

**К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ГЕТЕРОДАКТИЛИИ
У ТРОГОНОВ (AVES: TROGONIFORMES)**

А.В.Зиновьев

Тверской государственный университет, Россия

Большинством авторов признается, что наиболее распространенной и, по всей видимости, исходной для птиц (в частности, встречающейся уже у Archaeopteryx) является анизодактильная стопа, в которой II, III и IV пальцы направлены вперед, а I - назад (Bock, Miller, 1959; Raikow, 1985). Однако, I палец археоптерикса относительно короток и приподнят над уровнем передних (Beer de, 1954; Ostrom, 1974), что делает его стопу не очень эффективной для схватывания веток. Очевидно, что для формирования эффективной охватывающей стопы необходимо придать ее противопоставленным пальцам равноценность створок клешни. У современных птиц это достигается двумя способами:

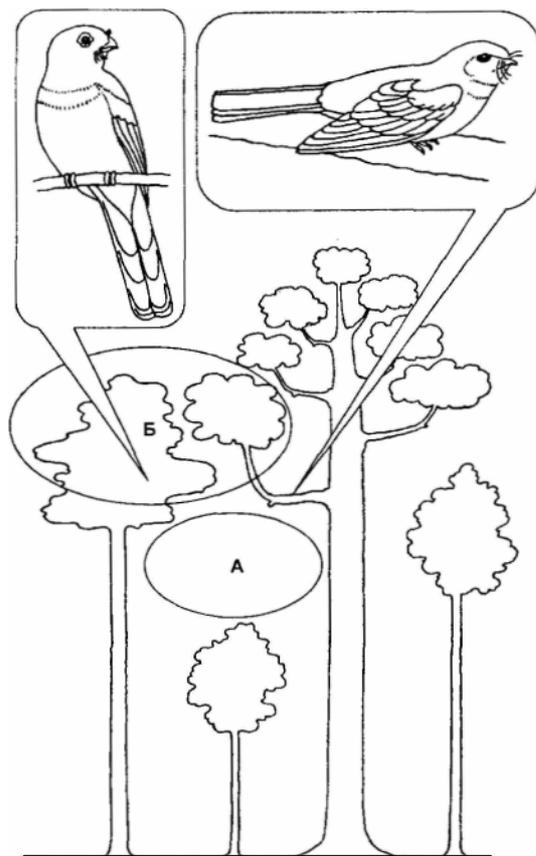
1) удлинением заднего пальца с сохранением исходной анизодактильной стопы (Ardeidae, Accipitridae, Falconidae, Megapodiidae, Columbidae, Opisthocomidae, Strigiformes, Trochilidae, Coraciiformes (искл. Brachypieraciidae), Passeriformes);

2) приобретением изодактилии, т. е. разворотом одного из передних пальцев в помощь заднему. Если разворачивается IV палец, то такая стопа называется зигодактильной (Psittaciformes, Cuculidae, Piciformes) или, в случае если птица может переводить означенный палец по выбору как вперед, так и назад, семизигодактильной (Pandionidae, Musophagidae, Strigidae, Leptosomatidae). Если разворачивается II палец, то такая стопа называется гетеродактильной (Trogoniformes).

Бок (Bock, Miller, 1954) указал на то, что в принципе безразлично, разворотом какого из передних пальцев, II или IV, будет достигнута изодактилия, а значит, выбор между зиго- и гетеродактилией, по его мнению, но многом случаен. Однако нетрудно заметить, что разворот IV пальца произошел и, по всей видимости, независимо, у представителей 6 отрядов птиц, в то время как разворот II пальца уникален для трогонов. Настоящая работа показывает, что приобретение трогонами гетеродактильной стопы могло быть предопределено морфо-экологической специализацией их предка.

Анизодактильная стопа африканского ширококрота (Coraciiformes: Coraciidae) была выбрана нами в отношении к гетеродактильной стопе трогона не случайно. Исследованиями ряда авторов (Feduccia, 1975; Maurer, Raikow, 1981; Sibley, Ahlquist, 1972) было показано близкое родство Coraciiformes и Trogoniformes, а также то, что представители сем. Coraciidae обладают той наименее специализированной стопой, которая, по всей видимости, могла бы считаться исходной для более специализированных стоп представителей других семейств Coraciiformes и трогонов.

При внешнем осмотре заметна общая слабость задней конечности трогона по сравнению с таковой ширококрота. Наблюдения в природе показывают, что если ширококрит может активно передвигаться по ветвям или прыгать по земле, то трогон использует задние конечности лишь для присаживания на ветви. Его конечности настолько малы, что практически полностью скрыты под оперением. В стопе трогона наблюдается явное ослабление I пальца. Он не только значительно короче всех остальных (у ширококрота он равен по длине II пальцу), но даже несколько приподнят над их уровнем и смещен латерально. Другой отличительной чертой стопы трогона является хорошее развитие медиальных боковых рубчиков когтевых чехлов направленных вперед пальцев (наилучшим образом таковой развит на III пальце).



Причины ослабления I и разворот ему в помощь II пальца (т. е. приобретение гетеродактилии) у трогонов находят удивительно простое и рациональное объяснение, если принять во внимание строение стопы и образ жизни представителей сем. *Caprimulgidae*

(*Caprimulgiformes*).

Утрата стопой последних способности к схватыванию вследствие перехода к сидению вдоль достаточно толстых ветвей с опорой на грудь и цевку привела к значительному ослаблению у них не только I пальца, но и всей задней конечности. Как и трогоны, козодои имеют увеличенное медиальное лезвие когтевого чехла III пальца, которое у них

несет насечки, гребешок, позволяющий эффективнее цепляться за неровности ветки и тем самым предотвращать латеральное соскальзывание стопы.

Отмеченные общие черты в строении задней конечности трогона и козодоя могут служить косвенным указанием на существование в истории трогонов эпизода, связанного с адаптацией к использованию для насеста крупных ветвей. Это позволяет предположить, что предложенной Корзуном (Корзун, 1996) стадии адаптивных преобразований с ключевой адаптацией к питанию плодами, срываемыми с подлета и не объясняющей ослабления I пальца, предшествовала козодоеподобная стадия. Предок, подобно современным козодоям, охотился на летающих насекомых, наибо-

лее доступных для воздушной охоты в подпологовом пространстве тропического леса (рис.: зона А) и затем присаживался (вдоль или поперек с опорой на цевку) на расположенные тут же толстые ветви, которые в силу своей оголенности предоставляли прекрасные возможности обзора охотничьего пространства. На этой стадии произошло ослабление I пальца, ставшего непригодным для схватывания ветви и увеличение медиального лезвия когтевого чехла III пальца. Затем, в связи с переходом к фруктоядности, птица была вынуждена переместиться в богатые плодами мест (рис.: зона Б), что привело к необходимости присаживаться на более тонкие ветви. Это повлекло за собой восстановление утраченной хватательной функции, но уже за счет разворота II, а не IV пальца. Дело в том, что именно II палец вкуче с III ответственен у сидящего козодоя за фиксацию стопы на ветви. С козодоеподобной стадией в эволюции трогонов можно связать и появление у них щетинкоподобных перьев вокруг клюва. В настоящее время они служат для защиты от растекания мякоти плодов, у предка же они, возможно, защищали глаза от повреждения при ловле насекомых подобно тому, как наблюдали Коновер и Миллер (Conover, Miller, 1980) в эксперименте над эмпидонаксом Трейла (*Empidonax traillii*: Tyrannidae).

Таким образом, приобретение трогонами гетеродактильной стопы не случайно, а предопределено наличием в их эволюции козодоеподобного предка. Переход последнего от сидения вдоль толстых ветвей к схватыванию более тонких при смене питания летающими насекомыми на питание плодами с подлета потребовал компенсации ослабленного I пальца. Такая была достигнута разворотом II пальца потому, что он наряду с III уже у предка играл основную роль в фиксации стопы на ветви.

Литература

- Корзун Л.П. Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфо-функциональные особенности их челюстного аппарата // Зоолог. ж. 1996. Т.75, Вып. 9. С. 1382-1393.
- Beer G.de. *Archaeopteryx lithographica*. A study based on the British Museum specimen // London: British Museum of Natural History Publ., 1954. P. 1-68.
- Bock W.J., Miller W.deW. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // Amer. Mus. Novitat., 1959. V. 1931. P. 1-45.
- Conover M.R., Miller D.E. Rictal bristle function in willow flycatcher // Condor, 1980. V. 82. №. 4. P. 469-471.
- Fedducia A. Morphology of the bony stapes (columella) in the Passeriformes and related groups: evolutionary implications // Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ., 1975. V. 63. P. 1-34.
- Maurer D.R., Raikow R.J. Appendicular myology, phylogeny, and classification of the avian order Coraciiformes (including Trogoniformes) // Ann. Carn. Mus. Nat. Hist., 1981. V. 50 No. 18. P. 417-434.
- Ostrom J.H. *Archaeopteryx* and the origin of flight // Q. Rev. Biol. 1974. V. 49. P. 27-47.
- Raikow R.J. Locomotor system // Form and function in birds /eds. King A. and McClelland J.N. New York-London: Acad. Press, 1985. V. 3. P. 57-146.

Sibley C.G., Ahlquist J.F. A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds // Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., 1972. V. 39. P. 1-276.

**ON THE ORIGIN OF HETERODACTYLY IN TROGONS
(AVES: TROGONIFORMES)**

A.V. Zinoviev

The hypothesis of the origin of the unique among birds heterodactyl foot in trogons is proposed. A number of peculiarities in the foot structure of trogons show that the acquisition of heterodactyly was due to the presence of the nightjar-like stage in their evolution. The transition from sitting along thick branches to perching on thinner ones on the course of the diet shift from catching flying insects onto picking fruits in flight has caused the reversion of the second toe to compensate the earlier weakened hallux.