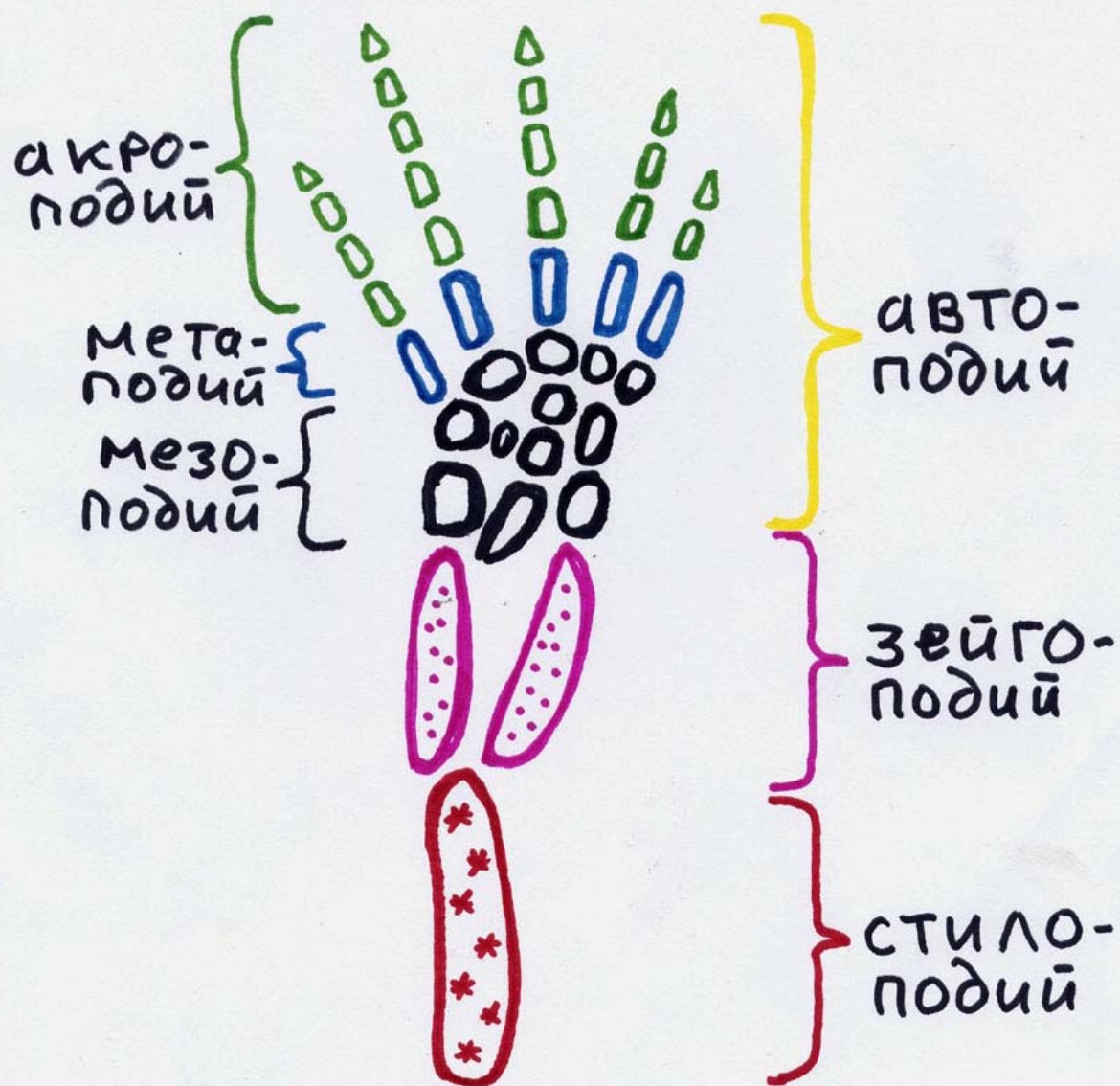


Пальцевая дуга,
хвостатые амфибии,
ихтиостега и проблема
происхождения
конечностей тетрапод

СХЕМА СТРОЕНИЯ КОНЕЧНОСТИ

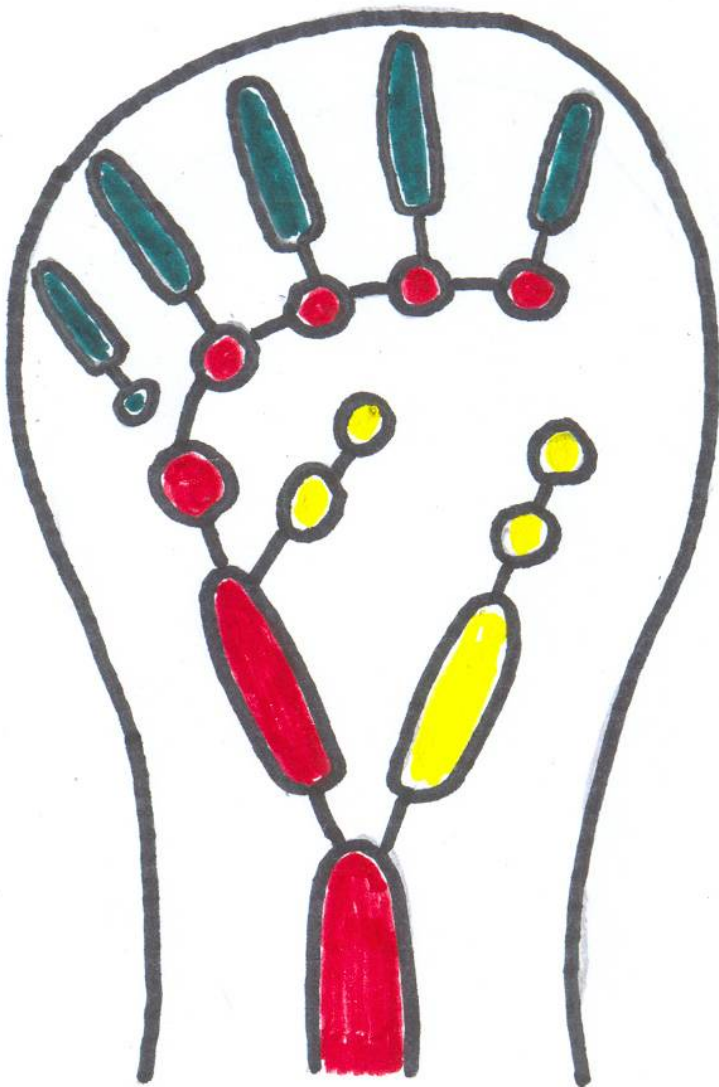


Первым пальцевую дугу описал в
1910 Иван Иванович
Шмальгаузен, изучая развитие
конечностей семиреченского
лягушкозуба. Он не придавал ей
важного филогенетического
значения, полагая что дуга
развилась уже у тетрапод, чтобы
поперечно укрепить важную мезо- -
метаподиальную границу

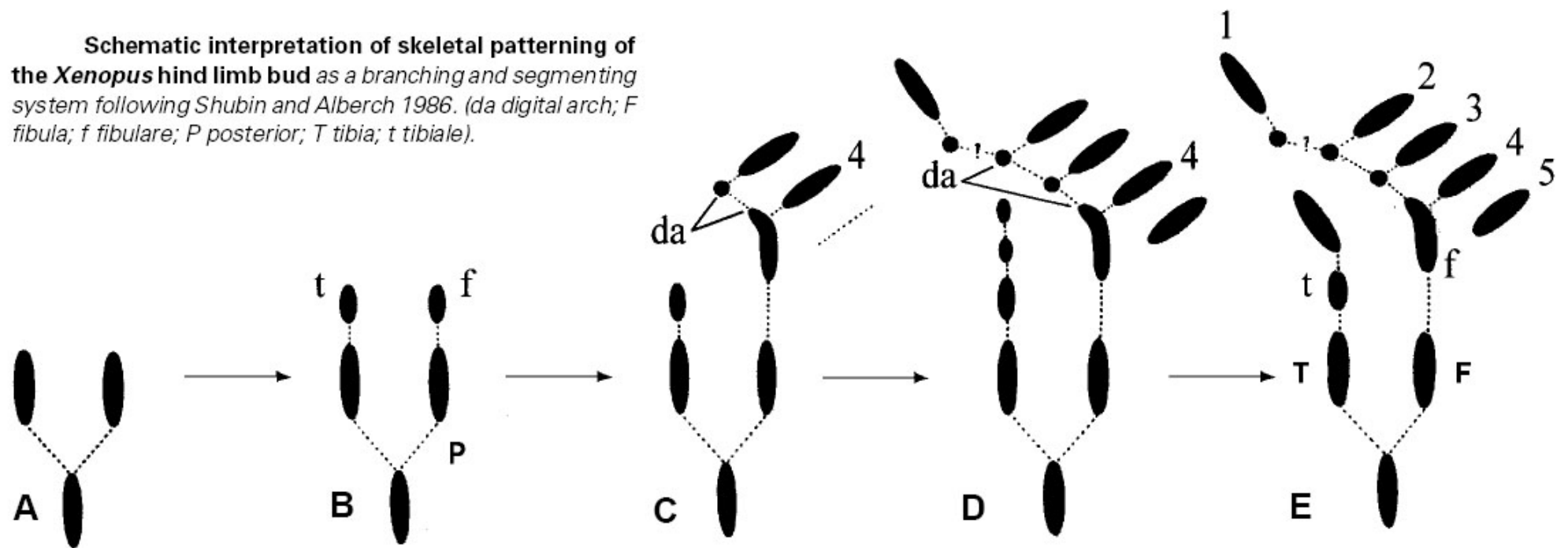
В 1986 году вышла статья Шубина и Олберча в которой авторы вновь обратили внимание на феномен пальцевой дуги. Основываясь на данные по развитию конечностей различных групп тетрапод, они выдвинули гипотезу о том, что пальцевая дуга является продолжением древней метаптеригиальной оси предкового плавника в

автоподии конечности

Здесь и далее метаптеригиальная ось выделена красным цветом, преаксиальные лучи – желтым, а постаксиальные лучи – зеленым

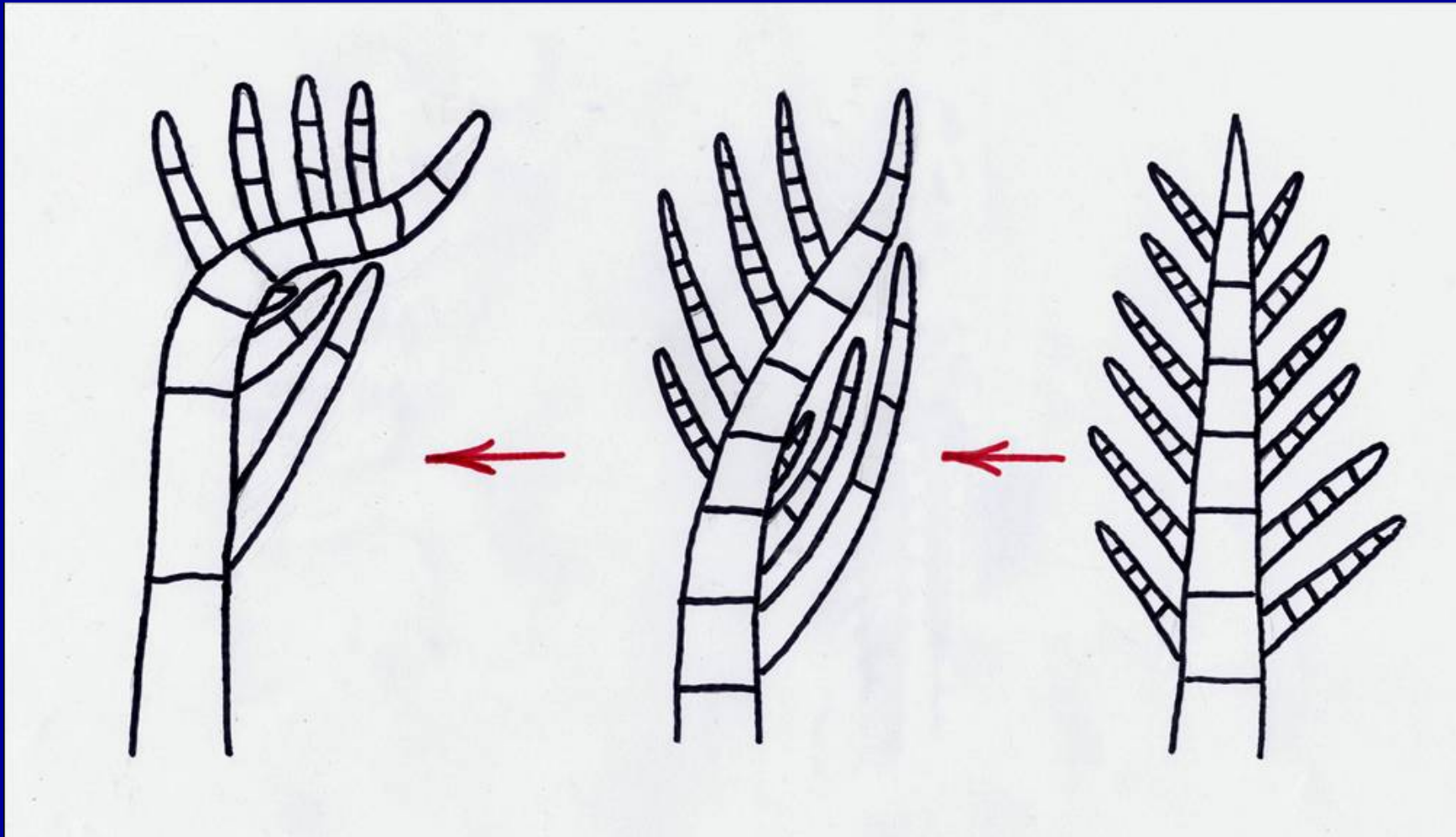


Schematic interpretation of skeletal patterning of the *Xenopus* hind limb bud as a branching and segmenting system following Shubin and Alberch 1986. (da digital arch; F fibula; f fibulare; P posterior; T tibia; t tibiale).

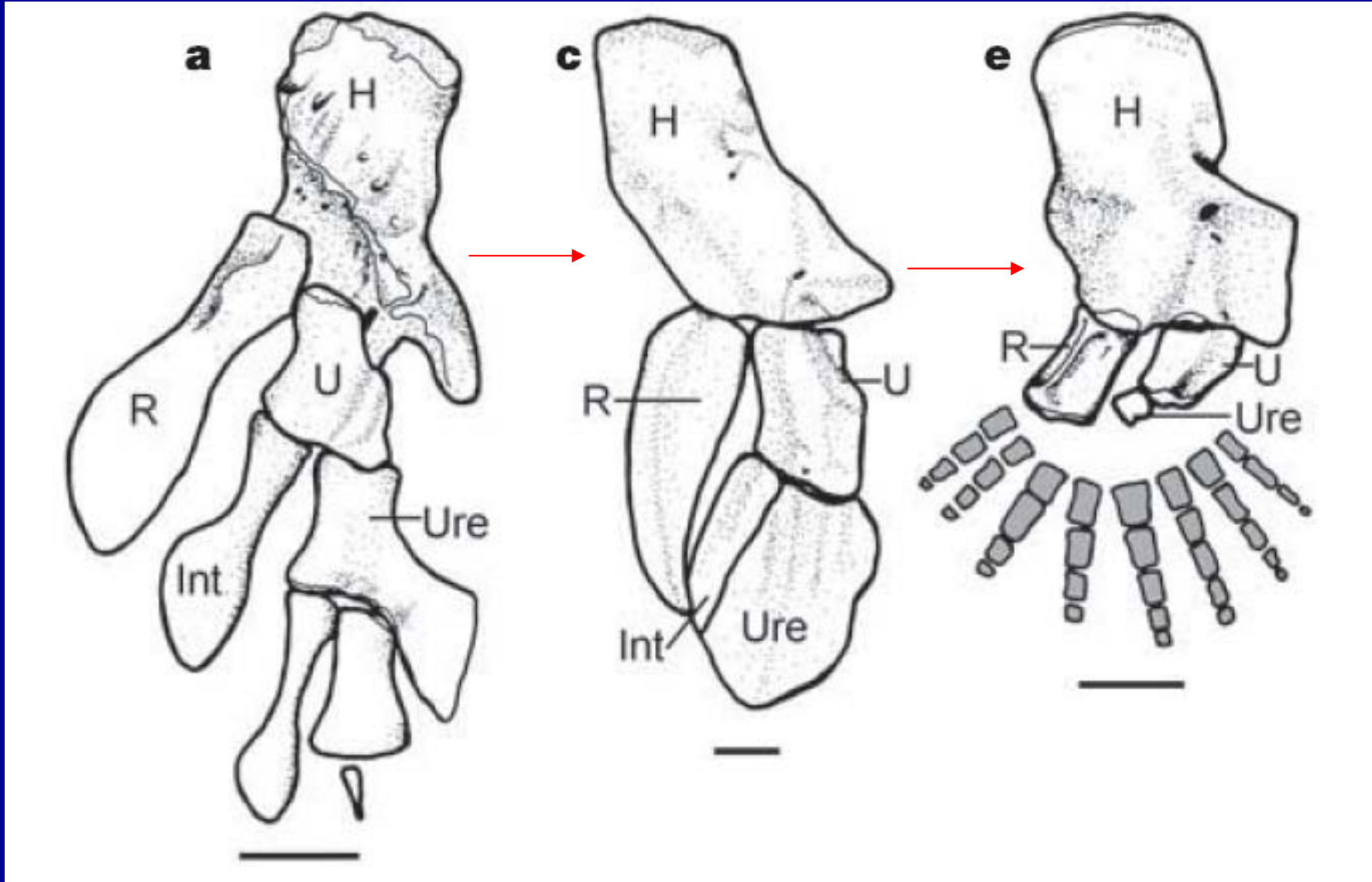


Важным следствием гипотезы
Ольберча-Шубина является то,
что пальцы гомологичны
постаксиальным лучам
предкового плавника, который
таким образом, должен был быть
бисериальным

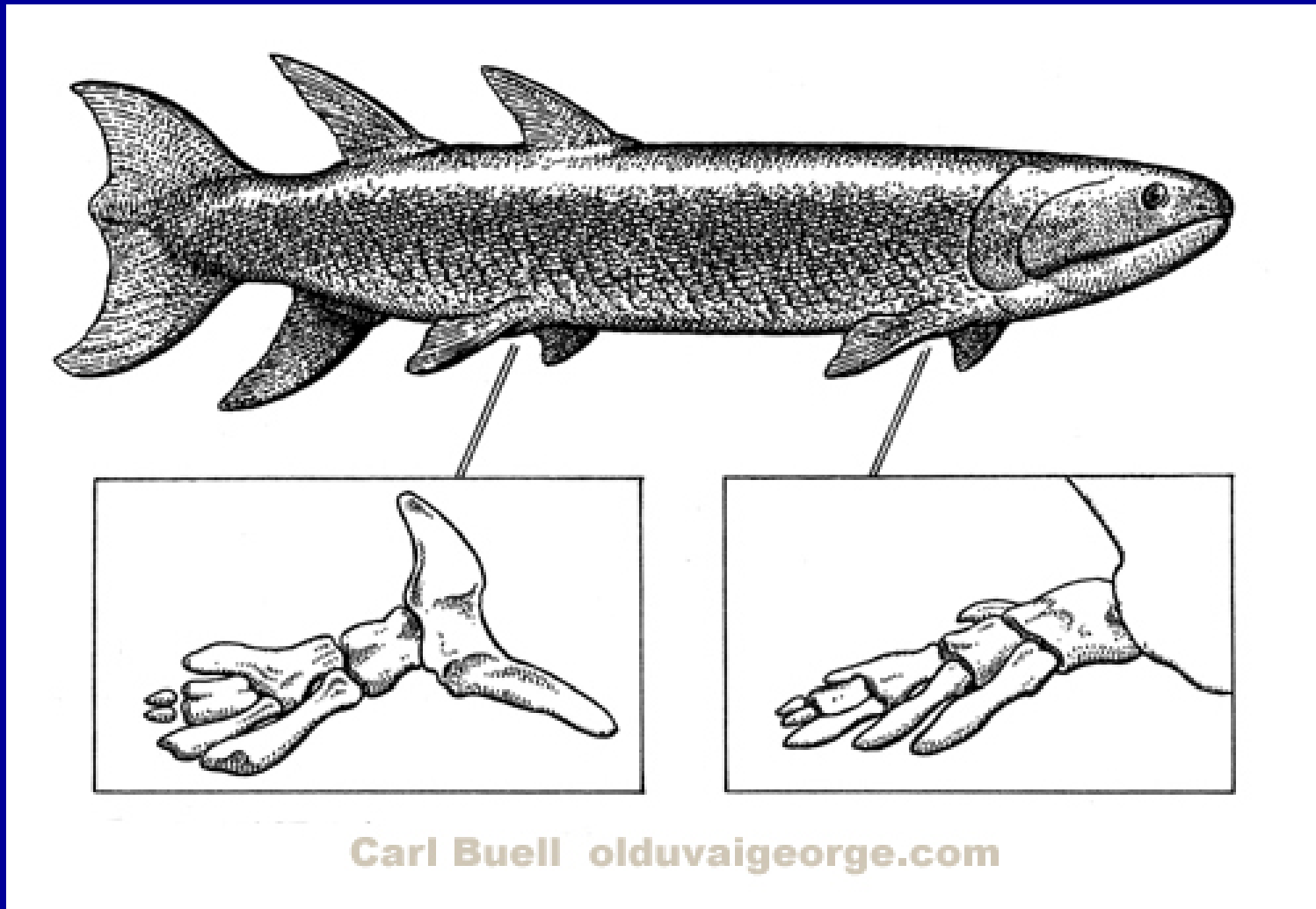
Если пальцевая дуга –
метаптеригиальная ось, то в результате
тетраподизации она должна была
изогнуться



Однако, известные на тот момент данные палеонтологии категорически противоречили этому предположению

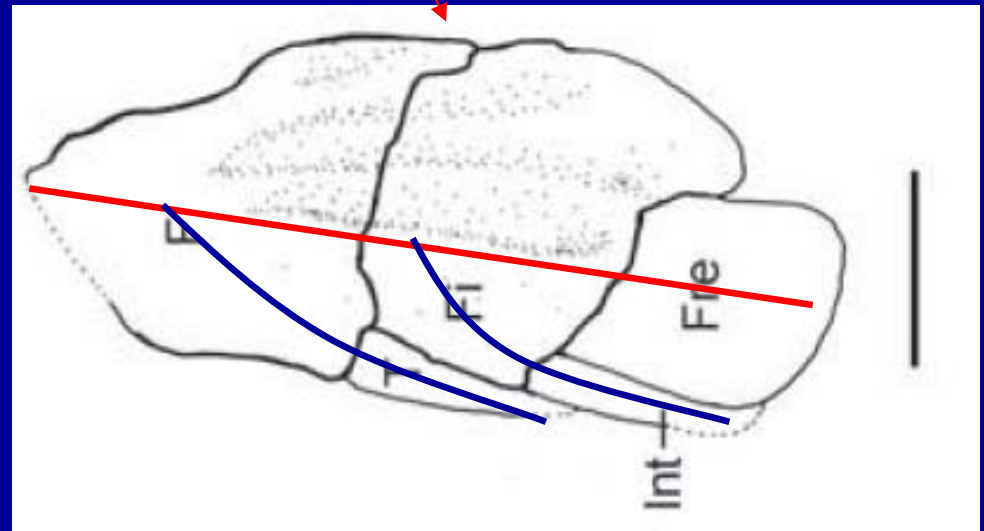
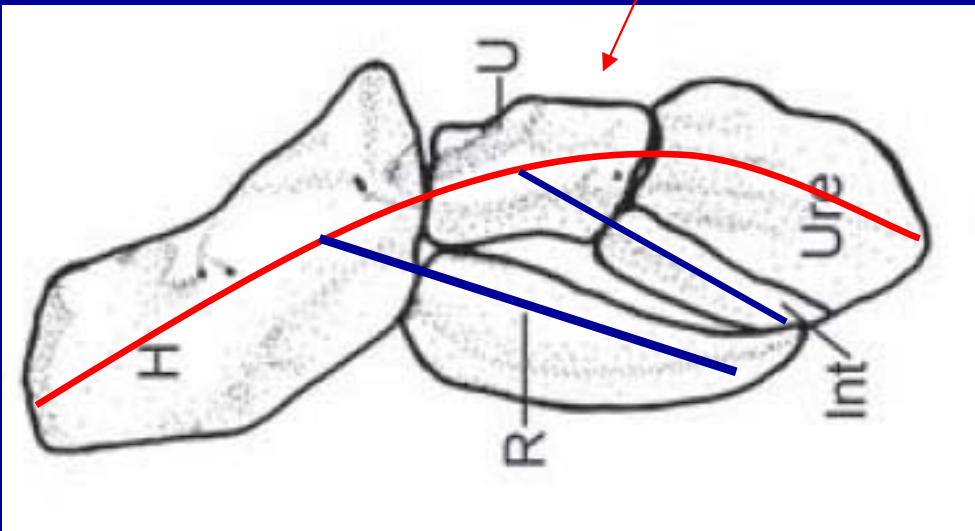
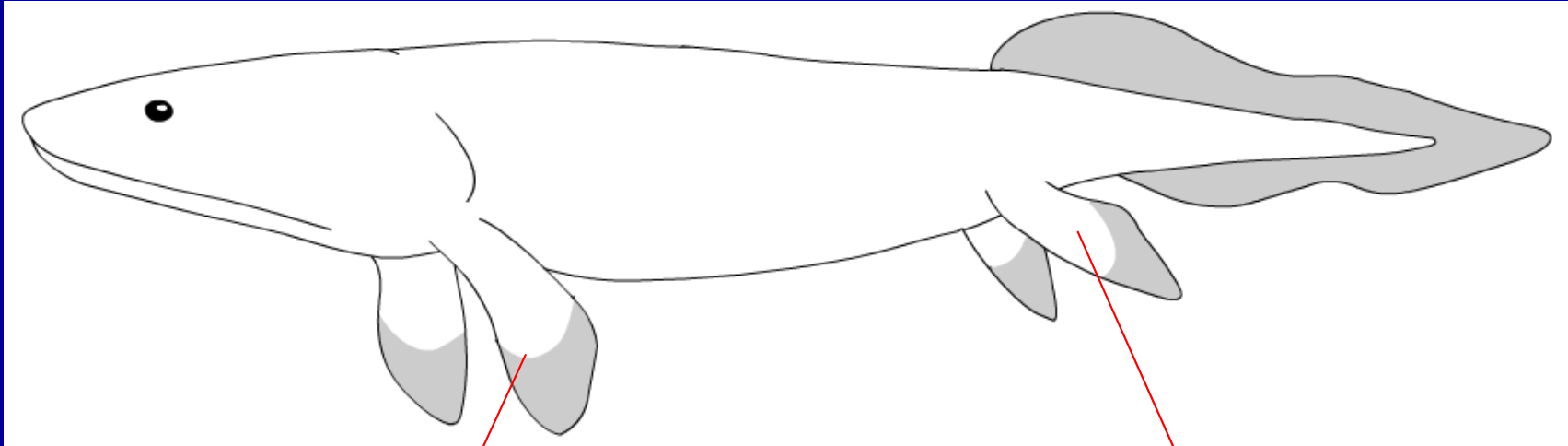


Наиболее близки к четвероногим остеолепиформы и элпистостегалии

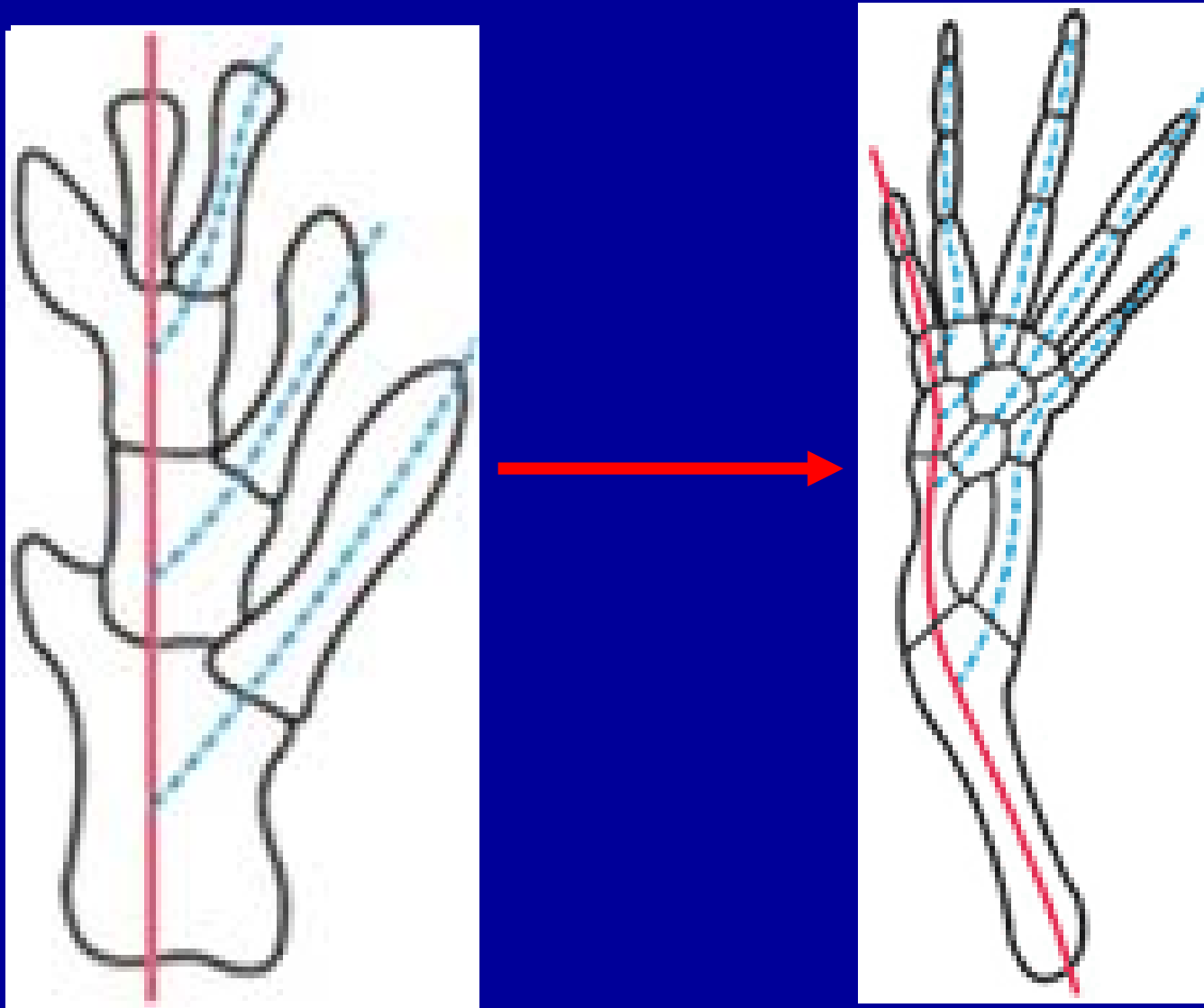


Остеолепиформная рыба эустеноптерон, обладавшая
унисериальными плавниками

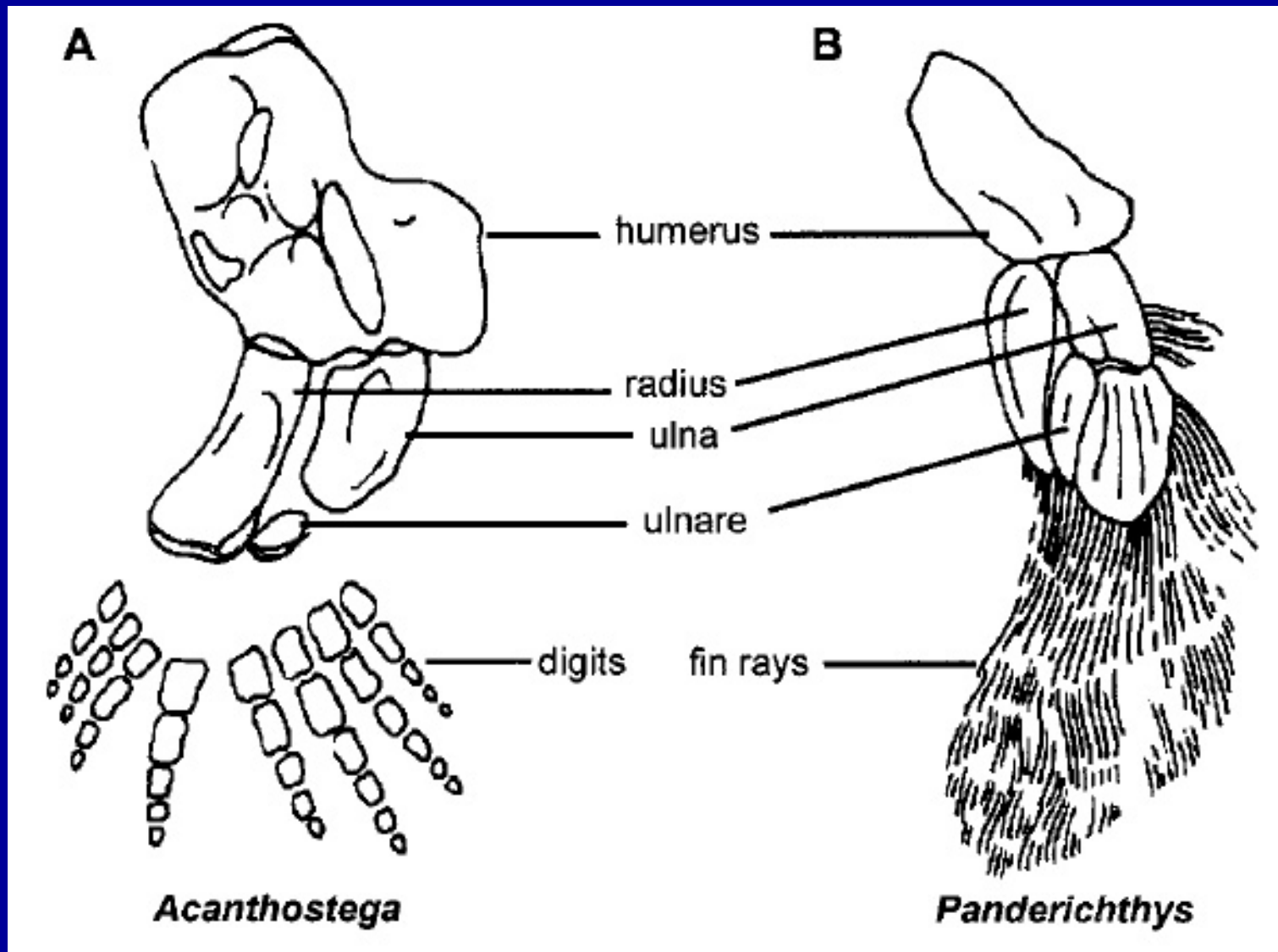
У еще более близкого к тетраподам
пандерихта парные плавники также
унисериальны



Один из вариантов соотношения элементов унисериального плавника с элементами конечности



Конечности первых тетрапод содержат
гораздо больше элементов, чем
унисериальные плавники их родственников

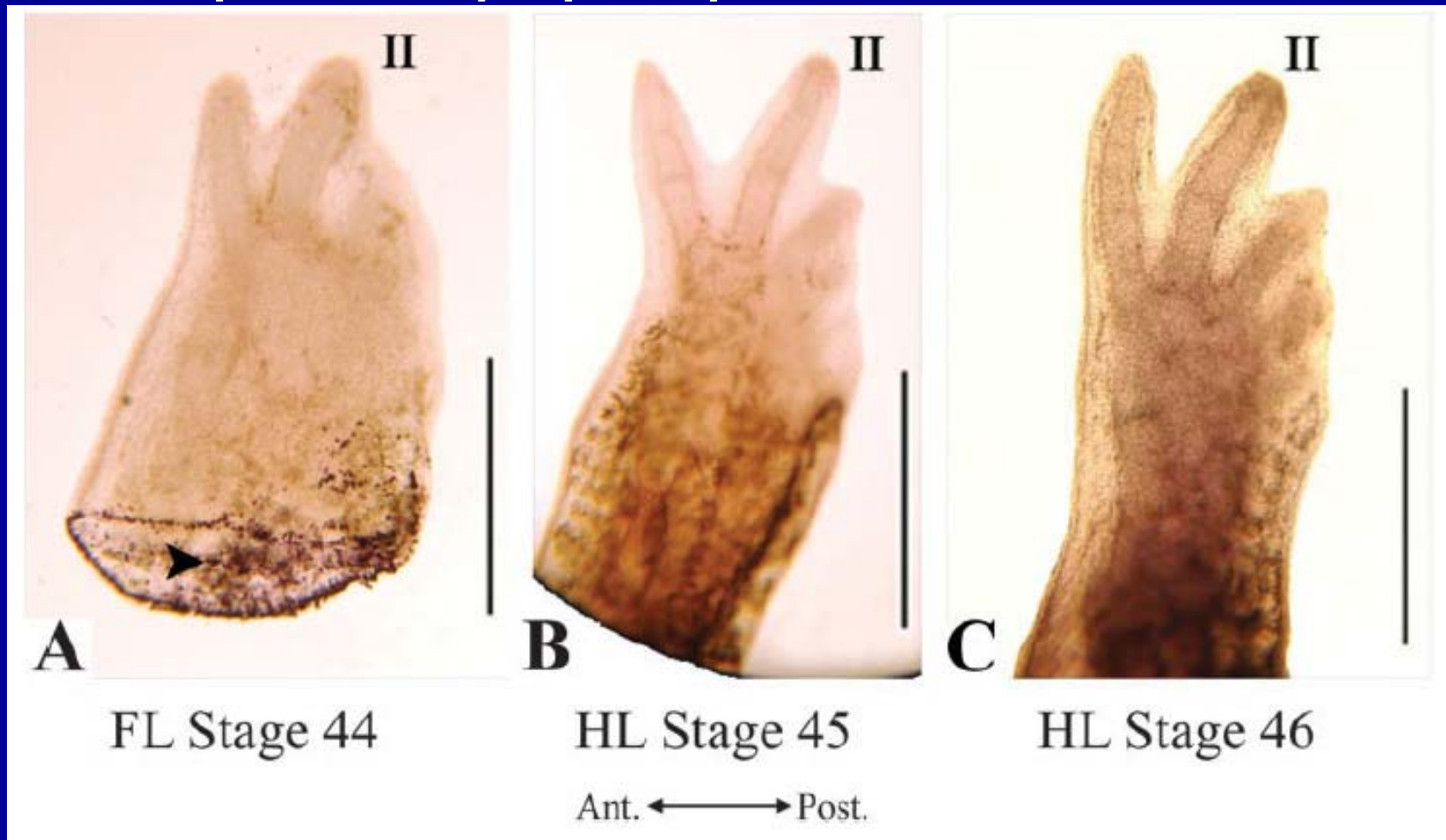


Поскольку плавники наиболее близких к тетраподам кистеперых рыб расчленены гораздо слабее наземной конечности, попытки надежной гомологизации ее скелетных элементов с элементами плавника ограничиваются проксимальной областью, а дистальные отделы конечности (особенно пальцы) часто рассматриваются как новообразование. Однако, аутоподиум (и пальцы как важнейшая его часть), является морфологически самым сложным отделом конечности и вряд ли образовался быстрым скачком при переходе от рыб к тетраподам. Всякая структура «боится» новизны: с ростом единовременно получаемой системой новизны растет вероятность необратимого понижения устойчивости системы и прекращения данной линии развития (вымирание) (Раутиан, 1988). Поэтому, тетраподная конечность, скорее всего, имеет длинную эволюционную историю, уходящую глубоко в недра предкового для четвероногих таксона.

Хвостатые амфибии издавна привлекали внимание исследователей пытавшихся решить проблему происхождения тетрапод

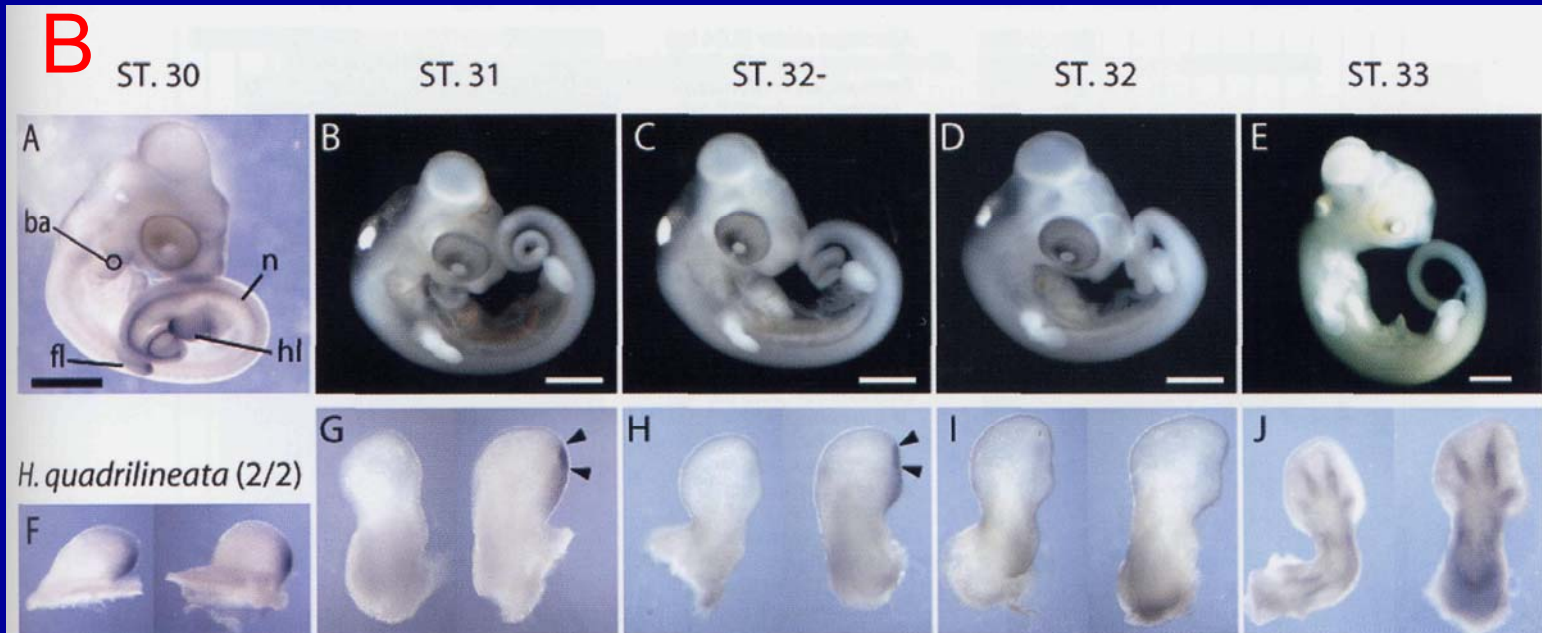
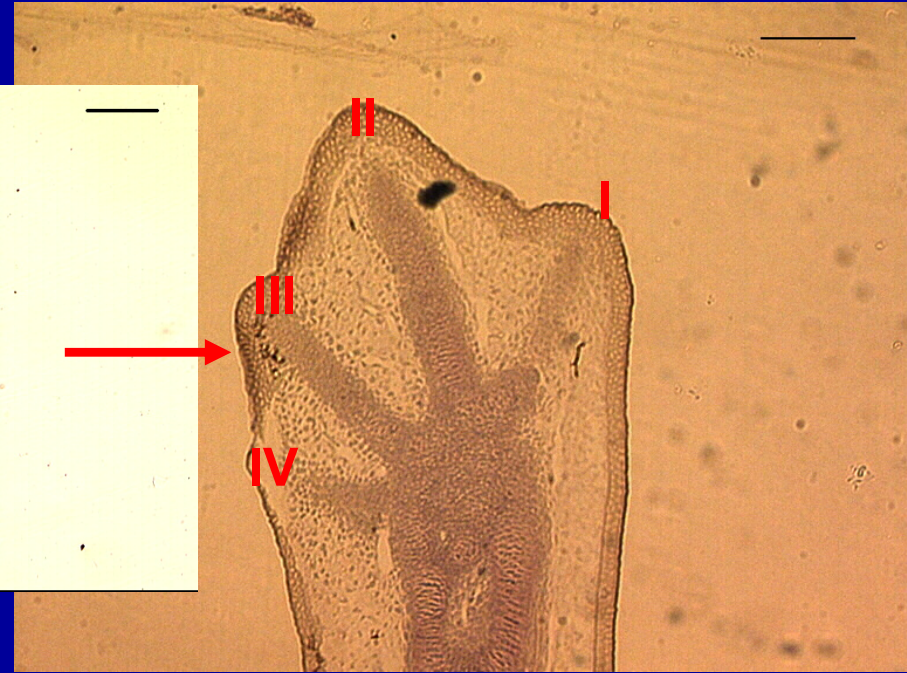
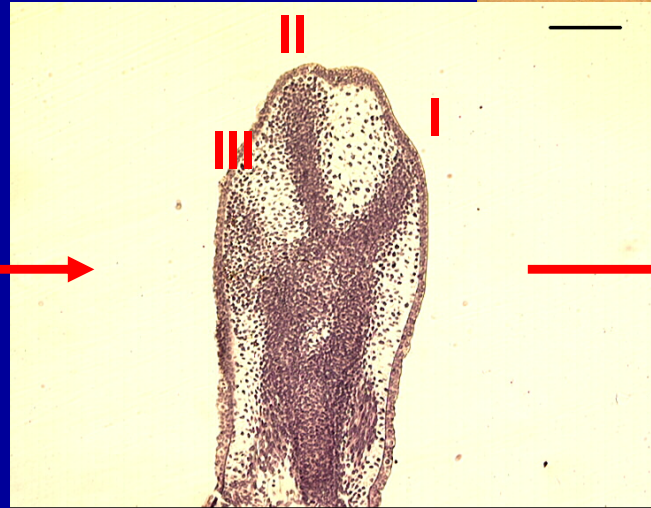
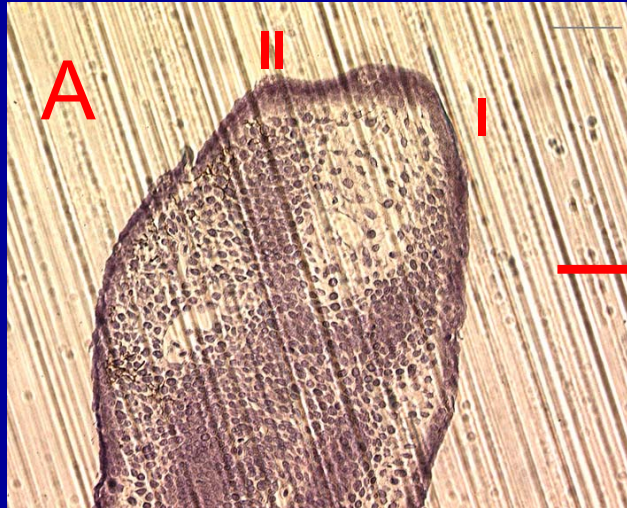


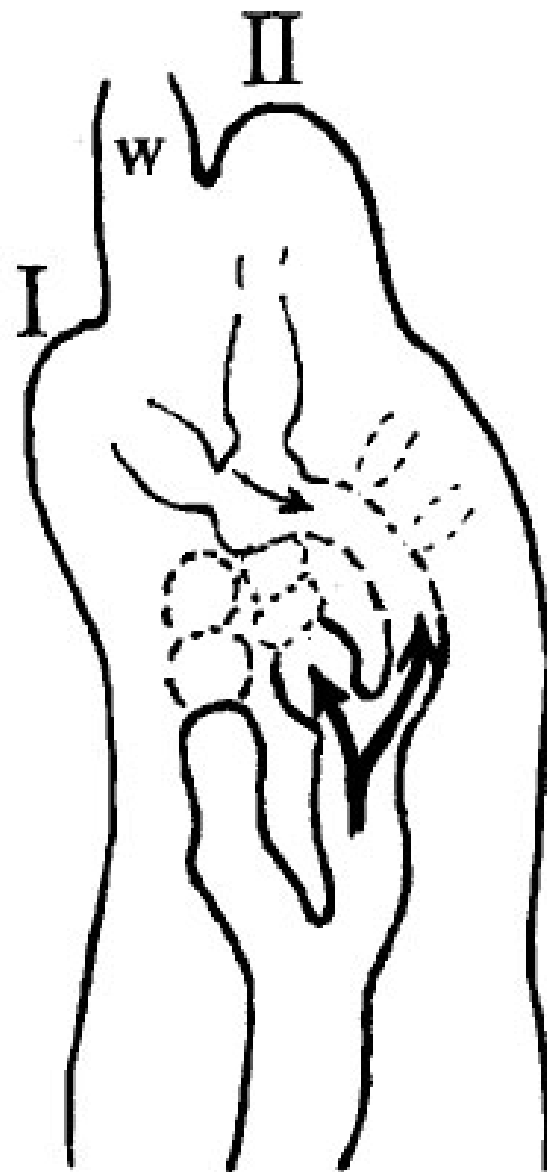
Для хвостатых амфибий характерен
уникальный для современных тетрапод
порядок формирования пальцев



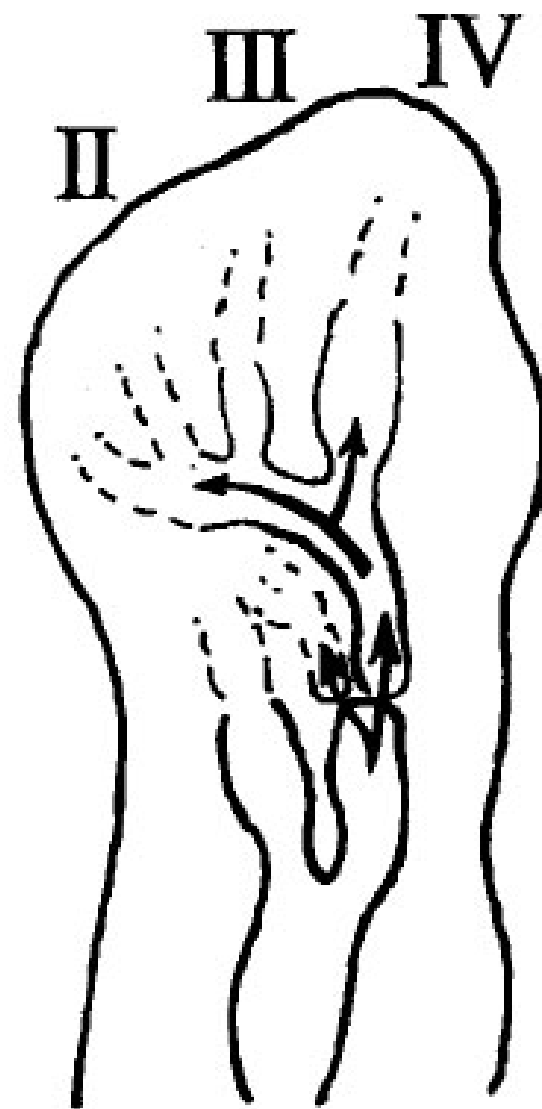
Развитие задней конечности амбистомы. Первыми образуются первые два пальца, затем по одному появляются остальные (третий, четвертый и, наконец, пятый)

Развитие конечностей хвостатых амфибий (A) и амниот (B)



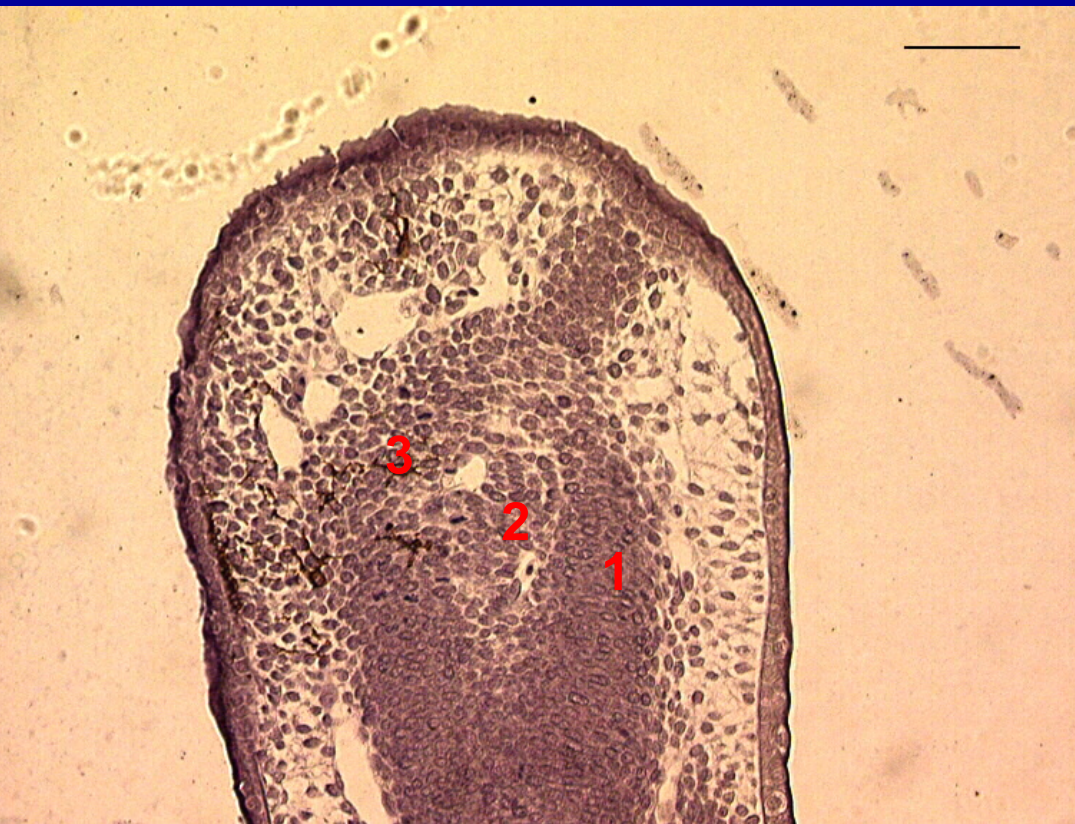


Urodele
(Salamandrella)



Anuran & Amniote

У хвостатых амфибий в дистальном отделе конечностей развивается три мезенхимных комплекса

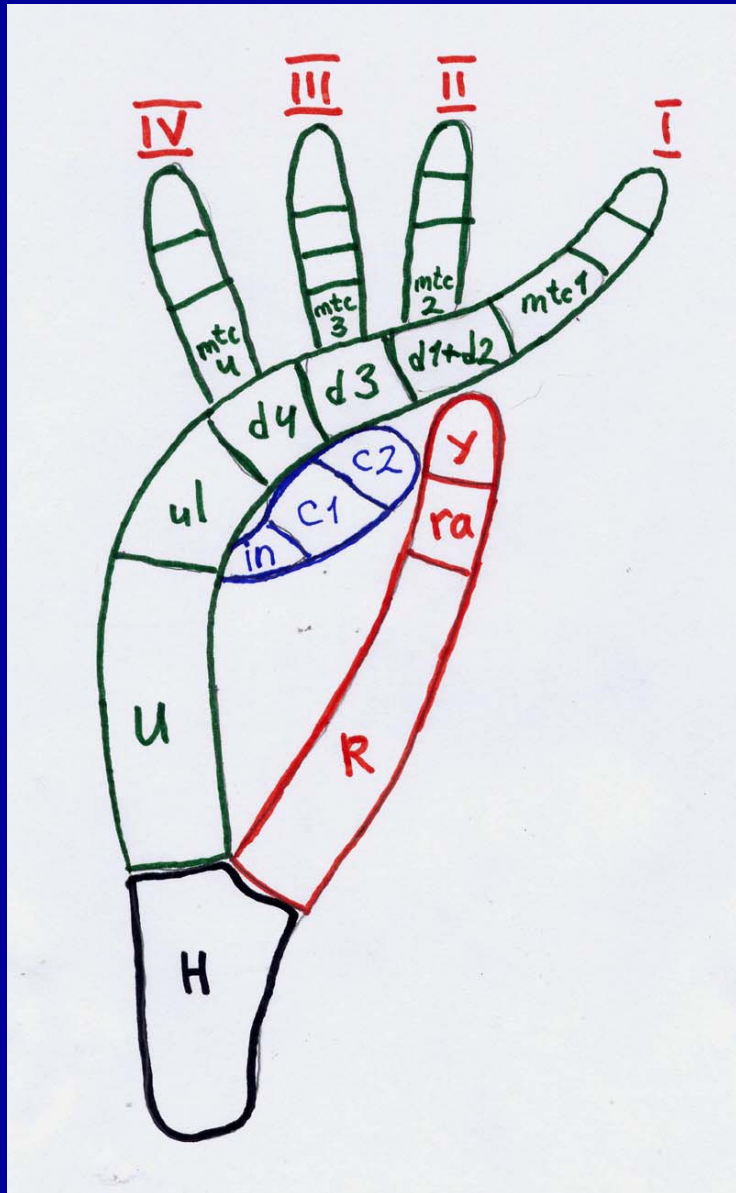


1 – преаксиальная колонка (будущие лучевая, радиале, у-элемент)
2 – медиальная колонка (будущие интермедиум и два центральных элемента)

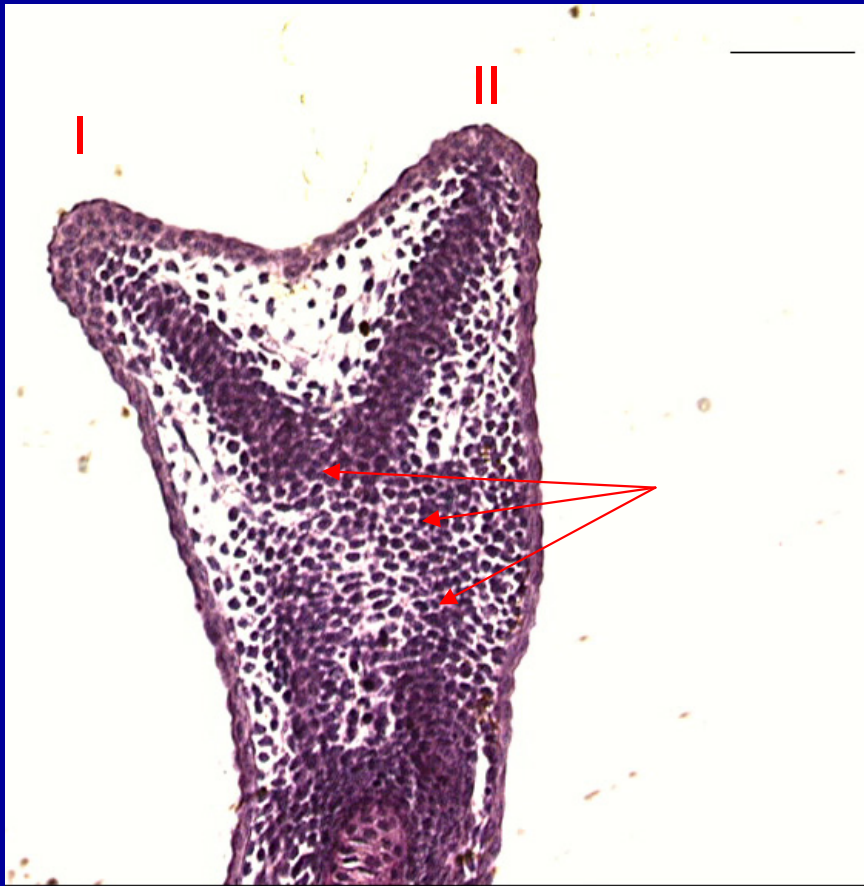


3 – постаксиальная дуга, включающая локтевую кость, ульнаре, все дисталии и первый палец

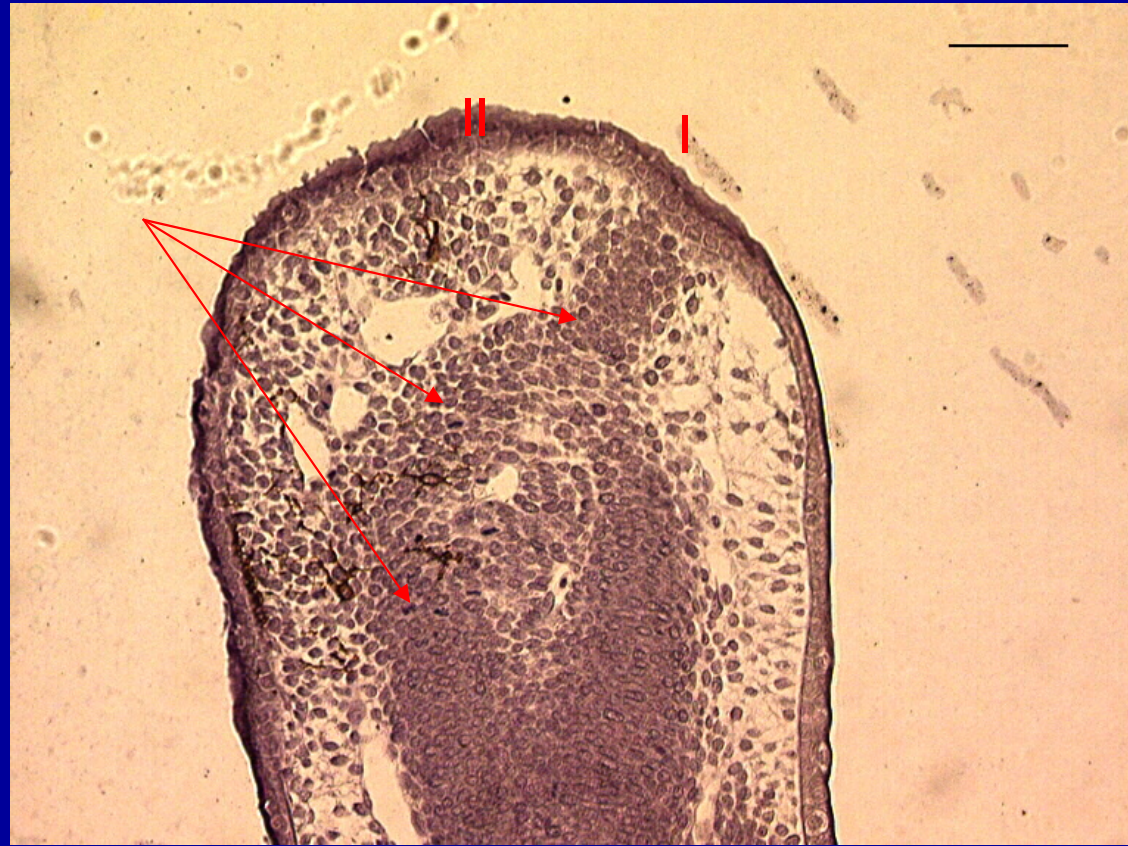
Схема основных скелетных комплексов развивающейся конечности



У ряда хвостатых с ранних стадий развития прослеживается постаксиальная дуга, вполне сравнимая с пальцевой дугой амниот и лягушек

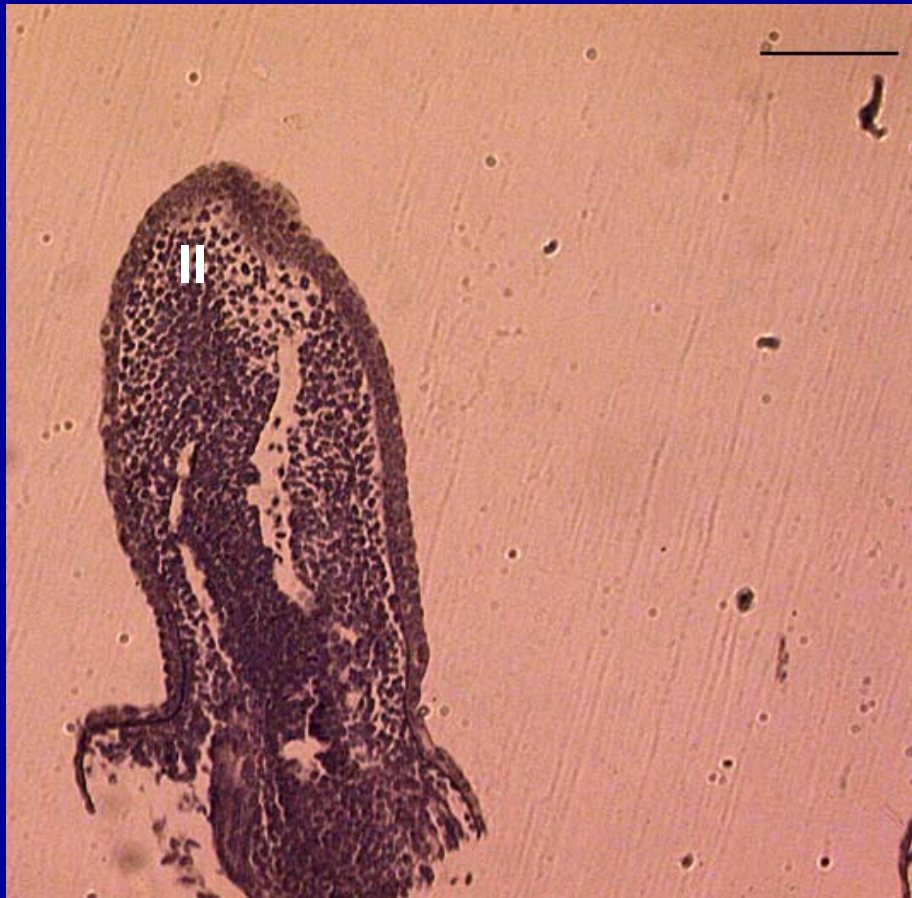


Pleurodelis waltl, 39 стадия



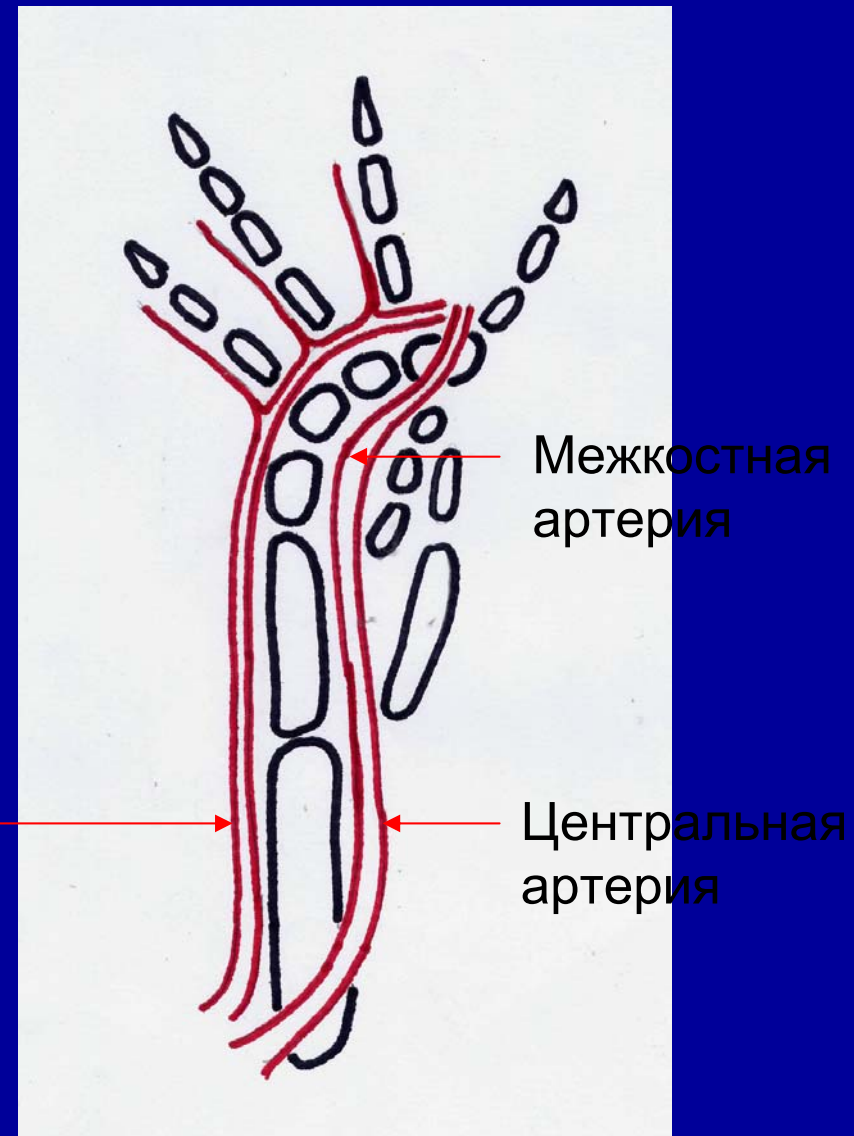
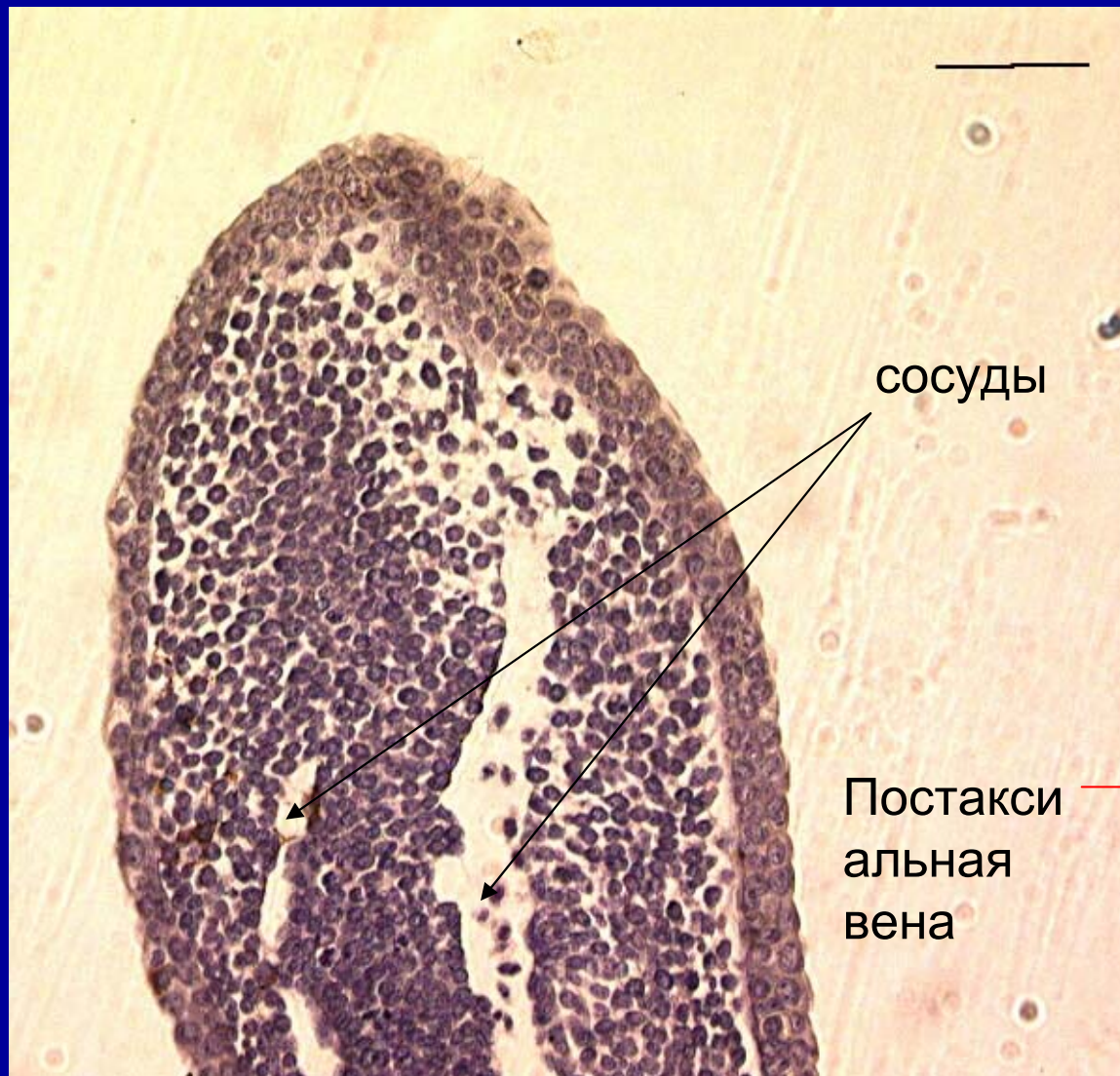
Ranodon sibiricus, 25 стадия

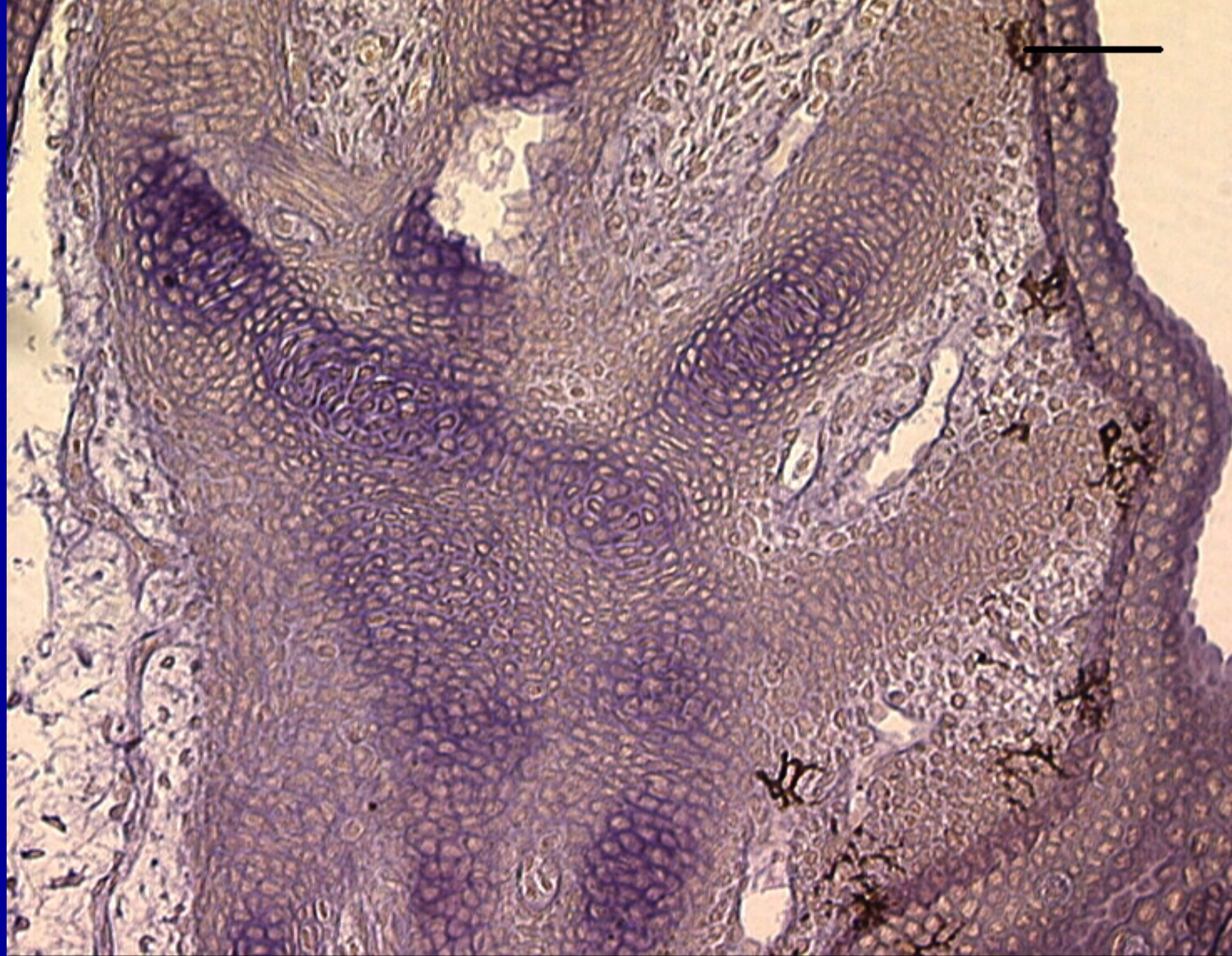
Данные по раннему развитию
конечностей наиболее примитивных
хвостатых – углозубов – говорят в
пользу идеи пальцевой дуги как
изначальной, древней
метаптеригиальной оси

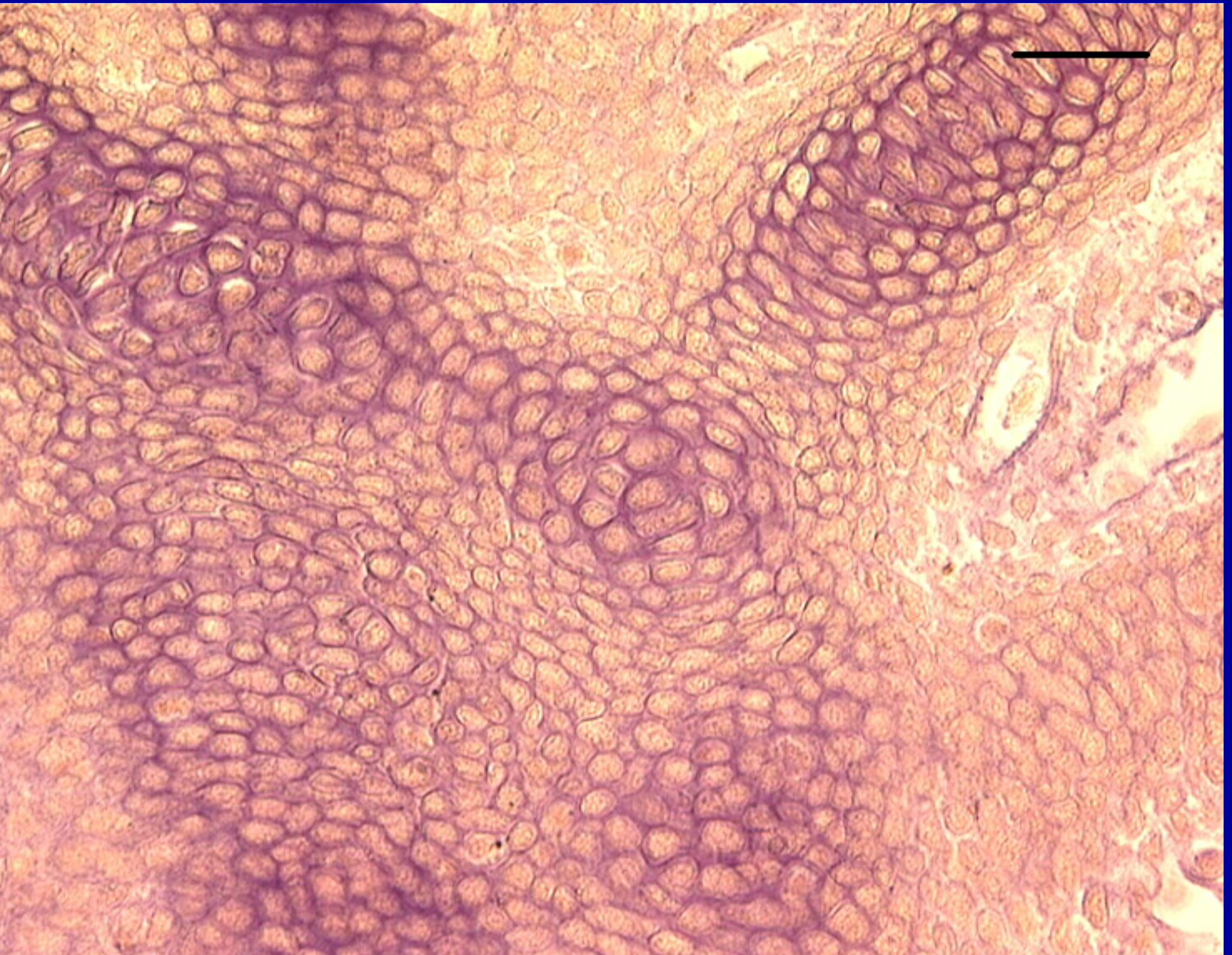


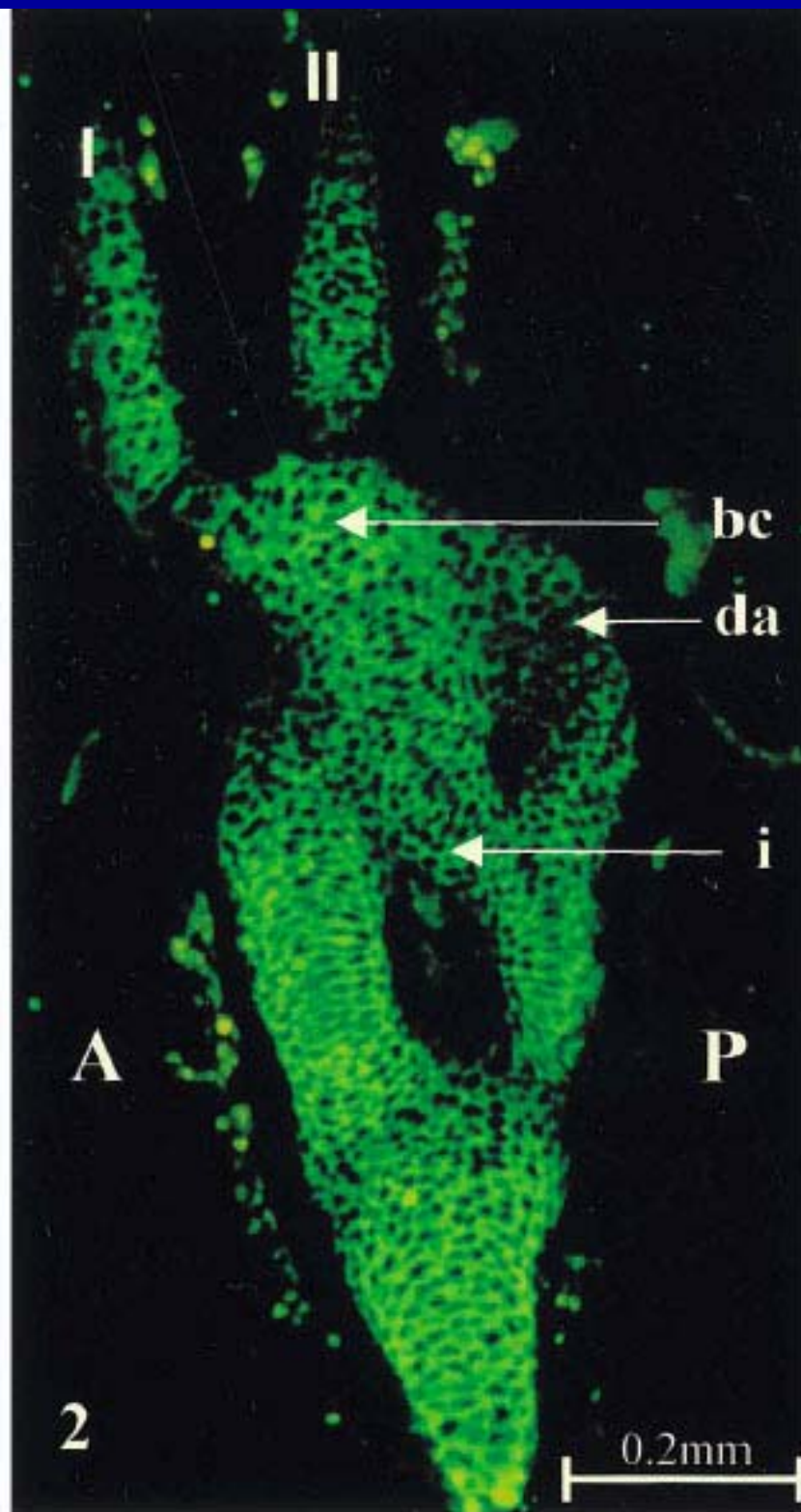
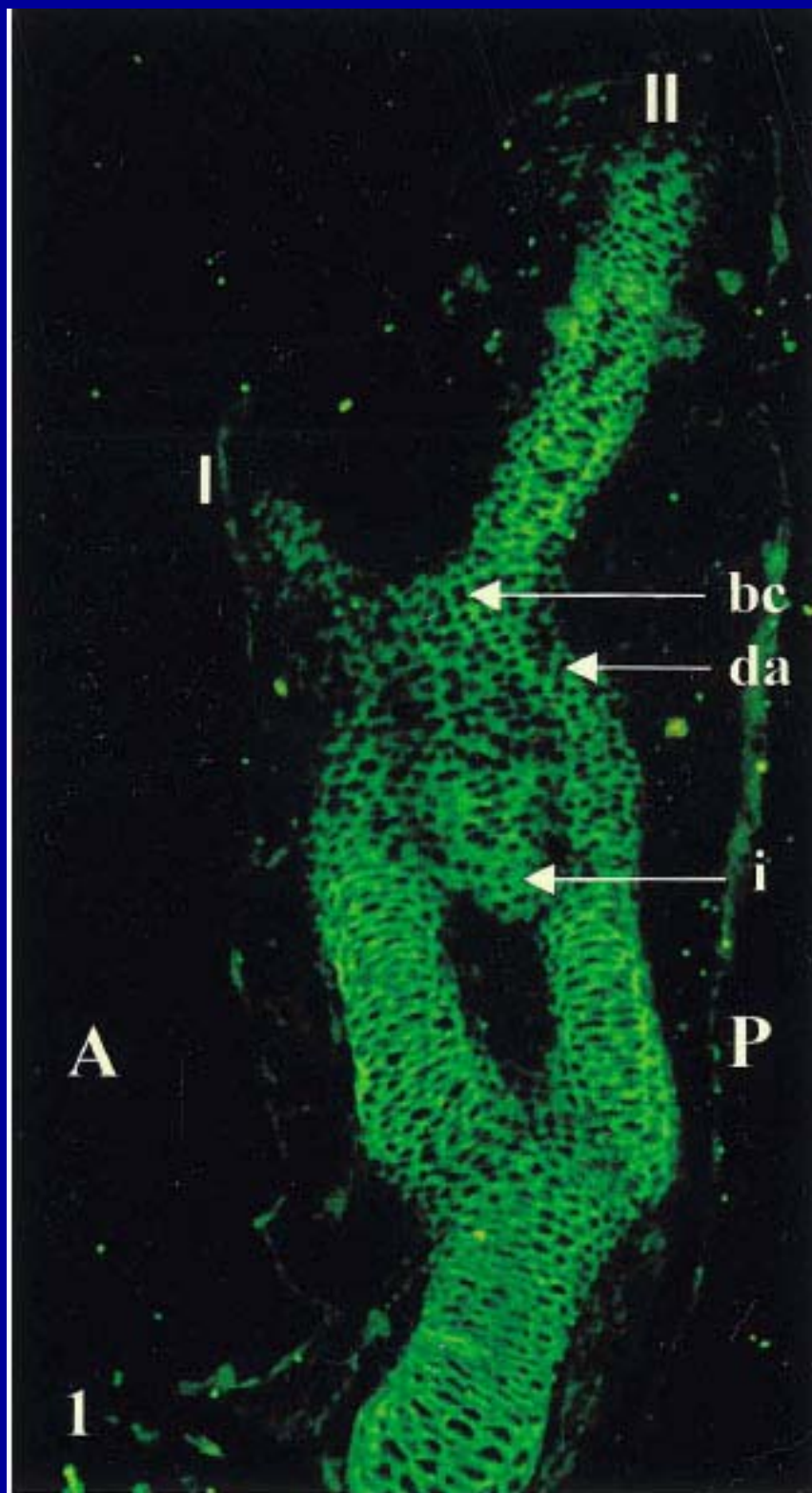
Передняя конечность семиреченского
лягушкозуба. Стадия 23. Виден
единый зачаток пальцевой дуги,
окаймляющие его сосуды и 2-ой
палец

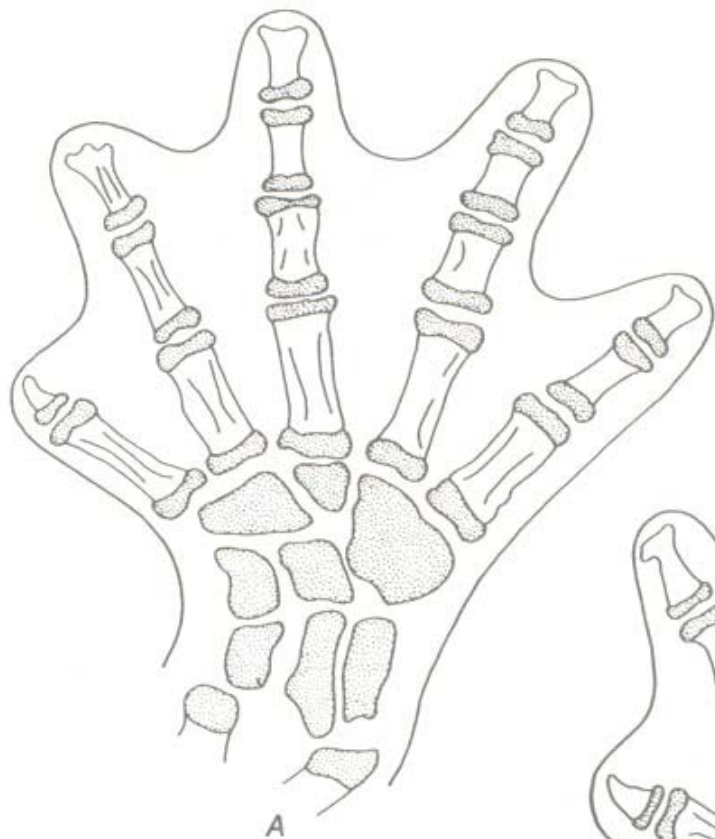
Расположение сосудов в формирующейся конечности



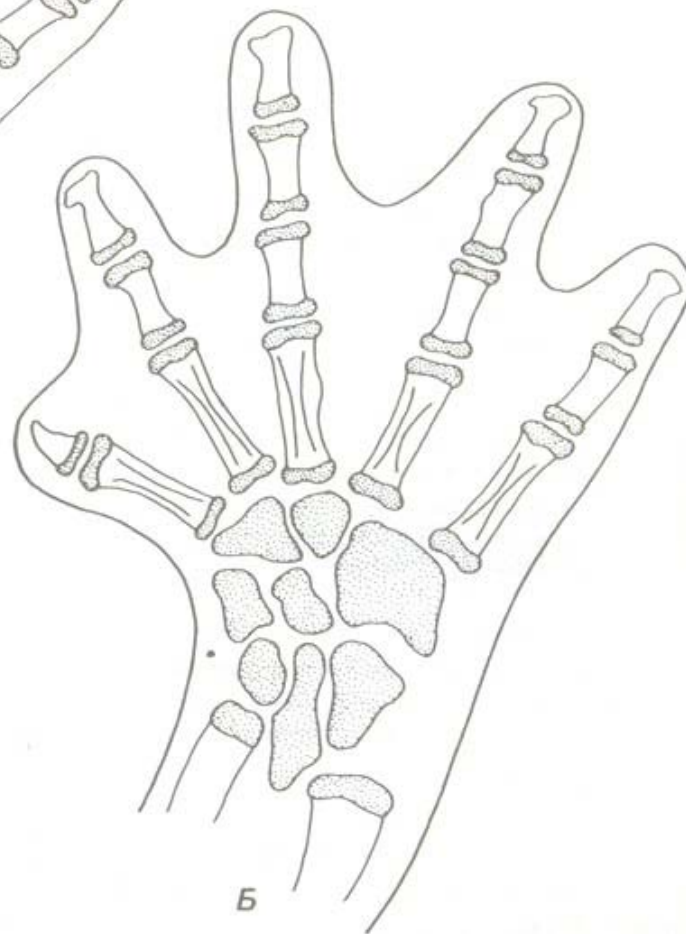








A



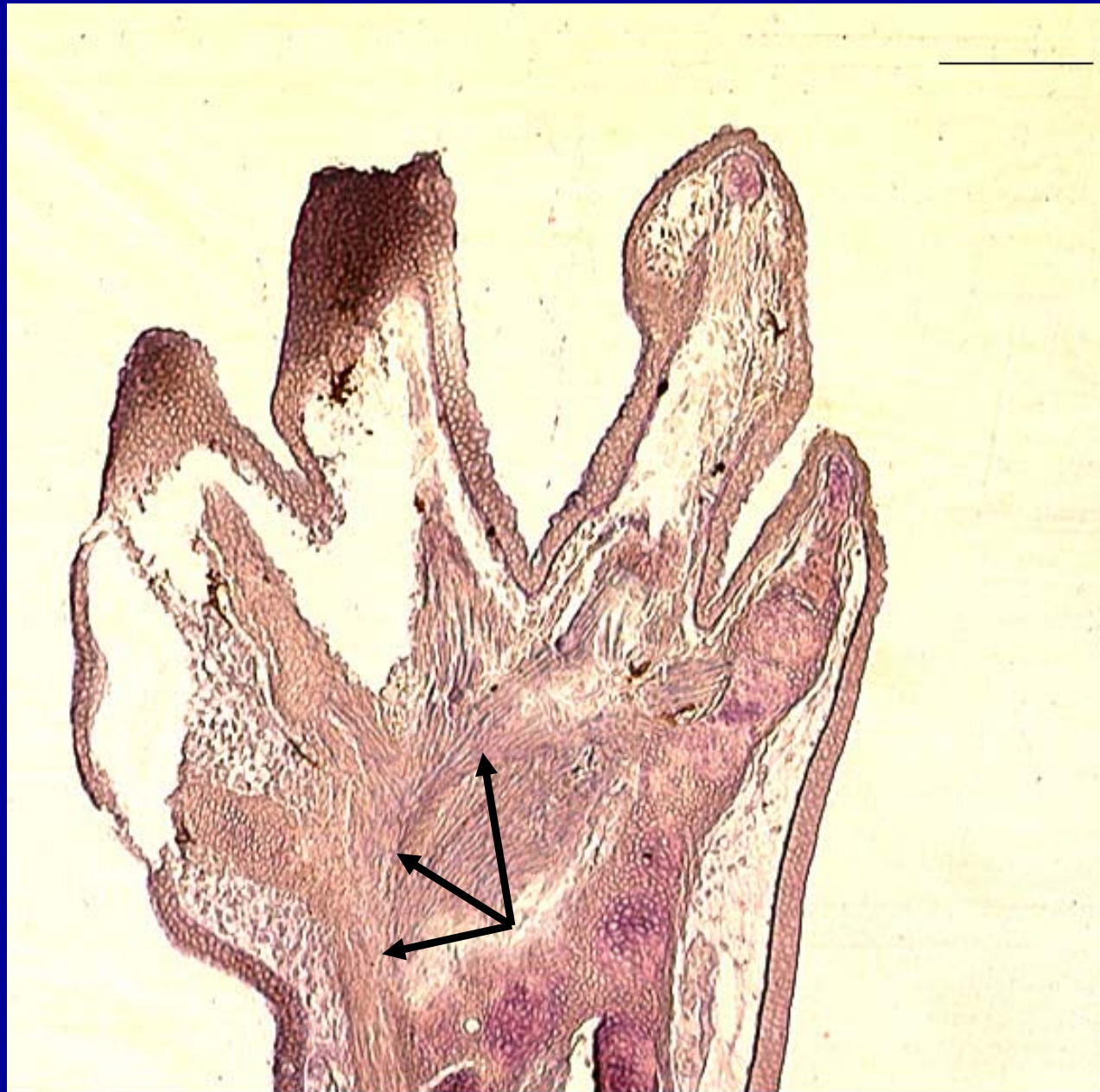
B



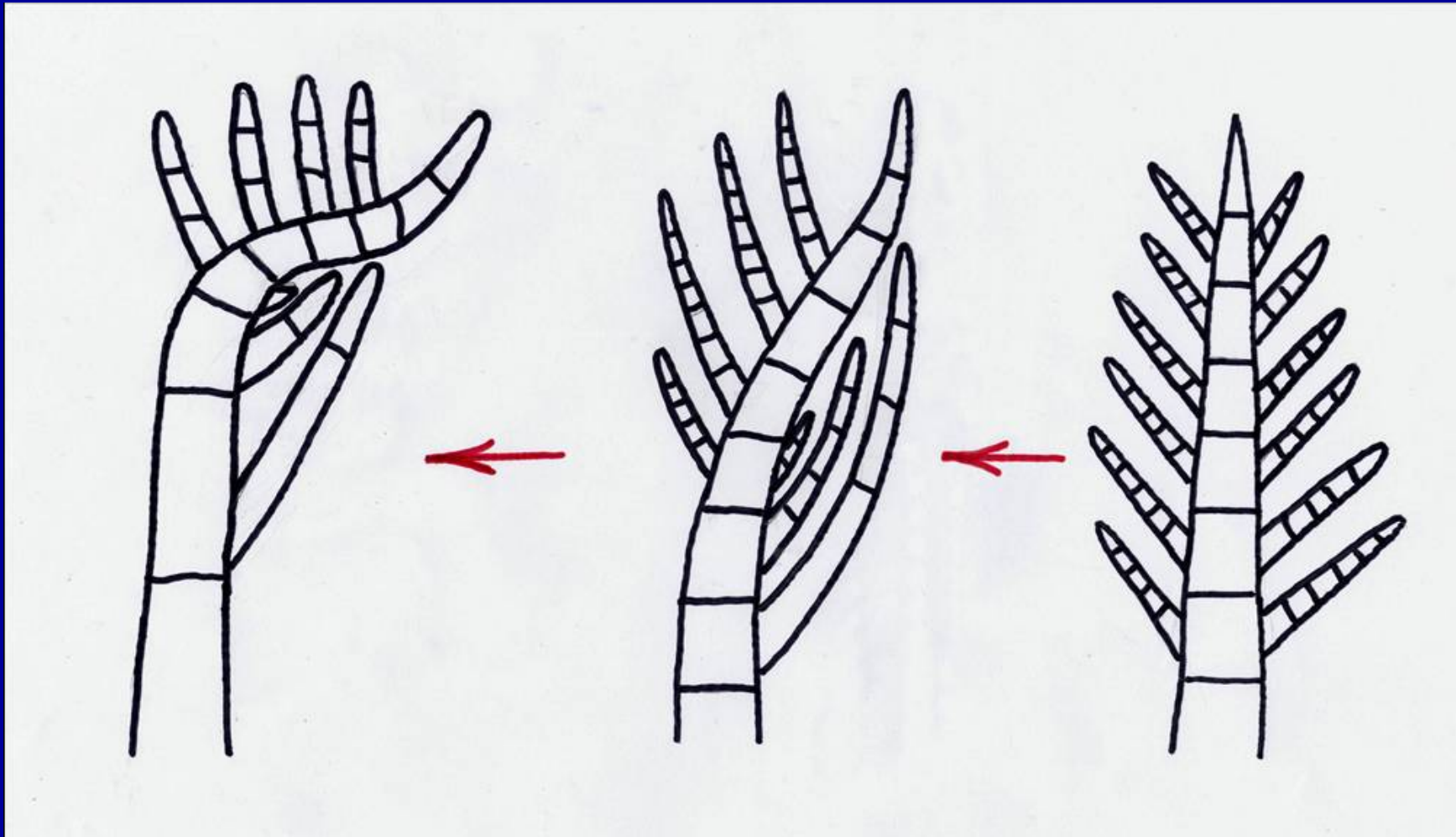
B

1 mm

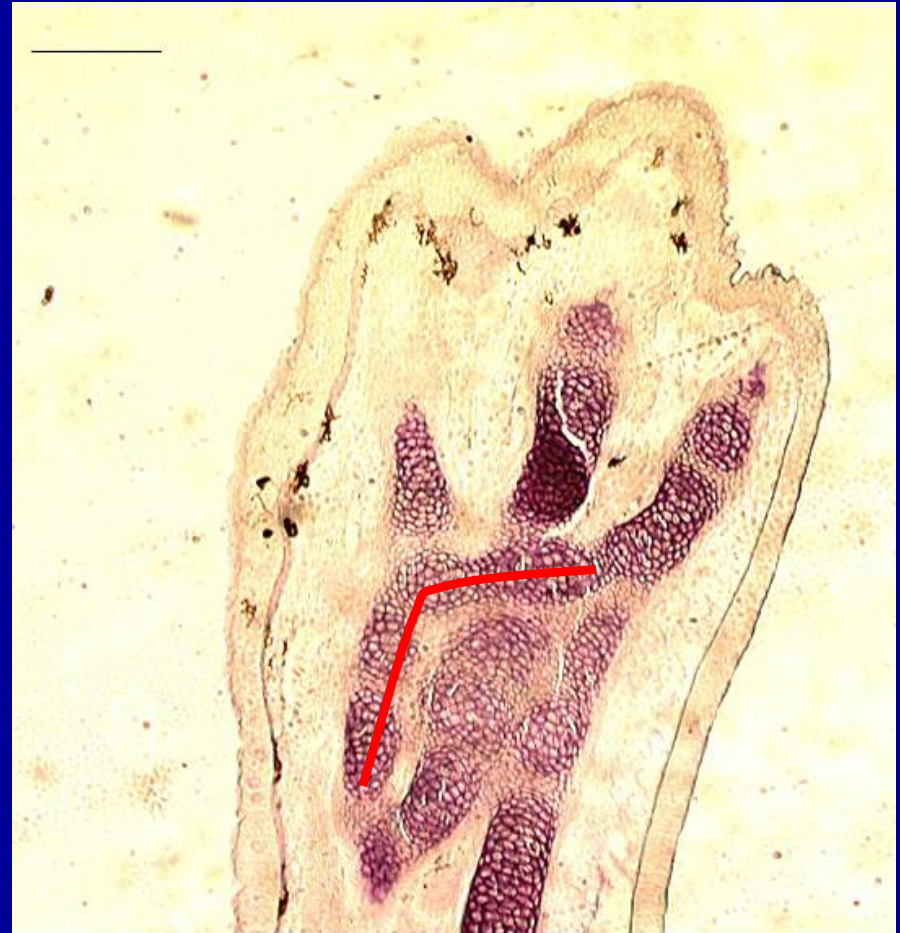
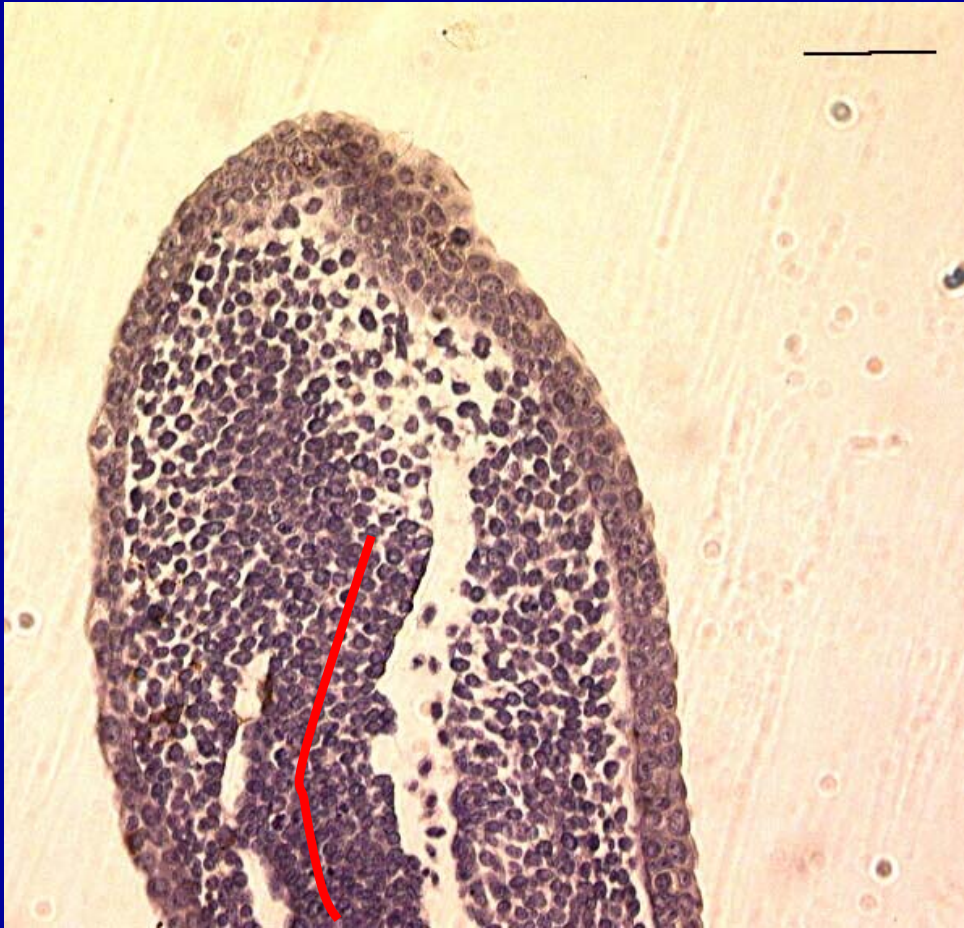
Маркером метаптеригиальной оси может
являться древний сгибатель пальцев



Но если пальцевая дуга –
метаптеригиальная ось, то в результате
тетраподизации она должна была
изогнуться

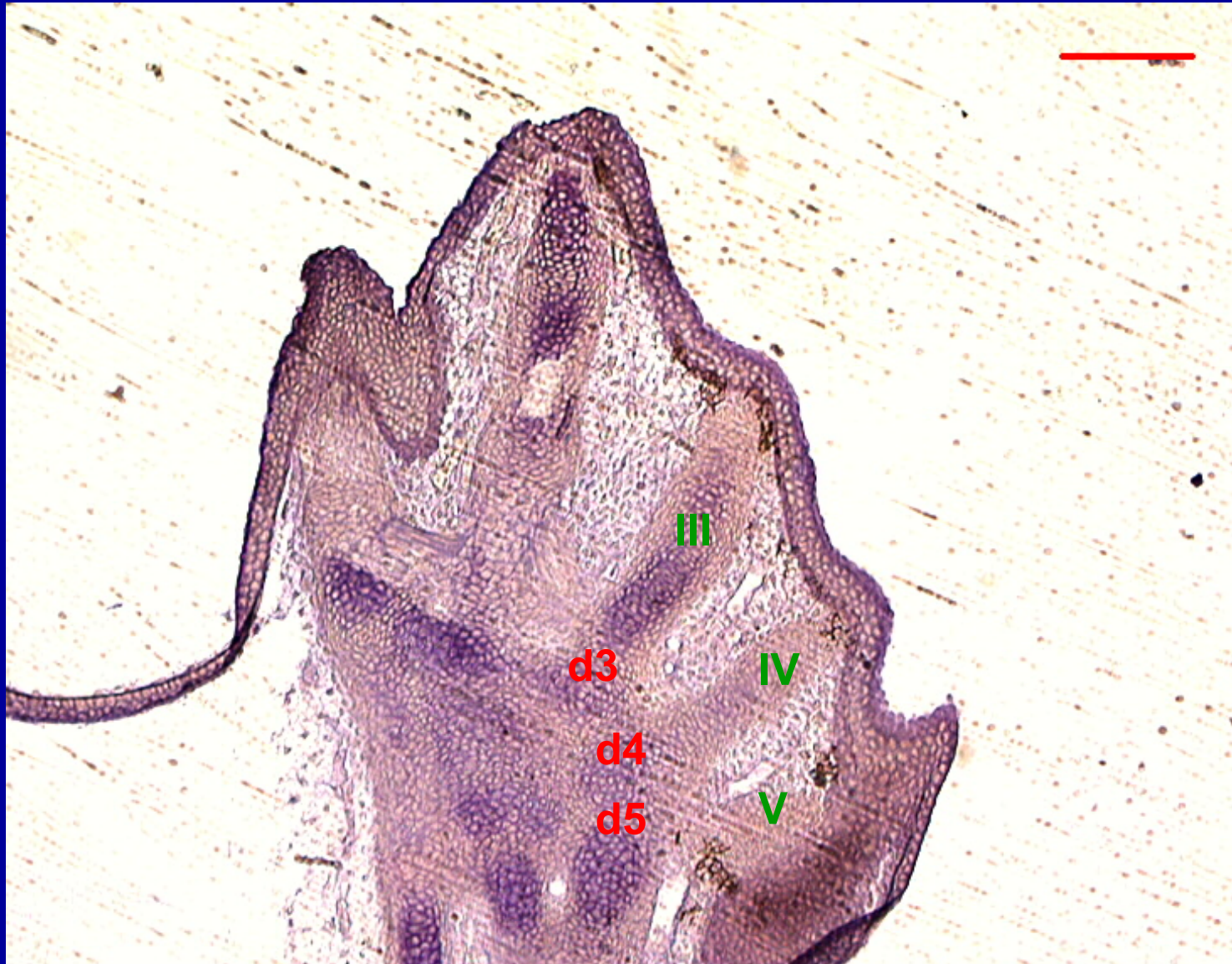


Следы этого процесса могут сохраняться
в развитии самых примитивных
современных четвероногих

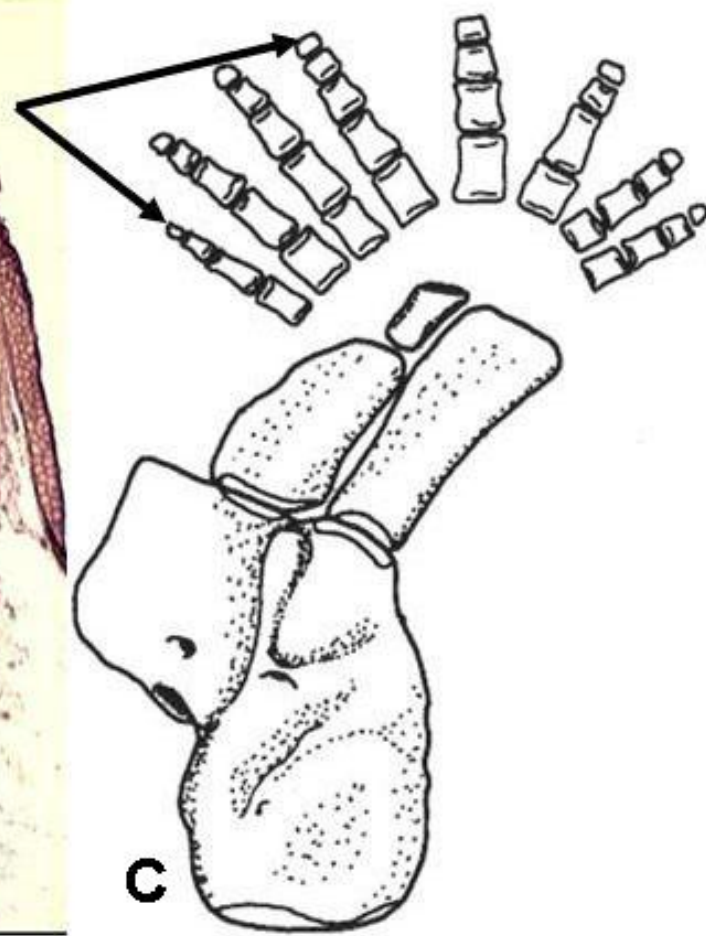
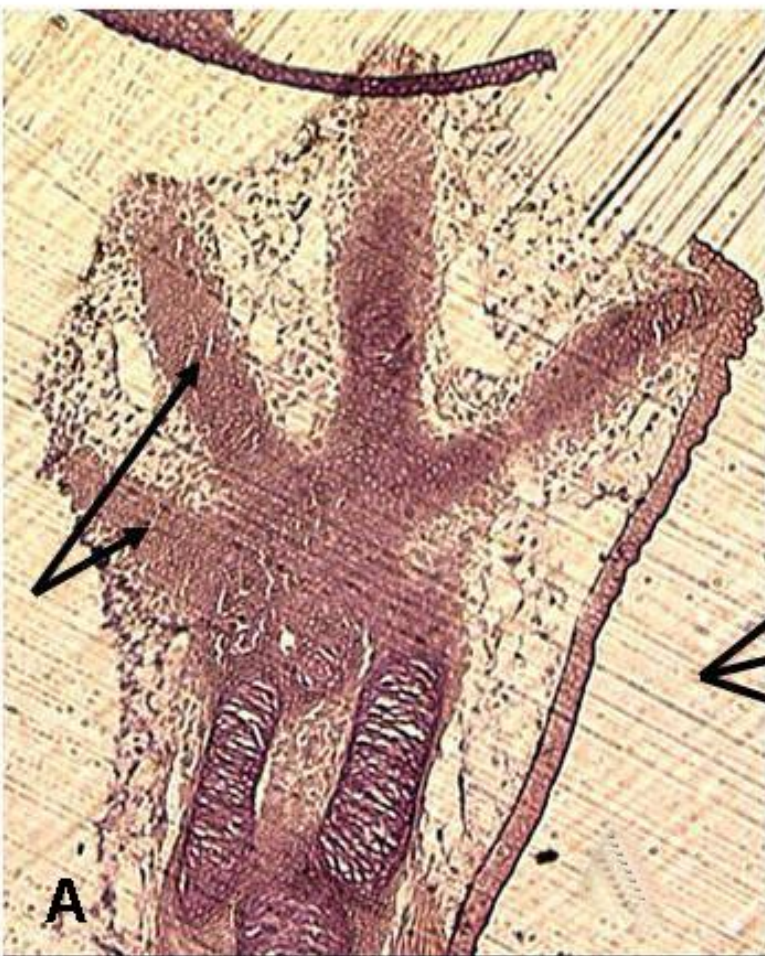


К более поздним стадиям развития пальцевая дуга семиреченского лягушкозуба
постепенно загибается преаксиально

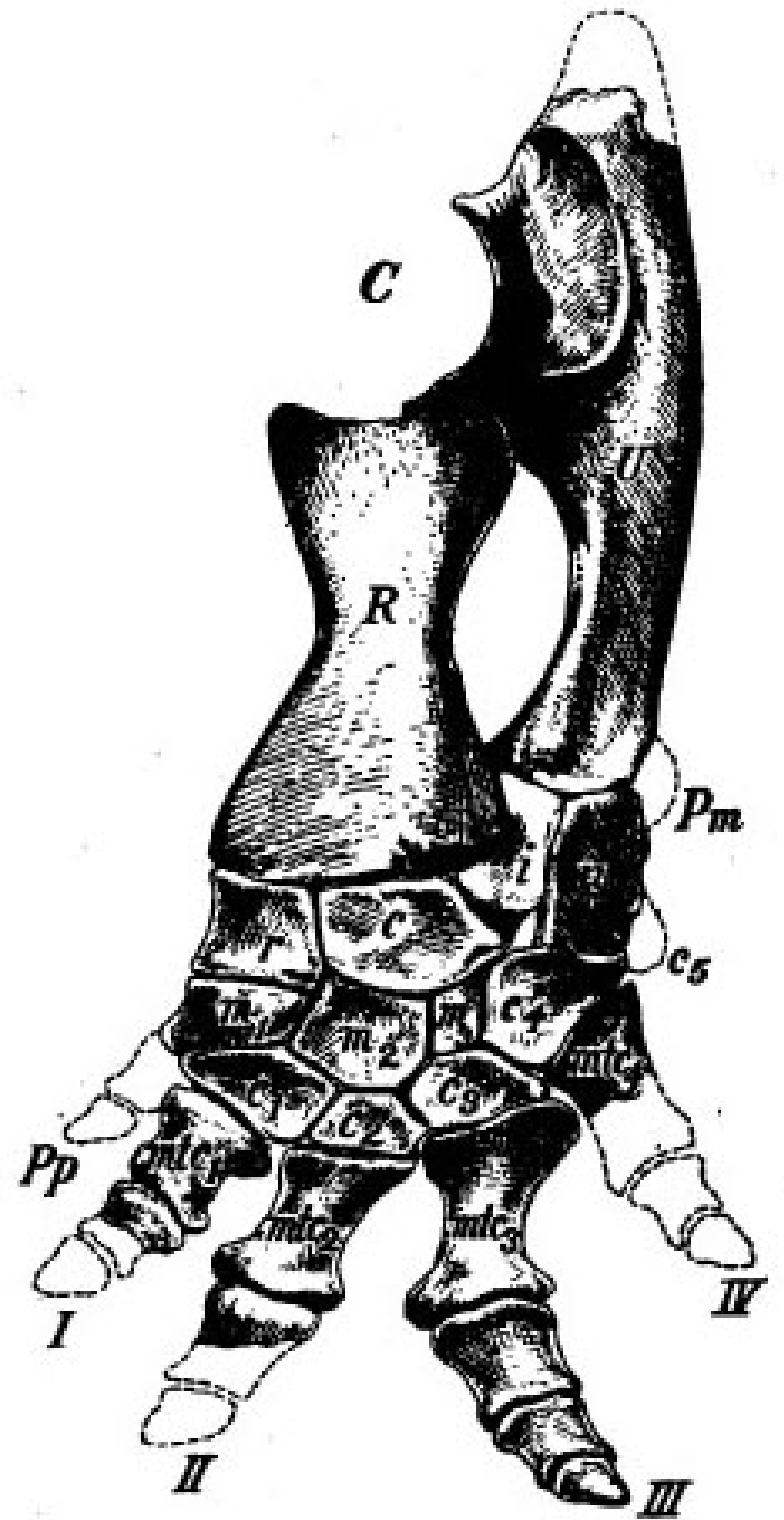
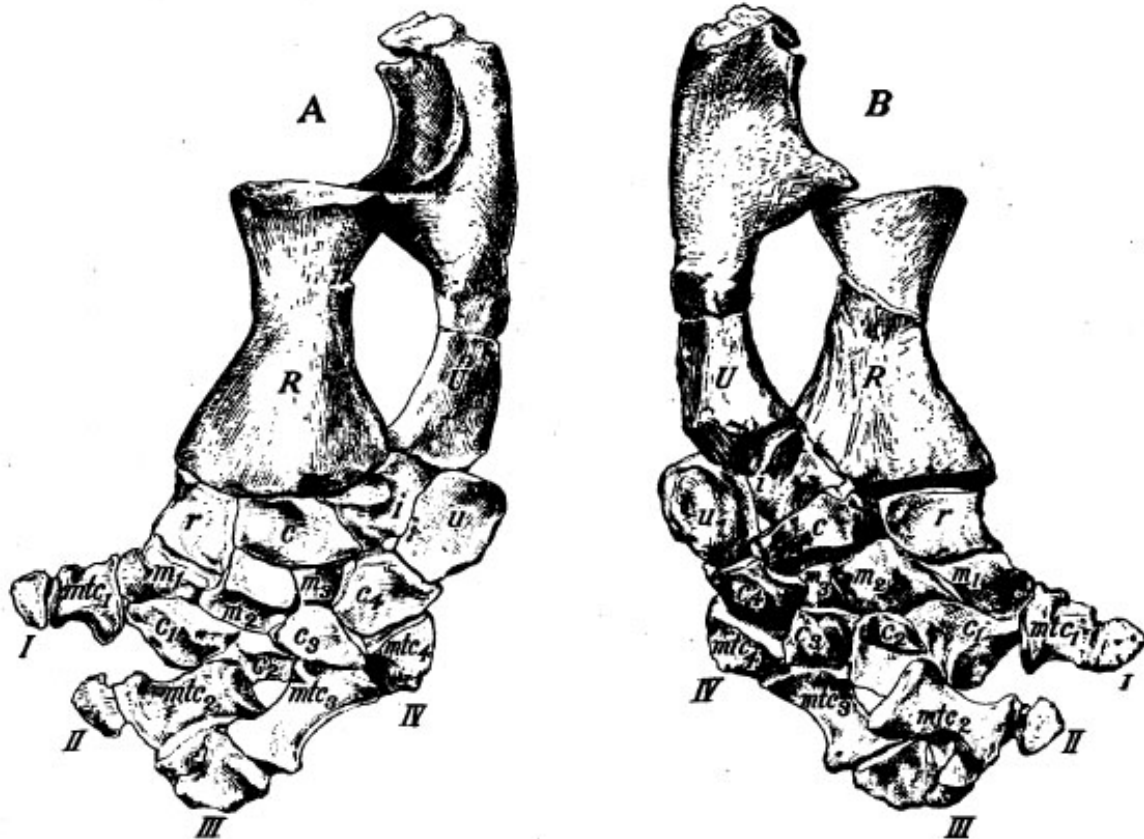
Формирующиеся задние пальцы и находящиеся в их основаниях зачатки дистальных элементов мезоподиума образуют сначала не поперечный, а скорее продольный ряд, как в бисериальном плавнике



Задняя
конечность
семиреченског
о лягушкозуба,
стадия 34

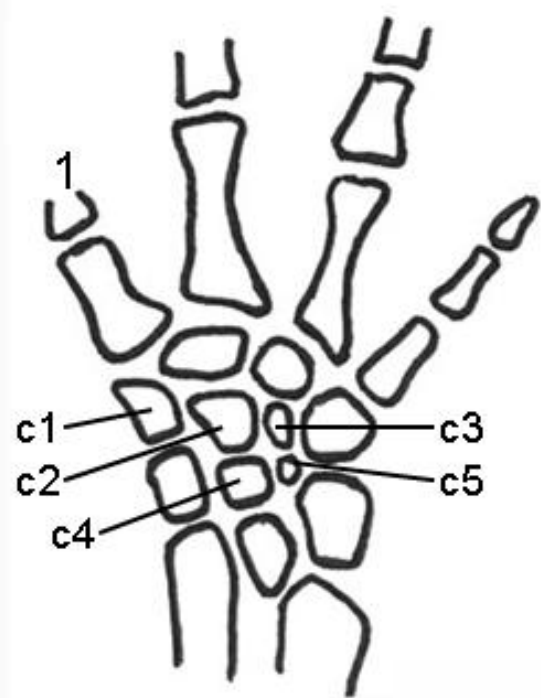


Эриопс

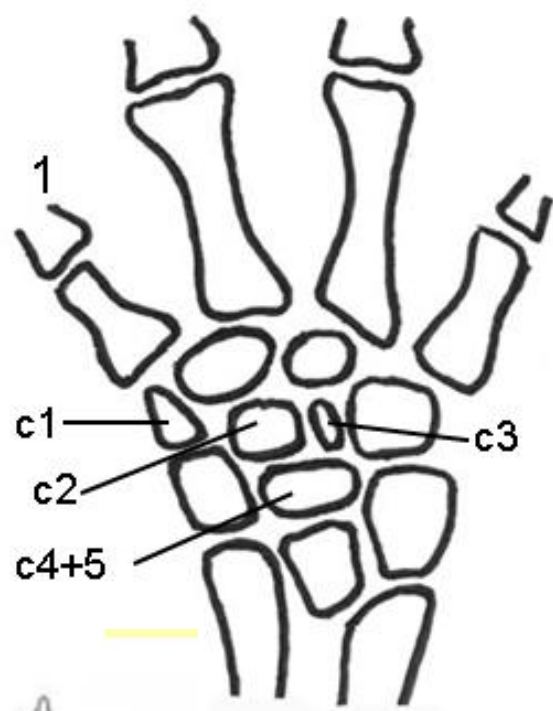


Преаксиальные лучи в процессе формирования пальцевой дуги испытали частичную редукцию, сопровождавшуюся слиянием элементов лучей друг с другом.

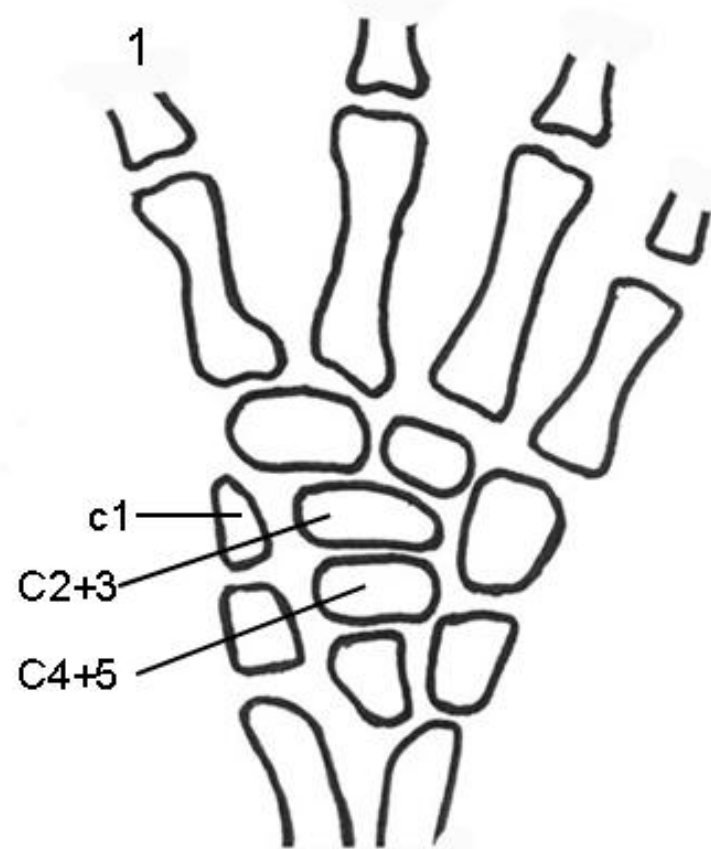
Получается, что у наиболее древних тетрапод мы будем наблюдать максимальное количество элементов в преаксиальной области. Данные по развитию конечностей гинобиид и по карбоновым тетраподам (следующий слайд) подтверждают это предположение



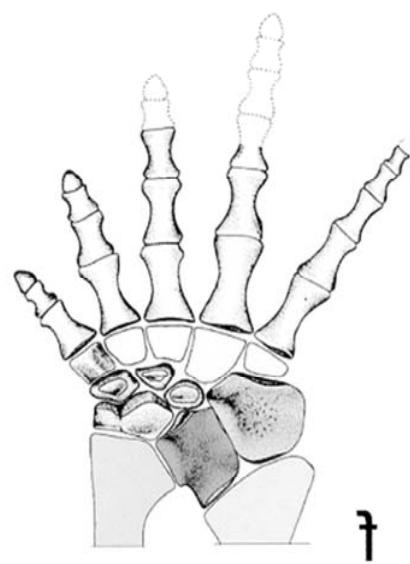
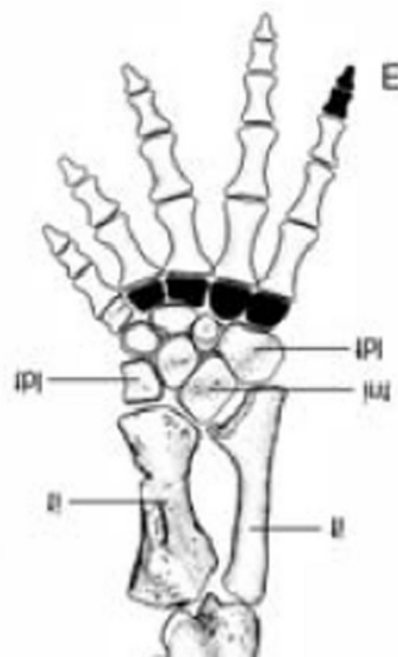
A



B



C



†

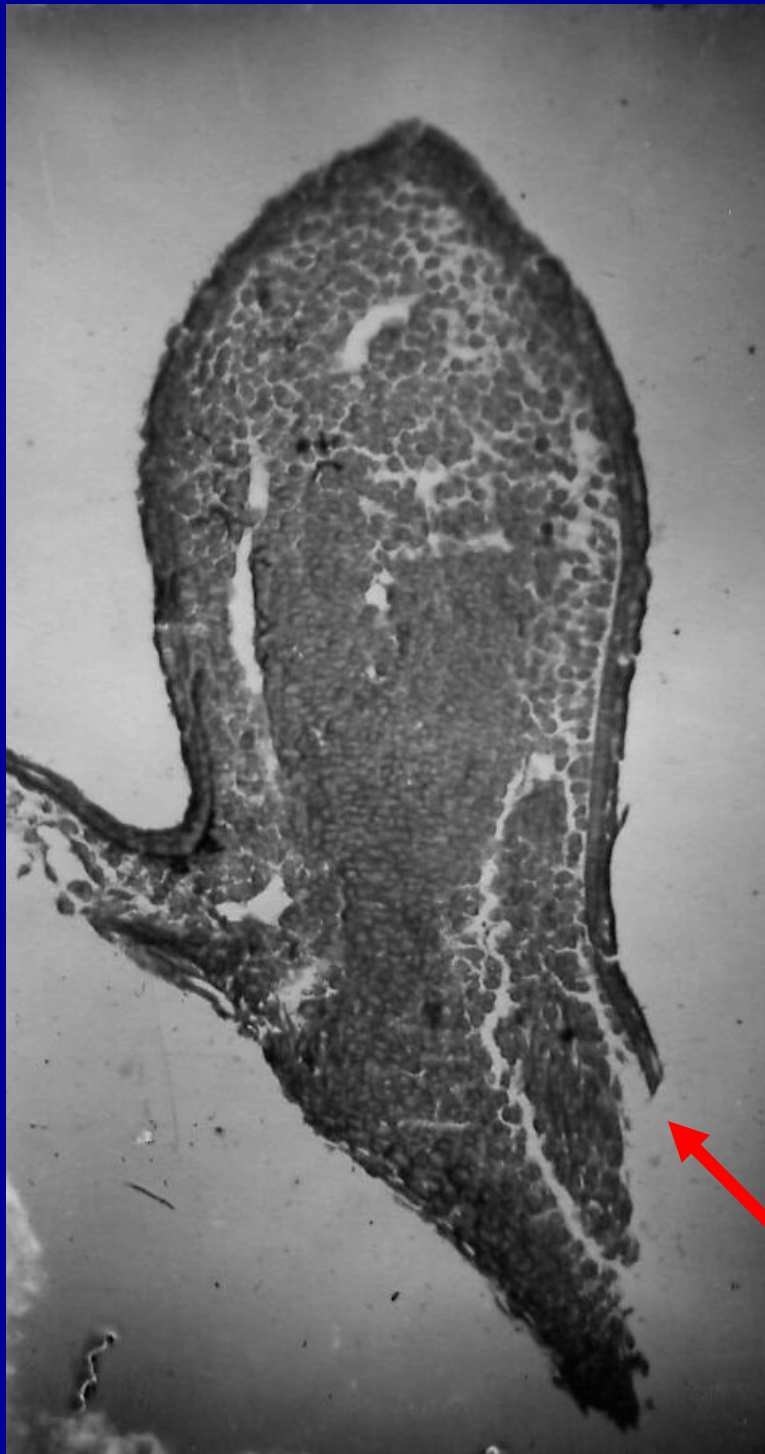


Поскольку из гипотезы
пальцевой
дуги=метаптеригиальной оси
вытекает, что предковым для
тетраподной конечности был
бисериальный архиптеригий,
возможно, существовала фаза
бисериальной переходной лапы
с двумя группами пальцев –
преаксиальной и постаксиальной

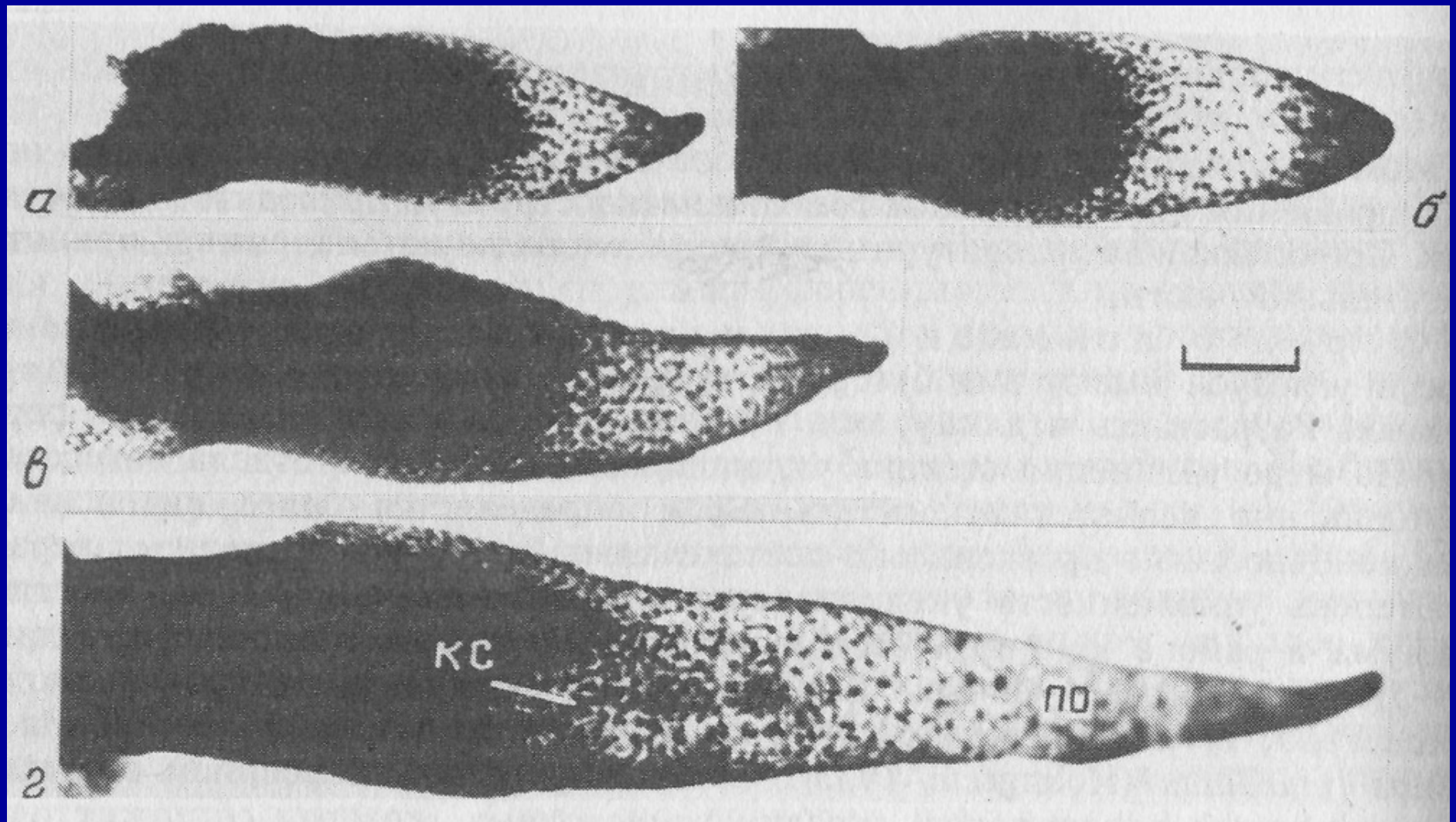
У амниот
зачатки
конечностей
оканчиваются
закругленным
и лопаточками



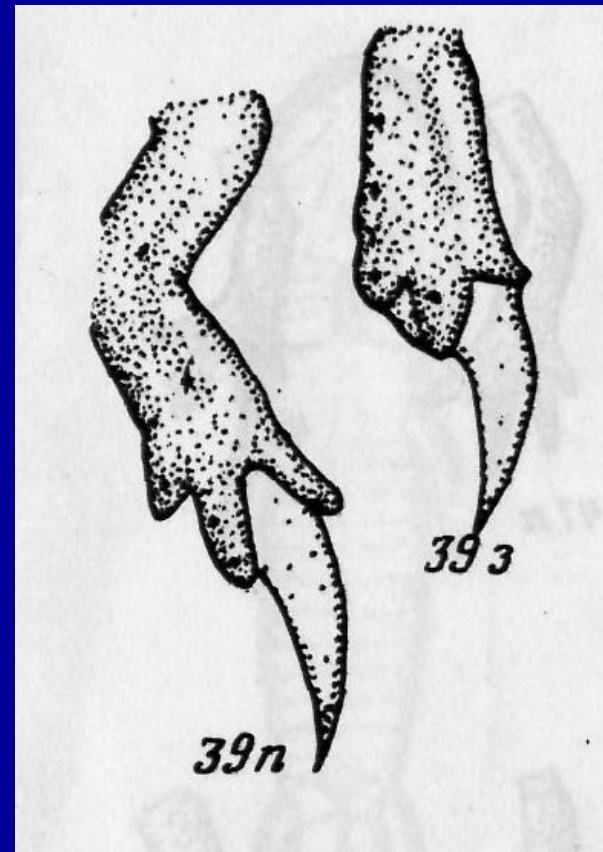
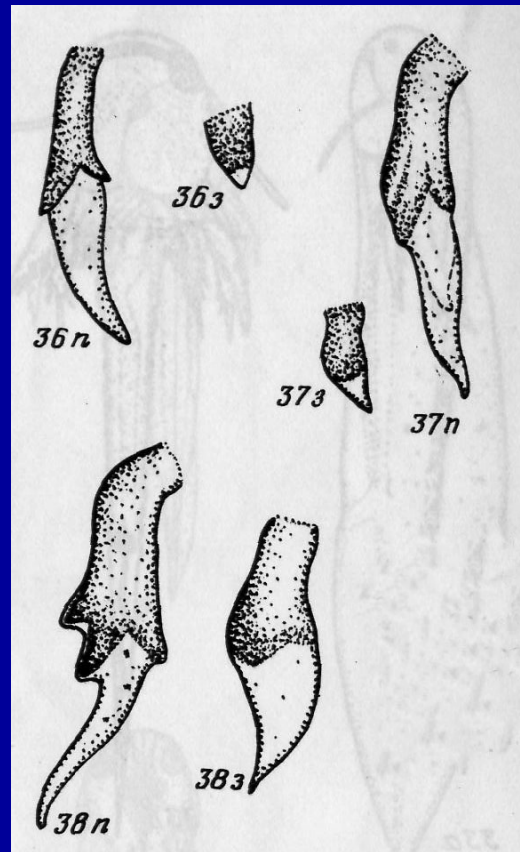
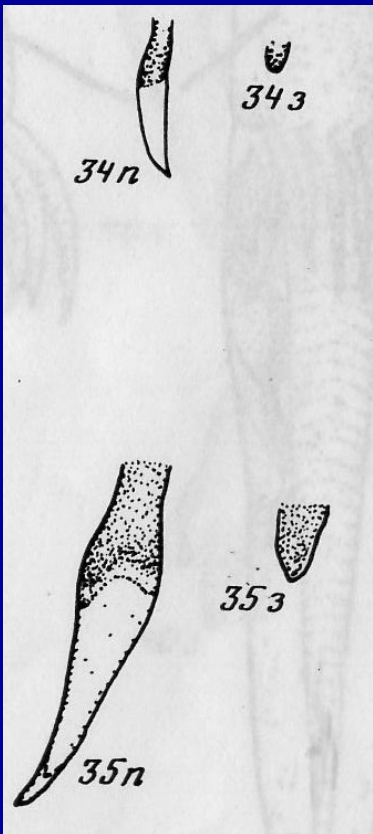
У хвостатых зачаток конечности остроконечный
и напоминает зачаточный плавник
для кодышащих рыб



Вершина зачаточной конечности у примитивных форм сохраняет облик плавника на протяжении нескольких стадий развития, иногда сильно увеличиваясь в размерах



Для личинок сибирского углозуба
гипертрофированный плавничок, располагающийся
между первым и вторым пальцами, служит
личиночным приспособлением



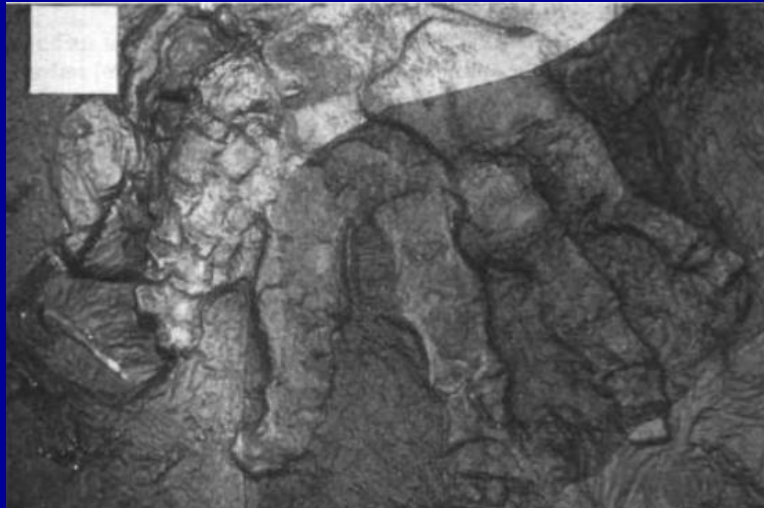
У лягушкозуба этот плавничок также имеется (показан синими стрелками)



В свете этого становятся более понятными странные задние конечности девонской амфибии ихтиостеги



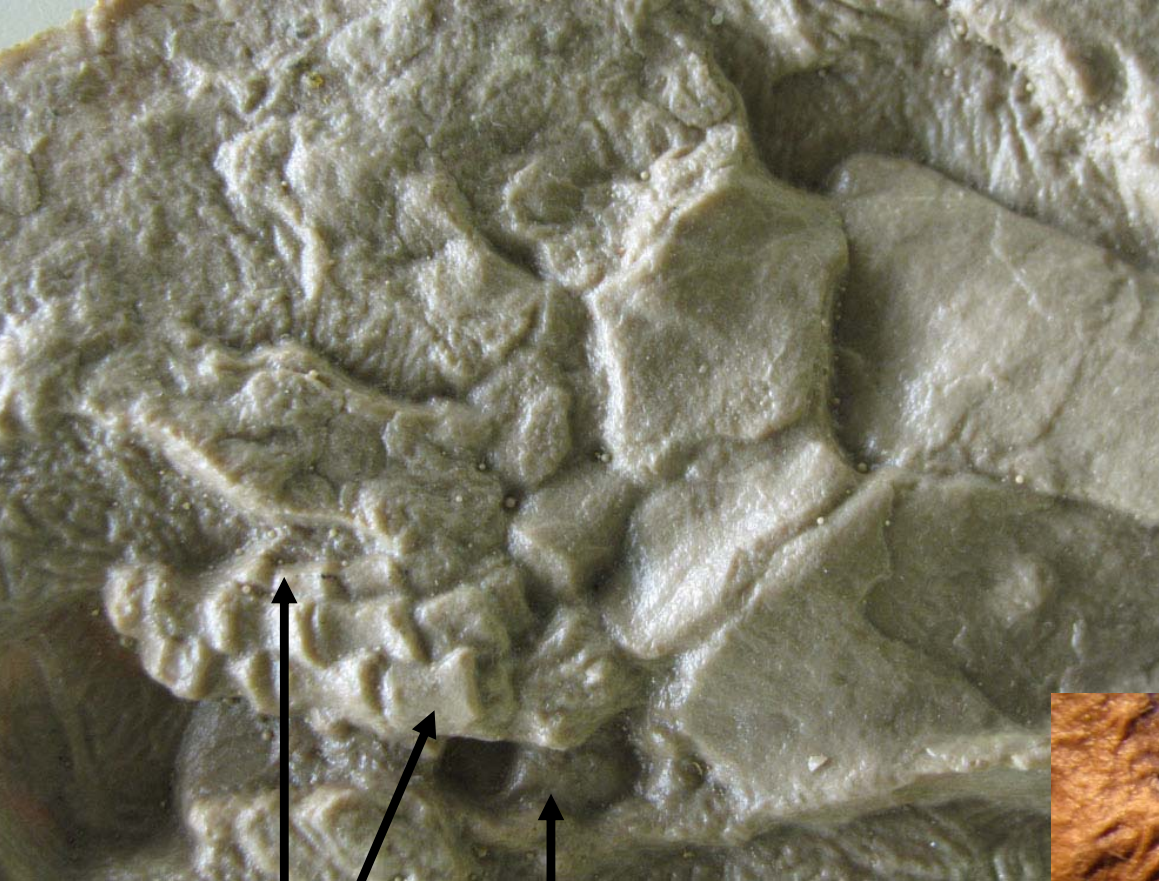
В 1987 году в Гренландии были найдены новые фрагменты скелетов ихтиостеги, один из которых включал почти полностью сохранившуюся заднюю конечность



Кембриджский экземпляр



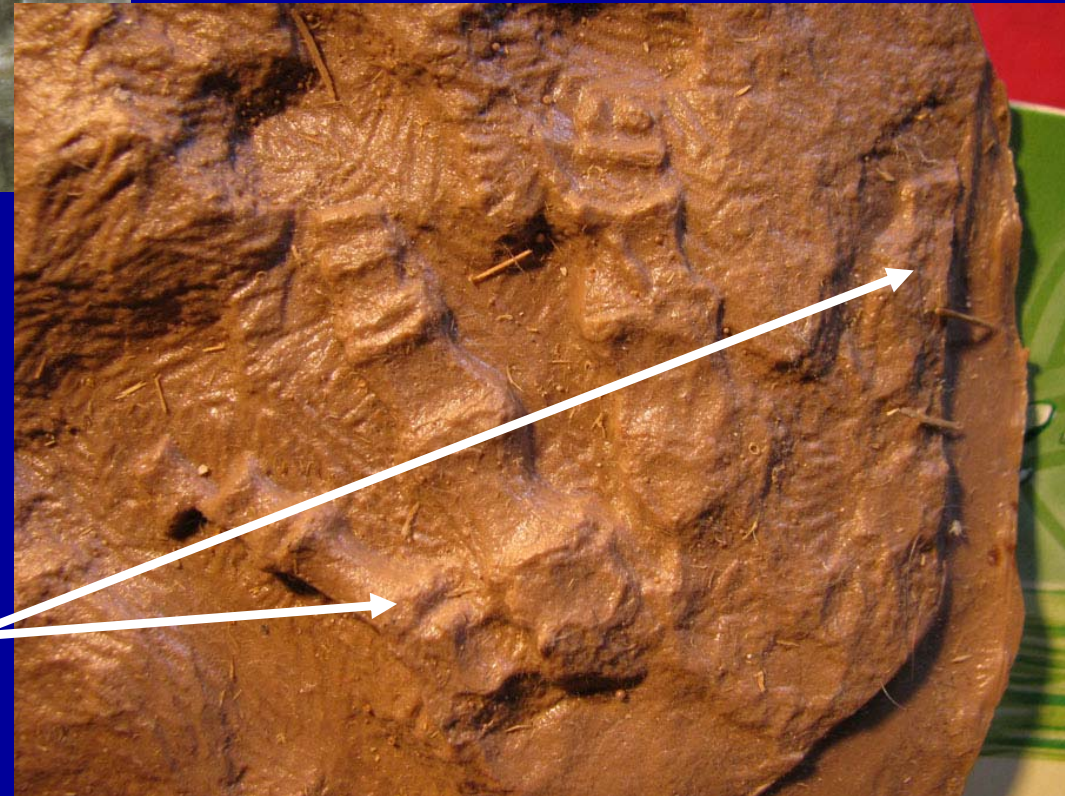
На отпечатке и
противоотпечатке
четко видны две
группы пальцев



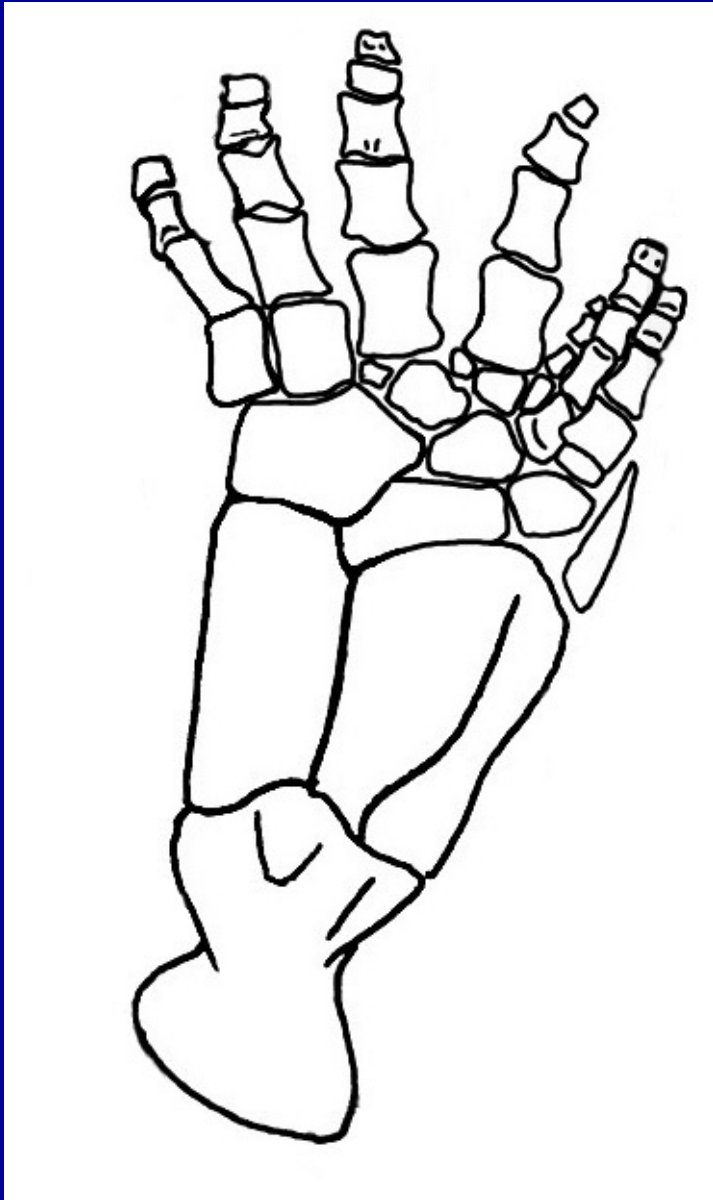
Группа из трех
маленьких, как
бы слипшихся,
пальцев,
причем самый
маленький
третий

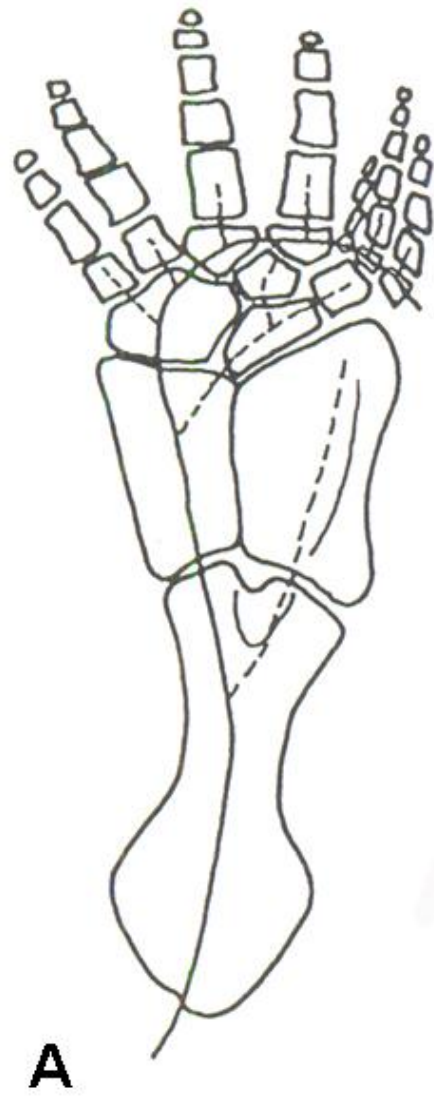
Плохо
окостеневавший
преаксиальный
элемент, связанный
с большой
берцовой костью

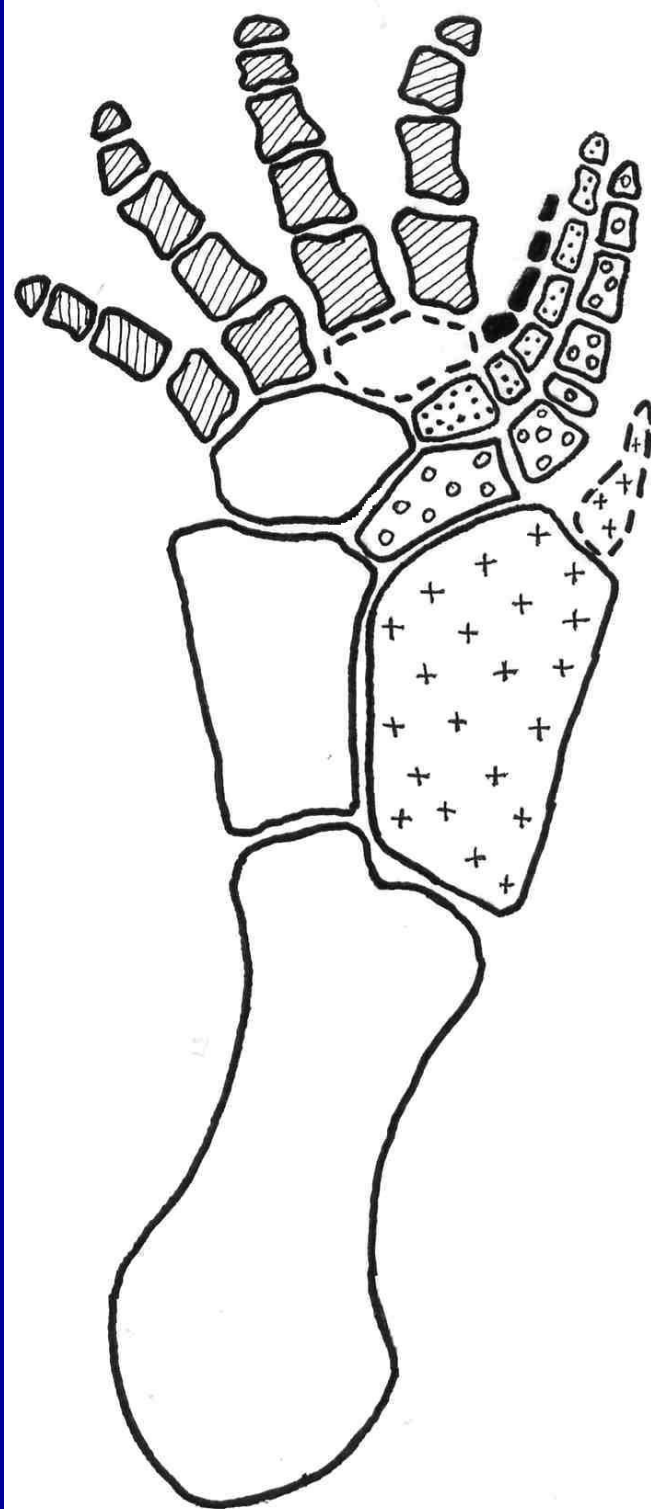
Четыре крупных
постаксиальных
пальца

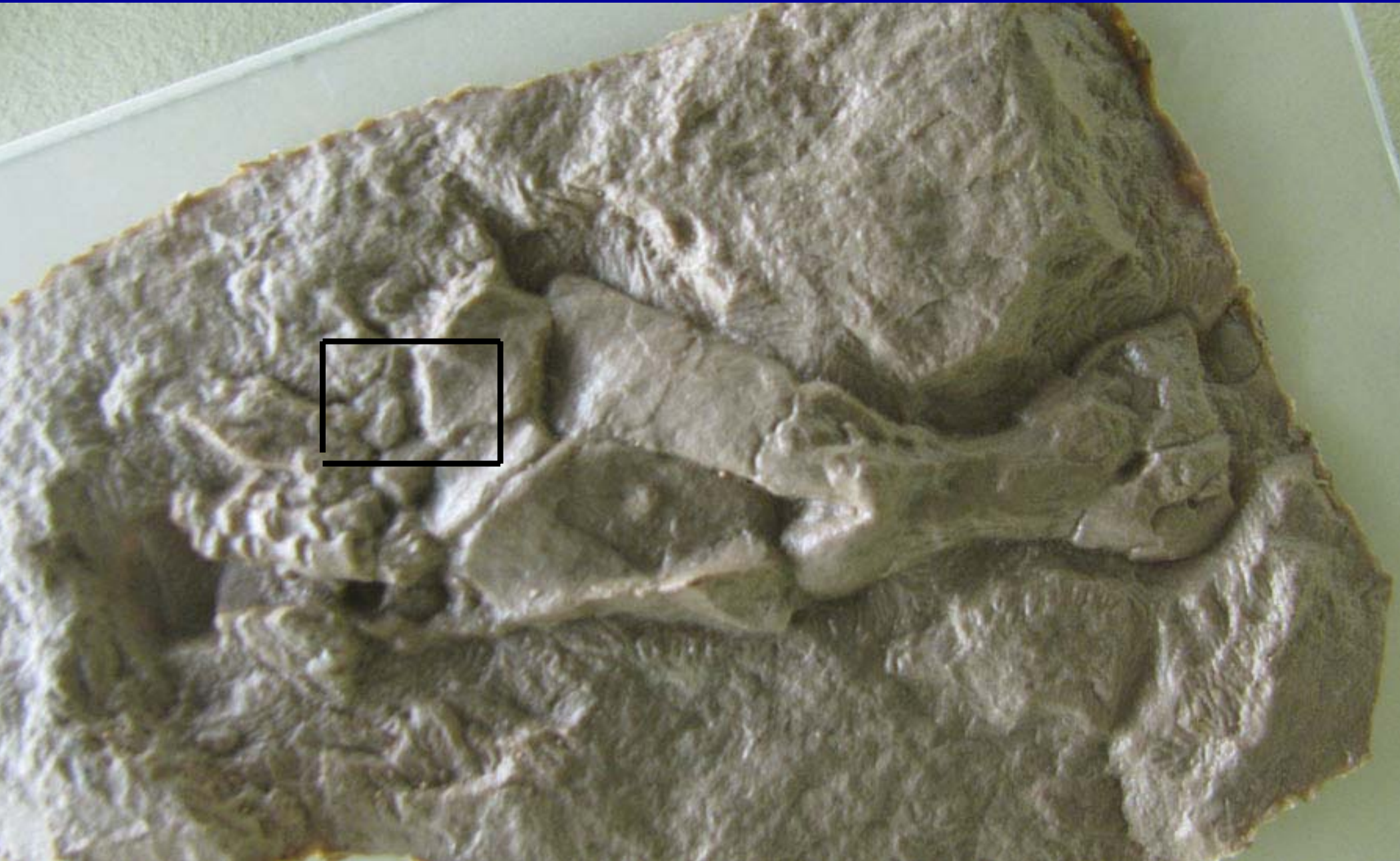


Задняя лапа ихтиостеги обладает бисериальным строением







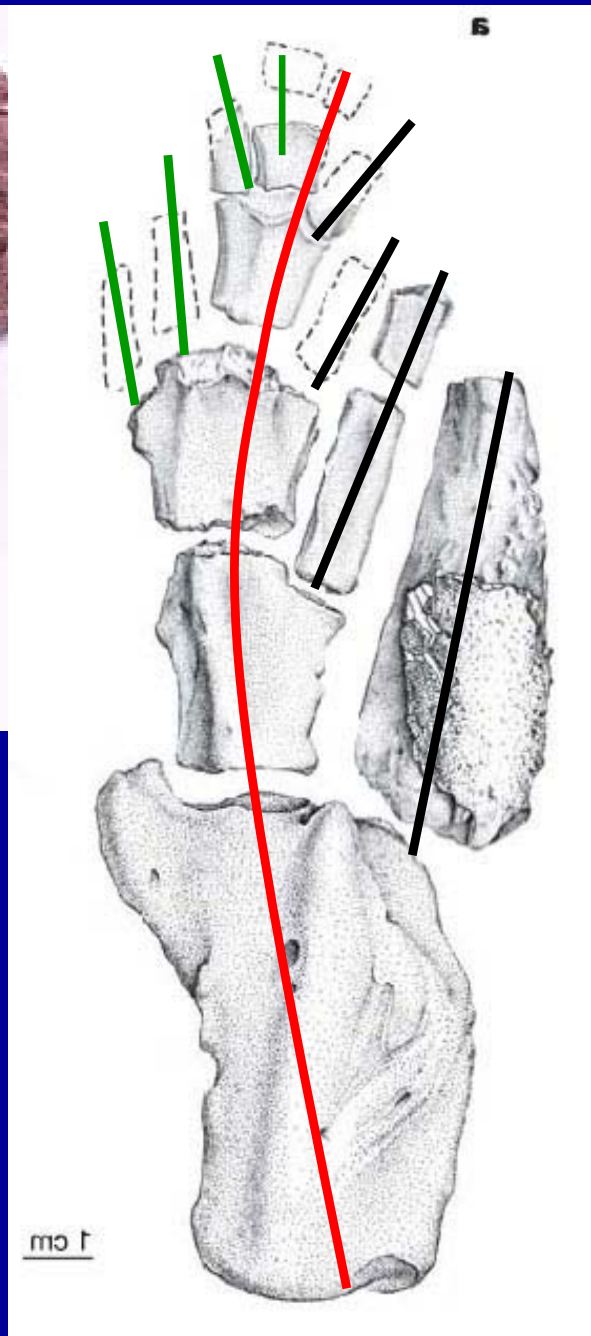
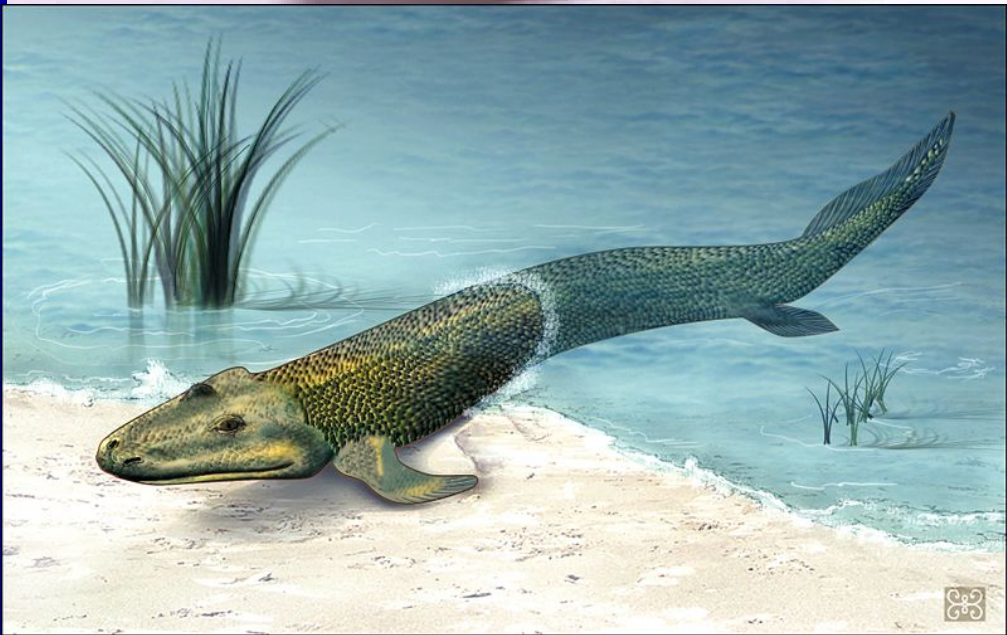






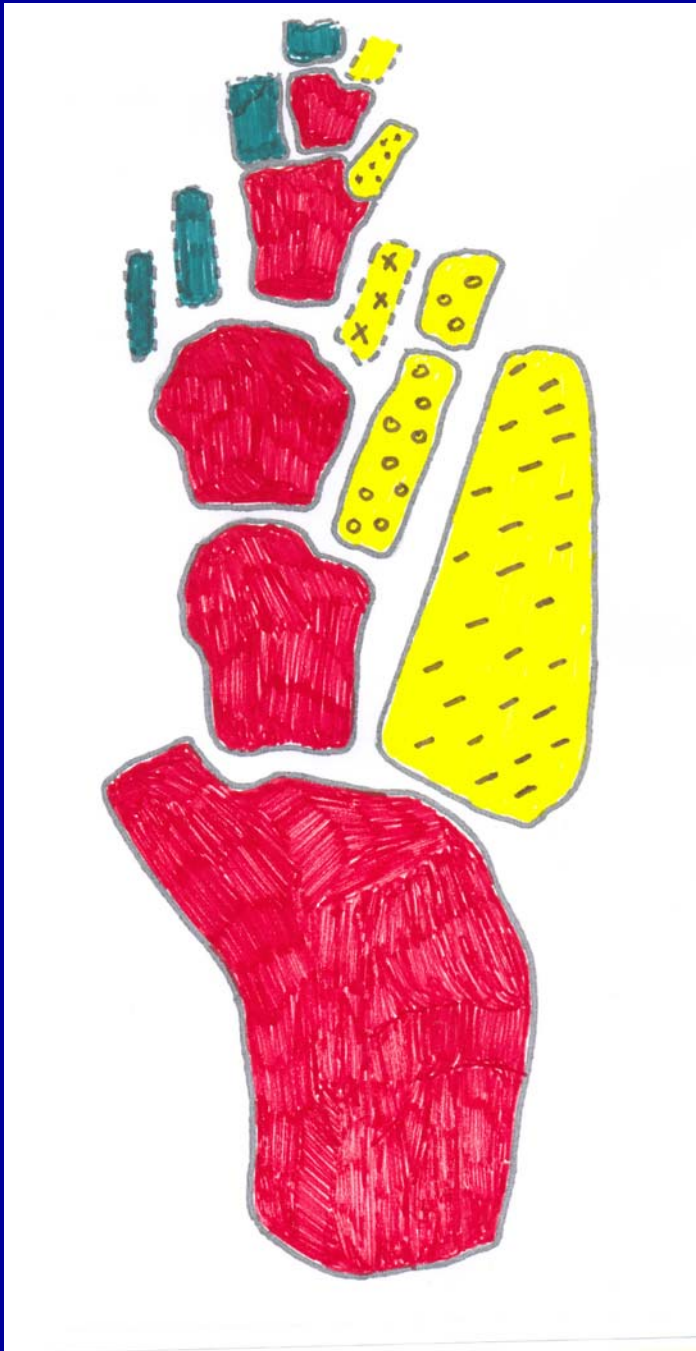
Последнее десятилетие
принесло много новых сведений
о деталях строения грудных
плавников ближайших
родственников тетрапод -
эллипистостегид

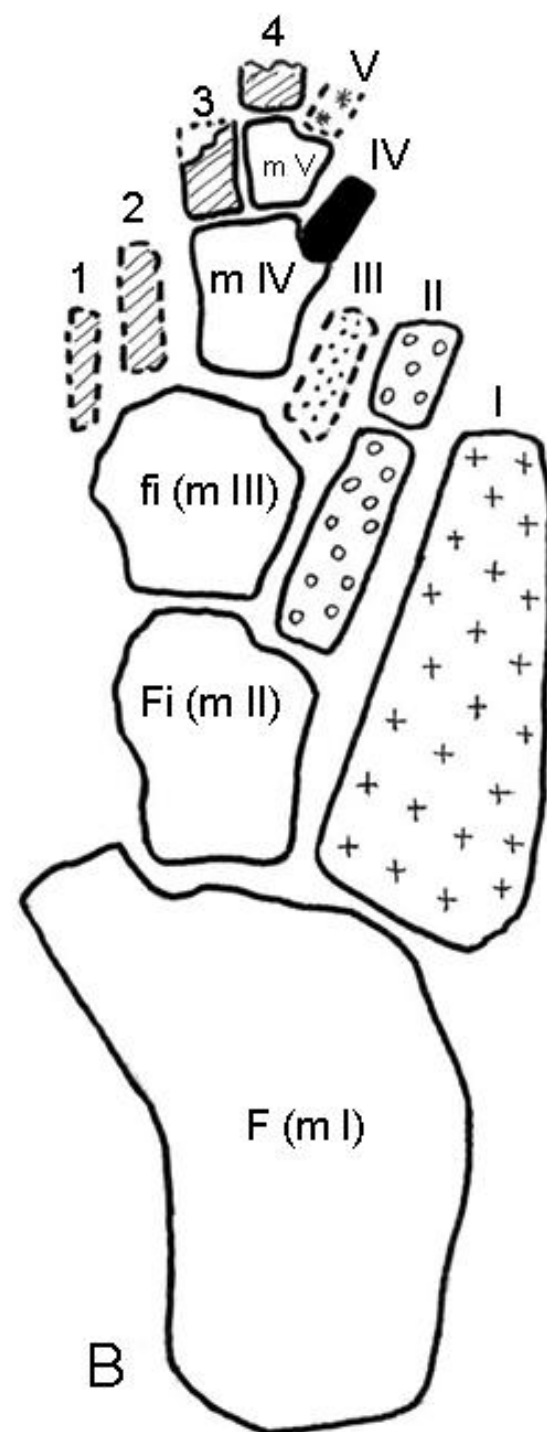
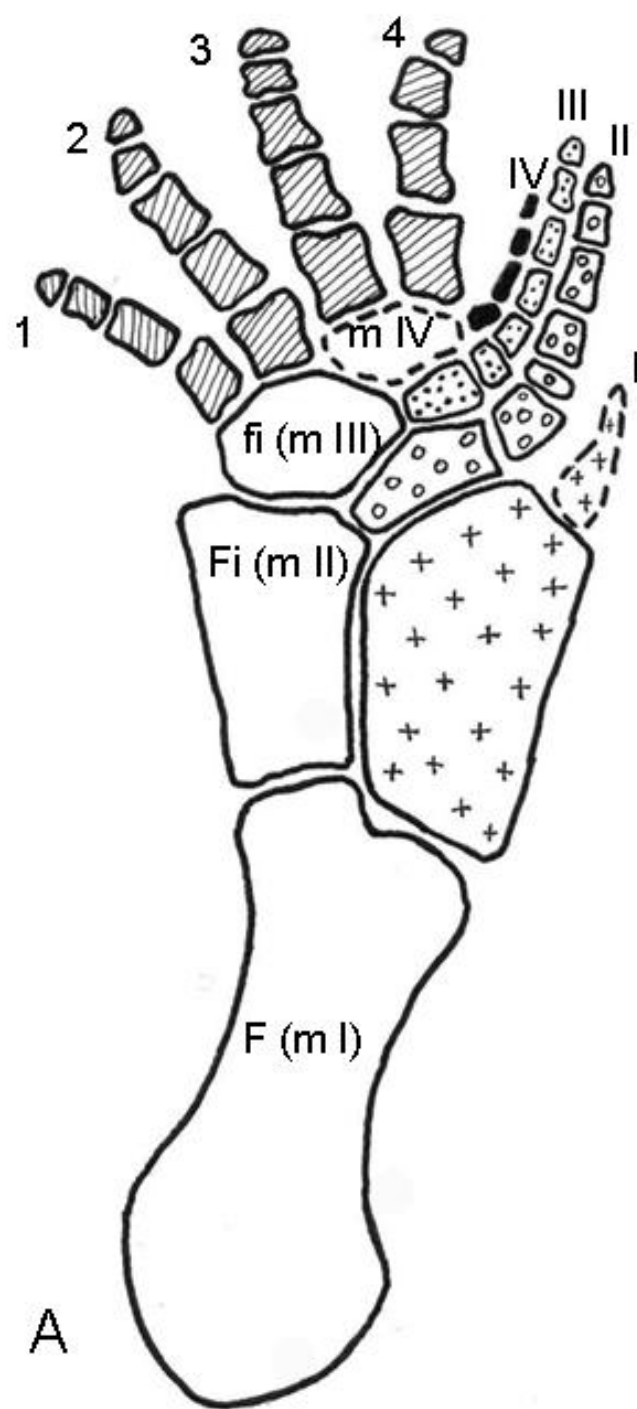
Тиктаалик



Сравнение грудного плавника тиктаалика и задней конечности ихтиостеги

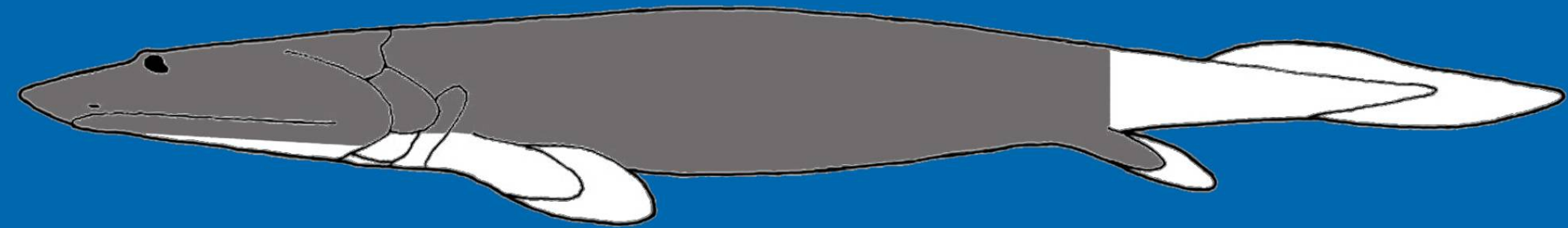
Гомодинамные элементы раскрашены одинаково

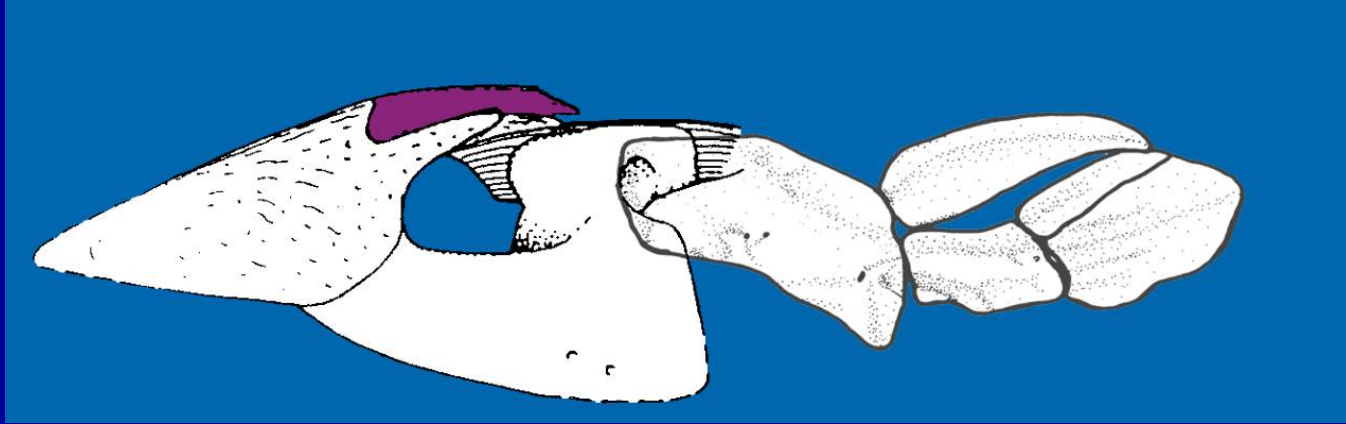


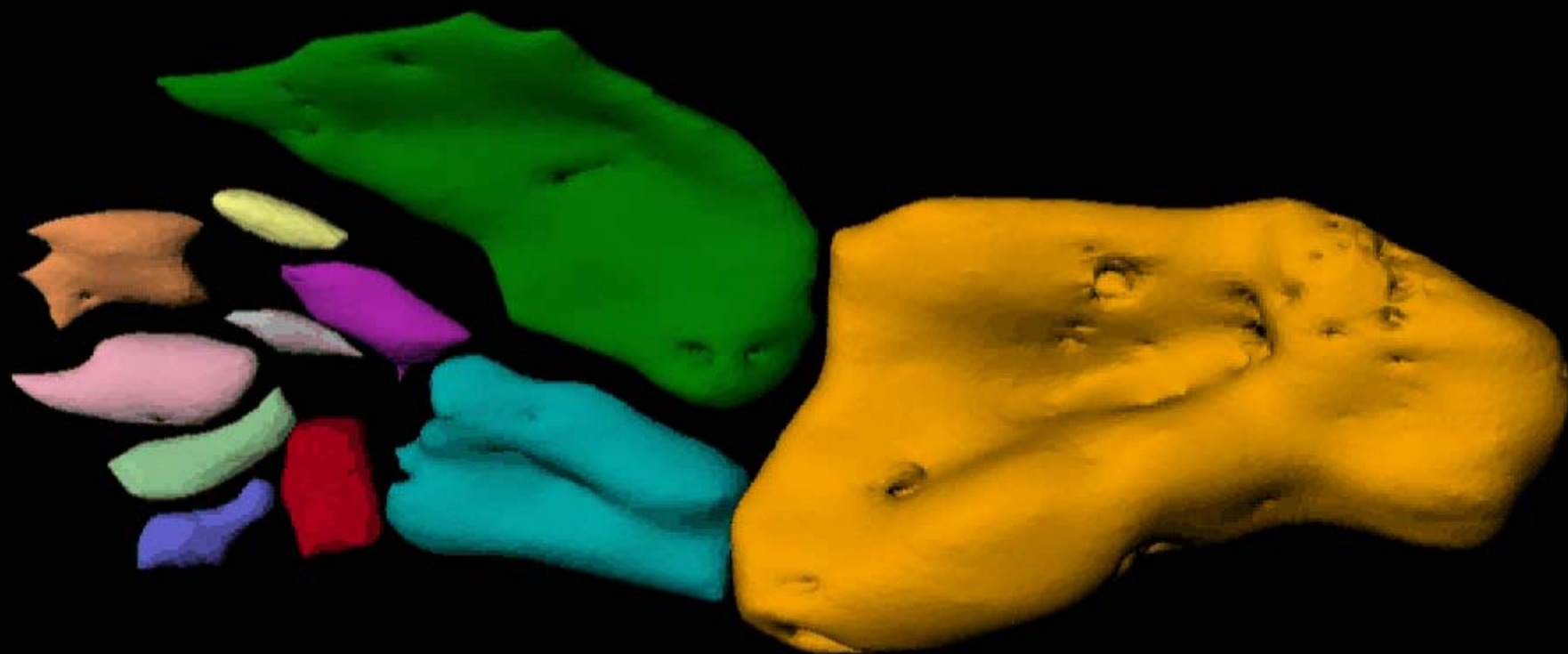


Geological institute of Tallinn, specimen number
GIT434-1

Panderichthys rhombolepis

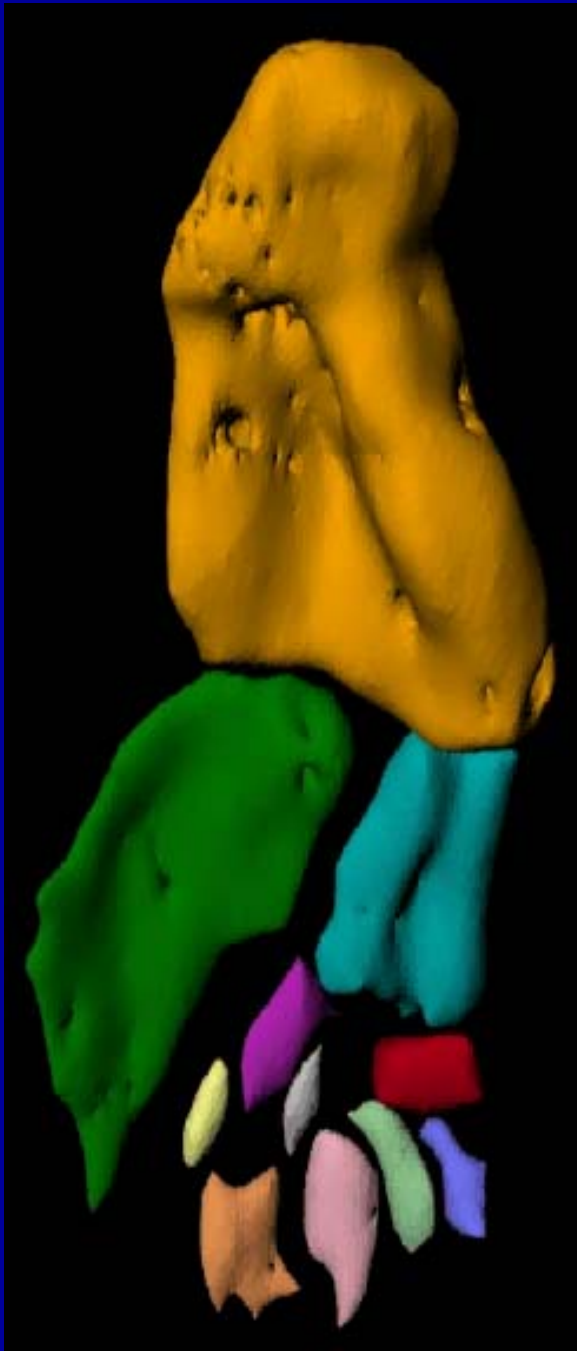




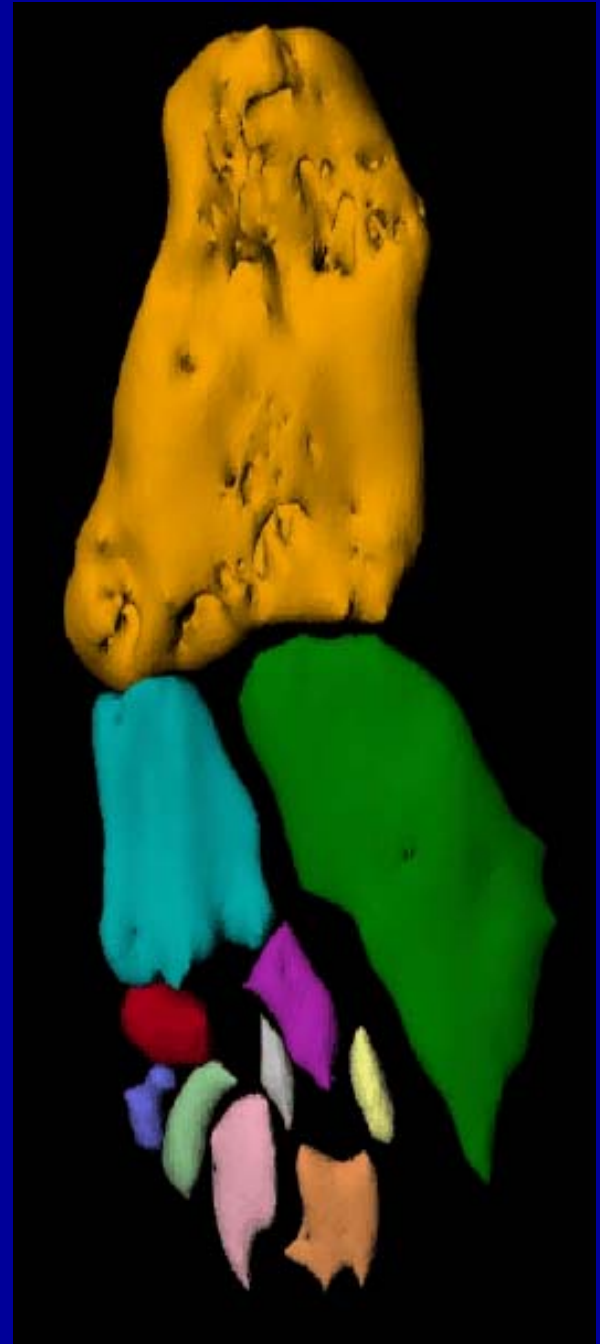


The pectoral fin of *Panderichtys*

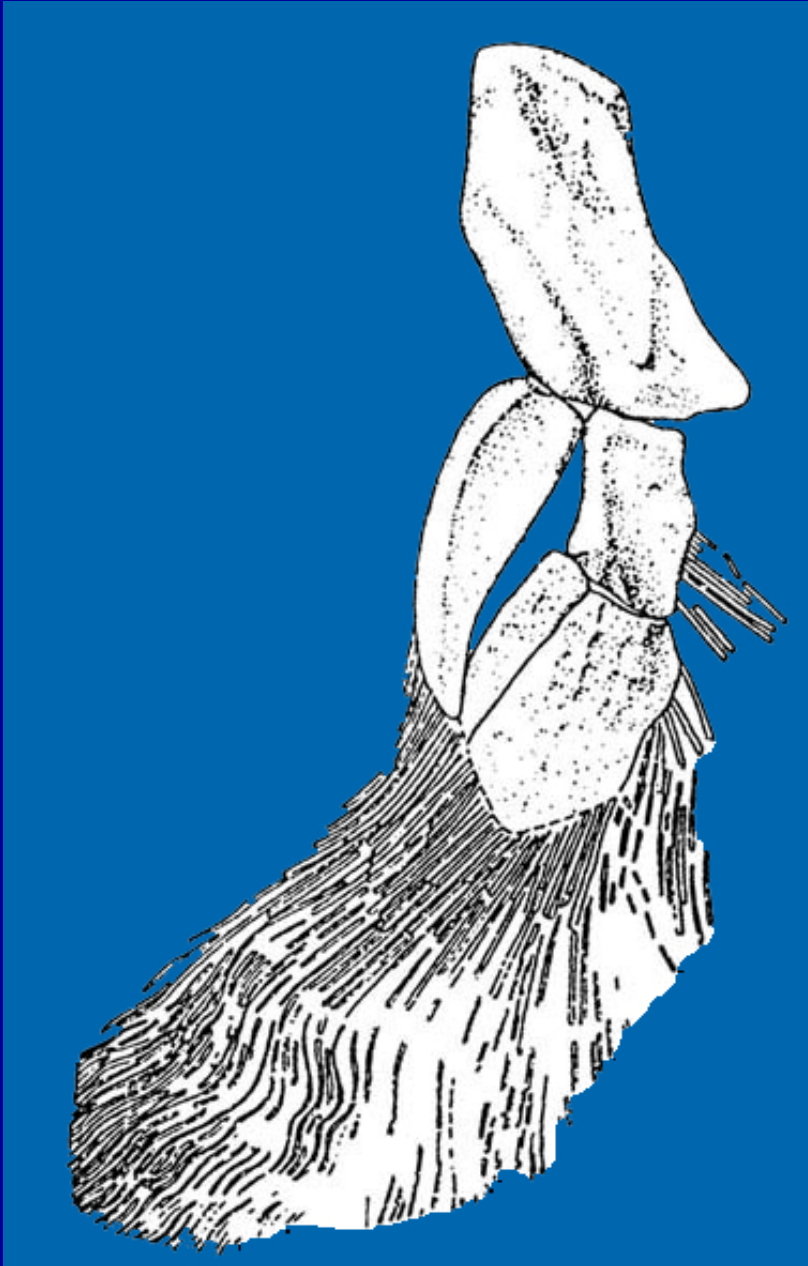
Dorsal view



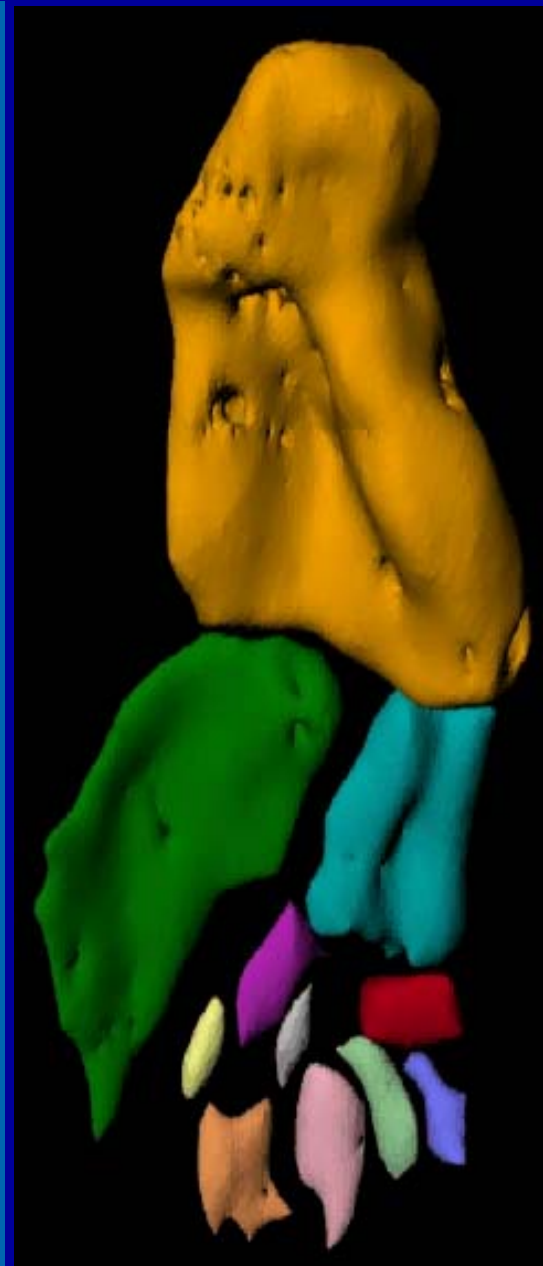
Ventral view



Differences from the previous descriptions

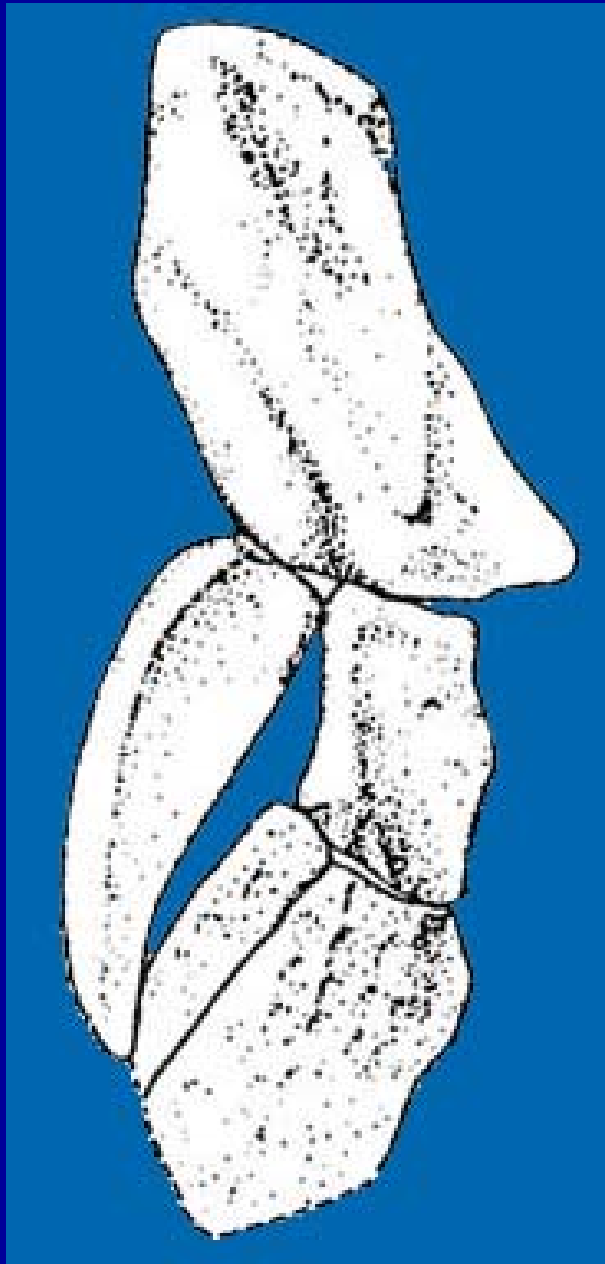


Vorobyeva 1992

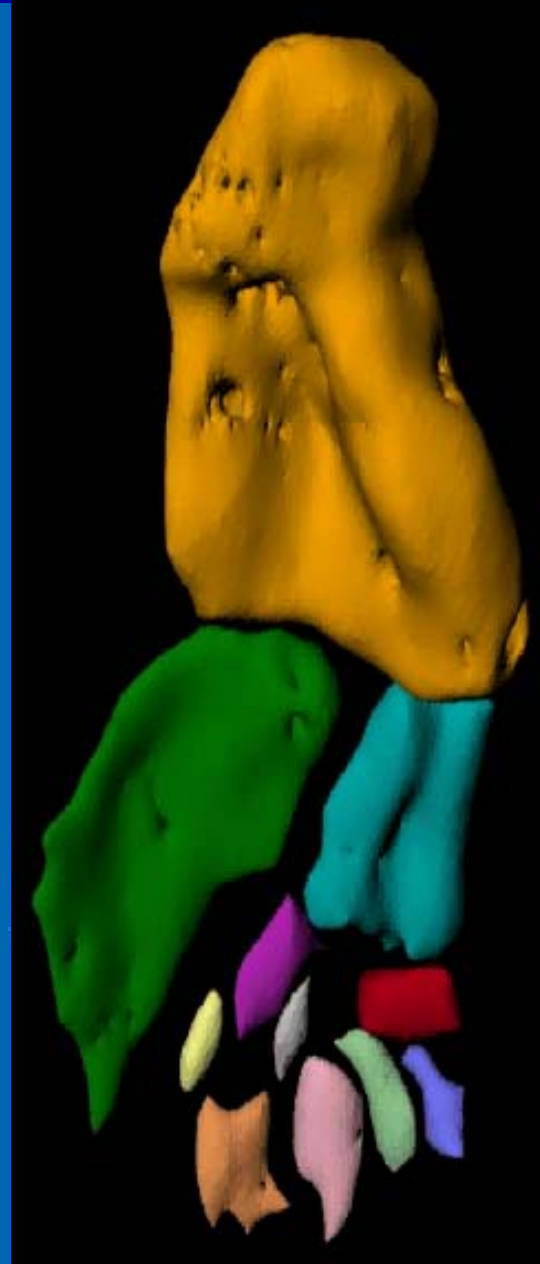


Specimen GIT 434-1
New CT-Scan model

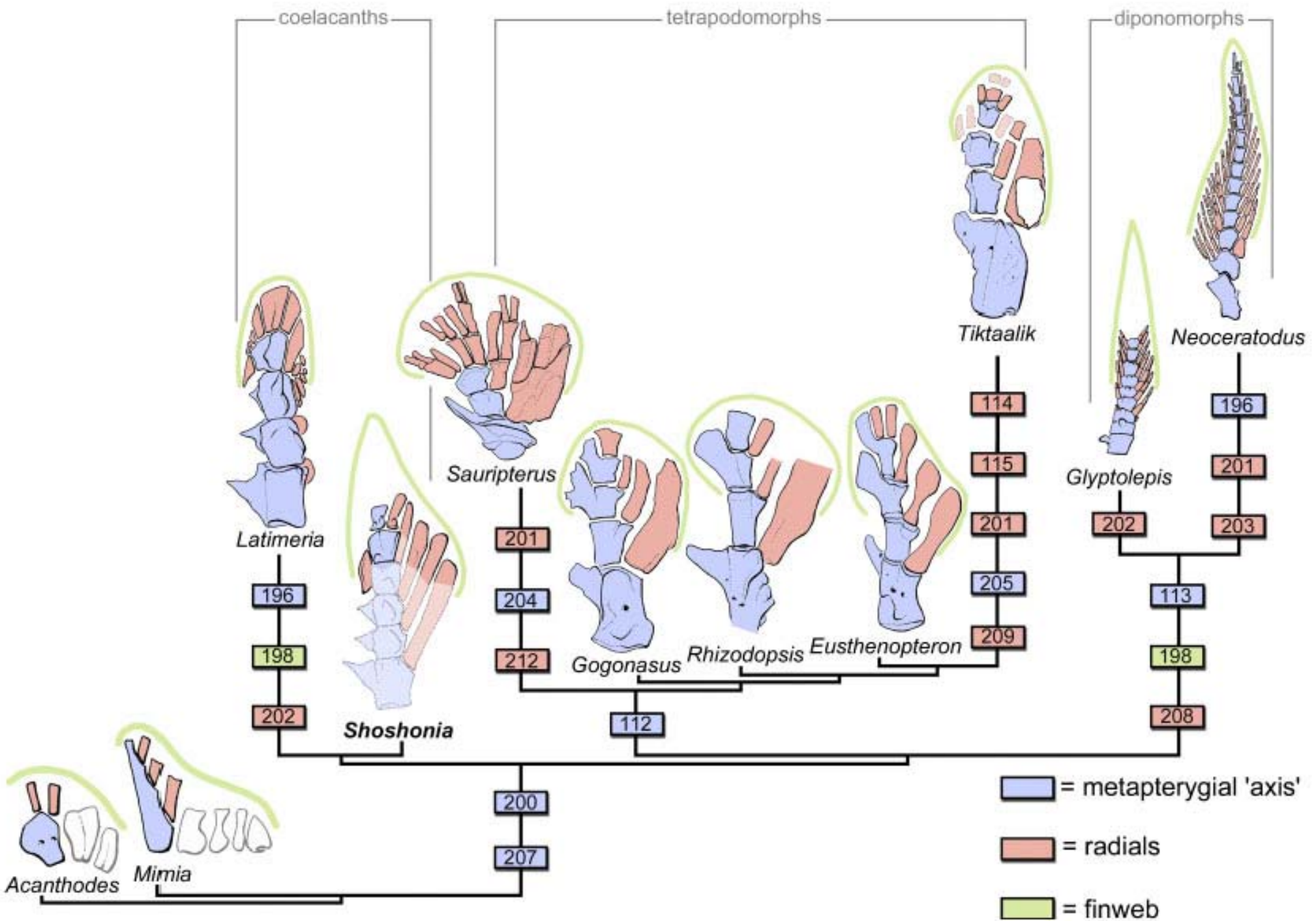
Differences from the previous descriptions

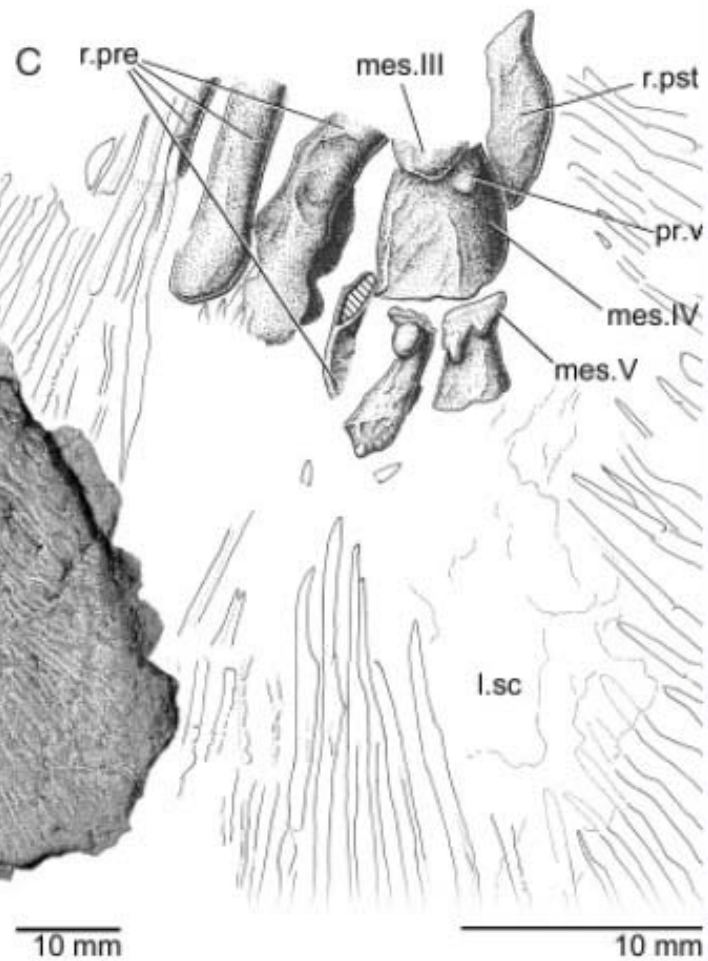
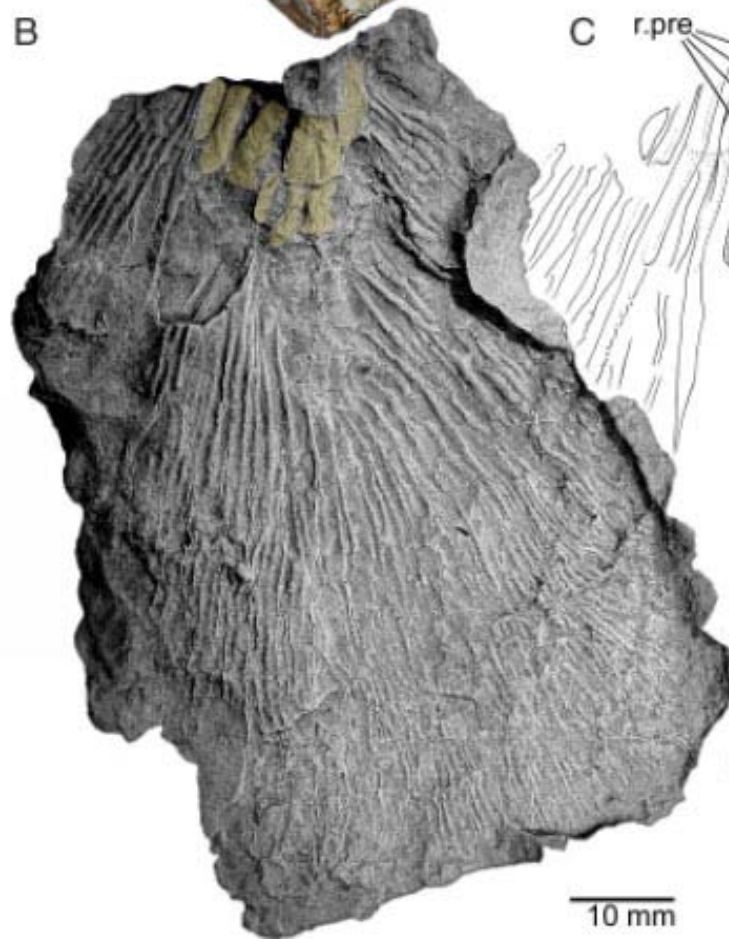
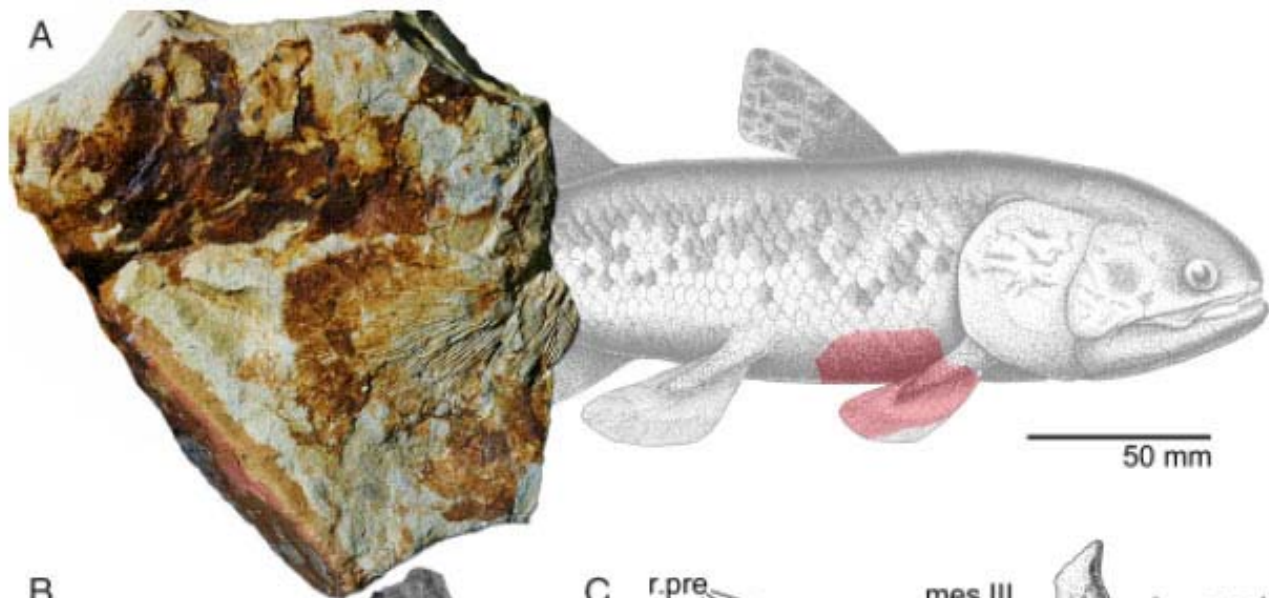


Vorobyeva 1992



Specimen GIT 434-1
New CT-Scan model



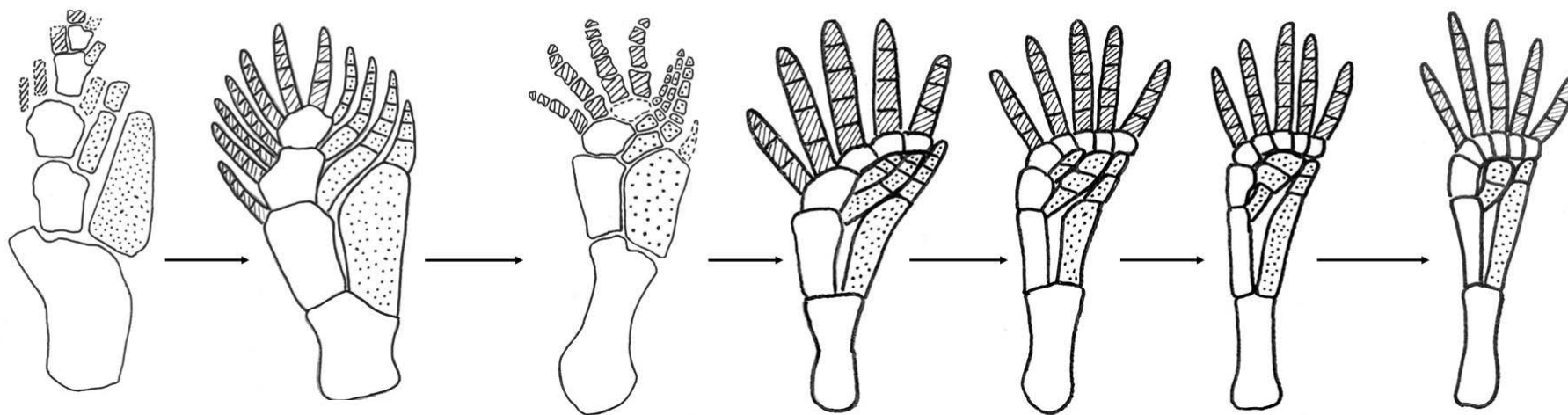


Исходя из строения конечности ихтиостеги можно
реконструировать предковый для тетрапод плавник



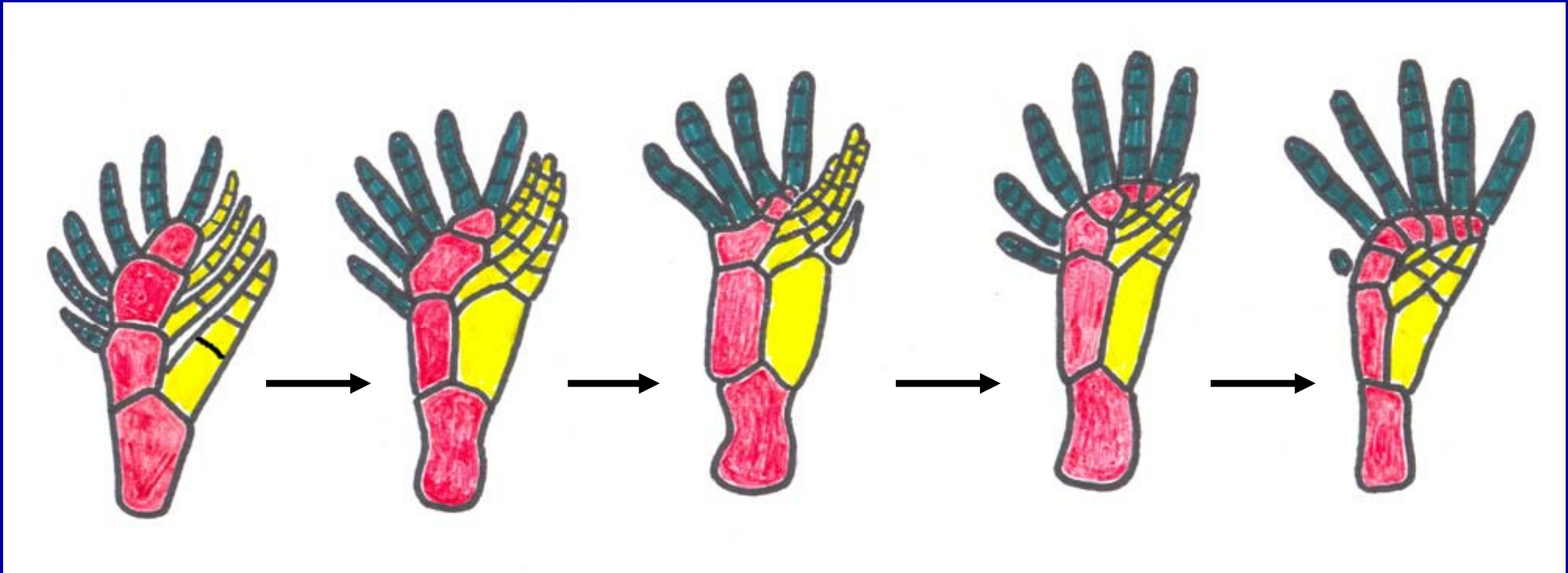
Исходя из строения конечности ихтиостеги можно предположить, что предковый для тетрапод бисериальный плавник обладал:

- 1) недлинной, состоящей из немногих (скорее всего 4-х) элементов, осью
- 2) членистыми неветвящимися преаксиальными лучами, отходящими по одному от каждого элемента метаптеригиальной оси и
- 3) членистыми неветвящимися постаксиальными лучами, которые могли отходить по два и более от одного элемента оси плавника.



Гипотетическая схема трансформации предкового плавника в тетраподную конечность. Преаксиальные лучи выделены точками, постаксиальные лучи – штриховкой, ось белая. Стадия 2 и 4 гипотетические, остальные в том или ином виде встречаются у современных или ископаемых животных.

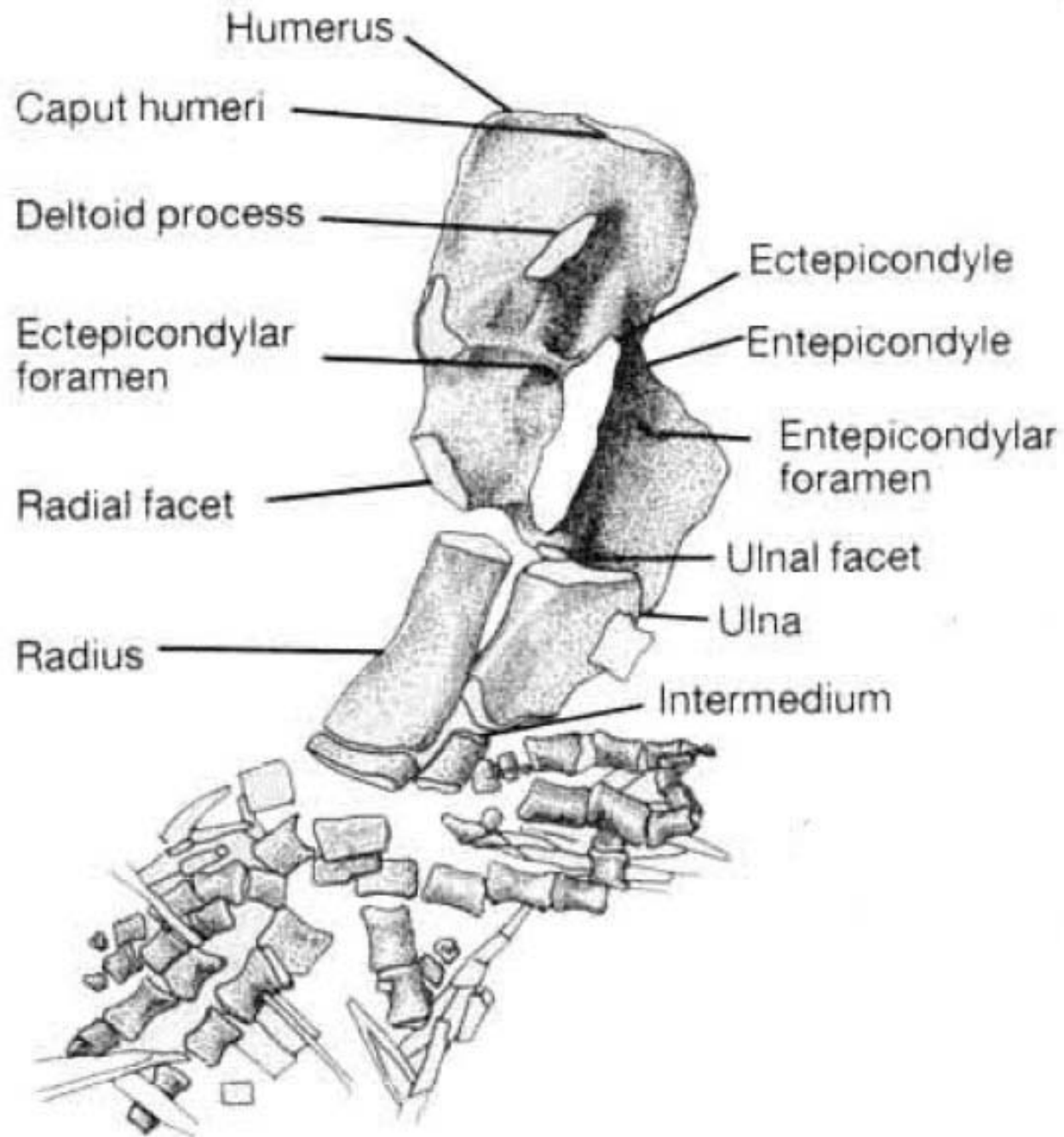
Гипотетическая модель формирования тетраподной конечности современного типа

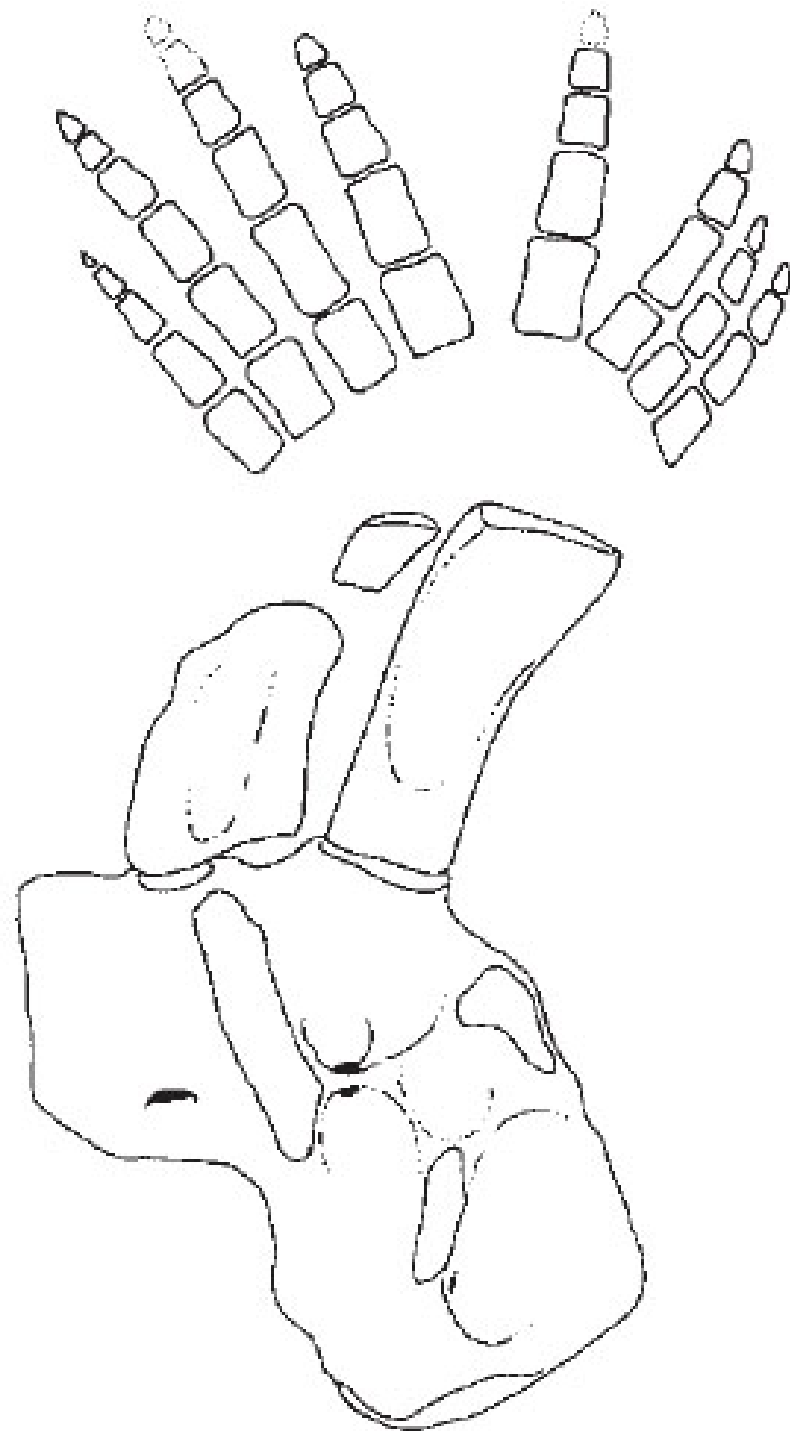


- У постдевонских тетрапод происходит сильная редукция преаксиальных лучей – от них остаются фактически лишь основания
- Два дистальных мезомера распадаются на ряд элементов так, что каждый палец получает свое собственное самостоятельное основание

Акантостега

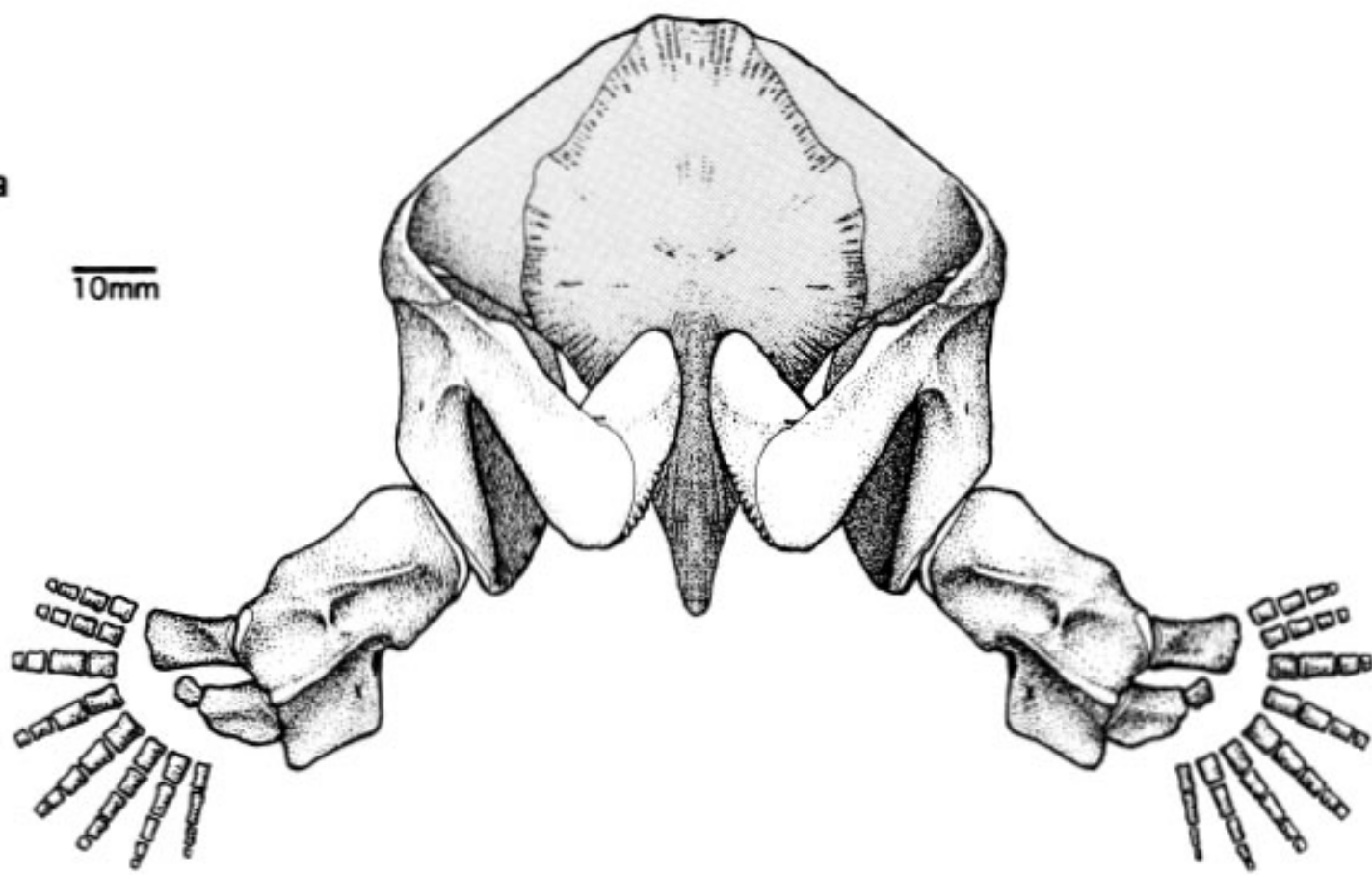




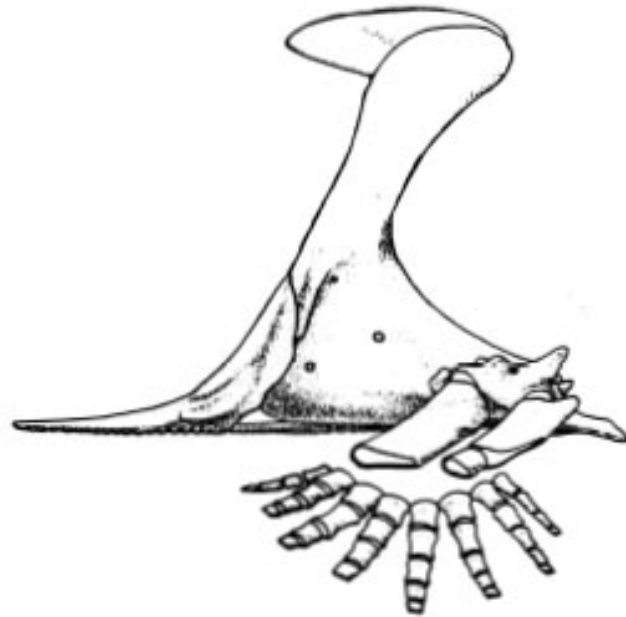


a

10mm

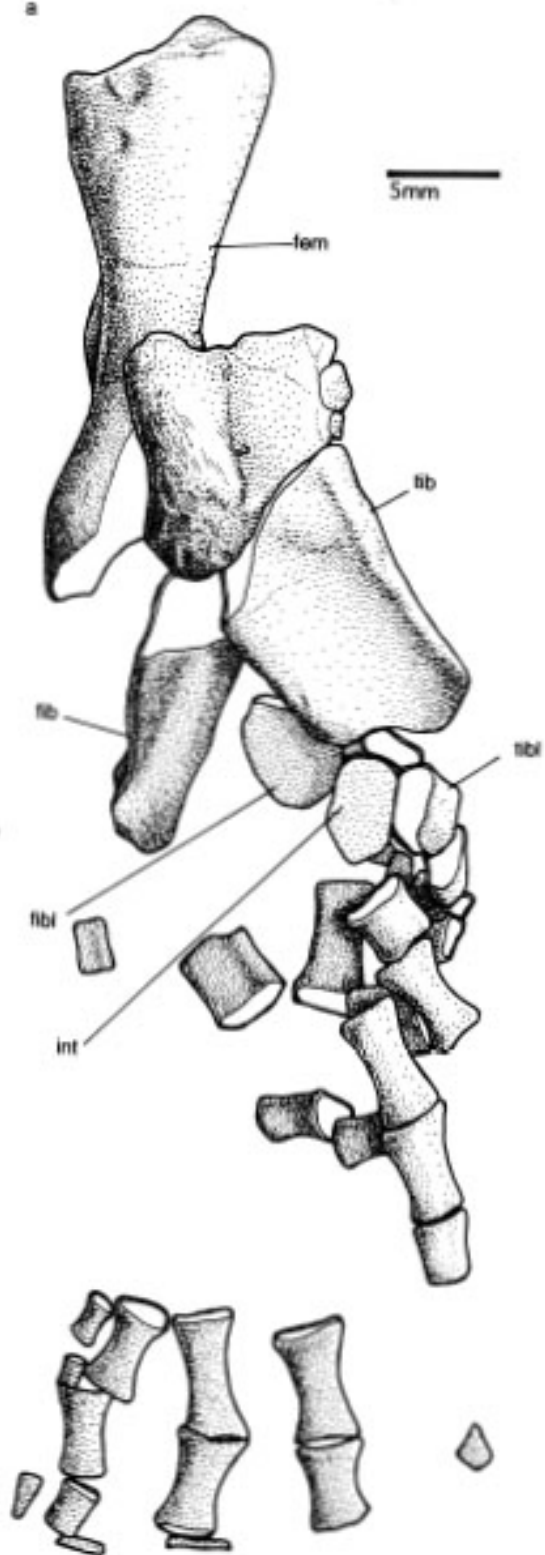
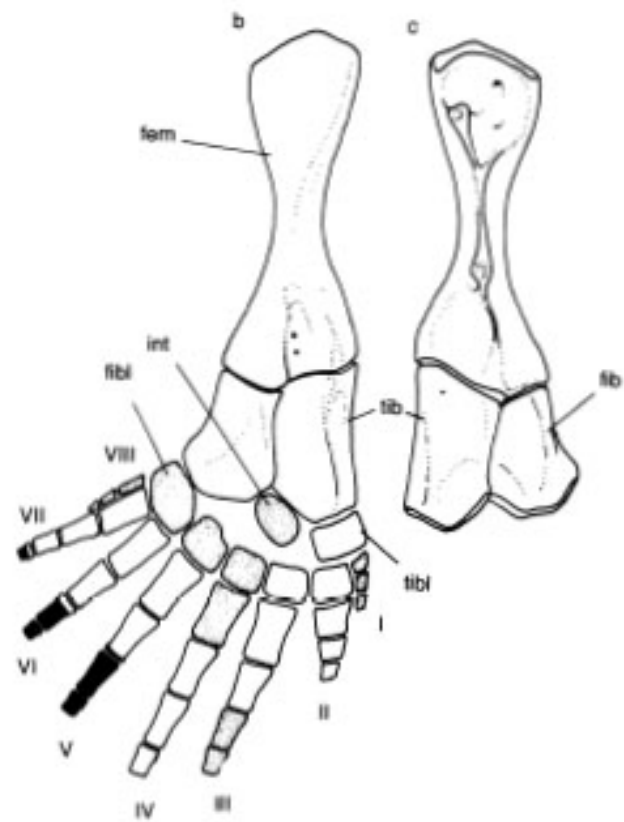


b



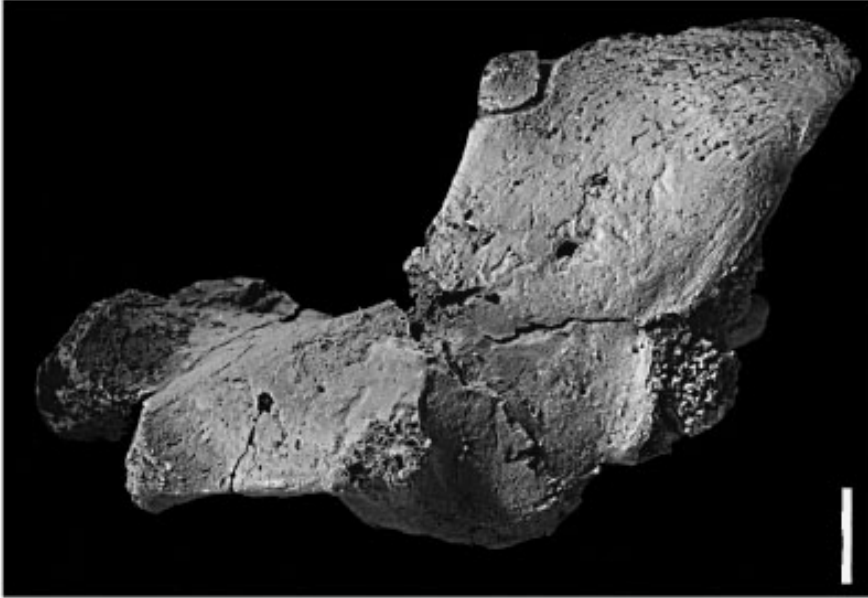




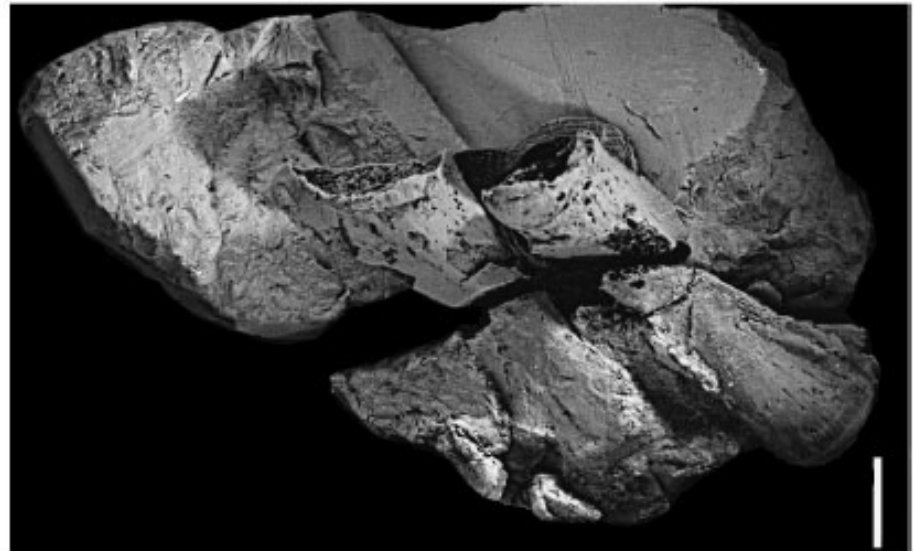
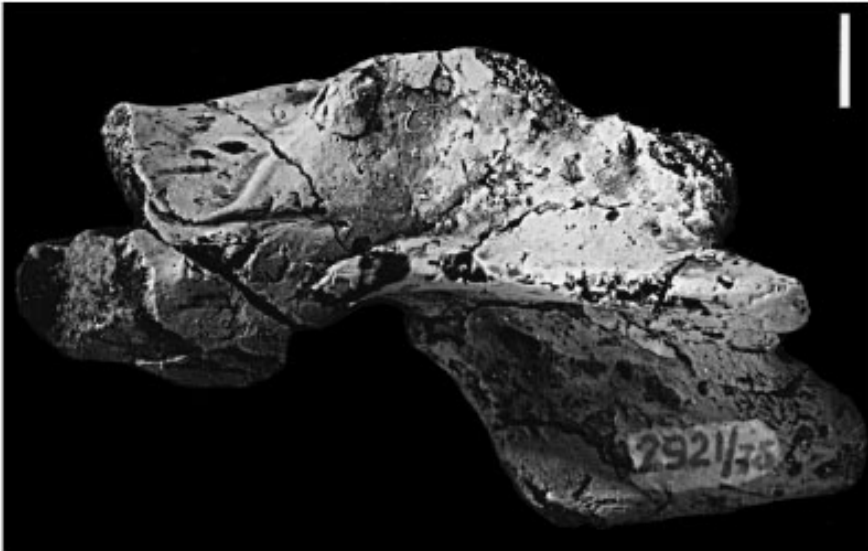
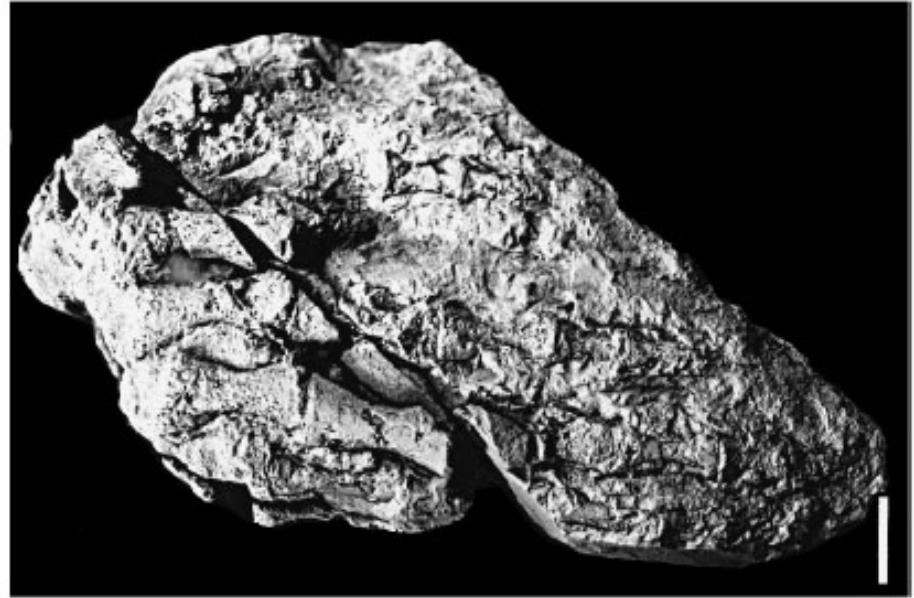


Тулерпетон

B

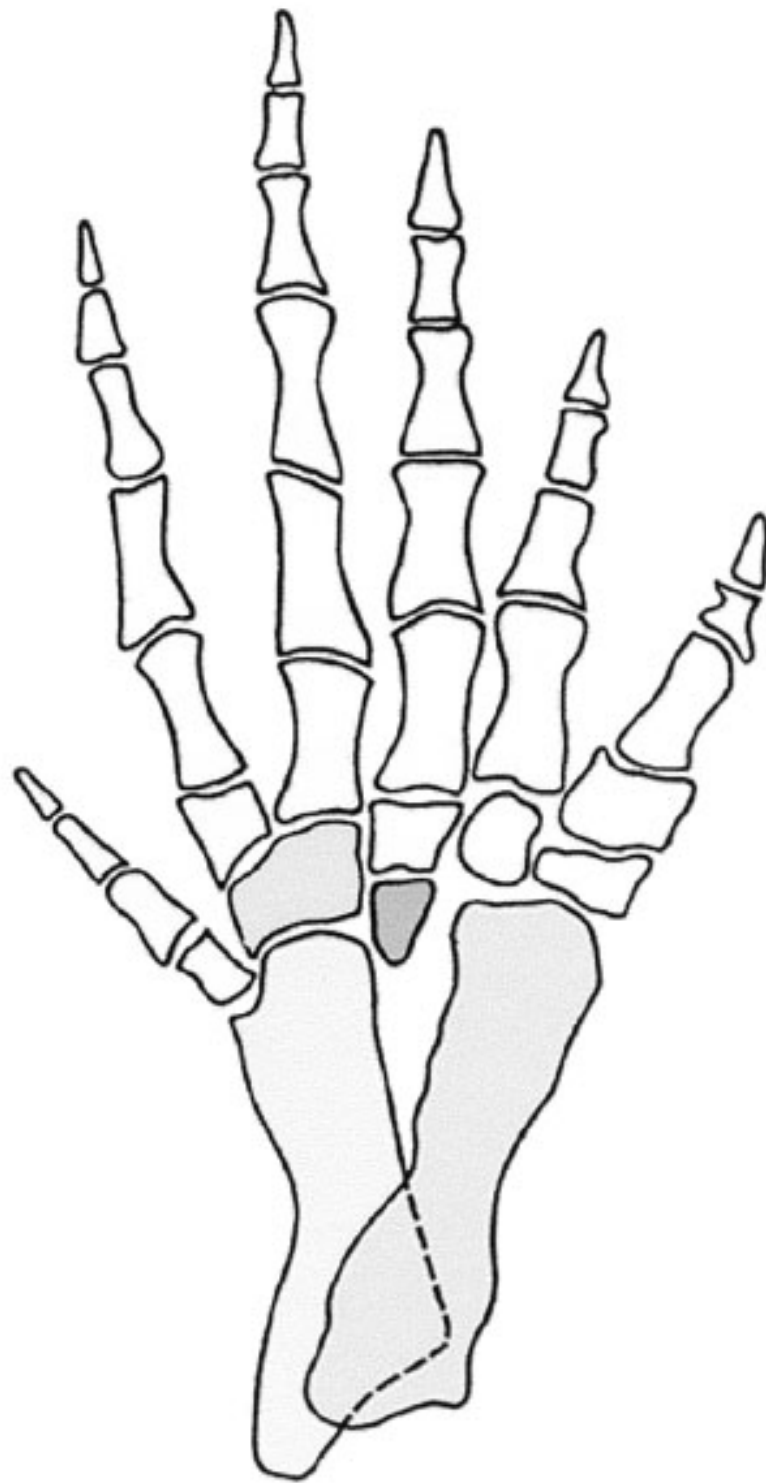


D



A

C





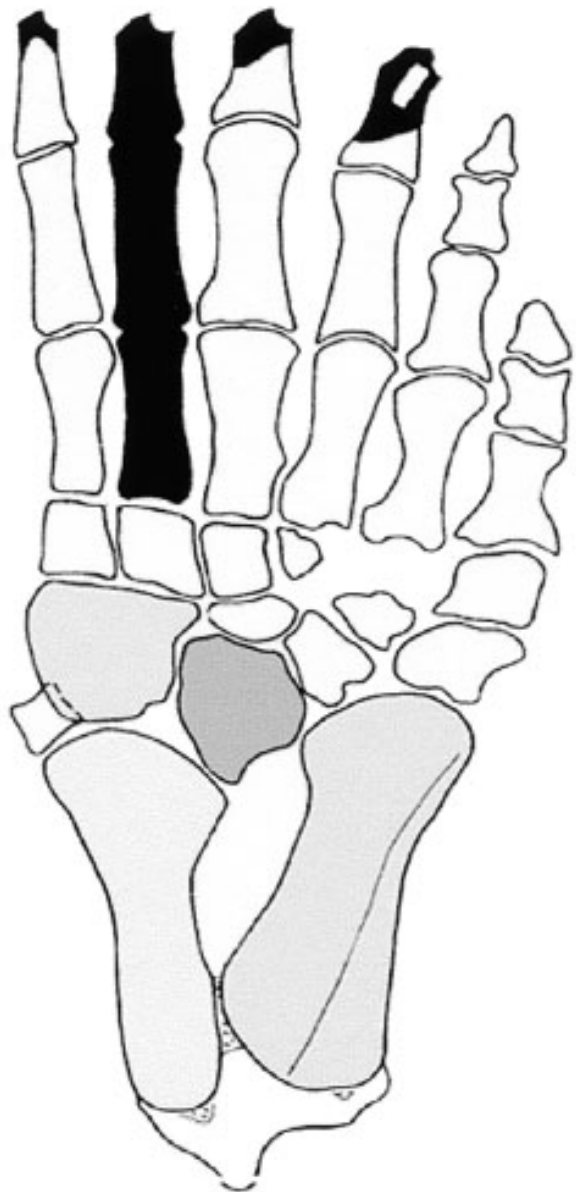




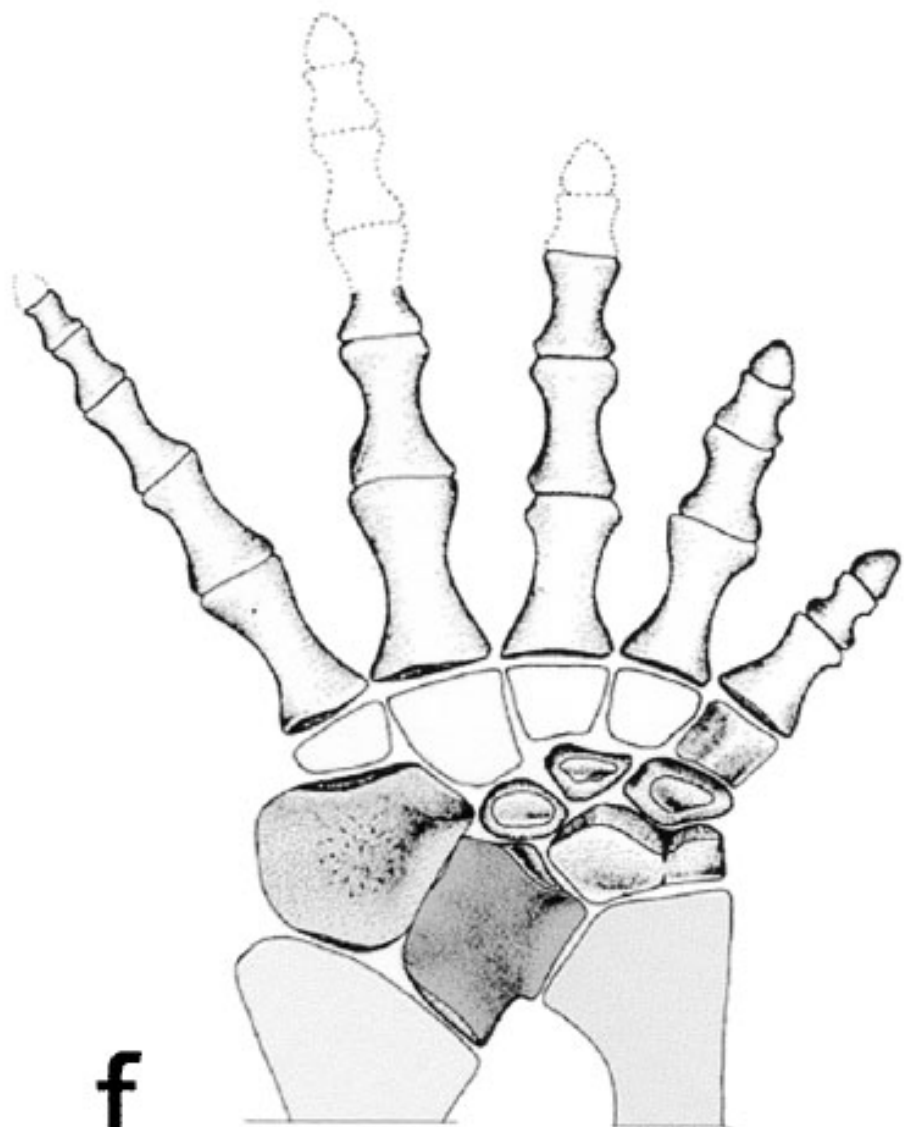
Задняя конечность тулерпетона



d



f



Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность О.А. Лебедеву за предоставленный палеонтологический материал и литературу, О.П. Ольшевской, чьи коллекции срезов по развитию конечностей углозуба послужили объектом исследования, А.Н.Бабенко за помощь и консультации в освоении микроскопической техники, Э.И.Воробьевой, А.Н.Кузнецову, А.Канюкину, А.Соколову, Ф.М.Ерошкину и С.В.Смирнову за ценные советы и предоставленную литературу, а также своей жене Свете за всестороннюю поддержку

Спасибо за внимание!

