

УДК 598.8

## КЛЮЧЕВАЯ ЛОКОМОТОРНАЯ АДАПТАЦИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (AVES: PASSERIFORMES) В СВЕТЕ МОРФОЛОГИИ ИХ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

А.В. Зиновьев

Отряд воробьинообразные (Passeriformes) включает в себя более половины видов птиц мировой фауны. Такой эволюционный успех не мог не привлечь пристального внимания исследователей, и первым вопросом, которым многие из них задавались, был: а действительно ли воробьинообразные представляют собой естественное образование; может быть, это собрание групп, обладающих конвергентным сходством? Как ранние морфологические работы (см. обзор в: Beddard, 1898), так и современные, включающие в себя наряду с морфологическими исследованиями (Raikow, 1982; McKittrick, 1991) молекулярные (Sibley et al., 1988; Sibley, Monroe, 1990; Johansson et al., 2001; Ericson et al., 2003), подтвердили монофилию отряда. Несмотря на огромное разнообразие, воробьиные птицы демонстрируют удивительное постоянство основных морфологических и молекулярных признаков (Ericson et al., 2002). Возникнув, по всей видимости, в конце мелового периода на южном суперконтиненте Гондвана (Feduccia, Olson, 1982; Christidis, Schodde, 1991; Cracraft, 2001; Ericson et al., 2002), они с успехом распространились по всему миру, заняв преимущественно арбореальные ниши, что отражено метким английским названием отряда — perching birds, не имеющим точного перевода на русский язык.

Второй вопрос: почему воробьинообразные оказались столь успешными? Иными словами, существует ли некая или некие ключевые адаптации (key adaptations или key innovations *sensu* Vock, 1985), которые обеспечили рассматриваемой группе столь обширную диверсификацию? Очевидно, что удовлетворительный ответ на этот вопрос можно дать лишь на основе комплексного изучения представителей указанного отряда. Наибольший интерес для исследователей в данном случае представляют системы, с одной стороны чутко реагирующие на изменение экологических предпочтений обладателя, а с другой — хорошо разработанные в сравнительно-анатомическом и функциональном планах. К таковым в первую очередь относятся челюстной аппарат и узлы локомоторной системы. Следует, однако, помнить, что найденные при изучении упомянутых систем особенности, отсутствующие в других отрядах птиц, нельзя трактовать как адаптации, по отдельности обеспечившие эволюционный успех группе. Поэтому, рассматривая далее морфофункциональные особенности

строения их задних конечностей, мы пытаемся обозначить лишь одну из возможных составляющих их эволюционного успеха.

Прежде чем обратиться к анализу особенностей морфологии задних конечностей воробьиных птиц, необходимо получить представление о степени разработки этого вопроса в предшествующей литературе. Несмотря на почти 170-летнюю историю изучения (начиная с Jacquemin, 1837), сведения по морфологии задних конечностей большинства семейств воробьиных остаются отрывочными. Наиболее ранние работы посвящены серой (Jacquemin, 1837) и черной (Meursinge, 1851) воронам. Пытаясь охватить как можно больше отрядов птиц для построения классификации на основе особенностей их морфологии, Гаррод (Garrod, 1877, 1878) уделяет внимание представителям полупевчих птиц, упоминая лишь те особенности строения их задних конечностей, которые он считал систематически значимыми (компоненты так называемой мускульной формулы Гаррода). Вслед за ним многие исследователи XIX — первой четверти XX в. обращали внимание только на составляющие указанной формулы (подробнее о формуле см.: Курочкин, 1982), оставляя без внимания другие структуры (Forbes, 1880a, 1880b; Lowe, 1924, 1931). В конце XIX — первой половине XX в. становится ясно, что информации, заключенной в изменчивых мускулах, составляющих формулу Гаррода, далеко не достаточно для оценки систематического положения исследуемых видов и таксономических группировок. В это время появляются работы с детальным описанием морфологии задних конечностей отдельных видов птиц, в том числе и представителей отряда воробьинообразных (Schufeldt, 1890; Leach, 1914; Nel, 1940). В этот же период выходит в свет первая работа, в которой уделяется внимание функциональной морфологии задних конечностей двух представителей певчих воробьиных птиц (Palmgren, 1932). В итоге к середине XX в. морфологи располагали удовлетворительными сравнительно-анатомическими данными по задним конечностям воробьинообразных только для подотряда Suboscines и сем. Corvidae.

Указанное положение вызвало появление во второй половине XX в. серии работ, посвященных описанию мускулатуры конечностей как отдельных видов воробьиных птиц (Gaunt, 1969), в том числе неясного систематического положения (Berger,

1956, 1957, 1958), так и целых семейств отряда воробьинообразных (Stallcup, 1954; Raikow, 1976, 1978, 1987, 1993; Borecky, 1977; Bentz, 1979; Raikow et al., 1980; Urik, 1983; McKitrick, 1985, 1986a; Ruhdige, Raikow, 1992a, 1992b); дискутируются вопросы индивидуальной изменчивости отдельных мускулов (Raikow, 1973, 1975; Raikow et al., 1979; Berman et al., 1990). Увеличивается количество работ, посвященных функциональному анализу деталей строения задних конечностей воробьиных птиц (Rüggeberg, 1960; Leister, 1972; McKitrick, 1986b, 1990, 1993; Moreno, 1990a, 1990b; Verstappen et al., 1998, 2000; Verstappen, Aerts, 2000; Earls, 2000). И наконец, появляются работы, в которых рассматриваются особенности морфологии задних конечностей воробьинообразных в сравнении с таковыми представителей других отрядов класса Птицы (Berlin, 1963; Berger, 1969; Raikow, 1982, 1986). Материал, содержащийся в приведенных выше работах, а также обширные оригинальные и литературные сравнительные данные по морфологии задних конечностей остальных отрядов птиц (Зиновьев, 1999) позволили нам обрисовать ключевую локомоторную адаптацию воробьиных птиц, несмотря на неполноту соответствующих сведений по ряду семейств отряда.

Важным источником информации о специализации задних конечностей в том или ином типе локомоции или способе использования задних конечностей является мускульная формула Гаррода (Garrod, 1874). К настоящему времени существенно расширенная (Hudson, 1937; Berger, 1959; Курочкин, 1982; Зиновьев, 2006), она состоит из мускулов и сухожильных структур, чутко реагирующих своим присутствием или отсутствием на изменение локомоторной специализации. Мускульная формула включает в себя компоненты, располагающиеся на бедре или голени, и практически не захватывает структуры дистальных отделов конечности (рис. 1). Она отражает базовую локомоторную специализацию, не касаясь таковой, связанной с непосредственным контактом с субстратом. В чем же заключается указанная локомоторная адаптация воробьинообразных? Сравнительно-анатомические данные показывают, что из 14 компонентов расширенной мускульной формулы Гаррода у воробьинообразных отсутствуют только *m. iliofemoralis externus*, *m. ambiens*, *m. popliteus* и *vinculum tendinum flexorum*. Таким образом, мускульная формула для этого отряда будет выглядеть как ABCFGMM<sub>1</sub>NXYAmV. (У специализированных форм из разных семейств могут отсутствовать B, C, E, F, M<sub>1</sub> и Y (Зиновьев, 1999) (рис. 2), но у большинства исследованных представителей сохраняется формула, характерная для отряда.)

Полная мускульная формула ABCDEFGMM<sub>1</sub>NXYAmV характерна для отрядов, включающих в себя генерализованные формы, сохранившие предковую дву-

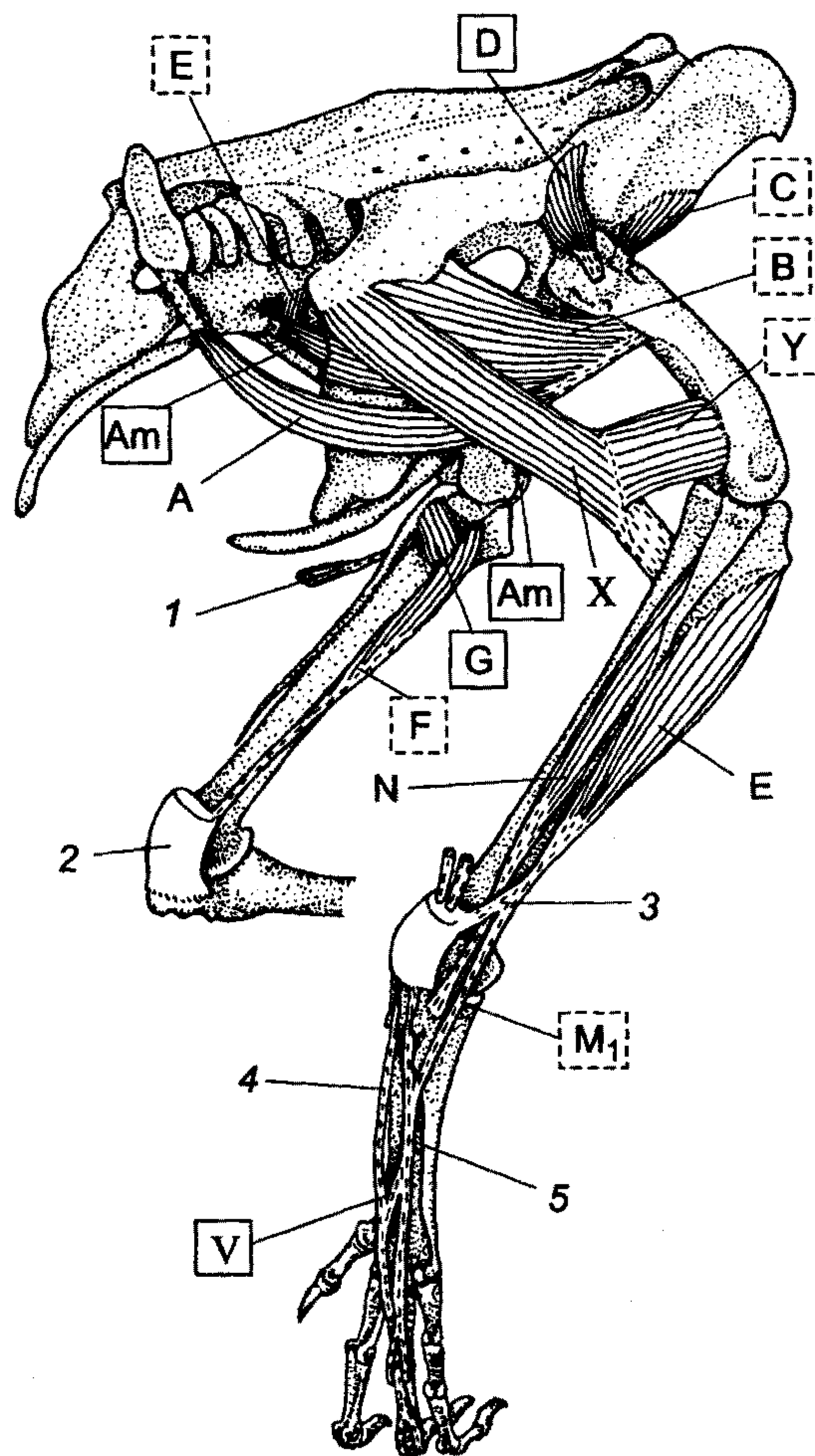


Рис. 1. Составляющие расширенной мускульной формулы Гаррода.

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<sub>1</sub> — *m. fibularis longus*; M<sub>1</sub> — *tendo cranialis m. fibularis longi*; N — *m. fibularis brevis*; Am — *m. ambiens*; V — *vinculum tendinum flexorum*. Показано взаимодействие *m. fibularis longus* с конечными сухожилиями длинных сгибателей третьего пальца в момент толчка: 1 — конечное сухожилие охватывающего мускула, переходящее в фибулярный общий начальный апоневроз длинных сгибателей пальцев (*sensu* Зиновьев, 2003); 2 — тиббиальный хрящ; 3 — *tendo caudalis m. fibularis longi*; 4 — *tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforate digiti 3*; 5 — *tendo terminalis m. flexoris perforate digiti 3*. Сплошным квадратом выделены составляющие формулы, отсутствующие у воробьинообразных (лишь D может изредка появляться в качестве аномалии, а V есть только у *Eurylaimidae* и *Philepittidae*); пунктирным — мышцы и структуры, исчезающие в отдельных семействах, родах и видах (по Зиновьеву, 2006, с изменениями)

ногую локомоцию с попеременной опорой на каждую ногу (*Struthioniformes*, *Tinamiformes*, *Ciconiiformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*). Следует заметить, что полная формула встречается у подавляющего большинства представителей лишь одного отряда, а именно курообразных. Во всех других наблюдается вариация формулы в зависимости от степени семейственной или даже родовой локомоторной специализации (таблицу о состоянии мускульной формулы Гаррода по семействам птиц мы приводим в другой статье (Зиновьев, 2006)). Чем менее конечности используются для предкового типа локомоции, тем ко-

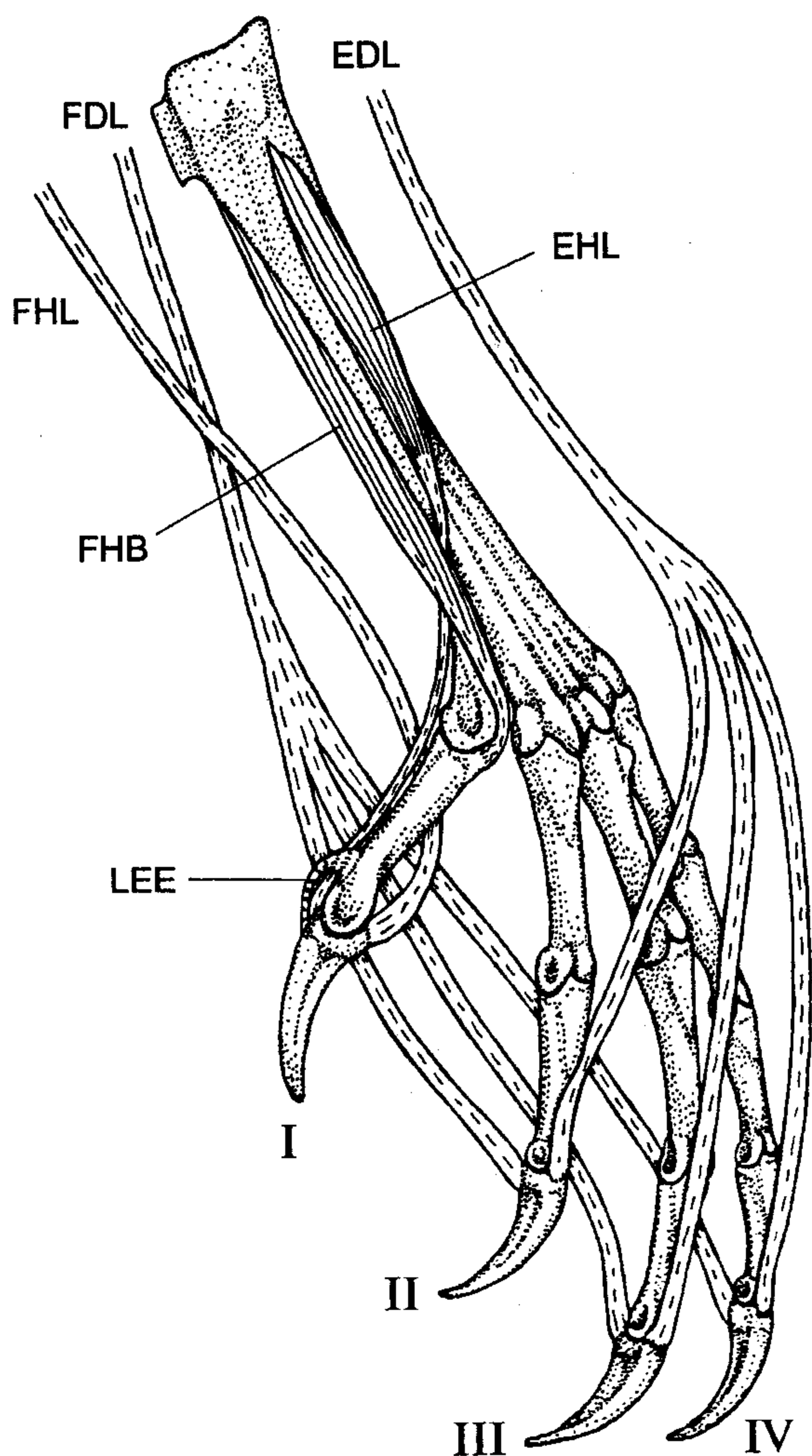


Рис. 2. Дистальные отделы задней конечности воробьиной птицы.

FDL — *m. flexor digitorum longus*; EDL — *m. extensor digitorum longus*; FHL — *m. flexor hallucis longus*; EHL — *m. extensor hallucis longus*; FHB — *m. flexor hallucis brevis*; LEE — *ligamentum elasticum extensorium digiti I*. Римскими цифрами обозначены номера пальцев. Обратите внимание на редукцию почти всех мускулов цевки, отсутствие *vinculum tendineum flexorum* и сближение оснований передних пальцев

роче мускульная формула. Крайнюю степень показывают представители отряда *Apodiformes*, мускульная формула которых сокращается до ACEN, причем у стрижей она еще короче — AEN. Таким образом, полнота формулы указывает на степень сохранности архаичной локомоторной специализации. Исходя из этого можно предположить, что воробьиные птицы сохранили кое-какие элементы таковой, но отсутствие трех компонентов все же указывает на некоторое отличие их локомоции от предковой. Чтобы вскрыть его, необходимо знать функцию каждого из составляющих мускульной формулы, в особенности тех, которые были утрачены воробьинообразными.

Несмотря на то что функции мускулов задних конечностей птиц уже обсуждались в ряде работ (Hudson, 1937; Курочкин, 1968; Cracraft, 1971; Jacobson, Hollyday, 1982; Сыч и др., 1985; и др.), оценка их действительной роли в локомоции птиц стала возможной лишь после обзора обширного сравнительно-анатомического материала по всему классу *Aves* (Зиновьев, 1999, 2006) с привлечением биомеханического анализа (Зиновьев, Держинский, 2000). Так, отсутствие *m. immofemorales externus* (D) указывает на потерю необходимости абдуцировать бедро; абдукция важна в момент одноопорной стадии, поскольку препятствует пассивной аддукции бедра, вызываемой действием силы тяжести (Зиновьев, Держинский, 2000)<sup>1</sup>. Функция *m. ambiens* (Am) до настоящего времени остается предметом споров. По-видимому, этот многосуставный мускул энергетически выгоден при удержании позы в трехзвенной конечности в средней стадии фазы опоры (Kuznetsov, 1995). Собранные нами данные указывают на то, что этот мускул имеет тенденцию к исчезновению в группах, ушедших от активной наземной локомоции с одноопорными стадиями (Зиновьев, 2006). *M. popliteus* (G), будучи пронатором тибиятарзуса относительно малой берцовой кости, также важен при наземной локомоции с попеременной опорой на каждую конечность, поскольку обеспечивает поворот туловища на опорной ноге (Зиновьев, 1999, 2006). Переход к исключительному использованию одновременной опоры на обе ноги, в том числе при передвижении в кронах и по земле, в подавляющем большинстве случаев сопровождается потерей подколенного мускула (*Psittaciformes*, *Podagridae*, *Nyctibiidae*, *Aegothelidae*, *Coliiformes*, *Trogoniformes*, большинство *Coraciiformes* и *Piciformes*). И наконец, *vinculum tendinum flexorum* важен в момент одноопорной стадии, поскольку обеспечивает согласованное действие цепочки *m. fibularis longus* — *tendo cranialis m. fibularis longi* — *tendo terminalis m. flexoris perforate digiti III* — *vinculum tendinum flexorum* — *tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforate digiti III* в противостоянии третьего пальца разгибающим нагрузкам, действующим на него в фазе толчка (Зиновьев, 2006) (рис. 1).

Итак, мускульная формула указывает на исходную специализацию воробьинообразных к передвижению с одновременной опорой на обе конечности, т.е. к прыжкам, при которых управление положением корпуса в пространстве осуществляется благодаря асимметрии чисто толчковых усилий конечностей, в то время как вращательная составляющая для каждой из них не нужна. Соответственно все варианты, когда представители этого

<sup>1</sup> Следует заметить, что указанный мускул вообще слаб у птиц. Его функция была частично перехвачена рядом мышц бедра (прежде всего длинными заднебедренными), которые приобрели абдукционный момент в тазобедренном суставе благодаря медиальному выносу головки бедра относительно плоскости, в которой лежит ее стержень (Зиновьев, Держинский, 2000: *Fy<sub>add</sub>* на рис. 2).

отряда передвигаются шагом или бегом (например, *Menuridae*, *Pittidae*, *Alaudidae*, *Motacillidae*), являются вторичными; мускулы, ответственные за движение конечности в момент одноопорной стадии, так и не восстанавливаются по закону о необратимости эволюции (Dollo, 1893); их действие может частично компенсироваться другими, сохранившимися у воробьинообразных. Действие *m. iliofemoralis externus*, как уже отмечалось, может компенсироваться рядом бедренных мышц, имеющих плечо абдукции относительно центра вращения тазобедренного сустава (например, *m. iliotibialis lateralis*, *mm. puboischiofemorales*, *mm. flexores crures*), последние из которых также могут пронировать *tibiotarsus*, как и исчезнувший *m. popliteus*. Данные по биологии представителей отряда воробьинообразных подтверждают наши выводы; большинство из них передвигаются в кронах прыжками, причем подобная локомоция зачастую сохраняется ими на земле (самый наглядный пример — всем хорошо известный *Passer domesticus*). Прыжки продолжают использоваться и карабкающимися воробьиными птицами (*Dendrocolaptidae*, *Certhiidae*, *Sittidae*).

Морфология дистальных отделов задних конечностей воробьиных птиц представляет особый интерес. При сохраненной примитивной анизодактильной конфигурации стопы бросается в глаза крупный задний палец, располагающийся на одном уровне с передними. Эти последние сближены за счет сближения их метатарзальных блоков и приведены в плоскость, перпендикулярную продольной оси ветви; вместе с удлиненным задним пальцем они формируют эффективное охватывающее кольцо (рис. 2). Отсутствие *vinculum tendinum flexorum*, соединяющего у большинства других отрядов птиц конечные сухожилия *m. flexor perforatus digiti 3* и *m. flexor perforans et perforatus digiti 3* (рис. 1, V), в данном случае позволяет осуществлять независимое сгибание второй и третьей фаланг третьего пальца, что обеспечивает его более точную подгонку под субстрат. Необходимостью независимого движения в этот момент заднего пальца объясняется исчезновение *vinculum tendineum flexorum*, сухожильной перемычки, связывающей у других птиц (кроме *Ardeidae* и некоторых *Upupidae*) конечные сухожилия глубоких сгибателей передних и заднего пальца (рис. 2, FDL, FHL) на уровне цевки и основания пальцев. Дело в том, что у воробьинообразных принципиально лучше, чем у большинства других птиц, развиты ядра мозжечка<sup>2</sup>, 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, как это мы наблюдаем, например, у *Cuculidae*, *Psittaciformes* и примитивных дятлообразных. К тому же в момент толчка тремя передними задний палец не нагружен, а это значит, что он должен быть свободен от автоматической функциональной связи с ними. При балансировании на ветви также важно, чтобы мускулы пальцев-антагонистов (передних против заднего) работали независимо. Когда пальцы охватывают ветвь и, следовательно, уже не могут поворачиваться вокруг ее оси, важная задача состоит в том, чтобы теперь поворачивать цевку, а значит, и всю птицу относительно этой оси. Но, чтобы это делать активно с помощью мускулов, необходимо, чтобы из двух групп пальцев-антагонистов перевешивала то одна, то другая. При перевесе передних пальцев задний будет отступать, возникнет избыточная сила, опускающая цевку и способная противодействовать силе тяжести в том случае, если птица потянется за кормом и свесится с насеста вперед. При силовом преимуществе заднего пальца птица сможет восстановить равновесную позу на ветви, если отклонится от нее назад. Для такого неравновесного, управляемого за счет нервной координации мышечного контроля двух групп пальцев необходима полная взаимная независимость соответствующих мышц — отсюда и столь характерное для подавляющего большинства воробьинообразных исчезновение *vinculum tendineum flexorum*<sup>3</sup>.

Другой особенностью дистального отдела задней конечности воробьинообразных является практически полное отсутствие мускулов цевки, обслуживающих передние пальцы (Raikow, 1982). Из 10 мышц у воробьинообразных постоянно присутствует только одна — *m. extensor hallucis longus*; *m. flexor hallucis brevis* присутствует чаще, чем отсутствует; чаще отсутствуют *m. extensor brevis digiti 4*, *m. abductor digiti 4* и отсутствуют всегда *m. abductor digiti 2*, *m. adductor digiti 2*, *m. extensor digitorum brevis medialis* (*sensu* Зиновьев, 2003), *m. extensor digiti 3*, *m. extensor digitorum brevis lateralis* (*sensu* Зиновьев, 2003) и *m. adductor digiti 4* (рис. 2). Подобная редукция может быть связана, с одной стороны, с отсутствием необходимости в индивидуальном движении пальцев (особенно абдукции и аддукции второго и четвертого пальцев) при охватывании столь регулярного субстрата, как ветвь, а с другой — с наличием синергистов — мощного длинного разгибателя передних пальцев (*m. extensor digitorum longus*) и длинного сгибателя заднего пальца (*m. flexor hallucis longus*). Лишь *m. extensor*

<sup>2</sup> Ренггли (Renggli, 1967) обнаружил вторичную дифференцировку мозжечковых ядер у *Passeres*, *Psittaciformes*, *Picidae*, *Meropidae* и *Falconidae* и связал ее с широким спектром локомоторных возможностей, используемых этими птицами.

<sup>3</sup> *Vinculum tendineum flexorum* присутствует у *Eurylaimidae* и *Philepittidae* (Forbes, 1880, 1880b; Garrud, 1877; Raikow, 1987), что может трактоваться как сохранение предкового состояния, хотя некоторые исследования указывают на возможность вторичного возникновения этой структуры (Raikow, 1987).

hallucis longus, расположенный на цевке, не имеет синергиста на голени и потому присутствует у всех исследованных воробьинообразных. Однако даже он в ряде случаев может ослабевать, будучи дублированным эластичной экстензорной связкой (lig. elasticum extensorium digiti I) (рис. 2). К столь радикальному облегчению тела воробьинообразных вынудила, по всей видимости, высокая адаптивная энергетика обмена (Gavrilov, 1997).

Таким образом, ключевая локомоторная адаптация воробьинообразных есть приспособление к передвижению в кронах прыжками с поперечным охватыванием ветвей специализированной анизодактильной стопой с удлинённым и независимым

задним пальцем, позволяющим эффективно балансировать на насесте. Приобретение ими локомоции с использованием двуопорных стадий привело к радикальному повышению управляемости движений корпуса за счет комбинации двух опорных конечностей и как следствие к экономии, т.е. возможности их облегчения за счет редукции ряда мышц, обеспечивавших вращательные движения конечностей при одноопорных стадиях.

Автор благодарен своему учителю, доктору биологических наук, профессору Ф.Я. Держинскому (кафедра зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова), который принимал самое живое участие в обсуждении излагаемых в статье идей.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зиновьев А.В. Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 271 с.
- Зиновьев А.В. К вопросу о терминологии коротких разгибателей передних пальцев стопы птиц // Орнитология. 2003а. Т. 30. С. 127—131.
- Зиновьев А.В. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология. 2003б. Т. 30. С. 132—135.
- Зиновьев А.В. Современный взгляд на функциональное содержание расширенной мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. 2006 (в печати).
- Зиновьев А.В., Держинский Ф.Я. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 10. С. 10—17.
- Курочкин Е.Н. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 256 с.
- Курочкин Е.Н. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 7. С. 1023—1029.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоол. 1985. Т. 3. С. 79—81.
- Beddard F.E. The Structure and Classification of Birds. London, 1898. 548 p.
- Bentz G.D. The appendicular mycology and phylogenetic relationship of the Ploceidae and Estrididae (Aves: Passeriformes) // Bull. Carn. Mus. Nat. Hist. 1979. Vol. 15. P. 1—25.
- Berger A.J. On the anatomy of the red bird of paradise, with the comparative remarks on the Corvidae // Auk. 1956. Vol. 73, N 3. P. 427—446.
- Berger A.J. On the anatomy and relationship of *Fregilupus varius*, an extinct starling from the Mascarene islands // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1957. Vol. 113, N 3. P. 225—272.
- Berger A.J. Leg-muscle formulae and systematics // Wils. Bull. 1959. Vol. 71, N 1. P. 93—94.
- Berger A.J. Appendicular mycology of Kirtlands Warbler // Auk. 1968. Vol. 85, N 4. P. 594—616.
- Berger A.J. Appendicular mycology of passerine birds // Wils. Bull. 1969. Vol. 81, N 2. P. 220—223.
- Berlin O.J.W. A comparison of hindlimb musculature of the House Sparrow, *Passer domesticus* (Linnaeus) with that of the Blue Rock, *Columba livia* (Gmelin) // Pavo. 1963. Vol. 1. P. 48—51.
- Berman S.L., Cibischino M., Dellaripa P., Montren L. Intraspecific variation in the hindlimb musculature of the House Sparrow // Condor. 1990. Vol. 92. P. 199—204.
- Bock W.J. Adaptive inference and museological research // Museum collections: Their role and future biological research. Occas. Pap. British Columbia Prov. Mus. Vol. 25. Oxford, 1985. P. 123—138.
- Borecky S.R. The appendicular mycology and phylogenetic relationship of the avian "corvid assemblage". Unpubl. Ph.D. dissertation. Pittsburgh, Pennsylvania, 1977. 194 p.
- Christidis L., Schodde R. Relationships of the Australo-Papuan songbirds — protein evidence // Ibis. 1991. Vol. 133. P. 277—285.
- Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon *Columba livia* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1971. Vol. 144, N 3. P. 171—268.
- Cracraft J. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2001. Vol. 268, N 1466. P. 459—469.
- Dollo L. Les lois l'évolution // Bull. Soc. Belg. Géol. Paléon. Hydrol. 1893. Vol. 7. P. 164—166.
- Earls K.D. Kinematics and mechanics of ground take-off in the starling *Sturnus vulgaris* and the quail *Coturnix coturnix* // J. Exp. Biol. 2000. Vol. 203, N 4. P. 725—739.
- Ericson P.G.P., Christidis L., Cooper A., Irestedt M., Jäckson J., Johansson U.S., Norman J.A. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2002. Vol. 269, N 1488. P. 235—241.
- Ericson P.G.P., Irestedt M., Johanson U.S. Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds // J. Avian Biol. 2003. Vol. 34. P. 3—15.
- Feduccia A., Olson S.L. Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptidae, relict passerine birds of the Southern Hemisphere // Smiths. Contrib. Zool. 1982. Vol. 366. P. 1—22.
- Forbes B.A. Contributions to the anatomy of Passerine Birds. Part II. On the syrinx and other points in the anatomy of the Eurylaemidae // Proc. Zool. Soc. Lond. 1880a. P. 380—386.
- Forbes B.A. Contributions to the anatomy of Passerine Birds. Part. III. On some points in the structure of *Phile-*

*pitta*, and its position amongst the Passeres // *Ibid.* 1880b. P. 389—391.

*Garrod A.H.* On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part II // *Ibid.* 1874. P. 111—123.

*Garrod A.H.* Notes on the anatomy of passerine birds. Part II // *Ibid.* 1877. P. 447—453.

*Garrod A.H.* Notes on the anatomy of passerine birds. Part IV // *Ibid.* 1878. P. 143.

*Gaunt A.S.* Myology of the leg in swallows // *Auk.* 1969. Vol. 86, N 1. P. 41—53.

*Gavrilov V.M.* Energetics and avian behaviour // *Phys. Gen. Biol. Rev.* 1997. Vol. 11, N 1. P. 1—225.

*Hudson G.E.* Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // *Amer. Midl. Nat.* 1937. Vol. 18, N 1. P. 1—108.

*Jacobson R.D., Hollyday M.* A behavioral and electromyographic study of walking in the chick // *J. Neurophysiol.* 1982. Vol. 48, N 1. P. 238—256.

*Jacquemin E.* Myologie. Description anatomique de la corneille (*Corvus corone*) prise comme type de la classe des oiseaux // *Comptes Rendus.* 1837. Vol. 3. P. 1—78.

*Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M., Ericson P.G.P.* Clades within the 'higher land birds', evaluated by nuclear DNA sequences // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2001. Vol. 39. P. 31—51.

*Kuznetsov A.N.* Energetical profit of the third segment in parasagittal legs // *J. Theor. Biol.* 1995. Vol. 172. P. 95—105.

*Leach J.A.* The myology of the Bell-Magpie (*Strepera*) and its position in classification // *Emu.* 1914. Vol. 14. P. 2—38.

*Leisler B.* Artmerkmale am Fuß adulter Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) und ihre Funktion // *J. Orn.* 1972. Bd 113, N 4. S. 366—373.

*Lowe P.R.* On the Presence of Broadbills (Eurylaemidae) in Africa // *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1942. P. 279—291.

*Lowe P.R.* On the anatomy of *Pseudocalyptomena* and the occurrence of broadbills (Eurylaemidae) in Africa // *Ibid.* 1931. P. 445—461.

*McKittrick M.C.* Pelvic mycology of the kingbirds and their allies (Aves: Tyrannidae) // *Ann. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1985. Vol. 54, N 9. P. 275—318.

*McKittrick M.C.* The comparative appendicular mycology of the Kingbirds and their allies (Aves: Tyrannidae) and its evolutionary significance / *Diss. Abstr. Int.* 1986a. Vol. 46, N 3. P. 725.

*McKittrick M.C.* Individual variation in the flexor cruris lateralis muscle of the Tyrannidae (Aves: Passeriformes) and its possible significance // *J. Zool.* 1986b. Vol. 209. P. 251—270.

*McKittrick M.C.* Heritability of muscle size in Eastern Kingbirds // *Condor.* 1990. Vol. 92, N 3. P. 625—633.

*McKittrick M.C.* Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 1991. Vol. 179. P. 1—85.

*McKittrick M.C.* Trends in the evolution of hindlimb musculature in aerial-foraging birds // *Auk.* 1993. Vol. 110, N 2. P. 189—206.

*Meursinge N.* Verhandeling over de bonte Kraai (*Corvus cornix*) // *Bekroonde Prijsvraag. Groningen,* 1851. S. 1—67.

*Moreno E.* Form and function of the fibularis brevis muscle in some passerine birds // *Ann. Zool. Fennici.* 1990a. Vol. 27, N 1. P. 3—9.

*Moreno E.* The musculus flexor perforatus digiti II and flexor digitorum longus in Paridae // *Condor.* 1990b. Vol. 92, N 3. P. 634—638.

*Nel J.T.* Histologische und anatomische Untersuchungen an der Hinterextremität einiger Vögel // *Verh. Naturhist.-Mediz. Vereins Heidelberg.* 1940. Bd 18. S. 223—244.

*Palmgren P.* Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* // *Acta Zool. Fenn.* 1932. Bd 14. S. 1—113.

*Raikow R.J.* Absence of the ambiens muscle in the Common Myna: A correction // *Auk.* 1973. Vol. 90, N 2. P. 421.

*Raikow R.J.* The evolutionary reappearance of ancestral muscles as developmental anomalies in two species of birds // *Condor.* 1975. Vol. 77. P. 514—517.

*Raikow R.J.* Pelvic appendage mycology of the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae) // *Auk.* 1976. Vol. 93, N 4. P. 774—792.

*Raikow R.J.* Appendicular mycology and relationships of the New World Nine-primaried Oscines (Aves: Passeriformes) // *Bull. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1978. Vol. 7. P. 1—43.

*Raikow R.J.* Monophyly of the Passeriformes: Test of a phylogenetic hypothesis // *Auk.* 1982. Vol. 99. P. 431—445.

*Raikow R.J.* Why are so many kinds of Passerine birds? // *Syst. Zool.* 1986. Vol. 35, N 2. P. 255—259.

*Raikow R.J.* Hindlimb mycology and evolution of the Old World Passerine birds (Acanthisittidae, Pittidae, Philepittidae, Eurylaimidae) // *Ornith. Mon., Wash. d. C.* 1987. Vol. 41. P. 1—82.

*Raikow R.J.* Structure and variation of the hindlimb musculature of the woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae) // *Zool. J. Lin. Soc.* 1993. Vol. 107. P. 353—399.

*Raikow R.J., Borecky S.R., Berman S.L.* The evolutionary re-establishment of a lost ancestral muscle in the bowerbird assemblage // *Condor.* 1979. Vol. 81. P. 203—206.

*Raikow R.J., Polumbo P.J., Borecky S.R.* Appendicular mycology and relationships of the shrikes (Aves: Passeriformes: Laniidae) // *Ann. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1980. Vol. 49, N 8. P. 131—152.

*Renggli F.* Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Kleinhirn- und Vestibulärkerne der Vögel. *Rev. Suis. Zool.* 1967. Bd 74, N 4. S. 701—778.

*Rudge D.W., Raikow R.J.* Structure, function, and variation in the hindlimb muscles of the *Margarornis* assemblage (Aves: Passeriformes: Furnariidae) // *Ann. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1992a. Vol. 61, N 3. P. 207—237.

*Rudge D.W., Raikow R.J.* The phylogenetic relationships of the *Margarornis* assemblage (Furnariidae) // *Condor.* 1992b. Vol. 94. P. 760—766.

*Rüggeberg T.* Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten // *Zeitschr. Wiss. Zool.* 1960. Bd 164. S. 1—118.

*Shufeldt R.W.* The mycology of the raven (*Corvus corax sinuatus*), a guide to the study of the muscular system in birds. London, 1890. 343 p.

*Sibley C.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L.Jr.* A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies // *Auk.* 1988. Vol. 105, N 3. P. 409—423.

*Sibley C.G., Monroe B.L.Jr.* Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale Univ. Connecticut, 1990. 1111 p.

*Stallcup W.B.* Myology and serology of the avian family Fringillidae, a taxonomic study // *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Publ.* 1954. Vol. 8, N 2. P. 1—211.

Urik J.A. Anatomy and evolutionary relationships of the avian family Irenidae. Unpubl. Ph. D. dissertation. Pittsburgh, Pennsylvania, 1983. 298 p.

Verstappen M., Aerts P. Terrestrial locomotion in the black-billed magpie. I. Spatio-temporal gait characteristics // Motor. Control. 2000. Vol. 4, N 2. P. 150—164.

Verstappen M., Aerts P., De Vree F. Functional morphology of the hindlimb musculature of the black-billed magpie,

*Pica pica* (Aves, Corvidae) // Zoomorphology. 1998. Vol. 118. P. 207—223.

Verstappen M., Aerts P., Van Damme R. Terrestrial locomotion in the black-billed magpie: kinematic analysis of walking, running and out-of-phase hopping // J. Exp. Biol. 2000. Vol. 203, N 14. P. 2159—2170.

Тверской гос. ун-т, биологический ф-т,  
кафедра зоологии

Поступила в редакцию  
1.02.06

### KEY LOCOMOTOR ADAPTATION OF PASSERINE BIRDS (AVES: PASSERIFORMES) BASED ON THEIR HINDLIMB MORPHOLOGY

A.V. Zinoviev

#### Summary

Being comprised of more than a half of species of the entire classis Aves, passerine birds have long been drawing the attention of scientist, who tried to find out the reason of their evolutionary success. Here we present a description of key locomotor adaptation of passeriforms based on their hindlimb morphology, which might have contributed to the prosperity of the order. The comparative data coupled with the biomechanical analysis show that passerines originated as a group adapted to the arboreal mode of life, namely, to the jumping in canopies simultaneously using both feet. Acquisition by the passerines of the locomotion with two-legs-support stages allowed them to increase radically the controlling of the body movements by the combination of two supporting legs and, as the result, to reduce the weight by means of the loss of thigh and shank muscles, associated with one-leg-support stages of locomotion (*musculus iliofemoralis externus*, *m. ambiens*, and *m. popliteus*). Distal parts of the passerine foot also underwent profound changes. Retaining the primitive anisodactyl configuration, passerines turned their foot into highly effective perching device by acquiring the large incumbent hallux. The loss of *vinculum tendineum flexorum* allowed them to flex foretoes and hind toe independently of each other, thus creating an efficient balancing mechanism; the absence of *v. tendinum flexorum*, in its turn, made second and third phalanges of the third toe independent in flexion by corresponding perforated and perforating and perforated flexors. This enhanced the ability of the third toe to adjust to the irregular surface of the perch. Although highly effective, the grasping foot of passerines has been greatly simplified by the reduction of intrinsic muscles (only one muscle, *m. extensor hallucis longus*, out of eleven is regularly present, with four others reduced to various extent or totally absent). The muscles absent are either responsible for individual movements of toes, primarily abduction and adduction (actions, which are precluded in passerine foot, where foretoes are brought close to each other), or they have more powerful synergists among extrinsic muscles, *m. extensor digitorum longus* and *m. flexor hallucis longus*. Such a profound reduction of intrinsic muscles might be partially connected to the extremely high level of metabolism in passerines. Despite the highly specialized perching foot, the retention of the majority of proximal leg muscles preserved in generalized passerines the ability to walk or run in canopies or on the ground.