

*На правах рукописи*

**Зиновьев Андрей Валерьевич**

**ЗАДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ ПТИЦ  
КАК ОРГАН ДВУНОГОЙ ЛОКОМОЦИИ**

03.00.08 – зоология

*АВТОРЕФЕРАТ*

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 1999

Работа выполнена на Кафедре зоологии позвоночных животных и общей экологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

**НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ:**

профессор, доктор биологических наук Ф. Я. ДЗЕРЖИНСКИЙ

**ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:**

профессор, доктор биологических наук П.П. ГАМБАРЯН

канд. биол. наук А.Н.КУЗНЕЦОВ

**ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ:**

Палеонтологический институт РАН, г. Москва

Защита состоится « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 1999 в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 053.05.34 Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова по адресу: 119899, Москва, ПСП, В-234, Воробьевы горы, МГУ, Биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ

Автореферат диссертации разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 1999

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Л.И.Барсова

## Введение

### **Актуальность проблемы**

Для морфологов давно стал очевидным тезис о необходимости трактовать морфологию животных в единстве с конкретными условиями их существования. Он нашел отражение в комплексном эколого-морфологическом подходе к изучению видов, заложенном в работах русских и советских морфологов-эволюционистов В.О. Ковалевского, А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена и развитом в приложении к задачам изучения птиц известным советским орнитологом К.А. Юдиным. При таком подходе на первый план выдвигается изучение адаптаций животных как главной движущей силы и содержания эволюционных преобразований и достигаемое на этой основе понимание морфоэкологической специфики таксона.

Успех эколого-морфологического исследования в очень большой степени зависит от уровня предварительной разработки сравнительной и функциональной морфологии, общих принципов функционирования тех экологически важных узлов организма, которые избраны в качестве модельного объекта. Скелетно-мышечная система в наибольшей степени благоприятна для такого подхода. Первичные факты, относящиеся к ее аппаратам, легко доступны не только для наблюдения (в отличие от электрических и биохимических взаимодействий, лежащих в основе функционирования нервной системы, органов чувств и т. д), но и для логически обоснованной функциональной интерпретации, поскольку механическое функционирование упомянутых аппаратов в значительной мере определяется их топографическими особенностями. Разобравшись в конструкции того или иного узла скелетно-мышечной системы, мы можем более или менее надежно предсказать его принципиальные функциональные возможности, а проверка наблюдением поможет определить экологическую значимость предполагаемых функций. Если челюстной и подъязычный аппараты изучены в этом плане хорошо (Дзержинский, 1972; Корзун, 1978), то задние конечности – значительно хуже. Этим и объясняется актуальность их сравнительно-анатомического и биомеханического изучения.

### **Цель и задачи исследования**

Настоящее исследование представляет собой попытку детальной разработки сравнительной и функциональной морфологии задних конечностей птиц и некоторых общих вопросов их биомеханики с целью повышения эффективности и достоверности результатов морфо-экологического метода в изучении адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции птиц.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- обобщить и систематизировать сравнительно-анатомические данные по задним конечностям птиц:
  - выполнить тщательный исторический обзор литературы;
  - дать подробное остеологическое, артрологическое и миологическое описание;
  - установить синонимию в названиях;
  - номинативно упорядочить требующие того детали анатомии.
- разработать биомеханическую модель задней конечности птиц.
- проследить цепь конкретных адаптаций, обусловивших приобретение задними конечностями птиц характерного общего морфо-функционального облика.
- применить морфо-экологический метод для выявления ключевых локомоторных адаптаций конкретных групп птиц.

### ***Научная новизна работы***

В настоящей работе впервые столь широко и на столь детальном уровне разработана сравнительная и функциональная морфология аппарата двуногой локомоции птиц как ценного источника информации об одном из важных аспектов их морфо-экологической специфики. Для анализа собранного, систематизированного и сделанного доступным для эффективного использования в современных исследованиях уникального по широте охвата литературных источников (отрезок в 400 лет) сравнительно-анатомического материала впервые разработаны приемы функционального анализа задней конечности птиц, основанного на морфологических данных. При этом для расшифровки механических свойств и возможностей задней конечности при данной ее конструкции использована последовательная биомеханическая модель с применением статики (раздела теоретической механики) в графической интерпретации. Указанный метод, опираясь на ясную и строгую систему заключений, позволил отказаться от неясных умозрительных толкований, содержащихся в литературе по функциональной морфологии задних конечностей птиц, и, что особенно важно, позволил показать процесс приобретения ими морфо-функционального облика в виде цепи конкретных адаптаций. В ходе анализа этой цепи даны оригинальные объяснения функции антитрохантера, подвздошновертельных и малоберцовых мышц, подколенного мускула. Вскрыты причины образования медиально отогнутой шейки бедра, каудального разворота и ослабления лобковых костей, мощного развития комплекса заднебедренных мышц. Открыты: механизм стабилизации интертарзального сустава и уникальный механизм, позволяющий *Oscines* ограничивать сгибание плюсно-фалангового сустава. Показаны причины формирования

конкретных конфигураций птичьих стоп и типов взаимодействия конечных сухожилий глубоких сгибателей пальцев (разработана схема их генезиса). Впервые предложено объяснение причин последовательного объединения конечного сухожилия длинного малоберцового мускула с сухожилиями прободенного, а также прободающего и прободенного сгибателей 3-го пальца. И, наконец, получены новые результаты апробации на конкретных группах комплексного морфо-экологического подхода, опирающегося на разработанную в настоящем труде сравнительную и функциональную морфологию аппарата двуногой локомоции птиц. Были вскрыты ключевые локомоторные адаптации Кукушко- и Воробьинообразных, а также получены указания на доселе неизвестные предковые стадии в эволюции якан и трогонов.

### ***Теоретическое и практическое значение***

Обобщенные в работе обширные литературные данные по сравнительной и функциональной морфологии аппарата двуногой локомоции птиц систематизированы на современном уровне и сделаны доступными для исследователей. Показана ценность биомеханического анализа как строгой и ясной системы рассуждений для оценки принципиальных функциональных возможностей аппарата двуногой локомоции птиц, способной приносить интересные и убедительные результаты в рамках комплексного эколого-морфологического подхода к изучению адаптации видов и таксонов.

Полученные в результате исследования данные по сравнительной анатомии и функциональной морфологии аппарата двуногой локомоции птиц представляют интерес для широкого круга морфологов и могут быть изданы в качестве справочника, а также быть использованы в курсах лекций по сравнительной анатомии и эволюции позвоночных.

### ***Апробация***

Основные результаты и положения предлагаемой работы были доложены на семинаре в Музее Естественной Истории Канзасского университета (University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence, USA, 1996) и на заседаниях кафедры зоологии Тверского государственного университета (Тверь, 1997, 1998).

### ***Структура и объем работы***

Диссертация состоит из Введения, 8 глав и Заключения (235 страниц текста); содержит 2 таблицы и 42 рисунка. Список литературы включает 451 наименование, из них 385 на иностранных языках.

## Содержание работы

### Глава 1. Исторический обзор

Анатомия задних конечностей птиц изучается уже более 400 лет (начиная с Belon, 1555). Большинство работ принадлежит перу зарубежных исследователей, причем расцвет исследований в этой области в прошлом веке связан с именами немецких (Tiedemann, Langer, Gadow, Fürbringer), английских и американских исследователей (Owen, Haughton, Garrod, Forbes, Watson, Weldon, Mitchell, Beddard, Parker, Shufeldt). В первой половине текущего столетия немецкие ученые заложили основу морфо-функционального изучения задних конечностей птиц (Dabelow, Scharnke, Stolpe, Steinbacher). Обширный анатомический материал накоплен во второй половине XX столетия американскими учеными (Hudson, Lanzilotti, Berger, Miller, Engels, Raikow, Swierczewski, Maurer, McKitrick, Borecky), большинство из которых, к сожалению, подошло к анализу полученных данных со строго формалистических позиций (цифровой или нумерический анализ, кладистика). Значительный вклад в понимание биомеханики бега внесли работы Алекзэндера (Alexander) с соавторами. Среди работ отечественных авторов, приходящихся в основном на 2-ю половину XX столетия и отличающихся повышенным вниманием к морфо-функциональному анализу, внимания заслуживают таковые Усенко, Курочкина, Сыча, Богдановича и Кузнецова.

### Глава 2. Материал и методы исследования

Материалом для работы послужили зафиксированные в формалине или спирте тазовые конечности 20 видов птиц из 12 отрядов (*Struthio camelus* L., *Dromaius novaehollandiae* Lath., *Gallus gallus bankiva* L., *Geranospiza caerulescens* Vieillot, *Circus cyaneus* L., *Jacana spinosa* L., *Columba livia* L., *Micropsitta finschii* Ramsay, *Caprimulgus europaeus* L., *Centropus sinensis* Stephens, *Priotelus temnurus* Temminck, *Eurystomus glaucurus* Müller, *Eurylaimus javanicus* Horsfield, *Coloeus monedula* L., *Melanocorypha leucoptera* Pall., *Riparia riparia* L., *Fringilla coelebs* L., *Loxia curvirostra* L., *Phylloscopus trochilus* L., *Turdus pilaris* L.).

Препарирование осуществлялось под бинокляром МБС-1. Для выявления мелких мышц и определения характера перистости использовался метод окрашивания вайгертовской разновидностью раствора Люголя. Упрощенная биомеханическая модель задних конечностей модельного объекта - дикой банкивской курицы - была проанализирована при помощи построений, представляющих собой графический анализ статики и хорошо показавших себя при анализе биомеханики скелета млекопитающих (Kummer, 1959) и изучении челюстного аппарата птиц (Держинский, 1972) и млекопитающих (Никольский, 1997).

### Глава 3. Терминология

В нашей работе мы следовали терминологии, принятой в *Nomina Anatomica Avium* (NAA) (Baumel et al., 1979). Это не значит, что мы склонны ее безоговорочно принять. Просто слишком частая смена названий, даже в соответствии с современными представлениями об онтогенезе и гомологии мышц, может привести к затруднениям в восприятии предшествующих источников. Предложено некоторое количество новых анатомических терминов.

### Глава 4. Анатомическое описание

В этой главе приводится мобилизованная на современном уровне уникальная по широте охвата материала синонимическая и сравнительно-анатомическая информация по задним конечностям птиц с особым вниманием к деталям, интересным с точки зрения функционального анализа. Среди рекомендаций и предложений, основанных на анализе столь обширного материала, здесь должны быть упомянуты следующие. *M. ilirotrochantericus medialis*, вопреки общепринятым представлениям присутствует практически у всех исследованных к настоящему времени птиц, но у многих сливается с более мощными синергистом – *m. ilirotrochantericus cranialis*, или, реже, с *m. ilirotrochantericus caudalis*. Традиционное деление *m. obturatorius lateralis* на две части вносит большую путаницу в описательную часть и должно быть опущено. Подобную же путаницу вносит обозначение некоторыми авторами (Hudson et al., 1959, 1969, 1972; Fleming, 1966; Hoff, 1966; Курочкин, 1968; Schreiweis, 1982; Богданович, 1997) дистальной головки *m. femorotibialis externus* как целого мускула, в то время как его реальная проксимальная часть объединяется ими с таковой *m. femorotibialis medius*, несмотря на неизменное существование границы между ними – общего начального апоневроза. Для описания мышц голени, лучшего понимания их перистости и взаимного расположения рационально использовать 6 общих начальных апоневрозов (*aponeuroses originales communes musculorum cruris*), присутствие, границы изменчивости и достаточность которых определены на обширном сравнительном материале. Это – общий начальный апоневроз петли (*aponeurosis communis ansae*), общий коллатеральный (*aponeurosis communis collateralis*), общий подколенный (*aponeurosis communis poplitea*), общий фибулярный (*aponeurosis communis fibularis*), общий латеральный (*aponeurosis communis lateralis*) и общий краниальный начальные апоневрозы (*aponeurosis communis cranialis*). В качестве рационального решения "проблемы коротких разгибателей 3-го пальца" было бы разумно мускулам, появляющимся у представителей некоторых таксонов латеральнее и медиальнее *m. extensor brevis digiti 3* и в исходном виде найденным только у серого лесного козодоя (*Nyctibius griseus*), давать названия латерального (*m. extensor digitorum brevis*

lateralis) и медиального коротких разгибателей пальцев (*m. extensor digitorum brevis medialis*), соответственно.

## **Глава 5. Некоторые общие вопросы биомеханики задних конечностей птиц**

В качестве объекта для общей модели была использована задняя конечность банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) как более или менее генерализованный вариант конструкции, а в качестве биологически ответственных ситуаций взят набор поз, возникающих в различные моменты фазы опоры при движении птицы шагом с постоянной скоростью – в начале этой фазы, тотчас после момента наступания, далее, в середине, когда проекция центра масс на грунт совпадает с точкой опоры, и, наконец, в конце толчка. Для построения последовательной модели в качестве более или менее строгой системой рассуждений была использована статика (первый раздел теоретической механики) в графической интерпретации. В упрощенную механическую модель локомоторного аппарата были включены таз, бедренная кость, *tibiotarsus*, а также фаланги 3-го пальца. Свободная конечность рассматривалась в модели как плоское образование: суставам между ее звеньями приписана способность к взаимному вращению около четко определенных поперечных осей. В отличие от них сферический тазобедренный сустав имеет точку вращения и потому рассматривался в трехмерном пространстве. Используемые в модели 9 мышц (*m. iliofibularis*, *m. flexor cruris medialis*, *m. puboischiofemoralis*, *m. ilirotrochantericus caudalis*, *m. iliofemoralis externus*, *m. iliotibialis lateralis*, *m. femorotibialis medius*, *m. gastrocnemius medialis* и *m. flexor digitorum longus*) представлены ради упрощения только векторами сил сокращения. В результате рассмотрения конечности в трех различных позах и при нескольких стандартных вариантах нагрузки оказалось, что использованный графический метод весьма чувствителен к геометрическим особенностям исследуемой системы. Тонкими особенностями механической ситуации определяется состав мышц, от которых можно ожидать эффективного участия в восприятии нагрузки конечностью. Благодаря этому предложенная модель обещает служить ценным подспорьем в выявлении специфического для разных видов – обладателей различной геометрии аппарата наземной локомоции – характера морфофункциональных связей, а также непосредственных следствий каждого конкретного варианта конструкции этого аппарата. Специфичность набора мышц, способных эффективно участвовать в передаче сил для конкретных вариантов позы и нагрузки, делает понятными множественность отдельных мышц, различных по мелким деталям ориентации и пунктов крепления на частях скелета.

Весьма интересный частный результат анализа биомеханической модели – полу



ченное истолкование подвздошно-вертельных мышц (*mm. ilioprochianterici*) в качестве пронаторов конечности. Прежде этим загадочным структурам чаще всего приписывали роль ретракторов бедра, участвующих в выполнении толчка, вопреки ничтожной величине или даже отсутствию плеча относительно тазобедренного сустава в сагиттальной плоскости. Смещение этого сферического сустава в медиальном направлении относительно плоскости, в которой лежит стержень бедренной кости, несомненно дестабилизировало ее подвижность. Адаптивная роль этого смещения понятна: благодаря ему усилия мышц тазобедренного сустава приобрели абдукционный момент и тем самым – способность контролировать этот сустав в поперечной плоскости, нейтрализовать тенденцию крена туловища при опоре на одну ногу. Одновременно благодаря обычно имеющему место каудальному наклону большинства этих мышц возникает и ротационный (супинационный) момент, которого шаровидный сустав подавить не может. Частично проблема решена за счет распространения области сочленения на антитрохантер, придавшего суставу элементы конической формы с четко намеченной поперечной осью вращения. Но для вполне надежного установления поперечной оси вращения бедра понадобился мышечный контроль положения латерального конца шейки бедра, который и осуществляется прикрепленными здесь подвздошно-вертельными мышцами.

## **Глава 6. Морфо-функциональный облик тазовой конечности птиц как результат цепи конкретных адаптаций в их эволюции**

Характерная для птиц адаптация к двуногой локомоции, по данным палеонтологии, значительно «старше» приспособления к полету (Ostrom, 1976). На стадии архозавровых предков птиц были приобретены бипедалия и парасагиттальные конечности. Бедро приблизилось к лобковым костям, сделав крепившиеся на них протракторы (*mm. puboischiofemorales internus et externus*) неэффективными, а аддукторы (*mm. adductores*) и вовсе ненужными (Romer, 1923; Charig, 1972). Функцию протракции бедра приняла на себя распространившаяся краниально преацетабулярная часть *m. iliotibialis*, а аддукторы, утратившие свою роль в сопротивлении силе тяжести, присоединились к взявшим на себя эту роль ретракторам бедра – мышцам заднебедренного комплекса (*m. iliofibularis*, *m. ischiofemoralis*, *m. iliofemoralis*, *m. caudofemoralis*, *mm. flexores cruris lateralis et medialis*). Появление отогнутой медиально головки бедра позволило придать заднебедренным мышцам роль абдукторов, препятствующих провисанию таза (пассивной аддукции бедра) при опоре на одну конечность. Благодаря каудальному наклону мышцы заднебедренного комплекса оказывают на бедро также и супинирующий эффект. Проблема подавления его частично решена за счет распространения области сочленения на антитрохантер, придавшего суставу элементы коническую форму с четко намеченной попереч

ной осью вращения, и частично – за счет мышечного контроля (у птиц – это подвздошно-вертельные мышцы). Удлинение метатарзалий с образованием цевки придало конечности экономичность Z-образного трехзвенника (Kuznetsov, 1995, Кузнецов, 1999), уменьшение момента инерции которого было достигнуто проксимальным смещением основной массы управляющих им мускулов и передачей их усилий на дистальные отделы посредством длинных и тонких сухожилий. Мощное развитие передних конечностей и редукция хвоста в рамках ключевой адаптации птиц к полету сместили центр масс далеко вперед от тазобедренного сустава. Каудальное распространение грудных мышц и органов брюшной полости, направленное на ограничение краниальной миграции центра масс, а также откладка крупных яиц, привели к каудальному развороту, размыканию и истончению лобковых костей, уже свободных от крепления протракторов и аддукторов бедра и призванных теперь оптимизировать крепление теснимых грудиной мышц брюшного пресса. Бедренная кость птиц приводится в более протрагированное, чем у архозавров, положение, что помещает на линию вертикальной проекции сместившегося краниально центра масс коленный сустав. Необходимость поддержания ротационной свободы в ставшем по сути дела местом подвески конечности бедренном суставе с одновременным контролем строгости движений при опоре на одну конечность, приводят к появлению специализированных ротаторов тибиотарзуса – *m. femorotibialis externus pars distalis*, *m. femorotibialis internus* и *m. popliteus*. Сохраняющий присущее еще рептилиям двойственное крепление длинный малоберцовый мускул, помимо своей основной функции – сгибания интертарзального сустава (через короткую веточку конечного сухожилия), – оказывает помощь прободенному сгибателю 3-го пальца в момент толчка, когда 3-й палец должен противостоять наивысшей разгибательной нагрузке (а его базальный сустав находится в переразогнутом состоянии). Отсюда становится понятным наличие связи между прободенным сгибателем и прободающим и прободенным сгибателем 3-го пальца – винкулюма – в момент толчка он обеспечивает согласованное действие на 2-ю и 3-ю фаланги означенного пальца сразу трех мышц. Очевидна и функция короткого малоберцового мускула – пронируя цевку, он приводит к закручиванию, а значит и укорочению связок интертарзального сустава, в особенности *lig. anticum*, благодаря X-образному расположению ее волокон. Это позволяет вжимать мышечки тибиотарзуса в суставные ямки на цевке, формируемые при участии хрящевых менисков, которые, из-за своей подвижности относительно цевки, сохраняют конгруэнтность сустава при пронации. Наличие подвижных менисков делает интертарзальный сустав достаточно свободным для ротационных движений, обеспечивающих расширение спектра использования задней конечности. В то же время, натяжение суставных связок, вызванное пронацией

цевки посредством короткого малоберцового мускула, стабилизирует сустав, повышая строгость движений в нем. Подобный механизм стабилизации интертарзального сустава с помощью короткого малоберцового мускула можно считать исходным для птиц. При переходе к формам локомоции, связанным с однообразным (маятникообразным) движением задних конечностей с сохранением или даже увеличением нагрузки на интертарзальный сустав, когда ротация стопы не нужна и даже вредна, поскольку нарушала бы строгость движений (бег, ходьба по однообразному субстрату, специализированная гребля поганок), указанный сустав стабилизируется туго натянутыми коллатеральными связками, исключаящими в нем всякую ротационную подвижность. В этом случае *m. fibularis brevis* теряет свою функцию и исчезает (Struthioniformes, Rheiformes, Casuariformes, Podicipediformes, Scopidae, Ciconiidae, Threskiornithidae, Phoenicopteridae, Aramidae, Otidae, Burhinidae, Rostratulidae, Haematopodidae, Charadriidae, Scolopacidae, Recurvirostridae, Chionidae). Он исчезает также в случае, когда нагрузка на сустав столь минимальна, что тот не нуждается в дополнительной стабилизации (Glareolidae, Sterninae, Rynchopidae, Pterocletidae, Caprimulgidae).

Подведение конечностей под тело у архозавров привело к тому, что основная нагрузка при толчке стала ложиться на центральные пальцы – 3-ий и соседние с ним 2-й и 4-й. 5-ый палец постепенно исчез, а 1-ый у наиболее вероятной предковой для птиц группы – Theropoda – был, в противоположность птицетазовым динозаврам, противопоставлен передним. Таким образом, в исходной для птиц анизодактильной стопе противопоставление 1-го пальца свидетельствует о ранней адаптации стопы к охватыванию ветвей (или схватыванию жертвы), а численное преобладание направленных вперед пальцев – об адаптации к выполнению толчков, т. е. к бегу и прыжкам, усилие при которых может передаваться только через передние пальцы. Противопоставление 1-го пальца передним трем, по-видимому, уже у архозавровых предков птиц обусловило расщепление единого длинного сгибателя пальцев на длинный сгибатель передних пальцев и длинный сгибатель заднего пальца. Между их конечными сухожилиями сохранилась связь посредством сухожильной перемычки *vinculum tedineum flexorium*, неравноценность которой (изолированное сокращение длинного сгибателя заднего пальца приводит к сгибанию всех пальцев) объясняется более выгодным топографическим расположением брюшка упомянутого мускула и необходимостью избежать ненужного сгибания заднего пальца при толчке. Близка к анизодактильной и не всегда достоверно отличима от нее синдактильная стопа, в которой слияние оснований передних пальцев приводит их в плоскость, перпендикулярную продольной оси ветви, так что вместе с задним пальцем они все (а не только 3 палец) формируют эффективное охватывающее кольцо. Такая

стопа характерна для многих древесных птиц (Caprimulgidae, Bucerotidae, Phoeniculidae, Upupidae, Todidae, Momotidae, Meropidae, Alcedinidae, Eurylaimidae, Dendrocolaptidae, Furnariidae, Formicariidae, Pipridae, Hirundinidae, Troglodytidae, Mimidae, Bombycillidae, Vangidae, Vireonidae). Зигодактильная конфигурация, при которой 1-й и 4-й пальцы направлены назад, а 2-й и 3-й – вперед, эволюционировала также как приспособление для охвата ветвей. У попугаев, кукушковых и примитивных дятлообразных зигодактилия объединяет пальцы в равноценные группы и тем самым составляет из них максимально эффективную «клешню». Толчком к приобретению зигодактилии, по-видимому, послужила адаптация к свешиванию с ветки вперед, чтобы дотянуться до насекомого или плода. При лазании, зигодактильная стопа дятлов (Picidae) и дятловых попугайчиков (*Micropsitta*) преобразуется в эктроподактильную за счет поворота 4-го пальца на линию главного натяжения, возникающего при подвешивании тела к стволу при помощи когтя. Семизигодактильная стопа Pandionidae, Musophagidae, Strigidae, Leptosomatidae, в которой 4-й палец может переводиться из краниального анизодактильного положения в каудальное зигодактильное, обеспечивает возможность попеременного использования двух конфигураций пальцев, что повышает функциональный потенциал стопы. Отведенный латерально 4-й палец позволяет турако охватывать ветвь при передвижении вдоль нее, а расположенные симметрично пальцы сов и скопы позволяют надежно охватить наибольший участок тела скользкой или верткой жертвы в условиях плохой видимости и вне зависимости от положения последней. Альтернативой зигодактильной охватывающей стопе служит гетеродактильная стопа трогонов, в которой 1-й и 2-й пальцы направлены назад, а 3-й и 4-й – вперед. Уникальность конфигурации объясняется особым сценарием ее приобретения (см. гл.7). Пампродактильная стопа, в которой все 4 пальца направлены вперед, причем 1-й палец лежит медиальнее 2-го (Apodidae, Steatornithidae, *Micropsitta* при карабкании), является приспособлением для подвешивания, ибо все пальцы эффективно противостоят силе, стремящейся оторвать птицу от вертикальной поверхности. Стопа птиц-мышей, в которой перемещением 1-го и 4-го пальцев последовательно достигаются анизо-, зиго- и пампродактильные конфигурации, заслуживает особого названия – вариодактильная стопа (от лат. varius – разный, различный, разнообразный и греч. dactylus – палец). В ход пускается наиболее эффективная конфигурация в отношении объекта схватывания в данный момент. Исчезновение заднего пальца (некоторые Tinamiformes, Rheiformes, Casuariiformes, некоторые Diomedidae, Pelecanoididae, Turnicidae, Otidae, Haematopodidae, некоторые Charadriidae, Burhinidae, некоторые Laridae и Alcidae, некоторые Pteroclididae) в связи с потерей им биологической роли (приспособление к бегу или утрата стопой функции ох

вата), а также необходимость облегчения дистальных звеньев конечности привели к образованию тридактильной стопы. Этими же причинами вызвана редукция и 2-го пальца в дидактильной стопе *Struthio camelus*, Ergilornithidae). Однажды эволюционировав в связи с какой-либо адаптацией, упомянутые конфигурации пальцев стопы могут быть использованы и для других, и упомянутая адаптация, в свою очередь, может быть достигнута разными путями. Поэтому мы предлагаем при рассмотрении задних конечностей птиц отказаться от простой их подгонки под ту или иную функциональную категорию (плавательные, ходильные, бегательные и т. п.). Более рациональным и информативным представляется путь, в котором прежде всего указывается предполагаемая предковая конфигурация, а затем причины и характер изменений, приведших к современному состоянию. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев связаны не только с упомянутыми конфигурациями пальцев стопы, но и со способом использования каждой конкретной конфигурации.

С некоторыми изменениями (Vd, X и XII типы следует рассматривать как вариации в рамках I типа; тип Vc, ошибочно выделенный Гадовым (Gadow, 1896) для колибри, целесообразно заменить на имеющийся у *Coraciiformes*, включая сюда и IX подтип Гадова) мы предлагаем сохранить классификацию, предложенную Гадовым. Все 12 выделенных им типов восходят к I-му (рис.1).

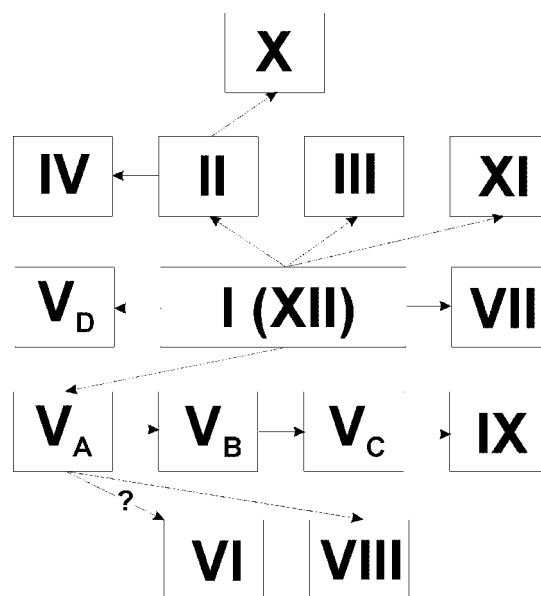


Рис.1. Генезис типов взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев у птиц

## Глава 7. Опыт морфо-функционального анализа задних конечностей некоторых групп птиц в приложении к вопросам их эволюции

### Вторичен ли удлинённый 1-ый палец якан?

Сухожилие короткого сгибателя заднего пальца у яканы перехватило продолжение сухожилия его длинного сгибателя, потерявшего связь со своим мускулом. Только *Jacaniidae* среди *Charadriiformes* обладают нормально развитым 1-м пальцем, в остальных же семействах он либо отсутствует (*Haematopodidae*, *Burhinidae*), либо слаб и имеет тенденцию к исчезновению (все остальные). Редукция заднего пальца в отряде сопровождается утратой связи конечного сухожилия длинного сгибателя 1-го пальца с его рудимен

том, причем таковое зачастую опережает полную утрату пальца (Stercorariidae, Laridae, Alcidae) (Hudson et al., 1969). *M. flexor hallucis brevis*, напротив, сохраняется даже в случае полного исчезновения заднего пальца (Alcidae). По-видимому, задний палец предка якан претерпел редукцию, типичную для большинства современных Ржанкообразных, а необходимость увеличения площади опоры при освоении новой кормовой территории на плавающей растительности, потребовала от них его восстановления. *M. flexor hallucis brevis*, единственный сгибатель, сохранивший к тому времени связь с 1-м пальцем, принял на себя всю полноту его обслуживания. При этом задний палец якан приобрел необходимую независимость от передних пальцев в принятии нагрузки.

### **Морфо-функциональные аспекты гетеродактилии трогонов**

Вопрос о причинах возникновения гетеродактилии поднимался в работах прошлого (Bock & Miller, 1959), но убедительной и интересной функциональной трактовки связанных с ней морфологических перестроек мускулатуры дистальных элементов конечности найдено не было. Сравнительный анализ анатомии стопы трогонов показывает, что разворот 2-го пальца произошел в связи с необходимостью компенсации ослабленного 1-го пальца при захвате ветви. Слабый 1-ый палец, а также наличие гребешка на медиальном лезвии когтевого чехла 3-го пальца делают стопу трогона похожей на такую представителя *Carpimulgidae*. Это позволяет предположить, что предложенной Корзуном (1996) в эволюции трогонов стадии адаптивных преобразований с ключевой адаптацией к питанию плодами, срываемыми с подлета, и не объясняющей ослабления 1-го пальца, предшествовала козодоеподобная стадия (рис.2). Предок охотился на летающих насекомых, наиболее доступных для воздушной охоты в подпологовом пространстве тропического леса (А) и затем присаживался (вдоль или поперек с опорой на цевку) на расположенные тут же толстые ветви (П), которые в силу своей оголенности предоставляли прекрасные возможности обзора охотничьего пространства. На этой стадии произошло ослабление 1-го пальца, ставшего непригодным для охватывания ветви. В связи с переходом к фруктоядности птица была вынуждена переместиться в богатые плодами места (Б), что привело к необходимости

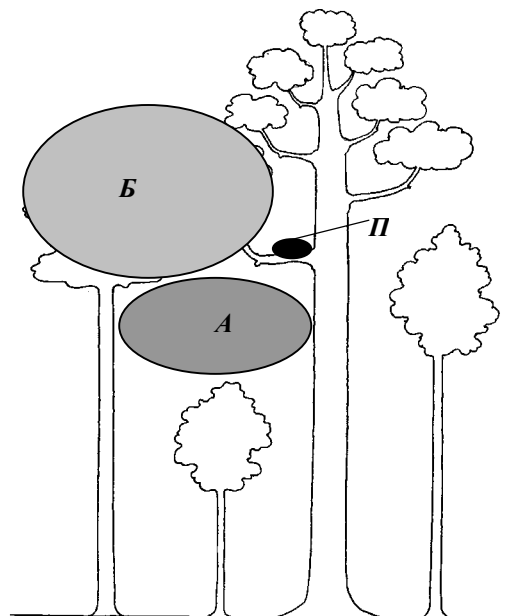


Рис.2. Схема, иллюстрирующая процесс приобретения трогонами гетеродактилии

присаживаться на более тонкие ветви. Это повлекло за собой восстановление утраченной хватательной функции, но уже за счет разворота 2-го пальца, который вкупе с 3-м уже у козодоя играет основную роль в фиксации стопы на ветке. С козодоеподобной стадией в эволюции трогонов можно связать и появление щетинкоподобных перьев вокруг клюва.

### **Специфика локомоторной адаптации воробьиных птиц**

Несмотря на глубочайшую адаптацию воробьиных к жизни в древесных кронах (никак не меньшую, чем у кукушек, попугаев или примитивных дятлообразных), их стопа осталась анизодактильной, и хотя зигодактилия со столь выгодной равноценностью створок "клешни" достигнута не была, зато неравноценность створок была компенсировала их лучшей управляемостью. У воробьиных птиц принципиально лучше, чем у большинства других птиц, развиты ядра мозжечка (Renggli, 1967), что освобождает их при движении в кроне от необходимости намертво фиксировать свое тело на ветвях. Они могут прыгать с ветки на ветку, а при прыжках сильнее нагружены передние пальцы, поэтому нет повода к повороту одного из них назад. К тому же в момент толчка передними пальцами задний палец не нагружен, а это значит, что он должен быть свободен от автоматического функционального блокирования с передними пальцами (этим, кстати, также может быть объяснено отсутствие винкулума у большинства воробьиных). Высокая энергетика обмена (Gavrilov, 1997) поставила воробьиных птиц перед проблемой облегчения тела, которая была частично решена за счет редукции мускулов цевки. Необходимостью экономии энергии объясняется также частичное замещение *m. extensor hallucis longus* эластичной экстензорной связкой и появление *lig. metatarsoplantare digiti 3* (см. гл. 8), обеспечивающей автоматической сгибание 3-го пальца при посадке на ветку. Более того, адаптация к передвижению в кроне прыжками с одновременной опорой на обе конечности позволила воробьиным избавиться от мускулов, работающих при одноопорных стадиях (*m. iliofemoralis externus*, *m. popliteus* и *m. ambiens*). Однако, активное использование конечностей не только для присады, но и для передвижения (даже акробатического лазания как, например, у славковых) в кроне сохранило архаичность устройства проксимальных отделов конечности. Это позволило большинству воробьиных (кроме таких специализированных групп, как тиранновые мухоловки и ласточки) спокойно передвигаться и по земле, не меняя при этом характера локомоции. Изменения, связанные с переходом к жизни на земле, затрагивают лишь коготь заднего пальца (Зиновьев, 1992), становящийся выпрямленным и удлинненным. Длина его связана с характером субстрата, ибо он увеличивает площадь опоры птицы и позволяет передвигаться по ковру из растительных остатков, не проваливаясь (ср. удлинение когтя 2-го пальца у

казуара, 1-го - у *Centropus* и всех когтей и пальцев у Jacanidae). Сведенные метатарзальные блоки, вторично ставшие практически параллельными, а также исходная адаптация конечности к работе в паре, делающая ее неэффективной для устойчивой опоры во время одноопорной стадии, явились причиной сохранения 1-го пальца у бегающих воробьиных (Alaudidae, Motacillidae). Он обеспечивает стопе большую площадь опоры, а, значит, и устойчивость при одноопорной стадии. Можно также допустить, что у глубоко адаптированных к жизни в кроне птиц, каковых представляют собой воробьиные, на редукцию 1-го пальца был наложен исходный запрет, связанный с необходимостью надежного обхватывания ветвей.

### **Специфика локомоторных адаптаций турако и кукушек**

Сравнительно-анатомический анализ строения тазовых конечностей показывает, что турако, по-видимому, являются наиболее примитивными в отряде. Об этом говорит самый полный среди Кукушкообразных набор мускулов задней конечности (Berger, 1960), а хорошее развитие *m. iliofemoralis externus*, постацетабулярной части *m. iliotibialis lateralis*, *m. ambiens*, *m. fibularis longus* и *m. popliteus* указывают на великолепные беговые качества и способность к использованию при передвижении одноопорной стадии. И действительно, турако исключительно легко бегают по ветвям, а направленный латерально в рамках семизигодактилии 4-ый палец обеспечивает их надежный хват. Большинство представителей Кукушковых использует способность к бегу по спутанной растительности (удлиненный и напоминающий шпору коготь 1-го пальца шпорцевых кукушек увеличивает площадь опоры стопы, тем самым создавая более надежную опору при передвижении по «ковру» из густо переплетенных ветвей кустарника), для поиска и выпугивания добычи (отсюда та легкость, с которой кукушки переходят к бегу по земле без изменения конструкции локомоторного аппарата, например, в случаях с *Cooua spp.*, *Geococcyx californianus*). Однако, постоянство зигодактилии, отсутствие *m. iliofemoralis externus* и исчезновение винкулюма указывают на большую специализированность кукушек, чем турако, к поперечному охвату ветви. Локализовав пищевой объект, кукушка тянется к нему, и направленные назад 1-й и 4-й пальцы обеспечивают эффективное противостояние силе тяжести, стремящейся повернуть птицу вокруг оси ветви вниз головой. Ослабление постацетабулярной части *m. iliotibialis lateralis*, исчезновение *m. iliofemoralis*, а также слабость *m. fibularis longus* у рода *Cuculus* (Berger, 1960) являются показателем отсутствия в их локомоции бега. Они избрали иную тактику охоты, при которой добыча высматривается птицей, неподвижно сидящей на ветке. Такая тактика эффективна в осветленных лесах с относительно многочисленным и однообразным сезонным кормом (Мальчевский, 1987).



## Глава 8. Автоматические механизмы

Адаптация к полету и, как следствие, требования высокой удельной мощности накладывают ограничения на увеличение веса тела у птиц. Поэтому для обеспечения локомоции они широко используют так называемые автоматические механизмы, действие которых осуществляется или вообще без использования силы мускулов, или за счет работы мускулов мускулов, не связанных прямо с функционирующей системой, причем автоматизм дает экономию как на аппарате управления, так и по затратам времени, ибо позволяет одним общим импульсом вызвать функциональный ответ нескольких систем. Задние конечности, наряду с челюстным и летательным аппаратами птиц, содержат большое число автоматических механизмов. Описываемая в данной работе связка (*lig. metatarsoplantare digiti tertii*), обнаруженная у всех исследованных нами Oscines (Зиновьев, 1993) участвует в автоматическом механизме, уникальное свойство которого заключается в его способности ограничивать сгибание метатарзофалангового сустава. Дело в том, что во время сна на насесте птица может слегка отклониться назад; в этом случае сила тяжести, пройдет позади метатарзофалангового сустава, угрожая согнуть последний, в результате чего птица опрокинется назад. Но его сгибанию препятствует натяжение обсуждаемой связки, которая одновременно сгибает первый межфаланговый сустав 3-го пальца, прижимая подотекку к насесту и тем самым повышает трение, предотвращая поворот (соскальзывание пальца). Такой механизм, который ограничивает сгибание метатарзофалангового сустава без сокращения мышц, а значит и без дополнительного нервного контроля, открыт впервые.

Приписываемое ретракторным эластичным связкам участие в замыкании "замка" между сухожилиями глубоких сгибателей пальцев и их сухожильными чехлами (Quinn, Baumel, 1990) вряд ли верно, ибо авторы упускают из вида силу реакции опоры, которая прилагается к вдавливающемуся в нее когтю и тянет сухожилие в обратном направлении с заведомо большей силой, нежели сравнительно слабые связки. Скорее всего, при сокращении длинных сгибателей эластичные связки натягиваются и «раздают» усилие главного сгибательного сухожилия, идущего к когтевой фаланге, маленькими порциями более проксимальным фалангам, тем самым обеспечивая более равномерное прижатие пальца к ветви.

## Заключение

За более чем 400-летнюю историю изучения задних конечностей птиц было накоплено богатое "поле" фактов. Однако, насколько плодотворным будет "возделывание этого поля", определяется не только богатством его "почвы", но и "способом возделывания" и "орудиями труда". Настоящая работа показала, что достаточно богатая "почва"

сравнительно-анатомических и экологических наблюдений при комплексном морфо-экологическом "способе возделывания" с применением биомеханического "орудия труда" приносит интересные, а главное, научно-обоснованные результаты при трактовке эволюции и морфологии аппарата двуногой локомоции птиц в связи с конкретными условиями их существования.

### ***Выводы***

1. Биомеханическая модель задней конечности птиц, в которой графический анализ распределения сил в условиях равновесия наложен на изображение скелета, представляет собой инструмент расшифровки функциональных свойств конструкции, чувствительный к тонким особенностям морфологии, позы и ориентации внешней силы; модель делает понятной множественность отдельных мышц и обещает служить ценным подспорьем в выявлении непосредственных следствий анатомических различий.
2. Отогнутые медиально шейка и головка бедра помогают активно сопротивляться тенденции крена туловища (пассивной аддукции конечности), порождаемой силой тяжести при опоре на одну конечность. Благодаря медиальному смещению центра тазобедренного сустава значительный абдукционный эффект приобретают мышцы-ретракторы бедра.
3. Специфические пронаторы бедра – подвздошно-вертельные мышцы – нейтрализуют возникающий наряду с абдукционным, побочный супинационный эффект мышц-ретракторов бедра.
4. Короткий малоберцовый мускул в типичных случаях представляет собой специализированный пронатор цевки; он позволяет сочетать ротационную подвижность стопы у обладателей широкого спектра ее использования с возможностью временной стабилизации интертарзального сустава при высоких нагрузках, сопутствующих энергичной двуногой локомоции.
5. Типы взаимодействия конечных сухожилий глубоких сгибателей пальцев понятны как видоизменения одного исходного ("первого") типа, возникшие в связи с необходимостью обслуживать определенные конфигурации птичьей стопы; изменчивые короткие разгибатели передних пальцев могут быть сведены к трем исходным мускулам.
6. Первый палец в стопе якан восстановлен из рудиментарного состояния в связи с переходом к передвижению на плавающей растительности.
7. В эволюции трогонов стадии адаптивных преобразований с ключевой адаптацией к питанию плодами, срываемыми с подлета, предшествовала козодоеподобная стадия.
8. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных предусматривает активное передвижение в кронах прыжками – с исключительной опорой на обе конечности, конструкция которых в связи с этим существенно упрощена.

9. Ключевая локомоторная адаптация турако и большинства кукушек сопряжена с бегом по ветвям кроны с поочередной опорой на каждую конечность.

***Список работ опубликованных по теме диссертации***

Зиновьев, А.В. О ранее неизвестной связке у воробьиных птиц и о механизме охвата ветви // Зоол. журн., 1993. – Т. 72. – Вып. 4. – С. 146-149.

Зиновьев, А. В. Некоторые адаптивные особенности связочно-мышечной системы задних конечностей клеста-еловика // Вопросы морфологии и экологии животных. – Тверь, 1997. – С. 48-52.