

## Некоторые особенности мускулатуры и связочной системы задних конечностей мезозойской зубатой птицы гесперорниса (*Hesperornis regalis* Marsh, 1872)

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет

m000258@tversu.ru

**On some peculiarities of hindlimb muscles and ligaments of Mesozoic toothed bird *Hesperornis* (*Hesperornis regalis* Marsh, 1872).** – Zinoviev A.V. – Partial reconstruction of hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* based on the fossil and extant comparative anatomical material is provided. Possessing a combination of morphological features characteristic for modern loons and grebes *Hesperornis regalis* was somewhat closer to loons in an overall hindlimb anatomy. The acetabular foramen indicates that femoral head of *Hesperornis* had more restricted excursion in acetabulum in comparison to modern Aves. The development of femoral retractors *m. iliofemoralis* and *m. caudofemoralis* exceeded that of modern foot-propelled diving birds, showing greater protractive forces, applied to the femur during the propulsive stroke. The origin of intermedial and lateral portions of *m. gastrocnemius* reached in *Hesperornis* its maximum, extending proximally beyond *trochanter major* and migrating on the cranial surface of the femur. Ligaments of the knee joint, which show typical avian morphology, allowed a high degree of inward-outward rotation of the tibiotarsus, which has been held close to the body and more likely was enclosed in the thickly feathered skin of the body wall. Flexion-extension movements in the knee-joint were highly reduced by action of well-developed *mm. flexores cruris*, *m. iliofibularis*, postacetabular portion of *m. iliobtibialis lateralis*, and *m. femorotibialis medialis*. Intertarsal joint of *Hesperornis* possessed high degree of rotational freedom. In this way it resembled that of loons, showing loon-like manner of tarsometatarsal movements. This loon-like manner, however, was combined with grebe-like movements of toes, which undoubtedly had asymmetrical lobes. *Hesperornis regalis* has chosen its own independent way of mastering the underwater locomotion, which led to the appearance of what became the most specialized avian foot-propelled diver ever known.

**Key words:** myology, syndesmology, muscles, ligaments, hind limbs, underwater foot-propelled locomotion, *Hesperornis*, loons, grebes

Гесперорнис (*Hesperornis*) принадлежит к отряду Hesperornithiformes, объединяющему компактную группу морских зубатых птиц позднего мела, ныряющих и плавающих с помощью задних конечностей. Начиная с момента открытия в штате Канзас в 1870 году (Marsh, 1872a, b), гесперорнис был объектом многочисленных публикаций. Монография Отниела Марша (Marsh, 1880), предваряемая несколькими работами того же автора (Marsh, 1873, 1875a, b, 1876, 1877), дала первое подробное описание скелета меловой птицы с рядом функциональных интерпретаций. Марш отметил сходство скелета гесперорни-

са со скелетом поганки, предполагая, что мускулатура и подводное передвижение этих птиц должно было быть схожим, равно как и добыча – рыба. Подавляющее большинство поздних авторов согласились с этими выводами и занимались главным образом выяснением родственных связей гесперорнисов (Shufeldt, 1890; Thompson, 1890; Helm, 1891; Marsh, 1897; Martin et al., 1980; Cracraft, 1982; Houde, 1987; Witmer, Martin, 1987; Padian, Chiappe, 1998). Много работ было посвящено описанию новых видов рода и близких родственников гесперорниса (обзор см. Zinoviev, 2011). Лишь немногие работы содержали функциональный анализ скелетных элементов меловой ныряющей птицы (Stolpe, 1932, 1935; Gingerich, 1973; Bühler et al., 1988; Богданович, 2003; Naples, Martin, 2004, 2008; Reynaud, 2005, 2006). Настоящая статья подводит итог наших двухлетних исследований в области реконструкции мускульно-связочного аппарата и функционального анализа задних конечностей гесперорниса (Zinoviev, 2009, 2010, 2011; Зиновьев, 2010).

### **Правила реконструкции**

При реконструкции мускулатуры и связочного аппарата гесперорниса мы пользовались несколькими правилами:

1. Суставные поверхности указывают на положение и особенности движения костей конечностей друг относительно друга. В особенности это актуально для так называемых конгруэнтных суставов, какими являются тазобедренный, плюснофаланговые и межфаланговые. Коленный и интертарзальный (не всегда) суставы неконгруэнтны. Конгруэнтность в них достигается связками и хрящами; реконструкция последних позволяет судить о характере движений в неконгруэнтных суставах.

2. Неровности на костях (бугорки, бугристости, борозды) указывают на место крепления мускулов, их сухожилий и связок. Несмотря на то, что места непосредственного крепления мышц и их тонких апоневрозом не всегда хорошо различимы, они, тем не менее, дают общее представление о положении мускулов и степени их развития. Напротив, связки и сухожилия обычно оставляют заметные следы на костях, богатые шарпеевыми волокнами (Hoyte, Enlow, 1966; Haines, Mohuidin, 1968; Jones, Boyde, 1974; Benjamin, Ralphs, 1998; Hurov, 1986). Волокнистый хрящ может формировать участки сухожилий, проходящие поверх гладких поверхностей костей и показывать наличие мускульно-связочных комплексов (Hutchison, 2002).

3. Положение и степень развития реконструируемых мускулов должны соответствовать предполагаемым локомоторным потребностям.

4. Гомология не должна переоцениваться. Хотя гомология между мускулами задних конечностей гесперорниса и современных птиц

(в особенности гагар и поганок) не раз предлагалась в свете современных знаний об эволюции птиц (Chinsamy et al., 1998; Mayr, Clarke, 2003), мускулатура возможных предков также должна учитываться (см. дискуссии о гомологии и эссенциализме в Hutchinson, 2001).

5. Сходные функциональные результаты могут быть достигнуты с использованием разных морфологических структур. Сходство между костями тазового пояса и конечностей гесперорниса, гагар и поганок не является доказательством их более близкого родства, как было предложено Джозелом Крэкграфтом (Cracraft, 1982). Высокая степень конвергенции (или параллелизма) должна ожидаться в случае сходных адаптаций.

6. Сходство костно-мышечной системы задних конечностей указывает на сходное их использование, в том числе у ископаемых и современных птиц, ныряющих и плавающих с помощью задних конечностей.

#### **Основные адаптации пояса и тазовых конечностей гесперорниса к подводному плаванию с помощью задних конечностей**

Адаптации к подводному плаванию у гесперорниса, как и у современных птиц со сходной локомоцией, выражаются в ряде структурных перестроек:

1) Узкий и овальный в сечении таз снижает сопротивление воды при подводном передвижении.

2) Короткие и «расставленные» бедра располагают конечности вдоль боков тела, позволяя выносить стопу в гребке над его уровнем.

3) Удлиненные тибитарзусы относят интертарзальные суставы к концу тела, делая гребные движение стопы более эффективными.

4) Удлинение проксимального конца тибитарзуса за счет увеличенных ротулярного отростка и коленной чашечки обеспечивают больше места для мощных флексоров и экстензоров цевки, увеличивая длину их сокращения.

5) Латеральная сдавленность и укорочение цевки снижает сопротивление воды при ее ретракции.

6) Сопротивление воды при ретракции стопы уменьшается за счет ротации пальцев, снабженных лопастями.

#### **Некоторые особенные черты мускулатуры и связочной системы задних конечностей гесперорниса**

Подробное описание мускулатуры и связочной системы задних конечностей гесперорниса дается в одной из наших работ (Zinoviev, 2011). В настоящей статье мы хотели обратить внимание на особенности, наиболее ярко иллюстрирующие специфику локомоторной адаптации этой меловой зубатой птицы.

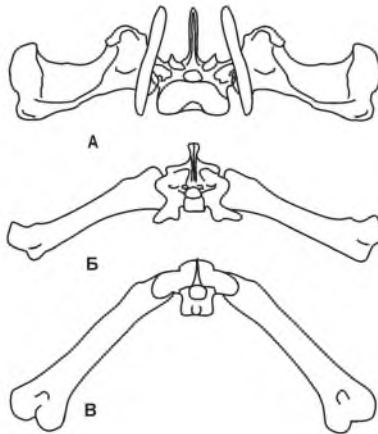


Рис.1. Вид спереди на таз гесперорниса *Hesperornis regalis* (А), краснотой ггагары *Gavia stellata* (Б) и большой поганки *Podiceps cristatus* (В), показывающий положение бедренных костей.

Б и В – по: Курочкин, 1968. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011

Anterior view on pelvi of *Hesperornis regalis* (A), Red-throated Loon *Gavia stellata* (B) and Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (C) showing the position of femora.

B and C, after Kurochkin, 1968. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

### Тазобедренный сустав

Положение противовертлуга, который, в совокупности с ацетабулюмом, формирует суставную поверхность для бедренной кости, указывает на позицию бедренной кости гесперорниса. Она была направлена латерально, а не краниоventрально, как у гагар и поганок (рис.1). Подобное ее положение сочеталось с меньшей экскурсией головки бедренной кости в ацетабулюме, что выразилось во вторичном почти полном закрытии foramen acetabularis.

### Тазовая мускулатура (рис. 2, 3, 4).

Тазовая мускулатура, как правило, лучше всего может быть реконструирована на ископаемом материале. Мускулы этого отдела оставляют заметные следы на тазовых и бедренной костях, а также на тибиотарзусе и малой берцовой кости. Для гесперорниса удалось реконструировать десять мускулов и их комплексов. Хорошим развитием отличался комплекс подвздошно-вертельных мускулов, начинающийся на *ala preacetabularis ilii*. *M. iliofemoralis internus*, *m. obturatorius lateralis* и *m. obturatorius medialis* находились в сходном с таковым у гагар положении, однако плечо последнего мускула относительно бед-

ренной кости было больше у гесперорниса. Несмотря на то, что *m. iliofemoralis externus* сильно редуцирован у современных птиц, отсутствует у поганок и мал у гагар, его наличие у гесперорниса прослеживается по месту крепления на большом вертлуге. Большую поверхность постацетабулярной части таза занимали хорошо развитые *m. ischiofemoralis*, *m. iliofemoralis* + *m. caudofemoralis* и *mm. puboischiofemorales*. *Mm. flexores cruris lateralis et medialis* были развиты, однако, как у гагар и поганок, добавочная часть латерального сгибателя голени у гесперорниса, по всей видимости, отсутствовала. Наличие *m. iliofibularis* прослеживается по его месту крепления на малой берцовой кости, а также по отпечаткам лент сухожильной петли на бедренной кости и тибиярзусе (рис.5). Как минимум, две порции *m. iliotibialis lateralis* были развиты – преацетабулярная и постацетабулярная. Обе важны при гребных движениях и также хорошо развиты у гагар и поганок. Хотя начало *m. ambiens* у гесперорниса реконструировать не представляется возможным, этот мускул у него присутствовал и типичным для современных птиц образом огибал коленный сустав, прободая коленную чашечку.

#### **Мускулатура бедра (рис. 3, 4, 5).**

Бедренная мускулатура, отвечающая за движение в коленном суставе, как правило, хуже развита у плавающих под водой с помощью задних конечностей птиц, поскольку движения в коленном суставе у них сильно ограничены (Курочкин, 1968). У гесперорниса подобное состояние достигает своего максимума; его бедро наиболее укорочено и сплюснуто в переднезаднем направлении. Это значительно сократило место начала *m. femorotibialis externus* и *m. femorotibialis internus*. Достаточное место осталось только для *m. femorotibialis medius*, который начинался почти на всей краниальной поверхности бедренной кости.

#### **Коленный сустав (рис. 5, 6А).**

Коленный сустав гесперорниса напоминал таковой современных птиц и, в частности, был ближе к таковому поганок. Характерные для сустава крестовидные связки, наряду с менисками и рядом других связок, обеспечивали помимо всего прочего ротационную (пронация-супинация) свободу тибиярзуса.

#### **Мускулатура голени (рис. 4, 5).**

Реконструкция мускулатуры голени затруднена по причине ограниченности места для начала мускулов на бедре и тибиярзусе. Мускулы, зачастую, не начинаются по отдельности, а делят общие апоневрозы. К счастью, эти апоневрозы оставляют следы крепления на

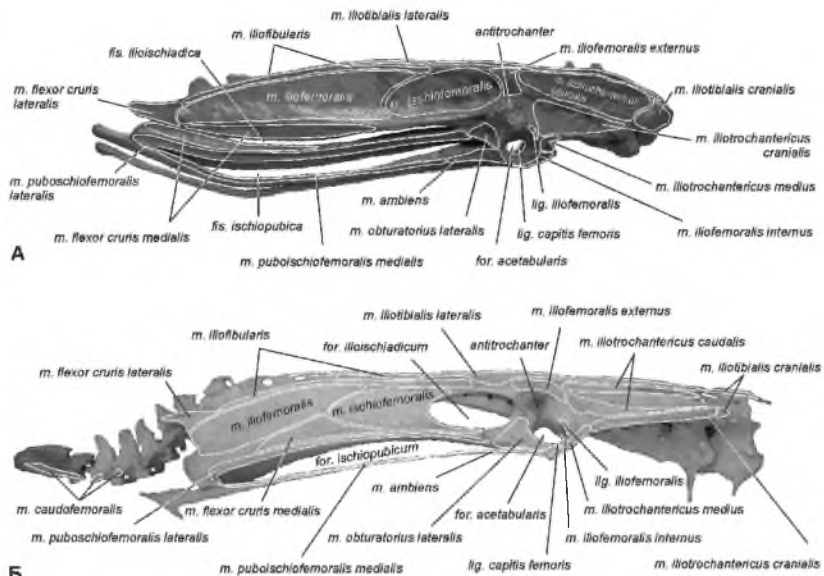


Рис. 2. Таз *Hesperornis regalis* (А) и *Gavia stellata* (Б) с обозначенными креплениями мускулов. Сокращения: АМБ, m. ambiens; CF, m. caudofemorialis; FCL, m. flexor cruris lateralis; FCM, m. flexor cruris medialis; IC, m. iliotibialis cranialis; IF, m. iliofbularis; IFE, m. iliofemoralis externus; IFI, m. iliofemoralis internus; IL, m. iliotibialis lateralis; ILF, m. iliofemoralis; ISF, m. ischiofemoralis; ITCD, m. iliotrochantericus caudalis; ITCR, m. iliotrochantericus cranialis; ITM, m. iliotrochantericus medius; OL, m. obturatorius lateralis; PIFL, m. puboischiofemorialis lateralis; PIFM, m. puboischiofemorialis medialis; antitr., antitrochanter; for. acet., foramen acetabularis; fis. ilioisch., fissura ilioischiadica; fis. ischiopub., fissura ischiopubica; for. ilioisch., foramen ilioischadicum; for. ischiopub., foramen ischiopubicum; l.c.f., lig. capitis femoris; l.i.f., lig. iliofemorales. Крепления мускулов у гагары по: Вилкокеу (Wilcox, 1952). Не в масштабе. По: Zimoviev, 2011.

Pelves of *Hesperornis regalis* (A) and *Gavia stellata* (B) showing muscular attachments. Abbreviations: АМБ, m. ambiens; CF, m. caudofemorialis; FCL, m. flexor cruris lateralis; FCM, m. flexor cruris medialis; IC, m. iliotibialis cranialis; IF, m. iliofbularis; IFE, m. iliofemoralis externus; IFI, m. iliofemoralis internus; IL, m. iliotibialis lateralis; ILF, m. iliofemoralis; ISF, m. ischiofemoralis; ITCD, m. iliotrochantericus caudalis; ITCR, m. iliotrochantericus cranialis; ITM, m. iliotrochantericus medius; OL, m. obturatorius lateralis; PIFL, m. puboischiofemorialis lateralis; PIFM, m. puboischiofemorialis medialis; antitr., antitrochanter; for. acet., foramen acetabularis; fis. ilioisch., fissura ilioischiadica; fis. ischiopub., fissura ischiopubica; for. ilioisch., foramen ilioischadicum; for. ischiopub., foramen ischiopubicum; l.c.f., lig. capitis femoris; l.i.f., lig. iliofemorales. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. Not to the scale. After Zimoviev, 2011.

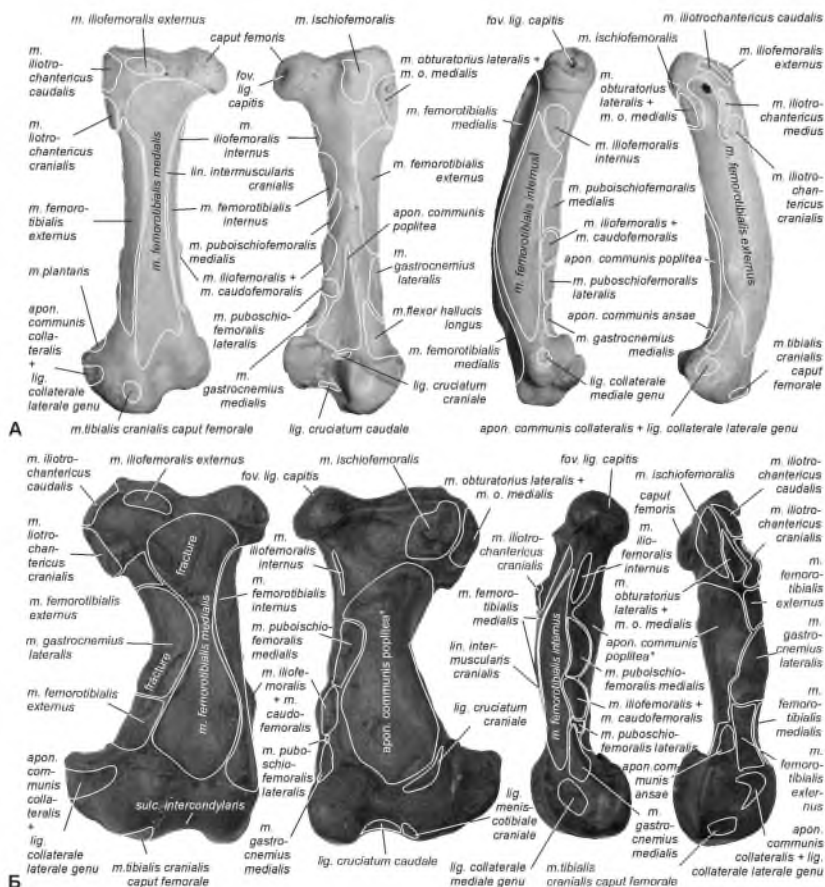


Рис. 3. Правые бедренные кости *Gavia arctica* (А) и *Hesperornis regalis* (Б) краниально, каудально, медиально и латерально, показывающие крепление мышц. Сокращения: АСА, aroneurosis communis ansaе; АСС, aroneurosis communis collateralis; АСР, aroneurosis communis poplitea; АСР\*, aroneurosis communis popliteus, расширенный у *Hesperornis*; FTE, m. femorotibialis externus; FТИ, m. femorotibialis internus; FТМ, m. femorotibialis medialis; GИ, m. gastrocnemius intermedium; GЛ, m. gastrocnemius lateralis; GМ, m. gastrocnemius medialis; OМ, m. obturatorius medialis; PЛА, m. plantaris; TCF, m. tibialis cranialis caput femorale; c.f., caput femoris; f.l.c., fovea ligamenti capitis; fr., fracture; l.cr.cr., lig. cruciatum craniale; l.cr.cd., lig. cruciatum caudale; l.c.l.g., lig. collaterale laterale genu; l.c.m.g., lig. collaterale mediale genu; l.i.c., linea intermuscularis cranialis; l.mt.cr., lig. meniscotibiale craniale; s.i.c., sulcus intercondylaris. Крепления мускулов у гагары по: Вилкоксу (Wilcox, 1952). Остальные сокращения см. на рис. 2. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Right femora of *Gavia arctica* (A) and *Hesperornis regalis* (B) in cranial, caudal, medial and lateral aspects showing muscular attachments. Abbreviations: ACA, aponeurosis communis ansae; ACC, aponeurosis communis collateralis; ACP, aponeurosis communis poplitea; ACP\*, aponeurosis communis popliteus expanded in *Hesperornis*; FTE, m. femorotibialis externus; FTI, m. femorotibialis internus; FTM, m. femorotibialis medialis; GI, m. gastrocnemius intermedius; GL, m. gastrocnemius lateralis; GM, m. gastrocnemius medialis; OM, m. obturatorius medialis; PLA, m. plantaris; TCF, m. tibialis cranialis caput femorale; c.f., caput femoris; f.l.c., fovea ligamenti capitis; fr., fracture; l.cr.cr., lig. cruciatum craniale; l.cr.cd., lig. cruciatum caudale; l.c.l.g., lig. collaterale laterale genu; l.c.m.g., lig. collaterale mediale genu; l.i.c., linea intermuscularis cranialis; l.mt.cr., lig. meniscotibiale craniale; s.i.c., sulcus intercondylaris. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. For other abbreviations see Fig. 2. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

костях, позволяя восстановить сухожильный каркас мускулатуры голени. Пользуясь последней разработкой в этом направлении (Зиновьев, 2003), удалось доказать у гесперорниса наличие всех семи начальных общих апоневрозов, характерных для современных птиц (рис. 5).

Важные для гребных движений стопы мускулы, разгибающие и сгибающие конечность в интертарзальном суставе, были отлично развиты у гесперорниса и начинались не только на упомянутых общих апоневрозах, но и на удлинённых ротулярном отростке и коленной чашечке. Последние предоставляли место для начала краниальных волокон *m. tibialis cranialis* и *m. extensor digitorum longus*, мускулов, игравших важную роль в ретракции стопы. Мощные протракторы стопы также использовали краниальное удлинение тибиотарзуса: на латеральной поверхности увеличенной коленной чашечки начинались волокна *m. fibularis longus*, в то время как от её медиальной поверхности брали начала волокна медиальной головки *m. gastrocnemius*. Икроножный мускул был особенно хорошо развит у гесперорниса. Его латеральная часть, помимо типичного начала на *aponeurosis communis ansae*, распространялась проксимально на латеральную и краниальную поверхности бедренной кости – уникальная черта, не встречающаяся у современных птиц. Гесперорнис обладал хорошо развитым подколенным мускулом, а также слабым подошвенным. Почти целиком на тибиотарзусе и малой берцовой кости начинался *m. flexor digitorum longus*, в то время как *m. flexor hallucis longus*, бравший начало на *aponeurosis communis poplitea*, был, по-видимому, слаб, принимая в виду слабое развитие первого пальца у гесперорниса. На наличие *m. fibularis longus*, следы начала которого на тибиотарзусе сохранились плохо, указывает строение интертарзального сустава гесперорниса.





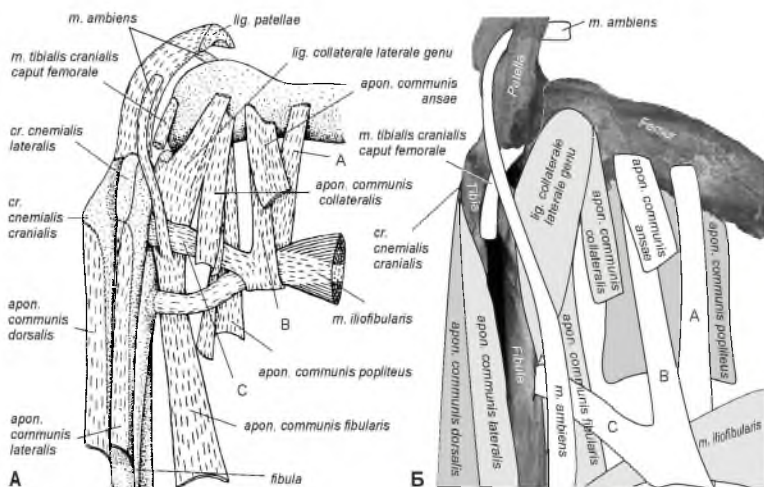


Рис. 5. Левые коленные суставы *Columba livia* (А) и *Hesperornis regalis* (Б) с общими начальными общими апоневрозами мышц голени (бедренная кость и тibiотарзус в случае Б даны в зеркальном изображении). А – по: Зиновьев, 2003.

В случае Б верхняя часть коленной чашечки удалена. Сокращения: ACF, aponeurosis communis fibularis; ACL, aponeurosis communis lateralis; cr.cn.l., crista cnemialis lateralis; l.p., lig. patellae; F, femur; Fi, fibula; T, tibiотарзус; P, patella; A, проксимальная, B, латеральная и C, дистальная ветви ansa m. iliofibularis. Остальные сокращения см. на предыдущих рисунках.

Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Left knee joints of *Columba livia* (A) and *Hesperornis regalis* (B) showing aponeuroses originales communes musculorum cruris (femur and tibia in B are given in mirror view). A, after Zinoviev, 2003. In B, upper part of patella is removed. Abbreviations: ACF, aponeurosis communis fibularis; ACL, aponeurosis communis lateralis; cr.cn.l., crista cnemialis lateralis; l.p., lig. patellae; F, femur; Fi, fibula; T, tibiотарзус; P, patella; A, proximal, B, lateral and C, distal branches of ansa m. iliofibularis. For other abbreviations see previous figures.

Not to the scale. After Zinoviev (2011).

### Интертарзальный сустав (рис. 6Б).

Суставные поверхности тibiотарзуса и цевки, участвующие в образовании сустава, не конгруэнтны. Это указывает не только на наличие больших менисков, обеспечивавших эту конгруэнтность, но и на значительную свободу пронации-супинации в суставе. Этим интертарзальный сустав гесперорниса отличается от такового поганок, у

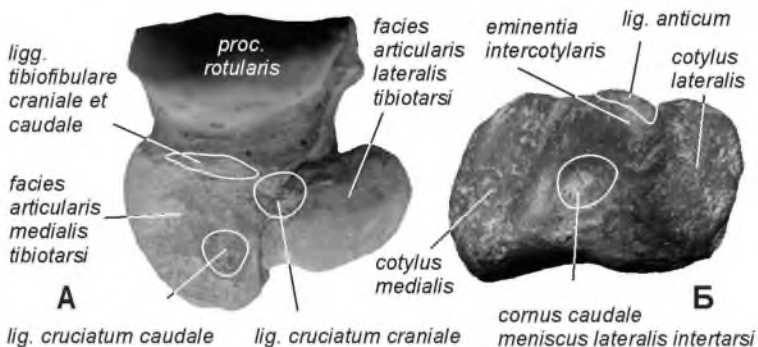


Рис. 6. Проксимальные суставные поверхности правых тибіотарзуса (А) и цевки (Б) *Hesperornis regalis* с местами крепления связок. Сокращения: l.tf.cr., lig. tibiofibulare craniale; По: Zinoviev, 2011.

Proximal joint surfaces of right tibiotarsus (A) and tarsometatarsus (B) of l.tf.cr., lig. tibiofibulare craniale; For other abbreviations see previous figures. After Zinoviev, 2011.

которых костные поверхности сустава конгруэнтны, и близок к интертарзальному суставу гагар. Сходство довершается наличием lig. anticum, отсутствующей у поганок. Эта связка стабилизирует интертарзальный сустав при супинации цевки, обеспечиваемой m. fibularis brevis (Зиновьев, 2000). С интертарзальным суставом связан тиббиальный хрящ, который крепился у гесперорниса к треугольной области на задней поверхности проксимального конца цевки (рис. 7).

#### Мускулатура стопы (рис. 7).

К мускулатуре стопы принадлежат мускулы, начинающиеся на цевке и крепящиеся к пальцам. Эти мускулы обычно слабы у птиц, поскольку пальцы снабжаются более мощными мускулами, начинающимися на бедре и тибіотарзусе. На цевке гесперорниса оставили следы четыре мускула. M. extensor brevis digiti 4 необычно хорошо развит, что связано с увеличением четвертого пальца стопы гесперорниса. Степень развития другого мускула четвертого пальца, m. abductor digiti 4, в целом соответствует таковой у гагар и поганок. По следам на цевке можно судить также о наличии у гесперорниса m. extensor digitorum brevis medialis и m. adductor digiti 2.

### Обсуждение

Мускулатура и связки задних конечностей гесперорниса, в сочетании со скелетом, показывают замечательную смесь черт, характерных для современных птиц, плавающих под водой при помощи задних конечностей, поганок и гагар. Укороченные и сплюснутые бедра гесперорниса были направлены в стороны в большей степени, чем у современных аналогов. Несмотря на сильную ограниченность движений в тазобедренном суставе, бедро гесперорнисов могло двигаться, участвуя в гребных движениях конечностей. Мощная ретракция бедра обеспечивалась хорошо развитыми *mm. puboischiofemorales* и *m. iliofemoralis*. *M. caudofemoralis*, также принимавший участие в ретракции бедра, обеспечивал помимо этого движение хорошо развитого хвоста. Сильные тазовые мускулы *mm. ilirotrochanterici*, *m. ischiofemoralis*, *m. iliofemorales externus et internus* и *mm. obturatores* контролировали тазобедренный сустав, предотвостая побочной ротации, возникавшей при работе протракторов и ретракторов бедра. Связки коленного сустава обеспечивали ротационную свободу тибиятарзуса, который лежал вдоль боковой стенки тела и был заключен, вероятнее всего, под кожу, ее покрывающую. Сгибание-разгибание в коленном суставе было крайне ограничено, частично за счет действия хорошо развитых *mm. flexores cruris*, *m. iliofibularis* и постацетабулярной части *of m. iliotibialis lateralis*, и, частично, за счет *m. femorotibialis medialis*, крепившегося ко всей задней поверхности удлиненной коленной чашечки. Удлинение коленной чашечки и ротулярного отростка тибиятарзуса позволило увеличить размеры и экскурсию важных для гребных движений стопы мускулов голени – экстензоров и флексоров цевки. Крайняя степень развития *m. gastrocnemius* выразилась в уникальной миграции его латеральной части проксимально и краниально по бедренной кости. Интертарзальный сустав гесперорниса обладал свободой, обеспечивавшей вращение цевки вокруг продольной оси. Этим он напоминал соответствующий сустав гагар. Гагароподобное движение цевки сочеталось с поганкообразной ротацией пальцев, отороченных лопастями. В отличие от поганок и ископаемого бапторниса, гесперорнисы имели тенденцию к последовательному увеличению четвертого пальца, достигшего максимального развития у *Hesperornis mengeli* (Martin, Lim, 2002) и *H. rossicus* (Panteleyev et al., 2004).

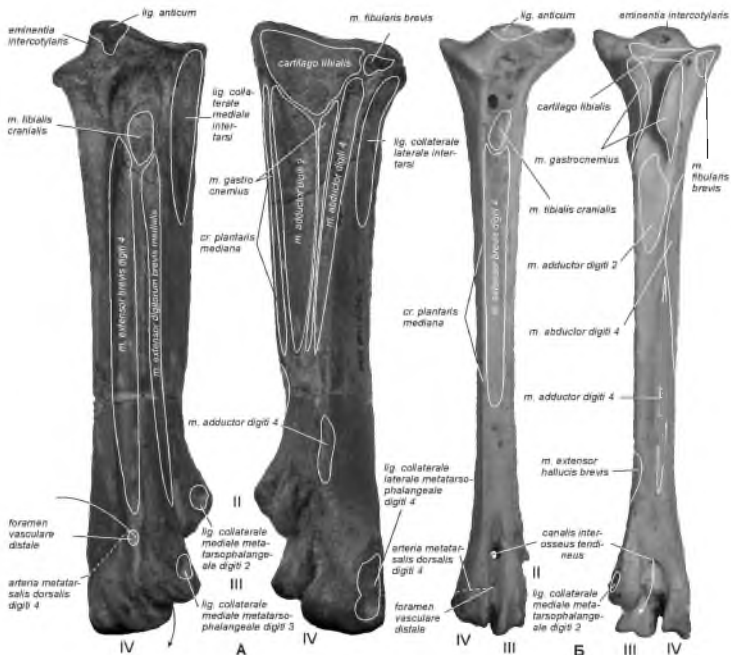


Рис. 7. Правые цевки *Hesperornis regalis* (А) и *Gavia arctica* (Б) тыльно и плантарно с местами крепления мышц. Сокращения: ABD4, m. abductor digiti 4; ADD2, m. adductor digiti 2; ADD4, m. adductor digiti 4; EBD4, m. extensor brevis digiti 4; EDBM, m. extensor digitorum brevis medialis; EHB, m. extensor hallucis brevis; G, m. gastrocnemius; a.m.d.4, branch of arteria metatarsalis dorsalis to the fourth toe; c.i.t., canalis interosseus tendineus; c.p.m., crista plantaris mediana; c.t., cartilago tibialis; e.i., eminentia intercotylaris; f.v.d., foramen vasculare distale; I.a., lig. anticum; I.c.m.mph.2, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 2; I.c.m.mph.3, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 3; II, III, IV, metatarsalia. Крепления мускулов у гагары по Вилкоксу (Wilcox, 1952). Остальные сокращения см. на предыдущих рисунках. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Right tarsometatarsi of *Hesperornis regalis* (A) and *Gavia arctica* (B) in cranial and plantar aspects showing muscular attachments. Abbreviations: ABD4, m. abductor digiti 4; ADD2, m. adductor digiti 2; ADD4, m. adductor digiti 4; EBD4, m. extensor brevis digiti 4; EDBM, m. extensor digitorum brevis medialis; EHB, m. extensor hallucis brevis; G, m. gastrocnemius; a.m.d.4, branch of arteria metatarsalis dorsalis to the fourth toe; c.i.t., canalis interosseus tendineus; c.p.m., crista plantaris mediana; c.t., cartilago tibialis; e.i., eminentia intercotylaris; f.v.d., foramen vasculare distale; I.a., lig. anticum; I.c.m.mph.2, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 2; I.c.m.mph.3, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 3; II, III, IV, metatarsalia. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. For other abbreviations see previous figures. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

### Заключение

Сходные адаптации нередко приводят к появлению сходных морфологических черт. Гагары и поганки – хороший пример появления такого сходства у филогенетических отдаленных групп, независимо выработавших похожие адаптации к передвижению под водой при помощи задних конечностей. Как показывают исследования, подобный опыт уже существовал во второй половине мелового периода, когда, комбинируя черты, впоследствии «взятые на вооружение» гагарами и поганками, гесперорнис нашел свой, третий путь освоения водных пространств.

### Литература

- Богданович И.А., 2003. Морфологические аспекты филогении Hesperornithidae (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии, т.37, № 6. - С.65-71.
- Зиновьев А.В., 2000. Функция короткого малоберцового мускула (m. fibularis brevis) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава // Зоол. журнал, т.79, № 11. - С.1337-1343.
- 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., 2010. Некоторые особенности связочно-мышечной системы задних конечностей гесперорниса (*Hesperornis regalis*, Hesperornithiformes, Aves) в связи с адаптацией к нырянию // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл. - Оренбург: Изд-во ОГПУ. - С.135.
- Курочкин Е.Н., 1968. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц. – Дисс. ... канд. биол. наук. - М.: Палеонтологический институт. - 256 с.
- Benjamin M., Ralphs J.R., 1998. Fibrocartilage in tendons and ligaments - an adaptation to compressive loads // Journal of Anatomy, v.193, no.4. - P.481-494.
- Bühner P., Martin L.D., Witmer L.M., 1988. Cranial kinesis in the Late Cretaceous birds *Hesperornis* and *Parahesperornis* // Auk, v.105, no.1. - P.11-122.
- Chinsamy A., Martin L.D., Dobson P., 1998. Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas // Cretaceous Research, v.19, no.2. - P.225-233.
- Cracraft J., 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Systematic Zoology, v.31, no.1. - P.35-56.
- Cracraft J., 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Systematic Zoology, v.31, no.1. - P.35-56.
- Gingerich P.D., 1973. Skull of *Hesperornis* and early evolution of birds // Nature, v.243. - P.70-73.
- Haines R.W., Mohuiddin A., 1968. Metaplastic bone // J. of Anatomy, v.103. - P.527-538.
- Helm F., 1891. On the affinities of *Hesperornis* // Nature, v.43, no.1112. - P.368.

- Houde P., 1987. Histological evidence of the systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes: Hesperornithiformes) // Auk, v.104, no. 1. - P.125-129.
- Hoyle D.A.N., Enlow D.H., 1966. Wolff's law and the problem of muscle attachment on resorptive surfaces of bone // American Journal of Physical Anthropology, v.24, no.2. - P.205-214.
- Hurov J.O., 1986. Soft-tissue bone interface: how do attachments of muscles, tendons and ligaments change during growth? A light microscopic study // Journal of Morphology, v.189, no.3. - P.313-325.
- Hutchinson J.R., 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology, v.133, no.64. - P.1051-1086.
- Jones S.J., Boyde A., 1974. The organization and gross mineralization patterns of the collagen fibers in Sharpey fibre bone // Cell and Tissue Research, v.148.- P.83-96.
- Marsh O.C., 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // Annals and Magazine of Natural History. 4th Series, v.9. - P.326.
- Marsh O.C., 1872b. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other species of Cretaceous birds // American Journal of Science. 3rd Series, v.3. - P.360-365.
- Marsh O.C., 1873. Fossil birds from the Cretaceous of North America // American Journal of Science. 3rd Series, v.5, no.27. - P.229-231.
- Marsh O.C., 1875a. Odontornithes, or birds with teeth // American Naturalist, v.9, no.12. - P.625-631.
- Marsh O.C., 1875b. On the Odontornithes, or birds with teeth // American Journal of Science. 3rd Series, V.10, no.59. - P.403-408.
- Marsh O.C., 1876. Notice of new Odontornithes // American Journal of Science. 3rd Series, v.11. - P.509-511.
- Marsh O.C., 1877. Characters of the Odontornithes, with notice of a new allied genus // American Journal of Science. 3rd Series, v.14. - P.85-87.
- Marsh O.C., 1880. Odontornithes, a monograph on the extinct toothed birds of North America // Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel, v.7. - P.1-201.
- Marsh O.C., 1897. The affinities of "Hesperornis" // Nature, v.55, no.1432. - P.534.
- Martin L.D., Lim J.-D., 2002. New information of the hesperornithiform radiation // Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution. - Beijing: Science Press. - P.113-124.
- Martin L.D., Naples V.L., 2008. Mandibular kinesis in *Hesperornis* // Oryctos, v.7.- P.61-65.
- Martin L.D., Stewart J.D., Whetstone K.N., 1980. The origin of birds: structure of the tarsus and teeth // Auk, v.97, no.1. - P.86-93.
- Mayr G., Clarke J.A., 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics, v.19, no.6. - P.527-553.
- Naples V.L., Martin L.D., 2004. Mandibular Kinesis in *Hesperornis* // Proc. 6th Intern. Meet. Soc. Avian Paleont. Evol. - Paris: Sci. Press. - P.46.
- Padian K., Chiappe L.M., 1998. The origin and early evolution of birds // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, v.73, no.1. - P.1-42.

- Panteleyev A.V., Popov E.V., Averianov A.O., 2004. New record of *Hesperornis rossicus* (Aves, Hesperornithiformes) in the Campanian of Saratov Province, Russia // Paleontological Research, v.8, no.2. - P.115-122.
- Reynaud N.F., 2005. Functional morphology of the hindlimbs of *Hesperornis regalis*: a comparison with modern diving birds // 2005 Salt Lake City Annual Meeting of Geological Society of America Abstracts with Programs. - Salt Lake City, Utah, v. 37, no. 7. - P.133.
- Reynaud N.F., 2006. Hind limb and pelvis proportions of *Hesperornis regalis*: a comparison with extant diving birds // Journal of Vertebrate Paleontology, v.26, No.3 Suppl. - P.115A.
- Shufeldt R.W., 1890. On the affinities of Hesperornis // Nature, v.43, no.1104. - P.176.
- Stolpe M., 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal of Ornithology, v.80, no.2. - P.161-247.
- Stolpe M., 1935. *Colymbus, Hesperornis, Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal of Ornithology, v.83, no.1. - P.115-128.
- Thompson D., 1890. On the systematic position of *Hesperornis* // Studies at the Museum of Zoology at University College, Dundee, v.1, no.10. - P.1-15.
- Wilcox H.H., 1952. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer* // American Midland Naturalist, v.48, no.3. - P.513-573.
- Witmer L.M., Martin L.D., 1987. The primitive features of the avian palate, with special reference to Mesozoic birds // Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, v.99. - P.21-40.
- Zinoviev A.V., 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // J. of Vertebrate Paleontology, v.29, no.3. Suppl. - P.207A.
- Zinoviev A.V., 2010. Cretaceous foot-propelled bird *Hesperornis*: its own way // Materialien zum wissenschaftl. Seminar der Stipendiaten der Programme "Michail Lomonosov II" und "Immanuel Kant II" 2009/2010.- Moscow: DAAD.- S.212-216.
- Zinoviev A.V., 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology, v.9, no.1. - P.65-84.