

УДК 598.2:591.473

УНИКАЛЬНАЯ КОНФИГУРАЦИЯ КОНЕЧНЫХ СУХОЖИЛИЙ ДЛИННЫХ ГЛУБОКИХ СГИБАТЕЛЕЙ ПАЛЬЦЕВ СТОПЫ ДЯТЛООБРАЗНЫХ (PICIFORMES): ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, ВОЗМОЖНЫЙ ПУТЬ ПРИОБРЕТЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРИЛОЖЕНИЕ

© 2008 г. А. В. Зиновьев

Тверской государственный университет, Тверь 170002, Россия

e-mail: m000258@tversu.ru

Поступила в редакцию 13.12.2006 г.

Монофилия дятлообразных *sensu* Wetmore (1960) неоднократно ставилась под сомнение, хотя на нее указывает уникальный тип взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы, присутствующий в сочетании с зигодактильной стопой у всех без исключения представителей этого отряда. Тип этот, обозначенный Гадовым (Gadow, 1896) римской цифрой VI, необычен; *m. flexor digitorum longus* вместо второго, третьего и четвертого пальцев сгибает только третий палец, в то время как функцию сгибания остальных берет на себя *m. flexor hallucis longus*, благодаря винкулюму помогающий также в сгибании третьего пальца. Несмотря на важность указанного типа в систематике и филогении группы, до сих пор не было предложено удовлетворительной гипотезы его возникновения. В настоящей работе показано, что наиболее вероятный и подкрепленный сравнительно-анатомическими данными путь приобретения типа VI взаимодействия сухожилий глубоких сгибателей связан с группой древних ракшеморф, предков современных ракшеобразных, трогонообразных и дятлообразных. Один из предковых типов взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы, напоминающий таковой у современных Alcedinidae и трогонов, послужил основой для формирования типа VI. Приобретение Дятлообразными зигодактилии лишь частично повлияло на его морфогенез.

Адаптация стопы птиц к охватыванию насеста привела к ряду перестроек в обслуживающих ее мускулатуре и связочном аппарате. К подобного рода перестройкам можно отнести расщепление предкового рептилийного общего сгибателя пальцев задней конечности, *m. flexor digitorum communis*, на два мускула, – *m. flexor digitorum longus* (*FDL*) и *m. flexor hallucis longus* (*FHL*). Первый отвечает в исходной анизодактильной стопе за сгибание направленных вперед второго, третьего и четвертого пальцев, тогда как второй – за сгибание направленного назад первого пальца. Между конечными сухожилиями указанных сгибателей сохраняется связь в виде сухожильной перемычки, *vinculum tendineum flexorum* (*VTF*), косо идущей от сухожилия *FHL* к сухожилию пересекающего его *FDL* (рис. 1). Соответственно, *FDL* может сгибать только передние пальцы, а *FHL* – все. Такая связь служит для одновременного захвата насеста всеми пальцами.

Адаптивные перестройки стопы внутри класса Aves приводят к изменению указанного выше взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей. Они зачастую более информативны, чем изменения внешнего облика стопы, поскольку указывают не только на смену ее кон-

фигурации и изменения в характере использования (в отсутствии выраженных перемен во внешней морфологии), но и на историю формирования, а также возможные филогенетические связи ее обладателей.

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 последним 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) (рис. 2). Из нее видно, что конфигурацию сухожилий, наблюдаемой у Piciformes, Гадов обозначил римской цифрой VI. При такой конфигурации *m. digitorum longus* сгибает только третий палец, в то время как *m. flexor hallucis longus*, связанный кроме первого еще и со вторым и четвертым пальцами, может сгибать одновременно все благодаря винкулюму. Попытавшись в общих чертах реконструировать генезис отдельных конфигураций, он не смог сделать этого для типа VI. Более поздние авторы

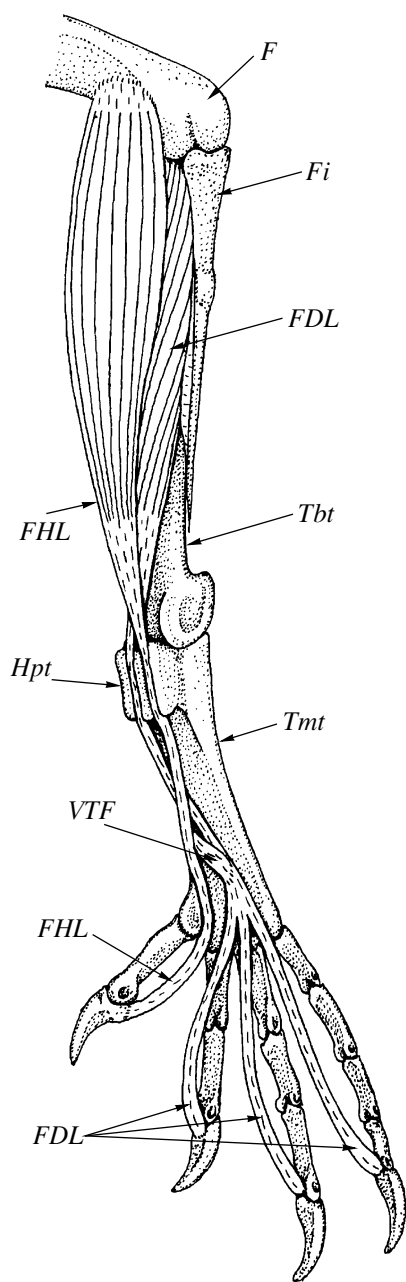


Рис. 1. Длинные глубокие сгибатели пальцев стопы птиц (показан I – самый распространенный – тип взаимодействия их конечных сухожилий (Gadow, 1896)). *F* – бедро, *Tbt* – тибіотарзус, *Fi* – малая берцовая кость, *Tmt* – цевка; *FDL* – *m. flexor digitorum longus*, *FHL* – *m. flexor hallucis longus*, *VTF* – *vinculum tendinum flexorum*, *Hpt* – гипотарзус.

(George, Berger, 1966; Raikow, 1985), высказывавшие предположения о взаимном родстве отдельных типов, также не предложили внятной гипотезы появления уникального типа VI.

В одной из наших работ (Зиновьев, 1999), на основе накопленного к настоящему времени об-

ширного материала, мы продолжили начатую Гадовым (Gadow, 1896) разработку сравнительной анатомии, функциональной морфологии, а также возможного генезиса типов взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы птиц. И если расшифровка большинства типов не вызвала серьезных затруднений, то характеристика уникальной конфигурации сухожилий, которой обладают представители отряда дятлообразных, потребовала дополнительных исследований. В настоящей работе мы излагаем их результаты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужили обширные оригинальные и литературные сравнительно-анатомические данные по остеологии и связочному аппарату задних конечностей представителей отряда дятлообразных и класса птиц в целом. Из-за ограниченного объема статьи мы не приводим здесь списка многочисленных литературных источников и отсылаем читателя к нашей работе (Зиновьев, 1999).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

История изучения вопроса

Нам кажется вполне логичным начать с краткого изложения истории изучения стопы Дятлообразных, которая, будучи критически представленной, может подвести нас к выводам, содержащимся в настоящей работе. Если не принимать во внимание взгляды Аристотеля (1937), который пытался дать функциональное объяснение двум направленным назад пальцам стопы вертишейки, но не обратил внимание на особенности внутреннего строения такой стопы, первой по этому вопросу можно считать таковую Кесслера (Kessler, 1844). В скелете стопы дятлов автор отметил интересные особенности метатарзального блока четвертого пальца, имеющего вырост, под которым проходят сухожилия сгибателей направленного назад четвертого пальца (автор не приводит рисунок, который впервые сделал Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1867)). С этого времени работы, посвященные особенностям строения стопы дятлообразных, можно разделить на две категории: работы, которые используют особенности строения стопы для установления филогенетических связей *Piciformes*, и работы, где строение стопы связывается с ее функционированием. Первую группу работ открывают Гаррод (Garrod, 1875, 1878), Гадов (Gadow, 1896) и Миллер (Miller,

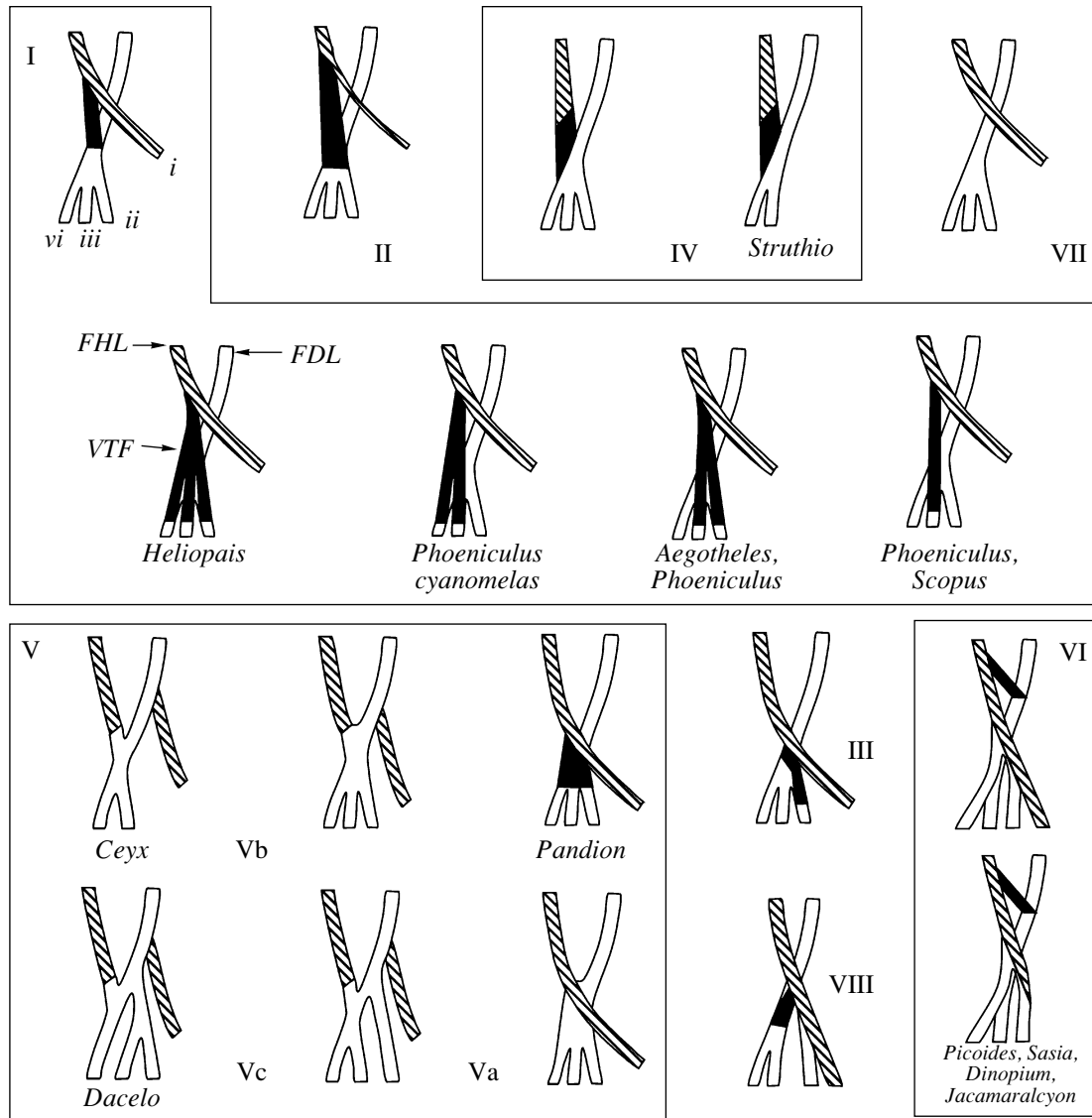


Рис. 2. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы птиц (по: Зиновьев, 1996, с изменениями): I, II...Va – типы и подтипы; *i, ii...* – порядковые номера пальцев. Остальные сокращения см. на предыдущем рисунке.

1919), проанатомировавшие много птиц и обозначившие дятлообразных как естественную таксономическую единицу на основе присутствия у них уникального типа взаимодействия сухожилий глубоких сгибателей пальцев. Работа Шарнке (Scharnke, 1930) открывает серию работ второй категории. Автор совершенно верно отмечает, что направленный назад четвертый палец – не приспособление для лазания, а адаптация к усилению поперечного охвата ветви. Наоборот, при лазании по стволам деревьев четвертый палец поворачивается вбок и даже вперед, помогая таким образом второму и четвертому цепляться за субстрат. Шарнке отмечает функциональное значение морфологических перестроек скелета и связочного аппарата стопы дятлов. К анатомиче-

ским основам движения четвертого пальца он относит перестройку его метатарзального блока, который делится на собственно суставную поверхность для базальной фаланги упомянутого пальца и так называемый поворотный бугорок; последний меняет путь конечного сухожилия *m. flexor perforatus digiti IV*, делая из него не только эффективный сгибатель направленного назад четвертого пальца, но и агента, отводящего этот палец латерально. Шарнке проводит интересную параллель между Wendehocker и метатарзальным элементом первого пальца; оба имеют сходное строение, обусловленное сходством функций. Правда, *metatarsale I* стала выполнять свою роль у предков птиц еще тогда, когда остальные метатарзалии не были слиты, а потому сохранилась до

настоящего времени свободной, в то время как поворотный бугорок возник уже после такого слияния. Автор также отмечает, что поворот назад четвертого пальца в рамках семизигодактилии (совы) или зигодактилии (кукушки) сопровождается появлением поворотного бугорка, развитого в разной степени. Вышедшая в том же году работа Бёрта (Burt, 1930) содержит анализ корреляций между отдельными элементами морфологии дятлов и степеню выраженности древолазания. Автор замечает, что у всех исследованных им видов он неизменно встречал тип VI взаимодействия сухожилий глубоких сгибателей пальцев, а также то, что *m. flexor hallucis longus* является в этом случае самым мощным из сгибателей пальцев. В работе Штейнбахера (Steinbacher, 1935) содержатся сведения о связи конфигурации птичьей стопы и функции, которую та выполняет. Исследователь приходит к очень важному выводу, что одна конфигурация стопы может быть пригодна с минимальными модификациями к выполнению разных функций, поэтому строение ее во многих случаях может объясняться не конкретной адаптацией, но особенностями филогении ее обладателя.

Продолжателем заложенного Шарнке направления в исследовании задней конечности дятлов можно с полной уверенностью назвать Познанина (1940, 1949). Проведя сравнительный анализ приспособлений когтелазящих птиц, он указал на важное значение отведенного латерально четвертого пальца у передвигающегося по стволу дятла; симметричное отведение этого пальца на обеих стопах увеличивает латеральную, или боковую устойчивость птицы. Следующей работой в этом ряду является работа Бока и Миллера (Bock, Miller, 1959). Некоторые положения изложены также и в более поздней работе Бока (Bock, 1999). Авторы соглашаются с предыдущими исследователями в отношении зигодактилии как приспособления для охвата насеста, а не для лазания. Обозначая постепенную модификацию стопы в связи с ее все большей специализацией к лазанию по стволам (ряд *Jynx* → *Picumnus* → *Colaptes* → *Dendrocopos* → *Dryocopus* → *Campephilus*), они замечают, что у последнего звена этой цепочки первый палец даже разворачивается вперед в помощь остальным. В этом случае стопа начинает напоминать пампродактильную у стрижей, за тем лишь исключением, что первый палец лежит латеральнее четвертого (эктроподактилия).

С 1970-х гг. наблюдается возврат к работам, использующим особенности морфологии стопы Дятлообразных для филогенетических и кладистических построений (Goodge, 1972; Swierczewski, 1977; Swierczewski, Raikow, 1981). Исследователи пользуются анатомическими признаками для выяснения родственных отношений как внутри отряда, так и для поиска родственных связей с другими группами. В связи с этим возникает се-

рьезная полемика по вопросу монофилии отряда; а именно, может ли служить подтверждением этому тип VI взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. Исследования указанных выше авторов, а также ряда других (Simpson, Cracraft, 1981; Raikow, Cracraft, 1983; McKittrick, 1991; Johansson, Erickson, 2003; Mayr et al., 2003) подтверждают монофилию Дятлообразных, хотя сомнения все же остаются (Olson, 1983; Lanyon, Zink, 1987; Sibley et al., 1988; Johansson et al., 2001). Эти сомнения базируются, главным образом, на молекулярных исследованиях, которые нередко дают если не прямо противоположные, то очень противоречивые результаты (Bledsoe, 1987).

Завершить обзор можно недавними исследованиями Зеленкова и Дзержинского. В их работах развиваются морфо-функциональные и морфо-экологические исследования предшественников (Зеленков, Дзержинский, 2006) и используются указанные наработки для реконструкции эволюции зигодактильной стопы дятлообразных в виде цепи последовательных адаптаций с экстраполяцией на разрозненный палеонтологический материал (Зеленков, 2006, 2007). В этих исследованиях, к сожалению, отсутствует информация по эволюции типа VI-взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев. Представленные результаты могут внести значительный вклад в рассматриваемую проблему.

Возможный путь возникновения типа VI и его эволюционное приложение

К настоящему моменту в той или иной степени изучена анатомия задних конечностей представителей всех отрядов и практически всех семейств птиц (обзор литературы см. в Зиновьев, 1999), 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 задних конечностей представителями дятлообразных – от неподвижного сидения на присаде в ожидании добычи (якамары, пуховки) до карабканья по стволам и хождения по земле (дятлы) – можно предположить, что указанная конфигурация сформировалась в группе предковых форм указанных семейств. Поскольку все дятлообразные обладают зигодактильной стопой, то не может ли тип VI быть связан именно с ней? Сравнительный материал пока-

зывает, что подобный тип не определяется исключительно необходимостью обслуживать зигодактильную стопу. Зигодактилия несколько раз 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. У скопы он переходит в близкий 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 винкулюма (Зиновьев, 1999) (рис. 2). Основной модификацией, связанной с приобретением зигодактилии, является упомянутое выше латеральное отведение части метатарзального блока четвертого пальца, и формирование из другой его части поворотного бугорка, помещающего конечное сухожилие *m. flexor perforatus digiti IV* в выгодное положение для сгибания соответствующего пальца. Тип I взаимодействия сухожилий сгибателей, как показывает сравнительный материал, великолепно “справляется” с подобными перестройками стопы. Но не мог ли тогда тип VI сформироваться как наиболее подходящий для обслуживания стопы при карабкании по стволам деревьев? Подобное поведение характерно в норме для многих Picidae, а также для Visconidae во время “выщипывания” дупла. Зеленков (2006, 2007) предположил, что предки якамар, бородаток и туканов тоже когда-то карабкались по стволам, так почему бы общему предку всех дятлообразных не быть когтелазателем? Не опровергая подобного предположения, мы все же должны заметить, что морфология цевок, на которой основывает свои построения автор, все же не указывает бесспорно на стадию “когтелазания” в их эволюции. Появление отведенной латеральной части метатарзального блока четвертого пальца, а затем и добавочного блока связано с приобретением зигодактилии через семизигодактилию, но не обязательно через стадию когтелазания: ведь не карабаются же бананоеды, совы и скопы! С другой стороны, тип VI никак не мог оказаться специализированным для обслуживания стопы при когтелазании, поскольку нагрузка при этом ложится на все направленные вперед пальцы (у *Campyphilus* это даже все четыре пальца в крайне эктроподактильной стопе), а не по отдельности на третий и остальные пальцы, как это можно заключить из особенностей типа VI. У представителей дятловых попугайчиков *Micropsitta*, также имеющих зигодактильную стопу и карабкающихся в дятловой манере по стволам (Bock, Miller, 1959), подобный

тип сухожилий не образуется. Можно бы предположить, что *m. flexor hallucis longus* как более мощный мускул, лежащий снаружки от *m. flexor digitorum longus* и таким образом не ограниченный подобно первому в пространстве для роста, “отобрал” у дятлообразных обслуживание еще двух пальцев для усиления сгибания их когтевых фаланг при карабкании. Однако если вспомнить про особенности расположения *vinculum* (рис. 1), то сразу станет очевидной ненужность подобной перестройки; *m. flexor hallucis longus* уже в исходном типе I участвует в сгибании всех пальцев. Таким образом, тип VI не связан ни с когтелазанием, ни в полной мере с зигодактилией.

Хорошо понимая, что до настоящего времени могли не дожить виды, которые бы показали переходные стадии от типа I или любого другого типа к типу VI, мы все же попытаемся поискать среди ныне живущих птиц группы, которые пролили бы свет на проблему возникновения уникальной конфигурации конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы дятлообразных. И если почти все отряды характеризуются более или менее стабильным типом взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев, то один из них, а именно Coraciiformes, демонстрирует по этому признаку удивительную изменчивость. Чтобы вместить все встречающиеся в этом отряде варианты Гадову (Gadow, 1896) пришлось ввести несколько подтипов. Эти подтипы впоследствии были уточнены и дополнены (Maurer, 1977; Maurer, Raikow, 1981; Зиновьев, 1999) (рис. 2: Va, Vb, Vc). Удивительно, но все это разнообразие обслуживает морфологически близкие анизодактильную и синдактильную стопы Ракшеобразных, и никак не может быть объяснено функционально, поскольку для обслуживания подобного типа стоп вполне достаточно близкого типа I или базального для группы типа Va. Из означенного набора подтипов нам интересен Vc, характерный для Alcedinidae (Maurer, 1977) (рис. 2). Здесь мы наблюдаем положение веточек к первому и четвертому пальцам на одном сухожилии, в данном случае, на таком *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 второму пальцу, в то время как второй мускул сохранил свою связь с третьим и четвертым пальцами (рис. 3a). Удивительно, но эта конфигурация очень напоминает тип VIII взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц, исключительно принадлежащий Trogoniformes! (рис. 2).

Отряд этот, находящийся, без сомнения, в близком родстве с Coraciiformes (Fürbringer, 1888; Feduccia, 1977; Maurer, Raikow, 1981; Johansson et al.,

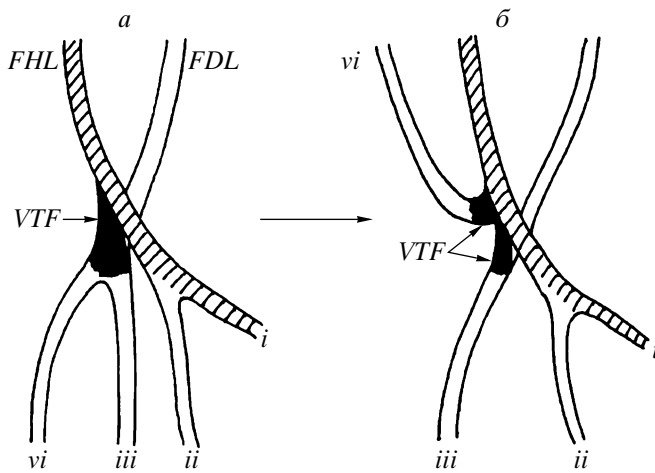


Рис. 3. Предполагаемый путь возникновения типа VI (б) взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц из гипотетического предкового (а), характерного для древних Ракшесоморфных. Вид на левые стопы плантарно. Обозначения и сокращения на рис. 1 и 2.

2001; Johansson, Ericson, 2003), обладает уникальной гетеродактильной стопой. В ней вместо четвертого пальца назад развернут второй, в результате чего эффект зигодактилии или, вернее, изодактилии, достигнут другими средствами. Причины поворота у трогонов именно второго пальца нами описаны в отдельном исследовании (Зиновьев, 1999, 2004), указывающем на родство этих птиц с *Carpimulgiformes*, что подтверждается независимыми исследованиями (Maug, Amadon, 1951). Таким образом, древние раксееобразные располагали, по всей видимости, типом взаимодействия конечных сухожилий, преадаптированным с небольшими модификациями для обслуживания гетеродактильной стопы. Этим же типом (рис. 3а), по-видимому, обладали и формы, давшие начало дятлообразным. С поворотом назад не второго, а четвертого пальца и приданием пальцам зигодактильной конфигурации для равноценного поперечного охвата насекомого произошло отщепление конечным сухожилием *m. flexor hallucis longus* веточки *m. flexor digitorum longus* к четвертому пальцу (рис. 3б). Это выглядит вполне логичным, поскольку длинный сгибатель первого пальца в этом случае начинает обслуживать оба направленных назад пальца. Нечто похожее мы наблюдаем и у трогонов, у которых функциональная подоплека описанного выше типа VIII не вызывает вопросов. У дятлообразных же, обслуживающий направленный назад четвертый и первый пальцы *m. flexor hallucis longus* уже имел (!) веточку ко второму пальцу; это и нарушило симметрию, характерную для трогонов, вызвав у исследователей недоумение. Нельзя не заметить, что наши построения предполагают родство дятлообразных с раксееобразными. Боль-

шинство 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).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 раксееморф. Окончательное формирование из него типа, характерного для дятлообразных, произошло при повороте четвертого пальца их стопы назад, т.е. с приобретением ими зигодактилии. Указанный предковый тип с минимальными модификациями также стал обслуживать гетеродактильную стопу трогонов. Таким образом, современные *Piciformes*, равно как *Coraciiformes* и *Trogoniformes*, вероятнее всего берут свое начало среди древних раксееморф.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своему учителю и научному консультанту, проф. Ф.Я. Дзержинскому за создание благоприятной интеллектуальной атмосферы при проведении исследований, а также проф. Л.П. Корзуну (Кафедра зоологии позвоночных, МГУ им. Ломоносова), открывшему для меня великолепный мир птиц тропических лесов Юго-Восточной Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристотель *Стагирит*, 1937. О частях животных. М.: Биомедгиз. 220 с.
- Бёме Р.Л., Флинт В.Е., 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. М.: Русс. яз. РУССО. 845 с.
- Зеленков Н.В., 2006. Модель эволюции зигодактильной лапы Дятлообразных // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: СГУ. С. 219–220. – 2007. Строение и возможный путь эволюционного формирования лапы Дятлообразных (*Aves: Piciformes*) // Палеонт. журн. Т. 1. С. 1–8.
- Зеленков Н.В., Дзержинский 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. 19 с. – 2004. К вопросу о происхождении гетеродактилии у трогонов (*Aves: Trogoniformes*) // Четвертые науч. чтения памяти

- проф. В.В. Станчинского. Смоленск: СППУ. С. 374–378.
- Познанин Л.П.*, 1940. Экологическая морфология птиц древесной специализации // Дис. ... канд. биол. наук. М.: Науч.-иссл. ин-т зоол. МГУ. 375 с. – 1949. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни // Труды Инст. морф. животных. Т. III. Вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–112.
- Baumel J.J., Witmer L.M.*, 1993. Osteologia // Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nutt. Orn. Club. P. 45–132.
- Bledsoe A.H.*, 1987. Estimation of phylogeny from molecular distance data: the issue of variable rates // *Auk*. V. 104. P. 563–565.
- Bock W.J.*, 1999. Functional and evolutionary morphology of woodpeckers // *Ostrich*. V. 70. P. 23–31.
- Bock W.J., Miller W.W.*, 1959. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // *Amer. Mus. Novitates*. V. 1931. P. 1–45.
- Burt W.H.*, 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers // *Univ. Carol. Publ. Zool*. V. 32. № 8. P. 455–524.
- Feduccia A.*, 1977. A model for the evolution of perching birds // *Syst. Zool*. V. 26. № 1. P. 19–31. – 1999. The origin and evolution of birds. New Haven, L.: Yale Univ. Press. 480 p.
- Fürbringer M.*, 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Bd. 1. Amsterdam: Van Holkema. 834 S.
- Gadow H.F.*, 1896. Muscular system // *A Dictionary of Birds*. L.: Adam and Charles Black. P. 602–620.
- Garrod A.H.*, 1875. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds // *Proc. Zool. Soc. Lond*. P. 339–348. – 1878. Notes on the anatomy of *Indicator major* // *Proc. Zool. Soc. Lond*. P. 930–935.
- George J.C., Berger A.J.*, 1966. Avian myology. N. Y.: Academic Press. P. 500 p.
- Goode W.R.*, 1972. Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers // *Auk*. V. 89. № 1. P. 65–85.
- Johansson U.S., Ericson P.G.P.*, 2003. Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes *sensu* Wetmore 1960) // *J. Avian Biol*. V. 34. P. 185–197.
- Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M., Ericson P.G.P.*, 2001. Clades within the “higher land birds”, evaluated by nuclear DNA sequences // *J. Zool. Syst. Evol. Res*. V. 39. P. 31–51.
- Kessler K.*, 1844. Beiträge zur Naturgeschichte der Spechte // *Bul. Soc. Natur. Mosc*. B. XVII. S. 286–361.
- Lanyon S.M., Zink R.M.*, 1987. Genetic variation in piciform birds: monophyly and generic and familial relationships // *Auk*. V. 104. P. 724–732.
- Maurer D.R.*, 1977. The appendicular myology and relationships of the avian order Coraciiformes // Ph. D. Diss. Pittsburgh, Pennsylvania: 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.
- Mayr E., Amadon D.*, 1951. A classification of recent birds // *Amer. Mus. Novitates*. V. 1496. P. 1–42.
- Mayr G., Manegold A., Johansson U.S.*, 2003. Monophyletic groups within “higher land birds” – comparison of morphological and molecular data // *J. Zool. Syst. Evol. Res*. V. 41. P. 233–248.
- McKittrick M.C.*, 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. V. 179. 85 p.
- Miller W.W.*, 1919. The deep plantar tendons in the puff-birds, jacamaras, and their allies // *Auk*. V. 36. № 2. P. 285–286.
- Milne-Edwards A.*, 1867. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l’histoire des oiseaux fossiles de la France. V. II. Paris. Tabl. 169. Des. 40.
- Olson S.L.*, 1983. Evidence for a polyphyletic origin of the Piciformes // *Auk*. V. 100. № 1. P. 126–133.
- Raikow R.J.*, 1985. Locomotor system // *Form and function in birds*. V. 3. N. Y.–L.: Academic Press. P. 57–146.
- Raikow R.J., Cracraft J.*, 1983. Monophyly of the Piciformes: A reply to Olson // *Auk*. V. 100. P. 134–138.
- Scharnke H.*, 1930. Physiologisch-anatomische Studien am Fuß der Spechte // *J. Orn. B*. 78. H. 3. S. 308–327.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L.Jr.*, 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies // *Auk*. V. 105. № 3. P. 409–423.
- Simpson S.F., Cracraft J.*, 1981. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves) // *Auk*. V. 98. № 3. P. 481–494.
- Steinbacher G.*, 1935. Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vögelfuß mit Wendezehen und Rückzehen // *J. Orn. Bd*. 83. S. 214–282.
- Sundevall C.J.*, 1835. Ornithologiskt system // *Konigl. Svenska Vetenskapsakad. Stockholm*. Bd. 8 S. 43–130. – 1851. Om Muskelbyggnaden i foglarnas extremiteter // *Forhandl. Vid. Skandin. Naturforskarnes*. Bd. 6. S. 9.
- Swierczewski E.V.*, 1977. The hindlimb myology and phylogenetic relationships of the avian order Piciformes // Ph. D. Diss. Pittsburgh, Pennsylvania: 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., Zweers G.A.*, 1993. Myologia // Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nutt. Orn. Club. P. 189–247.
- Wetmore A.*, 1960. A classification for the birds of the world // *Smiths. Misc. Coll*. V. 139. № 11. P. 1–37.
- Zinoviev A.V.*, 2006. Hindlimb morphology and adaptive evolution in turacos and cuckoos (Aves: Cuculiformes) // *Abstracts. XXIV Intern. Ornith. Congr. Berlin*: Springer. P. 278–279.

A UNIQUE CONFIGURATION OF DEEP PLANTAR TENDONS IN PICIFORMES (AVES): HISTORY OF STUDY, POSSIBLE ORIGIN, AND EVOLUTIONARY IMPLICATION

A. V. Zinov'ev

Tver State University, Tver 170002, Russia

e-mail: p000258@tversu.ru

The monophyly of Piciformes *sensu* Wetmore (1960) has been doubted in many authors. One of the strongest arguments pro is the presence in all the piciforms species of a unique arrangement of deep plantar tendons of m. flexor digitorum longus (FDL) and m. f. hallucis longus (FHL). In this arrangement, the tendon of the second muscle supplies digits I, II, and IV, while that of the first one supplies only digit III. Despite the importance of the type considered, no wholly satisfactory explanation regarding its origin has been proposed. The most plausible hypothesis is shown to be a derivation of the arrangement in question from an ancestral one, confined to ancient coraciiforms, precursors of trogons, coraciiforms, and piciforms. Being quite various in deep plantar tendon arrangements, they had one, where FDL supplied digits III and IV with FHL supplying the others, sending vinculum to FDL. Among the contemporary coraciiforms, Alcedinidae show the closest arrangement. The ancestral arrangement mentioned is also almost identical to that found in trogons. As a result of backward turning of digit IV in piciforms, while acquiring zygodactyly, FHL, which has already supplied digit II at this stage tore off the branch of FDL to digit IV. Thus, the unique piciform arrangement of deep plantar tendons is only partially due to the acquisition of zygodactyly. It bears ancestral prezygodactyl features and cannot be explained by climbing adaptations.