

ФИЛОГЕНЕЗ ВЕРХНЕЙ КОНЕЧНОСТИ: ОТ ПЛАВНИКА К ПЯТИПАЛОЙ КОНЕЧНОСТИ

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

D.N. Mednikov

PHYLOGENY OF UPPER LIMB: FROM A FIN TO FIVE-FINGERED LIMB

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation*

Предковый для тетраподной конечности плавник обладал бисериальной структурой. Конечности первых четвероногих также имели бисериальное строение и многочисленные пальцы двух типов: преаксиальные и постаксиальные. Бисериальное строение конечностей сохранилось и у современных тетрапод. Первый палец гомологичен последней преаксиальной радиалии, отходившей от последнего (самого дистального) мезомера центральной оси предкового плавника. Остальные пальцы пятипалой конечности гомологичны постаксиальным радиалиям предкового плавника.

Ключевые слова: *первый палец, бисериальный плавник, тетраподная конечность, преаксиальные пальцы.*

A fin ancestral for a tetrapodal limb had the biserial structure. Limbs of first quadrupeds also had the biserial structure and numerous fingers of two types: preaxial and postaxial. The biserial structure of limbs is also characteristic of modern tetrapods. The first finger is homological to the last preaxial radiale extending away from the last (most distal) mesomere of the central axis of the ancestral fin. Other fingers of the five-fingered limb are homological to radiales of the ancestral fin.

Keywords: *first finger, biserial fin, tetrapodal limb, preaxial fingers.*

УДК 591.471.371:611.97:572.781.64:575.8
doi 10.17223/1814147/67/06

Характерней чертой наземных позвоночных животных является наличие двух пар пятипалых конечностей, благодаря которым эта обширная группа организмов получила свое научное название – четвероногие (тетраподы, *Tetrapoda*). Рычажные конечности, снабженные пальцами, обеспечили тетраподам не только эффективное передвижение по суше, но и успешное освоение водной, подземной и воздушной сред. В ходе эволюции конечности могли очень сильно модифицироваться и даже полностью исчезать, однако у истоков большинства крупных эволюционных ветвей четко прослеживается исходный пятипалый архетип, который в главных своих чертах унаследован и человеком.

В общем плане строения (архетипе) тетраподной конечности традиционно выделяются три отдела – стилоподий (проподий), зейгоподий (эпиподий) и автоподий (лапка). В состав стилоподия входит единственный скелетный элемент, сочленяющийся с поясом конечности и обычно уверенно гомологизируемый (отождествляемый) с единственным базальным элементом парных плавников предковых для четвероногих мясисто-лопастных рыб (саркоптеригий). Второй отдел

конечности – зейгоподий – включает два скелетных элемента, гомологов которым также без особых проблем можно выявить в плавниках саркоптеригий. А вот третий, самый дистальный отдел – автоподий – включает в себя множество мелких скелетных элементов, гомологов для которых очень трудно найти среди, как правило, заметно менее многочисленных косточек дистальной части плавников мясисто-лопастных рыб.

У саркоптеригий в скелете парных плавников обычно можно выделить центральную ось, продолжающуюся почти до самого конца мясистой лопасти плавника и образованную несколькими или многими элементами (мезомерами) (рис. 1, 2). От мезомеров центральной оси отходят палочковидные косточки – радиалии. Если радиалии отходят только от преаксиального края оси плавника, то такой плавник называется унисериальным (рис. 1). Если кроме преаксиального ряда радиалий имеется еще второй ряд костей, отходящих от постаксиальной стороны мезомеров оси, то такой плавник называется бисериальным (рис. 2). Преаксиальные радиалии, как правило, отходят строго по одной от каждого мезомера оси, а постаксиальные могут

отходить по одной, две или более от каждого мезомера оси, кроме первого.

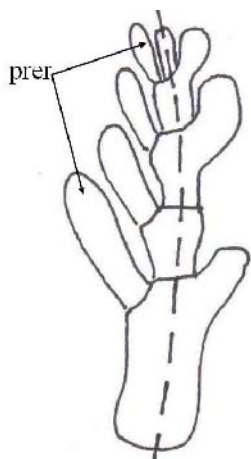


Рис. 1. Унисериальный плавник на примере лопа- степерой рыбы эустеноптерона (*Eusthenopteron*). Здесь и на рис. 2: prgr – преаксиальные радиалии, postr – постаксиальные радиалии, пунктирная линия проведена через мезомеры центральной оси

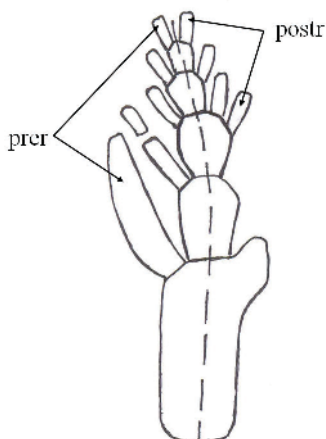


Рис. 2. Бисериальный плавник на примере лопа- степерой рыбы тиктаалика (*Tiktaalik*)

Гомологи мезомеров центральной оси плав- ников саркоптеригий легко можно обнаружить в двух проксимальных отделах тетраподной ко- нечности – стилоподии и зейгоподии. А вот как, через какие элементы проходит центральная ось в автоподии? Ответ на этот вопрос позволил бы провести детальную гомологизацию скелетных элементов плавника и лапы, а также понять, какой тип плавника – унисериальный или бисериаль- ный – был предковым для пятипалой конечности.

В 1986 г. была опубликована статья Нила Шубина и Пьера Олберча, в которой авторы, опираясь на обширный материал по развитию скелета конечностей различных групп тетрапод, выдвинули гипотезу о том, что возможным гомологом дистальной части центральной оси плавника саркоптеригий является пальцевая дуга [1]. Пальцевая дуга представляет собой по- перечный ряд дистальных скелетных элементов

запястья (предплюсны), связанный с более про- ксимальным членом центральной оси – локтевой или малоберцовой костью – посредством лок- тевой кости запястья или малоберцовой кости предплюсны. Из гипотезы Шубина–Олберча следует, что предковый для лап четвероногих плавник должен был обладать бисериальным устройством (рис. 3). Дистальная часть цен- тральной оси предкового плавника изогнулась в преаксиальном направлении, сформировав тем самым пальцевую дугу, а пальцы образовались из претерпевших сегментацию постаксиальных радиалий. Преаксиальные радиалии при транс- формации плавника в конечность частично или полностью редуцировались (особенно, самые дистальные (рис. 4)), и их остатками являются лучевая (большая берцовая) кость, промежуто- чная кость (*intermedium*), центральные кости (*centr- alia*) и элементы предпервого пальца [2].

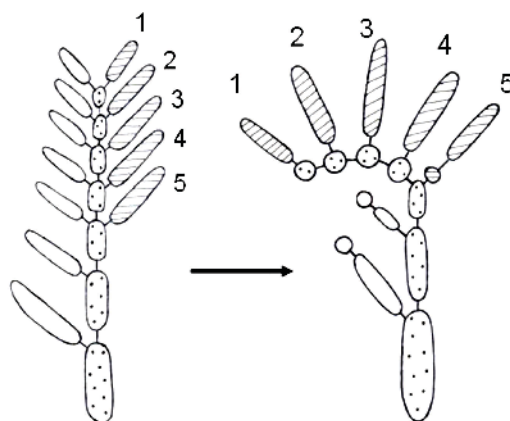


Рис. 3. Схема, иллюстрирующая гипотетическую трансформацию плавника в конечность согласно гипотезе Шубина–Олберча. Все пять пальцев яв- ляются производными постаксиальных лучей. Здесь и на рис. 4: постаксиальные элементы за- штрихованы, мезомеры центральной оси покрыты точками, преаксиальные элементы бесцветные; 1–5 – номера соответствующих пальцев пятипалой конечности

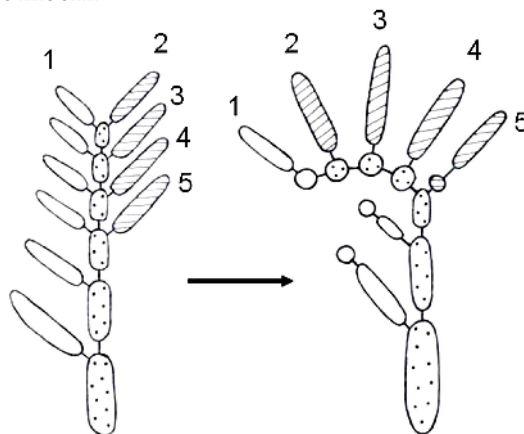


Рис. 4. Модифицированная схема трансформации плавника в конечность. Первый палец является производным последнего преаксиального луча

Разнообразные данные по молекулярной биологии, биологии развития и палеонтологии в целом хорошо согласуются с таким эволюционным сценарием. Исследования экспрессии *Нох*-генов в плавниках осетрообразной рыбы веслоноса, акулы и родственной наземным позвоночным двоякодышащей рыбы рогозуба дали серьезные основания предполагать, что автоподий тетраподной конечности не является новообразованием, которого не было у рыбных предков четвероногих, а пальцы тетрапод являются прямыми наследниками радиалий рыб [3–5].

В развитии конечностей примитивных хвостатых амфибий углозубов действительно наблюдается, в соответствии с гипотезой Шубина–Олберча, постепенное изгибание элементов пальцевой дуги преаксиально. Третий, четвертый и пятый пальцы, изначально направленные своими дистальными концами постаксиально (подобно постаксиальным радиалиям плавника), по мере изгибания пальцевой дуги разворачиваются вдоль длинной оси конечности и образуют характерный для лапы взрослого земноводного, поперечный относительно оси предкового плавника ряд [2].

Палеонтологические находки последних десятилетий позволяют предположить, что изначальный тип плавника, характерный для древнейших мясистолапастных рыб, скорее всего, был бисериальным с умеренно длинной центральной осью, включавшей более четырех мезомеров [6]. Бисериальное устройство грудных плавников было характерно и для наиболее близкой к тетраподам мясистолапастной рыбы из группы элпистостегалий – тиктаалика (см. рис. 2) [7]. Повторное исследование с помощью компьютерной томографии грудного плавника другой элпистостегалии – пандерихта – показало значительно более сложное, чем считалось ранее, устройство дистальной части плавника и бисериальный характер крепления радиалий [8].

Изучение остатков конечностей древнейших девонских тетрапод позволило заключить, что для лап этих животных нормой была полидактилия (многопалость) [9]. Тулерпетон, найденный в девонских отложениях на территории Тульской области России, был шестипалым, а конечности гренландских ихтиостеги и акантостеги имели по семь и восемь пальцев соответственно [9, 10]. Наилучшим образом сохранились задние конечности ихтиостеги, что позволило провести их детальное сравнение с грудным плавником тиктаалика (рис. 5). Лапу ихтиостеги можно представить в виде бисериального плавника, центральная ось которого несет по четыре преаксиальных и постаксиальных радиалии [11]. Первая преаксиальная радиалия ихтиостеги

представлена крупным костным элементом – большой берцовой костью. Остальные три преаксиальные и все постаксиальные радиалии сегментированы и имеют вид пальцев. Пре- и постаксиальные пальцы-радиалии ихтиостеги образуют две четко различающиеся по своему строению морфологические группы. Три преаксиальных пальца заметно тоньше постаксиальных, плотно прижаты друг к другу и, подобно преаксиальным радиалиям плавников мясистолапастных рыб, постепенно уменьшаются в размерах от первого к третьему (рис. 5). Третий преаксиальный палец совсем тонкий и явно находится на пути к полной редукции, что хорошо согласуется с гипотезой о пальцевой дуге, предусматривающей частичную или полную редукцию преаксиальных элементов предкового плавника при формировании тетраподной конечности. Четыре постаксиальных пальца ихтиостеги заметно крупнее и массивнее преаксиальных (рис. 5) и гораздо больше похожи на обычные пальцы современных четвероногих, что также хорошо согласуется со следствием, вытекающим из гипотезы о пальцевой дуге, которое предполагает, что пальцы возникли из постаксиальных радиалий.

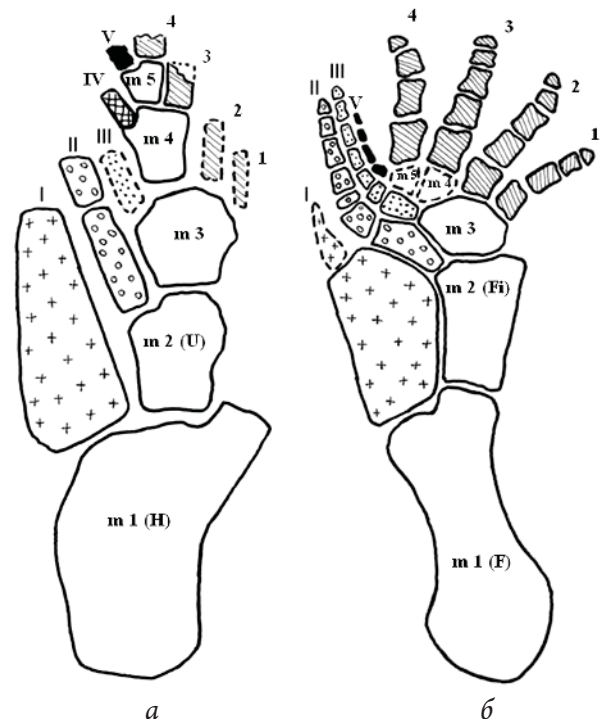


Рис. 5. Сравнение грудного плавника тиктаалика (а) и задней конечности девонской амфибии ихтиостеги (б) по Медникову [11] с изменениями. Гомологичные элементы обозначены и закрашены одинаково. I–V – преаксиальные радиалии (пальцы), 1–4 – постаксиальные радиалии (пальцы), m1–m5 – мезомеры центральной оси, F – бедренная кость, Fi – малая берцовая кость, H – плечевая кость, U – локтевая кость

Исходя из строения задних ног ихтиостеги, можно предположить, что в процессе трансформации предкового бисериального плавника в тетраподную конечность, четвероногие проходили в своей эволюции стадию бисериальной (с двумя группами пальцев – преаксиальной и постаксиальной) лапы. Такие конечности несли впереди (преаксиальнее) нашего первого пальца дополнительные пальцеобразные образования, произошедшие из сегментированных преаксиальных радиалий и состоявшие, как и обычные пальцы, из отдельных фаланг. Одним из реликтовых остатков этих преаксиальных пальцев у некоторых современных четвероногих (например, многих бесхвостых земноводных и млекопитающих) является так называемый предпервый палец (*prepollex/prehallux*), представляющий собой дистальный сегмент первой преаксиальной радиалии. Еще одним реликтом преаксиальной группы радиалий, наиболее полно сохранившим строение типичного пальца, является, возможно, первый (большой) палец [12].

Согласно первоначальному варианту гипотезы Шубина–Олберча, все пять пальцев тетраподной конечности являются постаксиальными образованиями, т.е. все они однотипны (см. рис. 3). Однако это плохо согласуется с большим морфологическим и молекулярным своеобразием первого пальца, как правило, резко отличающегося по многим показателям, от остальных четырех. У примитивных палеозойских тетрапод первый палец заметно мельче остальных пальцев и состоит из коротких, почти квадратных фаланг, похожих по форме на фаланги предпервого пальца лягушек. Уже у самых примитивных современных тетрапод – хвостатых амфибий – большой палец обслуживает уникальная, только ему свойственная мышца – отводящий мускул первого пальца (*m. abductor pollicis*), волокна которого отходят преаксиально от мезомеров центральной оси.

Для развития всех пальцев, кроме первого, необходима сигнальная молекула *sonic hedgehog* (SHH) [13]. Для формирования преаксиальной лучевой кости SHH также не нужен (а для развития локтевой кости его присутствие необходимо) [14]. Также только для первого пальца характерно отсутствие экспрессии генов *Hoxd9* – *Hoxd11* и целый ряд других молекулярных показателей [15]. Все это позволяет предположить, что первый палец не относится к постаксиальной группе, а является преаксиальным элементом конечности [12].

Судя по особенностям развития конечностей хвостатых амфибий, первый палец связан в своем генезисе с самым дистальным элементом пальцевой дуги (т.е. с самым последним мезо-

мером центральной оси), а его тесная связь с дистальным концом первого преаксиального луча вторична [2]. Между зачатками первого и второго пальцев лапок личинок некоторых видов углозубов развивается своеобразный плавничок, отчего вся конечность этих животных напоминает по форме рыбий плавник. Первый палец располагается преаксиально от вершины плавничка, а второй и другие пальцы – постаксиально. У дистального конца плавника тиктаалика на последнем мезомере центральной оси также имеются две радиалии – преаксиальная и постаксиальная, которые можно сопоставить с первым и вторым пальцами тетрапод. Только у тиктаалика эти радиалии расположены на общем основании (мезомере), а каждый палец четвероногих начинается от самостоятельного дистального элемента запястья или предплюсны.

Если общее основание для первого и второго пальцев – первичное, исходное для тетрапод состояние, то откуда взялись самостоятельные 1-й и 2-й дистальные элементы? Вероятно, общее основание 1-го и 2-го пальцев у тетрапод сохранилось и представляет собой 2-й дистальный элемент запястья и предплюсны (*trapezoideum/cuneiforme 2* в анатомии человека). А первый дистальный элемент (*trapezium/cuneiforme 1* в анатомии человека) – это первый сегмент первого пальца (его истинная метакарпalia/метатарзалия). У предков млекопитающих – древних синапсидных рептилий – первый дистальный элемент часто очень крупный и по своей форме напоминает обычную фалангу пальца [16]. Если 1-я дисталия в действительности является метакарпалией первого пальца, а его 1-я метакарпalia – это первая фаланга большого пальца, то странная картина, наблюдаемая с эпифизами териевых млекопитающих, становится понятной. У териевых млекопитающих (сумчатых и плацентарных) все фаланги пальцев в ходе эволюции потеряли дистальные эпифизы, а все метакарпалии их сохранили, кроме метакарпалии первого пальца, у которой, как и у фаланг, дистальный эпифиз исчез [17].

Таким образом, конечности современных четвероногих, так же как и девонской амфибии ихтиостеги, сохраняют пальцы двух групп – преаксиальной и постаксиальной. К преаксиальной группе относится предпервый (если он вообще сохраняется) и первый пальцы, а остальные пальцы (второй–пятый) относятся к постаксиальной группе. Первый палец является производной последней (отходившей от самого дистального мезомера центральной оси) преаксиальной радиалии, а предпервый палец, как было сказано выше, – это дистальный конец первого преаксиального луча (рис. 6).

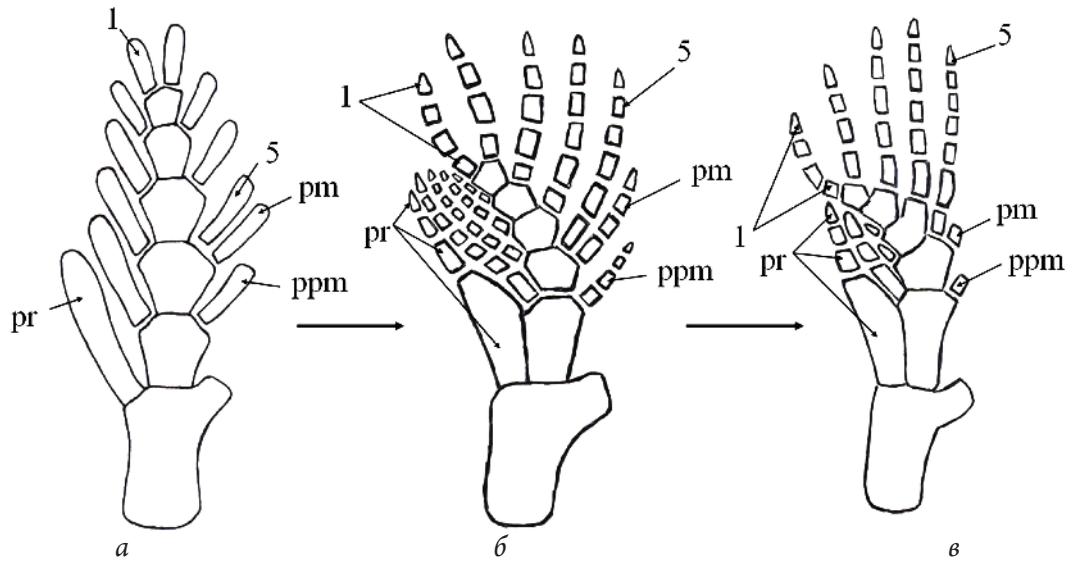


Рис. 6. Основные этапы трансформации плавника в пятипалую конечность: а – стадия гипотетического предкового плавника; б – стадия гипотетической предковой бисериальной конечности с многочисленными пре- и постаксиальными пальцами, в – примитивная пятипалая конечность с остатками предпервого и двух дополнительных постаксиальных пальцев. 1 – первый палец, или гомологичная ему радиалия, 5 – пятый палец, или гомологичная ему радиалия, pm – постминимум, pr – предпервый палец, ppm – постпостминимум

Гипертрофированным первым сегментом первого преаксиального луча является лучевая (или большеберцовая – в задней конечности) кость, вошедшая в состав зейгоподия, но по сути являющаяся метакарпалией первого преаксиального пальца (а сам предпервый палец – это фаланги первого преаксиального пальца). Между предпервым и первым пальцами у далеких предков современных четвероногих на центральной оси сидело еще несколько (вероятно, четыре) преаксиальных лучей-пальцев (рис. 6, б), зачатки, по крайней мере, двух из которых можно проследить в развитии лап современных хвостатых амфибий. Постаксиальных пальцев изначально было больше четырех (рис. 6). Позади пятого пальца у хвостатых амфибий иногда встречаются еще два рудиментарных образования – остатки постминимуса и постпостминимуса. У многих амниот, включая человека, в передней конечности сохраняется остаток постпостминимуса, представленный гороховидной костью (*pisiforme*). Данные по девонским тетраподам позволяют предполагать, что когда-то постминимум и постпостминимум имели вид нормальных пальцев, состоявших из нескольких фаланг. То есть, изначальное число постаксиальных пальцев у общего предка современных четвероногих было не меньше шести. Общее число пальцев (преаксиальных и постаксиальных) у предка пятипалых тетрапод могло

достигать до 12. Известные на сегодняшний день девонские многопалые тетраподы обладали уже заметно модифицированными лапами с уменьшенным в результате редукции числом пальцев (у ихтиостеги, похоже, нет последнего мезомера оси и первого и второго пальцев, исчез еще один преаксиальный палец, а также нет постпостминимуса).

Бисериальность пятипалой тетраподной конечности, выражающаяся в сохранении, по крайней мере, одного преаксиального пальца (первого), явилась важной преадаптацией в эволюционной линии, ведущей к человеку. Морфологическое и молекулярное своеобразие первого (большого) пальца, его изначальная обособленность, обусловленные его принадлежностью к преаксиальной группе, позволили приматам сформировать универсальный хватательный автоподий, вершиной эволюции которого явилась человеческая рука, способная осуществлять характерный только для человека пинцетный захват.

Конфликт интересов. Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источник финансирования. Автор заявляет об отсутствии финансирования при проведении исследования.

ЛИТЕРАТУРА / REFERENCES

1. Shubin N.H., Alberch P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evol. Biol.* 1986; 20: 318–390. doi: 10.1007/978-1-4615-6983-1_6.
2. Mednikov D.N. Development of Limbs in Urodeles and the Origin of Tetrapod Limbs. *Biol. Bull.* 2009; 36 (2): 148–158. doi: 10.1134/S1062359009020071.

3. Davis M.C., Dahn R.D., Shubin N.H. An autopodial-like pattern of Hox expression in the fins of a basal actinopterygian fish. *Nature*. 2007; 447: 473–476. doi: 10.1038/nature05838. Epub. 2007. May 24.
4. Freitas R., Zhang G., Cohn M. J. Biphasic Hoxd gene expression in shark paired fins reveals an ancient origin of the distal limb domain. *PLoS ONE*. 2007; 2 (8) e754: 1–10. doi: 10.1371/journal.pone.0000754. Epub. 2007. Aug. 15.
5. Johanson Z., Joss J., Boisvert C. A., Ericsson R., Sutija N., Ahlberg P. E. Fish fingers: digit homologues in sarcopterygian fish fins. *J. Exp. Zool., Ser. B*. 2007; 308 (6): 757–768. doi: 10.1002/jer.b.21197. Epub. 2007. Sept. 11.
6. Friedman M., Coates M.I., Anderson P. First discovery of a primitive coelacanth fin fills a major gap in the evolution of lobed fins and limbs. *Evol. Devel.* 2007; 9 (4): 329–337. doi: 10.1111/j.1525-142X.2007.00169.x. Epub. 2007. July 20.
7. Shubin N.H., Daeschler E.B., Jenkins F.A. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*. 2006; 440: 764–771. doi: 10.1038/nature04637. Epub. 2006. April 6.
8. Boisvert C.A., Mark-Kurik E., Ahlberg P.E. The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature*. 2008; 456: 636–638. doi: 10.1038/nature07339. Epub. 2008. Sept. 21.
9. Coates M.I., Clack J.A. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature*. 1990; 347: 66–69. doi: 10.1038/347066a0. Pub. 1990. Sept. 06.
10. Lebedev O.A., Coates M.I. The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. *Zool. J. Linn. Soc.* 1995; 114: 307–348. doi: 10.1111/j.1096-3642.1995.tb00119.x.
11. Медников Д.Н. Urodelans, Ichthyostega and the origin of the tetrapod limb. *Paleontological journal*. 2014; 48 (10): 1092–1103. doi: 10.1134/S0031030114100074. Epub. 2014. Dec. 04.
12. Woltering J.M., Meyer A. The phantoms of a high-seven-or-why do our thumbs stick out? *Frontiers in Zoology*. 2015; 12 (23): 1–4. doi: 10.1186/s12983-015-0117-x. Epub. 2015. Sept. 15.
13. Scherz P.J., McGlenn E., Nissim S., Tabin C.J. Extended exposure to Sonic hedgehog is required for patterning the posterior digits of the vertebrate limb. *Developmental biology*. 2007; 308 (2): 343–354. doi: 10.1016/j.ydbio.2007.05.030. Epub. 2007. Aug. 15.
14. Ros M.A., Dahn R.D., Fernandez-Teran M., Rashka K., Caruccio N.C., Hasso S.M. et al. The chick oligozeugodactyly (ozd) mutant lacks sonic hedgehog function in the limb. *Development*. 2003; 130 (3): 527–537. doi: 10.1242/dev.00245. Epub. 2002. Oct. 31.
15. Woltering J.M., Duboule D. The origin of digits: expression patterns versus regulatory mechanisms. *Developmental cell*. 2010; 18 (4): 526–532. doi: 10.1016/j.devcel.2010.04.002. Epub. 2010. Apr. 20.
16. Kümmell S.B., Frey E. Range of Movement in Ray I of Manus and Pes and the Prehensibility of the Autopodia in the Early Permian to Late Cretaceous Non-Anomodont Synapsida. *PLoS ONE*. 2014; 9, Issue 12: e113911: 1–65. doi: 10.1371/journal.pone.0113911. Epub. 2014. Dec. 17.
17. Reno P.L., Horton W.E., Lovejoy C.O. Metapodial or Phalanx? An Evolutionary and Developmental Perspective on the Homology of the First Ray's Proximal Segment. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. 2013; 320 (5): 276–285. doi: 10.1002/jez.b.22506. Epub. 2013. May 02.

Поступила в редакцию 02.09.2018

Утверждена к печати 25.10.2018

Автор:

Медников Дмитрий Николаевич – ведущий инженер лаборатории проблем эволюционной морфологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва).

Контакты:

Медников Дмитрий Николаевич

тел.: 8-929-662-8810

e-mail: ranodon@yandex.ru

Conflict of interest

The author declare the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this paper.

Source of financing

The author state that there is no funding for the study.

Information about author:

Mednikov Dmitry N., Laboratory for evolutionary morphology, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation.

Corresponding author:

Mednikov Dmitry N.

Phone: +7-929-662-8810

e-mail: ranodon@yandex.ru