

Харьковский национальный университет
имени В.Н. Каразина

НИИ биологии Харьковского национального университета
имени В.Н. Каразина

Мензбиринское орнитологическое общество

Северо-восточное отделение Украинского орнитологического
общества имени К.Ф. Кесслера

Рабочая группа по изучению и охране птиц
бассейна Северского Донца

Somov's library

Issue 1

BIRD ECOLOGY: SPECIES, COMMUNITIES, INTERRELATIONS

Part 1

Proceedings of the meeting commemorating the 150th
anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923)
1-4 December 2011, Kharkov, Ukraine

Kharkov, 2011

Сомовская библиотека

Выпуск 1

ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ: ВИДЫ, СООБЩЕСТВА, ВЗАИМОСВЯЗИ

Книга 1

Труды научной конференции, посвящённой 150-летию
со дня рождения Николая Николаевича Сомова (1861-1923)
1-4 декабря 2011 г., г. Харьков, Украина

Харьков, 2011

УДК 598.2: 591.5(082)

ББК 28.693.35я43

Э40

Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Тр. научн. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения Николая Николаевича Сомова (1861-1923). 1-4 дек. 2011 г., г. Харьков, Украина. В 2-х кн. Кн. 1. Под ред. М.В. Баника, А.А. Атемасова, О.А. Брезгуновой. Харьков, 2011. 455 с. (Сомовская библиотека. Вып. 1. Кн. 1.).

Под редакцией

М.В. Баника, А.А. Атемасова, О.А. Брезгуновой

В сборнике представлены труды конференции, посвящённой 150-летию со дня рождения Николая Николаевича Сомова (1861-1923), которая состоялась 1-4 декабря 2011 г. в г. Харькове (Украина) в Харьковском национальном университете имени В.Н. Каразина. В первый том включены работы, характеризующие значение книги Н.Н. Сомова «Орнитологическая фауна Харьковской губернии» как одной из первых отечественных работ по экологии птиц и одной из лучших региональных фаунистических сводок, статьи по истории орнитологии, экологической морфологии, популяционной изменчивости, поведению, экологии сообществ и динамике фауны птиц.

Для орнитологов, экологов, студентов и преподавателей вузов, сотрудников природоохранных служб и охотничьего хозяйства, любителей природы.

Значительная часть средств на издание сборника получена от Анатолия Самойловича Будуна (1918-2010), ветерана Великой Отечественной войны, географа, исследователя природы Северной Осетии-Алании.

Печатается по решению Учёного совета НИИ биологии Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина, протокол № 9 от 1.11.2011 г.

ISBN

- © Е.В. Скоробогатов, дизайн и вёрстка, 2011
- © А.В. Пальваль, художественное оформление, 2011
- © Эмблема: А.В. Пальваль, рисунок; А.П. Касьяненко, обработка, 2004
- © НИИ биологии Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина
- © Рабочая группа по изучению и охране птиц бассейна Северского Донца



Аппарат двуногой локомоции ястребиных (Accipitridae, Falconiformes): история изучения и морфо-экологические особенности

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет, кафедра зоологии,
Тверь, 170002, Российской Федерации,
e-mail: m000258@tversu.ru

A.V. Zinoviev. Apparatus of bipedal locomotion of hawks (Accipitridae, Falconiformes): History of study and morpho-functional peculiarities. – The research history of hindlimb morphology of accipitrids extends back on more than 400 years. Bones, muscles and ligaments had been under the scope of study of a number of prominent anatomists. However, no article appeared so far which would bring together basic morpho-functional peculiarities of accipitrine hind limbs in relation to their ecology. The undisputable monophyly of Accipitridae and their neighbors by the order Falconiformes (except for New World vultures) were chosen to reveal the mentioned peculiarities. Secretary Bird and Osprey show two poles of extreme locomotor adaptations within Falconiformes. Both started from the stage, when the cursoriality was subsiding in ancestors of Falconiformes. Secretary Bird retained some ancestral features, which allowed it to master cursoriality again, whereas Osprey went further to the arboreality, losing a number of muscles and becoming convergent to owls due to the similar technique of prey capture. Hawks and falcons retained the more generalized hindlimb configuration. The loss of *m. flexor cruris lateralis cum parte accessorie, vinculum tendineum flexorum, m. iliofemoralis* indicate the trend of both families to arboreality. Showing basic raptorial adaptation in common, hawks and falcons differ from each other by the morphological details, related to the way of prey processing. Both use their feet to seize prey, but falcons kill primarily with their beaks, whereas accipiters kill with their feet. Thus hawks have more powerful deep digital flexors. They also show the trend to the hypertrophy of the second digit, which becomes as large as the hallux and supplied by the branch of *m. flexor hallucis longus*. The absence of too rapid and abrupt movements explains the lack of ossifications in tendons of accipitrine hindlimb muscles, unlike in falcons and owls. Accipitrids, which abandoned the mentioned way of hunting, lose the related morphological features (Old World vultures).

Популярный ныне метод построения системы класса Птицы, основанный на анализе морфологических признаков неизвестного жизненного

значения (метод кладистического анализа), находится в отрыве от экологии, на что справедливо указывал еще Константин Алексеевич Юдин (1950, 1957, 1970, 1974, 1978). Противовесом указанному методу выступает комплексный морфо-экологический подход, заложенный в работах русских и советских морфологов-эволюционистов Владимира Онуфриевича Ковалевского и Ивана Ивановича Шмальгаузена. При таком подходе на первый план выдвигается изучение адаптаций животных как главной движущей силы и содержания эволюционных преобразований и достигаемое на этой основе понимание морфо-экологической специфики таксона (Зиновьев, 2010). Такой подход с успехом применялся и применяется в изучении костно-мышечных узлов позвоночных животных (например, Stolpe, 1932; Steinbacher, 1935; Держинский, 1966, 1972, 1974; Курочкин, Васильев, 1966; Корзун, Держинский, 1975; Корзун, 1980, 1982; Никольский, 1997; Volkov, 2003; Держинский, Корзун, 2004; Держинский, Ладыгин, 2004; Зеленков, 2007; Зиновьев, 2007а, б, 2010; Zinoviev, 2006, 2007). Этот же подход позволяет реконструировать ключевые адаптации (key adaptations), определяющие основу экологического облика таксона (Корзун, 1996, 1998, 2006; Зиновьев, 2007б; Калякин, 2008). В нашей работе мы обращаемся к аппарату задних конечностей представителей Accipitridae, семейства, которому систематики и морфологи всегда уделяли должное внимание. Однако сведения, касающиеся морфо-экологической специфики задних конечностей этих птиц, оказались рассеянными по многим литературным источникам, часто посвященным отряду Falconiformes в целом (например, Hudson, 1948; Jollie, 1976, 1977; Harcourt-Brown, 2001; Sustaita, 2008). Основываясь на анализе многочисленных литературных источников, а также на собственных исследованиях, мы попытаемся дать стройное описание морфо-экологических особенностей аппарата двуногой локомоции ястребиных, которое невозможно без предварительного освещения истории изучения вопроса.

История изучения вопроса

Если не считать упоминания некоторых особенностей строения задних конечностей ястребов в трудах Аристотеля (Aristotle, 1984), Плиния Старшего (Plinius, 1601) и Фридриха II Гогенштауфена (Frederick II, 1943), первой истинно научной работой, в которой, в том числе, описываются скелет и мускулатура задних конечностей орла (видимо, беркута *Aquila chrysaetos*), является таковая жителя Болоньи Улисса Альдрованди (Aldrovandi, 1599). Начатая им традиция описания мускулатуры продолжается Николасом Стененом (Stenon, 1673): его характеристика мускулатуры задней конечности орла (также, по-видимому, беркута) отличается большей детальностью. Обе работы содержат рисунки скелета исследуемых птиц, однако в них нет изображений мускулатуры, наиболее сложной для описания. Первая иллюстрация, и сразу хорошего качества, появляется чуть более столетия спустя, в работе Блазиуса Меррема (Merrem, 1781).

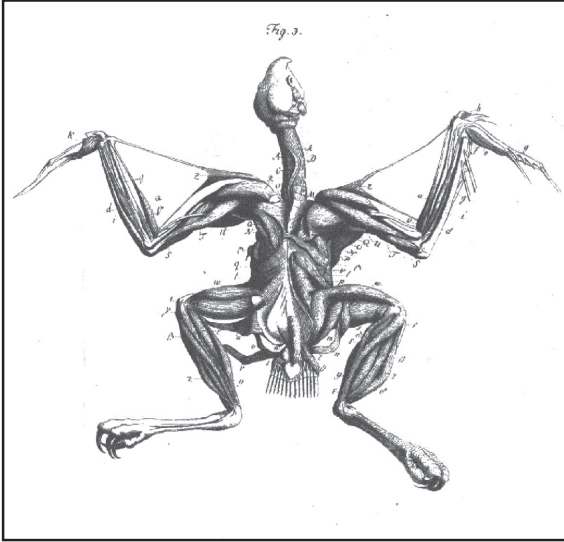


Рис. 1. Иллюстрация мускулатуры белоголового орлана из работы Меррема (Merrem, 1781).

На рисунке мускулатуры задней конечности белоголового орлана (*Haliaeetus leucosephalus*) можно различить перистость мышц, черту, временами неважно отражаемую даже в современных работах (Рис. 1). Карл Густав Карус, замечательный германский ученый-естественник и художник, в своих сравнительно-анатомических таблицах приводит изображения мускулатуры перепелятника (*Accipiter nisus*) (Carus, 1826). Кристоф Гибель в серии работ по анатомии птиц, основанной на исследовани-

ях Христиана Ницша, дает описание мускулатуры белоголового сипа (*Gyps fulvus*), указывая на то, что она соответствует общему плану строения для Соколообразных (Giebel, 1863). Тремя годами позже этот же автор описывает мускулатуру бородача (*Gypaetus barbatus*), указывая на неплохое развитие у него мускулов бедра (Giebel, 1866). Первые цветные рисунки, изображающие скелет и мускулатуру клинохвостого орла (*Aquila audax*), появляются в работе Альфонса Мильн-Эдвардса (Milne-Edwards, 1867). Подробнейшим образом, с синонимикой и сравнительно-анатомическими очерками, описана и отрисована мускулатура канюка (*Buteo buteo*) в докторской работе Эренфрида Неандера (Neander, 1875). Упоминания об особенностях мускулатуры задних конечностей ястребов содержатся в обобщающих работах Альфреда Гаррода, Роберта Шуфельдта и Ганса Гадова (Garrod, 1873, 1874; Shufeldt, 1887; Gadow, Selenka, 1891). В статье Франка Беддарда дается краткая характеристика мускулатуры африканского лунёвого ястреба (*Polyboroides typus*). Строение мускулатуры задних конечностей этого вида убеждает Ф. Беддарда в родстве лунёвого ястреба с другими Accipitridae (Beddard, 1889), хотя в конце XIX века его относили к другой систематической группировке. В 1937 году выходит капитальный труд Джорджа Хадсона (Hudson, 1937), содержащий сравнительно-анатомическое описание мускулатуры миссисипского коршуна (*Ictinia mississippiensis*), ястреба Купера (*Accipiter cooperii*), краснохвостого канюка

(*Buteo jamaicensis*), канюка Свенсона (*Buteo swainsoni*) и полевого луня (*Circus cyaneus*). Сведения по мускулатуре задних конечностей некоторых из указанных видов с добавлением таковых для беркута приведены автором в более поздней работе (Hudson, 1948). В ней Дж. Хадсон сравнивает мускулатуру ястребиных с таковой соколов, скопы (*Pandion haliaetus*) и птицы-секретаря (*Sagittarius serpentarius*), приходя к ряду интересных выводов о родстве указанных групп. Работа Константина Алексеевича Юдина (1950), посвященная семейству Соколиных, содержит также интересные морфо-экологические выводы относительно возможных путей эволюции аппарата двуногой локомоции ястребов. Борис Ошеревич Гейликман пополняет копилку знаний по мускулатуре представителей семейства Accipitridae (Гейликман, 1960). В его работе дается описание мускулатуры задней конечности и хвоста чёрного грифа (*Aegyptius monachus*). Вероника Усенко в статье 1962 года и кандидатской диссертации 1965 года анализирует черты строения задних конечностей дневных хищных птиц (включая ястребиных – тетеревятника *Accipiter gentilis*, перепелятника, болотного луня *Circus aeruginosus*, чёрного коршуна *Milvus migrans*, орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*, беркута, большого подорлика *Aquila clanga* и зимняка *Buteo lagopus*) в связи с особенностями локомоции и охоты; в качестве группы для сравнения ею выбраны голенастые птицы (Усенко, 1962, 1965). Сравнительное исследование Джорджа Берлина (Berlin, 1963) охватывает заднюю мускулатуру и пальцы четырех представителей Falconiformes, среди которых три принадлежат к ястребиным – стервятник (*Neophron percnopterus*), чёрный коршун и тювик (*Accipiter badius*). Автором сделаны важные выводы об адаптивной радиации локомоторного аппарата внутри ястребиных в связи с особенностями его использования. В частности, им указаны черты большей специализации к наземной локомоции у стервятника. Джордж Гослоу Младший (Goslow, 1967, 1972) сравнивает скелет и мускулатуру задних конечностей ястреба Купера и краснохвостого канюка с таковыми мексиканского сокола (*Falco mexicanus*) и американской пустельги (*F. sparverius*). Им делаются важные выводы о различии в строении указанных систем в связи с разными способами охоты ястребов и соколов. Морфология задних конечностей Соколообразных в связи с их филогенией рассматривается в работах Малкольма Джолли (Jollie, 1976, 1977), а Стоппе Олсон (Olson, 1982) пытается связать феномен слияния первых двух фаланг второго пальца у ряда ястребиных с особенностями использования ими задних конечностей. Основываясь на нескольких предыдущих работах, посвященных характеру умерщвления добычи соколами и ястребами, Давид Цемели и Гиоргия Гаибани (Csermely, Gaibani, 1998) анализируют отличия в технике захвата жертвы представителями упомянутых групп. Диссертационная работа Катрины Вендт (Wendt, 2000), посвященная топографической анатомии мускулатуры и кровеносной системы задних конечностей ястреба-тетеревятника, помимо хорошего описания, содержит также рентгенограммы костей конечностей, дающие представление о распределе-

нии в них сил. Сходные цели преследует диссертационная работа Макса Ринка (Rinck, 2002). Радиографические исследования Найджела Харкорта-Брауна (Harcourt-Brown, 2001) подтвердили различия в строении скелета задних конечностей ястребов и соколов в связи с особенностями охотничьих приемов. Автором дискутируются также вопросы окостенения конечных сухожилий мускулов голени у соколов и отсутствие такового у ястребов. Одновременно с работой Нагахиры Куроды (Kuroda, 2002), посвященной мускулатуре стервятника и хохлатого змеяда (*Spilornis cheela*), выходит важное исследование Андреи Ворд с соавторами (Ward et al., 2002). В нем авторы анализируют два механизма смыкания пальцев у дневных и ночных хищных птиц, различия в их использовании и связанные с этим особенности морфологии их задних конечностей. Люк Эйнодер и Аластар Ричардсон (Einoder, Richardson, 2006), анализируя строение и протяженность так называемого сухожильного замка (tendon locking mechanism) у хищных птиц в сравнении с древесными, указали на дистальное положение такового у первых. Они отметили также лучшее развитие этого механизма на первом и втором пальцах у ястребов, чем у соколов. Позднее ими было проведено исследование по отношению длины когтевых фаланг к таковой пальцев у некоторых австралийских дневных и ночных хищных птиц в связи с размерами их жертв (Einoder, Richardson, 2007). В работе Сергея Волкова (Волков, 2006) содержится ряд ценных замечаний по эволюции дневных и ночных хищных птиц, основанных на изучении морфологии их задних конечностей. Диего Сустаита (Sustaita, 2008) вновь обращается к исследованию различий в морфологии задних конечностей ястребов и соколов в связи с различиями в захвате и умерщвлении жертвы. Его результаты, основанные на оригинальных экспериментальных данных, в основном подтверждают выводы, сделанные по этому вопросу предыдущими авторами. И, наконец, Денвер Фаулер с соавторами (Fowler et al., 2009) исследовали различия в размерах когтевых фаланг у хищных птиц в связи с техникой захвата и умерщвления добычи.

Монофилия Accipitridae

Перед началом морфо-экологического описания особенностей задних конечностей ястребиных необходимо удостовериться, что они представляют собой монофилетическую группу. Проблема заключается в том, что, будучи в отряде Соколообразные самым большим по числу видов семейством, Accipitridae могут сильно различаться по размерам, поведению и особенностям питания. Так, грифы Старого Света и орланы питаются преимущественно падалью, ряд коршунов – насекомыми, орлы – среднего размера млекопитающими. Подобные различия не могли не оставить отпечатка на морфологии ястребиных.

Этим, в первую очередь, объясняются многочисленные разночтения в классификационных построениях исследователей. Разночтения эти, к счастью, касаются преимущественно подсемейственного уровня, в то время как единая семейственная принадлежность всех традиционно входящих в ястребиные виды почти не вызывает сомнения. Монофилия Accipitridae подтверждается как традиционными методами (Peters, 1931; Jollie, 1976, 1977; Holdaway, 1994), так и молекулярно-генетическими (обзор см. Griffiths et al., 2007). В качестве ближайших сестринских групп к ястребиным выступают Sagittariidae и Pandionidae, в то время как грифы Нового Света, совы и сокола отстоят достаточно далеко (Griffiths et al., 2004, 2007).

Морфо-экологические особенности

Убедившись в монофилии анализируемой группы, следует вычлениить те особенности строения аппарата двуногой локомоции ястребиных, которые являются специфическими для этого семейства в целом, отражая исходную (базовую) специализацию группы. В вычлениении этих черт большую роль играет сравнение с группами, также использующими задние конечности для охоты – соколами и совами. Такое сравнение, учитывающее, в том числе, базовую локомоторную специализацию птиц, позволит под наслоением конвергентных признаков увидеть элементы специфики,

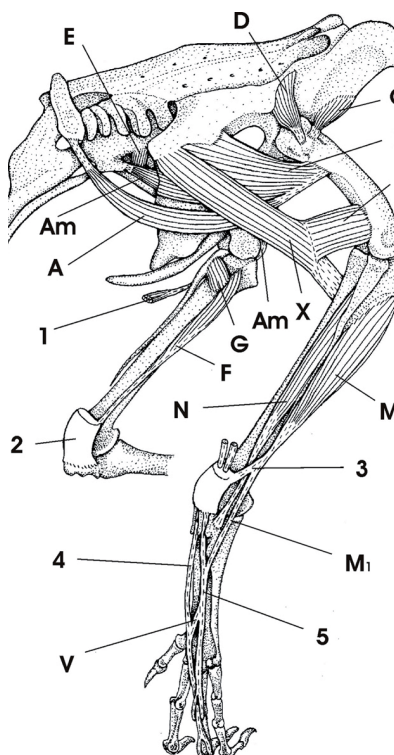


Рис. 2. Составляющие расширенной мускульной формулы Гаррда (по Зиновьеву, 2007в). A – m. caudofemoralis; B – m. iliofemoralis; C – m. iliотrochantericus medius; D – m. iliofemoralis externus; E – m. iliofemoralis internus; F – m. plantaris; G – m. popliteus; M – fibularis longus; M1 – tendo dorsalis m. fibularis longi; N – m. fibularis brevis; X – m. flexor cruris lateralis pars pelvica; Y – m. flexor cruris lateralis pars accessoria; Am – m. ambiens; V – vinculum tendineum flexorum. Другие обозначения: 1 – конечное сухожилие охватывающего мускула, переходящее в фибулярный общий начальный апоневроз длинных сгибателей пальцев (sensu Зиновьев, 2003); 2 – тибialный хрящ; 3 – tendo caudalis m. fibularis longus; 4 – tendo terminalis m. flexorius perforatus et perforati digiti 3; 5 – tendo terminalis m. flexorius perforati digiti 3.

характеризующей появление нового семейства.

Прежде чем обратиться к описанию признаков, вычленяющих ястребиных среди других хищных птиц, необходимо рассмотреть отличия их аппарата двуногой локомоции от гипотетического типа, характерного для далекого предка птиц. На роль носителей такого типа претендуют представители отряда Galliformes. Имеющие в своем составе специализированные формы, куриные, тем не менее, сохраняют наиболее полный набор мускулов задней конечности (Hudson, 1937). Кроме того, среди них встречаются формы, своей локомоцией напоминающие гипотетического предка птиц (Курочкин, Богданович, 2008). Эти представители отлично бегают по земле и, в то же время, могут передвигаться и сидеть на ветвях деревьев (например, Scacidae) без специализированного охвата ветвей, характерного для истинно древесных видов. Все отличия от генерализованного типа будут указывать на суть и, в некоторых случаях, на последовательность адаптационных изменений, испытанных аппаратом двуногой локомоции ястребиных в ходе эволюции группы. В качестве чувствительного орудия для оценки изменений в мускульной системе задних конечностей ястребиных может выступать мускульная формула Гаррода (Garrod, 1873, 1874) (Рис. 2). Значительно расширенная с момента создания (Hudson, 1937; Berger, 1959; Курочкин, 1982; Зиновьев, 2007в), эта формула с успехом была использована для вскрытия ключевых локомоторных адаптаций ряда групп птиц (Зиновьев, 2010). При взгляде на таблицу, в которой отражена мускульная формула хищных птиц, становится очевидным общее сходство по набору мускулов Accipitridae и Falconidae и их отличие от Cathartidae, Pandionidae и Sagittariidae (Табл. 1).

Таблица 1. Состояние составляющих расширенной мускульной формулы Гаррода у Соколо-образных.

	A	B	C	D	E	F	G	M	M1	N	X	Y	Am	V
Falconiformes	+-	-+	-+	+	+	-+	+	+-	+-	+	-+	-+	+	-+
Cathartidae	+-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pandionidae	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Accipitridae	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-
Sagittariidae	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
Falconidae	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-

Примечание: «+» – присутствует; «-» – отсутствует; «+ -» – чаще присутствует; «- +» – чаще отсутствует. Расшифровку буквенных обозначений см. в подписи к рис. 2.

Грифы Нового Света обладают наиболее полным набором мускулов формулы, указывающим на отсутствие выраженной специализации их задних конечностей за исключением базовой, к передвижению по грунту (Fisher, 1946). Этим они скорее напоминают представителей других отрядов, в частности, аистообразных, к которым их относят некоторые исследователи, основываясь на анализе ДНК (например, Sibley, Monroe, 1990). Будучи конвергентно сходными с грифами Старого Света (Berlin, 1963), Cathartidae *sensu stricto* не принадлежат к отряду Falconiformes, а значит не могут использоваться нами для вычленения специфических черт локомоторного аппарата ястребиных. Представители остальных трех семейств – соколиные, скопиные и птицы-секретари – в большинстве независимых классификаций помещаются в один отряд с ястребиными (Griffiths et al., 2004, 2007). Их задние конечности, таким образом, могут служить ценным источником информации по локомоторным адаптациям Соколообразных и выступать в качестве материала для вычленения специфических адаптаций ястребиных птиц.

Птица-секретарь представляет собой крайнюю степень специализации Соколообразных к передвижению по земле. Она сохраняет большинство мускулов из формулы Гаррода, однако некоторые из них все же отсутствуют (Табл. 1). Их набор, а также строение сохранившихся мускулов косвенно указывают на то, что птицы-секретари «стартовали» не со стадии чисто наземных птиц, а прошли некоторый путь в сторону меньшего использования задних конечностей для наземного передвижения. Во всяком случае, подобно соседям по отряду, они потеряли постацетабулярную порцию *m. ilirotrochantericus lateralis* (Hudson, 1948) – верный признак уменьшения использования задних конечностей при одноопорных стадиях (Зиновьев, 2010). Постацетабулярная порция указанного мускула восстановлена не была, но ее частично компенсировала сохранившаяся порция грушевидного мускула – *m. iliofemoralis*. Птицей-секретарем, помимо изменения пропорций конечности (в частности, удлинения цевки), характерного для наземных птиц, был сохранен также механизм предотвращения переразгибания первой и второй фаланг третьего пальца при толчке – связь *m. flexor perforatus digiti 3* и *m. flexor perforatus et perforans digiti 3* – так называемый *vinculum tendineum flexorum* (Зиновьев, 2007в). Подобно другим наземным птицам *m. gastrocnemius* и *m. fibularis longus* птицы-секретаря значительно усиливаются, а крепление *m. tibialis cranialis* сдвигается к интертарзальному суставу для увеличения скорости движения стопы при беге и поимке добычи.

На другом полюсе локомоторных адаптаций Соколообразных находится скопа. Утратив способность к наземной локомоции, этот вид сделал ставку на силовой захват скользкой добычи в условиях плохой видимости и в связи с этим приобрел ряд конвергентных черт с совами. Скопы утрачивают не только механизм предотвращения переразгибания третьего пальца при толчке, но и

его самую проксимальную составляющую – *m. fibularis longus*. Пропорции сегментов конечностей напоминают таковые сов; четвёртый палец приобретает способность отводиться в сторону, конечные сухожилия глубоких сгибателей пальцев сливаются друг с другом на большом протяжении, когти становятся симметричными (подробнее см. Зиновьев, 2008а) (Рис. 3).

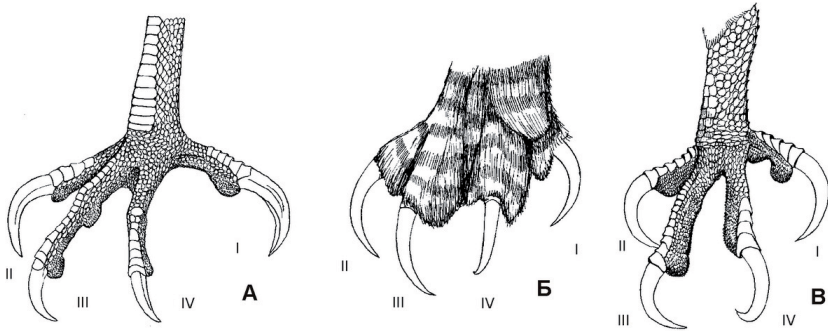


Рис. 3. Левые стопы *Accipiter gentilis*, *Strix nebulosa* и *Pandion haliaetus*, дорсолатерально (по Зиновьеву, 2010). Латинскими цифрами обозначены номера пальцев.

Более генерализованный вариант строения задних конечностей в отряде сохраняют сокола и ястреба. Мускульная формула указывает на поверхностное сходство в общем плане строения задних конечностей представителей обоих семейств – частичную потерю адаптации к передвижению по земле с использованием одноопорных стадий (отсутствуют *m. flexor cruris lateralis cum parte accessorie*, *vinculum tendineum flexorum*, *m. iliofemoralis*). Исчезновение *vinculum* является также адаптацией к независимому движению фаланг третьего пальца при захвате добычи. Единственным отличием между группами в формуле является потеря ястребами *m. plantaris*, довольно слабого мускула, роль которого до конца не выяснена (Зиновьев, 2007в). Более тонкие различия между группами могут быть установлены лишь при детальном рассмотрении пропорций конечностей и степени развития мускулов в связи с различиями в образе жизни.

Различие между соколами и ястребами в способе поимки и умерщвления жертвы давно стало хрестоматийным примером (см. обзор Sustaita, 2008). Ястреба нападают преимущественно из укрытия, захватывая жертву в воздухе вытянутыми ногами, в то время как сокола предпочитают бить добычу в воздухе согнутыми конечностями и при необходимости добывать ее на земле посредством нарушения клювом шейных позвонков (Brown, Amadon, 1968 etc.). Это нашло отражение в строении челюстного аппарата (Держинский, Ла-

дыгин, 2004) и в морфологии задних конечностей. Приведенные ниже черты строения задних конечностей ястребов (в сравнении с соколиными) являются ключевыми для понимания адаптации их локомоторного аппарата и истории его формирования.

Пропорции сегментов задней конечности. Короткое бедро, умеренной длины голень и относительно короткая цевка указывают на арбореальную специализацию ястребов (Усенко, 1965). В случае ухода от указанной специализации, пропорции могут меняться (грифы Старого Света, луни). В этом ястреба напоминают соколов, указывая на общую арбореальную специализацию обоих семейств.

Ослабление и потеря мускулов, играющих роль в одноопорных стадиях. Исчезают постацетабулярная порция *m. iliotibialis lateralis*, *m. flexor cruris lateralis cum parte accessorie*, *m. iliofemoralis* и *vinculum tendineum flexorum*, что связано с арбореальной адаптацией, при которой обе конечности используются одновременно для охвата присады. Ослабляется также *m. gastrocnemius*. В этом ястреба также напоминают соколов, что опять таки указывает на общую арбореальную специализацию обоих семейств.

Усиление глубоких сгибателей пальцев. *M. flexor digitorum longus* и *m. flexor hallucis longus* у ястребов сильны и приблизительно равны по степени развития. Их физиологический поперечник велик и в среднем превосходит таковой у соколов (Sustaita, 2008). Это хорошо согласуется с необходимостью сильного захвата и умерщвления добычи при помощи пальцев. Лучшее развитие длинного сгибателя первого пальца у соколов связано с адаптацией к сбиванию добычи в воздухе согнутой ногой, когда *m. flexor hallucis longus* находится в более выгодной ситуации (Goslow, 1972).

Усиление краниального большеберцового мускула связано с необходимостью фиксации интертарзального сустава в согнутом положении при удержании жертвы (Hudson, 1948), а также при втором механизме сгибания пальцев; при согнутом интертарзальном суставе натягиваются сухожилия сгибателей пальцев и тем самым обеспечивается пассивное сгибание пальцев (Ward et al., 2002). Теми же причинами вызвано усиление *m. tibialis cranialis* у соколов.

Отсутствие окостенений в сухожилиях мышц задних конечностей у ястребов в отличие от соколов связано, по-видимому, с меньшей резкостью движений, которые приходится совершать конечностям, при постепенном нарастании силы захвата. Ястреба душат или закалывают жертву несколькими короткими сжатиями пальцев (Csermely, Gaibani, 1998), в то время как соколам нередко приходится выдерживать резкие нагрузки при сбивании добычи в воздухе.

Усиление второго пальца наряду с первым – черта, характерная только для ястребиных. Она связана с необходимостью мощного захвата жерт-

вы (Рис. 3). Расположенные друг напротив друга, эти пальцы имеют наименьшее количество фаланг (две и три, соответственно), поэтому сила сжатия эффективнее передается на когтевые фаланги. У некоторых Accipitridae сходство между пальцами еще более усиливается благодаря слиянию двух базальных фаланг второго пальца (Olson, 1982). Так называемый сухожильный замок (tendon locking mechanism) наилучшим образом развит у ястребов на указанных пальцах (Einoder, Richardson, 2006). При исчезновении необходимости в фиксации жертвы пальцами, гипертрофия второго пальца пропадает (грифы Старого Света).

Тип III взаимодействия сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев. Черта, также связанная с усилением второго пальца, когда конечное сухожилие *m. flexor hallucis longus* дает дополнительную веточку ко второму пальцу. У птицы-секретаря и соколов также встречается тип III (Зиновьев, 2008б), но он менее выражен. Это указывает на преимущественное использование первого и второго пальцев и в их случае, но не в той степени, как у ястребов.

Заключение

Задние конечности ястребиных, обладая набором базовых черт, характерных для представителей отряда Falconiformes, несут в себе черты адаптации к особому варианту захвата и умерщвления добычи. Жертва схватывается на лету (или на земле) вытянутыми конечностями и умерщвляется мощным сдавливанием (удушение) или закалывается когтями; главную роль при закалывании играют когти первого и второго пальцев. Уход от указанного типа обработки добычи приводит у ряда представителей семейства к ослаблению и исчезновению морфологических особенностей, связанных с базовым типом охоты.

Литература

- Волков С.В. 2006. Филогенетические отношения дневных хищных птиц и сов (Aves: Falconiformes, Strigiformes) / Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международн. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 669-694.
- Гейликман Б.О. 1960. Описание мускулатуры нижней конечности и хвоста черного грифа // Изв. Акад. Наук Армянской ССР. т. 13. № 12. С. 85-96.
- Дзержинский Ф.Я. 1966. Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц // Зоол. журн. т. 45. № 6. С. 1436-1446.

- Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ. 155 с.
- Дзержинский Ф.Я. 1974. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. Вып. 11. С. 54-68.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. М.: ИПФ «Ника». С. 269-294.
- Дзержинский Ф.Я., Ладыгин А.В. 2004. Морфофункциональные различия челюстного аппарата соколиных (Falconiformes, Falconidae) и ястребиных (Accipitridae) как источник материалов по их филогении // Зоол. журн. т. 83. № 8. С. 983-994.
- Зеленков Н.В. 2007. Строение и возможный путь эволюционного формирования лапы Дятлообразных (Aves: Piciformes) // Палеонт. журн. № 1. С. 1-8.
- Зиновьев А.В. 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология. Вып. 30. С. 132-135.
- Зиновьев А.В. 2007а. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves: Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции // Зоол. журн. т. 86. № 10. С. 1250-1258.
- Зиновьев А.В. 2007б. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. т. 112. № 3. С. 20-26.
- Зиновьев А.В. 2007в. Современный взгляд на функциональное содержание расширенной мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. т. 86. № 8. С. 978-988.
- Зиновьев А.В. 2008а. О конвергенции в строении задних конечностей скопы и сов / Отв. ред. Галушин В.М. Материалы V международной конференции по хищным птицам Северной Евразии. Иваново: Изд-во ИвГУ. С. 12-13.
- Зиновьев А.В. 2008б. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис // Зоол. журн. т. 87. № 2. С. 197-205.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Калякин М.В. 2008. Формирование ключевых трофических адаптаций певчих воробьиных птиц тропических лесных экосистем Юго-Восточной Азии. Автореф. дисс. на соиск. учен. степени д-ра биол. наук. М.: МГУ. 52 с.
- Корзун Л.П. 1980. Морфобиологические особенности челюстного и подъязычного аппаратов поганок рода *Podiceps* // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука. С. 177-188.
- Корзун Л.П. 1982. Морфо-функциональные особенности подъязычного аппарата

- Ракшеобразных (Coraciiformes) // Зоол. журн. т. 61. № 1. С. 82-89.
- Корзун Л.П. 1996. Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфо-функциональные особенности их челюстного аппарата // Зоол. журн. т. 75. № 9. С. 1382-1393.
- Корзун Л.П. 1998. Эволюция трофических адаптаций лесных древесных птиц. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: МГУ. 325 с.
- Корзун Л.П. 2006. Ключевая трофическая адаптация голубей и рябков (Columbiformes, Pteroclitiformes): эволюционный сценарий / Отв. ред. Курочкин Е.Н. Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 272-273.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я. 1975. Некоторые морфо-функциональные особенности челюстного аппарата гагар // Зоол. журн. т. 54. № 3. С. 392-401.
- Курочкин Е.Н. 1982. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. т. 61. № 7. С. 1023-1029.
- Курочкин Е.Н., Богданович И.А. 2008. Морфо-функциональная эволюция локомоторного аппарата птиц и происхождение полета / ред. Павлов Д.С. Современные проблемы биологической эволюции: труды конф. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. М: Изд-во ГДМ. С. 39-76.
- Курочкин Е.Н., Васильев В.Г. 1966. Некоторые функциональные основы плавания и ныряния птиц // Зоол. журн. т. 45. № 9. С. 1411-1420.
- Никольский В.С. 1997. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоол. журн. т. 76. № 1. С. 94-103.
- Усенко В.П. 1962. Морфо-функціональний аналіз мускулатури тазової кінцівки деяких птахів // Питання еволюційної морфології. Праці Ін-ту зоології. т. 18. Київ: Вид-во АН Української РСР. С. 77-86.
- Усенко В.П. 1965. Морфо-функциональные особенности скелета и мускулатуры тазовой конечности дневных хищных и голенастых птиц. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Киев. 16 с.
- Юдин К.А., 1950. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики // Памяти академика Петра Петровича Сушкина. Сб. статей. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 134-208.
- Юдин К.А. 1957. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоол. журн. т. 36. № 1. С. 113-121.
- Юдин К.А. 1970. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц // Зоол. журн. т. 49. № 4. С. 588-600.
- Юдин К.А. 1974. О понятии "признак" и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та Академии наук СССР. т. 53. С. 5-29.

- Юдин К.А. 1978. Классические морфологические признаки и современная классификация животных // Тр. Зоол. ин-та Академии наук СССР. т. 76. С. 3-8.
- Aldrovandi U. 1599. De musculis aquile // Ornithologiae hoc est de avibus historiae. Bononiae. vol. 1. P. 117-121.
- Aristotle. 1984. History of Animals, Books I-III. Cambridge: Loeb Classical Libr. Loeb Classical Library. V. 437. 352 p.
- Beddard, F. E. 1889. On certain points in the anatomy of the Accipitres, with reference to the affinities of *Polyboroides*. Proceed. Zool. Soc. London. vol. 57. Iss. 1. P. 77-82.
- Berger A.J. 1959. Leg-muscle formulae and systematics // Wilson Bull. vol. 71. No. 1. P. 93-94.
- Berlin O.G.W. 1963. A comparative study of the hindlimb musculature and the toes of four local representatives of Falconiformes // J. Anim. Morph. & Physiol. vol. 9. P. 1-17.
- Brown L.N., Amadon D. 1968. Eagles, hawks and falcons of the world. New Jersey: Wellfleet Press. 945 p.
- Carus K.G. 1826. Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. Leipzig: Fleischer. Heft I. 48 S.
- Csermely D., Gaibani G. 1998. Is foot squeezing pressure by two raptor species sufficient to subdue their prey? // Condor. vol. 100. No 4. P. 757-763.
- Einoder L., Richardson A.M.M. 2006. An ecomorphological study of the raptorial digital tendon locking mechanism // Ibis. vol. 148. No. 3. P. 515-525.
- Einoder L.D., Richardson A.M.M. 2007. Aspects of the hindlimb morphology of some Australian birds of prey: a comparative and quantitative study // Auk. vol. 124. No. 3. P. 773-788.
- Fisher H.I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures // Amer. Midl. Naturalist. vol. 35. No. 3. P. 545-727.
- Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B. 2009. Predatory functional morphology in raptors: Interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilization technique // PLoS ONE. vol. 4. No. 11. P. e7999 (1-9).
- Frederick II. 1943. The art of falconry: Being the „De arte venandi cum avibus“ of Frederick II of Hohenstaufen, Emperor of Germany, 1194-1250/ trans. Woods C.A., Fyfe F.M. Stanford/London: Stanford/Oxford Univ. Press. 637 p.
- Gadow H.F., Selenka E. 1891. Vögel. I. Anatomischer Theil. Leipzig: CF Winter'sche Verlagshandlung. Bd. 7. Abt. 4. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 1008 S.
- Garrod A.H. 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I // Proceed. Zool. Soc. London. vol. 41. No 1. P. 626-644.
- Garrod A.H. 1874. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part II // Proceed. Zool. Soc. London. vol. 42. No. 1. P. 111-123.

- Giebel C.G.A. 1863. Zur Anatomie von *Vultur fulvus* aus Chr. L. Nitzsch's handschriftlichem Nachlass mitgetheilt von C. Giebel // Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften. Bd. 21. Hf. 2. S. 131-140.
- Giebel C.G.A. 1866. Zur Anatomie des Lammergeiers aus Chr. L. Nitzsch's handschriftlichem Nachlass mitgetheilt // Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften. Bd. 28. Hf. 8-9. S. 149-158.
- Goslow G.E.Jr. 1967. The functional analysis of the pelvic limbs of raptorial birds. Doctor of Philosophy Thesis. Davis: University of California.
- Goslow G.E.Jr. 1972. Adaptive mechanism of the raptor pelvic limb // Auk. vol. 89. No. 1. P. 47-64.
- Griffiths C.S., Barrowclough G.F., Groth J.G., Mertz L. 2004. Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data // Molecular Phylogenetics and Evolution. vol. 32. No. 1. P. 101-109.
- Griffiths C.S., Barrowclough G.F., Groth J.G., Mertz L.A. 2007. Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon // J. Av. Biol. vol. 38. No. 5. P. 587-602.
- Harcourt-Brown N.H. 2001. Radiographic morphology of the pelvic limb of Falconiformes and its taxonomic implications // Netherl. J. Zool. vol. 51. No. 2. P. 155-178.
- Holdaway R.N. 1994. An exploratory phylogenetic analysis of the genera of the Accipitridae, with notes on the biogeography of the family // Raptor conservation today. London: World Working Group on Birds of Prey and Owls. P. 601-649.
- Hudson G.E. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // Amer. Midl. Nat. vol. 18. No. 1. P. 1-108.
- Hudson G.E. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: Heterogeneous order Falconiformes // Amer. Midl. Naturalist. vol. 39. No 1. P. 102-127.
- Jollie M.T. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part 1 // Evolutionary Theory. vol 1. P. 285-298.
- Jollie M.T. 1977. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part 2-3 // Evolutionary Theory. vol. 2. P. 115-300.
- Kuroda N. 2002. Fragmental notes on avian morpho-anatomy: 3. Myological notes on *Neophron percnopterus* (Egyptian Vulture) and *Spilornis cheela* (Crested Serpent Eagle) // J. Yamashina Inst. Ornith. vol. 33. No. 2. P. 198-203.
- Merrem B. 1781. Beinmuskeln (des weißköpfigen Adlers) // Vermischte Abhandlungen aus der Thiergeschichte. Göttingen: Victorinus Bossiegel. S. 158-161.
- Milne-Edwards A. 1867. Recherches anatomiques et palontologiques pour servir a l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Paris: Victor Masson. V. 3. 192 p.
- Neander E. 1875. Undersökningar af muskulaturen hos slægtet Buteo Cuv. I. Bakre extremiteternas muskler. Lund: Hakan Ohlsson Boktryckeri. Akademisk Afhandling, som

- Med Tillstand of Vidtberoemda fakulteten i Lund Foer Erhallande Af Filosofisk Doktorsgrad till Offentlig Granskning Framstaelles. 30 S.
- Olson S.L. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae // Bull. Brit. Orn. Club. vol. 101. № 1. P. 8-12.
- Peters J.L. 1931. Check-list of birds of the world. Cambridge, MA: Harvard University Press. vol. 1. 345 p.
- Plinius S.G. 1601. The historie of the World, commonly called, The natural historie of G. Plinius Secundus/ trans. Holland Ph. London: Adam Flip. Book X. 402 p.
- Rinck M. 2002. Topographische Anatomie der Hintergliedmasse beim Mäusebussard *Buteo buteo* Linne, 1758. Zur Erlangung des Doktorgrades beim Fachbereich Veterinärmedizin. Gießen: Justus-Liebig-Universität. 77 S.
- Shufeldt R.W. 1887. A review of the muscles used in the classification of birds // J. Comp. Med. Surg. vol. 8. P. 321-344.
- Sibley C.G., Monroe B.L.Jr. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the world. New Haven, Connecticut: Yale Univ. Press. 1111 p.
- Steinbacher G. 1935. Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vogelfüßen mit Wendezehen und Rückzehen // J. Orn. Bd. 83. Ht. 2. P. 214-282.
- Stenon N. 1673. Historia musculorum aquilae // Acta Medica & Philosophica Hafniensia Ann: 1671/1672. vol 2. P. 320-345.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // J. Orn. Bd. 80. Ht. 2. P. 161-247.
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae) // J. Morph. vol. 269. No. 3. P. 283-301.
- Volkov S.V. 2003. The hindlimb musculature of the true owls (Strigidae, Strigiformes): morphological peculiarities and general adaptations // Орнитология. Вып. 31. С. 154-174.
- Ward A.B., Weigl P.D., Conroy R.M. 2002. Functional morphology of raptor hindlimbs: implications for resource partitioning // Auk. vol 119. No. 4. P. 1052-1063.
- Wendt K. 2000. Topographische Anatomie der Hintergliedmasse beim Habicht (*Accipiter gentilis* Linne, 1758). Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde. Gießen: Justus-Liebig-Universität Gießen. 68 S.
- Zinoviev A.V. 2006. Hindlimb morphology and adaptive evolution in turacos and cuckoos (Aves: Cuculiformes) / Eds. Schodde R., Hannon S., Bairlein F. Abstracts. XXIV International Ornithological Congress. J. Orn. vol. 147, No. 3, Suppl. 1. P. 278-279.
- Zinoviev A.V. 2007. On the unique deep plantar tendons arrangement in the foot of Piciformes (Aves): Its possible origin and evolutionary implications // J. Morph. vol. 268. No. 12. P. 1153.