Эволюция конечностей ихтиозавров:
как лапы рептилий стали плавниками рыбоящеров

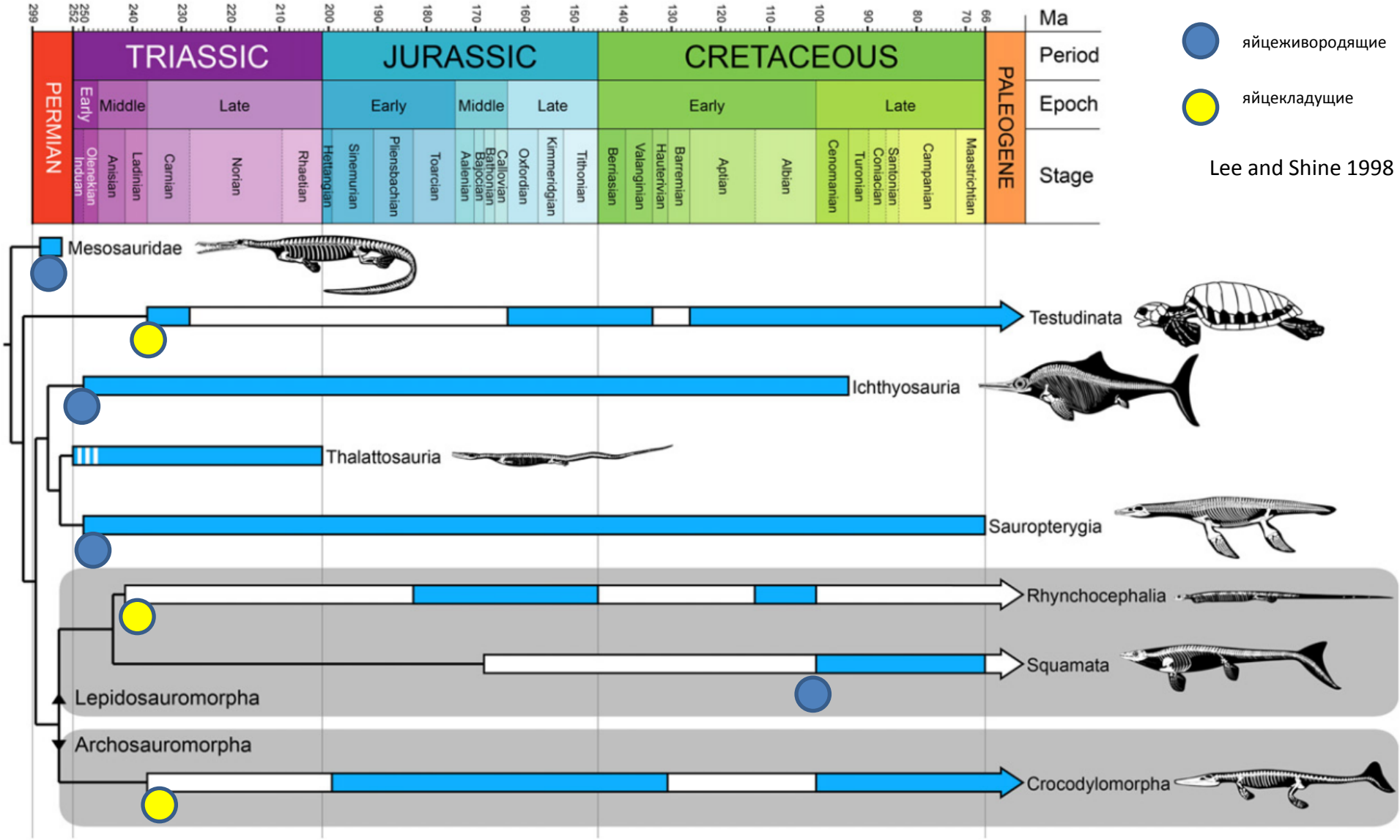
XXXII Морфологический семинар
18 декабря, 17:30, ауд. 548

Зверьков Н.Г.
Кафедра палеонтологии,
Геологический факультет МГУ

Ведущий семинара: Александр Николаевич Кузнецов

Рептилии исходно предрасположены к обитанию в водной среде и без проблем становятся вторичноводными всякий раз, когда жить в воде становится выгоднее с точки зрения наличия источников пищи и отсутствия хищников.

Роберт Кэрролл

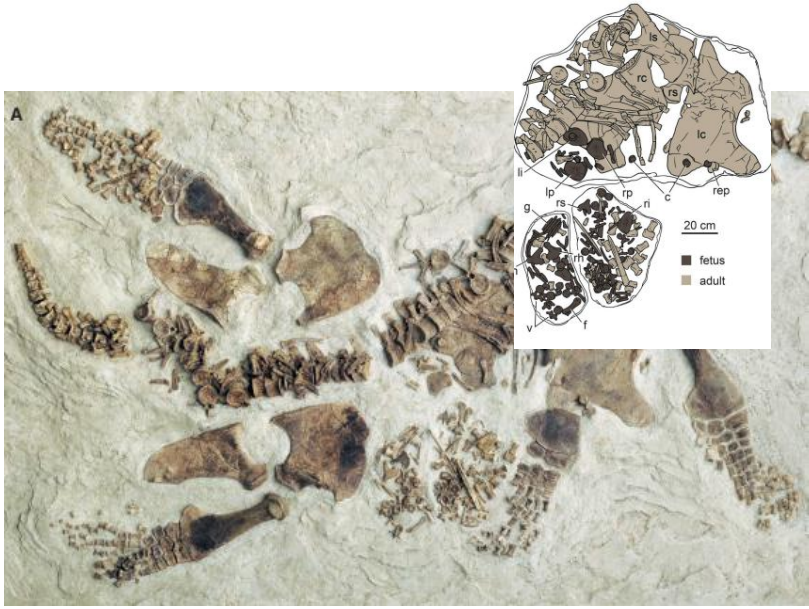


Lee and Shine 1998

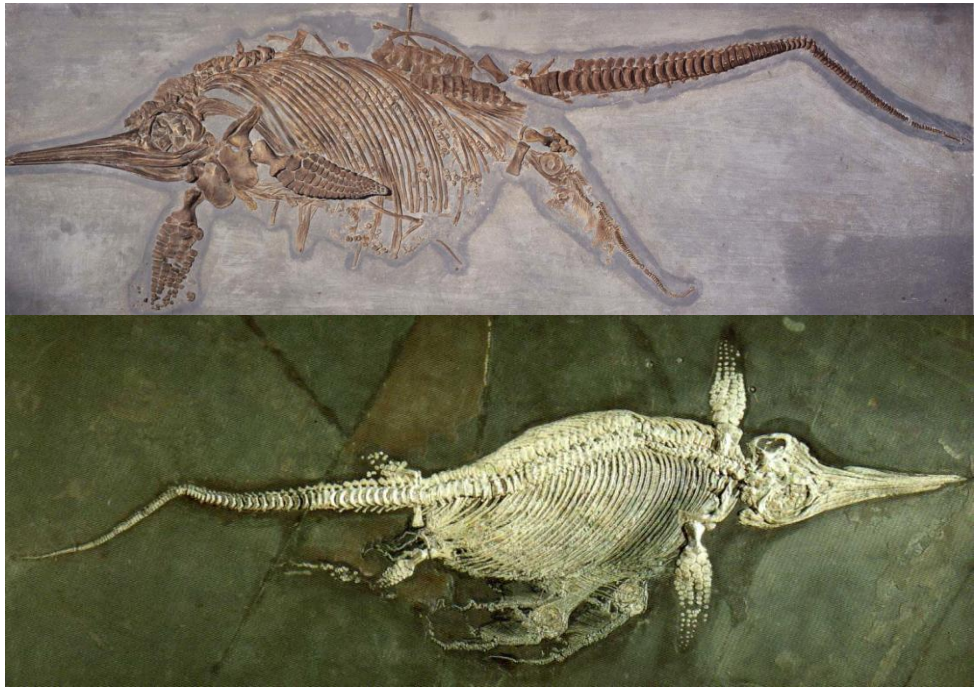
Bardet et al. 2014

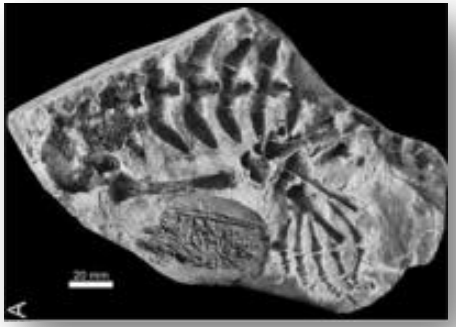
Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates

Motani et al 2014

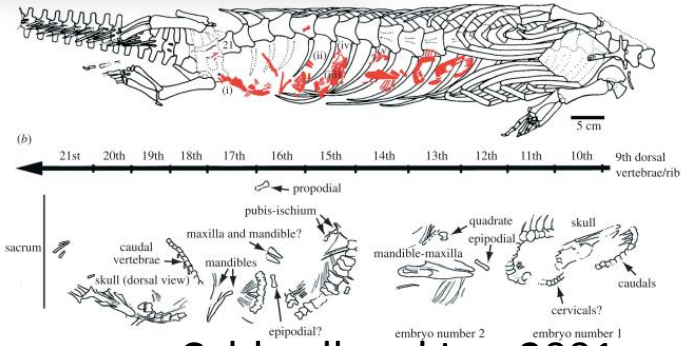


O ’ Keefe and Chiappe 2012





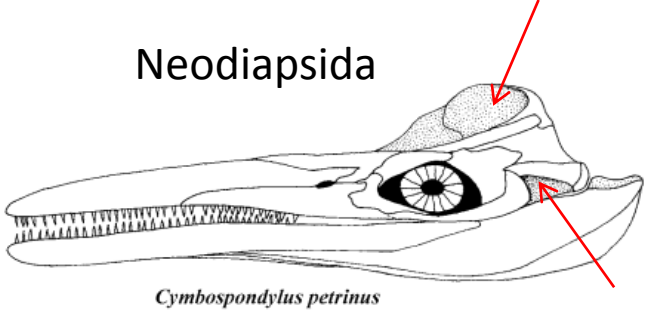
Piñeiro et al., 2012

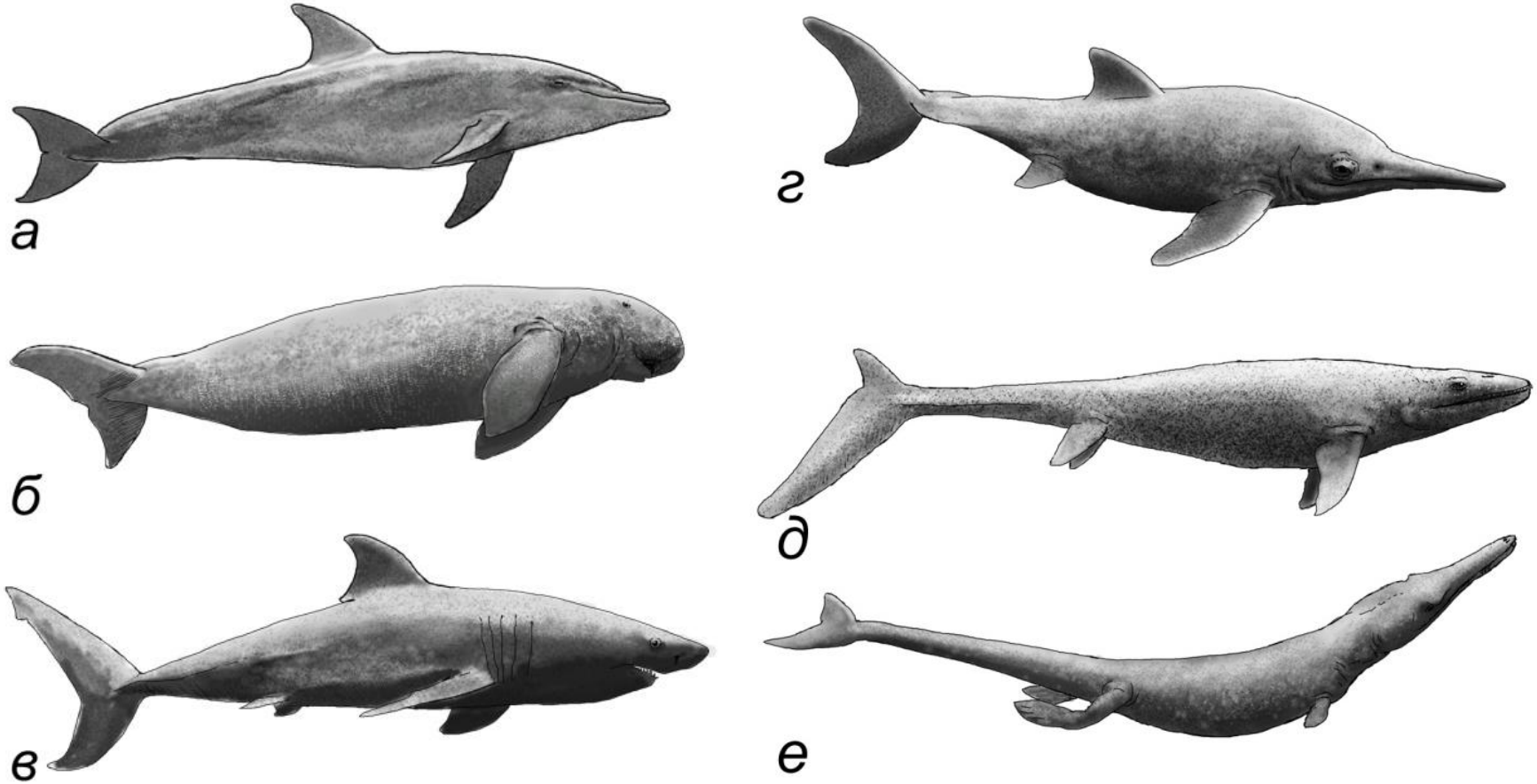


Caldwell and Lee 2001

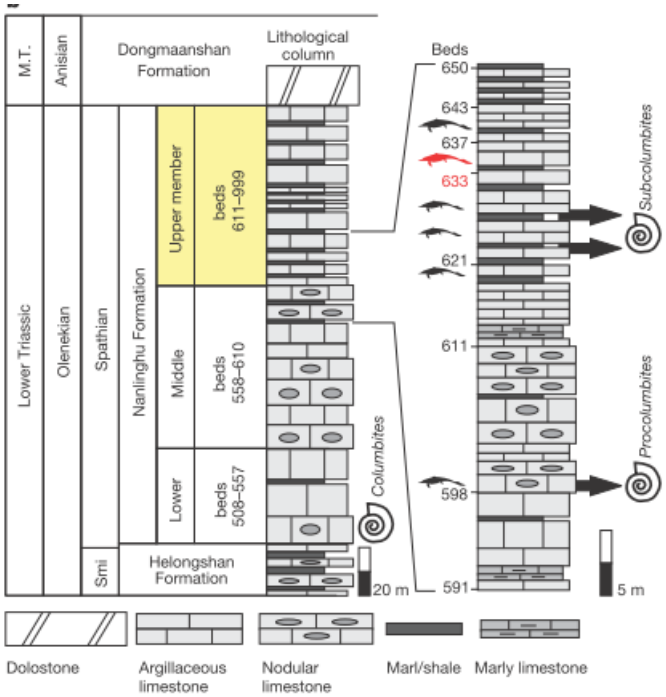
Ихтиозавры

- Кто они?

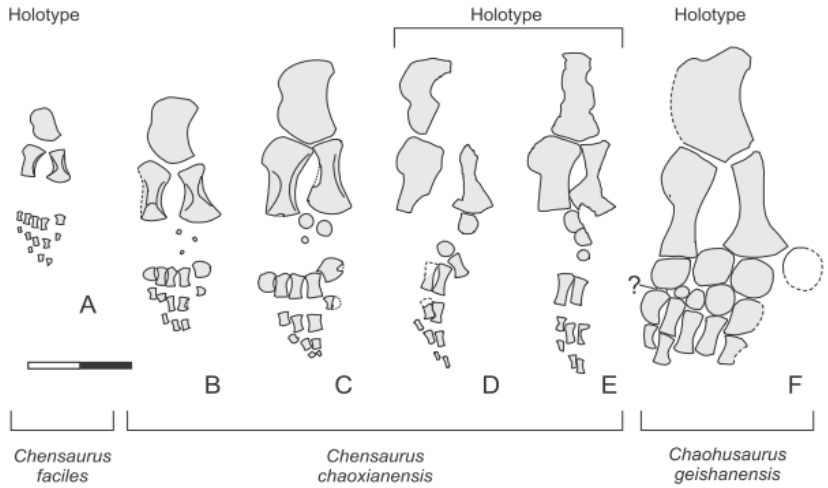




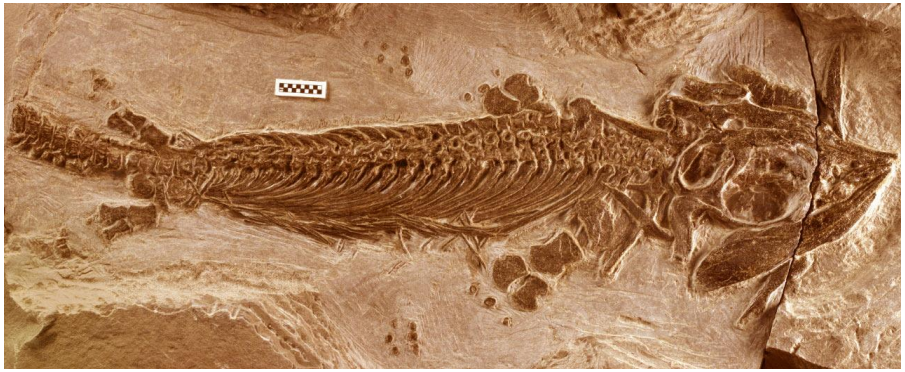
Земноводный ихтиозавр? невозможно!!!



Cartorhynchus lenticarpus реконструкция Н3вр



Motani and You 1998



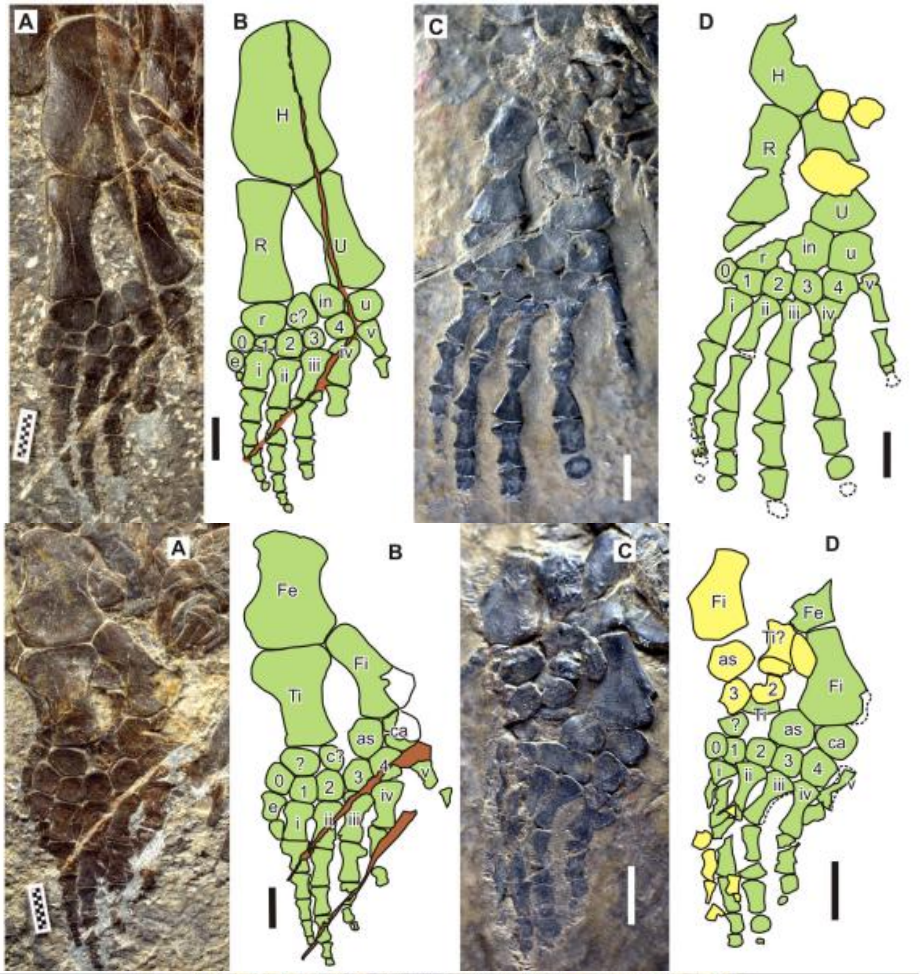
Cartorhynchus lenticarpus
Motani et al. 2014

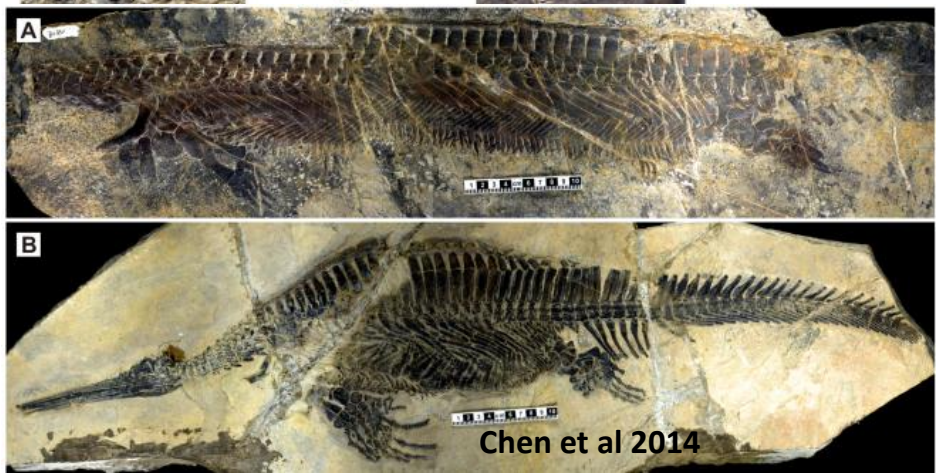
Ichthyosauromorpha

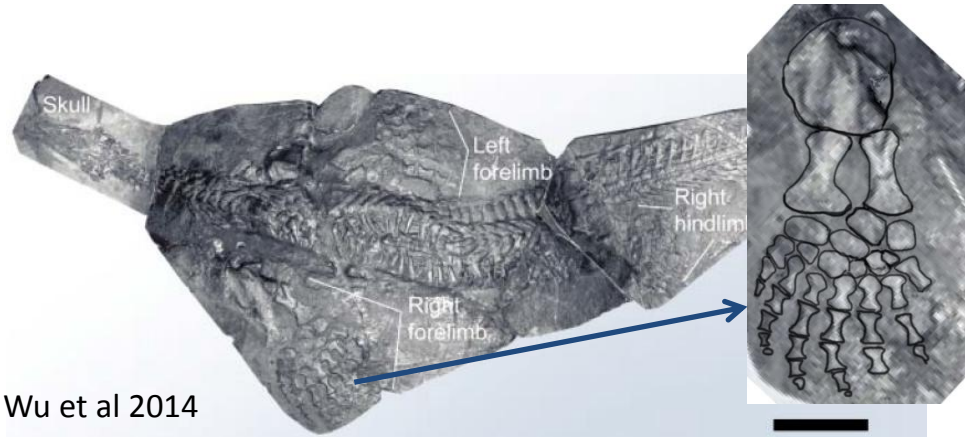
Hupehsuchidae

китайцы вчера еще одного опубликовали,

Hupehsuchus nanchangensis
реконструкция Н3вр







Wu et al 2014

Chen et al 2014

Проблема
(и не только ихтиозавры)

- невнимание к особенностям развития и недопонимание процессов и их следствий –
- как результат не только ошибочная интерпретация элементов конечности но и построение ошибочных филогенетических гипотез и выделение полифилетических высокоранговых таксономических групп основанных на неправильно интерпретированных данных.

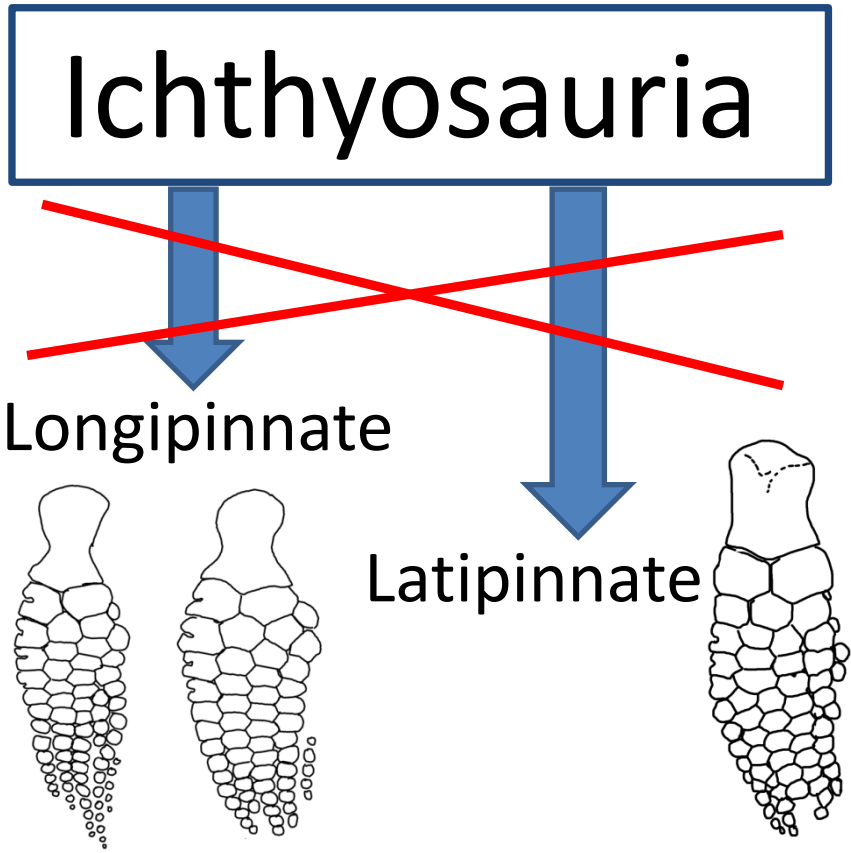
НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ИХТИОЗАВРОВ UNDOROSAURIDAE FAM. NOV. ИЗ ВОЛЖСКОГО ЯРУСА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 1999 г. В. М. Ефимов
Ундоровский палеонтологический музей, Россия
Поступила в редакцию 14.07.97 г. Принята к печати 25.12.97 г.

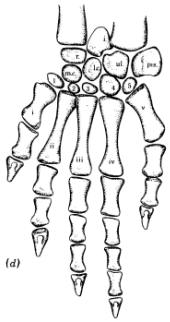
тевой – 18 см^2. Передняя конечность имеет пять пальцев, из них три основных – второй, третий и четвертый находятся в аксиальном положении и отходят от радиале, интермедиума и ульнаре, а первый и пятый, соответственно, в пре- и постаксиальном. Преаксиальный отходит непосредст-

Стр. 55

Анализ строения передних конечностей позволяет автору отнести описываемое животное к узкоплавниковым ихтиозаврам семейства Stenopterygiidae Woodward. Ниже приводимые сравнения с родами данного семейства показывают наличие существенных различий в строении передних конечностей, что дает основание рассматривать данную находку как новый род и вид.

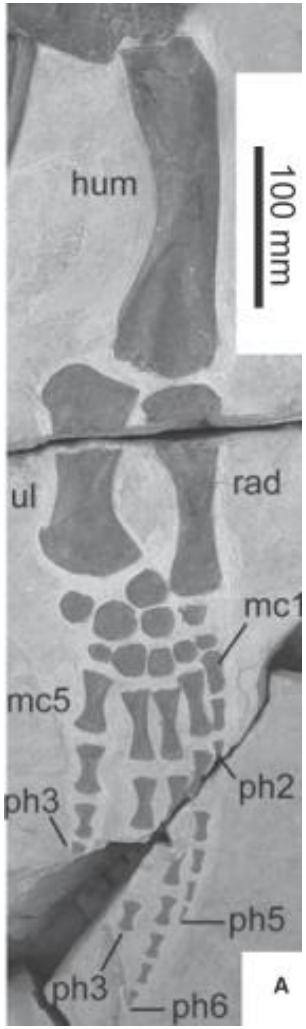


Вообще-то все просто



Claudiosaurus
from Carroll 1981

Largocephalosaurus sp.
from Li et al. 2014

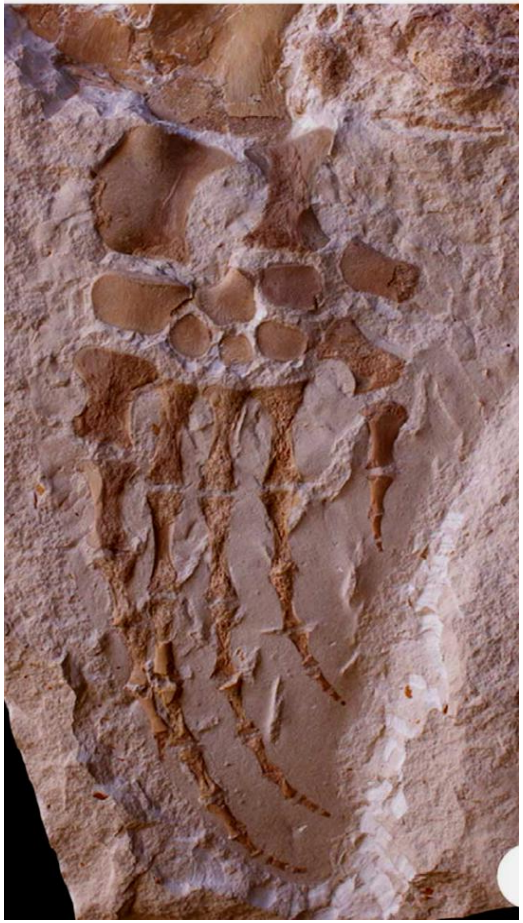


Yunguisaurus liae
from Sato et al. 2014

Peloneustes

все просто?

Claudiosaurus
from Carroll 1981



Prognathodon sp.
from Lindgren et al. 2013

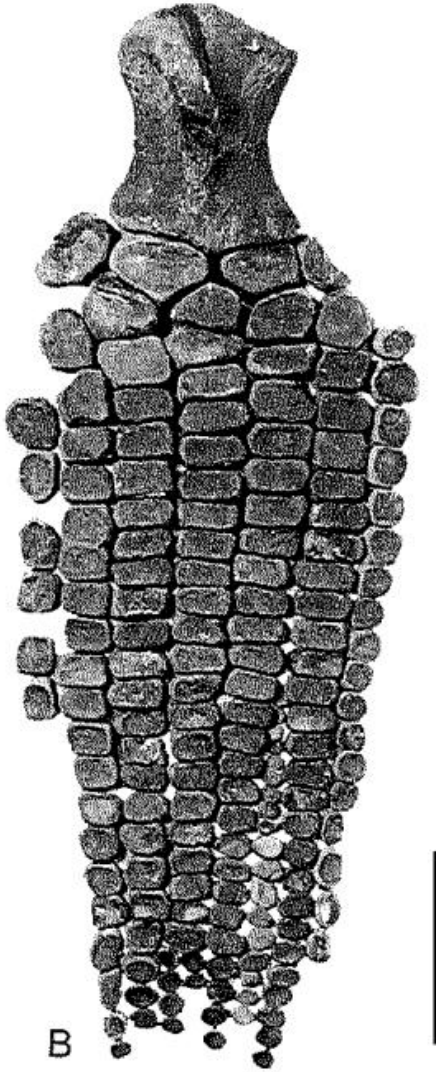
Phocoena phocoena
from Dawson 2003

просто???

Claudiosaurus
from Carroll 1981

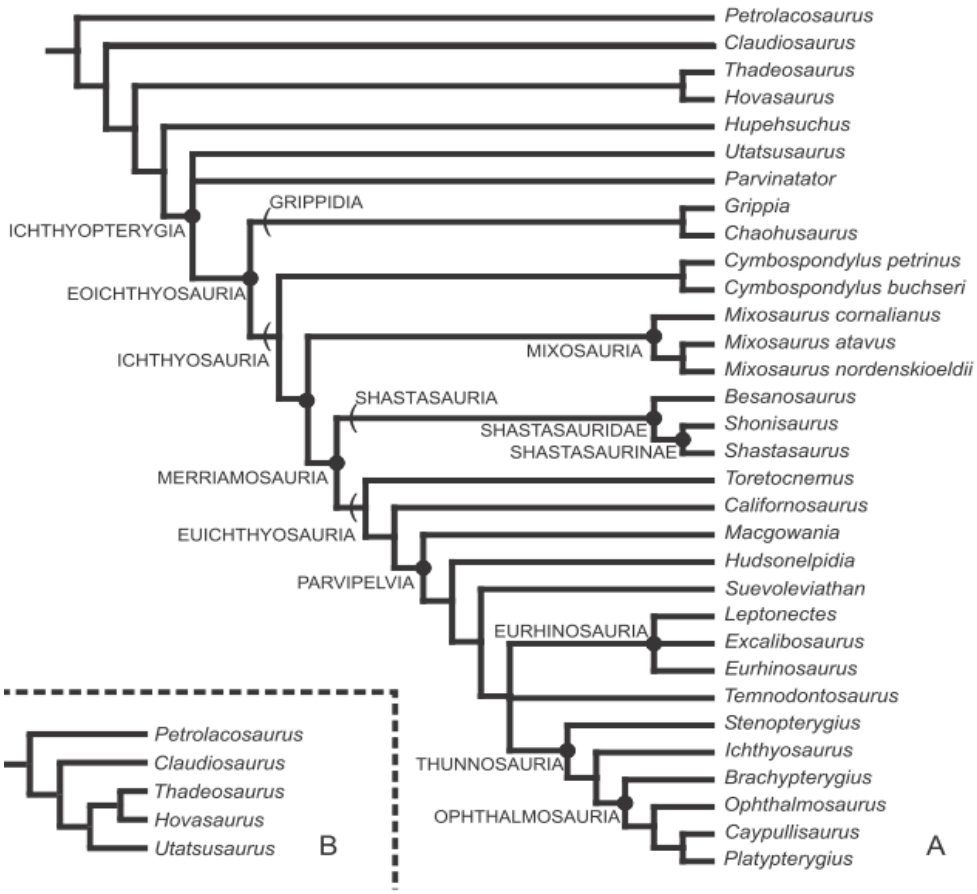
Ichthyosaurus sp.

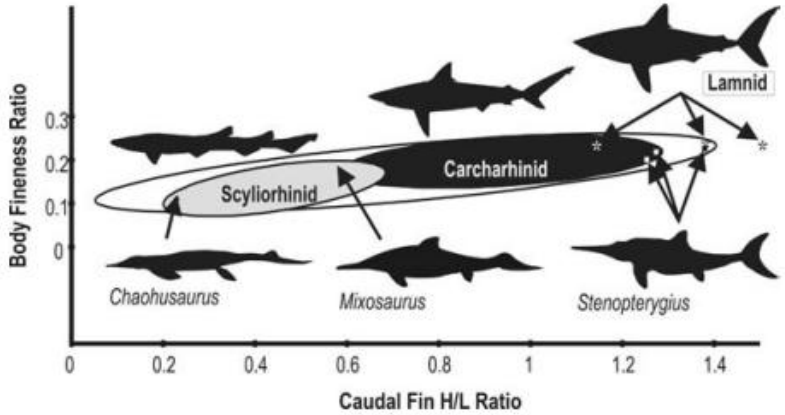
'Platypterygius' hauthali
from Pardo Perez et al. 2012

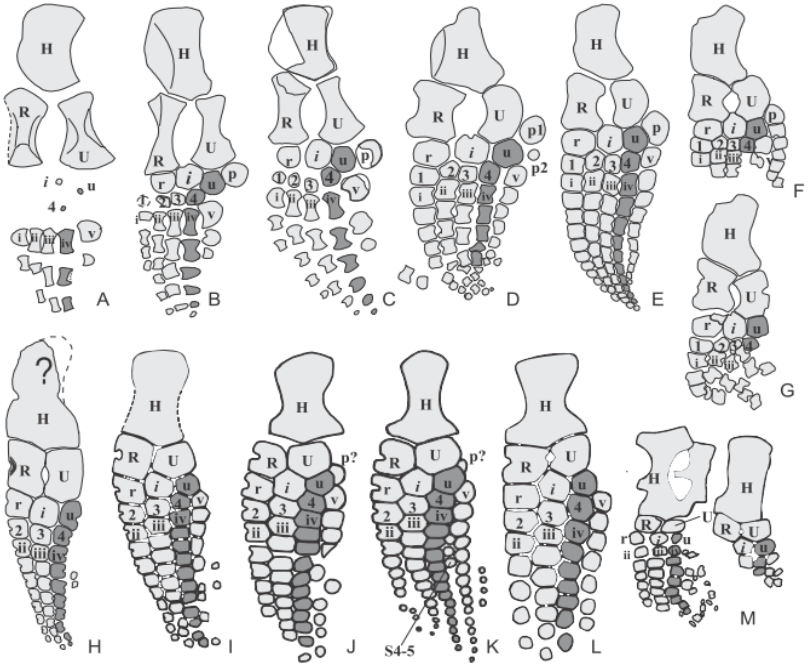


'Platypterygius' hercynicus
from Kolb and Sander 2009

Ryosuke Motani

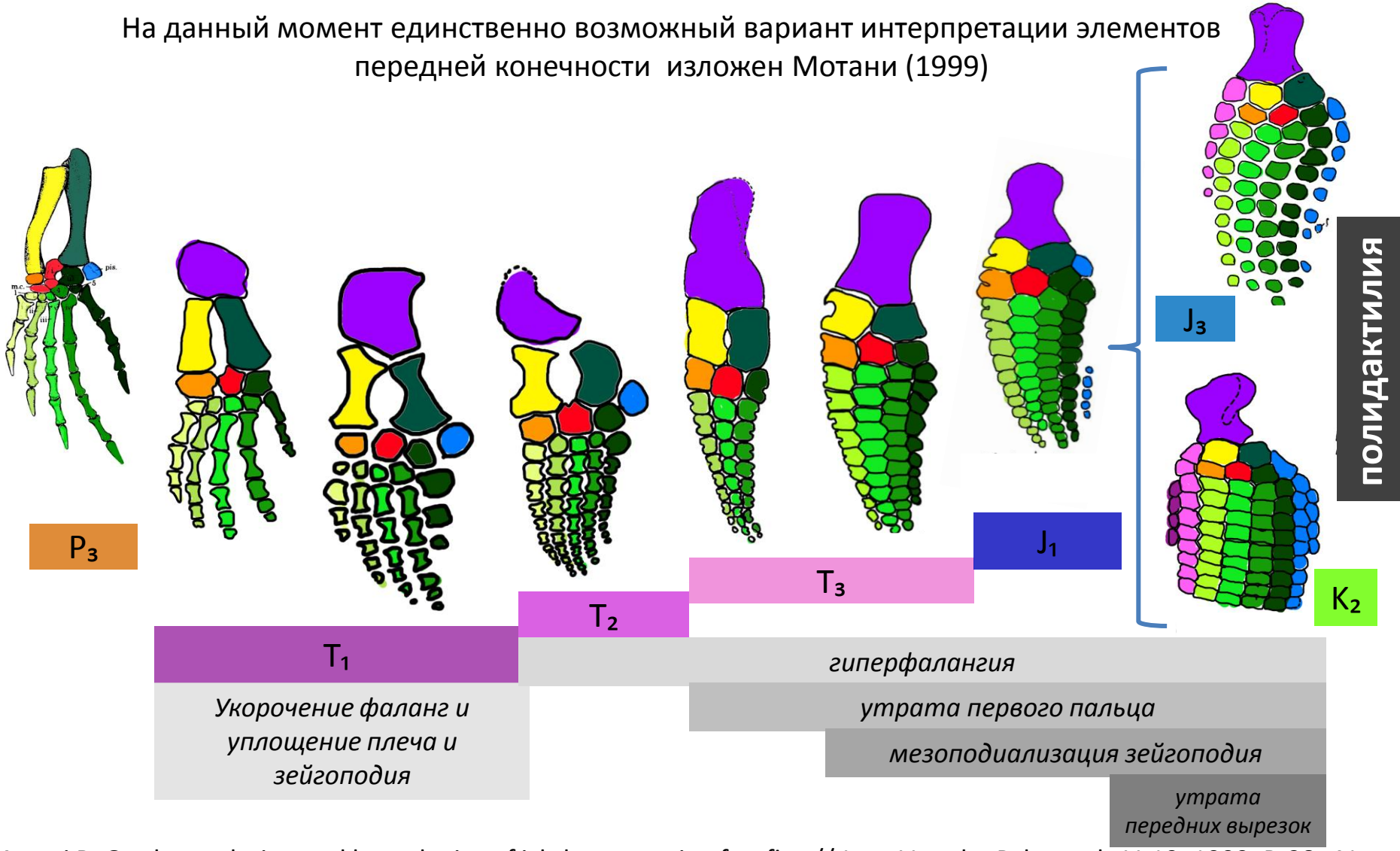






Общие сведения об эволюции передних конечностей ихтиоптеригий

На данный момент единственно возможный вариант интерпретации элементов передней конечности изложен Мотани (1999)



Motani R. On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins // Jour. Vertebr. Paleontol., V. 19. 1999. P. 28–41.

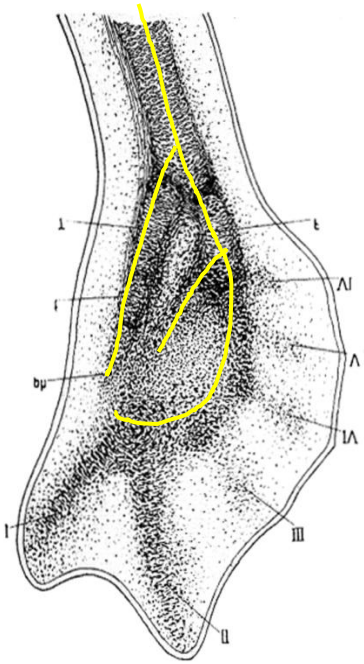
Полидактилия(гр. *πολύς — много + δάκτυλος — палец*) многопалость - это состояние, при котором количество пальцев на руках или (и) ногах превышает предковое.

1!

Три положения, которыми необходимо руководствоваться:

- Происхождение и развитие конечности.
- Нил Шубин и Пьер Ольберч 1986

«пальцевая дуга» (Digital arch)



Формирующаяся конечность амбистомы по Штейнеру (1921)

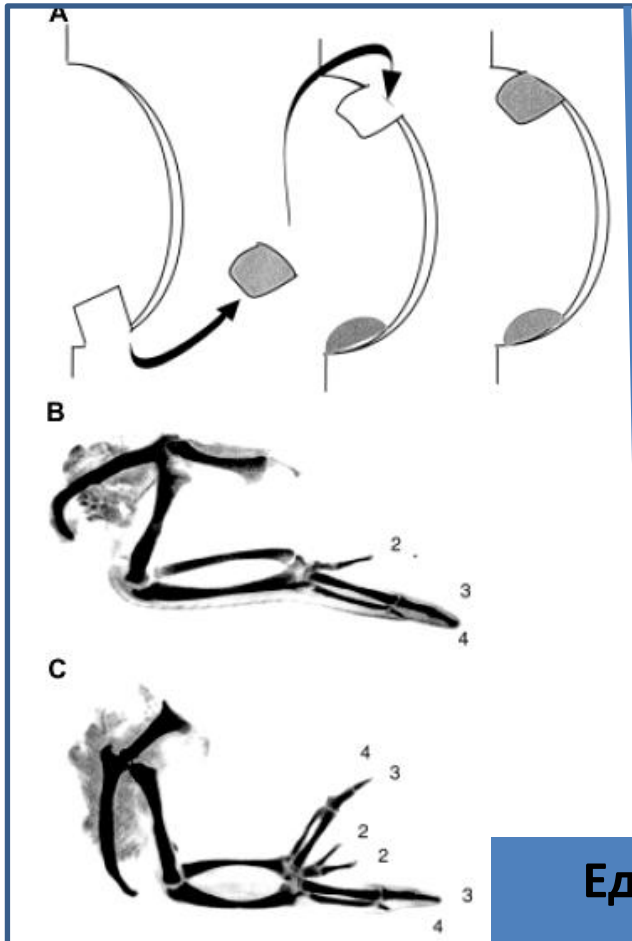
• Shubin N.H., Alberch P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb // Evol. Biol., V. 20. 1986. P. 319-387.

• Steiner H. Hand und Fuss der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage // Anat. Anz. 1921. V.22. P. 513–542.

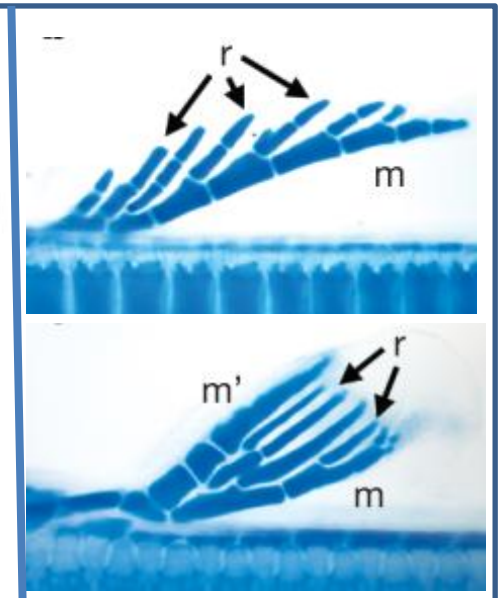
2!

Переднезадняя поляризация конечности

- Главная идея опытов Гасселинг, Сондерса и Цвиллинга состояла в том, что в основе этого явления могло лежать действие какого-то вещества. В участках, близких к ЗПА, где концентрация этого вещества высока, клетки реагируют формированием мизинца. На противоположной стороне развивающейся руки, далеко от ЗПА, это вещество разбавлено, и клетки реагируют на это формированием большого пальца



Илл. из Tickle, 2002



плавник ската. Сверху - нормальный, внизу - с утратой поляризации при воздействии ретиноевой кислоты. Опыты Рэндалла Дана (Dahn et al. 2007)

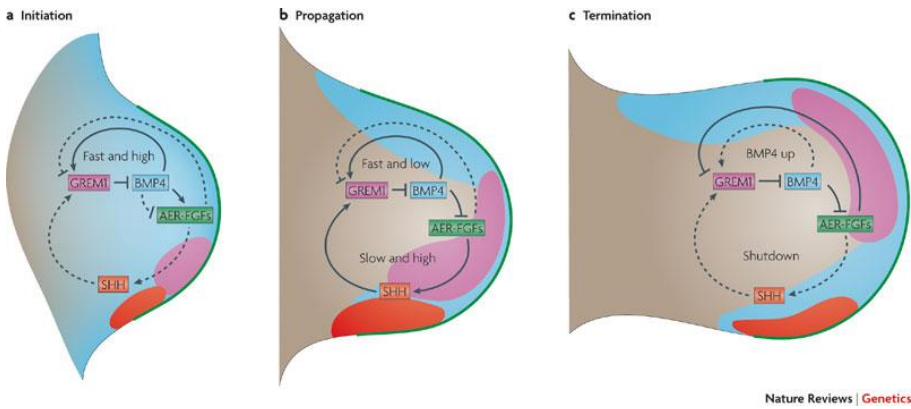
Единство для всех позвоночных!

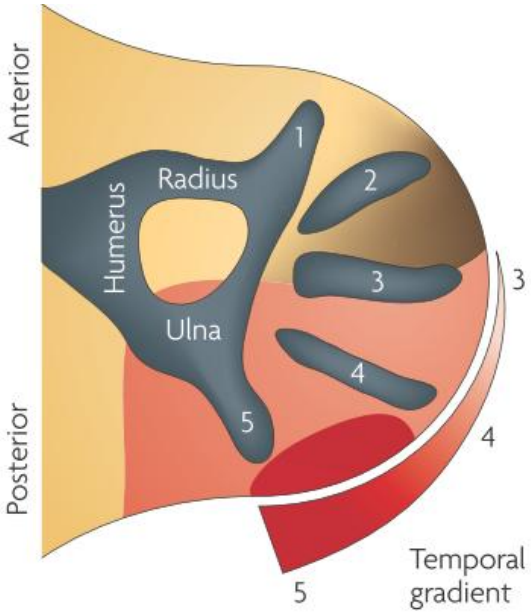
Tickle C. The Early History of the Polarizing Region: from Classical Embryology to Molecular Biology // Int. J. Dev. Biol. 2002. V.46. P. 847-852.

Dahn R.D., Davis M.C., Pappano W.N., Shubin N.H. Sonic hedgehog function in chondrichthyan fins and the evolution of appendage patterning // Nature, V. 445. 2007. P. 311-314.

Переднезадняя поляризация конечности

Сигнальная система, основанная на белках ***Sonic hedgehog (Shh)*** и ***Gli3*** играет важную роль в формировании пальцев. У заднего края зачатка кисти (там, где будет мизинец) включается «организатор» — группа клеток, выделяющих сигнальный белок-морфоген *Shh*. Последний не позволяет белку *Gli3* превратиться в *Gli3R* — белок-репрессор, подавляющий экспрессию некоторых других генов-регуляторов. В результате формируется переднезадний градиент концентрации Gli3R (максимум там, где будет большой палец, минимум — возле мизинца), который играет ключевую роль в определении переднезадней полярности зачатка конечности. Мутации, нарушающие работу системы *Shh/Gli3*, могут приводить к полидактилии и нарушениям «идентичности» пальцев (например, вместо большого пальца может развиться второй мизинец).





из Zeller et al. 2009

Zeller R., López-Ríos J., Zuniga A. Vertebrate limb bud development: moving towards integrative analysis of organogenesis// Nature. 2009. V.10. P 845-858.

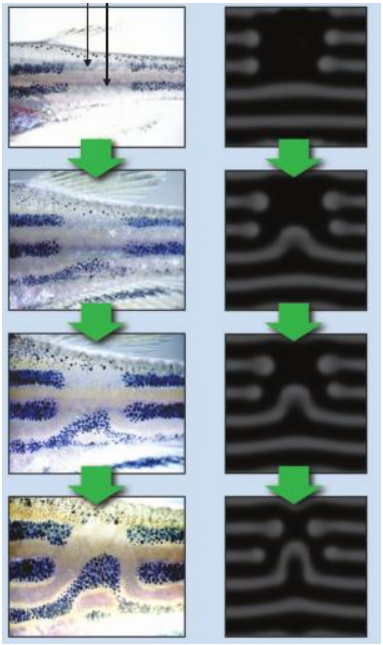
3!

Узоры природы

- Реакционно-диффузионная модель Алана Тьюринга предсказывает для некоторых веществ (морфогенов) чередование областей высокой и низкой концентрации. Когда концентрация такого вещества превысит пороговый уровень, клетка (или группа клеток) получает инструкции к дифференцировке в определенном направлении.

(Пространственные паттерны)

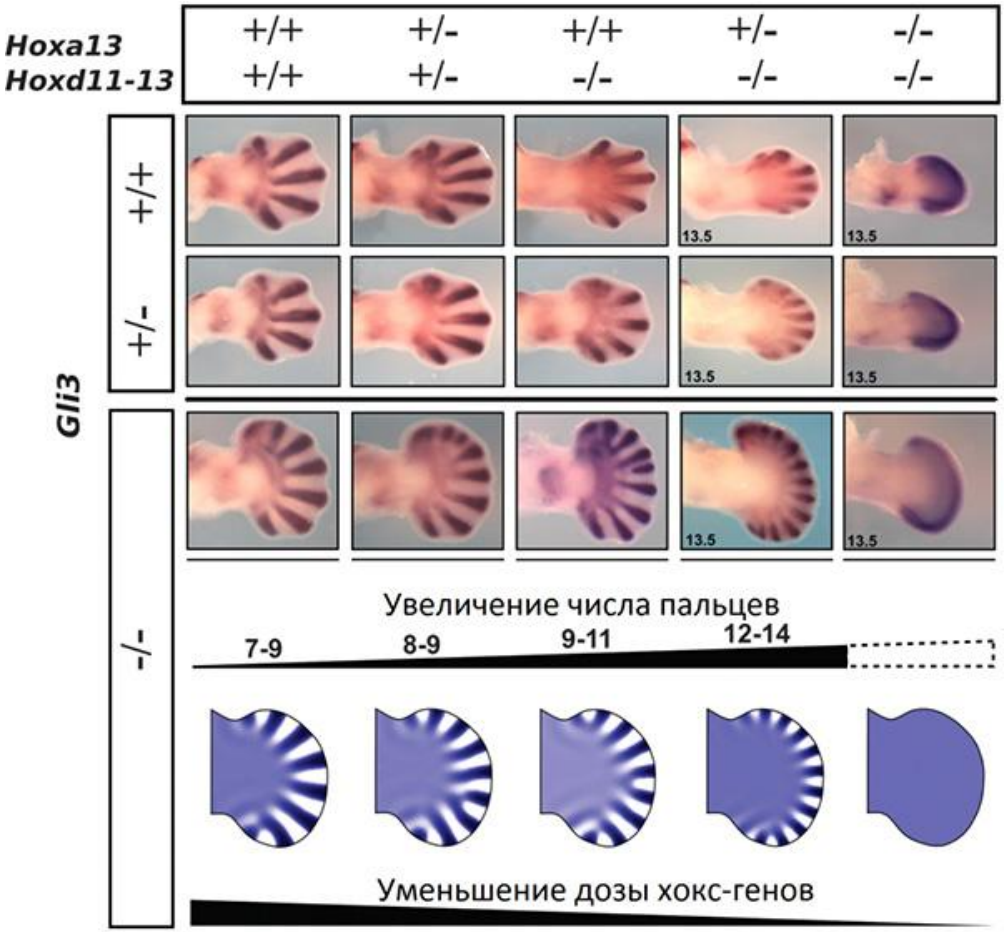
Памятник Алану Тьюрингу



из Kondo, Miura, 2010

Kondo S., MiuraT. Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation// Science. 2010. V. 329, №5999. P.1616-1620.

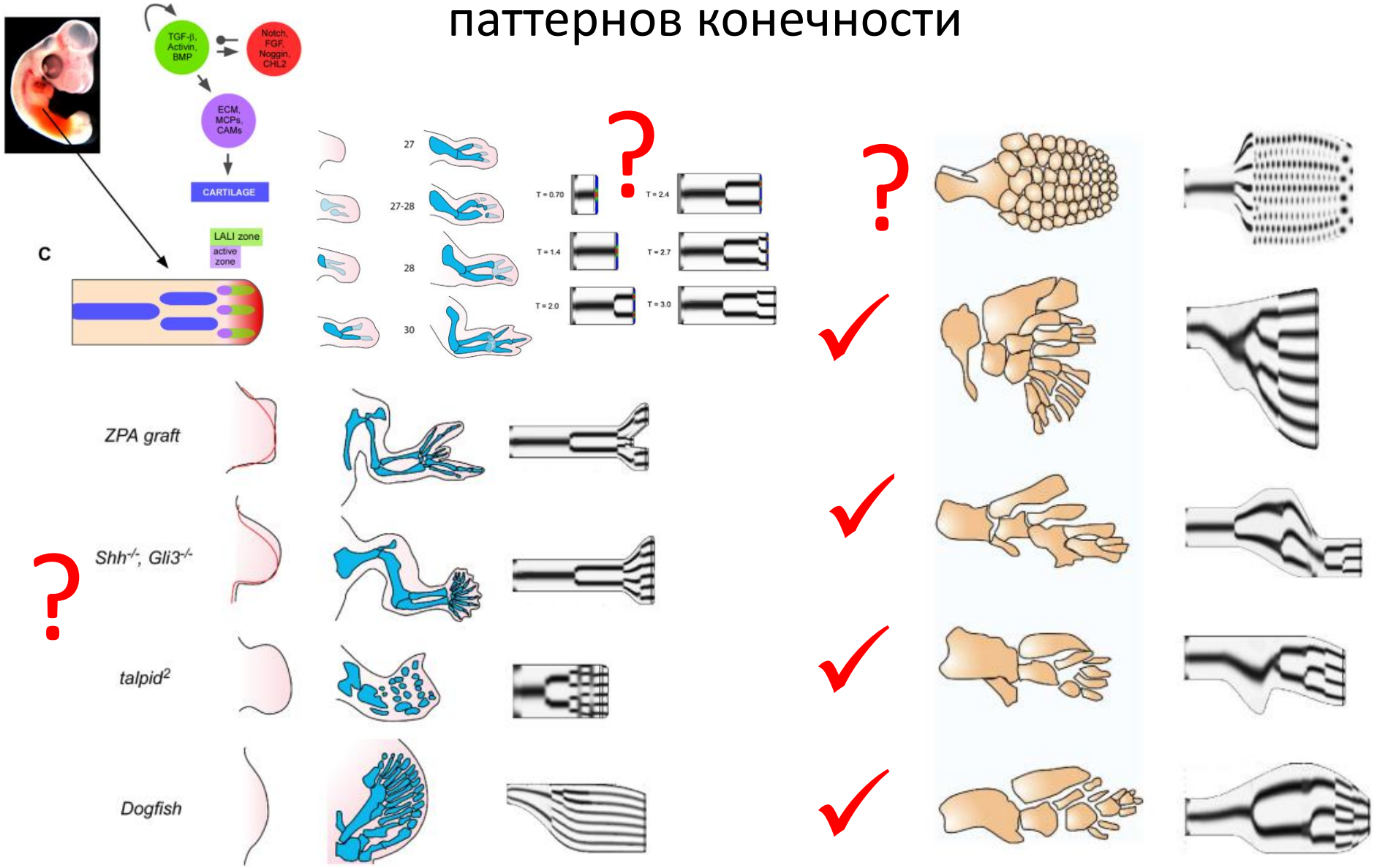
Генно-инженерные эксперименты показали: количество пальцев у мышей зависит от двух взаимодействующих систем генов-регуляторов. По мере отключения (снижения значения параметра степени влияния) этих генов пальцы становятся многочисленнее, короче и тоньше, а их концы соединяются хрящевой дугой. Эти данные согласуются с гипотезой о том, что развитие пальцев основано на реакционно-диффузионном механизме самоорганизации.



Формирование пальцев у мышиных эмбрионов с разными комбинациями включенных и выключенных генов-регуляторов. Внизу показаны результаты моделирования закладки пальцев у мышей Gli3–/– на основе механизма Тьюринга. Из Sheth et al. 2012

Sheth R., Marcon L., Bastida M. F., Junco M., Quintana L., Dahn R., Kmita M., Sharpe J., Ros M. A. Hox Genes Regulate Digit Patterning by Controlling the Wavelength of a Turing-Type Mechanism // Science. 2012. V. 338. P. 1476–1980.

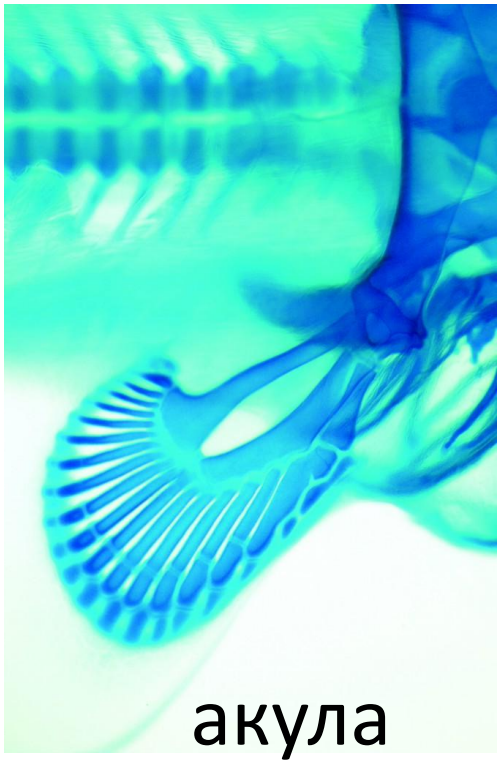
Использование механизма Тьюринга для моделирования паттернов конечности



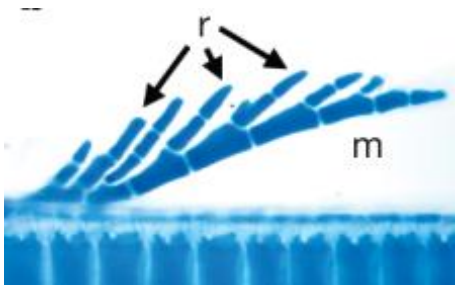
‘local autoactivation-lateral inhibition’’ (LALI) framework by Meinhardt and Gierer. LALI systems, while formally similar to reaction-diffusion systems, are more suitable to biological applications, since they include cases where the activator and inhibitor terms are mediated by cellular ‘‘reactors’’ rather than simple chemical reactions

Zhu et al 2010

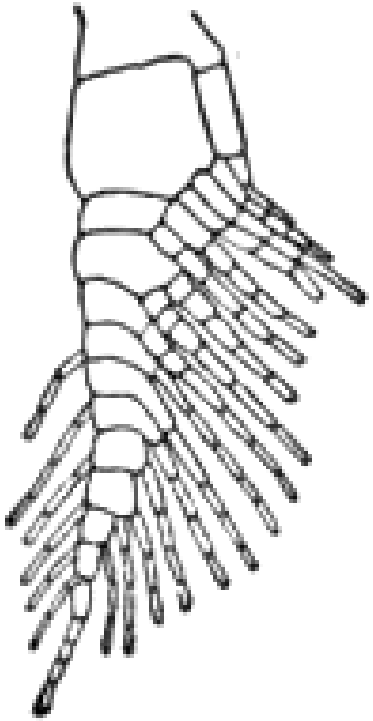
Интеграция



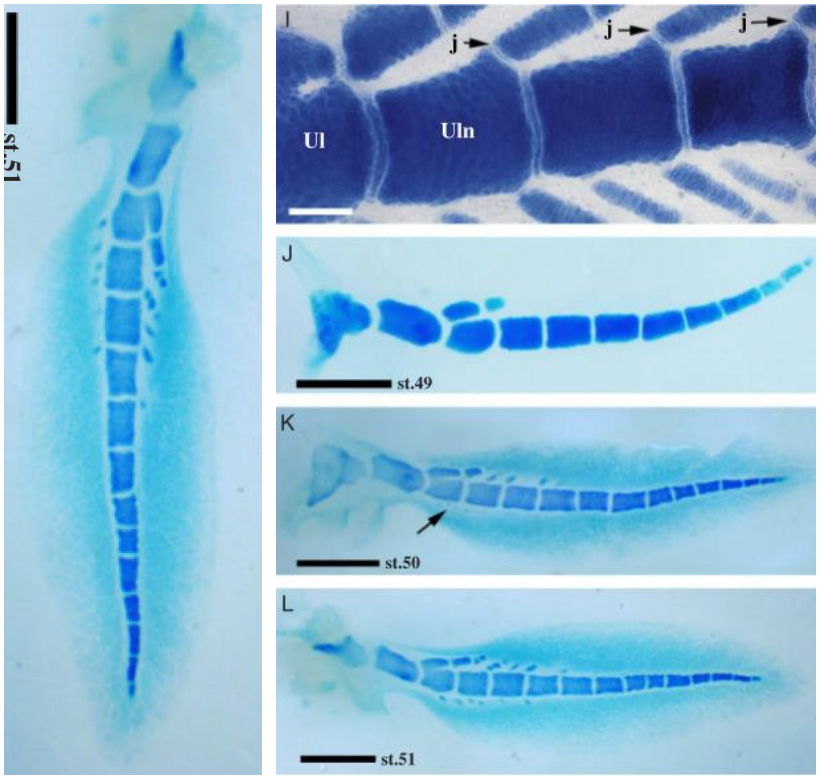
акула



скат

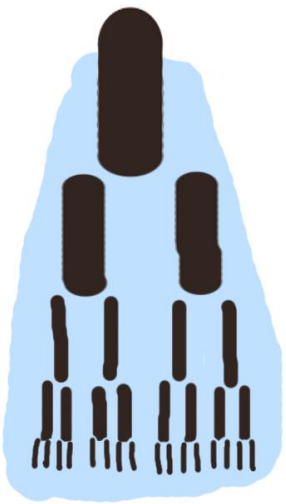


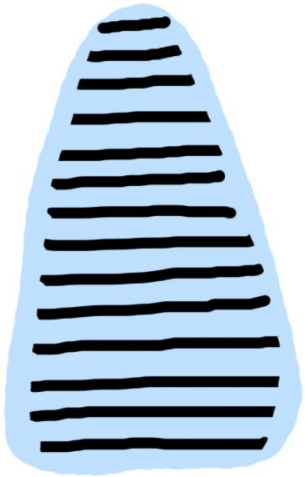
Pleuracanthus
from Gegenbauer

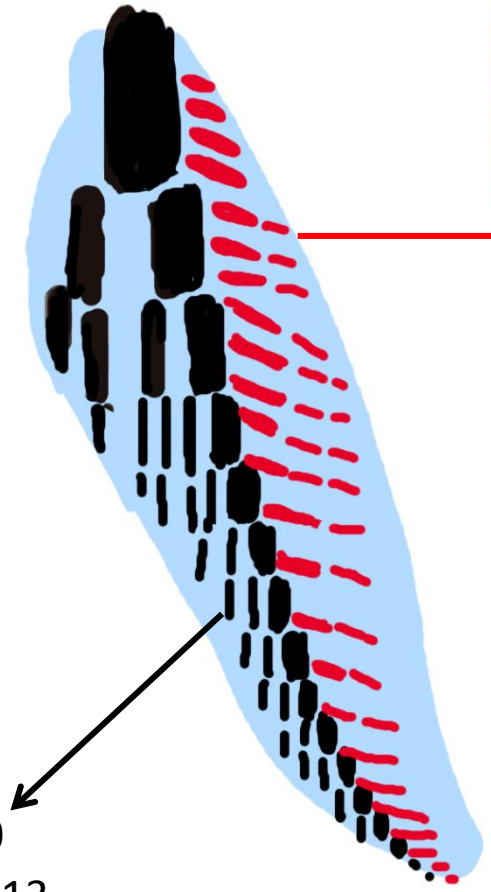


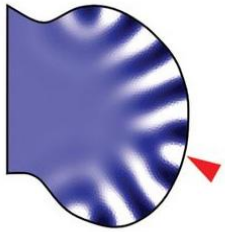
Neoceratodus
Johanson et al 2007

- нужно два паттерна

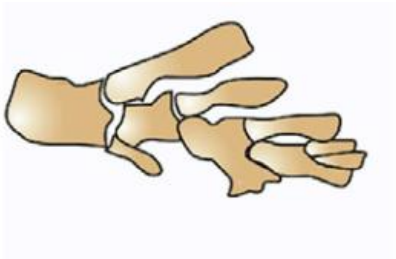


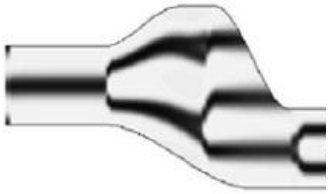






Sheth et al. 2012

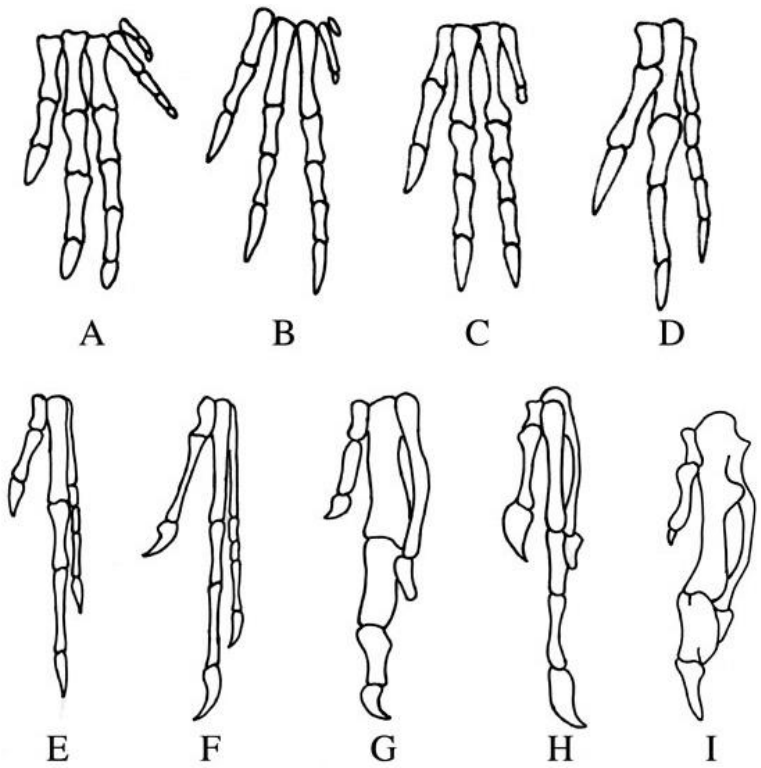


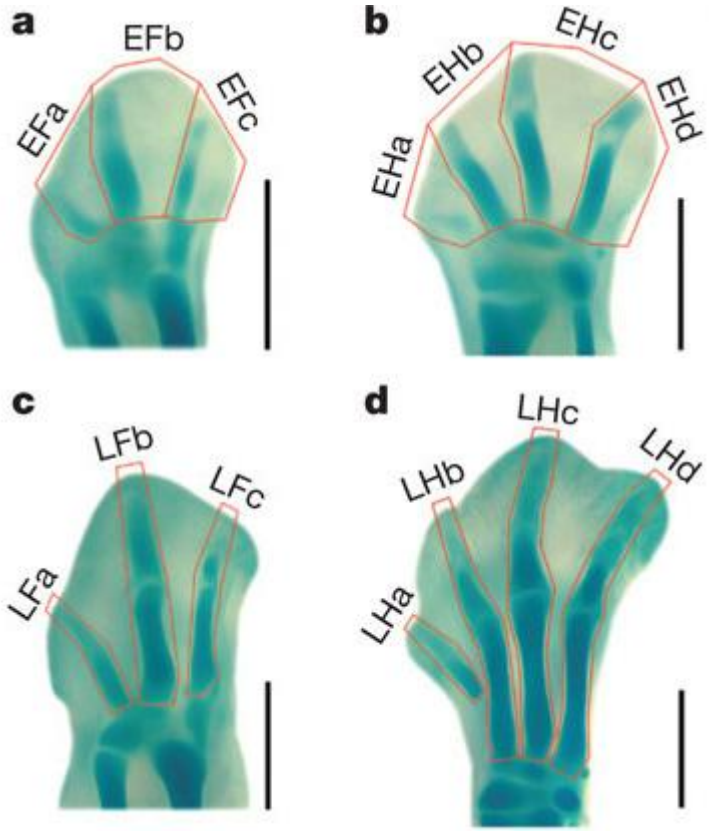


Zhu et al 2010
Zhang et al 2013

- Подтверждение – птицы - сдвиг пальцев у архозавров к птицам – «первый» на месте «второго»

Подтверждение у архозавров



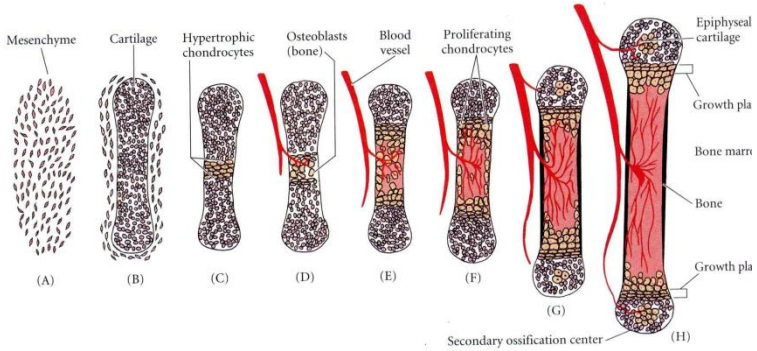


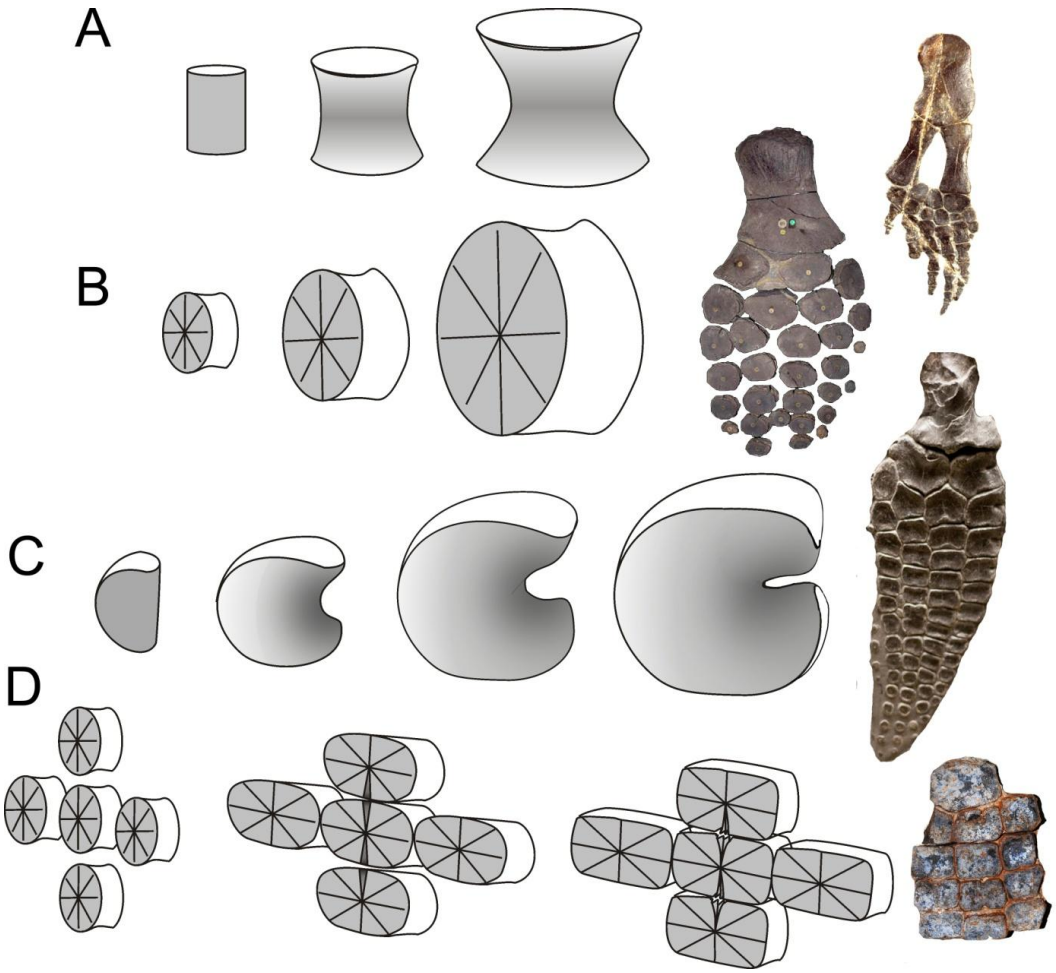
Wang et al. 2011

Гипотеза Вагнера и Гаутье, согласно которой в эволюции динозавров-теропод имело место гомеозисное событие: «сдвиг рамки» (frame shift), то есть смещение областей работы программ развития пальцев I-II-III на одну эмбриональную позицию в дистальном направлении (от туловища), так что палец I стал развиваться там, где «положено» развиваться пальцу II (G. P. Wagner, J. A. Gauthier. 1999. 1,2,3 = 2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand).

Окостенение

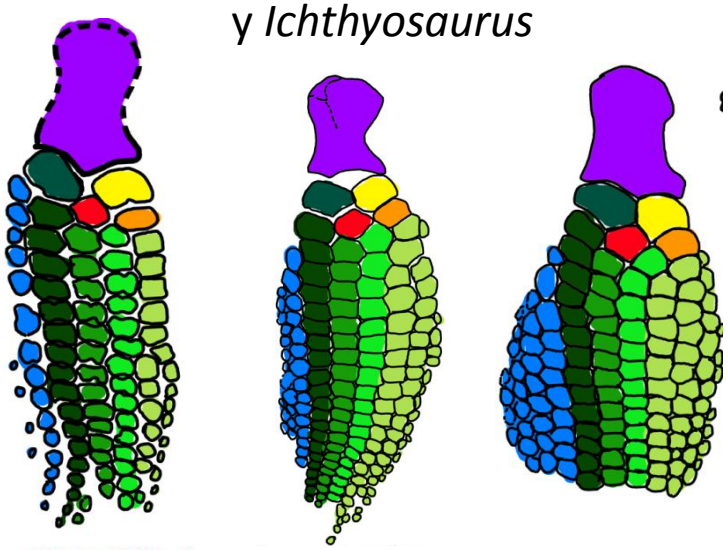
- У ихтиозавров основные нагрузки оказываемые внешними факторами распределяются б.-м. равномерно по всем вентральной и дорсальной поверхностям плавника, поэтому на форму элементов влияют только их собственные антеро-постериальные и проксимо-дистальные взаимодействия.





Преаксиальные пальцы «независимо»

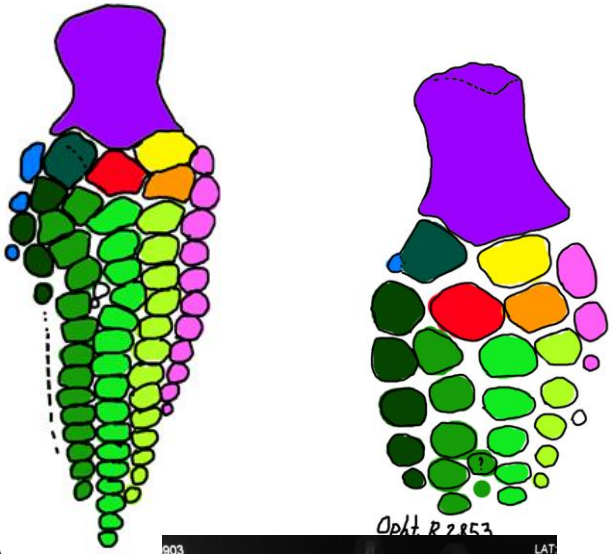
Бифуркация уже имеющихся (+ новые) у *Ichthyosaurus*

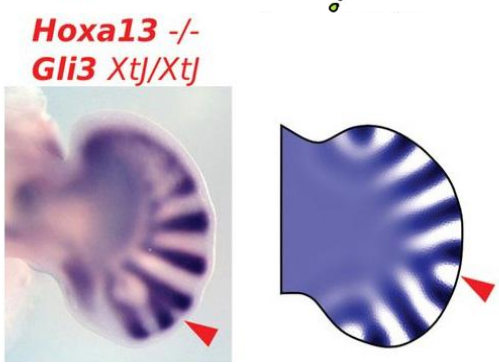


?

В некоторых случаях Возможна ульнарная димелия!

Возникновение новых у Ophthalmosauridae





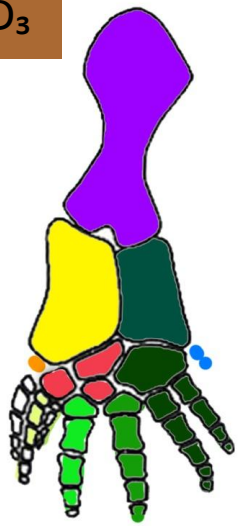
Бифуркация пальцев у эмбриона мыши и аналогичная модель на основе механизма Тьюринга из Sheth et al. 2012

Бифуркация пальца у человека с ульнарной димелией

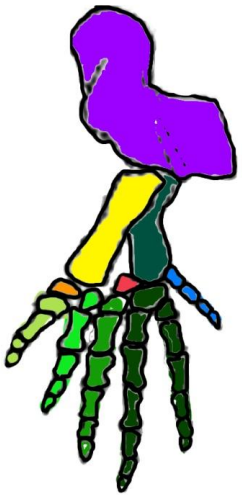
Удвоение пальцевой дуги у человека с полидактилией (Ulnar dimelia) http://radiopaedia.org/images/5751462

Постаксиальные пальцы «возвращение блудного пальца»?

D_3



Ichthyostega
(задняя конечность)

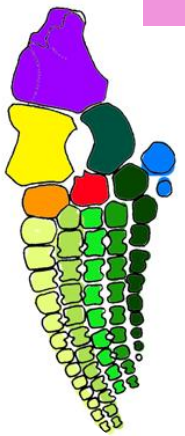


Tulerpeton
(передняя конечность)
По Lebedev, Coates, 1995

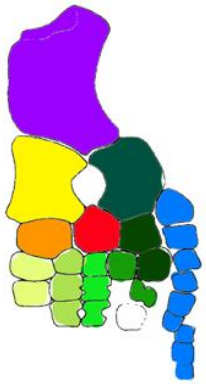
T_1

Utatsusaurus hataii
из Motani, 1999

T_2

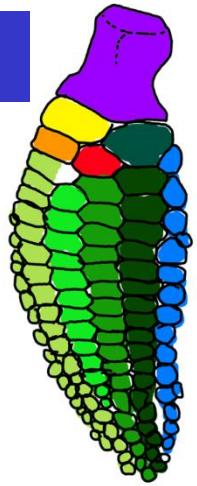


Mixosaurus cornalianus
из Maisch, Matzke, 2000

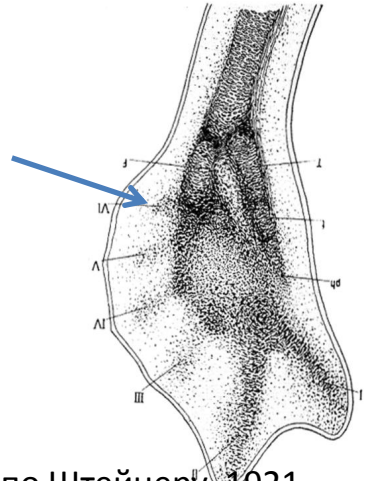


Phalarodon nordenskioeldii
из Wiman, 1910

J_1

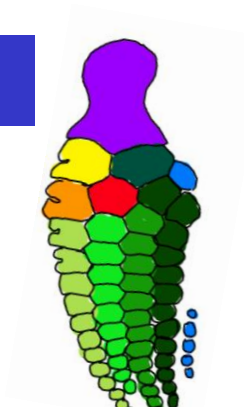


Ichthyosaurus sp.
Перс. набл. Лондонский музей естеств истории



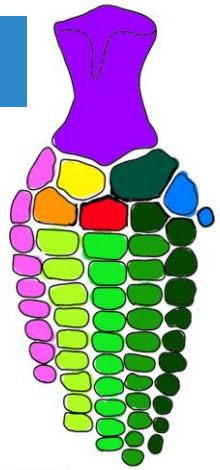
по Штейнеру, 1921

J_1



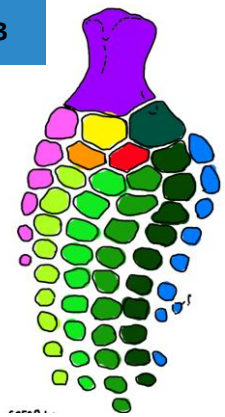
Stenopterygius sp.
Из Maisch, 2008

J_3



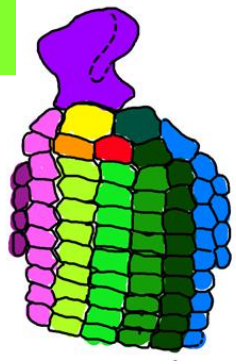
Undorosaurus 'nessovi'
из Ефимов, 1999

J_3



Ophthalmosaurus icenicus
из Kirton, 1999

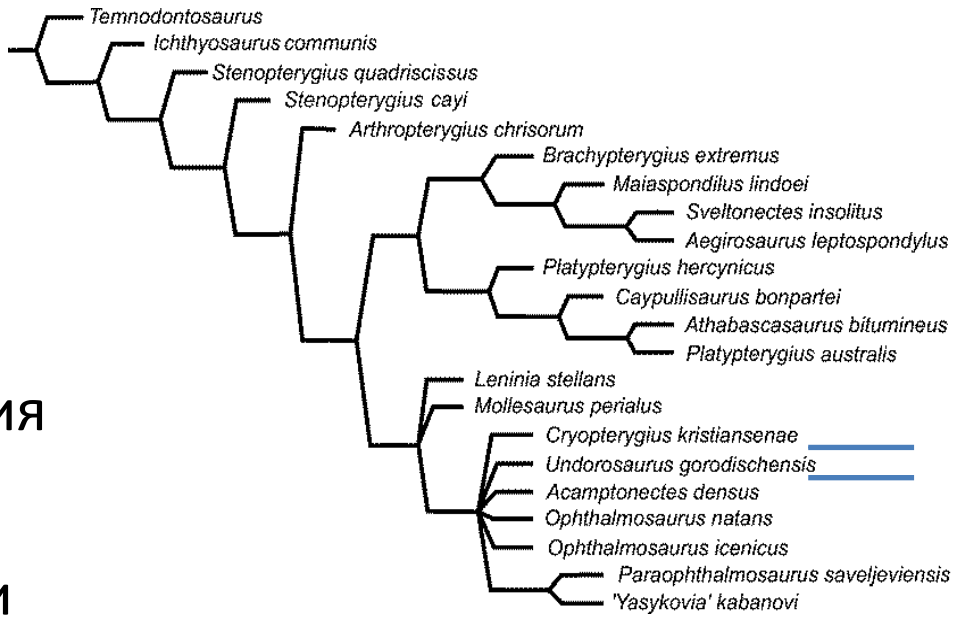
K_2



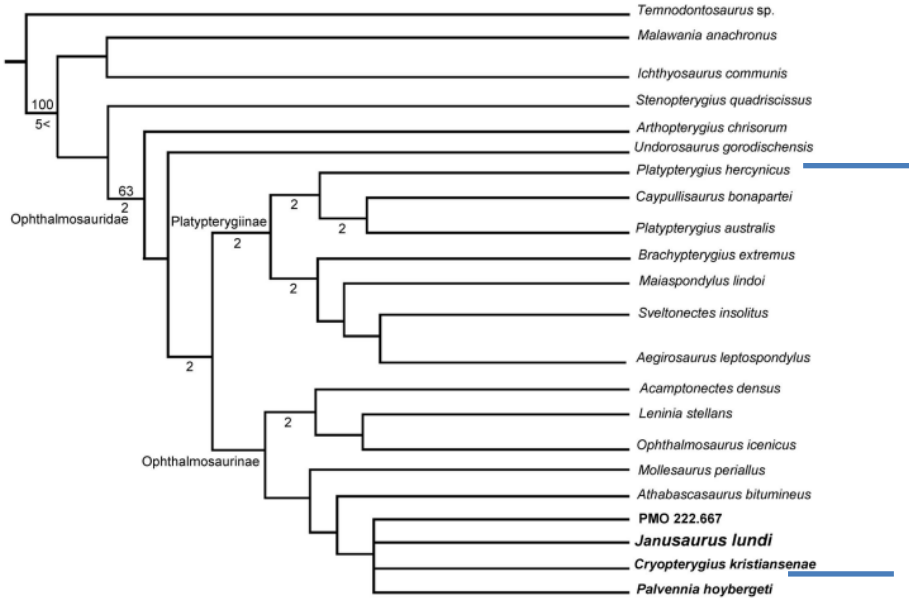
Platypterygius australis
из Zammit et al, 2010

Значение

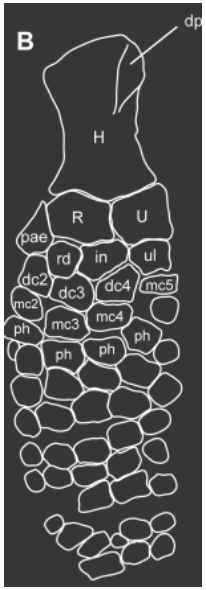
- Адекватная интерпретация элементов конечности и их взаимосвязей
- Филогенетические построения
- Корректное составление описания скелета конечности

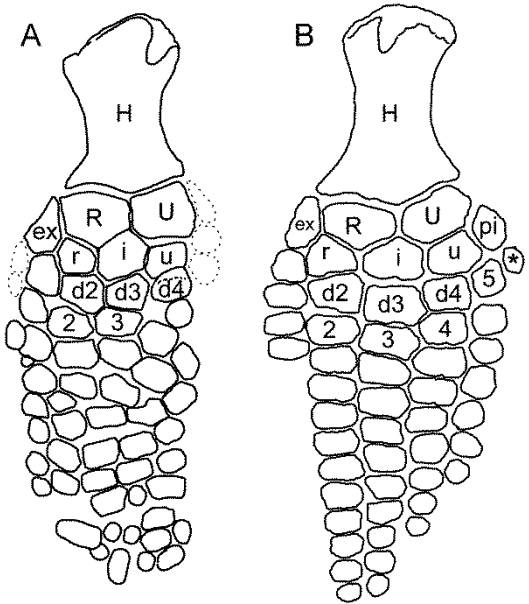


Arkhangelsky and Zverkov 2014



Roberts et al. 2014





СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!