

УДК 598.274

АППАРАТ ДВУНОГОЙ ЛОКОМОЦИИ КУКУШКООБРАЗНЫХ (CUCULIFORMES): СЦЕНАРИЙ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

© 2007 г. А. В. Зиновьев

Тверской государственной университет, Тверь 170002, Россия

e-mail: m000258@tversu.ru

Поступила в редакцию 10.04.2006 г.

На основе морфо-экологического анализа сравнительно-анатомических данных по морфологии задних конечностей кукушкообразных реконструирован сценарий адаптивной эволюции их аппарата двуногой локомоции. Возможную предковую стадию демонстрирует гоацин, конечность которого содержит наиболее полный набор мускулов и имеет анизодактильную стопу, хотя и несет некоторые черты специализации к поперечному охватыванию насеста. Турако, иллюстрирующие следующую стадию в сценарии, несмотря на выраженную арбореальность, сохраняют предковые черты в строении задней конечности; значительным изменениям подвергается лишь стопа, IV палец которой приобретает способность отводиться вбок для лучшего захвата ветви при передвижении вдоль нее. Эволюция кукушек шла по пути специализации к передвижению в кронах с поперечным охватом насеста обеими конечностями и дотягиванием до кормового объекта. Это привело к закреплению в рамках зигодактилии каудального разворота IV пальца, начавшегося у турако, и исчезновению ряда мускулов, участвующих в одноопорных стадиях. Так называемые бегающие кукушки Старого и Нового Света, возвратившиеся к предковому типу локомоции, сохранили черты указанной арбореальной специализации.

Кукушкообразные, согласно наиболее используемому на настоящий момент классификациям (Peters, 1940; Wetmore, 1960; Morony et al., 1975; Howard, Moore, 1991), включают в себя два семейства – бананоедов или турако (Musophagidae) с 20 видами 6 родов и кукушковых (Cuculidae) с 129 видами 38 родов. Кроме того, в последнее время в этот же отряд принято включать гоацина (*Opisthocomus hoazin* Muller), загадочную во многих отношениях птицу, образующую одно семейство с одним родом и видом (Hedges et al., 1995; Mindell et al., 1997; Sibley, Ahlquist, 1990). Разнообразие мнений в отношении классификации кукушкообразных, наиболее ярко проявляющееся в дебатах относительно включения в них турако и гоацина, указывает на продолжающиеся попытки приблизиться к естественной (т.е. отражающей эволюционную историю) классификации группы с использованием признаков разного количества и качества. Если ранние классификации основывались на одном или небольшом числе признаков (Nitzsch, 1840; Lilljeborg, 1886; Goodchild, 1891), то в последних, благодаря достижениям компьютерной техники, они исчисляются сотнями (см. обзор в Hughes, 2000). Полученные в результате кладограммы являются ценным источником информации для изучения адаптивной эволюции группы. Однако несмотря на то, что при подборе признаков и их поляризации учитывается функциональная информация, целостная картина адаптивной эволюции группы обычно остается “за кадром”.

Реконструкция этой картины невозможна без анализа таких функционально высокоинформативных узлов костно-мышечной системы организма, какими являются, например, челюстной аппарат и пояса конечностей. Морфофункциональный подход к анализу этих узлов с применением биомеханического метода уже успешно рекомендовал себя при изучении адаптивной эволюции ряда групп птиц (Юдин, 1957, 1965; Курочкин, 1968; Держинский, 1972, 1977; Сыч, 1999; Зиновьев, 1999, 2006; Держинский, Корзун, 2004 и др.). Настоящая работа продолжает серию указанных работ и призвана на основе морфофункционального анализа задних конечностей кукушкообразных очертить пути адаптивной эволюции их аппарата двуногой локомоции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили оригинальные и литературные данные по остеологии и мускулатуре задних конечностей представителей отряда Cuculiformes. В качестве сравнительного материала использовали данные по морфологии задних конечностей птиц других отрядов, список которых из-за ограниченного объема статьи мы не приводим; за ним, а также за ссылками на многочисленные литературные источники, мы отсылаем читателя к другой нашей работе (Зиновьев, 1999).

В ходе исследования мы использовали традиционную и широко признанную классификацию (Morony et al., 1975), а для анализа адаптивной эволюции – кладограмму Хафса (Hughes, 2000) как наиболее полно и компромиссно, на наш взгляд, отражающую современное состояние филогенетической истории кукушкообразных. В названиях анатомических структур мы следовали *Nomina Anatomica Avium* (1993) и правилам латинской грамматики. Русские названия птиц даны по Бёме и Флинту (1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем приступить к анализу адаптивной эволюции отряда, необходимо удостовериться, что таковой является естественной группой, т.е. монофилетичен или, по меньшей мере, состоит из нескольких так называемых сестринских групп (sister groups). И хотя классификации (Peters, 1940; Wetmore, 1960; Howard, Moore, 1991), в которых в отряд кукушкообразные помещены семейства турако и кукушек, остаются основой для многих современных таксономических построений, подобное объединение двух семейств далеко не бесспорно. Основываясь на результатах гибридизации ДНК, турако и кукушки были помещены (Sibley, Ahlquist, 1990) не только в разные отряды, но и надотряды (*Strigimorphae* и *Cuculimorphae*, соответственно) внутри парвкласса *Passerae*, в то время как гоацин оказался в отряде *Cuculiformes*. Следует заметить, что методика упомянутых авторов не идеальна (критику см. у Мауг, Бок, 1994) и к результатам ее следует относиться осторожно. Во всяком случае, значительно более приемлемая, на наш взгляд, классификация кукушек и их ближайших родственников, хорошо согласующаяся не только с морфологическими, но и с поведенческими данными, была получена Хафсом (Hughes, 2000). В ней турако и гоацин помещены в отдельные семейства внутри отряда *Opisthocomiformes*, в то время как семейство Кукушковые размещено в отряде *Cuculiformes*. Именно ее (в графическом выражении, рис. 1), как отражающую наши представления об адаптивной эволюции двуногой локомоции кукушкообразных, мы будем придерживаться в последующих рассуждениях.

За более чем 140 лет (Garrod, 1873) исследований накоплен изрядный массив информации по морфологии задних конечностей кукушек, турако и гоацина (Garrod, 1874, 1875; Beswick, 1976; Beddard, 1885, 1898, 1901; Shufeldt, 1886, 1886a, 1901, 1909; Rycraft, 1903; Larson, 1930; Hudson, 1937; Engels, 1938; Lowe, 1943; Berger, 1952, 1953, 1954, 1955, 1960; Verheyen, 1956; Seibel, 1988; Сыч, 1988; Hedges et al., 1995; Hughes, 2000). В указанных работах исследованиям подверглись представители 33 из 38 родов кукушек, 6 из 8 родов тура-

ко и единственный вид рода *Opisthocomus*. И хотя работы сильно разнятся по степени детальности, накопленного материала оказывается достаточно для реконструкции адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции кукушек и их ближайших родственников.

Зигодактилия

Одной из характерных особенностей кукушек является зигодактильная стопа, в которой II и III пальцы направлены вперед, а I и IV – назад. Подобная конфигурация встречается также и в других группах, например у *Psittaciformes* и *Piciformes*. Зигодактильная стопа, несомненно, является производной от исходной, а именно, от анизодактильной стопы (I, II и IV пальцы направлены вперед, а I – назад), широко распространенной в классе *Aves* у различных адаптивных форм и встречавшейся уже у археоптерикса (Bock, Miller, 1959; Raikow, 1985). Не вызывает сомнений также, что подобная конструкция является приспособлением для охвата ветвей. У попугаев, кукушковых и примитивных дятлообразных зигодактилия объединяет пальцы в равноценные группы и тем самым составляет из них максимально эффективную “клевню”. Толчком к этому, по-видимому, послужила адаптация к свешиванию с ветки вперед, чтобы дотянуться до насекомого или плода (Зиновьев, 1999). Зигодактильная стопа не является приспособлением к карабканию по стволам деревьев, как это ранее считалось. Это утверждение обосновывается тем фактом, что направленные назад пальцы не могут давать сколько-нибудь ощутимого преимущества, ибо основная нагрузка, предотвращающая отрыв дятла от дерева, приходится на передние пальцы. Задние пальцы при этом остаются без нагрузки, что у некоторых видов дятлов (*Picoides*, *Dinopium*, *Geniculus*, *Sasia*) подталкивает I палец к редукции, а IV – к повороту вперед, на линию главного натяжения, возникающую при подвешивании тела к стволу при помощи когтя (Зиновьев, 1999). Наблюдения показывают, что при карабкании дятлы и дятловые попугайчики (*Micropsitta*) стремятся развернуть IV (эктроподактилия), а иногда вместе с ним и I палец вперед.

Интересно, что турако показывают возможный путь приобретения зигодактилии кукушками. Их стопа имеет семизигодактильную конфигурацию, при которой IV палец может переводиться из краниального положения, свойственного анизодактильной стопе, в каудальное. Это обеспечивает попеременное использование двух конфигураций пальцев, что повышает функциональный потенциал стопы. У турако, в частности, отведенный латерально IV палец позволяет надежно охватывать ветвь при передвижении вдоль нее (Зиновьев, 1999) (рис. 2).

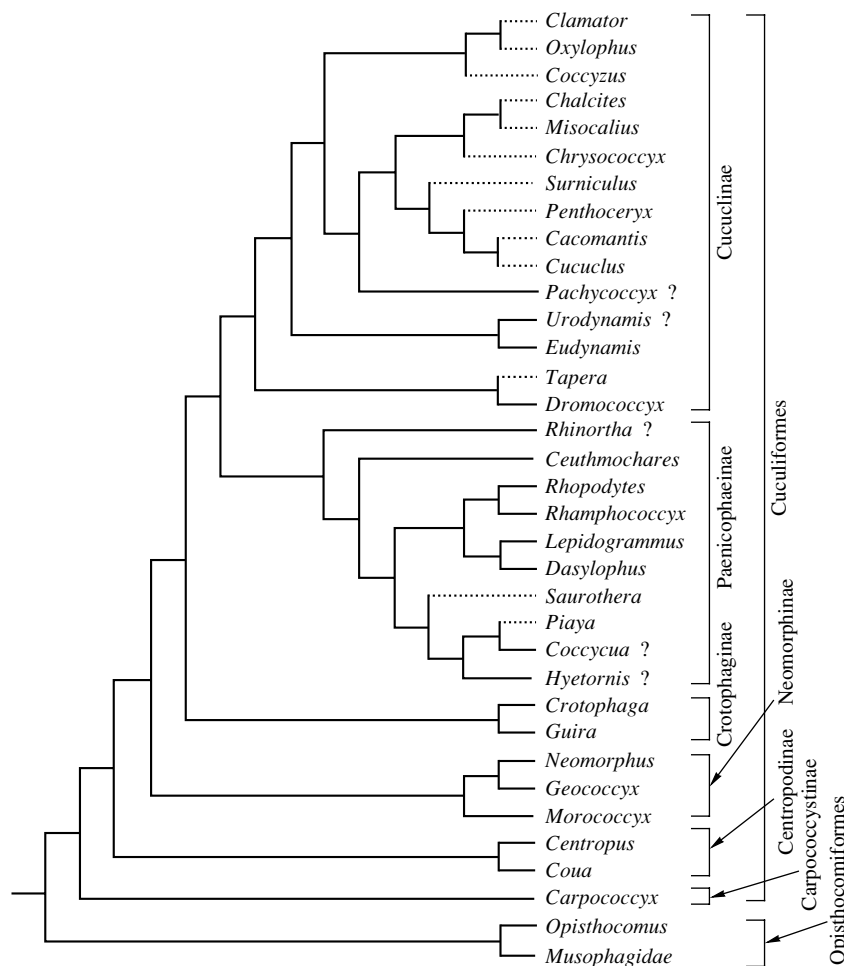


Рис. 1. Состояние *m. iliofemoralis* у кукушек и их ближайших родственников. Данные нанесены на оптимальную кладограмму филогении кукушек (Hughes, 2004, с изменениями), базирующуюся на 135 остеологических признаках и использующую турако и гоацина в качестве внешних групп. Прерывистой линией обозначены рода, исследованные представители которых не имеют *m. iliofemoralis*; знаки вопроса указывают на отсутствие данных.

И, наконец, на то, как выглядела стопа отделенных предков кукушек, может указывать гоацин, рассматривавшийся с момента своего описания Мюллером (Muller, 1776) как представитель Galliformes и помещенный Петерсом (Peters, 1934) в монотипическое семейство Opisthocomidae. Однако накопленные с тех пор данные по остеологии (Verheyen, 1956; De Queiroz, Good, 1988), миологии (Stegmann, 1978; Сыч, 1988; McKittrick, 1991; Korzun et al., 2003) и биохимии (обзор см. у Hughes, 2000) указывают на отсутствие родства гоацина с курообразными и на наличие такового с кукушками, в частности, с турако. При этом анизодактильная стопа, которая так долго мешала установить связь гоацина с кукушками, как нельзя лучше соответствует тому исходному состоянию, с которого кукушки “стартовали”, приобретает зигодактилию через семизигодактильную стадию туракоподобного предка. Интересно, что *Foro panarium* из нижнего миоцена Вайоминга имеет череп, напоминающий таковой гоацина, в

то время как посткраниальный скелет имеет черты турако (Olson, 1992).

Скелет и мускулатура

Если приведенные выше рассуждения о приобретении кукушками зигодактильной стопы от анизодактильной гоациноподобного предка через семизигодактильную туракообразного (рис. 2) верны, то скелет и мускулатура задних конечностей, очевидно, должны сохранить следы этого процесса, а также указывать на конкретные адаптации отдельных групп.

Несмотря на то, что гоацин, несомненно, является специализированной формой (единственная листовидная птица, ферментирующая зеленую массу в зобу) и вряд ли может точно соответствовать некоему предку, давшему начало турако и кукушкам, в строении задних конечностей он, тем не менее, соответствует предполагаемому анце-

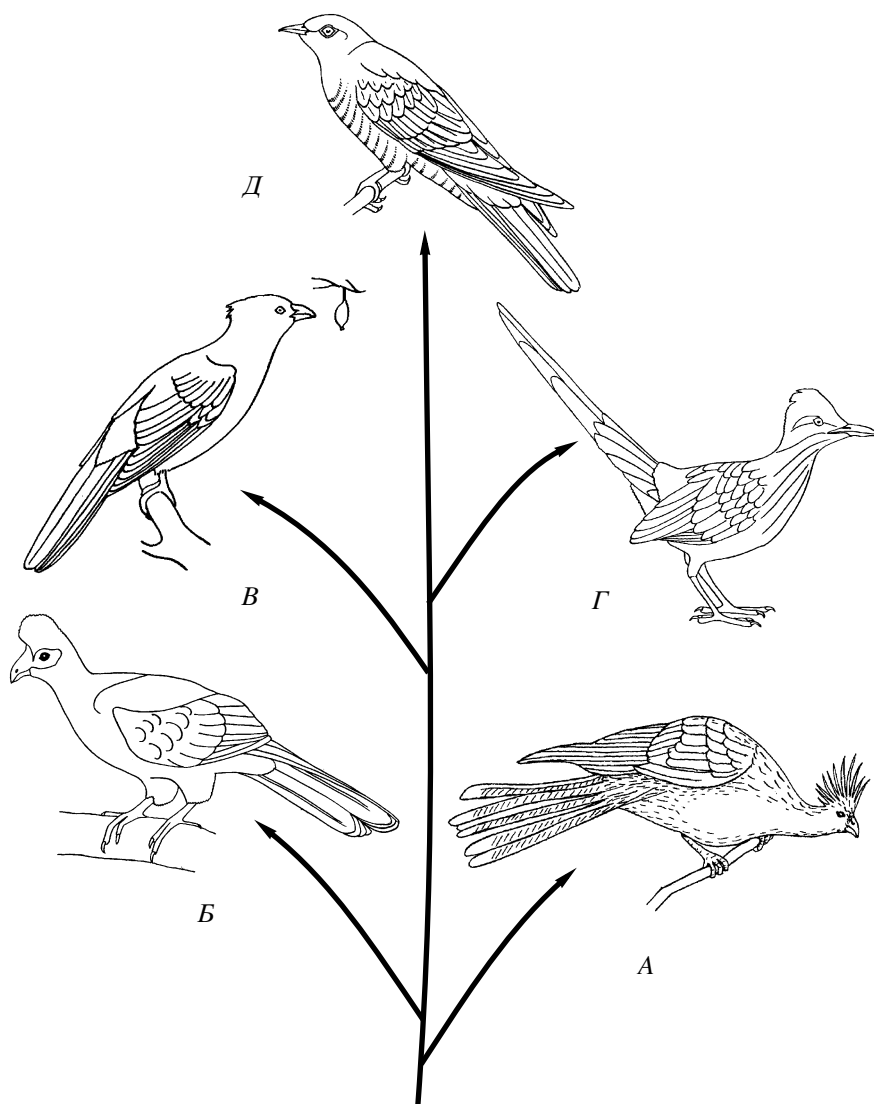


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая предлагаемый в настоящей работе сценарий адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции кукушкообразных и их ближайших родственников: А – гоациноподобная стадия, Б – туракоподобная стадия, В – общий предок кукушек, Г – бегающие кукушки Старого и Нового Света, Д – Cuculinae (комментарии см. в тексте).

стральному типу (рис. 2А). Во всяком случае, даже будучи преимущественно древесной птицей, гоацин сохранил практически полный набор мускулов задних конечностей, что характерно, как это справедливо заметил еще Хадсон (Hudson, 1937), для предковых, менее специализированных форм. Единственной “утратой”, связанной с адаптацией к охватыванию насеста, в данном случае ветвей, оказался *vinculum tendinum flexorum*, который связывает конечные сухожилия *m. flexor perforatus digiti 3* и *m. flexor perforans et perforatus digiti 3* (таблица). Его исчезновение обеспечивает возможность независимого сгибания 2 и 3 фаланг III пальца, что важно для более точной подстройки его под охватываемую поверхность (Зиновьев, 1999, 2006), в данном случае ветви. Присутствие мускулов, ответственных за поддержание тела в

момент одноопорной стадии (Зиновьев, 1999), указывает на сохранение гоацином предкового типа локомоции с попеременным использованием конечностей, а превосходная степень развития мускулов, отмеченная еще Бесвиком (Beswick, 1876), – на активную локомоцию в кронах с использованием задних конечностей.

Если гоацин показывает, как предки кукушек могли попасть в кроны, сохранив архаичный набор мускулов, то турако (рис. 2Б) демонстрирует одну из ступеней их последующей специализации к освоению крон (перечисление черт глубинного морфологического сходства турако с гоацином см. в работе Хафса (Hughes, 2000: стр. 287)). При взгляде на таблицу видно, что турако теряют два мускула из 14 составных расширенной мускульной формулы Гаррода. Это *m. ilirotrochantericus*

Состояние компонентов расширенной мускульной формулы Гаррода у гоацина, турако и кукушек

Семейство	Мускульная формула													
	A	B	C	D	E	F	G	M	M1	N	X	Y	Am	V
Opisthocomidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Musophagidae	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cuculidae	+	+ -	-	-	- +	+	+	+	+	+	+	+	+	-

Примечание. A – m. caudofemoralis, B – m. iliofemoralis, C – m. ilirotrochantericus medius, D – m. iliofemoralis externus, E – m. iliofemoralis internus, F – m. plantaris, G – m. popliteus, M – m. fibularis longus, M1 – tendo cranialis m. fibularis longi, N – m. fibularis brevis, X – m. flexor cruris lateralis, Y – pars accessoria m. flexoris cruris lateralis, Am – m. ambiens, V – vinculum tendinum flexorum: “+” – присутствует, “-” – отсутствует, “+ -” – присутствует у большинства представителей, “- +” – отсутствует у большинства представителей.

medius и m. iliofemoralis internus. Оба мускула слабы и играют минимальную роль в управлении конечностью уже у считающихся архаичными Galliformes, так что их исчезновение у турако не указывает на какую-то яркую специализацию. К тому же m. ilirotrochantericus medius у птиц часто сливается с более мощным синергистом m. ilirotrochantericus cranialis, так что его реальное исчезновение у турако находится под вопросом. Следовательно, мускулатура задних конечностей турако не показывает какого-либо серьезного изменения в сравнении с таковой гоацина. Более того, мы находим у турако vinculum, отсутствующий у гоацина. Это, с одной стороны, лишней раз показывает, что гоацин является специализированным видом, утратившим винкулюм при приспособлении к более эффективному поперечному охватыванию ветви. С другой стороны, этот факт указывает на турако как на птиц, сохранивших в кронах практически без изменения предковый тип локомоции с попеременной опорой на каждую конечность. В этом случае при толчке винкулюм важен для согласованного противостояния несколькими мышцами силам, стремящимся перерезать III палец (Зиновьев, 1999). Указанные выводы подтверждаются полевыми наблюдениями: бег турако вдоль ветвей в кронах практически не отличим от такового по земле (Л.П. Корзун, личное сообщение). Основные изменения, как уже было отмечено выше, затронули их стопу, ставшую семизигодактильной.

Строка в таблице, относящаяся к Cuculidae, указывает на потерю всеми его представителями m. iliofemoralis externus, присутствующего в предыдущих группах. Слабый или сливающийся с более сильным m. ilirotrochantericus caudalis у большинства птиц, этот мускул в дифференцированном виде абдуцирует бедро и своим развитием, таким образом, может указывать на определенные аспекты локомоторной специализации (Зиновьев, 1999).

С применением биомеханического метода исследования нами (Зиновьев, Держинский, 2000) ранее было показано, что абдукция бедра необходима для противостояния силе тяжести, стремя-

щейся аддуцировать бедро опорной ноги во время одноопорной стадии. Верность данного вывода была подтверждена обширными сравнительно-анатомическими данными (Зиновьев, 1999), которые показали исчезновение мускула у подавляющего большинства птиц, не использующих в локомоции одноопорных стадий. Это, в частности, касается многих древесных видов, которые либо передвигаются в кронах прыжками, либо просто охватывают насест обеими конечностями (например, Accipitridae, Strigiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Piciformes, Passeriformes). Виды, утратившие m. iliofemoralis externus, могут сохранять способность к ходьбе и даже бегу с одноопорными стадиями, поскольку абдуцирующий эффект на бедро производит m. ilirotibialis lateralis, а также его ретракторы: mm. puboischiofemorales, mm. flexores crures, m. iliofemoralis и m. caudofemoralis. Наглядным примером могут служить воробьиные птицы, принадлежащие к семействам Menuridae, Pittidae, Alaudidae и Motacillidae. Стоит заметить, однако, что ни один из вернувшихся к предковой локомоции видов не восстановил утраченный мускул, который лишь изредка появляется как аномалия в развитии (Raikow, 1975; Raikow et al., 1979).

Все сказанное, очевидно, справедливо и для кукушек. Отсутствие у всех представителей указанного семейства m. iliofemoralis externus указывает на их исходную специализацию к передвижению в кронах с опорой на обе конечности (рис. 2B), которая, как и в случае с упомянутыми выше группами, не препятствовала возвращению к предковой локомоции с одноопорными стадиями. Такое возвращение, по-видимому, осуществилось незадолго после формирования отмеченной локомоторной специализации кукушек (рис. 2Г). Во всяком случае, на это указывают исследования Хафса (Hughes, 2000), где показано, что наземные кукушки Старого (Carpococcyx, Centropus, Coua) и Нового (Morococcyx, Geococcyx, Neomorphus) Света имеют ряд черт, утраченных современными древесными видами. Правда, Хафс заключил, что реконструированная им стадия, предшествовавшая наземным кукушкам (в целом соответствующая

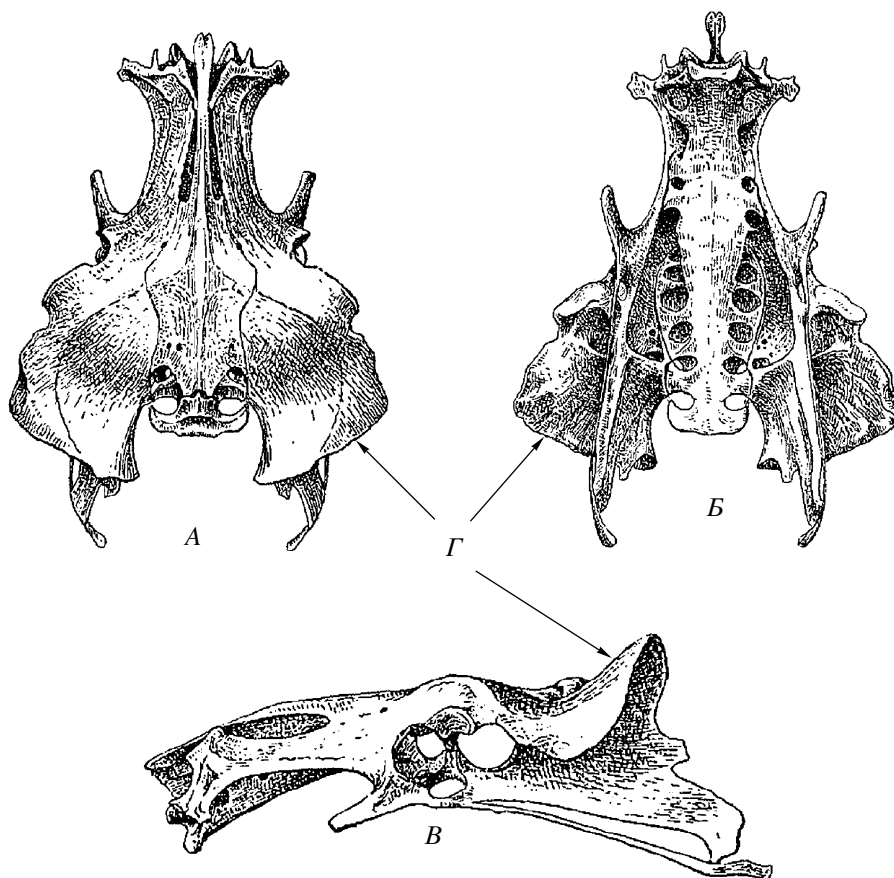


Рис. 3. Таз калифорнийской кукушки (*Geococcyx californianus*): А – дорсально, Б – вентрально, В – латерально, Г – латеральное седлообразное расширение постацетабулярной части таза (по: Ruxcraft, 1903, с изменениями).

щая предполагаемой нами в настоящей работе (рис. 2В)) не может быть названа кукушкой.

Мы считаем, что номинативный спор в этом случае вряд ли может принести конструктивные плоды. Заметим лишь, что данные, приведенные в этом исследовании, равно как и у других авторов (Korzun et al., 2003), указывают на наличие у кукушек предковой стадии, адаптированной к передвижению в кронах с использованием преимущественно одноопорных стадий и поперечному охватыванию насеста, а также к питанию плодами, которые этот предок срывал, дотягиваясь. Поскольку все без исключения современные кукушки сохранили ключевые адаптации такого предка или их следы, мы не видим необходимости именовать его как-нибудь иначе.

На то, что *m. iliofemoralis externus* исчез именно у упомянутого предка, указывают, как ни странно, особенности морфологии задних конечностей наземных кукушек. Уже Пайкрафт (Ruxcraft, 1903), а затем и Берджер (Berger, 1952) заметили одну тенденцию в изменении морфологии таза в ряду от древесных к наземным кукушкам, а именно, появление седлообразного расширения его постацетабулярной части, выдающегося латерально и вверх

(рис. 3Г). Пайкрафт справедливо связал ее с адаптацией к наземному образу жизни (подобную особенность он обнаружил также у *Rallidae*, которые, как известно, отлично бегают). Расширение таза выносит места начала ретракторов (главным образом, *m. flexor cruris lateralis* и *m. iliofemoralis*) бедра латеральнее, тем самым увеличивая абдукционную составляющую их действия. Это, а также распространение части *m. ilirotrochantericus caudalis* каудально (Berger, 1952) (таким образом, что его задняя порция, по сути, превращается функционально в утраченный *m. iliofemoralis externus*), показывает, что проблема удержания тела в момент одноопорной стадии была решена наземными кукушками вторично, но уже другими средствами.

Другой мускул, который, правда, отсутствует не у всех кукушек (таблица), *m. iliofemoralis*, также отражает одно из направлений их локомоторной специализации. Из рис. 1 видно, что мускул присутствует у базальных, наземных видов (*Carpococcyx*, *Neomorphinae*, *Crotrophaginae*) и отсутствует у продвинутых, древесных. Это, с одной стороны, связано с историей развития семейства, но с другой – с тенденцией ухода большинства

древесных кукушек от активной локомоции в кронах. Указанная тенденция достигает своего крайнего выражения у *Cuculinae*, состоящих исключительно из древесных видов, использующих задние конечности только для присады с поперечным охватом ветви (рис. 2Д). Нагляден в этом отношении хорошо известный нам род *Cuculus*, у представителей которого в связи с упомянутой выше тенденцией произошло ослабление других мускулов, например постацетабулярной части *m. iliotibialis lateralis* и *m. fibularis longus* (Berger, 1960).

На адаптацию предка кукушек к поперечному охватыванию ветви указывает также отсутствие у них *vinculum*, не появляющегося вновь даже у исключительно наземных кукушек, которым он мог бы быть полезен в согласовании действия мускулов, предотвращающих переразгибание III пальца в момент толчка. С адаптацией к поперечному охватыванию ветви связано также разнесение у кукушек сухожилий глубоких длинных сгибателей пальцев по разным каналам гипотарзуса; это обеспечивает мускулам большую независимость в управлении сгибанием пальцев, что важно для лучшего охватывания насеста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфофункциональный анализ аппарата двуногой локомоции кукушкообразных, приведенный в этой работе, позволяет реконструировать следующий сценарий его эволюции (рис. 2).

Предковая форма обладала наиболее полным набором мускулатуры и анизодактильной стопой. Гоацин, хотя и обладает некоторой специализацией к поперечному охвату ветви, иллюстрирует нам, как могла выглядеть такая форма (рис. 2А).

Следующий этап в эволюции аппарата двуногой локомоции кукушкообразных показывают турако, сохраняющие практически полный набор мускулатуры задних конечностей, несмотря на древесный образ жизни. При передвижении в кронах они используют предковый тип локомоции; меняется лишь стопа, становящаяся семизигодактильной. Способность отводить IV палец вбок помогает турако лучше фиксировать стопу при передвижении вдоль ветвей (рис. 2Б).

Дальнейшая эволюция, демонстрируемая кукушками, шла по пути специализации к поперечному охватыванию ветвей и дотягиванию из этого положения до объекта (рис. 2В). Отводящийся вбок палец оказался весьма полезным для создания равновесного охвата насеста, и его разворот назад был закреплен в рамках зигодактилии. Исчез ряд мышц, работающих при одноопорных стадиях. Подобная специализация, однако, не наложила запрет на возвращение к предковому типу локомоции. В какой-то момент, достаточно рано в эволюции группы, некоторые формы верну-

лись к передвижению по земле и дали начало бегающим кукушкам Старого и Нового Света (рис. 2Г). Приобретя некоторые типичные курзориальные черты (удлинение дистальных элементов конечности, усиление мышц, участвующих в толчке и переносе конечности, концентрация их ближе к центру тяжести (Berger, 1952)), эти птицы сохранили следы древесной адаптации в виде зигодактилии и отсутствия ряда мускулов, компенсируя исчезнувший абдуктор латеральным смещением начал некоторых ретракторов бедра. Остальные кукушки продолжили движение по пути арбореальной специализации и в большинстве своем вовсе утратили способность к бегу, что повлекло ослабление соответствующих мускулов (рис. 2Д). Эти кукушки избрали тактику охоты, при которой птица неподвижно сидит на ветви, высматривает добычу, подлетает к ней, дотягивается и склевывает. Такая тактика оказалась эффективной в осветленных лесах с относительно многочисленным и однообразным кормом (Мальчевский, 1987).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своему учителю Ф.Я. Держинскому и Л.П. Корзуну (кафедра зоологии позвоночных МГУ) за консультативную помощь в ходе настоящего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бёме Р.Л., Флинт В.Е., 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский-русский-английский-немецкий-французский. М.: Русс. яз., РУССО. С. 845 с.
- Держинский Ф.Я., 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М: Изд-во МГУ. 155 с. – 1977. О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц // Адаптивные особенности и эволюция птиц. Пленарные доклады VI Всес. орнитол. конф. М.: Наука. С. 53–60.
- Держинский Ф.Я., Корзун Л.П., 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. М.: ИПФ “Ника”. С. 269–294.
- Зиновьев А.В., 1999. Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: МГУ. 19 с. – 2006. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Орнитол. исследования с Северной Евразии. Тез. XII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 221–222.
- Зиновьев А.В., Держинский Ф.Я., 2000. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 105. № 10. С. 10–17.

- Курочкин Е.Н., 1968. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН АН СССР. 23 с.
- Мальчевский А.С., 1987. Кукушка и ее воспитатели // Жизнь наших зверей и птиц. Вып. 9. Л.: Изд-во ЛГУ. 264 с.
- Сыч В.Ф., 1988. Морфологические особенности мускулатуры тазовой конечности гоацина *Opisthocomus hoazin* (Galliformes) // Зоол. журн. Т. 67. № 12. С. 1854–1864. – 1999. Морфология локомоторного аппарата птиц. С.-Пб.-Ульяновск: Изд-во Средневожжск. науч. центра. 520 с.
- Юдин К.А., 1957. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоол. журн. Т. 36. № 1. С. 113–121. – 1965. Филогения и классификация Ржанкообразных // Фауна СССР (нов. сер.). Т. 91. М.: Наука. 261 с.
- Beddard F.E., 1885. On the structural characters and classification of the cuckoos // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 168–187. – 1898. On the anatomy of an Australian Cuckoo, *Scythrops novae-hollandiae* // Idem. P. 44–49. – 1901. On the anatomy of the Radiated Fruit-Cuckoo (*Carpococcyx radiatus*) // Ibis. V. 1. 8th ser. P. 200–214.
- Berger A.J., 1952. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae // Amer. Midl. Nat. V. 47. № 3. P. 513–605. – 1953. On the locomotor anatomy of the blue coua, *Coua caerulea* // Auk. V. 70. № 1. P. 49–83. – 1954. The myology of the pectoral appendage of three genera of American cuckoos // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. V. 85. P. 5–35. – 1955. On the anatomy and relationships of glossy cuckoos of the genera *Chrysococcyx*, *Lampromorpha*, and *Chalcites* // Proc. U. S. Natl. Mus. V. 103. № 3335. P. 585–597. – 1960. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae // Wils. Bul. V. 72. № 1. P. 60–104.
- Beswick P.J., 1876. On the myology of *Opisthocomus cristatus* // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 9. P. 353–370.
- Bock W.J., Miller W.W., 1959. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // Amer. Mus. Novitates V. 1931. P. 1–45.
- De Queiroz K., Good D.A., 1988. The scleral ossicles of *Opisthocomus* and their phylogenetic significance // Auk. V. 105. P. 29–35.
- Engels W.L., 1938. Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx* // J. Morph. V. 63. № 2. P. 207–213.
- Garrod A.H., 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 1873. P. 626–644. – 1874. Ibid. Part II // Idem. V. 1874. P. 111–123. – 1875. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds // Idem. V. 1875. P. 339–348.
- Goodchild J.G., 1891. The cubital coverts of the Euornithae in relation to taxonomy // Proc. Royal Physiol. Soc. Edinburgh. V. 11. P. 317–333.
- Hedges S.B., Simmons M.D., van Dijk M.A.M., Caspers G., de Jong W.W., Sibley C.G., 1995. Phylogenetic relationships of the Hoatzin, an enigmatic South American bird // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 92. P. 11662–11665.
- Howard R., Moore A., 1991. A complete checklist of birds of the world. 2nd ed. L.: Harcourt Brace Jovanovich. 622 p.
- Hudson G.E., 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // Amer. Midl. Nat. V. 18. № 1. 108 p.
- Hughes J.M., 2000. Monophyly and phylogeny of Cuckoos (Aves, Cuculidae) inferred from osteological characters // Zool. J. Lin. Soc. V. 130. P. 263–307.
- Korzun L.P., Erard C., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J., 2003. Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing // Ostrich. V. 74. № 1–2. P. 48–57.
- Larson L.M., 1930. Osteology of the California Road-runner: Recent and Pleistocene // Univ. Calif. Publ. Zool. V. 32. № 4. P. 409–428.
- Lilljeborg W., 1886. Outline of a systematic review of the class of birds // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 5–20.
- Lowe P.R., 1943. Some notes on the anatomical differences obtaining between the Cuculidae and the Musophagidae // Ibis. P. 490–515.
- Mayr R.M., Bock W.J., 1994. Provisional classification v. standard avian sequences: heuristic and communication in ornithology // Ibis. V. 136. P. 2–8.
- McKittrick M.C., 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. V. 179. P. 1–85.
- Mindell D.P., Sorenson M.D., Huddleston C.J., Miranda H.C.Jr., Knight A., Sawchuk S.J., Yuri T., 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA // Avian molecular evolution and systematics. N.Y.: Acad. Press. P. 213–247.
- Morony J.J., Bock W.J., Farrand J., 1975. Reference list of the birds of the World. N.Y.: Amer. Mus. Nat. Hist. 207 p.
- Muller P.L.S., 1776. Des Ritters Carl von Linne // Vollstandigen Natursystems Supplements und Register-band uber alle sechs Theile oder Classen des Thierreichs. Nurnberg: G.P. Raspe. 384 S.
- Nitzsch C.L., 1840. System der Pterylographie. Halle: E. Anton. 228 S.
- Nomina Anatomica Avium II, 1993. Cambridge: Nuttall Ornithol. Club. Publ. 637 p.
- Olson S.L., 1992. A new family of primitive landbirds from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming // Proc. 2nd Intern. Symp. Soc. Avian Paleontol. and Evolution. Los Angeles: Nat. Hist. Mus. P. 127–136.
- Peters J.L., 1934. Check-list of birds of the world. V. 2. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 401 p. – 1940. Ibid. V. 4. Idem. 292 p.
- Pycraft W.P., 1903. Contributions to the osteology of birds. Part VI. Cuculiformes // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 258–291.
- Raikow R.J., 1975. The evolutionary reappearance of ancestral muscles as developmental anomalies in two species of birds // Condor. V. 77. P. 514–517. – 1985. Locomotor system // Form and function in birds. V. 3. N.Y.-L.: Acad. Press. P. 57–146.
- Raikow R.J., Borecky S.R., Berman S.L., 1979. The evolutionary re-establishment of a lost ancestral muscle in the bowerbird assemblage // Condor. V. 81. P. 203–206.
- Seibel D.E., 1988. A phylogenetic analysis of the Cuculiformes and Opisthocomus, based on postcranial skeletal characters. Ph. D. diss. Lawrence: Univ. Kansas. 258 p.

- Shufeldt R.W.*, 1886. Contributions to the anatomy of *Geococcyx californianus* // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 466–490. – 1886a. Osteological note upon the Young of *Geococcyx californianus* // J. Anat. Phys. V. 1. P. 101–102. – 1901. The osteology of the Cuckoos // Proc. Amer. Philos. Soc. V. 40. № 165. P. 4–51. – 1909. Osteology of birds. Albany: Univ. State New York. P. 381 p.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E.*, 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, Connecticut: Yale Univ. Press. 1008 p.
- Stegmann B.C.*, 1978. Relationships of the superorders Alektoromorphae and Charadriomorphae (Aves): a comparative study of the avian hand. Cambridge, Mass: Nuttall Ornithological Club Publ. № 17. 119 p.
- Verheyen R.*, 1956. Contribution a l'anatomie et a la systematique des Touracos (Musophagi) et des Coucous (Cuculiformes) // Bul. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. V. 32. P. 1–28.
- Wetmore A.*, 1960. A classification for the birds of the world // Smiths. Misc. Coll. V. 139. № 11. P. 1–37.

THE APPARATUS OF BIPEDAL LOCOMOTION IN CUCULIFORMS (AVES, CUCULIFORMES): A SCENARIO OF ADAPTIVE EVOLUTION

A. V. Zinov'ev

Tver State University, Tver 170002, Russia

e-mail: m000258@tversu.ru

A scenario of adaptive evolution of the bipedal locomotion apparatus in cuculiforms was reconstructed on the basis of the morphological and ecological analysis of comparative anatomical data on the morphology of their hind limbs. Hoazin reflects a possible ancestral stage: its hind limbs have the most complete set of muscles and demonstrates some features of specialization to the transverse grasping of branch. Turacos illustrates the next stage. Despite the pronounced arboreal specialization, they preserve features of the ancestral morphology of hind limbs. Only their feet change significantly, the fourth digit of which can be moved laterally for better grip. Cuculids show an adaptation to locomotion within canopy with simultaneous transverse grip of the perch with both extremities and reaching the food while sitting. Such an evolution of cuculids caused an obligate caudal reversion of the fourth toe and disappearance of muscles participating in one leg-supporting stage of locomotion. Despite the return to the ancestral type of locomotion, so-called "running cuckoos" of the old and new world that returned to the ancestral locomotion, preserved features of the arboreal specialization.