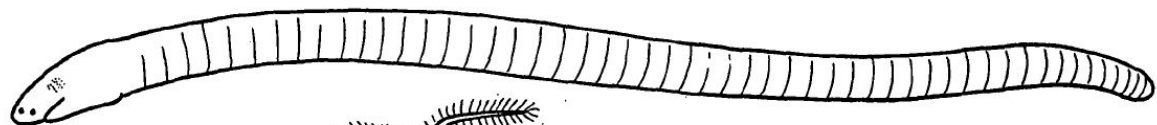


Морфологический семинар
Декабрь 2019

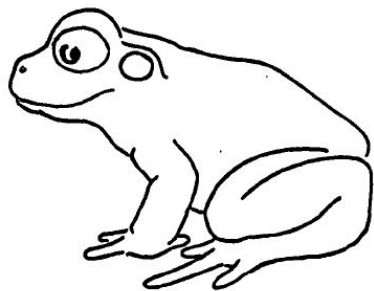
"Complexus gnathus anurorum":
проблема гомологии
челюстей головастика
в контексте архетипа



CAECILIAN



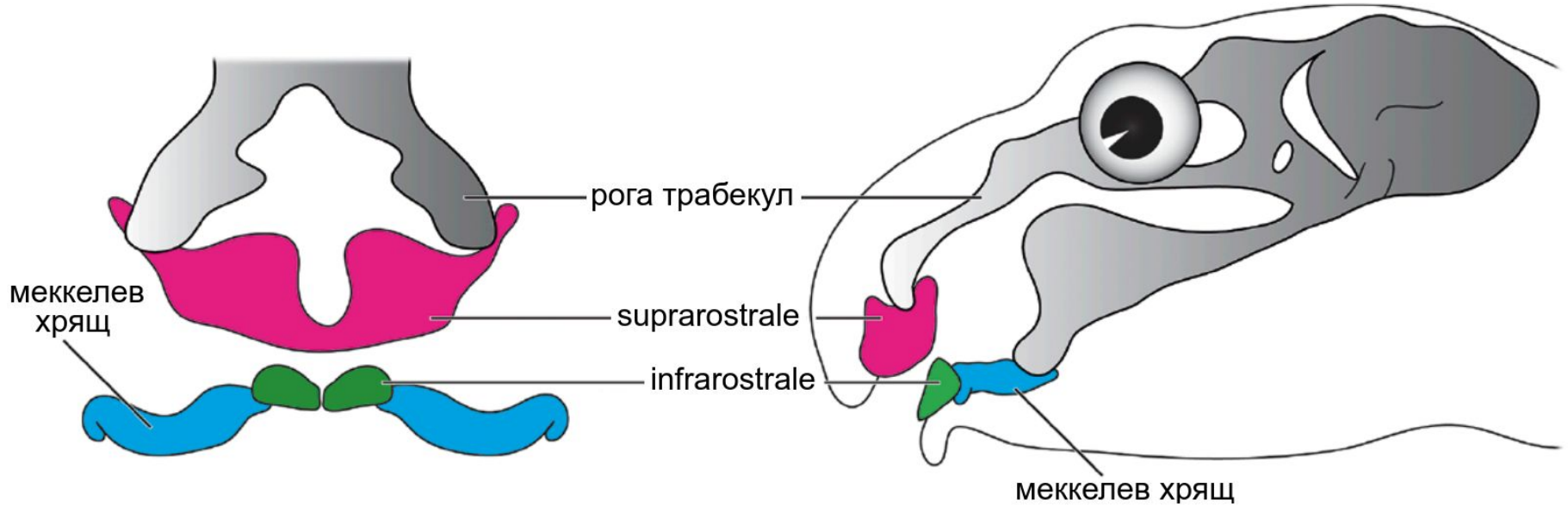
SALAMANDER



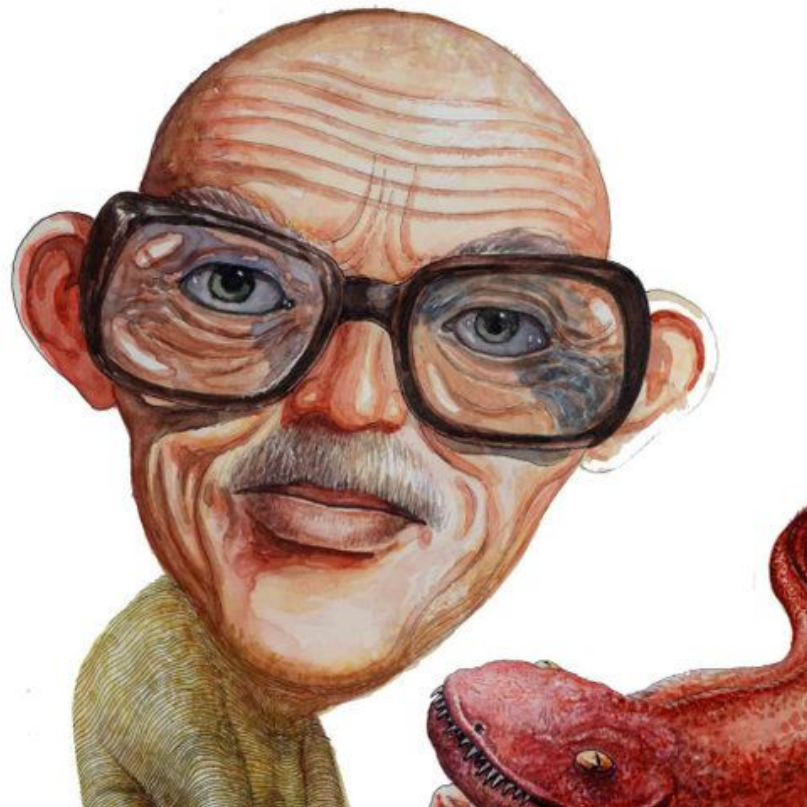
FROG



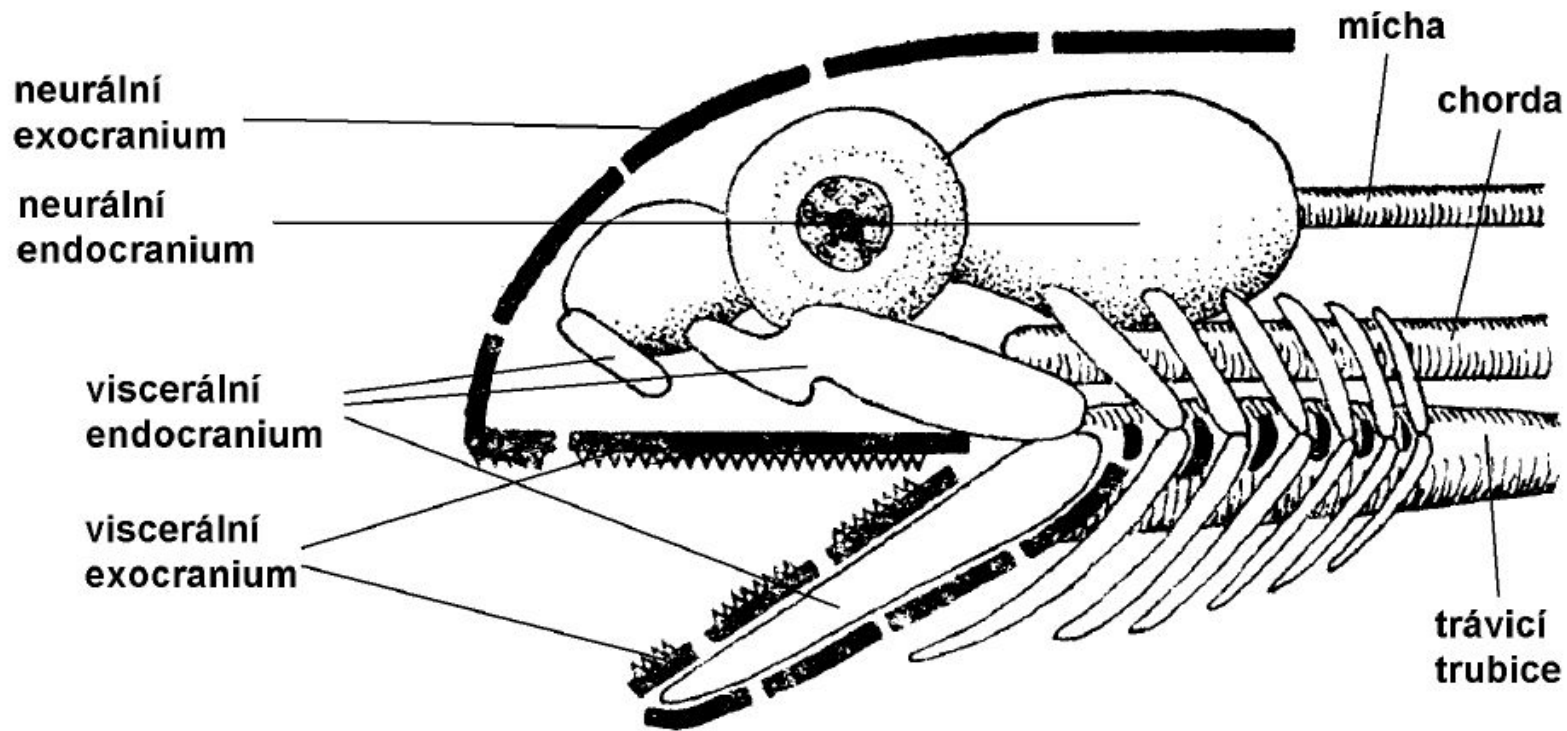
Безногие и хвостатые амфибии: простой метаморфоз, отличия личинок от взрослых касаются в основном органов дыхания. Бесхвостые амфибии: сложный метаморфоз, глубокие отличия во многих системах органов ([Orton, 1953](#)).



Грубая схема ротового аппарата типичного головастика (кроме пиповых и ринофринид; [Lucas et al., 2020](#)). Челюстной сустав вынесен очень далеко вперед, а функциональными челюстями служат уникальные хрящи - infrarostrale и suprarostrale. Некоторые важные элементы, например commissura quadratocranialis anterior, здесь не показаны.



Збинек Рочек (слева) и Ханс Бьерринг (справа).



Составные части черепа челюстноротых (из учебного курса З. Рочека).

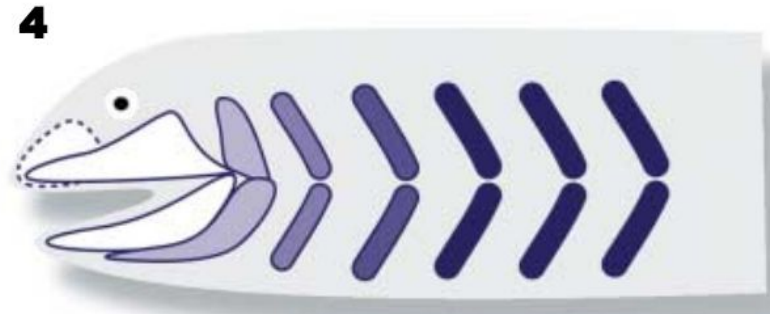
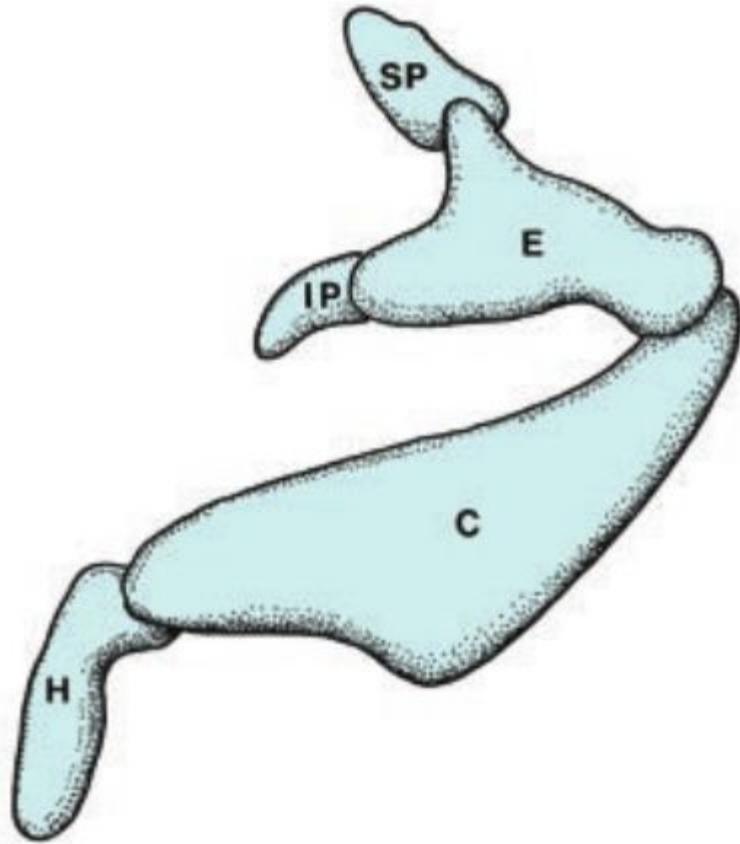


Схема висцерального скелета челюстноротых ([Kuratani, 2005a](#), с изменениями).
1-4 - стадии онтогенеза. Цвета обозначают экспрессию Нох-генов.

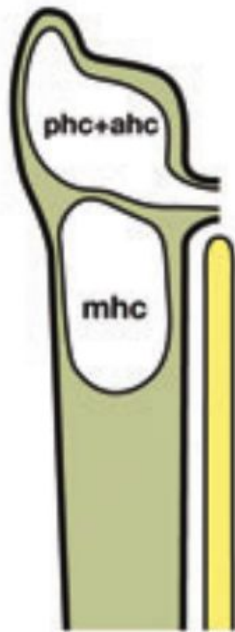


Типичная висцеральная дуга челюстноротых ([Kuratani, 2005b](#)). SP - супрафаринго-элемент, IP - инфрафаринго-элемент, E - эпиеlement, C - церато-элемент, H - гипо-элемент. Непарный бази-элемент не виден.

Acanthias

Etmopterus

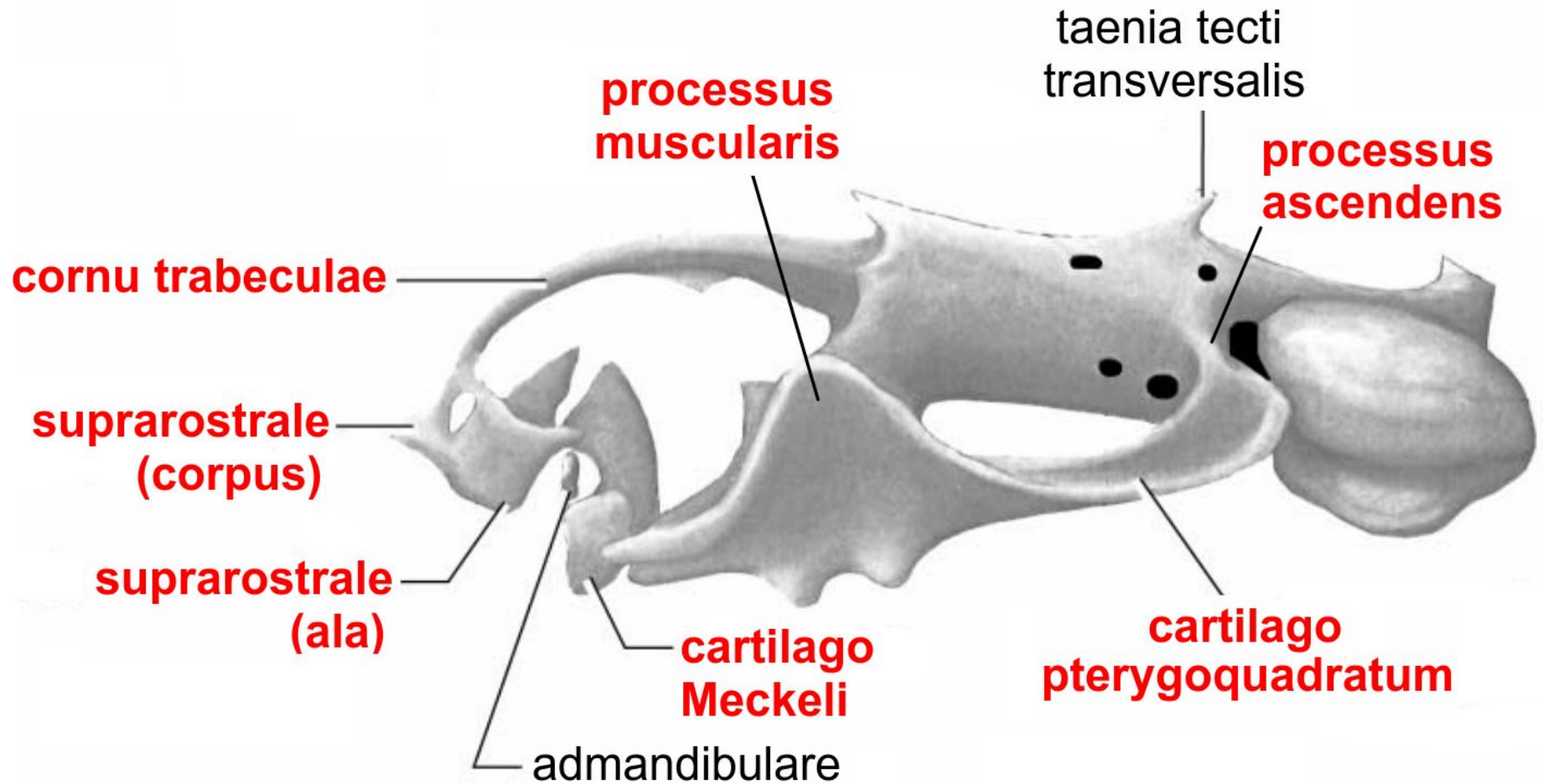
Scyliorhinus
Acipenser

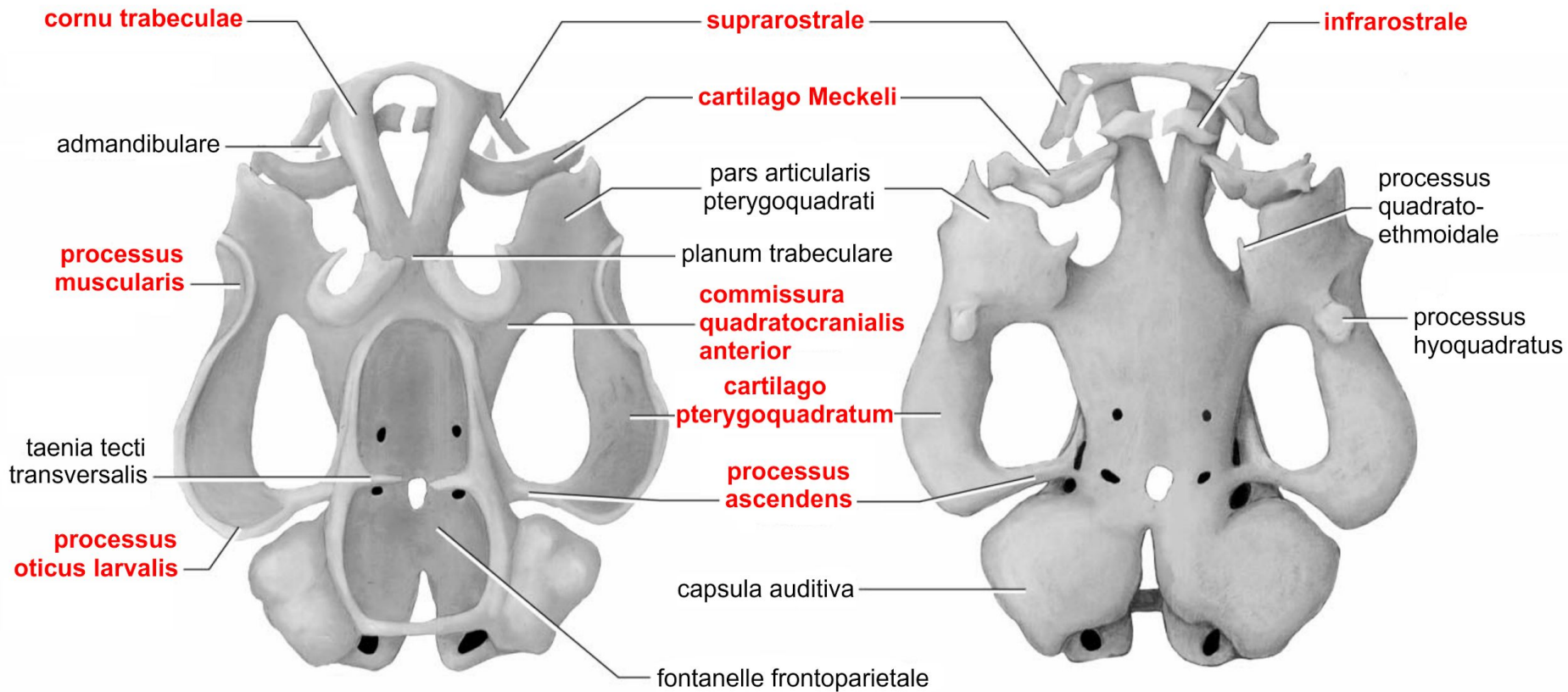


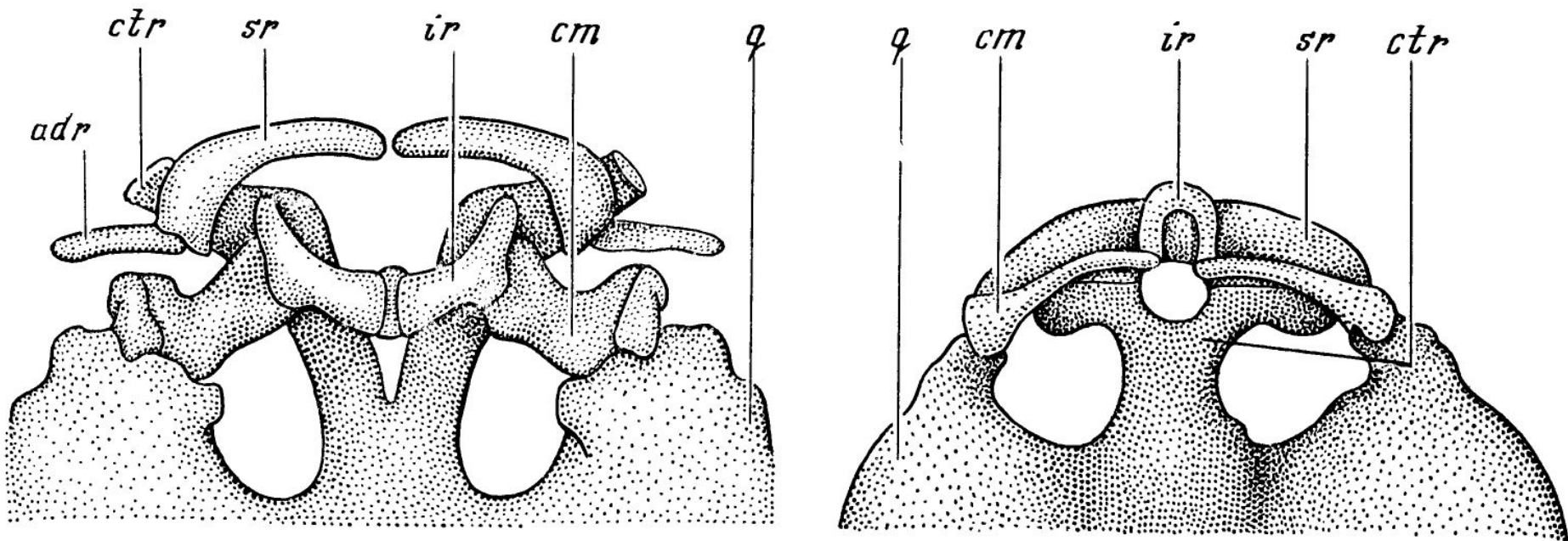
Головные полости катрана, черной колючей акулы, кошачьей акулы и осетра ([Adachi, Kuratani, 2012](#)). ahc - передняя головная полость, phc - премандибулярная головная полость, mhc - мандибулярная головная полость.



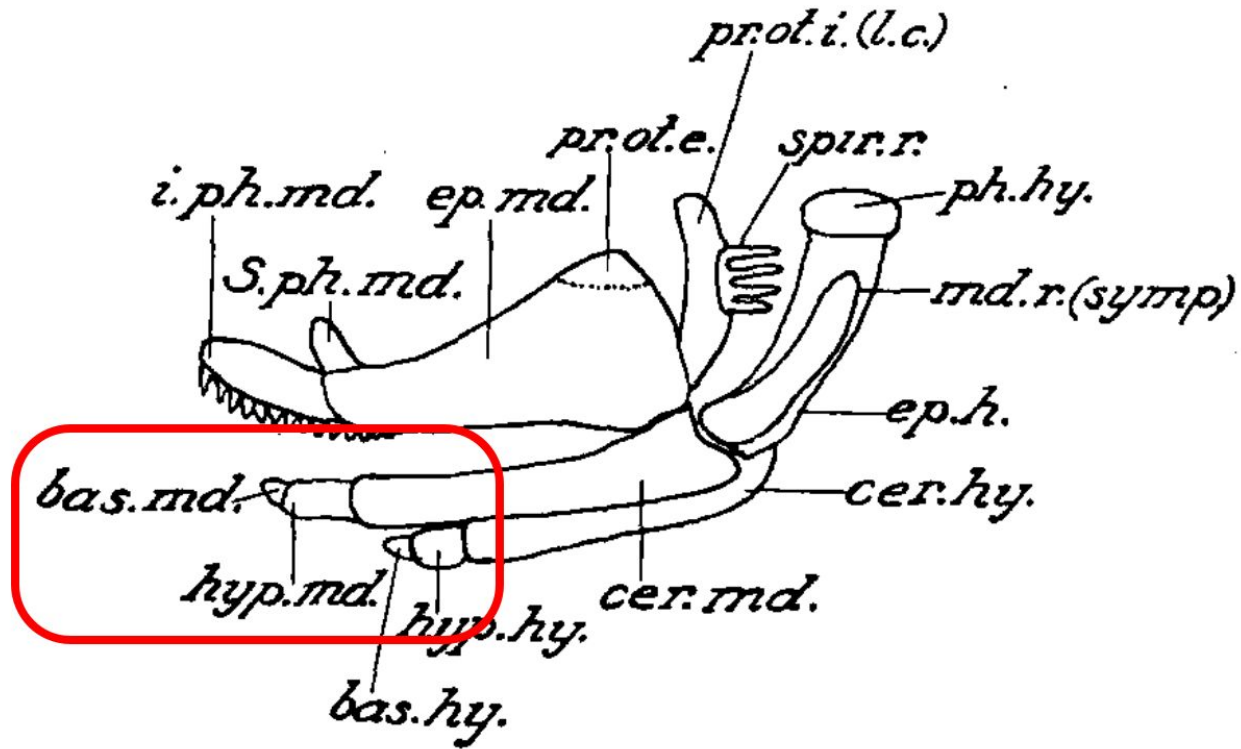
Список элементов черепа головастика, выделенных для гомологизации X. Бьеррингом ([Bjerring, 2002](#)): (1) cartilago suprarostralis, (2) cartilago infrarostralis, (3) cornu trabeculae, (4) cartilago meckeliensis, (5) cartilago pterygoquadrata, (6) processus muscularis quadrati, (7) commissura quadratocranialis anterior, (8) processus ascendens pterygoquadrati, (9) processus oticus larvalis, (10) cartilago basimandibularis. На следующих слайдах - череп головастика дальневосточной жерлянки ([Maqlia et al., 2001](#)). Структуры, выделенные Бьеррингом, подписаны **красным**.



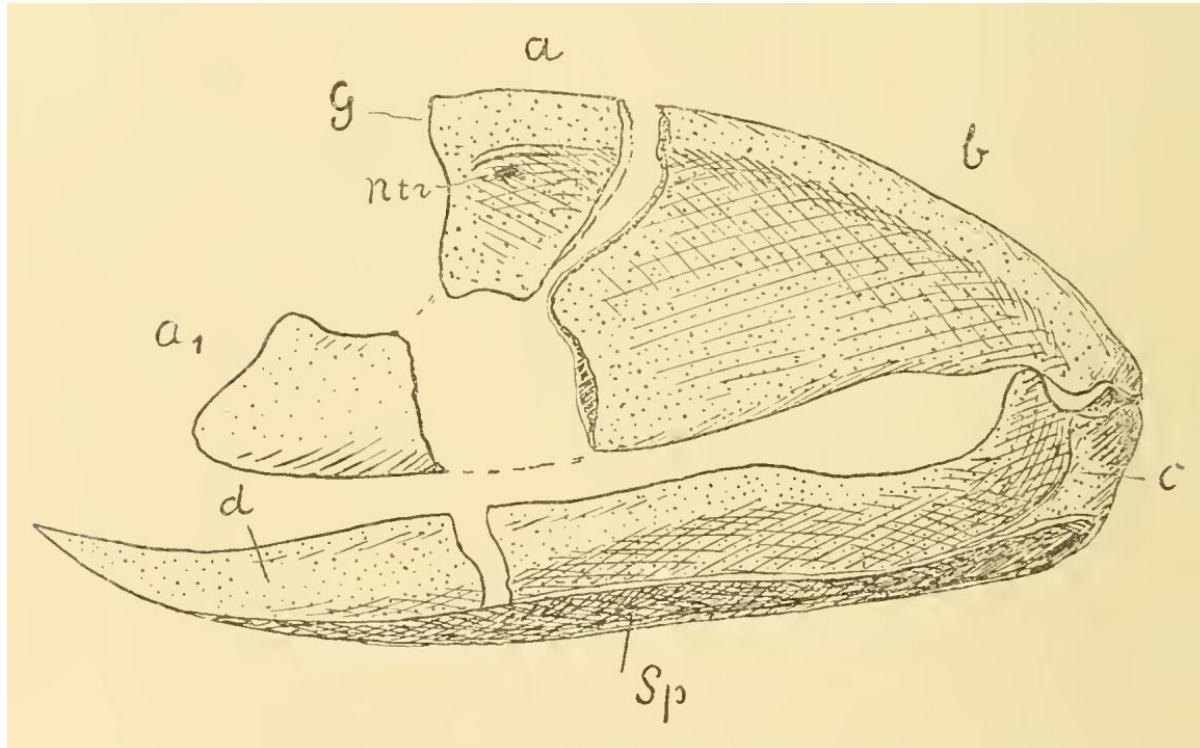




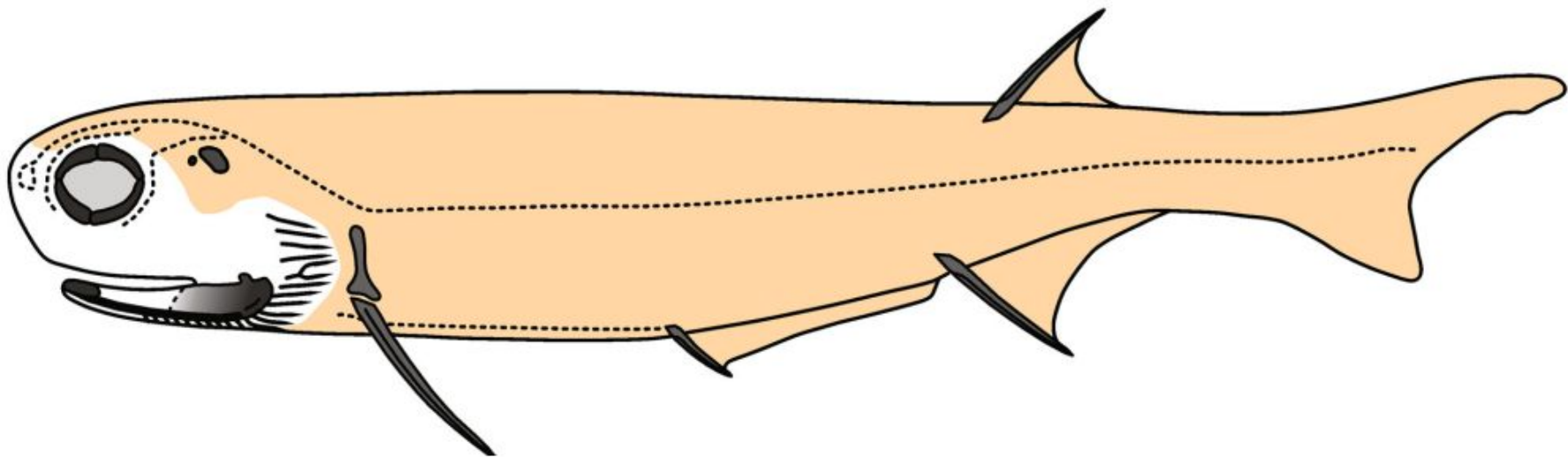
Хрящевой скелет роstralной части черепа головастиков чесночницы (слева) и узкоротой квакши (справа), вид снизу ([НИКИТИН, 1986](#)). q - pterygoquadratum, cm - cartilago meckeli, ctr - cornu trabeculae, sr - suprarostrale, ir - infrarostrale, adr - adrostrale.



Представление Н. Хольмгрена о структуре челюстей акул ([Holmgren, 1943](#)). В нижней челюсти показаны гипо- и бази-элементы.



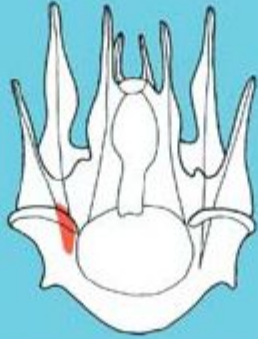
Скелет челюстей *Acanthodes bronni* ([Jaekel, 1905](#)). Нас интересует передний замещающий элемент нижней челюсти, который Йекель называл “intradentale”.



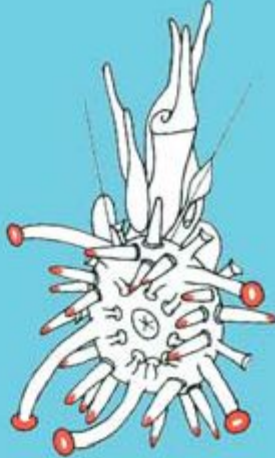
Молодая особь *Acanthodes lopatini* ([Beznosov, 2017](#)). Нижняя челюсть окостеневает двумя блоками - “ментомандибулярным” и “артикулярным”.



Echinodermata: *Asterias*:
brachiolaria



Echinodermata: *Strongylo-*
centrotus: echinopluteus



Strongylocentrotus:
metamorphosing larva



Vertebrata: *Mus*:
embryonal paw

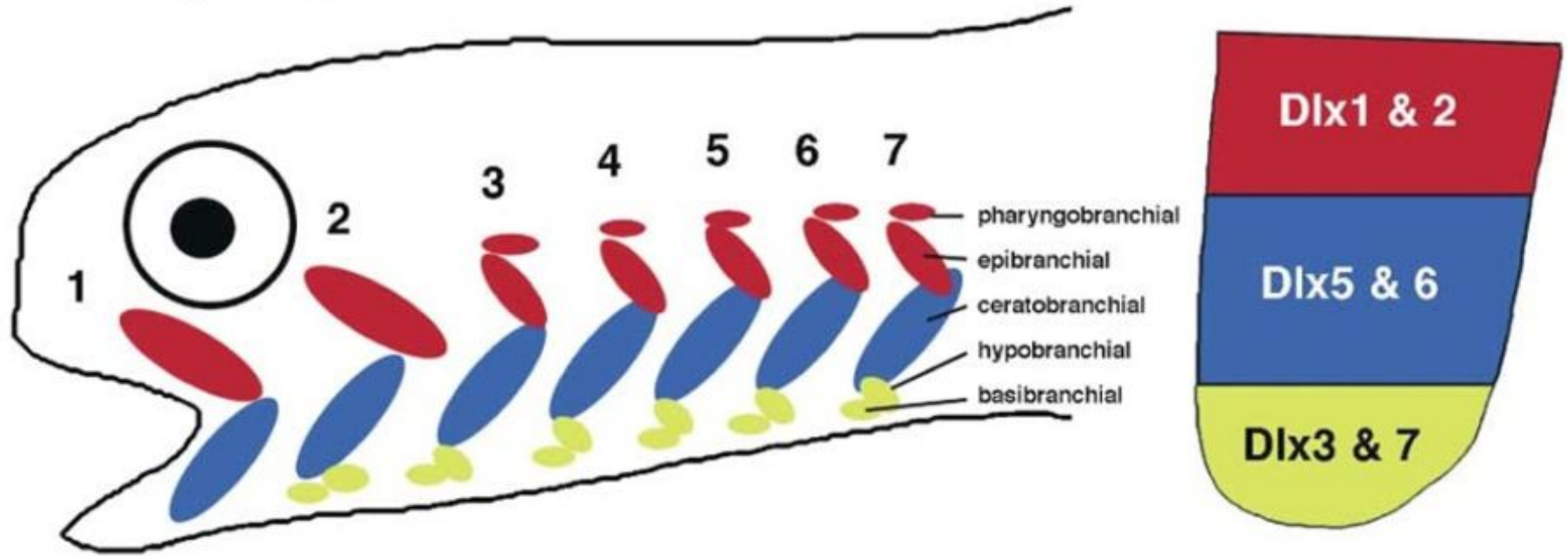


Arthropoda: *Limulus*:
embryonal disc



Mollusca: *Crepidula/Kelletia*:
young embryo

Экспрессия гомеобоксных генов семейства *Dlx/Dll*: оранжевый цвет - в эктодерме, зеленый - в мезодерме, голубой - во всех клетках ([Nielsen, Martinez, 2003](#)). Эти гены экспрессируются в дистальных отделах конечностей у позвоночных и у членистоногих, а также в области кончиков амбулакральных ножек у иглокожих.

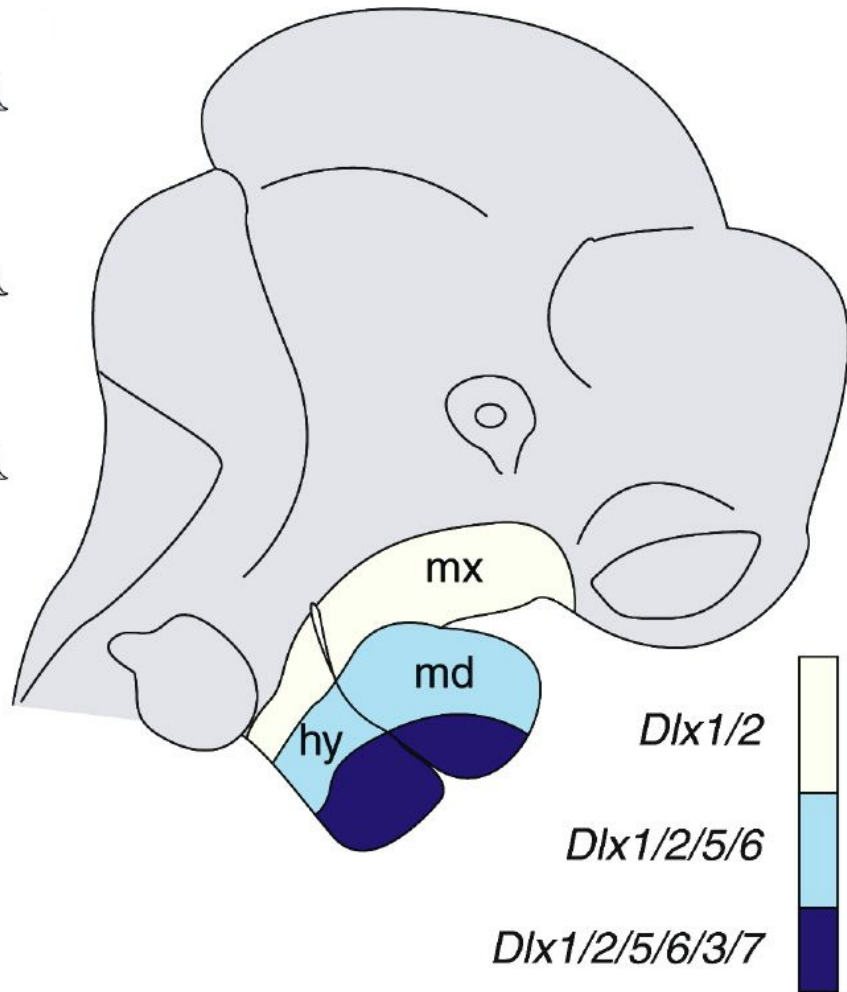


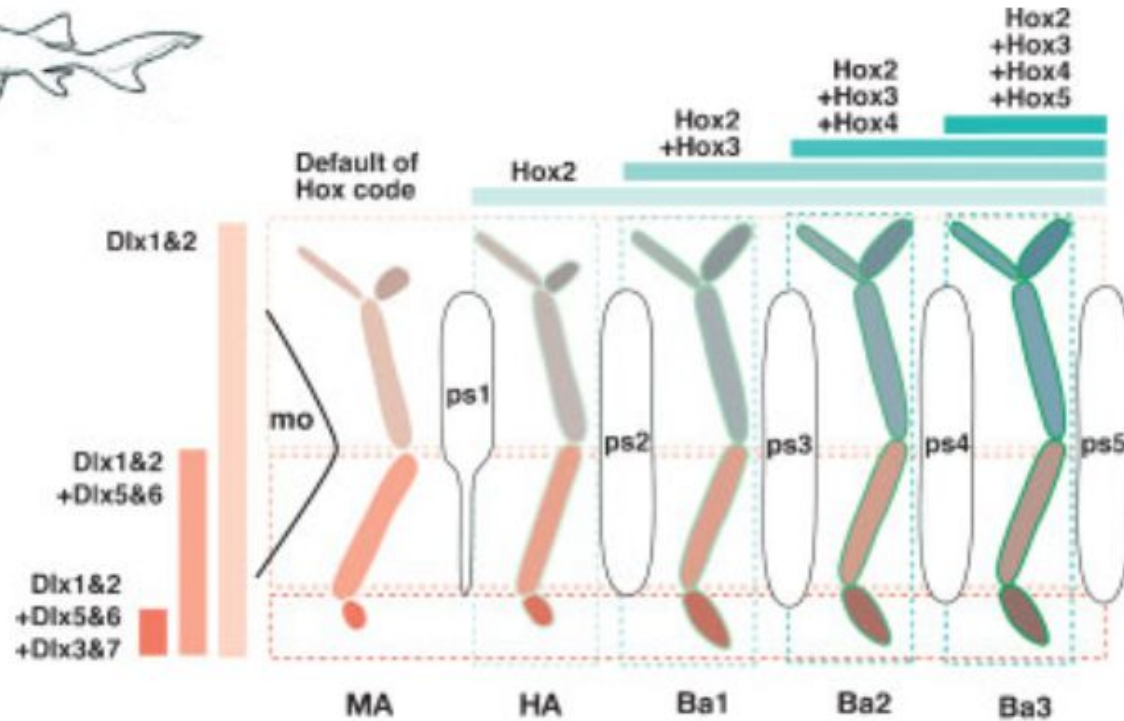
Простейшая схема экспрессии Dlx-генов в висцеральных дугах ([Schilling, 2003](#)): в фаринго- и эпи-элементах экспрессируются два гена (*Dlx1-2*), в церато-элементах четыре гена (*Dlx1-2, Dlx5-6*), а в гипо- и бази-элементах шесть генов (*Dlx1-2, Dlx5-6, Dlx3-7*).

Внимание: характер экспрессии в челюстной дуге тут угадан **неверно**.

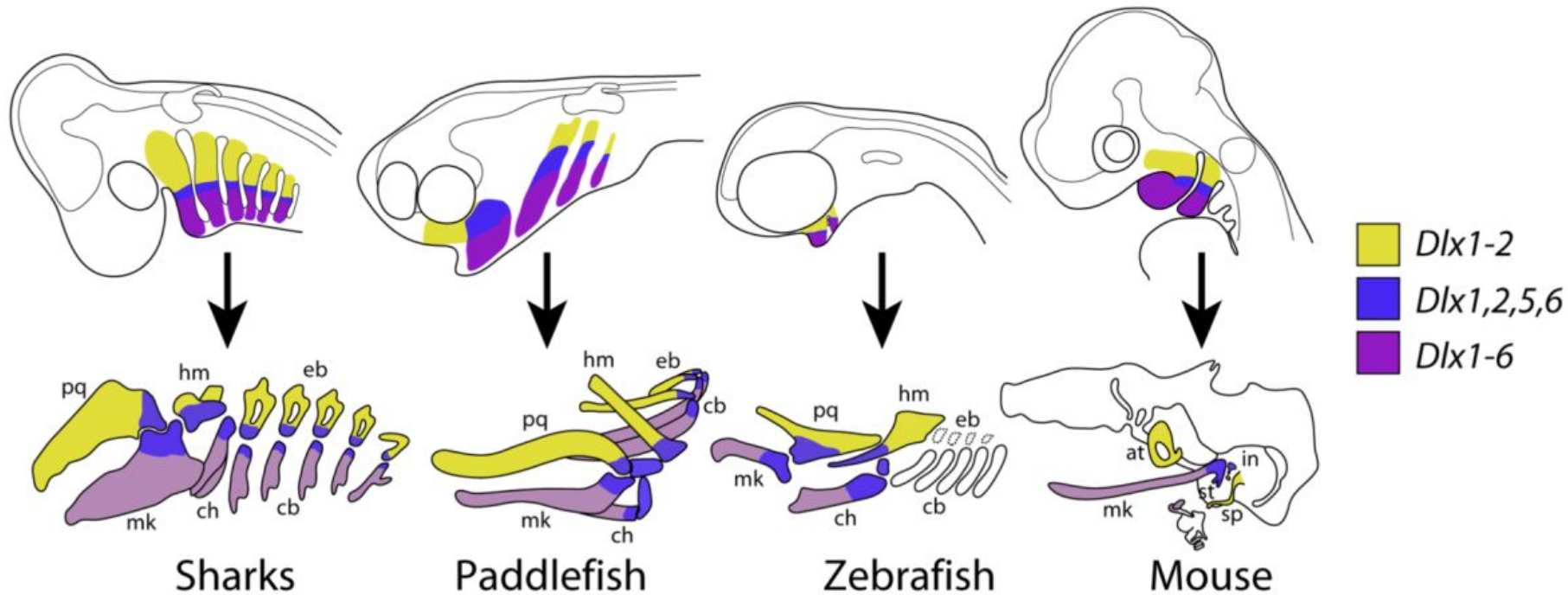


Dlx: кластеры, экспрессия, проксимо-дистальная идентичность ([Graham, 2002](#)). Здесь видно главное: челюстная дуга в этом отношении ничем не отличается от гиоидной.





Гипотеза жаберных декартовых координат: Нох-гены определяют номер дуги, а Dlx-гены - отделы всех дуг сразу ([Shigetani et al., 2005](#)).



На самом деле все далеко не так просто: реальные границы зон экспрессии, как правило, не совпадают с границами отделов дуг ([Gillis et al., 2013](#)).

ксенопус

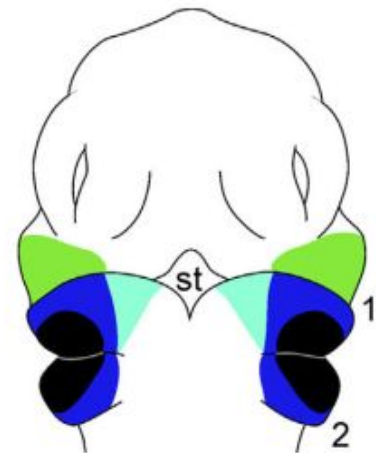
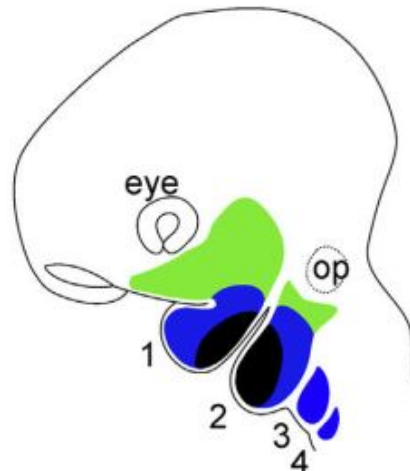
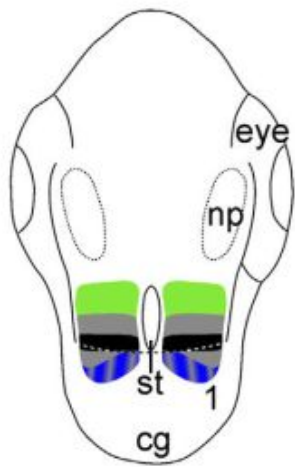
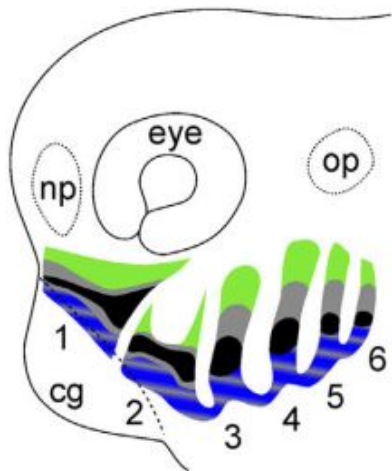
МЫШЬ

слева

спереди

слева

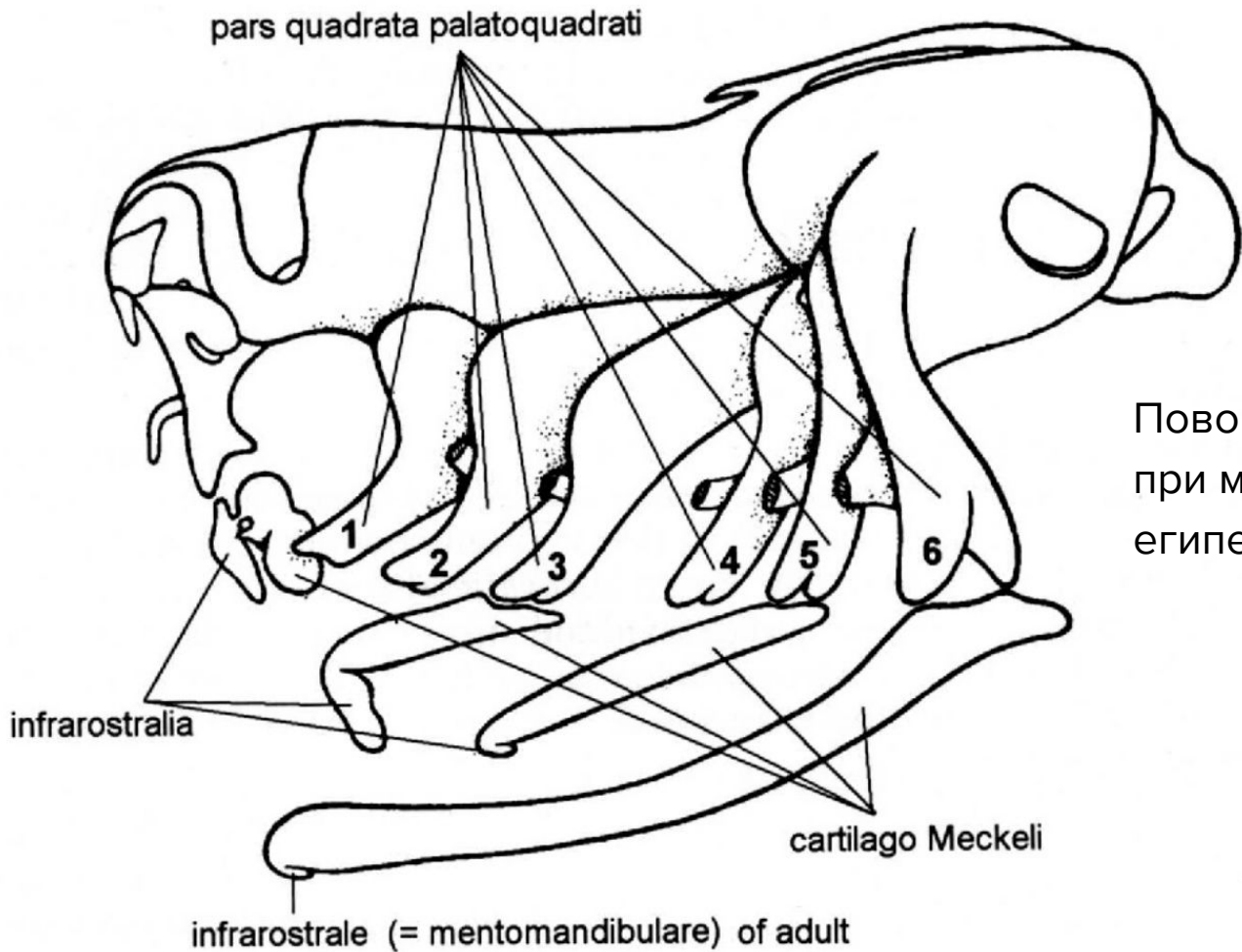
спереди



■ *dlx1/2* ■ *dlx1/2, 3/4, 5/6* ■ *dlx1/2, 3* ■ *dlx1/2, 5/6* ■ *dlx5/6*

Сравнение экспрессии Dlx-генов в висцеральных дугах ксенопуса и мыши ([Square et al., 2015](#)). Модели экспрессии в челюстной и гиоидной дугах и там и там одинаковы.

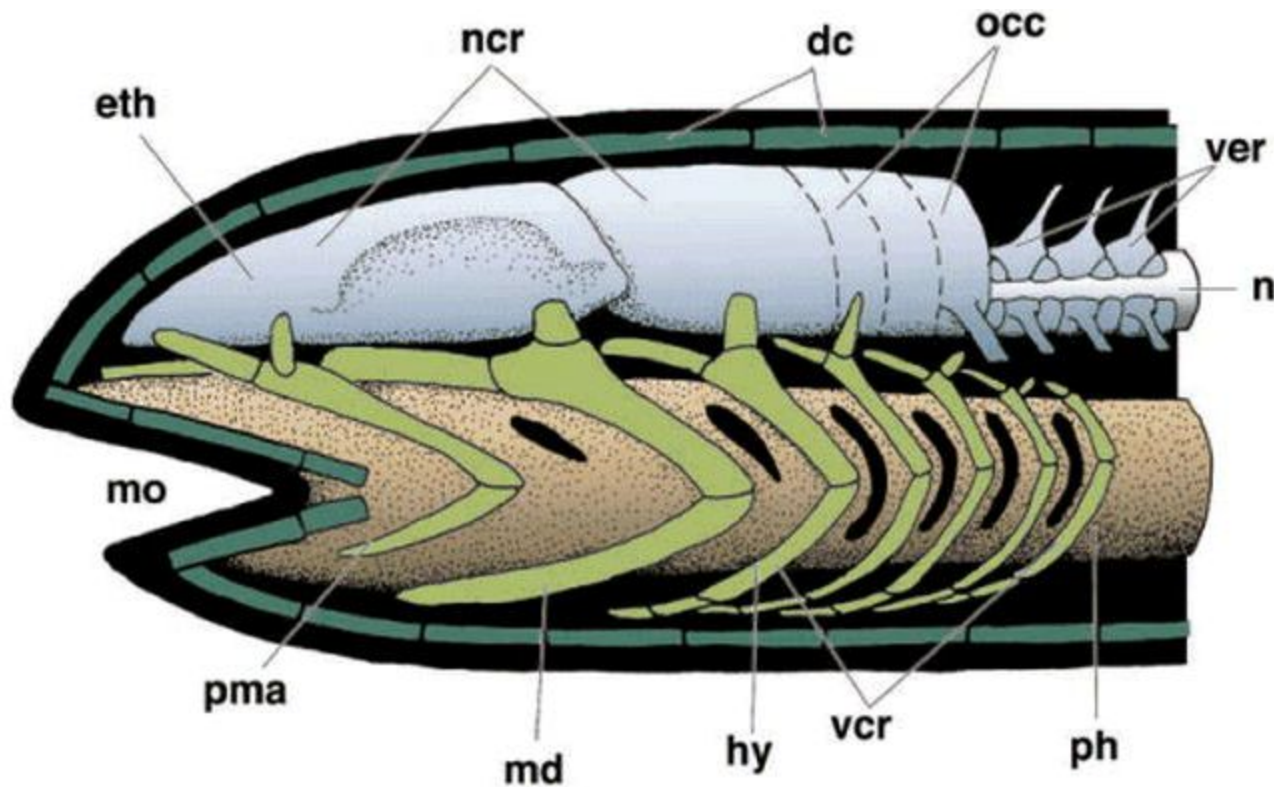
cg - цементная железа, np - обонятельная плакода, op - ушная плакода, st - ротовая ямка



Поворот палатоквадрата
при метаморфозе у
египетской жабы ([Sedra, 1950](#)).

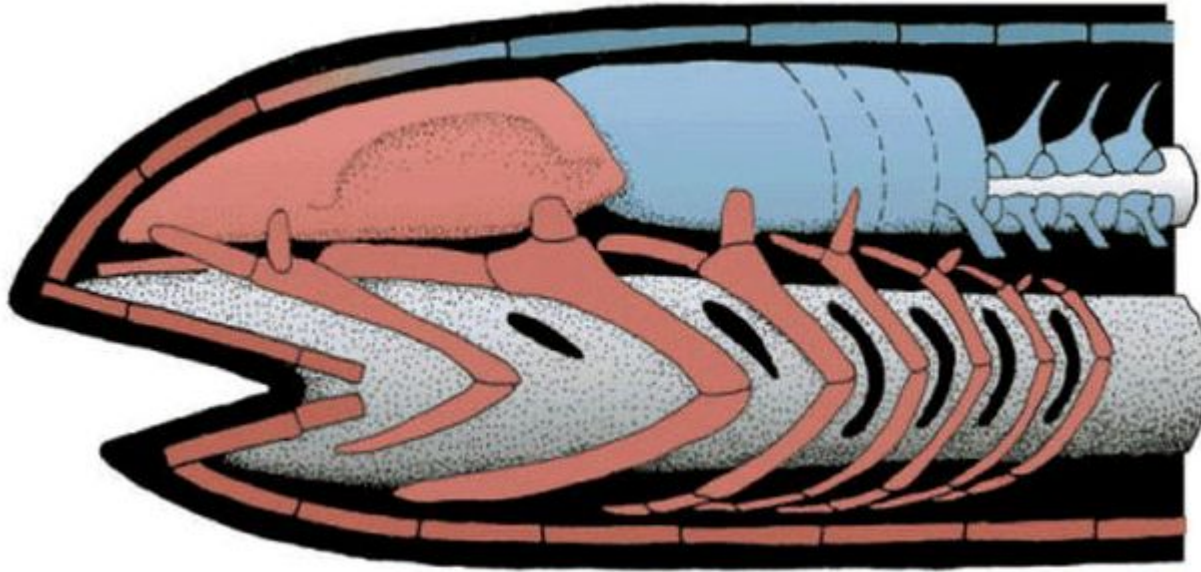


Объект исследования Седры - жаба *Sclerophrys regularis* (= *Bufo regularis*).

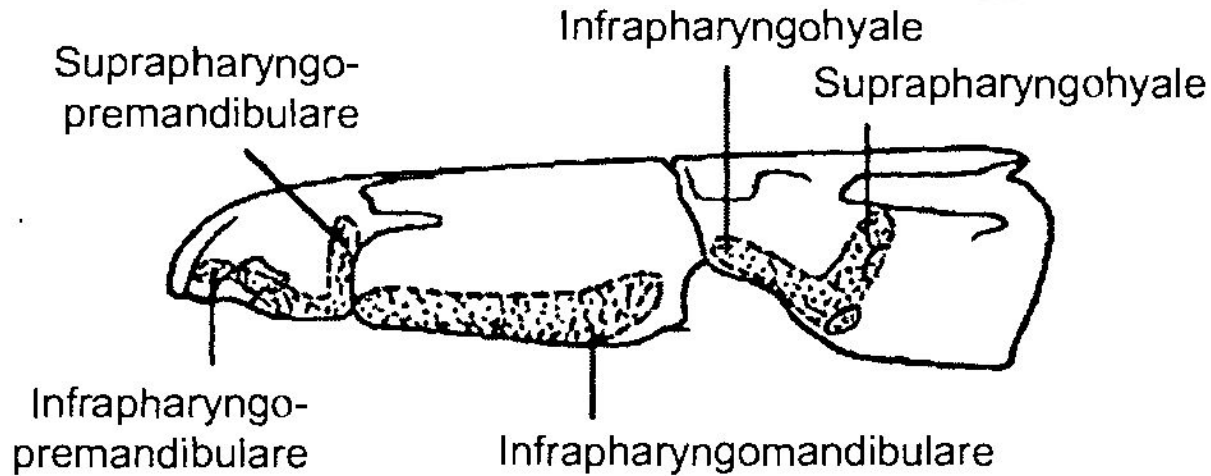
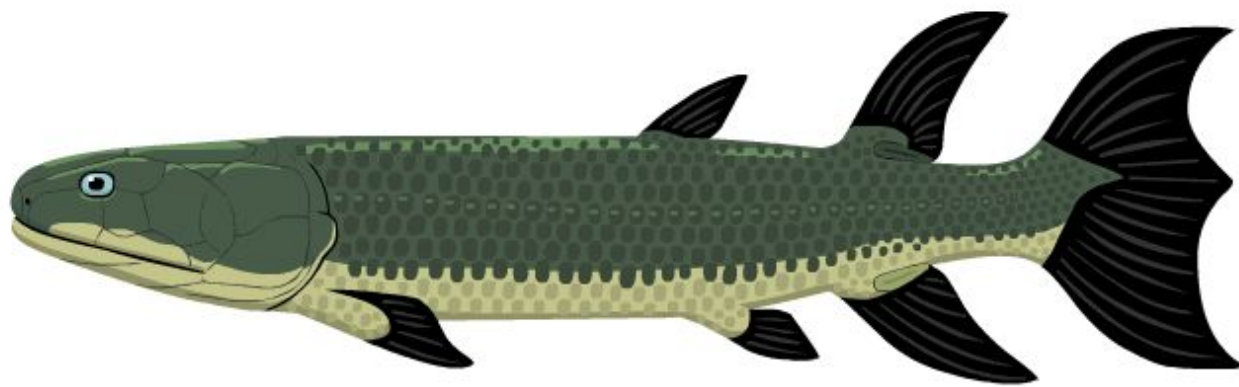


eth - обонятельный отдел, occ - затылок, ver - позвонки, n - хорда, ph - глотка, hy - гиоидная дуга, md - челюстная дуга, pma - предчелюстная дуга, m - рот.

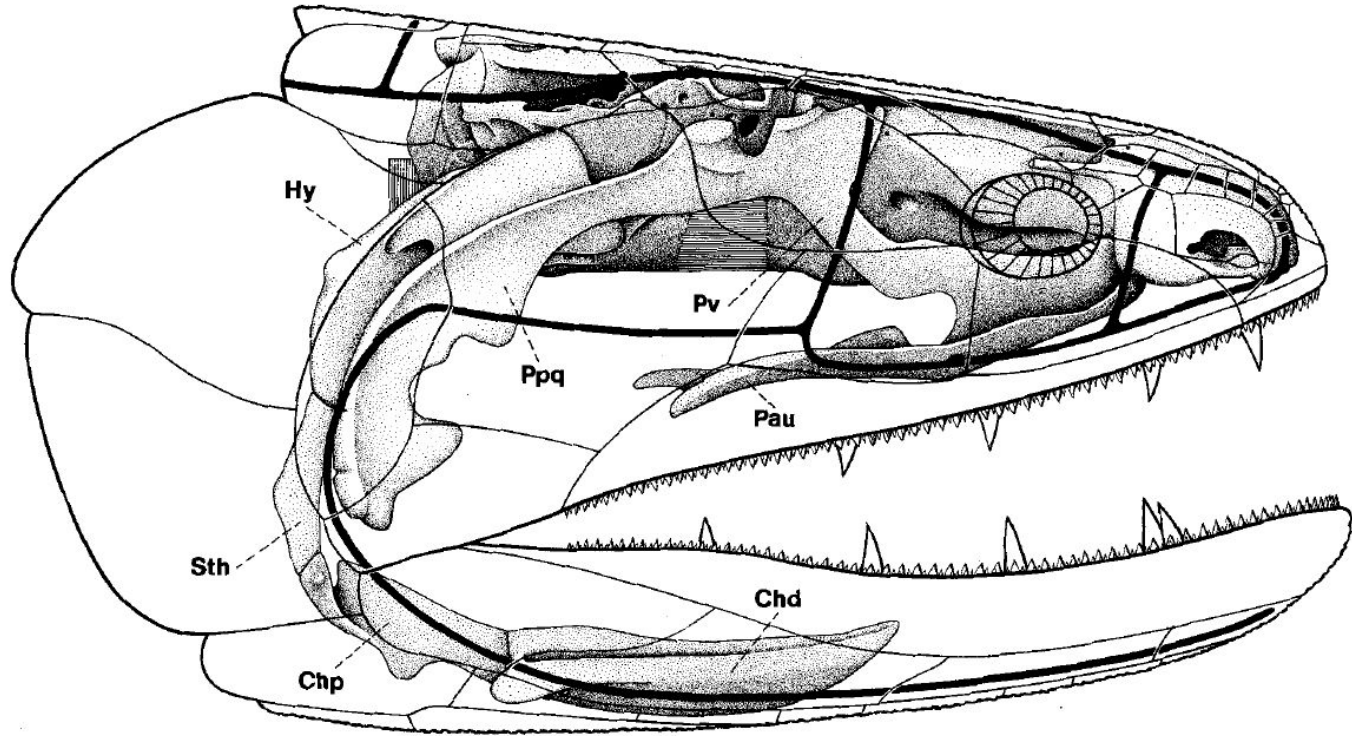
“Первичная архитектура черепа” ([Kuratani, 2005b](#)). Традиционное подразделение: голубой цвет - первичный нейрокраниум (ncr), светло-зеленый - первичный висцерокраниум (vcr), темно-зеленый - дерматокраниум (dcr).



“Первичная архитектура черепа” с учетом представлений о нервном гребне ([Kuratani, 2005b](#)). Красный цвет - производные нервного гребня, голубой - производные мезодермы. В отличие от других схем С. Куратани, здесь не показаны гипо- и бази-элементы в челюстной дуге. Зато показан церато-элемент предчелюстной дуги, в существовании которого сомневается даже Бьерринг (ср. [Jarvik, 1967](#)).



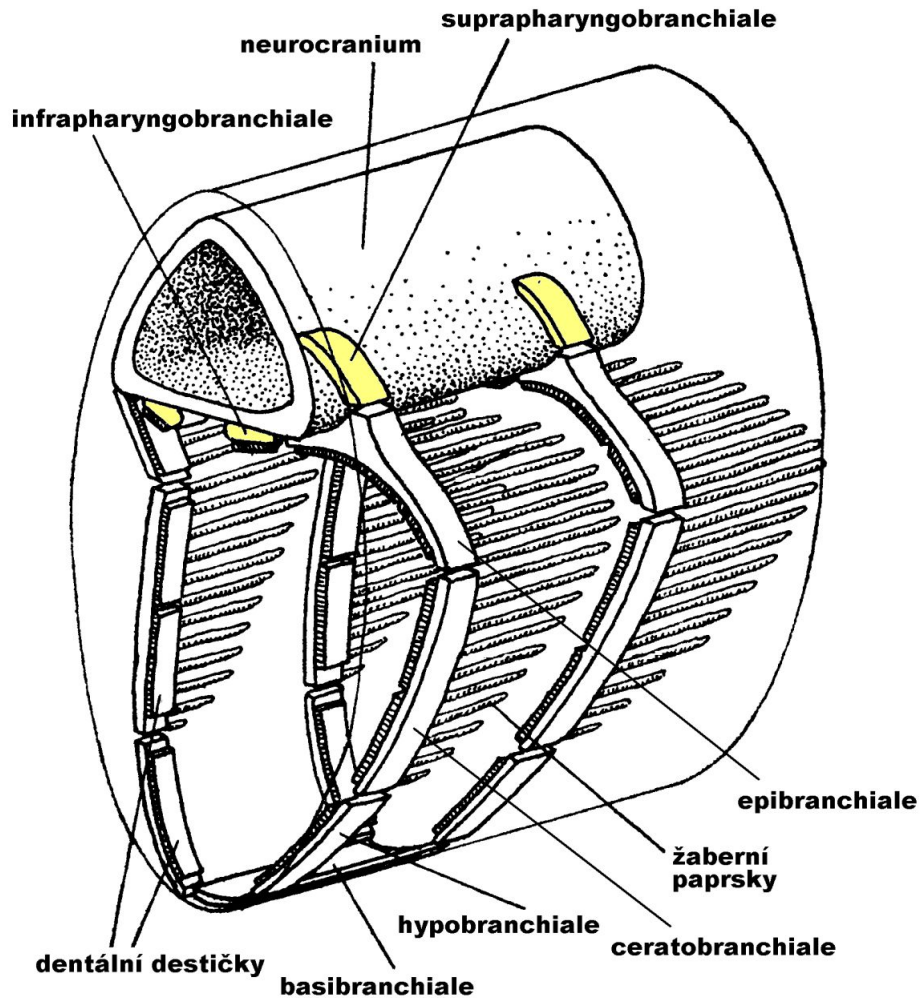
Элементы висцеральных дуг в мозговой коробке *Eusthenopteron*, согласно представлениям Э. Ярвика ([Дзержинский, 2005](#)).



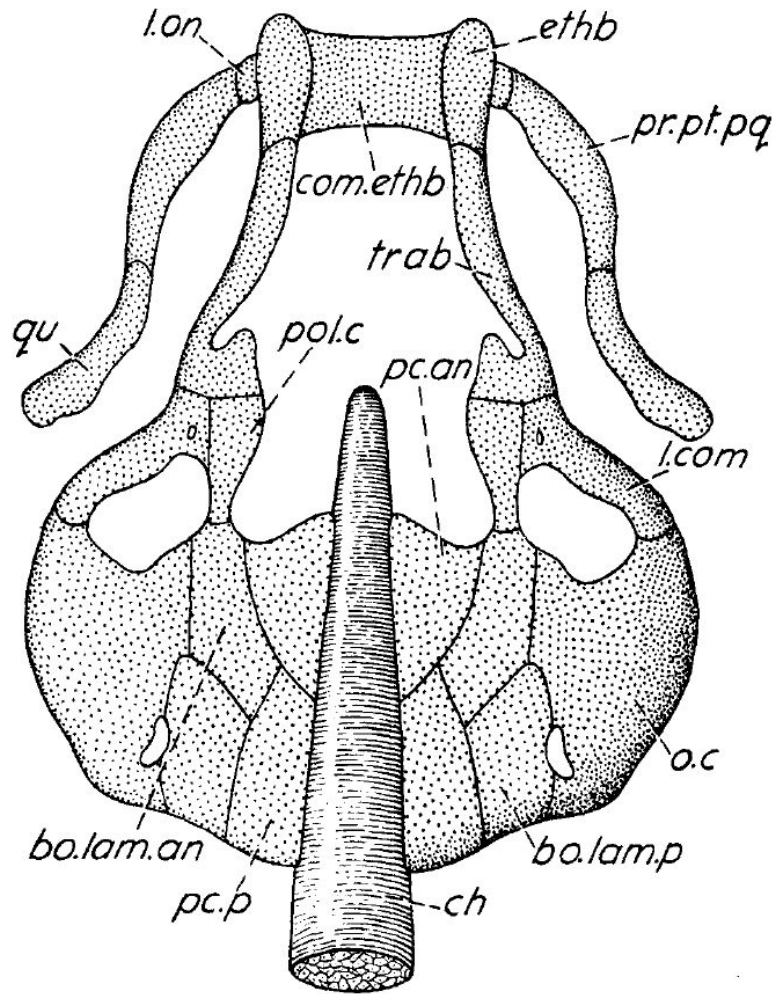
Эндоскелетные элементы гиоидной дуги и верхней челюсти *Eusthenopteron* ([Bjerring, 2002](#)).

Hy гиомандибула, **Sth** stylohyale, **Chp**, **Chd** проксимальная и дистальная части ceratohyale,

Ppq птеригоквдратная, **Pv** винкулярная и **Pau** небная части палатоквдратума.

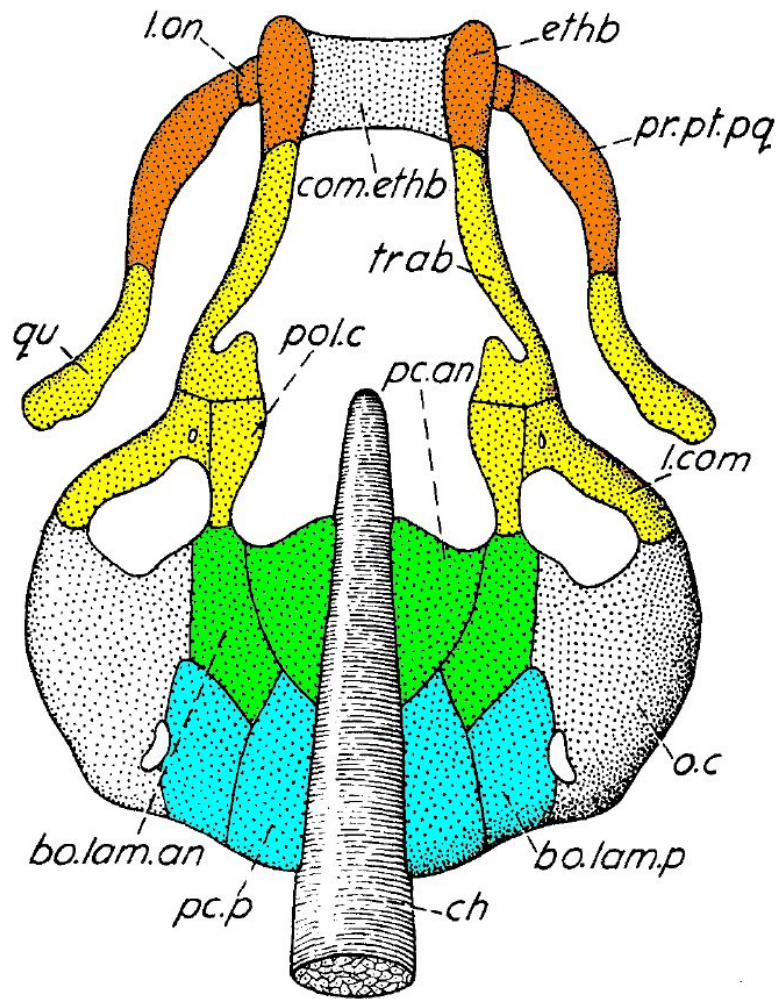


Элементы висцеральных дуг
(из учебного курса З. Рочека).
Супрафаринго-элементы находятся
гораздо латеральнее
инфрафаринго-элементов
(и те и другие залиты бежевым).



Осевой череп и палатоквадратум зародыша *Amia*, вид снизу ([Bjerring, 1972](#)).

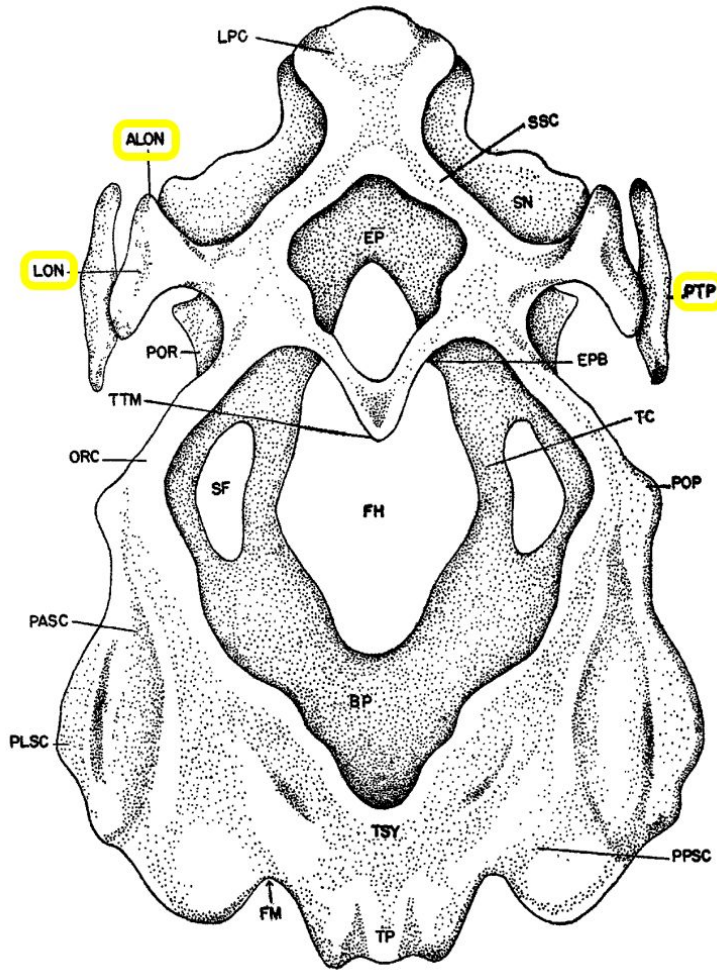
ch хорда, **pc.an** передняя парахордалия, **pc.p** задняя парахордалия, **bo.lam.an** lamina basiotica anterior, **bo.lam.p** lamina basiotica posterior, **o.c** ушной хрящ, **pol.c** полярный хрящ, **l.com** commissura lateralis = processus ascendens palatoquadrati = suprpharyngomandibulare, **trab** трабекула = infrapharyngomandibulare, **qu** квадратная часть палатоквадратума = epimandibulare, **pr.pt.pq** птеригоидный отросток палатоквадратума = epipremandibulare, **ethb** ethmobasale = infrapharyngopremandibulare, **l.on** lamina orbitonasalis = suprpharyngopremandibulare, **com.ethb** commissura ethmobasalis



Здесь те элементы черепа амии, для которых Бьерринг четко указал метамерную принадлежность, покрашены в разные цвета: премандибулярный метамер **оранжевым**, мандибулярный **желтым**, гиоидный **зеленым** и 1-й метагиоидный **голубым**. Терминального метамера на этой схеме нет! На тот момент (1972) Бьерринг еще не признавал его существования.

Хрящевой череп сома пангасиуса

([Srinivasachar, 1959](#))



LPC - lamina praecerebralis

SSC - commissura sphenoseptalis

SN - solum nasi

EP - planum ethmoidale

PTP - processus pterygoideus

LON - lamina orbitonasalis

ALON - processus maxillaris anterior

POR, ORC - cartilago orbitalis

EPB - epiphysis

TTM - taenia tecti marginalis

TC - trabecula

POP - processus postorbitalis

FH - fenestra hypophysialis

FS - fissura sphenoidalis

BP - planum basale

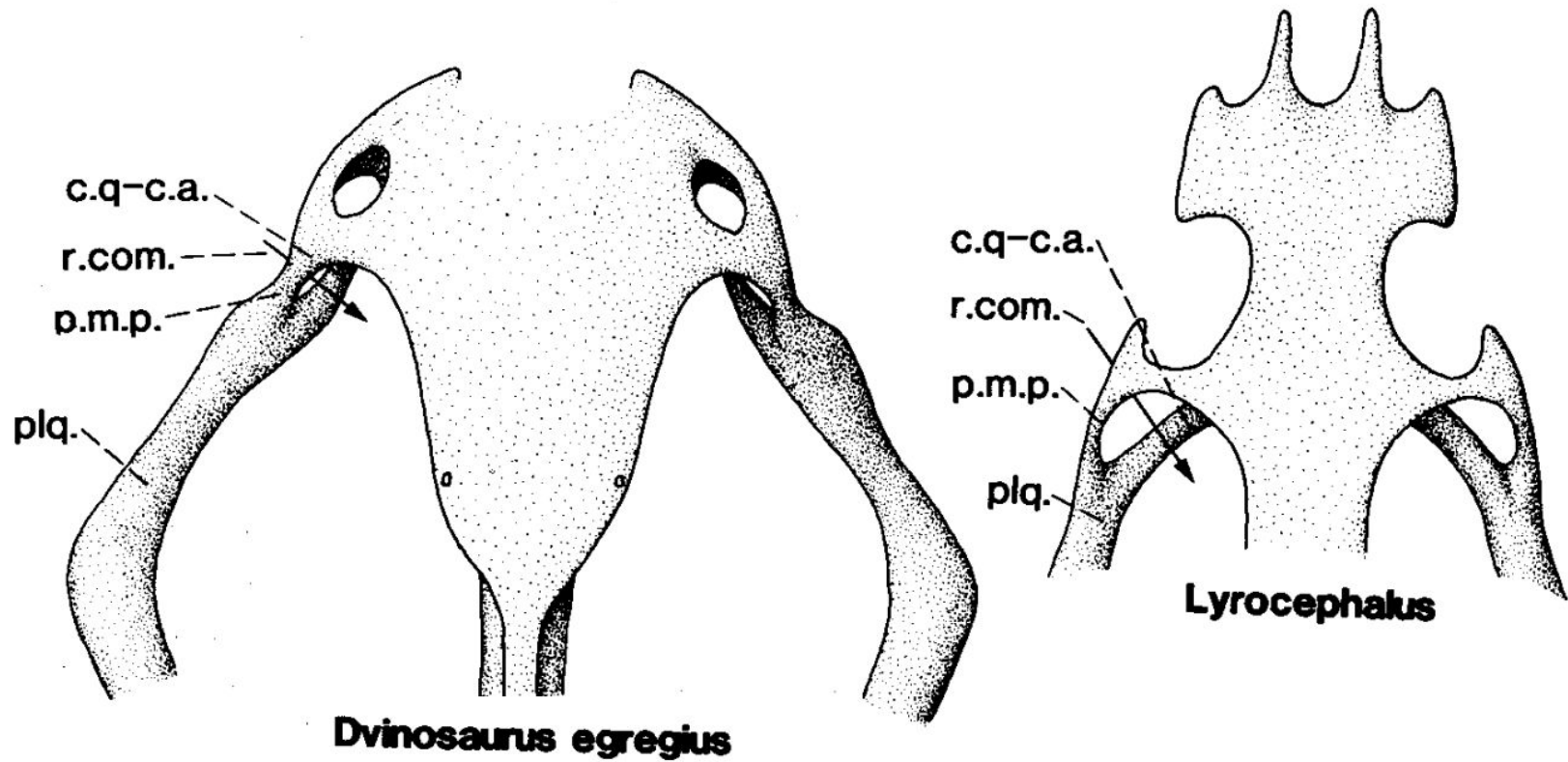
PASC - canalis semicircularis anterior

PLSC - canalis semicircularis lateralis

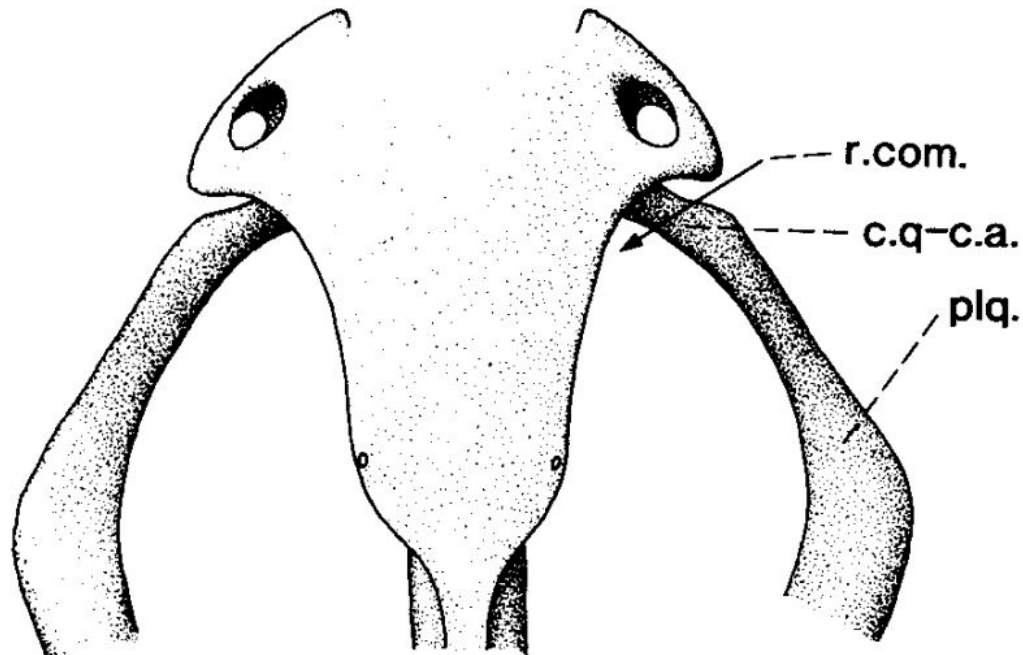
PPSC - canalis semicircularis posterior

TSY - tectum synoticum

TP - tectum posterior



Передние связи палатоквадрата лабиринтодонтов *Dvinosaurus egregius* (по данным Шишкина) и *Lyrocephalus* (по данным Сёве-Сёдерберга; [Rocek, 1993](#)).



Dvinosaurus primus

Легенда к рисункам

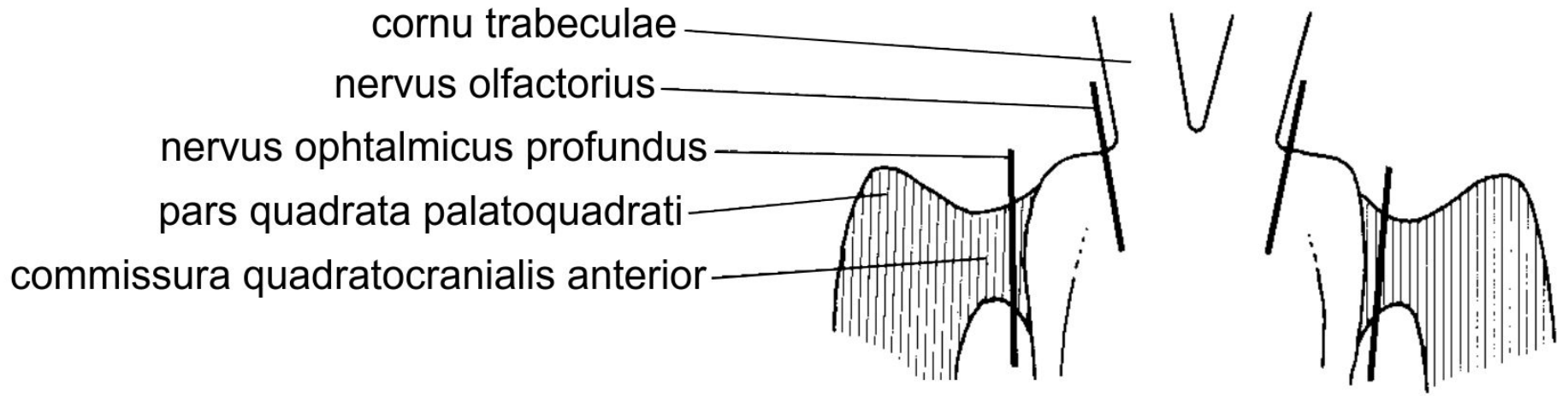
plq. - palatoquadratum

p.m.p. - processus maxillaris posterior

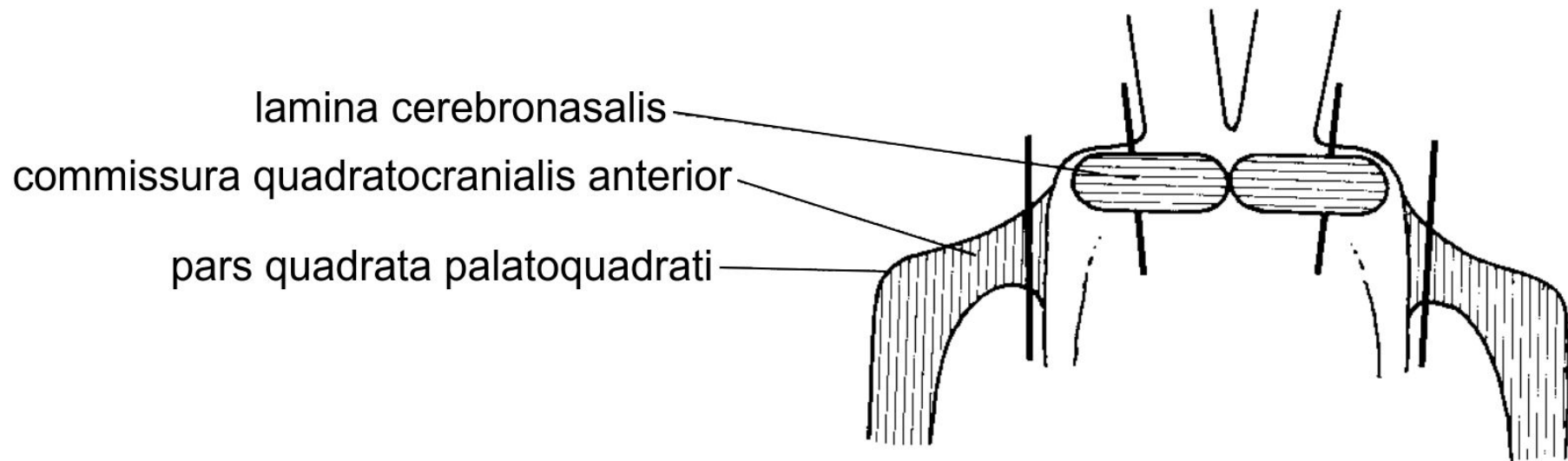
c.q.-c.a. - commissura
quadrato-cranialis anterior

r.com. - соединительная ветвь
между максиллярной ветвью
тройничного нерва и небной ветвью
лицевого нерва

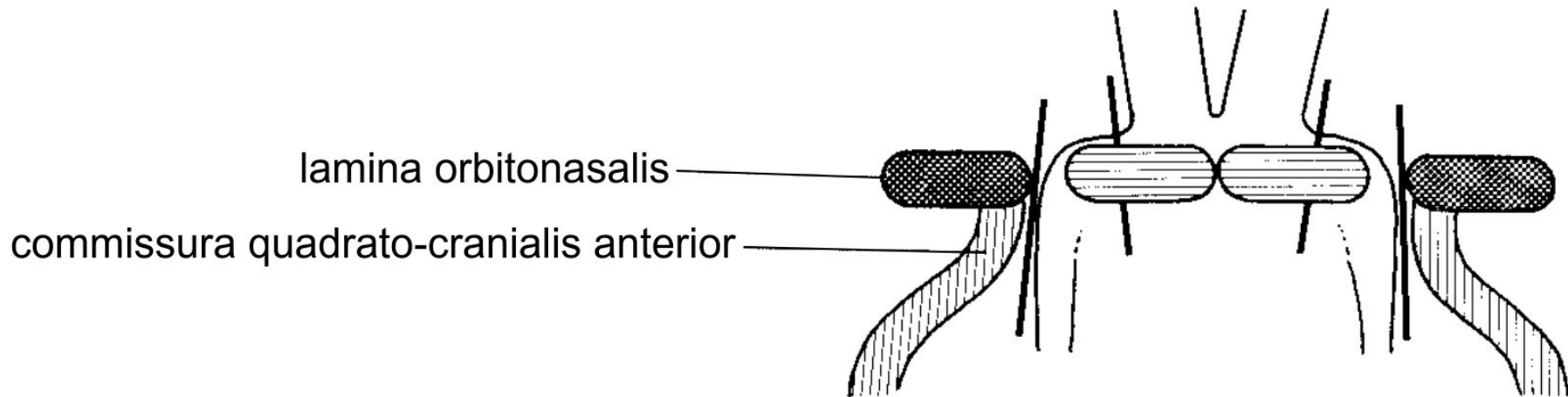
Передние связи палатоквадрата *Dvinosaurus primus* (по данным Шишкина; [Rocek, 1993](#)).



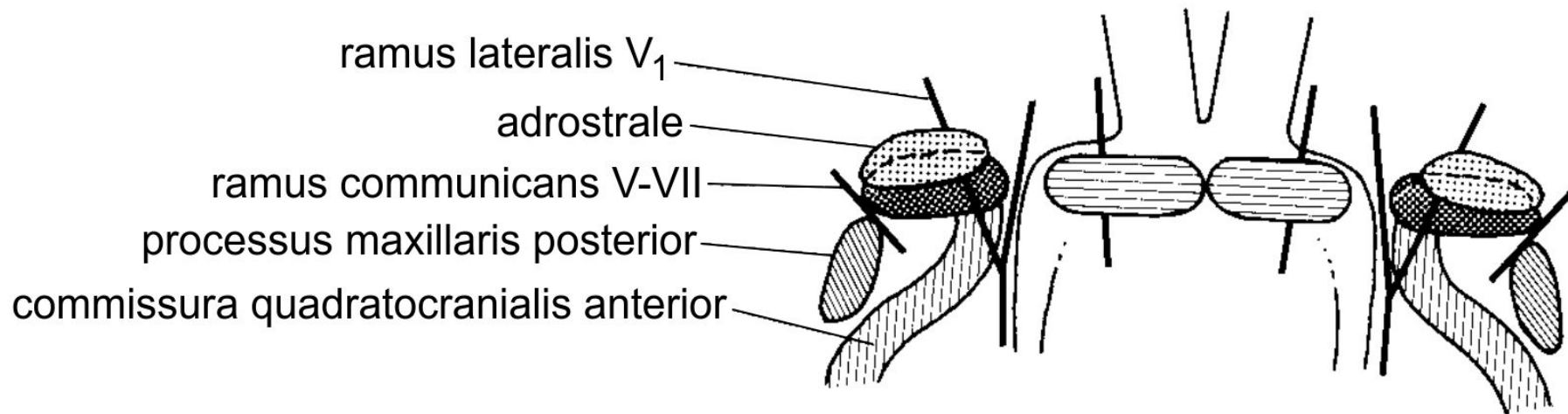
Первая стадия онтогенеза задненосовой стенки лягушек ([Rocek, 1993](#)).



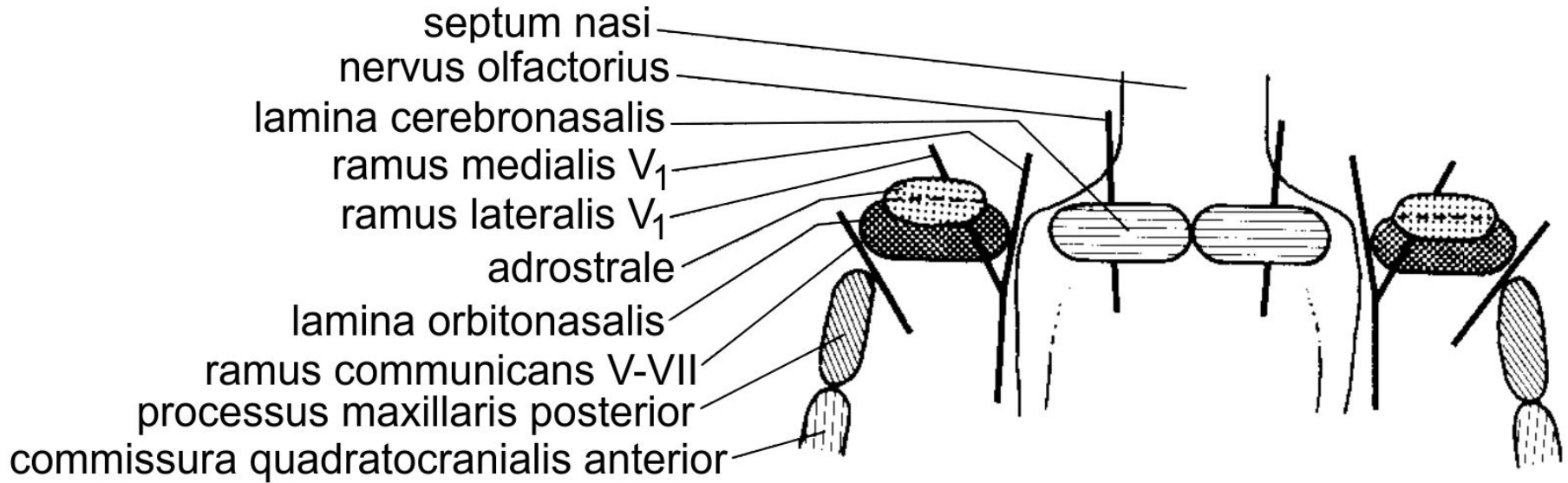
Вторая стадия онтогенеза задне носовой стенки лягушек ([Rocek, 1993](#)).



Третья стадия онтогенеза задненосовой стенки лягушек ([Rocek, 1993](#)).



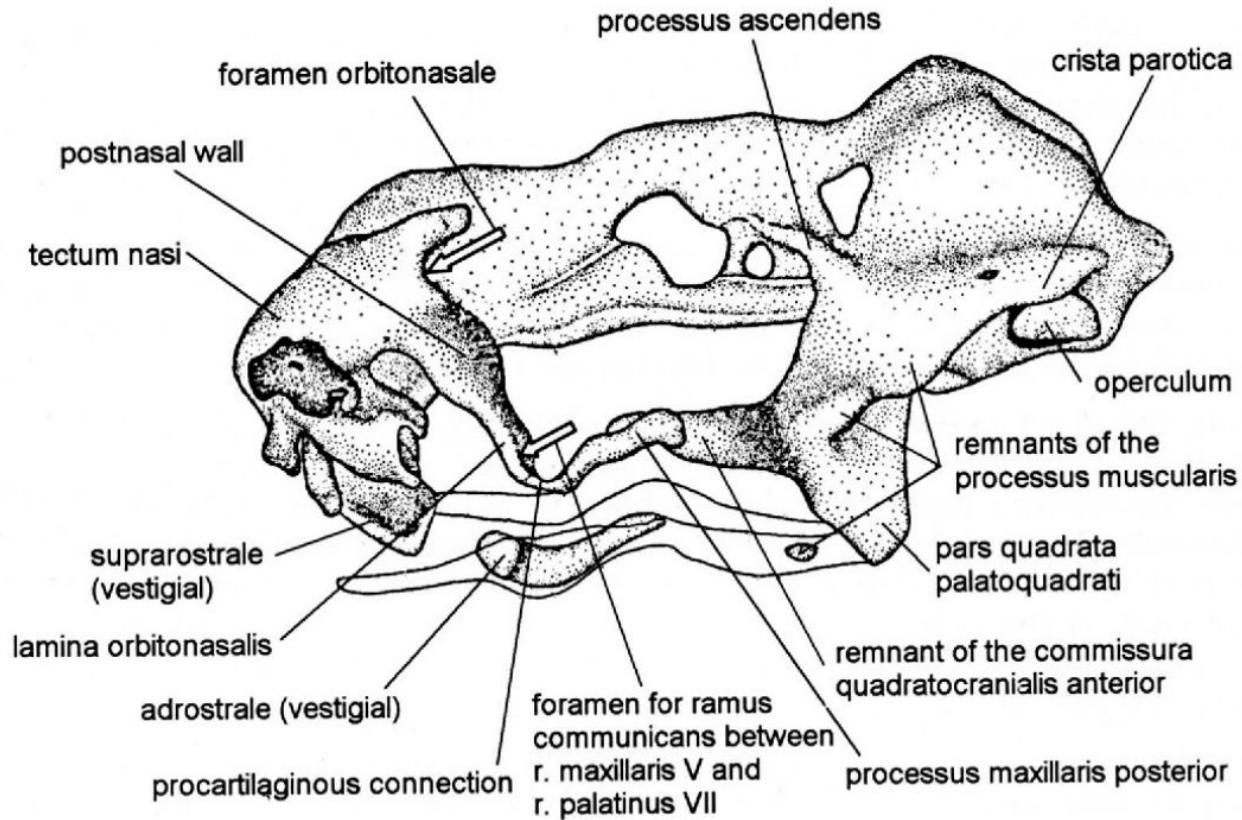
Четвертая стадия онтогенеза задненосовой стенки лягушек ([Rocek, 1993](#)).



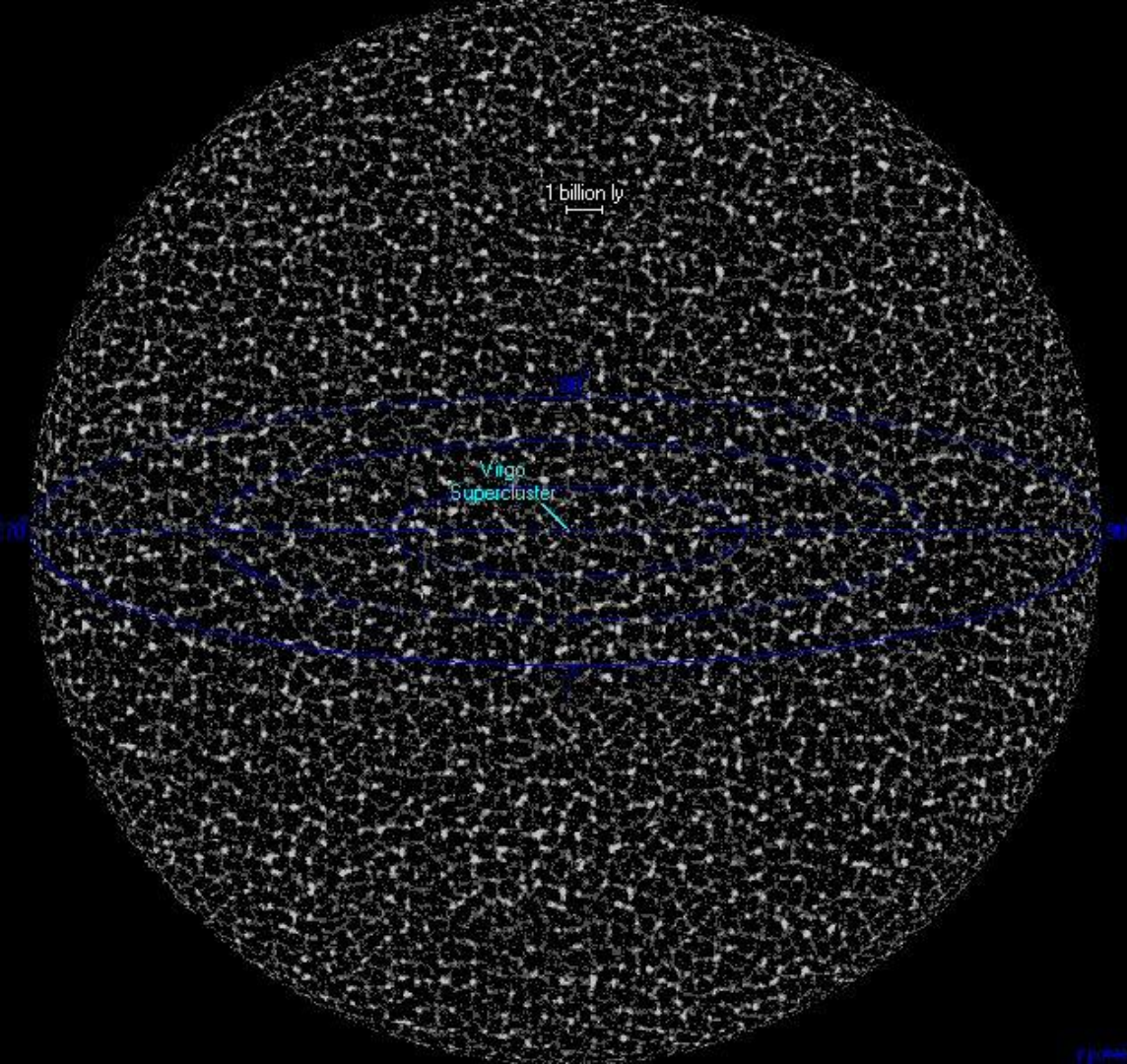
Пятая стадия онтогенеза задненосовой стенки лягушек ([Rocek, 1993](#)).

ГОМОЛОГИИ РОСТРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

- **cartilago suprarostralis:** autopalatinum = epipremandibulare (Бьерринг) // элемент терминальной дуги (Рочек)
- **cornu trabeculae:** ethmobasale = infrapharyngopremandibulare (Бьерринг) // элемент терминальной дуги (Рочек)
- **commissura quadratocranialis anterior:** отросток винкулярной части палатоквадратума (Бьерринг) // autopalatinum = epipremandibulare (Рочек)

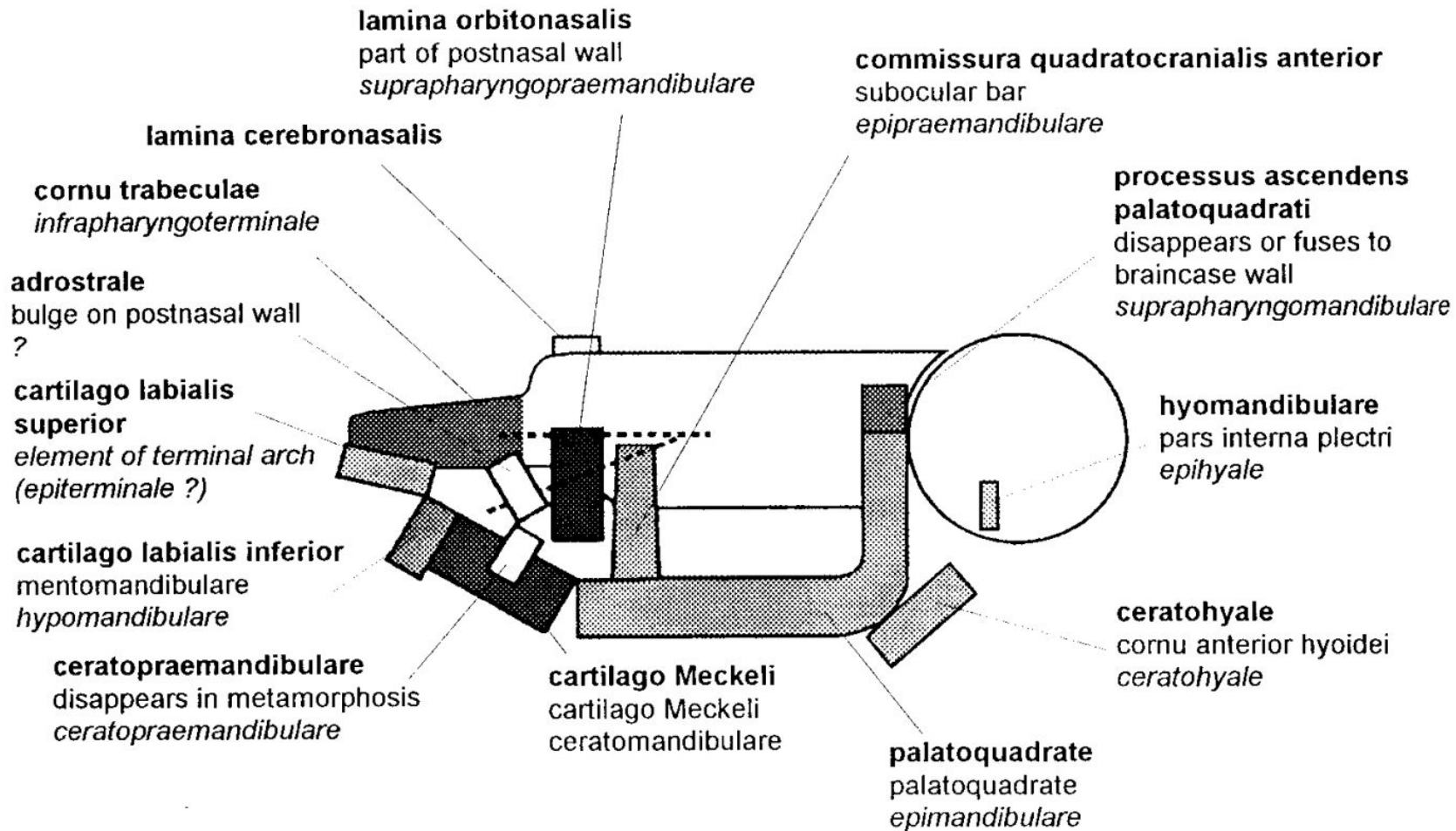


Хрящевой череп аскафуса в конце метаморфоза ([van Eeden, 1951](#)).
 Processus maxillaris posterior Рочек не гомологизирует ни с чем. Не зря ли?

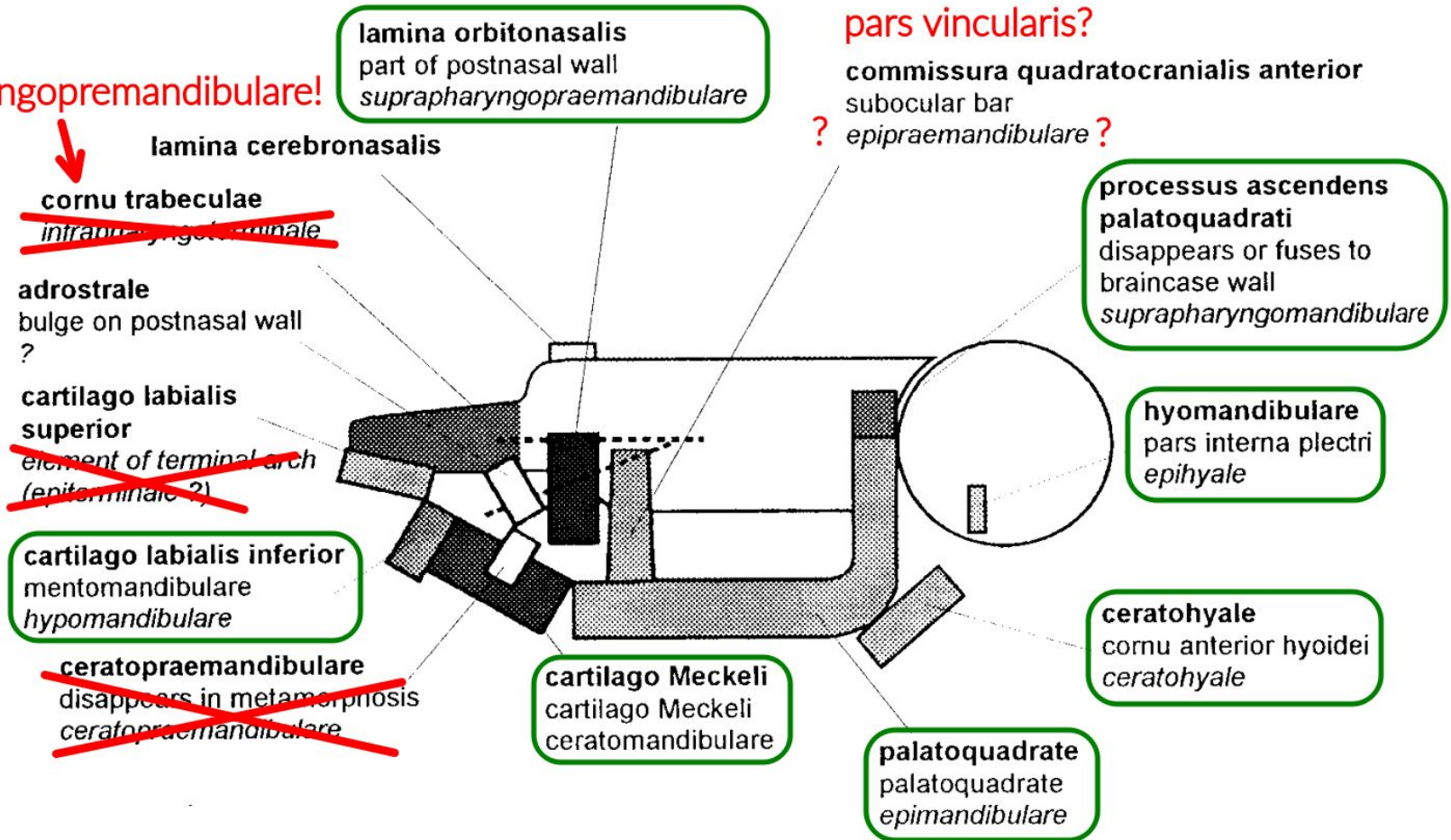


Покажите вы русскому школьнику карту звездного неба, о которой он до тех пор не имел никакого понятия, и он завтра же возвратит вам эту карту исправленную.

Вымышленный немец из романа Ф. М. Достоевского "Братья Карамазовы"

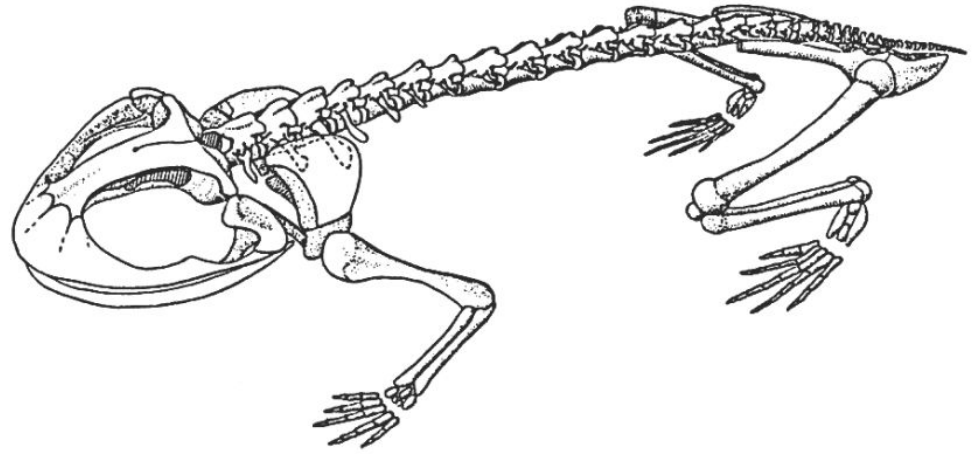


infrapharyngoprema mandibulare!



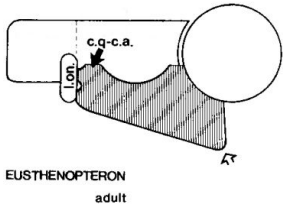
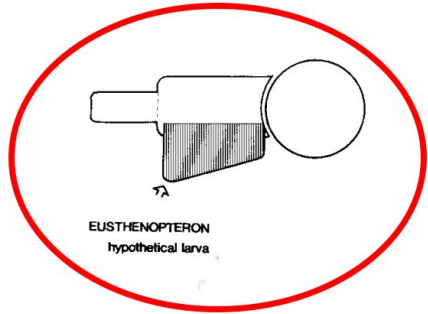
РАБОЧИЕ ГИПОТЕЗЫ О ГОМОЛОГИЯХ

- **cartilago infrarostralis** = hypomandibulare
- **cartilago basimandibularis** = basimandibulare
- **cartilago suprarostralis** = фрагмент cornu trabeculae
- **cornu trabeculae** = infrapharyngopremandibulare
- **lamina orbitonasalis** = suprapharyngopremandibulare
- **processus maxillaris posterior** = epipremandibulare ?
- **commissura quadratocranialis anterior** = орбитальный отросток винкулярной части палатоквадратума ?

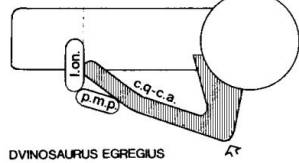
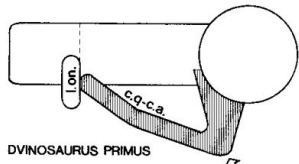


Реконструкция триадобатрахуса
([Rocek, Rage, 2000](#)).

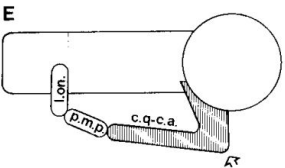
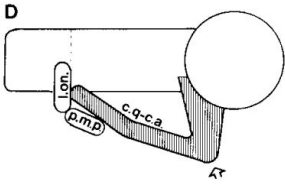
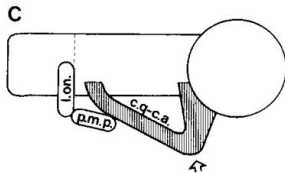
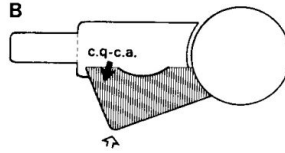
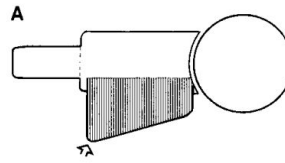
OSTEOLEPIFORMS



LABYRINTHODONTS



ANURANS

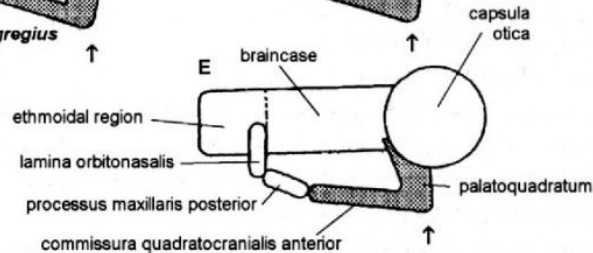
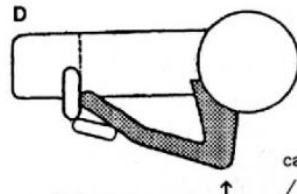
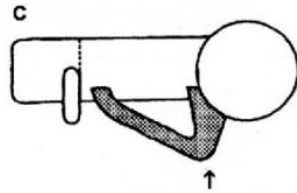
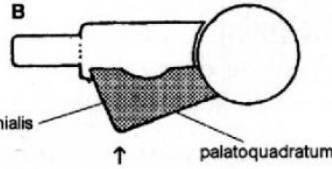
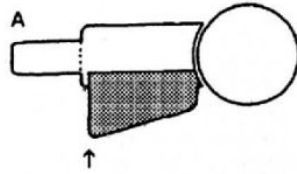
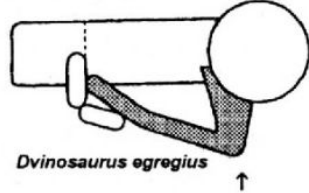
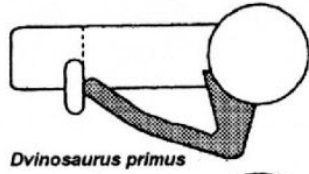
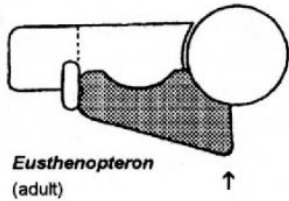


Сценарий эволюции палатоквадратной системы остеолепиформов, лабиринтодонтов и бесхвостых амфибий, нормированный по стадиям онтогенеза ([Rocek, 1993](#)). Одна из этих стадий - чисто гипотетическая!

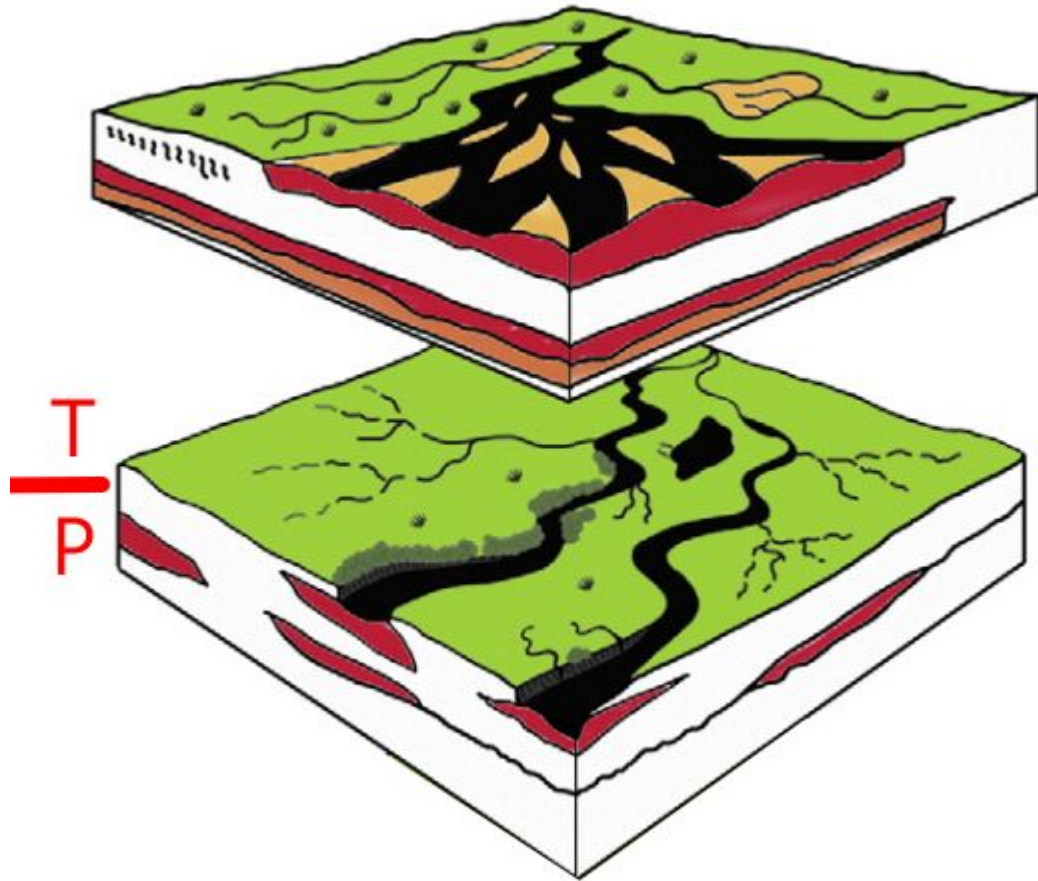
OSTEOLEPIFORM FISHES

PRIMITIVE AMPHIBIANS

ANURANS



Тот же самый сценарий в более поздней работе Рочка ([Roček, 2003](#)). Гипотетическая стадия исчезла.



В начале триаса речная сеть вернулась в режим “сплетенных русел” - как в докарбоновые времена ([Benton, Newell, 2014](#)).

пермотриасовый
кризис



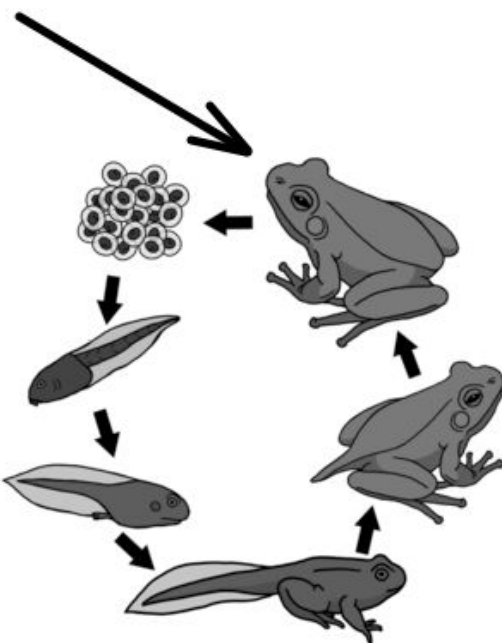
r-отбор → прогенез



дезэмбрионизация



освоение suspension feeding
с помощью эмбрионального
ротового аппарата





Mauro Teixeira Junior

Спасибо за внимание!