

На правах рукописи

ЗИНОВЬЕВ Андрей Валерьевич

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ,
СТРУКТУРНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
И АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ
АППАРАТА ДВУНОГОЙ ЛОКОМОЦИИ ПТИЦ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва – 2007

Работа выполнена на Биологическом факультете Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Биологическом факультете Тверского государственного университета

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор **Ф.Я. Дзержинский**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **П.П. Гамбарян**

доктор биологических наук **Е.Н. Курочкин**

доктор биологических наук, профессор **В.Ф. Сыч**

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится “24” декабря 2007 в 15.30 часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова Биологический факультет, ауд. М I.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат диссертации разослан “14” сентября 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Л.И. Барсова

Общая характеристика работы

Актуальность темы

Эволюционные преобразования, приведшие к появлению класса *Aves*, в последние десятилетия привлекают особое внимание как неонтологов, так и палеонтологов (обзоры см. в работах Курочкина, 2001 и Zhou, 2004). Недавние многочисленные находки значительно расширили знания о морфологии и диверсификации ранних птиц и их возможных предков, а обширный сравнительно-анатомический материал по рецентным видам представляет собой базу для реконструкции эволюционных преобразований, приведших к появлению современных групп птиц.

Исследования накопленного материала ограничиваются преимущественно нумерическим или кладистическим анализами произвольно выбранных морфологических признаков. Будучи составляющими типологического подхода к описанию строения, они при всей своей эффективности и рациональности в отношении выявления сходств и различий не учитывают важный пласт исследований, позволяющих наполнить функциональным смыслом используемые признаки и их подбор. Указанный пласт, входящий в рамки системного подхода, подразумевает сопряженное изучение структур, функций и средовых воздействий и направлен на реконструкцию системы связей, архитектоники организма (Федосеева, 2007).

Системный подход нашел отражение в работах классиков морфологии В.О. Ковалевского, А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена и В.Н. Беклемишева. В практике решения проблем, связанных с построением естественной системы класса птиц, в его рамках возник и надежно зарекомендовал себя комплексный морфо-функциональный/морфо-экологический метод (Юдин, 1957, 1970, 1983), нацеленный на познание филогенеза птиц как адаптивного процесса (Юдин, 1965; Дзержинский, 1972, 1980; Корзун, 1988, 1998). Примененный к челюстному и подъязычному аппаратам птиц, он отлично зарекомендовал себя при выявлении не только актуальных видовых или родовых адаптаций, но и специфических этапов в континууме филогенеза естественных групп, названных ключевыми адаптациями.

Аппарат двуногой локомоции птиц информативен не менее челюстного и подъязычного аппаратов (Зиновьев, 1999). Относящиеся к нему признаки, называемые в англоязычных работах *characters*, активно используются в кладистических построениях (McKittrick, 1991). При этом облик и принципиальные черты организации указанного аппарата остаются без внимания, а его эволюция подменяется искусственными схемами переходов от одного набора качеств к другому. Поэтому особо актуальными представляются разработка и при-

менение комплексного морфо-экологического метода к изучению аппарата двуногой локомоции птиц.

Цель и задачи исследования

Цель настоящего исследования заключается в разработке и демонстрации системного морфо-функционального/морфо-экологического подхода к изучению и реконструкции эволюции и адаптивных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц.

Для достижения этой цели последовательно решали следующие задачи:

- создание исторического обзора по теме с выявлением современных направлений в исследованиях;
- создание базы данных по остеологии, миологии и артрологии задних конечностей птиц;
- унификация сравнительно-анатомического описания задних конечностей птиц;
- анализ наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц структур;
- описание общих вопросов биомеханики задней конечности птиц;
- вскрытие ключевых адаптаций, экологических возможностей и адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции ряда рецентных групп птиц (Кукушкообразных, Ракшеобразных, Трогонообразных, Дятлообразных, Воробьинообразных) аппарата бипедальной локомоции птиц в связи с его структурными преобразованиями;

Основные положения, выносимые на защиту

- системный морфо-функциональный/морфо-экологический подход к анализу аппарата двуногой локомоции птиц формирует новые представления о специфике локомоторных адаптаций их отдельных групп;
- в строении задних конечностей птиц сохраняются следы более древних состояний, которые поддаются расшифровке при реконструкции ключевых адаптаций и их смены в конкретных филетических линиях (Кукушкообразные, Ракшеобразные, Трогонообразные, Дятлообразные, Воробьинообразные);
- своим нынешним обликом аппарат двуногой локомоции современных птиц обязан последовательным адаптациям: к двуногой локомоции по земле, к карабканию по стволам деревьев, к поперечному охвату стопами насеста и активному полету.

Научная новизна и теоретическое значение

Разработан оригинальный системный морфо-функциональный/морфо-экологический подход к реконструкции эволюции и адаптивных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц.

Впервые в мировой научной литературе осуществлена детальная разработка сравнительной анатомии задних конечностей птиц. Она сопровождается уникальным историческим обзором, охватывающим более чем двухтысячелетний период и представляющим важное самостоятельное исследование.

Разработаны и унифицированы морфологические описания апоневротической и мускульной составляющих аппарата двуногой локомоции птиц, предлагающие рациональный вариант координации описательной деятельности морфологов, работающих над этим узлом локомоторной системы птиц.

Анализ наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц структур (составляющие мускульной формулы Гаррода, конфигурации птичьих стоп и их адаптивный характер, типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы), дает «ключи» к реконструкции адаптивной эволюции любой рецентной группы птиц. Подобный набор действующих «ключей» в литературе по функциональной морфологии задних конечностей птиц приводится впервые. Действие этих «ключей» вкуче со специально разработанным биомеханическим методом проверено на ряде преимущественно древесных групп птиц.

Впервые показано, что яканы, подобно другим своим соседям по отряду Ржанкообразные, имели укороченный первый палец, который пришлось восстанавливать при переходе в новую адаптивную зону, а близкие сходные с якановыми перестройки сухожильной системы стопы шпорцевых кукушек объясняются их адаптацией к передвижению по ковру из спутанной растительности.

Предложено оригинальное объяснение возникновения гетеродактильной стопы трогонов, поддерживаемое независимыми исследованиями челюстного и подъязычного аппаратов Трогоно- и Ракшеобразных (Корзун, 1988).

Впервые реконструированы ключевая локомоторная адаптация и некоторые основные этапы адаптивной эволюции Кукушкообразных от гоациноподобного предка, а также разработан арбореальный сценарий приобретения кукушковыми зигодактилии с указанием места в нем бегающих по земле форм Старого и Нового Света.

Совместное происхождение Дятлообразных с Ракше- и Трогонообразными от анцестральной группы корацииморфных птиц впервые показано на основе изучения особенно-

стей взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев их стоп; базовый облик сухожильной системы стопы Дятлообразных связан с приобретением зигодактилии и не имеет отношения к предлагаемой рядом авторов адаптации предка всего отряда к карабканию по стволам деревьев.

Впервые вскрыта ключевая локомоторная адаптация Воробьинообразных, заключающаяся в приспособлении их к прыжкам в кронах деревьев с поперечным хватом насеста и максимальным облегчением веса тела; в том числе за счет незадействованных при таком типе передвижения мускулов задних конечностей.

Важными представляются выводы о том, что аппарат двуногой локомоции птиц в своем формировании прошел через ряд адаптивных стадий у предков. Приобретя базовые черты в ходе бипедальной наземной локомоции, она начал модифицироваться при карабкании предковых форм (сходных с археоптериксом) по стволам деревьев и получил нынешнюю конфигурацию в ходе адаптации передних конечностей к активному полету при одновременной редукции хвоста.

Археоптерикс, похожий на ряд манираптор строением задних конечностей, практически не использовал их для поперечного охвата насеста, но применял для бега по грунту и ветвям, а также для карабкания по стволам деревьев без опоры на хвост.

Теоретические основы разработанного и опробованного в работе системного подхода не ограничиваются аппаратом двуногой локомоции птиц. Они могут быть применены также при исследованиях других узлов костно-мышечной системы, как птиц, так и других позвоночных животных.

Практическое значение работы

Разработанный системный подход и его литературная и сравнительно-анатомическая база уже используются исследователями при изучении морфо-экологических специализаций и адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции не проанализированных в данной работе групп птиц (Ильинский, 2005; Зеленков, 2006; Зеленков, Держинский, 2006).

Основные положения диссертации введены в учебный процесс в курсах «Зоология позвоночных», «Сравнительная анатомия позвоночных животных», «Орнитология», «Теория эволюции», «Палеонтология», «Большой практикум» в Тверском государственном университете.

Апробация работы

Основные результаты и положения предлагаемой работы были представлены на XXIII (Пекин, 2002) и XXIV (Гамбург, 2007) Международных орнитологических конгрессах, 4-ых научных чтениях памяти профессора В.В. Станчинского (Смоленск, 2004), XII Международной орнитологической конференции (Ставрополь, 2006), Международной конференции DAAD Alumni “Stein als Treffpunkt” (Санкт-Петербург, 2007), 8 Международном конгрессе морфологии позвоночных (Париж, 2007), а также на семинарах в Музее естественной истории Канзасского университета (Лоуренс, 1996), Музее естественной истории университета им. Гумбольдта (Берлин, 2004, 2007), в Баварском государственном музее геологии и палеонтологии (Мюнхен, 2004) и заседаниях кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (1999, 2007) и кафедры зоологии Биологического факультета Тверского государственного университета (1997, 1998, 2001, 2003, 2007).

Публикации результатов исследования

Основное содержание диссертации опубликовано в 18 печатных работах, 7 из которых – в журналах, рекомендованных ВАК для публикации основных научных результатов докторских диссертаций.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 10 глав и Заключения (286 страниц текста); а также приложения в отдельном томе (99 страниц), содержащем 125 рисунков и 3 таблицы. Список цитированной литературы включает 697 наименований, в том числе 94 работы на русском и 603 – на иностранных языках.

Содержание работы

Введение

Во введении сформулированы актуальность темы работы, ее новизна, значимость, излагаются цели и задачи исследования.

Глава 1. История написания, логика и структура работы

Кратко изложенная структура работы и схема (рис. 1) иллюстрируют оригинальный системный морфо-функциональный/морфо-экологический подход к изучению и реконструкции эволюции и адаптивных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц, последовательно развиваемый в последующих главах.

Глава 2. Исторический обзор

Обзор литературы детально отражает всю историю развития исследований по обсуждаемой теме.

Отдавая должное работам Аристотеля, Гая Плиния Секунда и Фредерика II Гогенштауфена, мы считаем, что по настоящему научное исследование задних конечностей птиц стало появляться в работах авторов эпохи Ренессанса. Так, в работе Белона «Естественная история птиц...» (Belon, 1555) содержатся интересные размышления относительно гомологии костей задних конечностей человека и птицы. Койтер (Coiter, 1575) достаточно подробно иллюстрирует остеологию и миологию задних конечностей ряда видов птиц, а Альдрованди (Aldrovandi, 1599) приводит первое классическое описание мускулатуры задней конечности *Aquila sp.*, давая соответствующим мускулам научные латинские названия.

Из ранних работ периода, последовавшего за Возрождением, следует отметить такую Борели (Borelli, 1680-1682), в которой содержатся размышления относительно механики движения конечностей и вскрываются некоторые автоматические механизмы стопы птиц. В работе Перро (Perault, 1688) приводятся размышления относительно функционального значения разворота первого пальца у баклана и его объединения посредством перепонки со вторым.

Среди наиболее ярких имен исследователей XVIII – начала XIX веков можно упомянуть Вика д'Азира, Меррема, Кювье, Ницша, Мекеля, Каруса. Именно с ними, а также с их последователями позапрошлого века, связан расцвет классических морфологических исследований задних конечностей птиц (немцы – Tiedemann, Langer, Gadow, Fürbringer; амери-

канцы и англичане – Owen, Haughton, Garrod, Forbes, Watson, Weldon, Mitchell, Beddard, Parker, Shufeldt).

В первой половине прошлого 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, McKittrick, Vorecky), 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 Александра (Alexander) с соавторами. Среди работ отечественных авторов, приходящихся в основном на 2-ю половину XX столетия и касающихся морфо-функционального анализа, внимания заслуживают таковые Усенко, Курочкина, Сыча, Богдановича и Кузнецова.

В начале XXI века продолжают исследования аппарата двуногой локомоции птиц, которые можно условно разделить на несколько направлений.

Первое объединяет работы, привлекающие особенности морфологии задних конечностей (как правило, наряду с другими категориями признаков) для выяснения филогенетических, а точнее, кладистических отношений между таксонами, как вымерших, так и современных птиц (Hughes, 2000; Cracraft, Clarke, 2001; Chiappe, Dyke, 2002; Mayr, 2002, 2003; Mayr, Clarke, 2003; Dyke et al., 2003; Ericson et al., 2003; Zhou, 2004; Moyle, 2005; Manegold, 2005 и др.).

Второе касается изучения биомеханики двуногой локомоции птиц. В этом направлении следует отметить работы Аник Абурашид с коллегами, в которых исследование кинематики сочетается с функциональным анализом некоторых особенностей строения скелета конечностей и, в итоге, служит основой для проектирования механических моделей-роботов (Abourachid, 2000, 2001a; Abourachid, Renous, 2000, 2001; Abourachid et al., 2001, 2004, 2006; Hugel et al., 2003). Поскольку по ходу изложения мы будем обращаться к биомеханическим работам, то помимо несколько наиболее важных (Earls, 2000; Biewener, Corning, 2001; Gabaldon et al., 2001, 2004; Johansson, Norberg, 2001; Alexander, 2004; Nelson et al., 2004; Tobalske et al., 2004; De Margerie et al., 2004; Fujita, 2004; Van Coppenholle, Aerts, 2004) здесь следует упомянуть наиболее известных авторов, работающих в этой области: В.К. Ahlborn, R. McN. Alexander, A.A. Biewener, R.W. Blob, S.L. Delp, K.P. Dial, A.M. Gabaldon, N.C. Heglund, D.M. Henderson, D.F. Hoyt, J.R. Hutchinson, D.J. Irschik, C.P. McGowan, M.G. Pandy, S.M. Reilly, W.I. Sellers, S.K.S. Thorpe, B. W. Tobalske, J.R. Usherwood.

Третье направление – ветеринарно-анатомическое. Основным объектом служат хо-

зайтвенно значимые виды птиц; исследования сконцентрированы на анатомии задних конечностей и основных локомоторных актах (Harcourt-Brown, 2000; Salzer, Starck, 2000; Williams et al., 2000; Buchanan, Marsh, 2001; Frey et al., 2001; Rinck, 2002; Linn et al., 2003; Gangl et al., 2004).

Четвертое направление – морфо-функционально-экологическое. Морфология локомоторного аппарата птиц здесь изучается в связи с его функционированием в рамках конкретных адаптаций. Традиционно-развиваемой русской морфологической школой, в последние годы оно нашло отражение в работах Богдановича, Держинского, Волкова, Зеленкова, Зиновьева, Ильинского (Богданович, 2000, 2007; Волков, 2006; Зеленков, 2006, 2007; Зеленков, Держинский, 2006; Зиновьев, 2000, 2003, 2003а, 2004, 2006, 2007, 2007а, 2007б, 2007в, 2007г, 2007д; Зиновьев, Держинский, 2000; Ильинский, 2005; Volkov, 2003; Zinoviev, 2002, 2006а). Эволюция отдельных групп птиц предстает в них в виде цепи конкретных адаптаций. Отдельные элементы этого подхода находят также отражение в работах зарубежных исследователей (Frahner, 2000; Ward et al., 2002; Zeffner, Norberg, 2003; Hutchinson, Gatesy, 2000; Forstmeier, Kessler, 2001; Hopson, 2001; Hutchinson, 2001, 2001а, 2002; Noriega, 2001; Oldfield et al., 2001; Elzanowski, 2006).

Глава 3. Материал и методы исследования

Материалом для работы послужили зафиксированные в формалине или спирте тазовые конечности 20 видов птиц 13 семейств из 12 отрядов.

Полностью задние конечности отпрепарированы у африканского страуса (*Struthio camelus* L.), эму (*Dromaius novaehollandiae* Lath.), банкивской курицы (*Gallus gallus bankiva* L.), сизого голубя (*Columba livia* L.), дятлового попугайчика Финша (*Micrositta finschii* Ramsay), обыкновенного козодоя (*Caprimulgus europaeus* L.), кубинского трогона (*Priotelus temnurus* Temminck), африканского широкогорота (*Eurystomus glaucurus* Müller), галки (*Coloeus monedula* L.), белокрылого жаворонка (*Melanocorypha leucoptera* Pall.), ласточки-береговушки (*Riparia riparia* L.), зяблика (*Fringilla coelebs* L.), клеста-еловика (*Loxia curvirostra* L.), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* L.) и дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.). Осуществлена частичная препаровка тазовых конечностей яванского рогоклюва (*Eurylaimus javanicus* Horsfield), желтолобой яканы (*Jacana spinosa* L.) и обыкновенной шпорцевой кукушки (*Centropus sinensis* Stephens), а также исследован скелет тазовых конечностей журавлиного ястреба (*Geranospiza caerulescens* Vieillot) и полевого луны (*Circus cyaneus* L.). Указанные материалы собраны автором, а также предоставлены коллегами из коллекций музеев, институтов и университетов России, США, Германии и Вьетнама.

Нами также изучен скелет пояса задних конечностей оригиналов Берлинского (Berlin), Айхштеттского (Eichstätt), Зольнхофенского (Solnhofen) и Мюнхенского (München) экземпляров археоптерикса, а также высококачественные слепки Лондонского экземпляра, любезно предоставленные Ларри Мартиным (Музей Естественной Истории Канзасского университета, Лоуренс), Дэвидом Унвиным (Музей Естественной Истории университета Гумбольдта, Берлин), Оливером Раухутом (Баварское государственная коллекция по геологии и палеонтологии, Мюнхен), Мартиной Кёбл-Еберт (Юрский музей, Айхштетт) и Мартином Рёпером (Музей бургомистра Мюллера, Зольнхофен).

Задняя конечность банкивской курицы была выбрана как более или менее генерализованный вариант для разработки биомеханической модели. В качестве достаточно строгой системы для рассуждений при построении последовательной биомеханической модели мы воспользовались статикой (первым разделом теоретической механики) в графической интерпретации, уже хорошо показавшей себя при анализе биомеханики скелета млекопитающих (Kummer, 1959) и изучении челюстного аппарата птиц (Держинский, 1972) и млекопитающих (Никольский, 1997).

Препарирование осуществлялось под бинокляром МБС-1. Для выявления мелких мышц и определения перистости использовался метод окрашивания вайгертовской разновидностью раствора Люголя (состав см. Bock, Shear, 1972). Исследования экземпляров археоптерикса осуществлялось с применением бинокулярного микроскопа Leica.

Глава 4. Терминология

В представляемой работе, как и в предшествующих подобного плана (Зиновьев, 1999), мы следовали терминологии, принятой в *Nomina Anatomica Avium* (1993). Это не значит, что мы склонны ее безоговорочно принять, но 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 5. Анатомическое описание

В этой главе приведена мобилизованная на современном уровне уникальная по широте охвата материала синонимическая и сравнительно-анатомическая информация по остеологии, артрологии и миологии задних конечностей 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. iliotrochantericus medialis, вопреки общепринятым представлениям присутствует практически у всех исследованных к настоящему времени птиц, но у многих сливается с более мощными синергистом – *m. iliotrochantericus cranialis*, или, реже, с *m. iliotrochantericus 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 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 scuris*), 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 6. Некоторые замечания по миологии задних конечностей африканского страуса

Вынесение такого незначительного, на первый взгляд, вопроса в отдельную главу нами сделано не случайно. Возросшее в последнее время внимание к кладистическому анализу морфологических признаков требует их качественного подбора. Будучи не в силах получить большинство из этих признаков самостоятельно, авторы полагаются на опублико-

ванные в печати материалы (см., например, McKittrick, 1991), отдавая приоритет самым «свежим». С какой осторожностью надо относиться к этим материалам, мы показываем на примере такого хорошо изученного в морфологическом плане объекта, каким является африканский страус.

Первые исследования по миологии задних конечностей африканского страуса происходят из первой половины XIX века (Meckel, 1828). Впоследствии вышло много работ, затрагивающих эту тему (Haughton, 1865; Macalister, 1865; Garrod, Darwin, 1872; Gadow, 1880; Судиловская, 1931; Cho et al., 1984; Mellet, 1985, 1994; Fowler, 1991; Hopkins, Constantinescu, 1995; Pavaux, Lingereux, 1995; Liswaniso, 1996, Liswaniso et al, 1996, 1996a, 1997; Bezuidenhout, 1999; Зиновьев, 1999; Chow et al., 2000; Gangl, 2001; Weissengruber et al., 2002, 2003). Несмотря на их количество, большинство работ или слишком стары и не согласуются с современной терминологией, или ограничены описаниями лишь отдельных частей конечности. В связи с этим Гангль с соавторами (Gangl et al., 2004) недавно попыталась разрешить эту проблему, приведя детальное описание топографии и морфологии мускулов задней конечности страуса, основанное на проанатомированных 12 экземплярах этого вида, а также на синтезе всех доступных литературных данных. Несмотря на все свои достоинства, указанная работа способна ввести в заблуждение исследователя, лишь поверхностно знакомого со сравнительной анатомией задних конечностей птиц, что в свою очередь чревато ошибочными выводами систематического характера.

Среди самых грубых ошибок указанных авторов нами отмечены: описание *m. iliotrochantericus caudalis* и *m. iliofemoralis externus* под последним названием как одного мускула; принятие *m. iliotrochantericus medius* за *m. iliotrochantericus cranialis*; неверная трактовка головок бедренно-большеберцового мускула с вытекающим отсюда описанием новых «химерных» мускулов; описание *m. plantaris* в качестве четвертой головки икроножного мускула; пропуск совместного крепления *mm. flexores crures lateralis et medialis*.

Таким образом, мускулатура задних конечностей африканского страуса не столь уникальна, как это может показаться по результатам исследований Меллета (Mellet, 1994) и Гангль с соавторами (Gangl et al., 2004). Ряд мускулов и их частей, описанных как особенные, при ближайшем рассмотрении не оказались таковыми. Это лишний раз показывает, что систематик, пользующийся в своих построениях морфологическими признаками, должен быть не только внимателен к их подбору, но и обладать достаточной суммой знаний по сравнительной анатомии птиц. Эту сумму знаний в отношении аппарата двуногой локомоции птиц призвано, в том числе, дать представляемое на защиту исследование.

Глава 7. Анализ некоторых наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц структур

В этой главу мы вынесли анализ некоторых структур, сыгравших большую роль в наших исследованиях реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц.

Во-первых, это – составляющие так называемой **мышечной формулы Гаррода** (рис. 2), с даты создания которой в первоначальном виде прошло уже более 130 лет (Garrod, 1874). Как в исходном, так и, позднее, в расширенном за счет других изменчивых мышц бедра и голени виде, формула эта использовалась в систематических целях, также для характеристики и сравнения изучаемых видов (Berger, 1960, 1960a; George, Berger, 1966; Fleming, 1966), но широкого распространения не получила. Последнее дополнение к формуле сделано Курочкиным (1982), введшим в нее *m. fibularis longus* (M) и *m. fibularis brevis* (N), которых предыдущие авторы (Hudson, 1937; Berger, 1959) не посчитали нужным добавить из-за недостатка сравнительного материала. Е.Н. Курочкин отмечает, что мышечная формула, прежде всего, отражает «функциональную специфику данного типа локомоции, уровень его совершенства и эволюционный уровень ... таксона» (Курочкин, 1982).

Несмотря на то, что со времени выхода в свет работы Е.Н. Курочкина (1982) мышечная формула редко использовалась при описании мускулатуры задней конечности птиц, равно как и для целей систематики, она, тем не менее, не потеряла своего значения в качестве индикатора локомоторной специфики отрядов, семейств, родов и, в ряде случаев, видов. На основе накопленного к настоящему времени обширного сравнительно-анатомического материала мы проанализировали функциональную значимость составляющих расширенной мышечной формулы Гаррода и их роль для понимания локомоторной специфики конкретных отрядов и семейств птиц.

M. caudofemoralis (A) (здесь и далее буквенные обозначения соответствуют таковым на рис. 2) – мощный ретрактор бедра у рептилийных предков птиц, во многом утративший у последних эту функцию в связи со значительной редукцией хвоста. Простое отсутствие или присутствие этого мускула в формуле Гаррода не несет систематической информации, равно как и намек на специфику какого-то конкретного типа локомоции, на который указывает степень развития мускула, не отражаемая в формуле. Он может отсутствовать как у хороших бегунов с коротким хвостом (Rheidae, Dromaiidae), так и у длиннохвостых птиц со слабыми конечностями (Steatornithidae). Некоторый свет на функциональную причину изменчивости *m. caudofemoralis* у птиц проливает следующий мускул формулы Гаррода.

M. iliofemoralis (B) традиционно рассматривается вместе с *m. caudofemoralis* как часть некогда единого грушевидного мускула (*m. piriformis*). Подвздошнобедренный мускул, как и

хвостовобедренный, так же не имеет систематического значения, но с учетом состояния и степени развития *m. caudofemoralis* может указывать в самом общем виде на особенности локомоторной специализации; его отсутствие в большинстве случаев (но не во всех) указывает на переход к типам локомоции, при которых не требуется мощной ретракции бедра (например, в случаях исключения из локомоции одноопорных стадий).

M. iliotrochantericus medius (C) не только имеет минимальное систематическое значение, но и вряд ли может быть адекватно отражен в мускульной формуле. Будучи производным *m. puboischiofemoralis internus pars dorsalis* архозавровых предков (Rowe, 1986) этот мускул у птиц в большинстве случаев слит со вторым производным указанной части – с *m. iliotrochantericus cranialis*. Причина существования отдельного *m. iliotrochantericus medius* остается непонятной. Вместе с *m. iliotrochantericus cranialis* и более мощным *m. iliotrochantericus caudalis* он пронирует бедро, что необходимо для противостояния супинации, оказываемой мышцами-ретракторами на этот сегмент (Зиновьев, Держинский, 2000). Возможно также, что расщепление краниального и медиального подвздошновертельных мускулов объясняется растянутостью их мышечной массы по вертикали, что, при повороте бедра в парасагиттальной плоскости, неизбежно приводит к движению отдельных мышечных пучков друг относительно друга.

M. iliofemoralis externus (D) также не всегда адекватно может быть отражен мускульной формулой. Этот мускул нередко сливается с лежащим впереди *m. iliotrochantericus caudalis*, вместе с которым он является производным единого мускула, *m. iliofemoralis*, архозавровых предков птиц (Rowe, 1986). В дифференцированном виде наружный подвздошнобедренный мускул абдуцирует бедро, в то время как при полном слиянии с каудальным подвздошновертельным, когда направление его мускульных волокон практически совпадает с таковым *m. iliotrochantericus caudalis*, помогает тому в пронации бедра. Поэтому, обладая сомнительной систематической ценностью, степенью своей дифференцированности этот мускул может указывать на определенные аспекты локомоторной специализации, а именно, когда необходима абдукция бедра для противостояния силе тяжести, стремящейся аддуцировать бедро при переносе конечности во время одноопорной стадии.

M. iliofemoralis internus (E), несмотря на свою слабость у большинства птиц, полностью отсутствует у изученных представителей лишь немногих групп (Cuculiformes, Trochilidae, Uropidae и Indicatoridae). Этот мускул исчезает неоднократно; его присутствие или отсутствие подвержено индивидуальным, внутри- и межвидовым вариациям, поэтому он вряд ли имеет ощутимую систематическую ценность. Его функция супинатора бедра с успехом дублируется несравнимо более мощным *m. ischiofemoralis*, поэтому удивительное

постоянство, с которым мускул встречается у птиц, можно приписать его функции аддуктора бедра. В связи с переводом у птиц конечностей в парасагиттальную плоскость, необходимость в мощных аддукторах бедра исчезла, а таковые преобразовались в его ретракторы, *mm. puboischiofemorales*. По описанным выше причинам, при одноопорной стадии необходимость в аддукторах отпадает, но в момент переноса конечности такая необходимость появляется для тонкого контроля движения в тазобедренном суставе.

M. plantaris (F), который исчезает неоднократно в разных группах птиц и подвержен индивидуальным вариациям, в рамках мускульной формулы также не указывает на какую-то конкретную деталь локомоторной адаптации. Не всегда обнаруживаемый из-за сильной редукции (вплоть до сухожилия) и/или слияния с *pars medialis m. gastrocnemii*, этот мускул может отсутствовать как у хороших бегунов (*Struthionidae*), так и у видов, почти не использующих задние конечности для передвижения (например, *Apodidae*). Слабый синергист икроножного мускула в сгибании интертарзального сустава, он, по-видимому, сохраняется у многих птиц для контроля положения тиббиального хряща, через который проходят конечные сухожилия длинных сгибателей пальцев (Куручкин, 1982; Зиновьев, 1999). У других видов в этом его с успехом заменяет упомянутая выше медиальная часть икроножного мускула.

M. popliteus (G), в отличие от предыдущего мускула, указывает на особенности локомоторной адаптации отдельных групп птиц. Будучи пронатором тиббиотарзуса относительно малой берцовой кости, он важен при наземной локомоции с попеременной опорой на каждую конечность, поскольку обеспечивает поворот туловища на опорной ноге (Зиновьев, 1999). 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 (*Podargidae*, *Nyctibiidae*, *Aegothelidae*, *Coliiformes*, *Trogoniformes*, большинство *Coraciiformes* и *Piciformes*, *Passeriformes*). Все Воробьинообразные и, в особенности, так называемые бегающие воробьиные птицы (*Alaudidae*, *Motacillidae*), передвигающиеся по земле и/или в кронах с использованием одноопорных стадий, перешли к этому вторично, так и не восстановив подколенный мускул (Зиновьев, 1999).

M. fibularis longus (M) своим присутствием или отсутствием в формуле, подобно предыдущему мускулу, подчеркивает особенности локомоторной адаптации разных групп птиц. Мускул этот имеет двоякое крепление: основное на конечном сухожилии *m. flexor perforatus digiti III* (*tendo cranialis m. fibularis longi: nomen novum*) и дополнительное (*tendo caudalis m. fibularis longi: nomen novum*) (рис. 84) на латеральной стороне тиббиального хряща.

Благодаря второму сухожилию он является действенным помощником икроножного мускула в вентральном разгибании интертарзального сустава, что хорошо подтверждается сравнительным материалом; он присутствует и наилучшим образом развит у бегающих птиц (Struthioniformes, Tinamiformes), а у ходящих по земле представителей Falconiformes (Cathartidae, Sagittariidae) развит лучше всех в отряде (Fisher, 1946; Hudson, 1948). И, наоборот, при оставлении птицами бега или интенсивного хождения длинный малоберцовый мускул либо проявляет тенденцию к уменьшению (Procellariiformes, большинство Falconiformes, Psittaciformes, некоторые Cuculiformes, Caprimulgiformes, Coliiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Piciformes), либо исчезает вовсе (*Pterodroma*, Hydrobatidae, Pelecanoididae, Pandionidae, Strigiformes, Steatornithidae, Aegothelidae, Apodiformes, Meropidae, Bucerotidae, Galbulidae, Phoeniculidae, Uropidae); представители последних двух семейств имели мало ходящих предков (Корзун Л.П., личн. сообщ.). Повысить информативность этого мускула в составе мускульной формулы может учет его основного крепления. Такое указывает на участие длинного малоберцового мускула в сгибании базальной фаланги третьего пальца. Упомянутая веточка натянута при вентрально разогнутом интертарзальном суставе и переразогнутых плюснофаланговом и первом межфаланговом суставах третьего пальца, что типично для конца фазы опоры.

Таким образом, связь длинного малоберцового мускула с конечным сухожилием прободенного сгибателя третьего пальца не столько направлена на содействие в сгибании первой и второй фаланг указанного пальца (специализированного прободенного сгибателя для этого вполне достаточно), сколько на помощь таковому в противостоянии высокой разгибающей нагрузке в фазе толчка. А если учесть, что конечное сухожилие *m. flexor perforatus digiti 3* объединено посредством *vinculum tendinum flexorum* с таковым *m. flexor perforans et perforatus digiti 3*, то длинный малоберцовый мускул получает возможность помогать в противостоянии разгибательной нагрузке приходящейся и на второй межфаланговый сустав 3-го пальца. Принимая во внимание высокую информативность указанной веточки, мы предлагаем внести ее в мускульную формулу как «**M₁**». Тогда полная формула запишется как **ABCDEFGHIJMM₁NXYAmV**.

M. fibularis brevis (N) четко отражает характер использования задних конечностей птицами. Как нами было показано ранее (Зиновьев, 2000), пронирая цевку, короткий малоберцовый мускул вызывает натяжение суставных связок и тем самым стабилизирует интертарзальный сустав, т.е. делает безопасной его выгодную ротационную свободу (максимума развития он достигает у Strigiformes, Falconidae, Accipitridae, Pandionidae, Psittaciformes, Loxia). При переходе к формам локомоции, когда цевка движется однообразно относительно

тибиотарзуса, стабилизация интертарзального сустава достигается туго натянутыми коллатеральными связками, исключаяющими ротацию стопы.

Pars pelvica m. flexoris cruris lateralis (X) отсутствует у птиц реже всех других мышц мускульной формулы. Это, по всей видимости, объясняется его ролью в предотвращении пассивной протракции бедра, о чем, помимо его расположения, свидетельствуют данные электромиографии (Jacobson, Hollyday, 1982; Сыч и др., 1985). В настоящий момент нельзя назвать единую причину исчезновения латерального сгибателя голени у многих Procellariiformes, а также Fregatidae, Pandionidae, Accipitridae, Falconidae, Strigiformes и Apodiformes без рассмотрения степени развития других мышц в указанных семействах и отрядах. Можно лишь заметить, что мускул отсутствует в группах, представители которых ходят плохо, либо вовсе не ходят.

Pars accessoria m. flexoris cruris lateralis (Y) делает предыдущий мускул ретрактором бедра. Помимо естественного отсутствия его у видов, утративших бедренную часть, он редуцируется или вовсе исчезает в птиц, которые, как и предыдущем случае, ходят плохо или совсем не ходят (Sphenisciformes, Gaviiformes, Podicipediformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Anatidae, Stercorariidae, Laridae, Alcidae, Trogoniformes, Alcedinidae, Meropidae, Galbulidae, Picidae). Именно редукция этой части предваряет полное исчезновение латерального сгибателя голени, поскольку без нее он в своем действии становится идентичным ее медиальному сгибателю. Таким образом, отсутствие в формуле добавочной головки может указывать на начальные стадии редукции *m. flexor cruris lateralis* в связи с отказом птиц от активного использования задних конечностей для локомоции, в первую очередь, наземной.

M. ambiens (Am) до сих пор остается загадкой, как с точки зрения его систематической ценности, так и функции. Присутствуя у всех изученных Eoaves (*sensu* Sibley, Ahlquist, 1988) и объединяя своим отсутствием многие группы инфракласса Neoaves, в последнем подразделении он исчезает не единожды и подвержен межвидовым вариациями, а потому его значение для классификации Neoaves – сомнительно. Собранные нами данные указывают на то, что этот мускул имеет тенденцию к исчезновению в группах, ушедших от активной наземной локомоции с одноопорными стадиями. Некоторый свет на значение *m. ambiens* проливает работа Кузнецова (Kuznetsov, 1995), который показал энергетическую выгоду действия подобного многосуставного мускула при удержании позы в трехзвенной конечности в средней стадии фазы опоры.

Vinculum tendinum flexorum (V), объединяющий конечные сухожилия *m. flexor perforatus digiti 3* и *m. flexor perforans et perforatus digiti 3*, своим состоянием достаточно четко

указывает на локомоторные предпочтения отдельных групп птиц. В составе уже описанного выше комплекса, *m. fibularis longus + tendo cranialis m. fibularis longi + tendo terminalis m. flexoris perforati digiti III + vinculum tendinum flexorum + tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforati digiti III*, указанная сухожильная перемычка помогает третьему пальцу противостоять разгибающим нагрузкам, действующим на него в фазе толчка. Это подтверждается сравнительно-анатомическими данными; *vinculum* присутствует у специализированных бегунов (*Struthioniformes*, *Tinamiformes*, *Galliformes*, *Rallidae*, *Otididae*) и других ходящих по земле (многие *Ciconiiformes*, *Phoenicopteriformes*, *Anseriformes*, *Cathartidae*, *Sagittariidae*, многие *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*) или бегающих в кронах (многие *Cuculiformes*) птиц.

Использование данных мускульной формулы в систематических целях (например, McKittrick, 1991) без проверки конкретных описаний мускулатуры может привести к серьезным ошибкам. Наибольшую ценность формула имеет при первичной оценке функциональной специфики локомоторного аппарата исследуемых групп при условии знания функции мускулов и структур, ее составляющих. Вторичная и более точная оценка возможна лишь при детальном изучении морфологии локомоторного аппарата.

Во-вторых, это *типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц* (рис. 3). Анализируемые в этой главе в связи с уточненной здесь же классификацией *конфигураций пальцев птичьей стопы*, они оказываются зачастую более информативны адаптивных изменений, затрагивающих внешний облик стопы, поскольку указывают не только на смену конфигурации, но также на изменения в ее использовании в отсутствие каких-либо выраженных перемен во внешней морфологии. Ограничение на объем автореферата не позволяет нам поместить в него разбор генезиса типов взаимодействия; мы ограничимся только схемой, отражающей результат этого исследования. Схема эта чрезвычайно важна не только для реконструкции адаптивной эволюции разных групп птиц, но и для восстановления деталей их филогенетической эволюции.

Глава 8. Некоторые общие вопросы биомеханики задних конечностей птиц

Излагаемая в настоящей главе модель (Зиновьев, 1999; Зиновьев, Держинский, 2000) служит для иллюстрации структурных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц в ходе адаптивной эволюции и радиации.

Как объект для общей модели использована задняя конечность банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*), 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. Более или менее строгой системой рассуждений послужила статика (первый раздел теоретической механики) в графической интерпретации. В упрощенную механическую модель локомоторного аппарата 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. iliotrochantericus 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 понятным множественность отдельных мышц, различных по мелким деталям ориентации и пунктам крепления на частях скелета.

Весьма интересный частный результат анализа биомеханической модели – полученное истолкование подвздошно-вертельных мышц (*mm. iliotrochanterici*) 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 нему 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, из-за обычно имеющего место каудального наклона 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 9. Экологические возможности и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции некоторых рецентных групп птиц

9.1. Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфофункциональный анализ и эволюционное приложение

Исследования показывают, что хорошо развитый первый палец обязательно обслуживается его специализированным длинным сгибателем – *m. flexor hallucis longus*. Потеря связи *m. flexor hallucis longus* с соответствующим пальцем происходит лишь в случае его сильной редукции или полного исчезновения. На этом фоне интерес вызывают два сообщения, указывающие на отсутствие связи длинного сгибателя первого пальца с соответствующим пальцем при отличном развитии последнего: у представителей семейства *Jacaniidae* (*Charadriiformes*) и рода *Centropus* (*Cuculiformes*). Оба указанных случая удобнее рассмотреть по отдельности, причем для лучшего освещения вопроса рациональнее начать с якан.

9.1.1. Случай с *Jacaniidae*

Наши исследования (Зиновьев, 1999; Zinoviev, 2002) подтвердили корректность сообщений предыдущих авторов об отсутствии сухожилия *m. flexor hallucis longus* к первому пальцу у представителей сем. *Jacaniidae*. Роль сгибателя означенного пальца берет на себя *m. flexor hallucis brevis*, в норме крепящийся на плантарной поверхности основания его базальной фаланги. У якан сухожилие этого сгибателя крепится к когтевой фаланге, этим функционально заменяя *m. flexor hallucis longus*, конечное сухожилие которого сливается с таким *m. flexor digitorum longus*, образуя конфигурацию IV, характерную для птиц с сильно редуцированным или исчезнувшим задним пальцем (рис. 4).

Возникает закономерный вопрос о путях формирования указанных особенностей стопы Якановых. Обзор отряда *Charadriiformes* показывает, что только представители сем.

Jacanidae обладают нормально развитым первым пальцем; в остальных же семействах он либо отсутствует (Haematorpodidae, Burhinidae), либо слаб или имеет тенденцию к исчезновению (Rostratulidae, Scolopacidae, Recurvirostridae, Charadriidae, Dromadidae, Glareolidae, Thinnocoridae, Chionididae, Stercorariidae, Laridae, Rhynchopidae, Alcidae). Как показывают исследования Хадсона (Hudson et al., 1969), редукция заднего пальца в отряде сопровождается утратой связи конечного сухожилия длинного сгибателя первого пальца с его рудиментом, причем таковое зачастую опережает полную утрату пальца (Stercorariidae, Laridae, Alcidae). *M. flexor hallucis brevis*, напротив, сохраняется даже в случае полного исчезновения заднего пальца (Alcidae) (видимо, налицо явление гетерохронии), а конечное сухожилие теряется в соединительной ткани в месте, где некогда располагался первый палец (Hudson et al., 1969).

По-видимому, задний палец предка якан претерпел редукцию, типичную для большинства современных Ржанкообразных. Необходимость увеличения площади опоры при освоении новой кормовой станции на плавающей растительности потребовала от них восстановления заднего пальца. *M. flexor hallucis brevis*, единственный сгибатель, сохранивший к тому времени связь с первым пальцем, принял на себя всю функцию его обслуживания. В предотвращении переразгибания когтевой фаланги и всего пальца короткому сгибателю стала помогать (а потом, вероятно, и полностью взяла на себя эту функцию), сухожильная лента, сформировавшаяся из части его сухожильного чехла.

9.1.2. Случай с *Centropus*

Коготь первого пальца шпорцевых кукушек удлиннен и выпрямлен подобно таковому якан (рис. 5). Он так же служит для увеличения площади опоры, поскольку кукушки этого рода предпочитают передвигаться в густых кустарниках по сплетениям ветвей растений. Внешнее сходство дополняется внутренним; помимо отсутствия веточки конечного сухожилия *m. flexor hallucis longus* к первому пальцу, наличествует *lig. flexor hallucis*, которая, как и у якан, предотвращает переразгибание удлиненной когтевой фаланги при опоре о неровную поверхность. Однако сходство не является полным, что указывает на возможные отличия от якан, как в сценарии приобретения данной конфигурации шпорцевыми кукушками, так и в деталях ее использования. Дело в том, что *m. flexor hallucis brevis* шпорцевых кукушек сохраняет свое традиционное крепление на плантарной стороне проксимального конца базальной фаланги первого пальца.

Причина подобного состояния кроется в отсутствии необходимости захватывать насест с использованием первого пальца. Кукушки имеют зигодактильную стопу, так что направленный назад четвертый палец вместе со вторым и третьим оказывается достаточным для

фиксации стопы на ветви. Удлинение и выпрямление когтя первого пальца сделало сгибание когтевой фаланги первого пальца не только излишним, но и вредным. Дело в том, что передвижение по спутанной растительности над грунтом предполагает не простую опору лапы на поверхность, а частичный захват этой поверхности путем сгибания, по меньшей мере, когтевых фаланг пальцев. Это необходимо для предотвращения соскальзывания стопы во время опоры на неровную поверхность. Удлинение когтя первого пальца сделало практически невозможным его использование для фиксации стопы при опоре на густо переплетенную растительность; при попытке согнуть когтевую фалангу птица с большой степенью вероятности упирается концом когтя в ближайшую ветку или стебель. Таким образом, первый палец препятствует сгибанию когтевых фаланг остальных пальцев при попытке зафиксировать ногу на «ковре» из переплетенной растительности, поскольку конечные сухожилия длинных сгибателей пальцев объединены перемычкой – *vinculum tendineum flexorum*. Следовательно, удлинение заднего когтя в качестве «лыжи» автоматически сделало его невыгодным рычагом, недоступным мышечному контролю параллельно остальным, более коротким когтевым фалангам.

9.2. Морфо-функциональные аспекты гетеродактилии трогонов

Вопрос о причинах возникновения гетеродактилии поднимался в работах прошлого века (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 таковую 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.6). Предок охотился на летающих насекомых, наиболее доступных для воздушной охоты в подпологовом пространстве тропического леса (**A**) 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 1-го пальца, ставшего непригодным для охватывания ветви. В связи с переходом к фруктоядности птица была вынуждена переместиться в богатые плодами места (**B**), что привело к необходимости 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.

9.3. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (*Aves, Cuculiformes*): сценарий адаптивной эволюции

Кукушкообразные, согласно наиболее используемым 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* Müller), 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».

Одной из характерных особенностей кукушек является зигодактильная стопа, в которой 2-й и 3-й пальцы направлены вперед, а 1-й и 4-й – 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 (1-й, 2-й и 4-й пальцы направлены вперед, а 1-й – 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 «клешню». Толчком к этому, по-видимому, послужила адапта-

ция 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 1-й палец к редукции, а 4-й – к повороту вперед, на линию главного натяжения, возникающую при подвешивании тела к стволу при помощи когтя (Зиновьев, 1999). Как это уже было замечено ранее, при карабкании дятлы и дятловые попугайчики (*Micrositta*) стремятся развернуть 4-й (эктроподактилия), а иногда вместе с ним и 1-й палец вперед.

Турако показывают возможный путь приобретения зигодактилии кукушками. Их стопа имеет семизигодактильную конфигурацию, при которой 4-й 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 4-й палец позволяет надежно охватывать ветвь при передвижении вдоль нее (Зиновьев, 1999).

На то, как выглядела стопа отдаленных предков кукушек, может указывать гоацин, рассматривавшийся с момента своего описания Мюллером (Müller, 1776) как представитель Galliformes и помещенный Петерсом (Peters, 1934) в монотипическое семейство Opisthocomidae. 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 связь его 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», приобретя 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).

Если приведенные выше рассуждения о приобретении кукушками зигодактильной стопы от анизодактильной гоациноподобного предка через семизигодактильную туракообразного 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 листовая птица, ферментирующая зеленую массу в зобу) и вряд ли может точно соответствовать предку, давшему начало турако и кукушкам, в строении задних конечностей он, тем не менее, напоминает предполагаемый анцестральный тип (рис. 7А). 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*. Его исчезновение обеспечивает возможность независимого сгибания 2 и 3 фаланг 3-го 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 демонстрируют одну из ступеней их последующей специализации к освоению крон (рис. 7Б). Турако теряют два мускула из 14 составных расширенной мускульной формулы Гаррода. Это *m. iliotrochantericus 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. iliotrochantericus medius* у птиц часто сливается с более мощным синергистом *m. iliotrochantericus 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, лишнее раз показывает, что гоацин является специализированным видом, утратившим *vinculum* при приспособлении к более эффективному поперечному охватыванию ветвей. С другой стороны, этот факт характеризует турако как на птиц, сохранивших в кронах практически без изменения предковый тип локомоции с попеременной опорой на каждую конечность. В этом случае при толчке *vinculum* важен для согласованного противостояния несколькими мышцами силам, стремящимся переразогнуть 3-й палец (Зиновьев, 1999). Указанные выво-

ды 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 семизифоактильной.

Все Cuculidae потеряли *m. iliofemoralis externus*, присутствующий в предыдущих группах. Слабый или сливающийся с более сильным *m. iliotrochantericus 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, стремящейся 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 основной абдуцирующий эффект у птиц на бедро производит *m. iliotibialis 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 справедливо для кукушек. Отсутствие у всех представителей указанного семейства *m. iliofemoralis externus* указывает на их исходную специализацию к передвижению в кронах с поочередной опорой на обе конечности (рис. 7В), 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. Во всяком случае, на это указывают исследования Хафса (Hughes, 2000), где показано, что наземные кукушки Старого (*Carposocyx*, *Centropus*, *Coua*) и Нового (*Morococyx*, *Geococyx*, *Neomorphus*) Света имеют ряд черт, утраченных современными древесными видами (рис. 7Г).

На то, что *m. iliofemoralis externus* исчез именно у упомянутого предка, указывают осо-

бенности морфологии задних конечностей наземных кукушек. Уже Пайкрафт (Pycraft, 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. 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 и другими средствами.

Другой мускул, который, правда, отсутствует не у всех кукушек, *m. iliofemoralis externus*, также отражает одно из направлений их локомоторной специализации. Мускул присутствует у базальных, наземных видов (*Caprococcytinae*, *Neomorphinae*, *Crotophaginae*) 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. 7Д). 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. ilirotrochantericus caudalis* и *m. fibularis longus* (Berger, 1960). 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.

9.4. Уникальная конфигурация конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы дятлообразных (*Aves*, *Piciformes*): история изучения, возможный путь приобретения и эволюционное приложение

Вариации взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев, впервые замеченные Сундевалем (Sundevall, 1835, 1851), были позднее исследованы Гарродом (Garrod, 1875) и классифицированы Гадовым (Gadow, 1896). Выделенные этим

автором типы, несмотря на значительно пополнившуюся с тех пор сравнительно-анатомическую базу, сохранились в общих чертах до настоящего времени (George, Berger, 1966; Raikow, 1985) и в целом сохранены на нашей схеме (Зиновьев, 2007) (глава 6). Из нее видно, что конфигурация сухожилий, наблюдаемая у Piciformes и обозначенная римской цифрой VI – необычна. В этом случае *m. digitorum longus* сгибает только 3-й палец, в то время как *m. flexor hallucis longus*, связанный кроме 1-го еще и со 2-м и 4-м, благодаря винкулуму может сгибать одновременно все пальцы.

К настоящему моменту в той или иной степени изучена анатомия задних конечностей представителей всех отрядов и практически всех семейств птиц (см. главу 1), так что ограниченность типа VI взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц семействами *Bucconidae* (Пуховковые), *Galbulidae* (Якамаровые), *Indicatoridae* (Медоуказчиковые), *Capitonidae* (Бородатковые), *Ramphastidae* (Тукановые) и *Picidae* (Дятловые), составляющими отряд *Piciformes sensu Wetmore* (1960), не вызывает сомнений. И хотя указанный тип внутри отряда подвержен некоторой изменчивости (Miller, 1919), основные черты его сохраняются неизменными. Принимая во внимание разнообразие использования представителями Дятлообразных их задних конечностей – от неподвижного сидения на присаде в ожидании добычи (якамары, пуховки) до карабканья по стволам и даже хождения по земле (дятлы) – можно предположить, что подобная конфигурация сформировалась в группе предковых форм.

Сравнительный материал показывает, что тип VI не определяется исключительно необходимостью обслуживать зигодактильную стопу. Зигодактилия несколько раз независимо возникала в классе *Aves* (*Cuculidae*, *Psittaciformes*), проходя, по всей видимости, через стадию семизигодактилии (*Musophagidae*, *Pandionidae*, *Strigiformes*) (Zinoviev, 2006). Практически у всех упомянутых выше семейств и отрядов с небольшими модификациями сохраняется исходный тип I взаимодействия сухожилий сгибателей, лишь у скопы переходящий в тип V, адаптированный для одновременного сильного сгибания симметрично расположенных пальцев при захвате верткой добычи в воде в условиях плохой видимости; совы, сталкивающиеся со сходными требованиями, также приближаются к этому типу благодаря расширению винкулума (Зиновьев, 1999, 2006).

Почти все отряды характеризуются более или менее стабильным типом взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. *Coraciiformes*, напротив, демонстрирует по этому признаку удивительную изменчивость (все это разнообразие обслуживает морфологически близкие анизодактильную и синдактильную стопы Ракшеобразных и никак не может быть объяснено функционально, поскольку для обслуживания этих стоп вполне

достаточно типа I или базального для группы типа Va). Чтобы вместить все встречающиеся в этом отряде варианты Гадову (Gadow, 1896) пришлось ввести несколько подтипов. Эти подтипы впоследствии были уточнены и дополнены (Mauger, 1977; Mauger, Raikow, 1981; Зиновьев, 1999, 2006).

Из означенного набора подтипов нам интересен Vc, характерный для Alcedinidae (Mauger, 1977; Зиновьев, 2006). Здесь мы наблюдаем положение веточек к I и II пальцу на одном сухожилии, в данном случае, на таковом *m. flexor digitorum longus*. Принимая во внимание изменчивость конфигурации сухожилий внутри Coraciiformes, мы можем предположить существование в их предковой группе следующей конфигурации: *m. flexor hallucis longus* «оторвал» веточку *m. flexor digitorum longus* ко II пальцу, в то время как второй мускул сохранил свою связь с III и IV пальцами. Эта конфигурация очень напоминает тип VIII взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц, исключительно принадлежащий Trogoniformes!

Отряд трогонообразные, находящийся, вне всякого сомнения, в близком родстве с ракшеобразными (Fürbringer, 1888; Feduccia, 1977; Mauger, Raikow, 1981; Johansson et al., 2001; Johansson, Ericson, 2003), обладает уникальной гетеродактильной стопой. В ней вместо IV пальца назад развернут II, в результате чего эффект зигодактилии или, вернее, изодактилии, достигнут другими средствами. Причины поворота у трогонов именно II пальца нами описаны в разделе 8.2 (Зиновьев, 1999, 2004). В нем указывается на их родство с Caprimulgi-formes, что подтверждается независимыми исследованиями (Mayr, Amadon, 1951).

Таким образом, древние ракшеобразные располагали, по всей видимости, типом взаимодействия конечных сухожилий, преадаптированным с небольшими модификациями для обслуживания гетеродактильной стопы. Этим же типом, скорее всего, обладали и формы, давшие начало дятлообразным. С поворотом назад не 2-го, а 4-го пальца и приданием пальцам зигодактильной конфигурации для равноценного поперечного охвата насеста, произошло отщепление конечным сухожилием *m. flexor hallucis longus* веточки *m. flexor digitorum longus* к 4-му пальцу. Это выглядит вполне логичным, поскольку длинный сгибатель 1-го пальца в этом случае начинает обслуживать оба направленных назад пальца. Нечто похожее мы наблюдаем и у трогонов, и функциональная подоплека описанного выше типа VIII не вызывает теперь вопросов. У дятлообразных же, обслуживающий направленный назад IV и I пальцы *m. flexor hallucis longus* уже имел (!) веточку ко II пальцу; это, собственно, и нарушило симметрию, характерную для трогонов, вызвав у исследователей недоумение.

Нельзя не заметить, что наши построения предполагают родство дятлообразных с ракшеобразными. Большинство исследований, в том числе современных, в той или иной

форме пришли к этому предположению (Johansson et al., 2001; Johansson, Ericson, 2003; обзор более ранних работ см. у Feduccia, 1999: 339-341; Корзун, 1998).

Таким образом, возникновение типа VI взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц, подтверждающего монофилию Дятлообразных, функционально не связано с приобретением ими зигодактилии. Предшественник уникального типа, по-видимому, появился в анизодактильной стопе древних ракшеморф; окончательное формирование из него типа, характерного для дятлообразных, произошло при повороте 4-го пальца их стопы назад, т.е. с приобретением ими зигодактилии. Указанный предковый тип также, с минимальными модификациями, стал обслуживать гетеродактильную стопу трогонов. Современные Piciformes, равно как Coraciiformes и Trogoniformes, вероятнее всего берут свое начало среди древних ракшеморф.

9.5. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц (*Aves, Passeriformes*) в свете морфологии их задних конечностей

Как уже подчеркивалось в главе 6, важным источником информации о специализации задних конечностей в том или ином типе локомоции или способе использования задних конечностей является мускульная формула Гаррода.

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 ABCFMM₁NXY (рис. 2). Полная мускульная формула ABCDEFGMM₁NXYAmV характерна для отрядов, включающих в себя генерализованные формы, сохранившие предковую двуногую локомоцию с попеременной опорой на каждую ногу (*Struthioniformes*, *Tinamiformes*, *Ciconiiformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*). 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. Чем менее конечности используются для предкового типа локомоции, тем короче мускульная формула. Крайнюю степень показывают представители отряда *Ardeiformes*, 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 некоторые элементы таковой, но отсутствие трех компонентов (*m. iliofemoralis ex-*

ternus, m. ambiens, m. popliteus, vinculum tendinum flexorum) все же указывает на некоторое отличие их локомоции от предковой.

Так, отсутствие m. iliofemoralis externus косвенно (мускул у птиц слаб и имеет более мощных синергистов в лице ретракторов и протракторов бедра) указывает на потерю необходимости абдуцировать бедро; абдукция важна в момент одноопорной стадии при переносе свободной конечности (Зиновьев, Держинский, 2000).

Функция m. ambiens, как уже отмечалось выше, до настоящего времени остается предметом споров. По-видимому, этот многосуставной 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.

M. popliteus, 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; Зиновьев, 2007а). Как указывалось ранее, 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.

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 perforati digiti III - vinculum tendinum flexorum - tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforati digiti III в противостоянии третьего пальца разгибающим нагрузкам, действующим на него в фазе толчка (Зиновьев, 2007, в печати) (рис. 108) (см. обсуждение этого механизма в главе 6).

Таким образом, 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 отряда передвигаются шагом или бегом (например, Menurae, 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.

Данные по биологии представителей отряда Воробьинообразные подтверждают наши выводы; большинство из них передвигается 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 удлинненным задним пальцем они формируют эффективное охватывающее кольцо. 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*, в данном случае позволяет осуществлять независимое сгибание второй и третьей фаланг 3-го 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 на уровне цевки и основания пальцев. Дело в том, что у Воробьинообразных принципиально лучше, чем у большинства других птиц развиты ядра мозжечка, 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 при помощи 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 восста-

новить 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*.

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*. Подобная редукция может быть связана, в 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 hallucis longus*, расположенный на цевке, не имеет синергиста на голени и потому присутствует у всех исследованных Воробьинообразных. 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 удлинненным 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.

Глава 10. Эволюция бипедальной локомоции и структурные преобразования задних конечностей птиц

Выше мы убедились, что достаточно разработанная сравнительно-анатомическая база птиц вкупе с морфо-функциональным и морфо-экологическим анализом способна принести ощутимые плоды в трактовке экологических особенностей и адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции птиц. Тем не менее, результаты исследований, изложенные в предыдущей главе, носят скорее частный характер, поскольку освещают лишь отдельные элементы или отрезки на пути серьезных макроэволюционных преобразований, произо-

шедших с аппаратом двуногой локомоции в процессе эволюции птиц.

Очевидно, что детальное рассмотрение всего процесса становления аппарата двуногой локомоции птиц громоздко и может быть достигнуто лишь совокупностью исследований многих ученых, применяющих разные подходы. Поэтому в настоящей главе мы обращаем внимание на самые важные, на наш взгляд, этапы (структурные преобразования) в эволюции аппарата двуногой локомоции птиц, которые, как вехи, отмечают этот в высшей степени интересный процесс адаптивных преобразований.

Характерная для птиц адаптация к двуногой локомоции, по данным палеонтологии, значительно “старше” приспособления к полету (Ostrom, 1976). Во всяком случае, в группе тероподных динозавров она существовала на протяжении 230 млн. лет. Поэтому понимание морфо-функциональной специфики задней конечности птиц немыслимо без упоминания тех черт строения аппарата наземной локомоции, которые были приобретены уже на стадии их возможных предков – сначала тетрапедальных, а затем и бипедальных архозавров.

У примитивных амфибий и рептилий как передние, так и задние конечности расставлены в стороны (*sprawlers*), так что бедро отходит от тела горизонтально в сторону, а брюхо животного обычно покоится на земле. При это основными протракторами его служат мышцы, начинающиеся на лобковой кости (*mm. puboischiofemorales externus et internus*), а ретракторами – на седалищной и первых хвостовых позвонках (*mm. caudiliofemorales*). На этих костях также и мембране между ними берут начало мышцы, аддуцирующие бедро (*mm. adductores femoris*), которое пассивно абдуцируется под весом тела животного. Мышцы, крепящиеся на подвздошной кости служат главным образом для абдукции бедра при перенесении конечности (*m. iliofemoralis*). Действующие на управляемое мышцами бедро силы при расставленном положении конечностей относительно равномерно вдавливают его в ацетабулярную впадину, которая поэтому закрыта и имеет одинаковые края.

Этап приведения архозаврами задних конечностей в парасагиттальную плоскость показывают современные крокодилы. Они могут переходить на галоп (Schaeffer, 1941; Webb, Gans, 1982), слегка подводя конечности под тело (*semi-improved*). Лобковая и подвздошная кости удлиняются, так что *mm. puboischiofemorales* больше не являются прямыми антагонистами *mm. ischiofemorales*. Они также способны аддуцировать бедро при галопе. Давление на дно ацетабулярной впадины уменьшается, оно истончается и появляется окно, затянутое сухожильной пленкой. Современным крокодилам оно, по всей видимости, досталось от более «продвинутых» предков, которые чаще использовали субвертикальное положение задних конечностей. При таком положении давление на верхнюю стенку ацетабулярной впадины росло, что привело к ее усилению за счет образования супраацетабулярного

гребня, как, например, у *Mandasuchus*. У современных Crocodylia этот гребень отсутствует, что лишний раз указывает на их возвращение к предковому типу локомоции с расставленными конечностями.

Настоящий прорыв наступил при приведении конечностей под тело, т.е. в парасагитальную плоскость. Функцию протракции бедра приняла на себя распространившаяся краниально преацетабулярная часть *m. iliotibialis* и её утолщённый и обособленный передний край (*m. iliotibialis cranialis*). 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*, *mm. flexores cruris lateralis et medialis*, *m. caudofemoralis*). Путем разрастания предковой терминальной бедренной головки появились медиально выступающие головка и шейка, в то время как часть суставной поверхности предковой терминальной головки сохранилась в виде суставного сочленения трохантер – вентральная поверхность супраацетабулярного гребня + антитрохантер.

Узкая постановка конечностей при двуногом передвижении стала угрожать перекашиванием туловища набок, ограничение которого и было достигнуто поперечным расплзанием тазобедренного сустава. Хорошо развитый хвост уравнивал переднюю часть туловища относительно тазо-бедренных суставов, а один из основных ретракторов бедра у рептилий – *m. caudofemoralis* – продолжал играть важную роль в ретракции бедра. Удлинение метатарзалий с образованием цевки придало конечности экономичность Z-образного трехзвенника (Kuznetsov, 1995, 1999), уменьшение момента инерции которого было достигнуто смещением основной массы управляющих им мускулов проксимально и передачей их усилий на дистальные отделы посредством длинных и тонких сухожилий, к тому же нередко окостеневающих. Процесс облегчения дистальных элементов задней конечности в меньшей степени затронул пальцы из-за ограничений, налагаемых бипедальей на уменьшение площади опоры.

Указанную стадию наблюдается у тероподных динозавров, причем одна из их групп, а именно, *Maniraptora*, демонстрируют в строении как задних, так и передних конечностей значительное сходство с археоптериксом. Этот последний демонстрирует черты, помогающие понять возникновение аппарата двуногой локомоции современных птиц.

Подробное исследование задних конечностей 4 экземпляров археоптерикса показало, что привлекательная гипотеза Мартина относительно «приматоподобной» прижизненной позы археоптерикса, по все видимости, ошибочна. То положение бедра, которое изображает Мартин на своей реконструкции невозможно. Никакая мышца, даже *m. caudofemoralis*, не может столь сильно ретрагировать бедро; в этом случае даже *mm. ischiofemorales* и *mm. ad-*

ductores, в норме – ретракторы бедра, превращаются временно в его протракторы, что является нонсенсом.

Тазобедренная мускулатура археоптерикса также очень напоминает таковую манираптор, что указывает на, в целом, сходное с ними положение бедра этого существа. Но мы не должны забывать, что тазовые кости археоптерикса направлены уже не вперед, а чуть назад (опистопубия), хотя и не в той степени, что у *Neornithes*. Мы считаем, что разворот тазовых костей, скорее всего, не связан с необходимостью лазать по стволам деревьев. Новейшие находки все настойчивее показывают, что многие манирапторы лазали по деревьям (Курочкин и др., 1996; Chatterjee, 1997; Czerkas et al., 2002; Cherkas, Yuan, 2002; Zhang et al., 2002; Xu et al., 2003; Christiansen, Bonde, 2004; Longrich, 2006), в чем им помогали три длинных пальца передних конечностей, снабженные острыми, загнутыми и ориентированными в ладонную сторону когтями.

Не оставались в стороне и задние конечности. У четырех исследованных нами экземпляров археоптерикса (наилучшим образом это видно у Айхштеттского), а Майром с соавторами у 10 экземпляра, обнаружена сходная с дейнонихозаврами и *Rahavis* (Forster et al., 1998) специализация 2-го пальца (Mayr et al., 2005). Его суставные блоки допускали гиперэкстензию в межфаланговых суставах. Остальные пальцы также позволяли большую гиперэкстензионную свободу, нежели у современных птиц. Это указывает на использование указанными видами *подведенных под тело конечностей* при карабкании по стволам (рис. 8). В этом случае направленные вперед лобковые кости не мешают движению; задние конечности остаются под телом и не позволяют лобковым костям прижиматься к стволу. При этом хвост, по всей видимости, не использовался археоптериксом в качестве опоры о ствол. Не плохо сохранившиеся центральные рулевые Берлинского экземпляра археоптерикса не несут следов модификаций, характерных для птиц (дятлы, пищухи), использующих хвост для этой цели.

Реальной причиной разворота лобковых костей, вероятнее всего, явилось более мощное, чем у манираптор, развитие у археоптерикса передних конечностей. Это сместило в краниальном направлении центр тяжести (прочь от тазобедренного сустава), что поставило бедро в более горизонтальное положение, а именно, вдоль исходно направленной косо вперед лобковой кости. Протракторы бедра, крепившиеся на ней, потеряли свою функцию, которую перехватил *m. iliotibialis*. Его крепление у археоптерикса заметно распространяется краниально вслед за одновременной экспансией в том же направлении преацетабулярной части *ilium*. Лобковые кости, потеряв значение в своем предковом положении, начали отводиться назад и приобретать новую функцию.

Ранее считалось, что археоптерикс, в отличие от манираптор, обладал еще одной существенной чертой. Первый палец задних конечностей у него был развернут назад, позволяя, таким образом, охватывать поперек ветви деревьев. Однако недавние находки некрупных пернатых дромееозаврид (см. Czerkas et al., 2002 за ссылками на работы) указывают на наличие у них отведенного назад первого пальца, который у ряда форм был длиннее такового археоптерикса (например, *Scansoriopteryx heilmanni*) (Czerkas, Yuan, 2002). В то же время, 10-й экземпляр археоптерикса (Mayr et al., 2005) показывает, что его стопа в меньшей степени была адаптирована к поперечному охватываю насеста, чем у упомянутых дромееозаврид. Задний палец был не только приподнят над уровнем передних, но при жизни животного был направлен преимущественно медиально. Поэтому, не ставя под сомнения общую арбореальную специализацию археоптерикса, мы можем предположить его уход от передвижения в кронах с поперечным охватом насеста (perching) в пользу бега вдоль ветвей или даже по земле. Это, конечно же, ничуть не колеблет наши убеждения об арбореальном (trees down) возникновении полета (Marsh, 1880; Heilmann, 1926; Bock, 1986; Feduccia, 1996; Martin, 1991).

Дальнейшее 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 привело 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.

В ответ на потерю кольцевой структуры, лишившей половинки таза взаимной опоры и сделавшей их связь с позвоночником почти во всех случаях единственной предпосылкой прочности таза как целого, происходит необычайное расширение контакта подвздошной кости со сложным крестцом. Потребность в повышении прочности таза приводит к его замыканию у крупных Бескилевых.

Бедренная кость птиц приводится в более протрагированное, чем у архозавров, положение, что помещает на линию вертикальной проекции сместившегося краниально центра масс коленный сустав. Главную роль в удержании бедра в этом положении взял на себя комплекс заднебедренных мышц, сильное развитие которого может считаться побочным эффектом изменения балансировки тела, а основная подвижность была перенесена на коленный сустав.

Подведение задних конечностей под тело у архозавров привело к тому, что основная

нагрузка при толчке стала ложиться на центральные пальцы – 3-й и соседние с ним 2-й и 4-й. В связи с этим 1-й палец подвергся ослаблению, а 5-й – полностью исчез у хорошо бегающих форм.

Противопоставление 1-го пальца передним трем, связанного с адаптацией к охватыванию насеста, по-видимому, уже у архозавровых предков птиц обусловило расщепление длинного сгибателя пальцев на два мускула (*m. flexor digitorum longus*, обслуживающий три передних пальца и *m. flexor hallucis longus*, обслуживающий задний палец). Между их конечными сухожилиями сохранилась связь посредством сухожильной перемычки *vinculum tendinum flexorium*, обеспечивающей синхронное сгибание пальцев. Асимметричное действие этой связи – лишь сокращение *m. flexor hallucis longus* приводит к одновременному сгибанию всех пальцев – вызвана двумя причинами.

Во-первых, функциональной неравноценностью передних и заднего пальца при беге и прыжках. В момент толчка, когда на передние пальцы приходится наивысшая разгибательная нагрузка и обслуживающий их *m. flexor digitorum longus* сокращается, чтобы противостоять ей, его конечное сухожилие не увлекает за собой таковое *m. flexor hallucis longus*, и, тем самым, не вызывает нежелательного сгибания заднего пальца. Вместе с тем он способен подстраховывать переразогнутые передние пальцы через винкулюм.

Во-вторых, с топографическим положением брюшек указанных мускулов. Брюшко длинного сгибателя заднего пальца находится кнаружи от такового длинного сгибателя передних, а потому имеет больший простор для экспансии при необходимости увеличить силу захвата.

Приобретение птицами полета сказалось также на пропорциях сегментов задних конечностей. У теропод они варьировали в узких пределах, что могло объясняться ограничениями, накладываемыми бипедальной, преимущественно наземной, локомоцией на задние конечности нелетающих видов (Gatesy, Middleton, 1997). Полет снял эти ограничения; птицы заняли многие недоступные для бипедальных теропод ниши, где могли использовать задние конечности более разнообразно. Это не преминуло выразиться в большем разнообразии пропорций их сегментов.

Заключение

Несмотря на свою многоплановость, наша работа пронизана единой целью расшифровки и использования аппарата двуногой локомоции птиц для реконструкции адаптивной и филетической эволюции класса *Aves* и его возможных предков. С этим успешно справляется изложенный в работе оригинальный системный морфо-функциональный/морфо-

экологический подход, базирующийся на детальной разработке сравнительной анатомии аппарата наземной локомоции птиц. Разработанные и унифицированные морфологические описания апоневротической и мускульной составляющих указанного аппарата позволяют координировать описательную деятельность морфологов, устанавливая планку требований в этом направлении на более высокий уровень. Это сочетается с исследованием некоторых наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц структур, дающих, в свою очередь, «ключи» к анализу адаптивной эволюции любой рецентной группы Aves. Используемые в совокупности со специально разработанным биомеханическим методом, они показывают свою эффективность в реконструкции адаптивной эволюции ряда древесных групп птиц. Реконструкция эта, будучи частной составляющей нашей работы, позволяет с использованием морфо-функционального анализа выявить суть локомоторных адаптаций, составляющих один из важнейших аспектов биологической специфики конкретных групп птиц. Представления, полученные в этом направлении, носят прогностический характер и позволяют проникнуть в суть наблюдаемых в полевых условиях явлений.

Более общая, фундаментальная составляющая работы направлена на выявление ключевых локомоторных адаптаций естественных групп птиц с прослеживанием их дальнейшей эволюции. Это позволяет не только получать необходимые детали для построения естественной системы класса Aves, но и в общих чертах реконструировать эволюцию самого аппарата двуногой локомоции птиц через цепочку взаимозависимых адаптивных состояний.

Основные выводы

1. Разработанный в настоящей работе системный морфо-функциональный/морфо-экологический подход показал себя эффективным орудием в изучении и реконструкции эволюции и адаптивных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц, способным формировать новые представления о специфике локомоторных адаптаций исследуемых групп птиц. Предлагаемый системный подход предполагает анализ некоторых наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц структур, каковыми являются компоненты расширенной мускульной формулы Гаррода и типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев.
2. Использование расширенной мускульной формулы Гаррода в систематических целях нецелесообразно; наибольшую ценность формула имеет при первичной оценке функциональной специфики локомоторного аппарата исследуемых групп птиц. Ее расширение за счет краниальной веточки конечного сухожилия длинного малоберцового

мускула позволяет объединить два других ее компонента (*m. fibularis longus* и *vinculum tendinum flexorum*) в функциональный блок, указывающий на степень адаптации локомоторного аппарата к бегу и/или прыжкам.

3. Типы взаимодействий конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц служат ценным источником информации об адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции птиц и позволяют высказывать суждения об их филетической эволюции.
4. Биомеханическая модель служит действенным орудием при интерпретации структурных преобразований аппарата двуногой локомоции птиц в ходе его адаптивной эволюции.
5. Системный подход к анализу особенностей строения задних конечностей якан позволил показать, что они, подобно другим своим соседям по отряду, имели укороченный палец, который пришлось восстанавливать при переходе в новую адаптивную зону (передвижение по плавающей растительности).
6. Удлинение когтя первого пальца шпорцевых кукушек связано с адаптацией к передвижению по «ковру» из спутанной растительности. Конфликт, возникший между удлиненным за счет когтя первым пальцем и необходимостью охвата насеста стопой, был разрешен за счет сходного с яканами изменения конфигурации конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы.
7. В строении задних конечностей птицы сохраняются следы более древних состояний, которые поддаются расшифровке в форме реконструированных ключевых адаптаций и процесса смены в конкретных филетических линиях (Кукушкообразные, Ракшеобразные, Трогонообразные, Дятлообразные, Воробьинообразные).
8. Системный подход к изучению особенностей строения задних конечностей трогонов показал, что в своей эволюции они прошли через козодоеподобную стадию с ключевой адаптацией к питанию плодами, срываемыми с подлета.
9. Естественная группа Кукушкообразных включает кукушек, турако и гоацина. Последним строением задних конечностей напоминает гипотетическую предковую форму отряда, хотя уже несет некоторые черты специализации к поперечному охвату насеста. Турако демонстрируют одну из стадий на пути к зигодактилии кукушковых. Бегающие кукушки Нового и Старого Света несут в строении задних конечностей черты древесной специализации предка.
10. Системный подход к анализу задних конечностей, несмотря на разнообразие локомоторных адаптаций рецентных групп Кукушкообразных, указывает на их первона-

чальную ключевую локомоторную адаптацию – бег в ветвях крон с поочередной опорой на каждую конечность.

11. Особая конфигурация конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц у Дятлообразных указывает на их совместное с Ракше- и Трогонообразными происхождение из группы анцестральных корацииморфных видов и не связана с исходной адаптацией к лазанию по стволам деревьев. Базовый облик сухожильной системы стопы Дятлообразных связан с приобретением зигодактилии и не имеет отношения к предлагаемой рядом авторов адаптации предка всего отряда к карабканию по стволам деревьев.
12. Морфология задних конечностей показывает, что ключевая локомоторная адаптация Воробьинообразных заключается в передвижение в кронах прыжками с исключительной опорой на обе конечности, конструкция которых в связи с этим существенно упрощена в сочетании с высокой энергетикой обмена.
13. Задние конечности археоптерикса, хотя и могут служить иллюстрацией некоего промежуточного этапа на пути к аппарату двуногой локомоции современных птиц, все же напоминают таковые манираптор и адаптированы к лазанию по стволам деревьев (без опоры на хвост) и бегу по грунту и ветвям. Для поперечного охвата насеста они практически не использовались.
14. Аппарат двуногой локомоции птиц в своем формировании прошел через ряд адаптивных стадий. Приобретя базовые черты в ходе бипедальной наземной локомоции, она модифицировалась при карабкании предковых форм (близких к археоптериксу) по стволам деревьев и получил нынешнюю конфигурацию в ходе адаптации передних конечностей к активному полету при одновременной редукции хвоста.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному консультанту д-ру биол. наук, проф. Ф.Я. Дзержинскому (кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ), чье мастерство ученого, учителя и собеседника придало нашей любознательности осмысленность и логику. Трудно переоценить влияние на наши исследования д-ра биол. наук., проф. Л.П. Корзуна (кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ), кроме всего прочего, открывшего для автора завораживающий мир тропической природы Вьетнама. Большое влияние советами и консультациями оказал на нас д-р биол. наук Е.Н. Курочкин (ПИН РАН), явившийся, по сути дела, человеком, с легкой руки которого наш подростковый интерес к палеорнитологии был направлен в русло представленных в

диссертации исследований. Мы признательны д-ру биол. наук А.Н. Кузнецову (Зоомузей МГУ), взявшему на себя труд рецензента и давшему ряд ценных советов в отношении биомеханики аппарата двуногой локомоции птиц. Нам также хочется выразить благодарность сотрудникам кафедры зоологии позвоночных МГУ К.Б. Герасимову, Т.И. Гринцевичене, Г.И. Гончаровой, Л.И. Барсовой, Н.В. Хмелевской, которые беседами, материалами и добрым отношением оказали нам неоценимую помощь в создании благоприятной обстановки для исследований. Эта обстановка всячески поддерживалась сотрудниками Биологического факультета Тверского госуниверситета (декан С.М. Дементьева) и кафедры зоологии (зав. каф. М.Н. Самков), всегда шедшими навстречу нашим пожеланиям. Многим мы обязаны ректору Тверского госуниверситета А.Н. Кудинову, а также проректору по научной работе Л.Н. Скаковской, чья поддержка обеспечила освещение автором основных результатов исследования на международных конференциях и конгрессах. Особую благодарность хочется выразить ученому секретарю Зоомузея МГУ М.В. Калякину за поистине многоплановое участие в наших исследованиях. Мы также очень признательны руководству и сотрудникам Российско-Вьетнамского тропического центра, без внимания которых наши полевые исследования могли не только быть не столь эффективными, но и не состояться вовсе (проф. В.С. Румак, проф. Чинь Куок Кхань, Г.В. Кузнецов, А.Н. Кузнецов, Нгуен Хонг Зы, В.К. Нездолый, В.В. Сунцов, А.В. Борисенко и многие другие). Благодаря участию Н.В. Зеленкова (ПИН РАН) нам стал доступен ряд очень важных современных работ по теме исследования.

Мы также благодарны зарубежным коллегам, обеспечившим самые благоприятные условия для работы с коллекционным материалом и литературой (Larry Martin, Richard Prum, Kristof Zyskowski: Nat. Hist. Mus., Univ. Kansas, USA; David Unwin, Oliver Hampe, Mus. Naturkund. Humboldt Univ. Berlin; Oliver Rauhut, Bayerische Staatsammlung für Geologie und Paläontologie, München, Deutschland; Martin Röper, Burgermeister Müller Museum, Solnhofen, Deutschland; Günther Viohl, Jura Museum, Eichstätt, Deutschland).

Наша благодарность всем, чье участие, так или иначе, сказалось на замысле и исполнении этого труда.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. *Зиновьев А.В.*, 1993. О ранее неизвестной связке у воробьиных птиц и о механизме охвата ветви // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 4. С. 146-149.
2. *Зиновьев А.В.*, 1997. Некоторые адаптивные особенности связочно-мышечной системы задних конечностей клеста-еловика // Вопросы морфологии и экологии животных. Тверь: ТвГУ. С. 48-52.
3. *Зиновьев А.В.*, 2000. Функция короткого малоберцового мускула (*m. fibularis brevis*) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 11. С. 1337-1343.
4. *Зиновьев А.В., Дзержинский Ф.Я.*, 2000. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 105. Вып. 10. С. 10-17.
5. *Камерцев А.Л., Зиновьев А.В.*, 2000. Пластичность пищевого поведения ушастой совы (*Asio otus* L.: Strigidae: Strigiformes) // Матер. науч. конф. студ. асп. Тверь: ТвГУ. С. 18-19.
6. *Зиновьев А.В.*, 2003. К вопросу о терминологии коротких разгибателей передних пальцев стопы птиц // Орнитология. Т. 30. С. 127-131.
7. *Зиновьев А.В.*, 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология. Т. 30. С. 132-135.
8. *Зиновьев А.В.*, 2004. К вопросу о происхождении гетеродактилии у трогонов (*Aves: Trogoniformes*) // 4 науч. чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Смоленск: СмГУ. С. 374-378.
9. *Зиновьев А.В.*, 2006. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Тезисы XII Межд. орнит. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: СтГУ. С. 221-222.
10. *Зиновьев А.В.*, 2007. Современный взгляд на функциональное содержание расширенной мышечной формулы Гаррода // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 8. С. 1-11.
11. *Зиновьев А.В.*, 2007. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (*Aves: Cuculiformes*): сценарий адаптивной эволюции // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 10. С. 1-9.
12. *Зиновьев А.В.*, 2007. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 112. Вып. 3. С. 15-20.
13. *Зиновьев А.В.*, 2007. Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфо-функциональный анализ и эволюци-

- онное приложение // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 112. Вып. 5. С. 3-8.
14. *Zinoviev A.V.*, 2002. Stages in the evolution of the foot in jacanas (Jacanidae) // Proc. XXIII Int. Ornith. Congr. China: Beijing. P. 158.
 15. *Zinoviev A.V.*, 2002. Recent ornithological observations in Ma Da forest, Dong Nai Province, Southern Vietnam // Orient. Bird Club Bul. V. 35. P. 15-16.
 16. *Zinoviev A.V.*, 2006. Hindlimb morphology and adaptive evolution in turacos and cuckoos (Aves: Cuculiformes). Proc. XXIV Int. Ornith. Congr. Berlin: Springer. P. 278-279.
 17. *Zinoviev A.V.*, 2006. Notes on the hind limb myology of the Ostrich (*Struthio camelus*) // Ornitologia. V. 33. P. 53-62.
 18. *Zinoviev A. V.*, 2007. On the unique deep plantar tendons arrangement in the foot of Piciformes (Aves): its possible origin and evolutionary implications // Proc. 8th Int. Congr. Vert. Morph. France: Paris. P. 142.

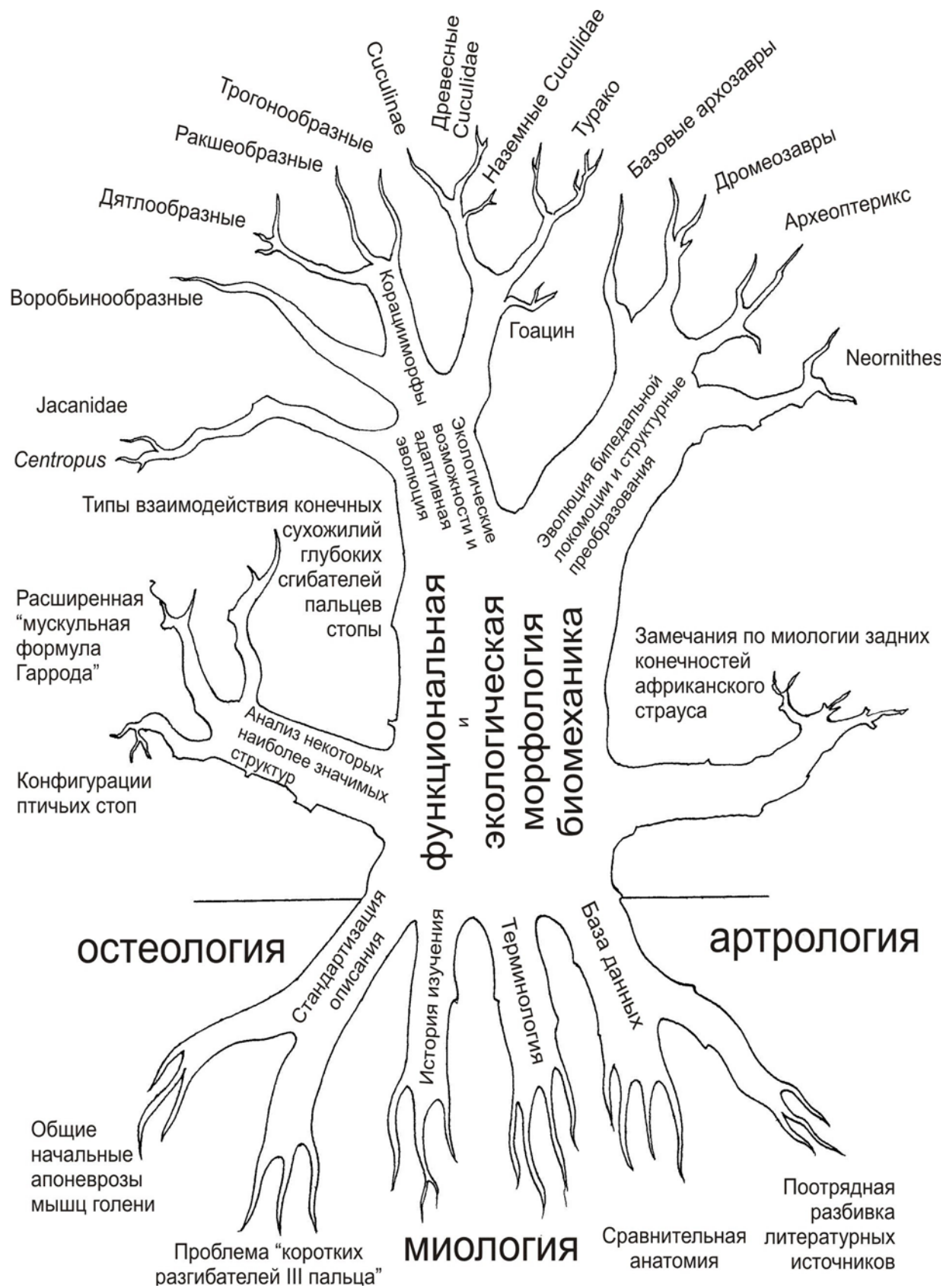


Рис. 1. Древо, иллюстрирующее структуру и логику работы, а также суть оригинального системного подхода к анализу аппарата двуногой локомоции птиц, разработанного и использованного в данном труде

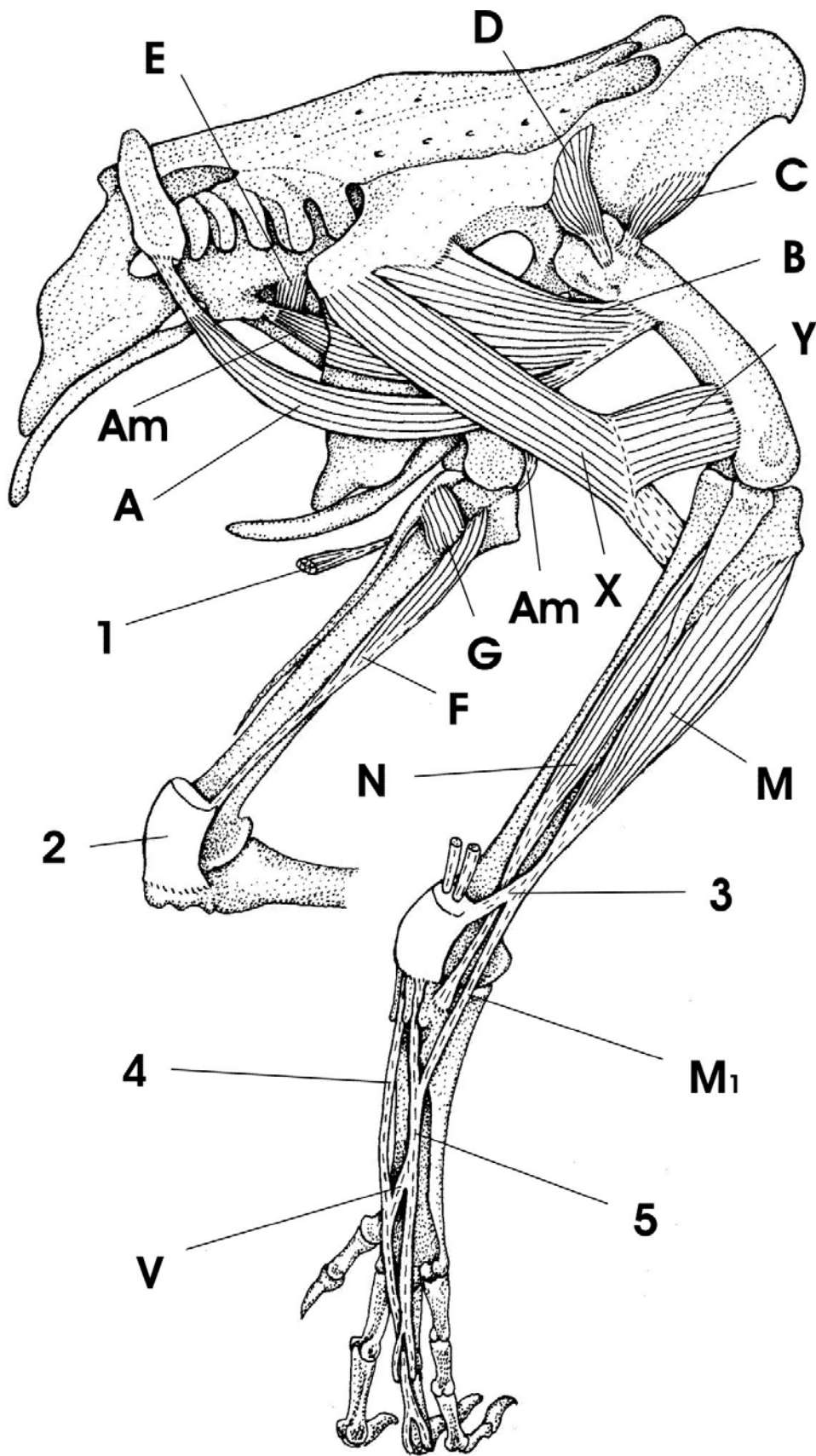


Рис. 2. Составляющие расширенной мускульной формулы Гаррода с учетом дополнения, предложенного в настоящей работе (расшифровку обозначений см. в тексте)

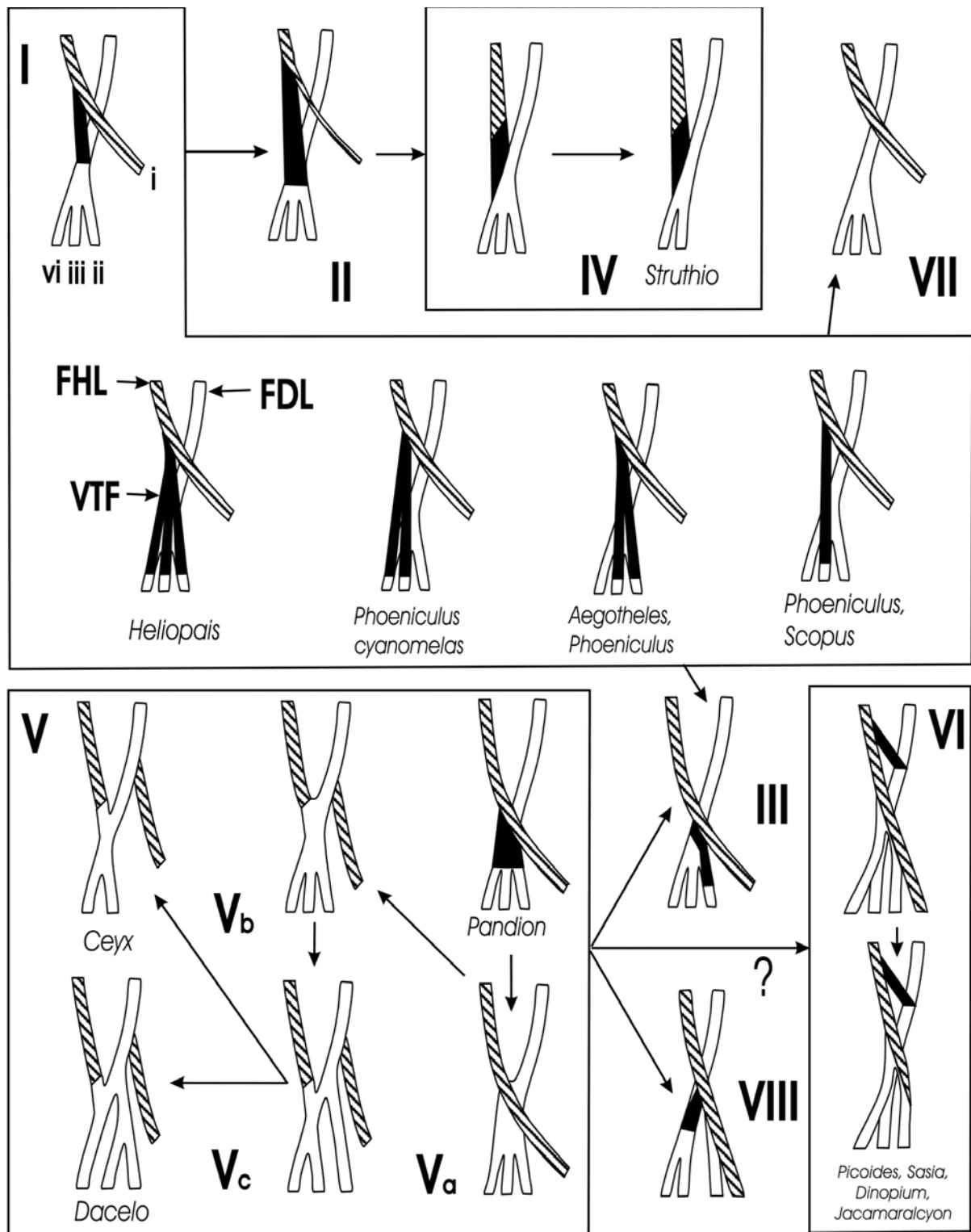


Рис. 3. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев левой стопы птиц (левой, плантарно) и их предполагаемый генезис

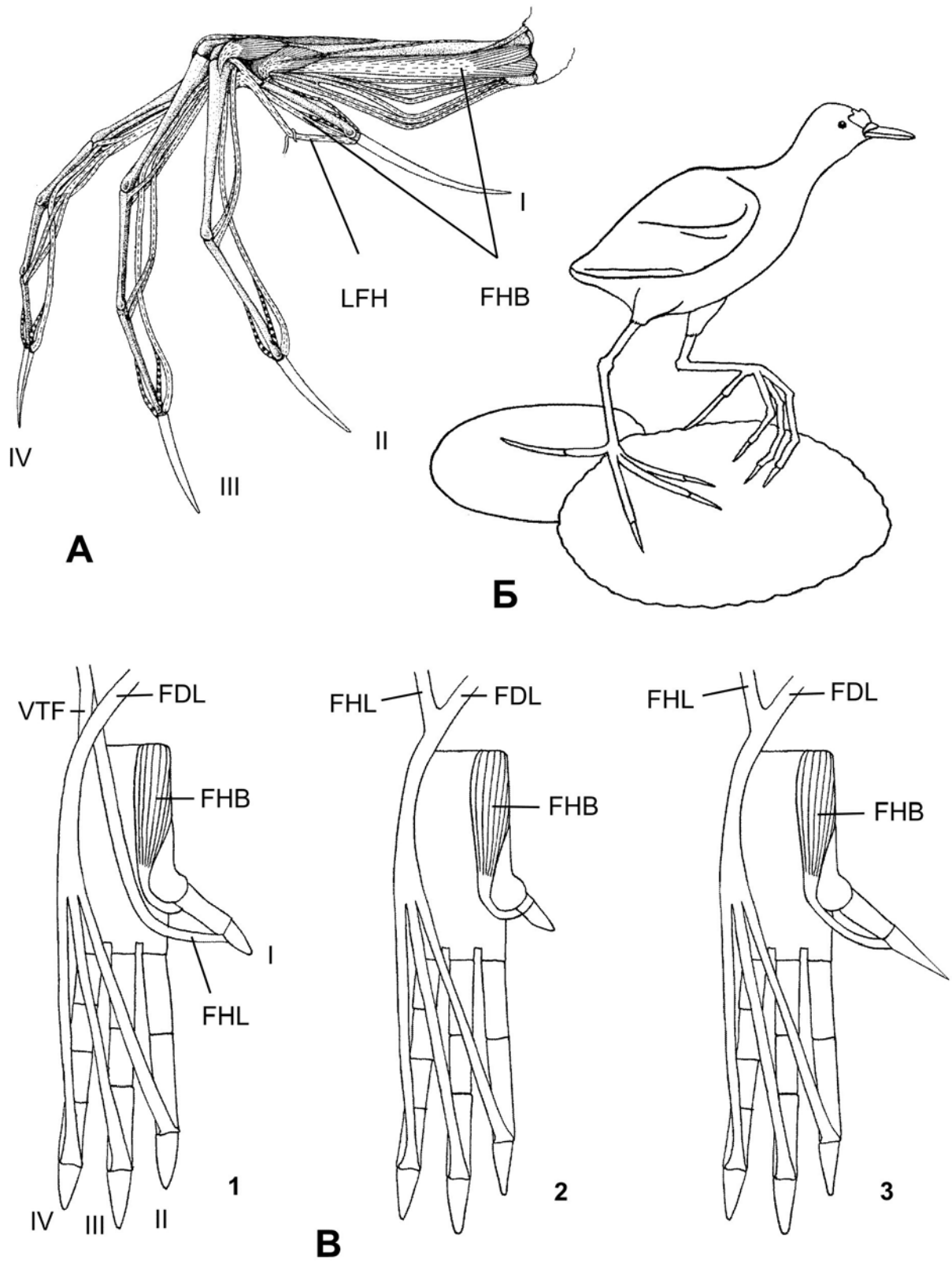


Рис. 4. Случай с Jacanidae. **А** – мускулы и связки правой стопы желтоголовой яканы медиально. **Б** – *Jacana spinosa* на плавающих листьях. **В** – стадии приобретения яканами необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. FDL – m. flexor digitorum longus; FHL – m. f. hallucis longus; FHB – m. f. h. brevis; LFH – lig. flexor hallucis; VTF – vinculum tendineum flexorum

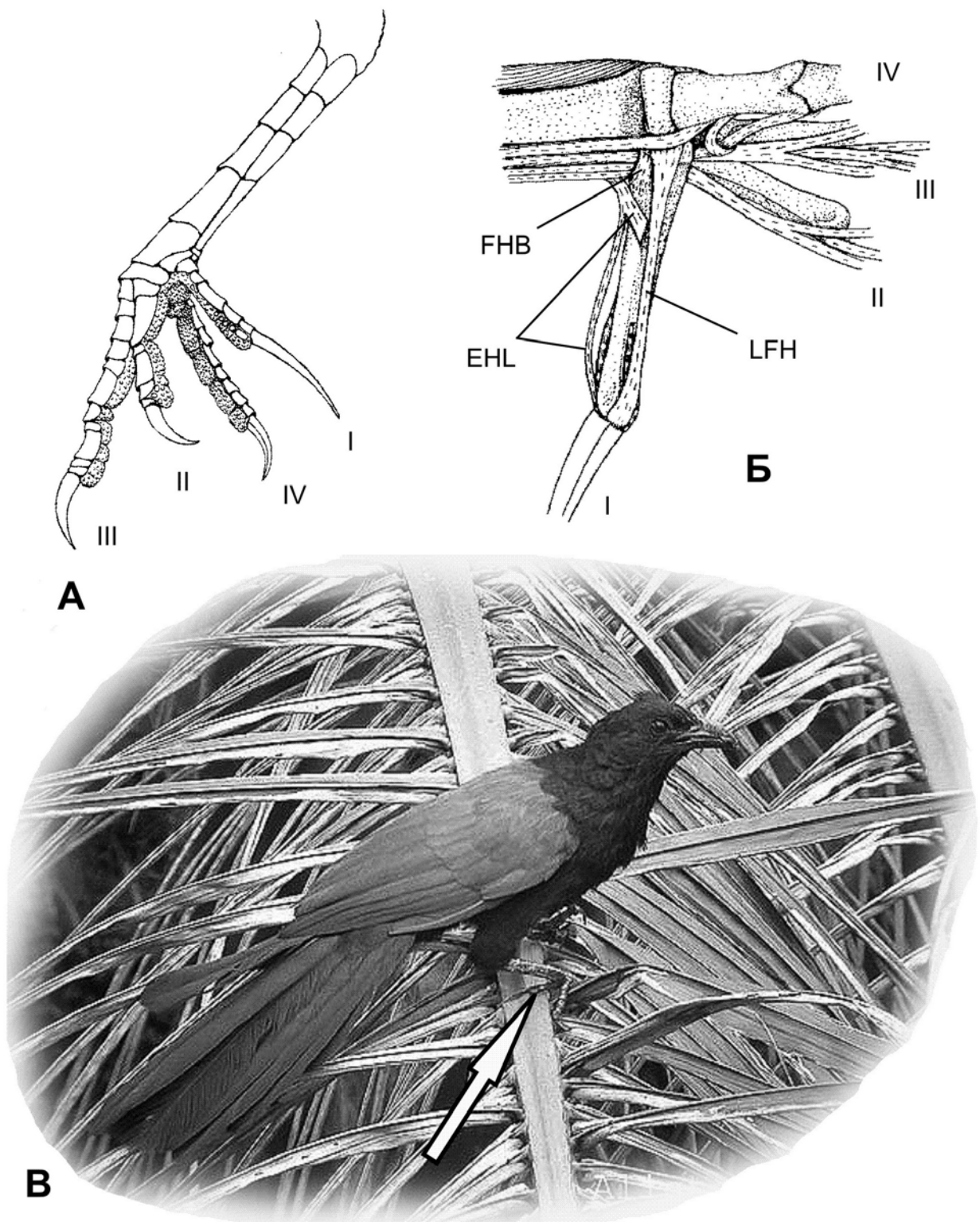


Рис. 5. Случай с *Centropus*. **А** – правая стопа обыкновенной шпорцевой кукушки медиально. **Б** – некоторые сухожилия и связки ее правой стопы латерально. **В** – *Centropus sinensis* на листе пальмы (по фот. Alister Brenn, 2003) (стрелка указывает положение когтя первого пальца). EHL – m. extensor hallucis longus. Остальные сокращений как на рис. 4

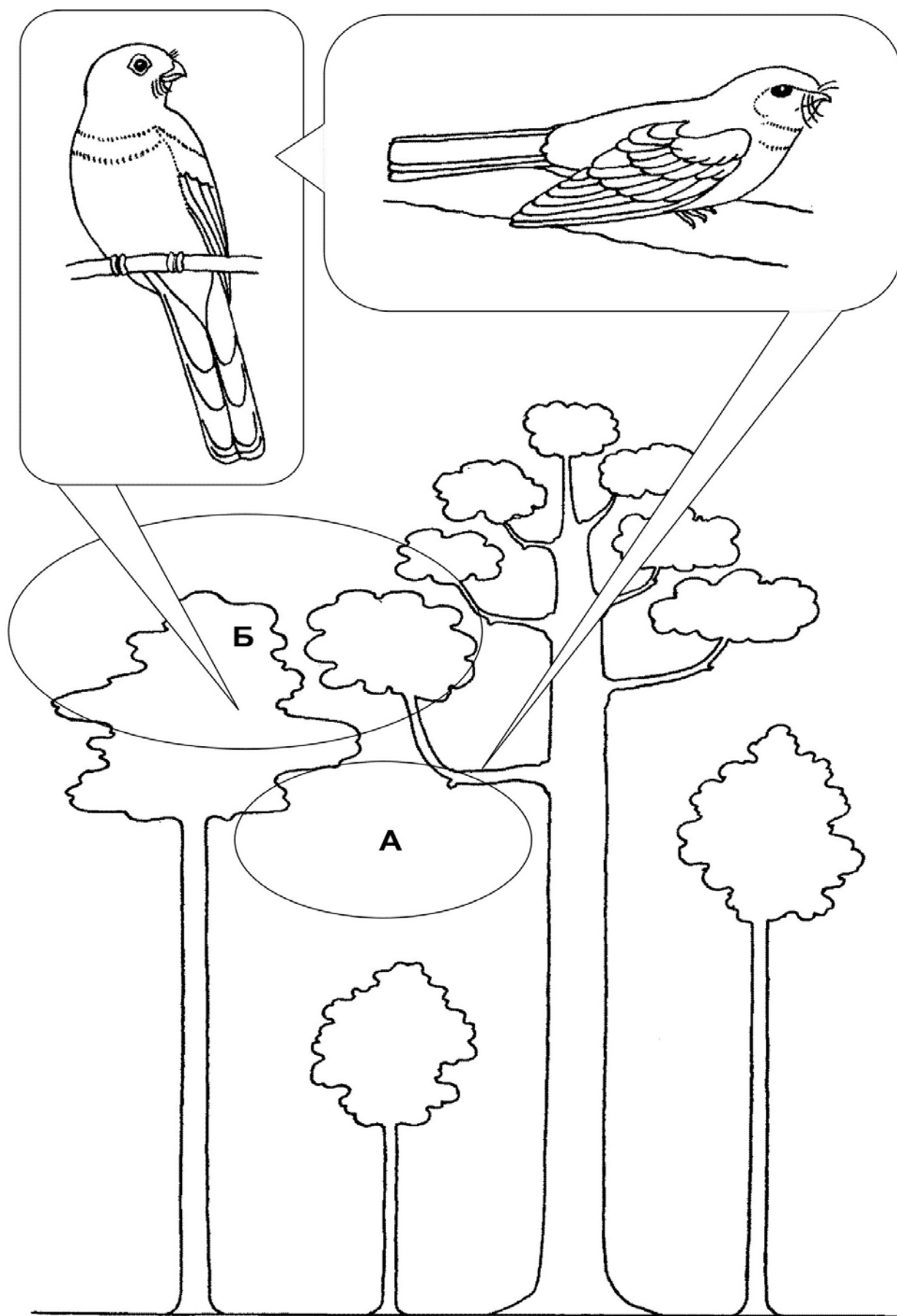


Рис. 6. Схема, иллюстрирующая предполагаемый путь приобретения трогонами гетеродактилии

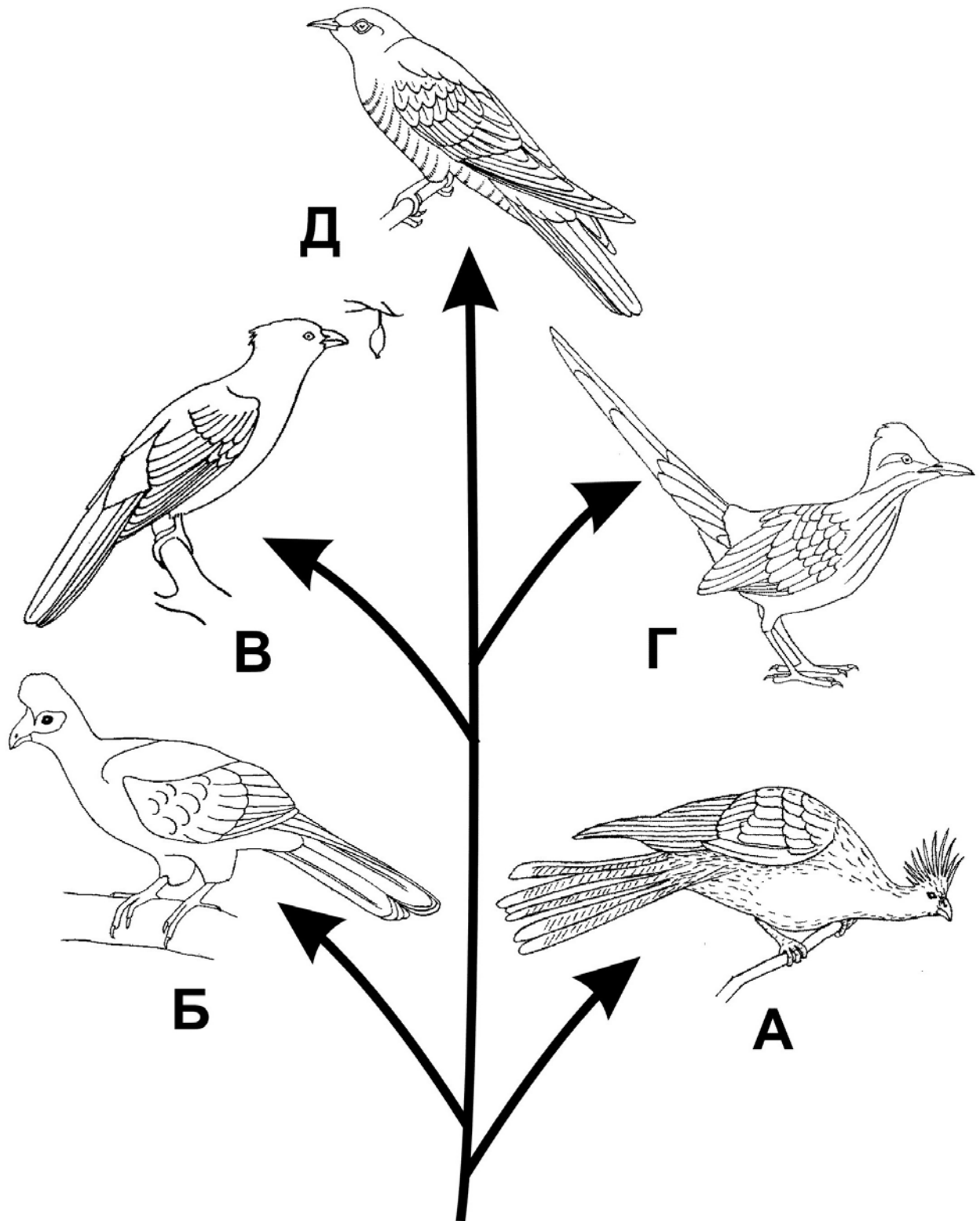


Рис. 7. Схема, иллюстрирующая реконструированный в настоящей работе сценарий адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции Кукушкообразных и их ближайших родственников: **А** – гоациноподобная стадия; **Б** – туракоподобная стадия; **В** – общий предок кукушек; **Г** – бегающие кукушки Старого и Нового Света; **Д** - Cuculinae

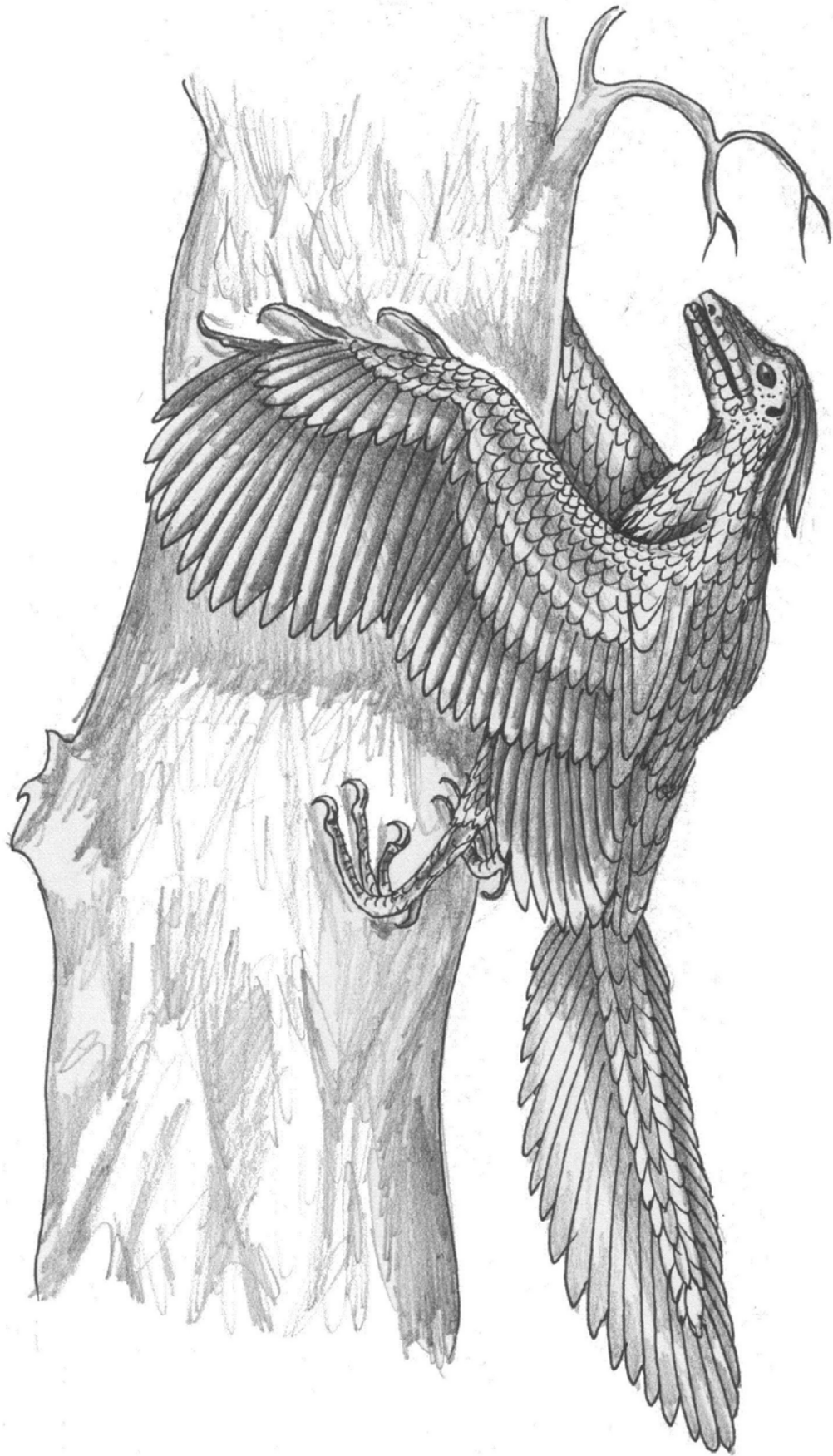


Рис. 8. Археоптерикс, карабкающийся по стволу дерева. Обратите внимание на подведенные по тело конечности, а также пальцы, готовые к гиперэкстензии при пропульсивном толчке задними конечностями. Хвост не используется в качестве опоры. Длинные передние конечности с острыми загнутыми когтями позволяют «заякориться» на стволе при отклонении тела, следующем за пропульсивным толчком задними конечностями.