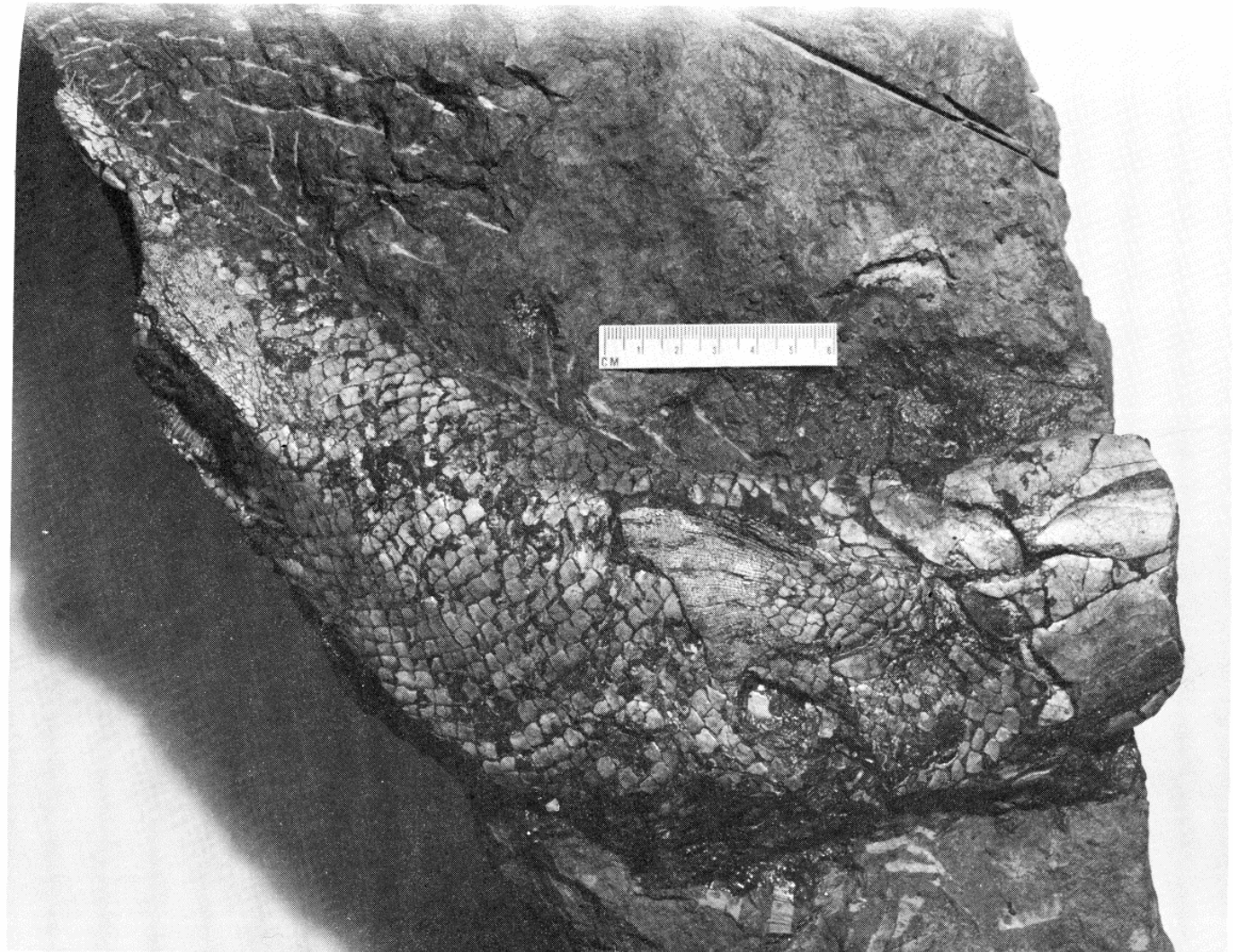


Рис. из А.Н. Северцова

В свете данных по развитию плавника
метаптеригиальная ось исходно примыкает к боку
рыбы, следовательно, располагается постаксиально.

Sterropterygion brandei, образец, изученный Ракофом (1980)

Изначальный вид.
Чешуи (особенно,
обтекатель над
плавником)
свидетельствуют в
пользу
естественного
характера позы



Тот же образец. Отпрепарирован скелет грудного плавника

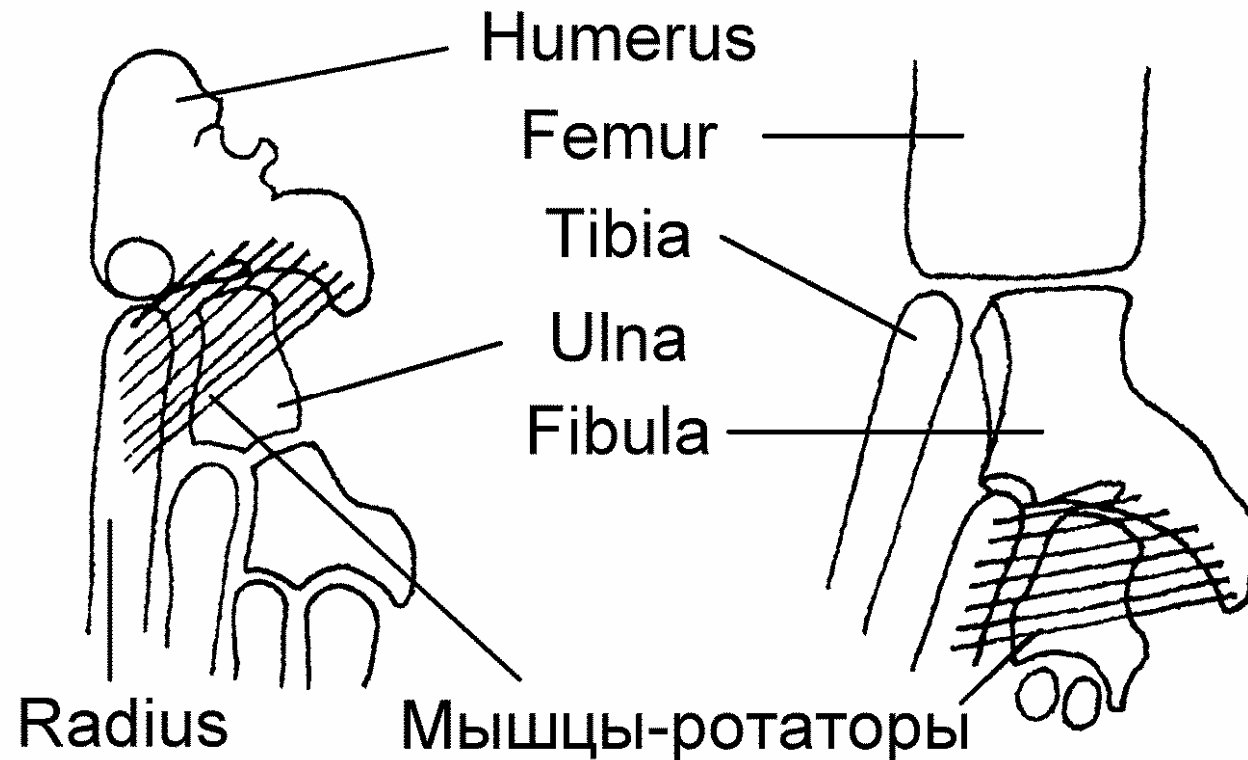


Отпрепарированный
скелет грудного
плавника повернут
иначе, чем ожидал
Ромер.

Метаптеригиальная
ось расположена
вентрально.

Разногласия
улажены.

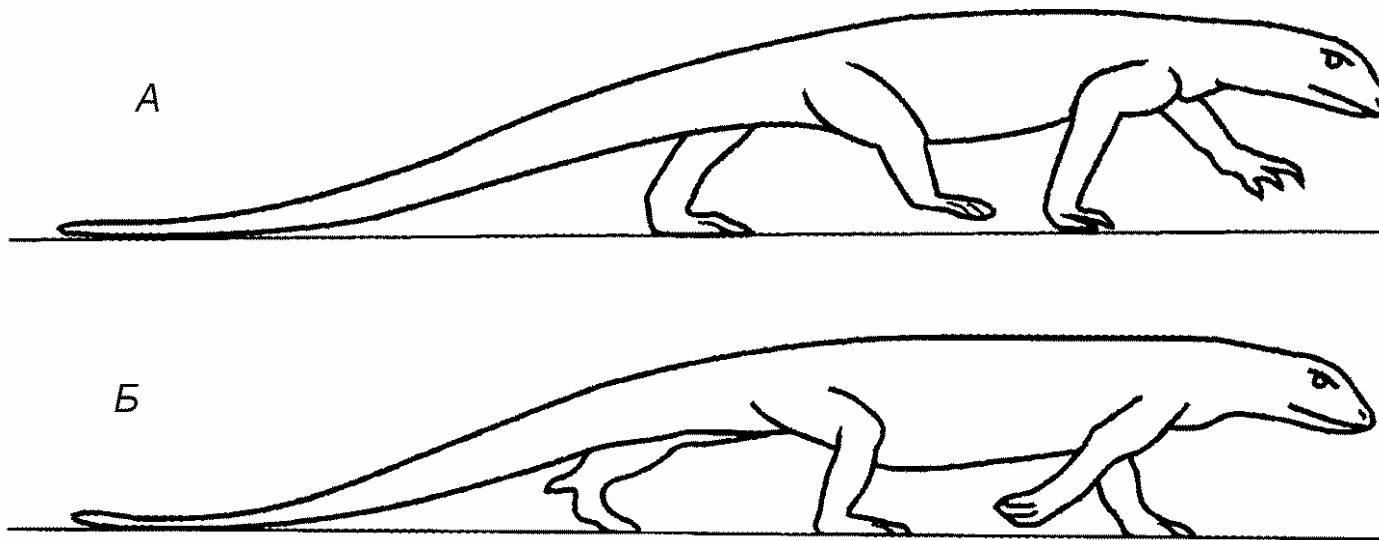
Интерпретация формы осевых окостенений у рипидистий



Толкование Ракофом отростков на члениках метаптеригиальной оси : это место крепления мышц-ротаторов (пронаторов), помогавших вдавливать в грунт преаксиальный край плавника .

Альтернатива модели Ромера и Бёрна

1. Обе пары конечностей одинаково обращены в стороны сгибами вверх.
2. Кисть и стопа одинаково поворачиваются пальцами вперед, но локтем и коленом – в противоположные стороны. Это более поздние приобретения.



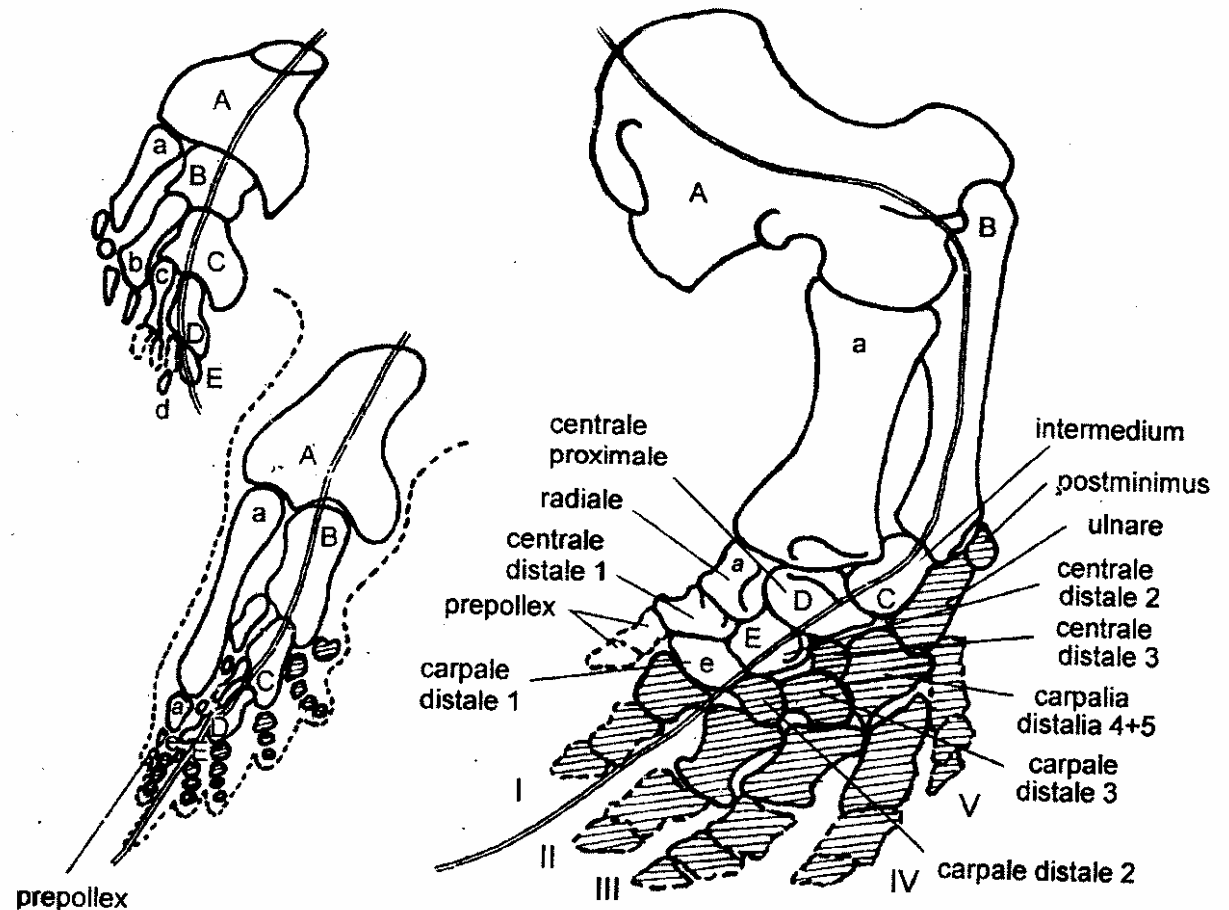
По кинокадрам комодского варана

Происхождение конечности из плавника рипидистии, по версии Gregory, Raven (1943)

Для постановки ладони на
грунт пальцами вперед
плавник, стоящий
вентральной стороной
внутрь, сгибается в
плоскости, формируя
локоть.

Передние лучи, кроме
первого, вытесняются.

Постаксиальные пальцы
(II-V) вырастают заново.



Основа гипотезы – конечность карбонового стегоцефала ***Eryops***,
имеющая локтевой сгиб и косые ряды косточек запястья

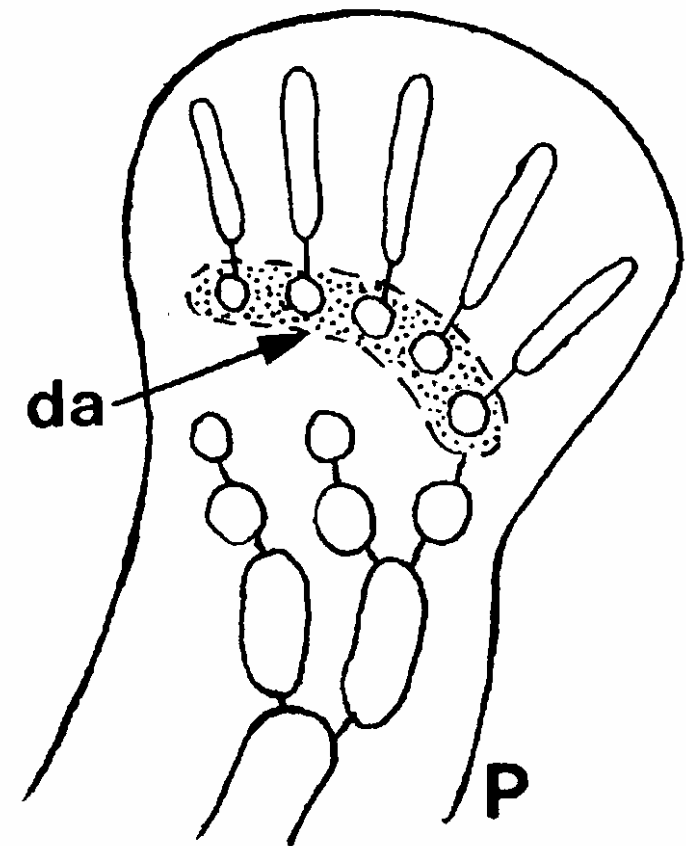
Источники поддержки теории Грегори и Рейвна

Исследователей впечатлила экспрессия гомеобоксных генов, «нарубающая» скелетогенную мезенхиму в почке конечности эмбриона на пальцы (Sordino et al., 1996) и обнаруженная как раз в зоне расположения постаксиальных пальцев, как это предполагали указанные авторы.

Единый общий план строения конечности (по Shubin, Alberch)

Трудно выявляемые скопления скелетогенной мезенхимы, закартированы иммуногистохимическим методом по распределению их маркера, хондроитина-6-SO₄.

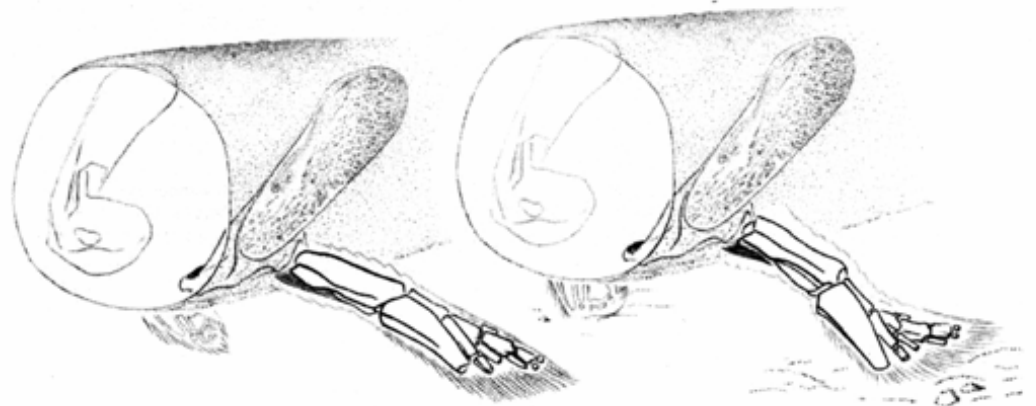
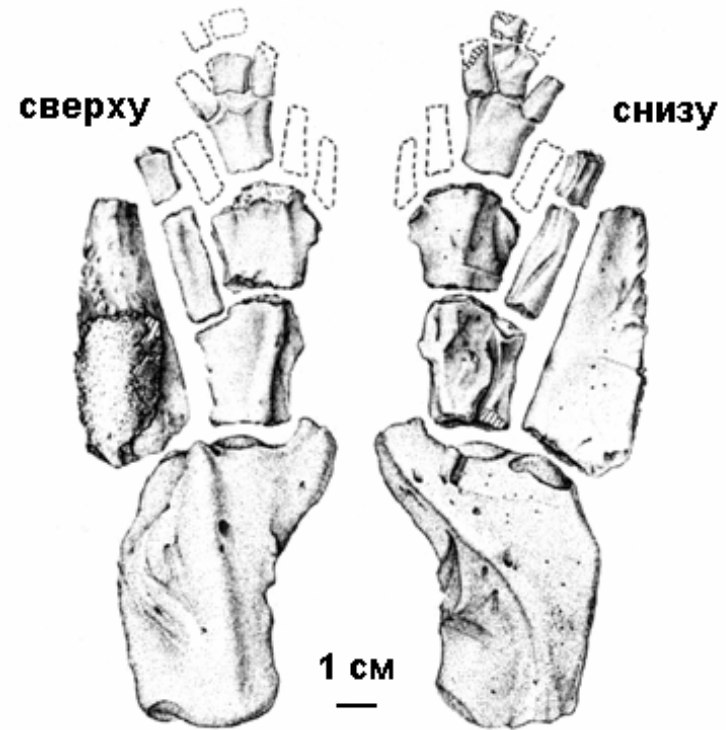
Продолжение метаптеригиальной оси – пальцевая дуга, путем сегментации формирующая зачатки лучей, на продолжении которых затем развиваются (начиная с постаксиального края) элементы метаподия и пальцы.



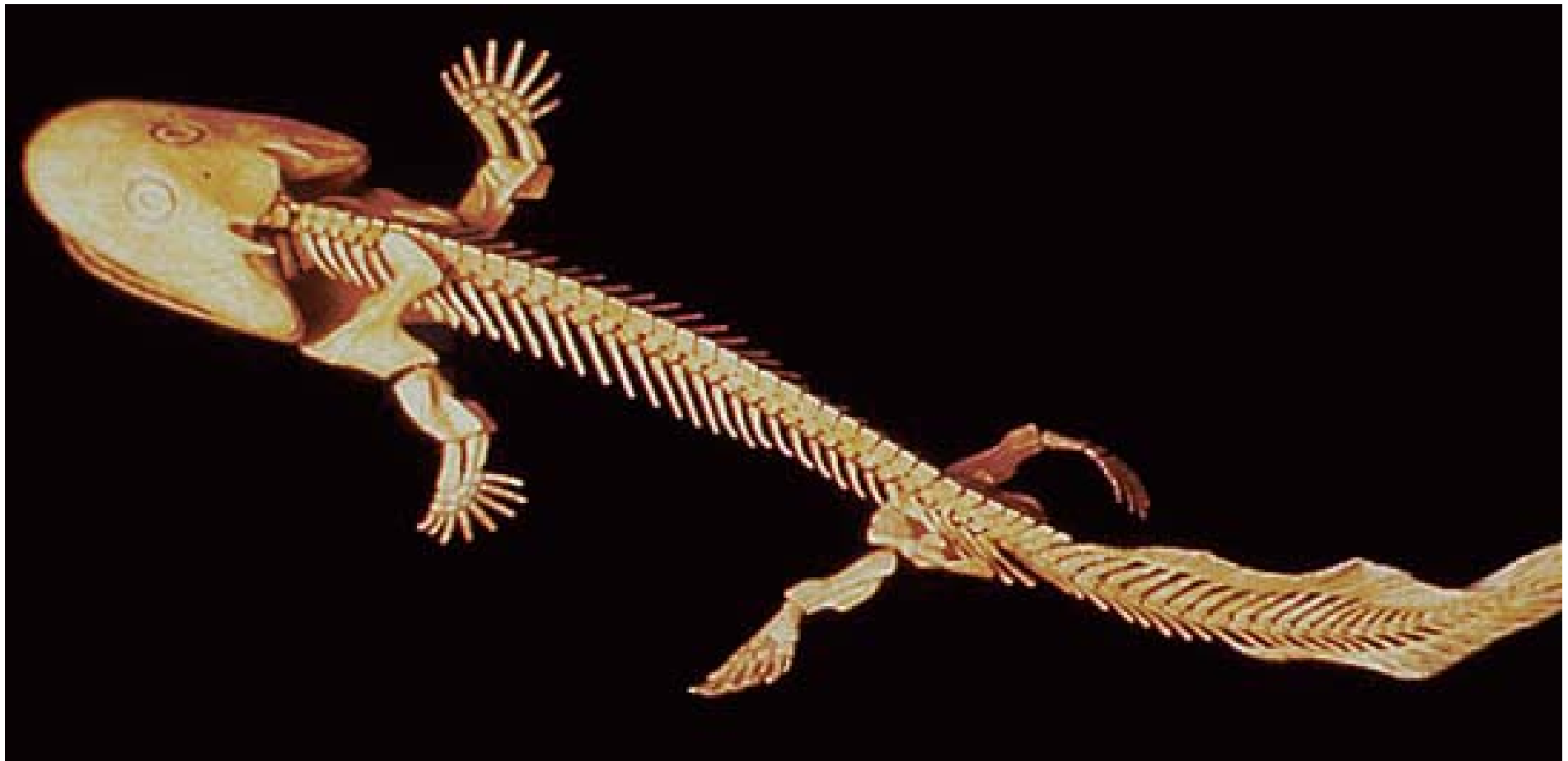
Черты перехода к 5-палой конечности в плавниках *Tiktaalik roseae* (по Shubin)

Положение границ между члениками совпадает. Формируются поперечные гибкие зоны, что позволяло тиктаалику отжиматься на своих грудных плавниках от грунта.

Различия формы суставов в пределах поперечного гибкого шва позволяют скручивать плавник.



Реконструкция скелета девонской *Acanthostega*



В аутоподиях по 8 пальцев

Вероятный путь преобразования плавника в 5-палую конечность (по Shubin)

