

УДК 598.2 (591.471.375)

ББК 28.66+28.693.35

3 63

Зиновьев А.В.

Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. — М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 285 с.

Иллюстр. 116, табл. 3, библиогр.: 812 назв.

В книге обобщены результаты оригинального системного морфо-функционального/морфо-экологического исследования скелета, мускулатуры и связок аппарата двуногой локомоции класса Aves. Впервые в мировой научной литературе приводится детальная разработка сравнительной анатомии задних конечностей птиц. Она сопровождается уникальным историческим обзором, охватывающим более чем двухтысячелетний период. Разработаны и унифицированы морфологические описания апоневротической и мускульной составляющих исследуемого узла локомоторной системы, предлагается рациональный вариант координации описательной деятельности морфологов. Анализ некоторых значимых морфологических структур дает ключи к реконструкции адаптивной эволюции любой рецентной группы птиц. Действие этих ключей вкуче со специально разработанным биомеханическим методом проверено на ржанках, ракшах, трогонах, кукушках, дятлах и воробьиных. Теоретические основы опробованного в работе системного подхода использованы при восстановлении ключевых моментов в эволюции аппарата двуногой локомоции птиц.

Монография представляет интерес для специалистов в области орнитоморфологии, а также для орнитологов, зоологов, палеонтологов, эволюционистов и морфологов широкого профиля. Книга может быть использована в качестве справочного пособия при изучении анатомии птиц в высших учебных заведениях.

Ключевые слова: *птицы, задние конечности, морфология, анатомия, биомеханика, адаптации, эволюция*

Zinoviev A.V.

Comparative anatomy, structural modifications and adaptive evolution of avian apparatus of bipedal locomotion. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2010. 285 p.

Fig. 116. Tabl. 3. Ref. 812.

The book summarizes the results of the original morpho-functional/morpho-ecological approach to the study of skeleton, muscles and ligaments of avian apparatus of bipedal locomotion. For the first time the comparative anatomy of the avian system of terrestrial locomotion is covered in so many details. This coverage is combined with the unique historical review extending over the period of two thousand years. Morphological descriptions of hindlimb muscles and aponeuroses are unified and accompanied by rational suggestions to follow strict rules in dissecting and describing the avian hindlimbs. Several morphological structures important for understanding of avian adaptive evolution are described and analyzed. Their effectiveness in combination with specially developed biomechanical model is successfully checked in reconstruction of evolution of charadrii-, coracii-, trogoni-, cuculi- and passeriforms. Theoretical basics of the system approach developed in the work are applied to the revealing of the key moments in the evolution of the avian apparatus of bipedal locomotion.

This book is of particular interest for avian morphologist, as well as for ornithologists, zoologists, paleontologists, evolutionists and broad specialists in the field of vertebrate morphology. The book also can be used in high schools as a reference to study the avian anatomy.

Key words: *birds, hind limbs, morphology, anatomy, biomechanics, adaptations, evolution*

Научный редактор: *доктор биологический наук А.Н. Кузнецов*

Рецензенты: *доктор биологических наук, профессор Ф.Я. Дзержинский*
доктор биологических наук, профессор Е.Н. Курочкин

*Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту 10-04-07000-д*



ISBN 978-5-87317-713-4

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2010
© А.В. Зиновьев, текст, иллюстрации, 2010

Содержание

Введение	8
Благодарности	9
Глава 1. История написания, логика и структура работы	10
Глава 2. Исторический обзор	13
2.1 Поотрядная разбивка литературных источников (кроме общих).....	29
Глава 3. Терминология	31
Глава 4. Анатомическое описание.....	32
4.1. Скелет.....	32
4.1.1. Кости пояса тазовой конечности	32
4.1.1.1. Таз	32
4.1.2. Кости тазовой конечности.....	34
4.1.2.1. Бедро.....	34
4.1.2.2.Тибия.....	36
4.1.2.3. Малая берцовая кость	36
4.1.2.4. Цевка	36
4.1.2.5. Кости пальцев стопы	38
4.2. Сочленения конечности	38
4.2.1. Синсакральные сочленения	38
4.2.2. Соединения пояса тазовой конечности	38
4.2.3. Соединение костей тазовой конечности	41
4.2.3.1. Тазобедренный сустав.....	41
4.2.3.2. Коленное соединение	42
4.2.3.3. Связки голени	44
4.2.3.4. Интертарзальный сустав.....	44
4.2.3.5. Тарзометатарзальное и интерметатарзальные соединения	46
4.2.3.6. Метатарзо-фаланговые суставы	46
4.2.3.7. Межфаланговые суставы	49
4.2.3.8. Добавочные связки тазовой конечности	49
4.3. Мускулатура задней конечности (включая сравнительно-анатомический аспект).....	49
4.3.1. Мускулатура бедренного отдела	49
4.3.1.1. Краниальная подвздошно-большеберцовая мышца	49
4.3.1.2. Латеральная подвздошно-большеберцовая мышца	52
4.3.1.3. Охватывающая мышца.....	57
4.3.1.4. Бедренно-большеберцовые мышцы	60
4.3.1.5. Каудальная подвздошно-вертельная мышца.....	65
4.3.1.6. Краниальная подвздошно-вертельная мышца.....	66
4.3.1.7. Средняя подвздошно-вертельная мышца.....	69
4.3.1.8. Наружная подвздошно-бедренная мышца	72
4.3.1.9. Внутренняя подвздошно-бедренная мышца.....	75
4.3.1.10. Подвздошно-малоберцовая мышца	77
4.3.1.11. Латеральный сгибатель голени с добавочной частью.....	81
4.3.1.12. Медиальный сгибатель голени.....	84
4.3.1.13. Подвздошно-бедренная мышца	86
4.3.1.14. Хвостово-бедренная мышца.....	88
4.3.1.15. Седалищно-бедренная мышца	91
4.3.1.16. Лобково-подвздошно-бедренные мышцы	93
4.3.1.17. Медиальная запирательная мышца	96
4.3.1.18. Латеральная запирательная мышца	99
4.3.2. Мускулатура голени	102
4.3.2.А. Начальные общие апоневрозы мышц голени	102

4.3.2.1. Длинная малоберцовая мышца	104
4.3.2.2. Короткая малоберцовая мышца	108
4.3.2.3. Краниальная большеберцовая мышца	110
4.3.2.4. Длинный разгибатель пальцев	115
4.3.2.5. Икроножная мышца	116
4.3.2.6. Прободающий и прободенный сгибатель третьего пальца	119
4.3.2.7. Прободающий и прободенный сгибатель второго пальца	121
4.3.2.8. Прободенный сгибатель четвертого пальца	124
4.3.2.9. Прободенный сгибатель третьего пальца	127
4.3.2.10. Прободенный сгибатель второго пальца	129
4.3.2.11. Длинный сгибатель первого пальца	132
4.3.2.12. Длинный сгибатель пальцев	133
4.3.2.13. Подошвенная мышца	136
4.3.2.14. Подколенная мышца	137
4.3.3. Мускулатура цевки	138
4.3.3.А. Проблема коротких разгибателей третьего пальца	138
4.3.3.1. Длинный разгибатель первого пальца	141
4.3.3.2. Короткий разгибатель первого пальца	142
4.3.3.3. Короткий сгибатель первого пальца	144
4.3.3.4. Абдуктор второго пальца	146
4.3.3.5. Аддуктор второго пальца	148
4.3.3.6. Медиальный короткий разгибатель пальцев	151
4.3.3.7. Короткий разгибатель третьего пальца	151
4.3.3.8. Латеральный короткий разгибатель пальцев	152
4.3.3.9. Короткий разгибатель четвертого пальца	153
4.3.3.10. Абдуктор четвертого пальца	156
4.3.3.11. Аддуктор четвертого пальца	157
4.3.3.12. Червеобразная мышца	158
4.3.4. Аномальные мышцы	160
4.3.4.1. От таза к бедру	160
4.3.4.2. На голени	160
4.3.4.3. На стопе	160
Глава 5. Некоторые замечания по миологии задних конечностей африканского страуса	161
Глава 6. Анализ некоторых структур, наиболее значимых для реконструкции адаптивной эволюции задних конечностей птиц	164
6.1. Современный взгляд на функциональное содержание расширенной мускульной формулы Гаррода	164
6.2. Конфигурации птичьей стопы и их адаптивный характер	170
6.3. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис	172
Глава 7. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц	180
7.1. Механическая модель задней конечности птицы	180
7.2. Анализ распределения сил в середине фазы опоры	181
7.2.1. Анализ распределения сил в парасагиттальной плоскости	181
7.2.2. Проблема поддержания ротационного равновесия конечности	185
7.3. Анализ распределения сил в начале фазы опоры	185
7.4. Анализ распределения сил в конце фазы опоры	186
7.5. Обсуждение	187
Глава 8. Экологические возможности и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции некоторых рецентных групп птиц	189
8.1. Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфо-функциональный анализ и эволюционное приложение	189
8.1.1. Случай с <i>Jacaniidae</i>	189
8.1.2. Случай с <i>Centropus</i>	191
8.2. Морфо-функциональные аспекты гетеродактилии трогионов	194
8.2.1. Морфологические перестройки	194
8.2.2. Гипотеза возникновения гетеродактилии у трогионов	200

8.3. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves, Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции	204
8.3.1. Зигодактилия.....	204
8.3.2. Скелет и мускулатура.....	206
8.4. Уникальная конфигурация конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы дятлообразных (Aves, Piciformes): история изучения, возможный путь приобретения и эволюционное приложение.....	209
8.4.1. История изучения вопроса	209
8.4.2. Возможный путь возникновения типа VI и его эволюционное приложение	212
8.5. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) в свете морфологии их задних конечностей	213
Глава 9. Эволюция бипедальной локомоции и структурные преобразования задних конечностей птиц.....	219
9.1. Определение рамок и постановка задачи	219
9.2. Описание.....	219
Заключение	238
Литература.....	239
Приложение.....	260
Авторский указатель.....	266
Анатомический указатель	273
Систематический указатель	279