

УДК 598.2:591.473

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КОНЕЧНЫХ СУХОЖИЛИЙ ДЛИННЫХ ГЛУБОКИХ СГИБАТЕЛЕЙ ПАЛЬЦЕВ СТОПЫ ПТИЦ И ИХ ВОЗМОЖНЫЙ ГЕНЕЗИС

© 2008 г. А. В. Зиновьев

Тверской государственный университет, Тверь 170002, Россия

e-mail: m000258@tversu.ru

Поступила в редакцию 21.06.2006 г.

На основе обширного сравнительно-анатомического материала и с учетом построений предшествующих исследователей приводится классификация типов взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц. Для большинства типов дается морфофункциональная характеристика, вскрывается возможная связь между ними, а также с определенными конфигурациями пальцев стопы. Показывается значимость указанных типов для реконструкции адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции птиц и филогении отдельных групп.

Морфологические изменения стопы птиц в связи с исходной адаптацией к схватыванию насекомого привели к ряду интересных перестроек в облучивающих ее мускулатуре и связочном аппарате. К таким перестройкам можно отнести расщепление предкового рептилийного общего сгибателя пальцев задней конечности. Такое расщепление *m. flexor digitorum communis* на два мускула – *m. flexor digitorum longus* (FDL) и *m. flexor hallucis longus* (FHL) (Зиновьев, 1999) обусловлено противопоставлением *i* пальца трем остальным. Первый из указанных мускулов отвечает за сгибание направленных вперед *ii*, *iii* и *iv* пальцев, тогда как второй – за сгибание направленного назад *i* пальца. Между конечными сухожилиями указанных сгибателей, традиционно именуемых длинными за их начало на бедре и тибиярзусе, сохраняется связь. Она осуществляется сухожильной перемычкой, *vinculum tendineum flexorum* (VTF), косо идущей от сухожилия FHL к сухожилию FDL, пересекающему его краниальнее в латеро-дистальном направлении (рис. 1). При таком расположении винкулюма FDL может сгибать только передние пальцы, в то время как FHL способен сгибать их все. Рассмотренная связь служит для координированного захвата насекомого всеми пальцами.

В связи с адаптивными перестройками стопы внутри класса *Aves* изменяется и указанный выше тип взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы. Причем изменения эти зачастую более информативны таковых, затрагивающих внешний облик стопы, поскольку они могут указывать не только на смену ее конфигурации (рис. 2), но также на изменения в ее использовании в отсутствие каких-либо выраженных перемен во внешней морфологии.

В связи с этим мы задались целью систематизировать весь накопленный к настоящему времени материал по типам взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и через реконструкцию их возможного генезиса показать ценность этого источника информации при реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей внутри класса Птицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили обширные литературные и оригинальные сравнительно-анатомические данные по мускулатуре задних конечностей птиц. Из-за ограниченного объема статьи мы не приводим здесь списка видов проанатомированных птиц; за ним, а также за ссылками на многочисленные литературные источники, мы отсылаем читателя к другой нашей работе (Зиновьев, 1999).

В названиях мускулов и других структур мы следовали *Nomina Anatomica Avium* (Vanden Berge, Zweers, 1993) и правилам латинской грамматики. Русские названия птиц даны по Беме и Флинту (Беме, Флинт, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вариации взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев были впервые замечены Сундевалем (Sundevall, 1835, 1851). Он и Гаррод (Garrod, 1875) обнаружили практически все основные типы этого взаимодействия, впоследствии классифицированные Гадовым (Gadow, 1896). Выделенные этим автором типы (рис. 3), несмотря на значительно пополняющуюся с тех пор сравнительно-анатомическую базу, сохранились в общих чертах до настоящего

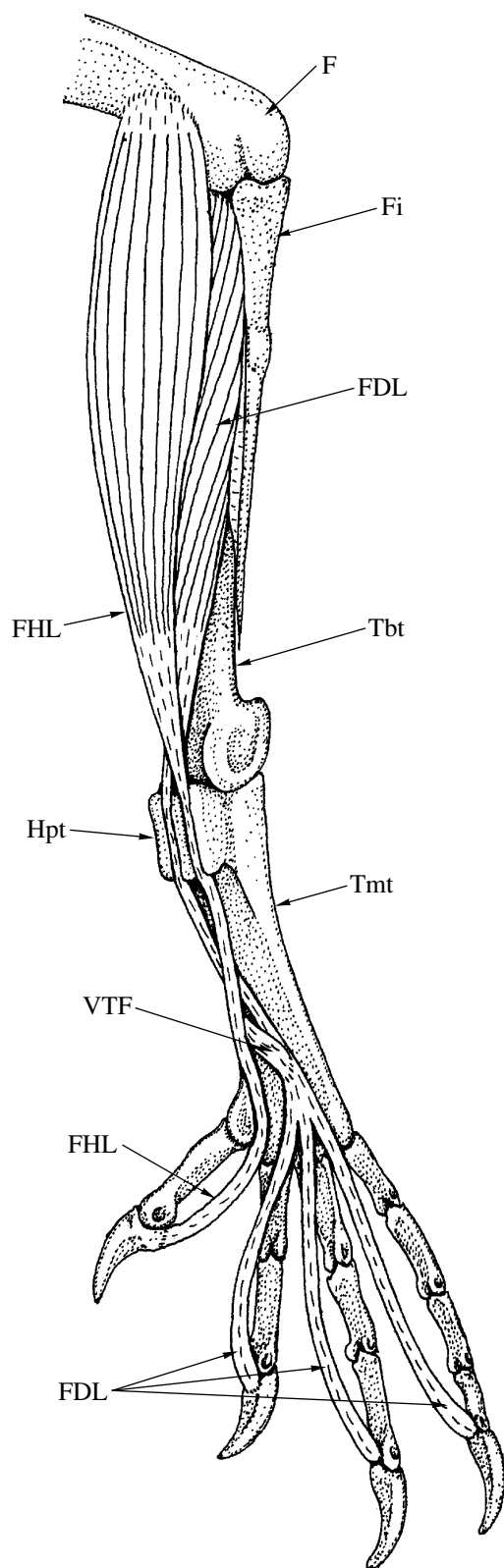


Рис. 1. Длинные глубокие сгибатели пальцев стопы и их исходное для класса Aves взаимодействие, показанное на генерализованном рисунке правой конечности птицы, каудолатерально: F – femur, Fi – fibula, Tbt – tibiotarsus, Tmt – tarsometatarsus, Hpt – hypotarsus, FDL – m. flexor digitorum longus, FHL – m. flexor hallucis longus, VTF – vinculum tendineum flexorum.

времени (George, Berger, 1966; Sibley, Ahlquist, 1972; Raikow, 1985). Предпринятая Гадовым (Gadow, 1896) попытка реконструировать генезис некоторых типов (рис. 3) с тех пор не повторялась, высказывались лишь предположения (George, Berger, 1966; Raikow, 1985) о взаимном родстве отдельных типов. В указанных работах содержатся также отрывочные сведения о функциональной подоплеке того или иного типа. Поэтому далее рационально привести основанную на пересмыслении накопленного к настоящему времени сравнительно-анатомического материала классификацию типов взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц с комментариями относительно их возможного генезиса и функционального значения (рис. 4).

При описании и анализе конкретных типов следует заметить, что между ними существует много переходных стадий. Выделение их в отдельные типы нерационально, поэтому такие случаи мы будем рассматривать внутри того главного типа, вариациями которого они, на наш взгляд, являются. Кроме того, индивидуальными вариациями подвержены и типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц, причем их конечный облик, как мы увидим ниже, зависит также от способа препарирования и особенностей интерпретации полученного материала конкретным анатомом.

Тип I, описанный выше, является, по всей видимости, исходным в классе Птицы. Дело в том, что он связан не только с предковой для птиц анизодактильной стопой (Raikow, 1985), но и с модифицированными конфигурациями, например, с зигодактильной стопой попугаев. Кроме того, это самый распространенный тип среди птиц. Отличительная особенность его – отличное развитие конечного сухожилия FHL, которое мощнее или, во всяком случае, не слабее VTF; крепление последнего на конечном сухожилии FDL достаточно разнообразно (Hudson et al., 1959). Асимметрия расположения VTF указывает на то, что исходно стопа птиц была адаптирована не только к охватыванию насеста, при котором важно одновременное сгибание передних и заднего пальца, но в то же время и к хождению, и бегу. Способность к независимому сгибанию передних пальцев от заднего позволяла исключить нежелательное движение этого пальца в момент толчка передними. В качестве вариаций этого типа можно отметить случай с кукушками, который Гадов выделил в отдельный тип XII (рис. 3). Здесь мы имеем усиление VTF, который в ряде случаев (*Geococcyx*, *Centropus*) смещается дистально, практически до места трифуркации конечного сухожилия FDL (Berger, 1952).

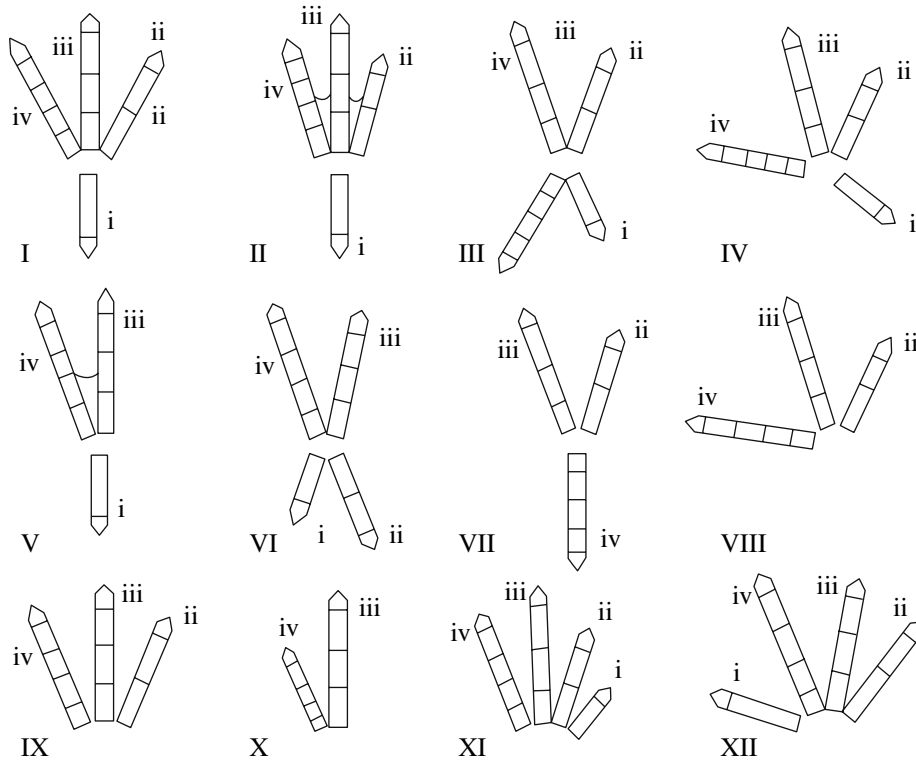


Рис. 2. Схематическое изображение конфигураций пальцев левой птичьей стопы (по Raikow, 1985, с изменениями): I – анизодактильная, II – синдактильная, III – зигодактильная, IV – семизигодактильная, V – синдактильная двупалая, VI – гетеродактильная, VII – зигодактильная трехпалая, VIII – эктроподактильная трехпалая, IX – тридактильная, X – дидактильная, XI – пампродактильная, XII – крайне пампродактильная; i–iv – номера пальцев.

Крепление это может смещаться еще дистальнее, так что винкулюм начинает крепиться уже после трифуркации сухожилия FDL, т.е. на его веточках, идущих к передним пальцам. И хотя в некоторых случаях подобная ситуация может быть связана с особенностями функционирования стоп в отдельных группах, зачастую, как нам кажется, во время препарирования сухожильная перемычка VTF может выщепляться исследователем дистальнее, т.е. с частью конечного сухожилия FDL. Поэтому, в отличие от нашей более ранней работы (Зиновьев, 1999), мы помещаем следующие варианты также в тип I. Это не совсем удачно изображенный Гадовым вариант X (рис. 3), найденный у лапчатоногов (*Heliopais*), где VTF оканчивается на трех веточках конечного сухожилия FDL к передним пальцам сразу после трифуркации – вариант, логически продолжающий серию XII кукушек; тип V_d, опять же неудачно проиллюстрированный Гадовым (рис. 3). Этими литерами он обозначил случай с *Phoeniculidae* и *Upupidae*, при котором VTF крепится на веточке FDL к iii пальцу. Более поздние наблюдения подтвердили наличие означенного варианта у *Phoeniculidae*, но не у удонов (Maurer, 1977). Маурер также отметила особый случай у саблеклювого лесного удода (*Phoeniculus cyanomelas*: *Phoeniculidae*), когда

VTF, раздваиваясь, крепился к веточкам сухожилия FDL к iii и iv пальцам – вариант, который также можно включить в указанный тип I (рис. 4). Близкий вариант Хофф (Hoff, 1966) нашел у рыжего свиного лягушкорота (*Aegothales insignis*: *Aegothelidae*), а Маурер (Maurer, 1977) – у одного из экземпляров *Phoeniculus cyanomelas*, у которых винкулюм, раздваиваясь, крепился к веточкам FDL, идущим ко ii и iii пальцам (рис. 4). Сюда можно поместить также вариант с молотоголовой цаплей (*Scopus umbretta*: *Scopidae*), у которой винкулюм крепится как на сухожилии FDL до трифуркации, так и на его веточке ко ii пальцу после нее (Beddard, 1884) (рис. 4).

Тип II в своем происхождении, без всякого сомнения, связан с предыдущим (Garrod, 1875) (рис. 4). При ослаблении i пальца обслуживающее его сухожилие FHL становится тоньше, в то время как VTF усиливается и служит главным продолжением конечного сухожилия указанного мускула (большинство *Sphenisciformes*, *Anseriformes*, некоторые *Tinamiformes*, *Apterygiformes*). Таким образом, основное усилие длинных глубоких сгибателей передается на передние пальцы. В качестве вариантов, по аналогии с предыдущим типом, VTF может крепиться на одной или нескольких веточках конечного сухожилия FDL после три-

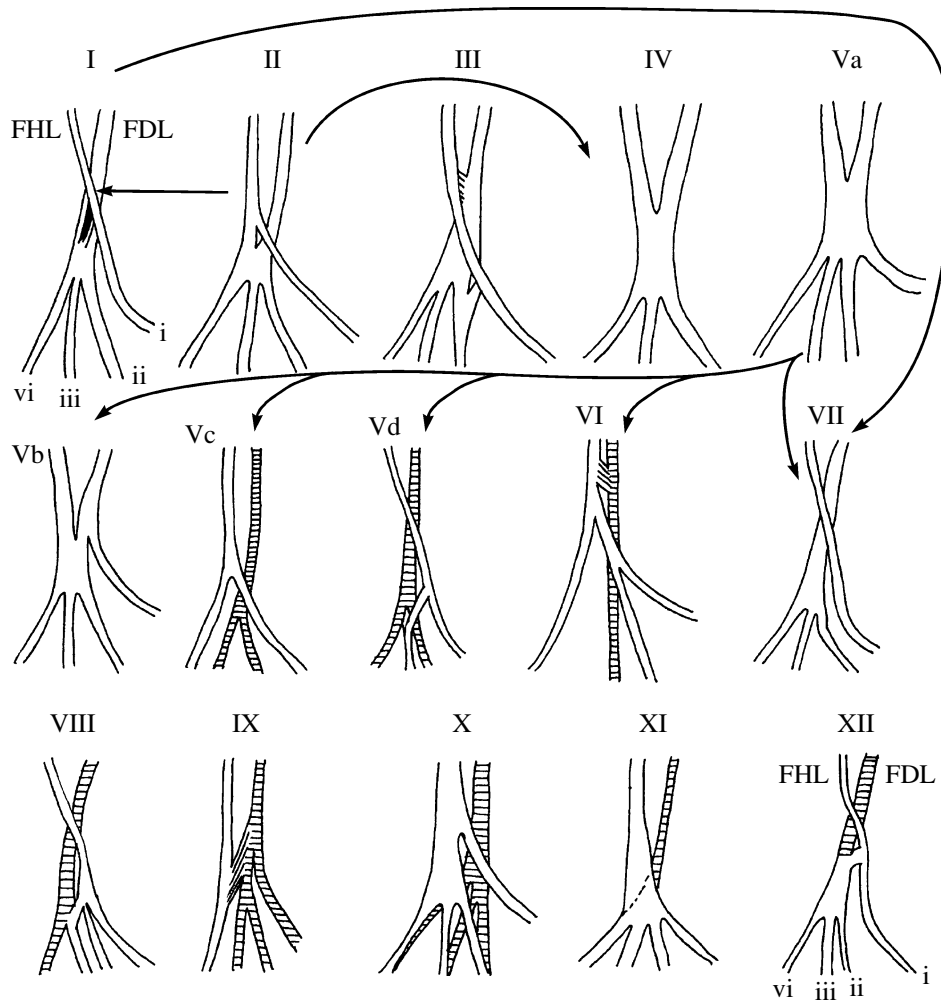


Рис. 3. Классификация (по: Gadow, 1896 с изменениями) типов взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев левой стопы птиц и предполагаемый генезис некоторых из них (показан стрелками): I–XII – типы взаимодействия конечных сухожилий (штриховкой для некоторых типов Гадовым показано конечное сухожилие *m. flexor digitorum longus*), остальные обозначения как на предыдущих рисунках.

фуркации. Ослабленное сухожилие FHL может потерять связь с когтевой фалангой, как в случае с лопастной уткой (*Biziura lobata*: Anatidae) (Raikow, 1970). Интересен случай с рогатым тупиком (*Cerorhynca monocerata*: Alcidae), у которого при отсутствии *i* пальца сохраняется идущее к нему сухожилие, теряющееся в соединительной ткани вблизи дистального конца метатарзального элемента *ii* пальца (Vanden Berge, 1970).

Тип III, ассоциированный исключительно с анизодактильной стопой, может быть связан в происхождении с типами I и V (рис. 4). Он характеризуется укороченным мигрирующим дистально VTF, сильнее всего ассоциированным с веточкой конечного сухожилия FDL ко *ii* пальцу. Этот тип обслуживает характерную стопу Accipitridae, Falconidae и Sagittariidae, схватывающих жертву преимущественно *i* и *ii* пальцами, при обеспечении надежности захвата *iii* и *iv* пальцами, увели-

чивающим его площадь. Это подтверждается удивительным сходством *i* и *ii* пальцев по длине, размеру и форме когтя в указанных группах (рис. 5B), усиливающееся остеологически за счет укорочения базальной фаланги *ii* пальца, а у некоторых ястребиных и слияния ее с предпоследней фалангой указанного пальца (Olson, 1982).

Тип IV является производным типа II; в этом случае FHL теряет связь с сильно редуцированным или исчезнувшим *i* пальцем, а конечные сухожилия длинных сгибателей пальцев сливаются перед трифуркацией (рис. 4). Этот тип встречается либо у птиц с тридактильной стопой (Rheiformes, Casuariiformes, Dromaiidae, Pelecanoidae, Turnicidae), либо с анизодактильной стопой, но с сильно редуцированным *i* пальцем (некоторые Tinamiformes, некоторые Sphenisciformes, Podicipediformes, Gaviiformes, Procellariidae, Diomedidae, Hydrobatidae, Phaetonidae, Phoenicopteridae, неко-

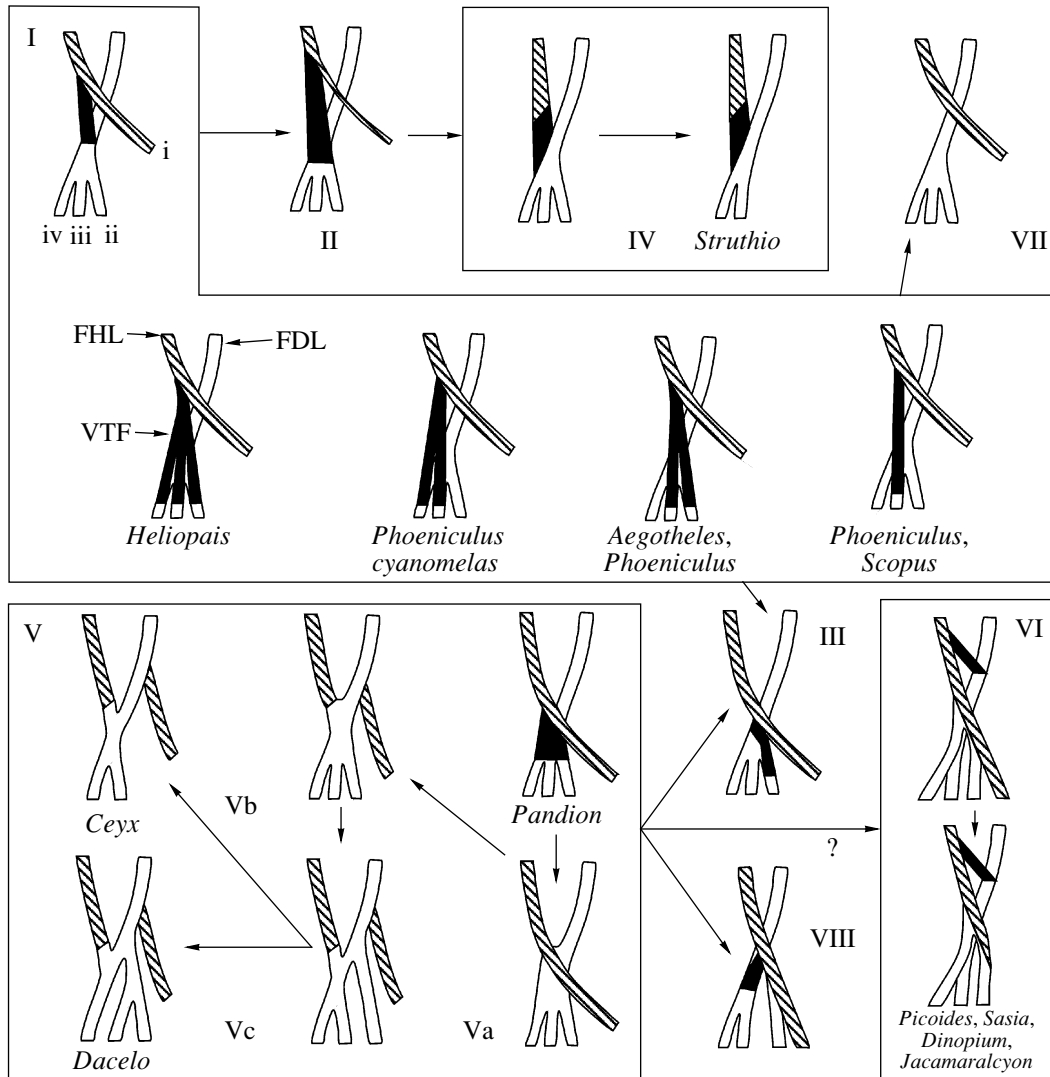


Рис. 4. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев левой стопы птиц и их предполагаемый генезис согласно результатам настоящего исследования. Варианты, представляющие модификации одного типа, обведены. Во избежание путаницы сохранены обозначения, данные Гадовым (Gadow, 1896) некоторым подтипам типа V. Обозначения как на предыдущих рисунках.

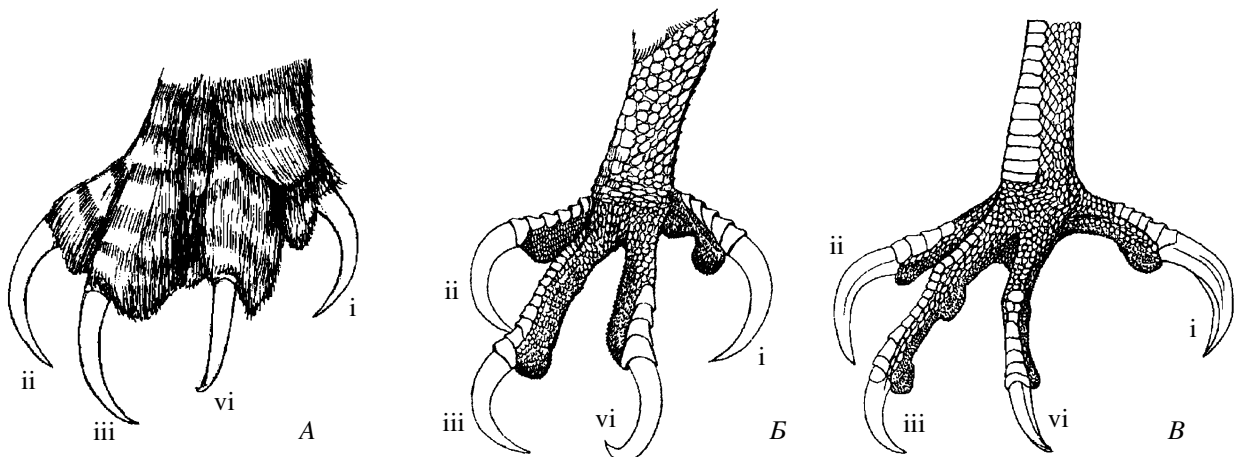


Рис. 5. Левые стопы *Strix nebulosa* (A), *Pandion haliaetus* (Б) и *Accipiter gentilis* (B) латерально (по: Зиновьев, 1999 с изменениями). Обозначения как на предыдущих рисунках.

торые Anseriformes, Cariamidae, Scolopacidae, Recurvirostridae, Charadriidae, Stercorariidae, некоторые Laridae, Rhynchopidae, Alcidae, Pteroclididae). Особенно показателен случай с тинаму, которые демонстрируют все стадии перехода от типа II к типу IV (Hudson et al., 1972). В качестве частного случая указанного типа можно назвать вариант у африканского страуса (*Struthio camelus*: Struthionidae), у которого из-за редукции ii пальца исчезает соответствующая веточка FDL.

Исключением из правила являются Jacanidae и шпорцевые кукушки (род *Centropus*: Cuculidae), которые обладают типом IV при хорошо развитом i пальце. Приобретение этого типа в обеих группах произошло независимо. В первом случае оно связано с необходимостью восстановления укороченного ранее i пальца для передвижения по плавающей растительности, а во втором – с необходимостью изоляции i пальца, снабженного удлинненным шпорообразным когтем, от других при передвижении по “ковру” из переплетенной растительности (Зиновьев, 1999, 2007; Zinoviev, 2002).

Тип V, разделенный Гадовым на четыре подтипа – V_a , V_b , V_c и V_d (рис. 3), требует определенной ревизии (George, Berger, 1966). В основу этого типа положен подтип V_a (рис. 4), в котором сухожилия FDL и FHL сливаются в единое сухожилие, дающее веточки ко всем четырем пальцам. Это обеспечивает равное участие FDL и FHL в сгибании всех пальцев. Указанный подтип имеется у птиц с анизодактильной стопой (Cathartidae, Steatornithidae, Podargidae, Caprimulgidae, Coraciidae, Leptosomatidae, Vucerotidae) и, по-видимому, представляет здесь альтернативу типу I. Совершенно логичной представляется связь указанного типа с конфигурациями стоп, в которых i палец становится в один ряд с передними и действует с ними синхронно (пампродактильная стопа некоторых Apodidae, Fregatidae и уникальная стопа Coliiformes).

В семизигодактильной стопе скопы этот тип обретает особый функциональный смысл, поскольку обеспечивает одновременное сильное сгибание симметрично расположенных пальцев при захвате верткой добычи в воде. Выделенный Гадовым (Gadow, 1896) в отдельный тип XI за присутствие мощного винкулума (рис. 3), он, по сути дела, является модификацией подтипа V_a и указывает на возможный путь происхождения последнего от типа I (рис. 4). Интересно, что у сов, стопа которых также является семизигодактильной и, как и у скопы, приспособлена для захвата верткой добычи в условиях плохой видимости, также наблюдается усиление и расширение VTF в рамках типа I (Hoff, 1966). Гадов (Gadow, 1896) вывел из подтипа V_a еще несколько подтипов, возникших, по его мнению, посредством его

последовательного расщепления (рис. 3). Дабы избежать путаницы, мы постараемся придерживаться данной им классификации, делая изменения лишь в самых крайних случаях.

Подтип V_b представляет собой производное от подтипа V_a , что верно было подмечено еще Гарродом (Garrod, 1875). Он получается при продольном расщеплении последнего, в результате чего ветвь FHL к i пальцу отходит от медиальной стороны сухожилия FDL (рис. 4). Подобная конфигурация характерна для птиц с синдактильной стопой, принадлежащих к семействам Momotidae, Meropidae и Todidae. При указанной конфигурации FDL и FHL как бы меняются ролями: сокращение первого приводит к сгибанию всех пальцев, а таковое второго – к сгибанию лишь передних пальцев. Функциональная подоплека возникновения такого подтипа – интересная задача для последующих исследований. Подтип V_c (рис. 3) был отмечен Гадовым для колибри, хотя другие его наблюдения (Gadow, 1895), а также других авторов (Lucas, 1895; Zusi, Bentz, 1984; Raikow, 1985) не подтвердили наличия у этих птиц указанной конфигурации. Исходя из рисунка, сделанного Зуси и Бентцем, можно отнести колибри к I типу с более тесной ассоциацией конечных сухожилий FDL и FHL. Подобный случай может рассматриваться как промежуточный между исходным типом I и подтипом V_a , которым обладают соседи колибри по отряду – стрижи.

Поскольку вариант, обозначенный Гадовым как V_c , не был найден ни у одной из исследованных к настоящему времени птиц, мы сочли целесообразным обозначить этим номером другой, указанный в работах Митчелла и Маурера (Mitchell, 1901; Maurer, 1977). Alcedinidae (представители одного из семейств отряда Coraciiformes) демонстрируют следующий этап эволюции подтипа V_b – подтип V_c , при котором в добавление к уже имеющемуся продольному отщеплению веточки FHL к i пальцу, происходит отщепление веточки ко ii (рис. 4). В результате сокращение FHL ведет к сгибанию iii и iv пальцев, а при сокращении FDL сгибаются все пальцы.

В качестве разновидности этого подтипа можно рассматривать ситуацию с лесными зимородками (род *Seux*), у которых веточка ко ii пальцу отсутствует в силу редукции последнего (Mitchell, 1901; Maurer, 1977) (рис. 4). В своей работе Гадов также указывает на особое взаимодействие конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы у смеющейся кукабары (*Dacelo gigas*) и обозначает его как отдельный тип IX (рис. 3). Совершенно очевидно, что указанный тип – ни что иное, как следующий подтип типа V, где в добавление к отщеплению веточек к i и ii пальцам происходит отщепление таковой к iii пальцу, так что сокращение FDL ведет к сгибанию всех пальцев,

а FHL – только iv (рис. 4). По-видимому, данная конфигурация не является устоявшейся и входит в рамки внутривидовой изменчивости, ибо другие авторы (Mitchell, 1901; Maurer, 1977) обнаружили у кукабары характерный для семейства подтип V_c . Поэтому мы не видим смысла давать этому варианту особое название, но указываем среди вариантов типа V (рис. 4).

VI тип охватывает всех без исключения представителей лишь одного отряда, Piciformes, являясь одним из серьезных морфологических доказательств в пользу монофилии Дятлообразных (Garrod, 1875; Gadow, Selenka, 1891; Burt, 1930; Swierczewski, 1977; Swierczewski, Raikow, 1981). Конечное сухожилие FDL снабжает лишь iii палец, а сухожилие FHL – все остальные. Последнее раздваивается вблизи дистального конца цевки, посылая латеральную веточку к iv пальцу, и раздваивающуюся в свою очередь медиальную к i и ii пальцам (рис. 4). Винкулом расположен традиционным образом, но из-за необычной конфигурации сухожилий лишь сокращение FHL приводит к одновременному сгибанию всех пальцев, в то время как FDL сгибает лишь iii. В качестве вариаций указанного типа можно рассматривать случаи с трехпальными Дятлообразными (*Jacamaralcyon*, *Picoides*, *Dinopium*, *Sasia*), у которых веточка к i пальцу отсутствует из-за его редукции (рис. 4). Зигодактилия, по-видимому, не является причиной возникновения столь замечательного типа, поскольку зигодактильные Cuculidae и Psittaciformes вполне обходятся исходным типом I.

По-видимому, в эволюции дятлообразных существовала стадия, на которой потребовалось придать iii пальцу независимость от остальных в сгибании. Выявление этой стадии представляет одну из интереснейших задач для будущих морфо-экологических исследований Дятлообразных, поскольку все работы, посвященные функциональной морфологии задних конечностей этой группы, включая недавнюю Зеленкова и Держинского (2006: см. в этой статье список предшествующих работ по теме), не предлагают сценария возникновения типа VI конфигурации конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев. Нам трудно на этом этапе исследований связать возникновение типа VI с каким-либо другим, но наиболее вероятным кандидатом является подтип V_a .

VII тип является производным исходного, I типа, у которого исчезает винкулом и конечные сухожилия FDL и FHL действуют совершенно независимо на соответствующие пальцы (рис. 4). Этот тип характерен для подавляющего большинства Воробьинообразных (исключая Eurylaimidae и Philepittidae), для Ardeidae (Beddard, 1891; Vanden Berge, 1970) и Upupidae (Sundevall, 1835; Gadow, Selenka, 1891), хотя в последних двух семействах

слабый винкулом может время от времени появляться (Gadow, 1896). Тип VII обслуживает анизодактильную и синдактильную стопы, обеспечивая независимое сгибание заднего пальца от передних. Подобный тип возникает у Воробьинообразных из-за особенностей их локомоции в кронах. Дело в том, что у них лучше, чем у большинства других птиц, развиты ядра мозжечка (Renggli, 1967), что освобождает их при движении в кроне от необходимости намертво фиксировать тело на ветвях; но при прыжках и балансировании в этом случае требуется независимость заднего пальца от передних (Зиновьев, 1999; Зиновьев, 2006).

Тип VIII присущ представителям только одного отряда, а именно, Trogoniformes. Он идеально подходит для обслуживания уникальной для птичьего мира гетеродактильной стопы трогонов (рис. 2), представляющей собой функциональный аналог зигодактильной стопы, но приобретенной в процессе другого эволюционного сценария (Зиновьев, 2004). FDL сгибает направленные вперед iii и iv пальцы, а FHL – направленные назад i и ii (рис. 4). Сохранение VTF позволяет FHL сгибать все пальцы, в то время как FDL может сгибать лишь iii и iv. Происхождение указанной конфигурации было совершенно верно связано Гадовым (Gadow, 1896), а за ним и Маурер и Райков (Maurer, Raikow, 1981), с подтипом V_a (рис. 3). Тип VIII произошел от него путем выщепления сухожилия FHL с захваченной им веточкой к ii пальцу. Это напоминает происхождение варианта V_c , только в том случае FDL “оторвал” от общего сухожилия веточку к ii пальцу, вкуче с таковой к i.

В результате мы видим, что генезис типов взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы птиц, очерченный Гадовым (Gadow, 1896) (рис. 4), хотя и верный в ряде позиций, оказался пересмотренным (рис. 5). Мы согласны с происхождением типа IV от II, VII от I и V_b от V_a . Происхождение типа I от II представляется спорным. Мы считаем обратную версию более верной не только из-за широкого распространения типа I среди современных птиц (Raikow, 1985) с примитивной анизодактильной конечностью, какую мы наблюдаем уже у *Archaeopteryx* (Ostrom, 1974) (с которым, кстати, в пропорциях дистальных отделов конечности сходны Phasianidae, имеющие тип I). Указанный тип сохраняется даже при смене конфигурации стопы (попугаи, кукушки), а тип II представляет собой, по сути дела, лишь его модификацию, отражающую специализацию стопы к толчку или гребку передними пальцами с уменьшением или потерей функции заднего пальца как антагониста передним при охватывании насеста. Указывая на возможное происхождение VII типа от V_a , Гадов, очевидно, имел в виду случай с Upupidae. Это справедливо, если рассматривать тип V_a , как исходный для всех Coraciiformes (Maurer, Raikow,

1981). Однако не исключена возможность происхождения VII типа у удонов от типа I общего предка с остальными Coraciiformes. Иногда появляющийся слабый винкулум у удонов и его хорошее развитие у древесных удонов (Gadow, 1896) косвенно указывают на тип I в качестве предкового для первых и сохранение его у вторых.

Суммируя изложенное, заключим, что, играя в ряде случаев роль в классификационных построениях, типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев птиц, в первую очередь, являются ценным источником информации по адаптивной эволюции аппарата двуногой локомоции птиц. Сформировавшись исходно в ответ на специализацию стопы предка птиц к охватыванию насеста противопоставленными передними ii, iii, iv и задним, i, пальцами (с сохранением возможности независимого сгибания передних пальцев при толчке), тип I послужил отправной точкой для возникновения других. Появление новых типов связано как с обслуживанием стоп с измененными конфигурациями пальцев, так и, что особенно важно, с особенностями их специализации без изменения конфигурации, т.е. невидимыми снаружи. Наличие разных типов взаимодействия сухожилий длинных глубоких сгибателей у птиц с одинаковыми конфигурациями пальцев указывает на разные пути их приобретения, позволяя восстановить эволюционный сценарий адаптивной эволюции задних конечностей в филогении отдельных групп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своему учителю и научному консультанту, проф. Ф.Я. Держинскому и проф. Л.П. Корзуну (кафедра зоологии позвоночных биологического факультета МГУ) за создание благоприятной интеллектуальной атмосферы при проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беме Р.Л., Флинт В.Е., 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский-русский-английский-немецкий-французский. М.: Руссо. 845 с.
- Зеленков Н.В., Держинский Ф.Я., 2006. Задняя конечность и лазание по вертикальному стволу у дятлов // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 3. С. 395–410.
- Зиновьев А.В., 1999. Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. С. 1–19. – 2004. К вопросу о происхождении гетеродактилии у трогонов (Aves: Trogoniformes) // Сб. докл. “Четвертые научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского”. Смоленск: Изд-во СГПУ. С. 374–378. – 2006. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Тезисы XII Межд. орнит. конф. Северной Евразии “Орнитологические исследования в Северной Евразии”. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 221–222. – 2007 (в печати). Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфо-функциональный анализ и эволюционное приложение // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 112. Вып. 4.
- Beddard F.E., 1884. A contribution to the anatomy of *Scopus umbretta* // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 1884. P. 543–555. – 1891. Contributions to the anatomy of the Kagu (*Rhinochetus jubatus*) // Ibid. V. 1891. P. 9–21.
- Berger A.J., 1952. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae // Amer. Midl. Nat. V. 47. P. 513–605.
- Burt W.H., 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers // Univ. Carol. Publ. Zool. V. 32. № 8. P. 455–524.
- Gadow H.F., 1895. The deep plantars in the Trochilidae // Ibis. V. 1. P. 299–300. – 1896. Muscular system // Dictionary of Birds. London: Adam and Charles Black. P. 602–620.
- Gadow H.F., Selenka E., 1891. Vögel // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-reichs. Anatomischer Teil. Bd. 6. Leipzig: CF Winter. 1008 S.
- Garrod A.H., 1875. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 1875. P. 339–348.
- George J.C., Berger A.J., 1966. Avian myology. N.-Y.: Acad. Press. 500 p.
- Hoff K.M., 1966. A comparative study of the appendicular muscles of Strigiformes and Caprimulgiformes. Ph. D. Diss. Seattle: Wash. St. Univ. 183 p.
- Hudson G.E., Lanzilotti P.J., Edwards G.D., 1959. Muscles of the pelvic limb in galliform birds // Amer. Midl. Nat. V. 61. № 1. P. 1–67.
- Hudson G.E., Schreiweis D.O., Wang S.Y.C., 1972. A numerical study of the wing and leg muscles of tinamous (Tinamidae) // Northwest Sci. V. 46. P. 207–255.
- Lucas F.A., 1895. The deep plantars in the Trochilidae // Ibis. V. 1. P. 289–299.
- Maurer D.R., 1977. The appendicular myology and relationships of the avian order Coraciiformes. Ph. D. Diss. Pittsburgh: Univ. Pittsburgh. 347 p.
- Maurer D.R., Raikow R.J., 1981. Appendicular myology, phylogeny, and classification of the avian order Coraciiformes (including Trogoniformes) // Ann. Carn. Mus. Nat. Hist. V. 50. № 18. P. 417–434.
- Mitchell P.C., 1901. On the anatomy of the kingfishers, with special reference to the conditions of the wing known as eutaxy and diastaxy // Ibis. 8th Ser. V. 1. P. 97–123.
- Olson S.L., 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae // Bul. Brit. Orn. Club. V. 101. № 1. P. 8–12.
- Ostrom J.H., 1974. *Archaeopteryx* and the origin of flight // Quart. Rev. Biol. V. 49. P. 27–47.
- Raikow R.J., 1970. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks // Univ. Calif. Publ. Zool. V. 94. P. 1–52. – 1985. Locomotor system // Form and function in birds. V. 3. N.-Y.–L.: Acad. Press. P. 57–146.
- Renggli F., 1967. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Kleinhirn- und Vestibulariskerne der Vögel // Rev. Suis. Zool. V. 74. № 4. P. 701–778.

- Sibley C.G., Ahlquist J.E.*, 1972. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds // *Bul. Peabody. Mus. Nat. Hist.* V. 39. P. 1–276.
- Sundevall C.J.*, 1835. *Ornithologiskt system* // *Kgl. Svenka Vetenskapsakad. Stockh.* S. 43–130. – 1851. *Om Muskelbyggnaden i foglarnas extremiteter* // *Forhandl. Vid. Skandin. Naturforskarnes.* Bd. 6. P. 9–15.
- Swierczewski E.V.*, 1977. The hindlimb myology and phylogenetic relationships of the avian order Piciformes. Ph. D. Diss. Pittsburgh: Univ. Pittsburgh. 275 p.
- Swierczewski E.V., Raikow R.J.*, 1981. Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes // *Auk.* V. 98. № 3. P. 466–480.
- Vanden Berge J.C.*, 1970. A comparative study of the appendicular musculature of the order Ciconiiformes // *Amer. Midl. Nat.* V. 84. № 2. P. 289–364.
- Vanden Berge J.C., Zweers G.A.*, 1993. *Myologia* // *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium.* 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nutt. Om. Club. P. 189–247.
- Zinoviev A.V.*, 2002. Stages in the evolution of the foot in jacanas (Jacanidae) // *Abst. V. 23. IOC. China: Beijing.* P. 158.
- Zusi R.L., Bentz G.D.*, 1984. Myology of the purple-throated carib (*Eulampis jugularis*) and other hummingbirds (Aves: Trochilidae) // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 385. P. 1–70.

TYPES OF DEEP PLANTAR TENDONS OF AVIAN FOOT AND THEIR POSSIBLE GENESIS

A. V. Zinoviev

Tver State University, Tver 170002, Russia
e-mail: p000258@tversu.ru

A classification of deep plantar tendons of avian hind limbs based on a great body of data, including literature and original ones, is provided. The morpho-functional analysis, consideration of interrelations between foot configurations, and the possible genesis for most of the types are presented. The significance of the types considered for reconstructing the adaptive evolution of the avian apparatus of bipedal locomotion of birds, as well as for phylogeny of separate groups, are shown.