



А. В. Зиновьев

Тверской государственный университет
Humboldt Universität zu Berlin

ПЕРНАТЫЕ ГИГАНТЫ НОВОЙ ЗЕЛАНДИИ – ПОСЛАНИЕ ИЗ ПРОШЛОГО

Краткое содержание

Вымершие нелетающие птицы отряда *Dinornithiformes* (моа), некогда обитавшие в Новой Зеландии, привлекают внимание исследователей на протяжении более 170 лет. За основу в изучении систематики и биологии указанных птиц была положена морфология костных элементов задних конечностей и таза. Несмотря на наличие ряда мумий, работ, в которых давалась бы подробная реконструкция мягких тканей (мускулов и связок), не существует. Настоящее исследование, основывающееся на такой реконструкции, позволяет сделать ряд выводов об особенностях локомоции двух экологических групп моа, а также об их большей близости к некоторым ныне живущим палеогнатам.

1. Введение

С момента первого упоминания в литературе [1] и научного описания [2], моа находят под пристальным вниманием исследователей (обзор смотри в [3]). Объединенные в отряд *Dinornithiformes*, моа являют собой яркий пример островного викариата бескилевых. Несмотря на высокую степень изменчивости, в том числе полового диморфизма, последние морфометрические и генетические исследования поддерживают деление *Dinornithiformes* на два семейства, *Emeidae* и *Dinornithidae* [3, 4]. Морфология и пропорции тазовых костей, наиболее хорошо сохраняющихся в отложениях, традиционно играли и играют важную роль в систематических построениях внутри отряда. Однако уже в первой работе, посвященной моа, Ричард Оуэн [2] обращает внимание также на топографию ряда мускулов задних конечностей, описывая места их начала и крепления. Сравнительный анализ с другими бескилевыми птицами привел его к выводу, что (с. 170) «... страусообразная птица, представленная настоящим фрагментом (обломком бедра – АЗ), должна была быть тяжелее и медлительнее страуса; ее бедро, и, вероятно, вся нога, были короче и толще». Многие из более поздних работ указанного автора [5] содержат описания крепления мускулов и связок. Преподобный Уильям Колензо [6] также отметил «хорошо выраженные и углубленные ... мускульные отпечатки» на костях ног моа. Однако только в 1869 году были даны первые описания не отпечатков, а мягких структур задних конечностей моа. Ричард Оуэн [7] описал мумифицированные сухожилия, сезамовиды и ткани пальцевых подушечек второго пальца стопы *Dinornis robustus*. Вскоре появились работы Миллена Кафтри [8, 9], который описал некоторые мускулы, связки, сухожилия и покровы фрагментов мумифицированных задних конечностей *Emeus crassus* и *Dinornis robustus*. Мумифицированная стопа другого представителя моа, *Dinornis (=Megalapteryx) didinus*, была исследована Оуэном [10]. В более поздних работах анализировались пропорции и конструкция костей задних конечностей моа с биомеханических позиций. Джоэл Крэккрафт пришел к выводу, что представители рода *Dinornis* были подвижнее, нежели представители других родов [11–14]; Роберт Алекзэндер указал на возможную каудальную миграцию центра тяжести моа из-за редукции пояса передних конечностей с пропорциональным укорочением цевки [15–17]. Брайан Кооиман в докторском тезисе о моа и охоте на них [18] привел функциональные интерпретации морфологических структур на костях задних

конечностей моа. *Megalapteryx* оказался менее подвижным, нежели представители рода *Dinornis*, которые этим, а также положением центра тяжести отличались от представителей других родов моа. Стопа *Anomalopteryx* была лучше адаптирована для копания [19]. Никто из указанных выше авторов не произвел детальной реконструкции связочно-мышечного аппарата задних конечностей моа, что абсолютно необходимо не только для понимания особенностей локомоции моа, но также для систематических и филогенетических построений. Наше исследование, таким образом, оказалось пионерным для указанной группы.

2. Материал и методика

В исследованиях мы использовали кости таза и задних конечностей *Emeus crassus* (Owen, 1846) и *Dinornis robustus* (Owen, 1846), хранящиеся в коллекции Музея естественной истории Университета Гумбольдта (Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin). Мы также пользовались обширным сравнительным материалом по остеологии, миологии и синдесмологии задних конечностей класса Aves, собранным в нашей монографии [20]. Замечательные гравюры из работ Оуэна оказали неоценимую помощь в реконструкции частей скелета, отсутствовавших на доступных нам музейных образцах. Правила реконструкции мягких тканей были взяты из нашей ранней работы сходного плана [21]. Несмотря на то, что Casuariiformes признаются ближайшими живущими родственниками моа [22], мы были осторожны в экстраполяции морфологических особенностей эму, казуаров и киви на моа. Помимо того, что моа гравипортальны, их таз широк и имеет несросшиеся между собой подвздошные, седалищные и лобковые кости. В этом они отличаются от узкотазых Casuariiformes.

3. Результаты

Подробное описание мускулов и связок представителей родов *Emeus* и *Dinornis*, равно как детальное описание музейного материала и многочисленные иллюстрации, будут опубликованы нами в более обширной работе [23]. В настоящем сообщении мы знакомим читателя лишь с основными результатами исследования.

Реконструкция связок и суставной капсулы тазобедренного сустава показала, что положение бедра моа было вполне сравнимо с таковым других птиц (исключая пингвинов и некоторых специализированных ныряльщиков). Группа подвздошно-вертельных мускулов (*mm. iliotrochanterici*) сильна (рис. 1), что, в общем, характерно для активно передвигающихся по земле птиц. Топографически мускулы наиболее близки к таковым у эму и киви, хотя крепление *m. iliotrochantericus cranialis* смещено несколько дистальнее по бедру. Замечательное развитие *m. iliofemoralis externus* у моа также связано с наземным образом жизни. Вместе с хорошо развитым *m. iliotibialis lateralis*, а также ретракторами бедра, он участвовал в предотвращении крена таза во время одноопорной стадии, тонко регулируя движение в тазобедренном суставе [24]. Сходного развития мускул достигает лишь у киви и эму. Интересным кажется обширное распространение места крепления *m. iliofemoralis* по бедренной кости, что характерно также для киви [25]. Замечательной для моа может оказаться ситуация с *m. iliofemoralis internus*. Его крепление атрибутировано Оуэном [26], а вслед за ним и Кафтри [8], к округлой бугристости на краниомедиальной поверхности бедренной кости дистальнее *caput femoris*. Это крепление необычно для птиц. Слабый у птиц внутренний подвздошно-бедренный мускул неизменно крепится на ветромедиальной поверхности бедра, слабо его супинируя. В своем новом положении он оказывается в роли слабого пронатора, что кажется странным в присутствии мощных *mm. iliotrochanterici*. Среди хорошо развитых *mm. femorotibiales* обращает на себя внимание *m. femorotibialis medius*. У моа была хорошо развита его дистальная головка, среди птиц достигающая наилучшего развития у Ratitae [20]. Ротационная свобода (пронация-супинация) в интертарзальном суставе была ограничена, о чем свидетельствуют не только мощные основная и добавочная коллатеральные связки с каждой стороны сустава, но также отсутствие *lig. anticum* и *m. fibularis brevis*, стабилизирующих указанный сустав при его большей ротационной свободе [27].

4. Осуждение и выводы

Хотя *Dinornis robustus* и *Emeus crassus* являются представителями двух ветвей локомоторных адаптаций моа, количество и положение мускулов задних конечностей у них почти идентично. Отличия касаются только длины брюшек и связок, что связано с различной длиной сегментов. Набором и положением мускулов моа сходны с наименее специализированными палеогнатами, тинаму, а также с географически близкими Apterygiformes и Casuariiformes. Сохранившие широкий таз при сильном увеличении веса, моа особо остро столкнулись с проблемой предотвращения крена таза в сторону опорной ноги при одноопорной стадии локомоции. Как и другие птицы, они компенсировали это действием ретракторов бедра, которым помогали *m. iliotibialis lateralis* и *m. iliofemoralis externus*. Развитие последнего у моа превосходило развитие этого мускула у всех известных птиц. Смещение центра тяжести, предложенное ранними авторами, не нашло анатомического подтверждения – бедренная кость моа занимала положение, сходное с таковым большинства современных птиц. Движение в интертарзальном суставе было ограничено сгибанием-разгибанием. Обособление второго пальца на уровне сухожилий его длинных сгибателей [9] может указывать на особую роль этого пальца в рытье, отмечаемом в качестве важного действия при добывании пищи и организации гнезда [28, 29].

Список литературы

- [1] Polack J.S., 1838. New Zealand: being a narrative of travels and adventures during a residence in that country between the years 1831 and 1837. London: Richard Bentley Publ. Ord. HM. V. 1. 403 p.
- [2] Owen R., 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand//Proc. Zool. Soc. Lond. V. 7. P. 169–171.
- [3] Worthy T. H., Holdaway R. N., 2002. The lost world of the moa prehistoric life of New Zealand. Bloomington: Indiana Univ. Press. 718 p.
- [4] Bunce M., Worthy T. H., Phillips M. J. et al., 2009. The evolutionary history of the extinct ratite moa and New Zealand Neogene paleogeography//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 106. No. 49. P. 20646–20651.
- [5] Owen R., 1879. Memoirs on the extinct wingless birds of New Zealand: with an appendix on those of England, Australia, Newfoundland, Mauritius, and Rodriguez. London: Van Voorst. 465 p.
- [6] Colenso W., 1843. An account of some enormous fossil bones of an unknown species of the class Aves lately discovered in New Zealand//Tasmanian J. Nat. Sci. V. 2. No. 7. P. 81–107.
- [7] Owen R., 1869. On *Dinornis* (Part XI.): containing a description of the integument of the sole, and tendons of a toe, of the foot of *Dinornis robustus*, Ow.//Trans. Zool. Soc. Lond. V. 6. No. 8. P. 495–496.
- [8] Coughtrey M., 1874. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnsclough Cave, Alexandria//Trans. Proc. Roy. Soc. New. Zeal. V. 7. P. 141–144.
- [9] Coughtrey M., 1874. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago//Trans. Proc. Roy. Soc. New. Zeal. V. 7. P. 269–273.
- [10] Owen R., 1885. On *Dinornis* (Part XXIV.): containing a description of the head and feet, with their dried integuments, of an individual of the species *Dinornis didinus*, Owen//Trans. Zool. Soc. Lond. V. 11. No. 8. P. 257–262.
- [11] Cracraft J., 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds//Ibis. V. 116. No. 3. P. 494–521.
- [12] Cracraft J., 1976. Covariation patterns in the postcranial skeleton of moas (Aves, Dinornithidae): a factor analysis study//Paleobiol. V. 2. No. 2. P. 166–173.
- [13] Cracraft J., 1976. The hindlimb elements of the moas (Aves, Dinornithidae): A multivariate assessment of size and shape//J. Morph. V. 150. No. 2. P. 495–526.
- [14] Cracraft J., 1976. The species of moas (Aves, Dinornithidae)//Collected Papers in Avian Paleontology Honoring the 90 th Birthday of Alexander Wetmore. Smiths. Contrib. Paleobiol. V. 27. P. 189–205.

- [15] Alexander R.M., 1983. Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds//*J. Zool.* V. 200. No. 2. P. 215–231.
- [16] Alexander R.M., 1983. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, *Dinornithes*)//*J. Zool.* V. 201. P. 363–376.
- [17] Alexander R.M., 1985. The legs of ostriches (*Struthio*) and moas (*Pachyornis*)//*Acta Biotheor.* V. 34. P. 165–174.
- [18] Kooyman B.P., 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. PhD thesis. Dunedin: Univ. Otago. 444 p.
- [19] Kooyman B.P., 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior//*J. Morph.* V. 209. P. 53–81.
- [20] Зиновьев А. В., 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: КМК. 285 с.
- [21] Zinoviev A. V., 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes)//*J. Syst. Palaeont.* V. 9. No. 1. P. 65–84.
- [22] Johnston P., 2011. New morphological evidence supports congruent phylogenies and Gondwana vicariance for palaeognathous birds//*Zool. J. Linn. Soc.* V. 163. No. 3. P. 959–982.
- [23] Zinoviev A. V., in prep. Notes on Pelvic and Hindlimb Myology and Syndesmology of *Emeus crassus* and *Dinornis robustus* (Aves: Dinornithiformes)//*J. Syst. Palaeont.*
- [24] Зиновьев А. В., Дзержинский Ф. Я., 2000. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц//Бюлл. Моск. общ. испыт. прир. Отд. Биол. Т. 105. № 10. С. 10–17.
- [25] McGowan C., 1979. The hind limb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*//*J. Morph.* V. 160. No. P. 33–73.
- [26] Owen R., 1862. On *Dinornis* (Part VII.): containing the description of the bones of the leg and foot of *Dinornis elephantopus*, Owen//*Trans. Zool. Soc. Lond.* V. 4. No. 5. P. 149–158.
- [27] Зиновьев А. В., 2000. Функция короткого малоберцового мускула (*m. fibularis brevis*) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава//Зоол. журн. Т. 79. № 11. С. 1337–1343.
- [28] White J., 1925. The moa in the Maori tradition//*J. Polynes. Soc.* V. 34. No. 134. P. 170–174.
- [29] Burrows C.J., McCulloch B., Trotter M. M., 1981. The diet of moas based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago//*Rec. Canterb. Mus.* V. 9. P. 309–336.

Подпись к иллюстрации

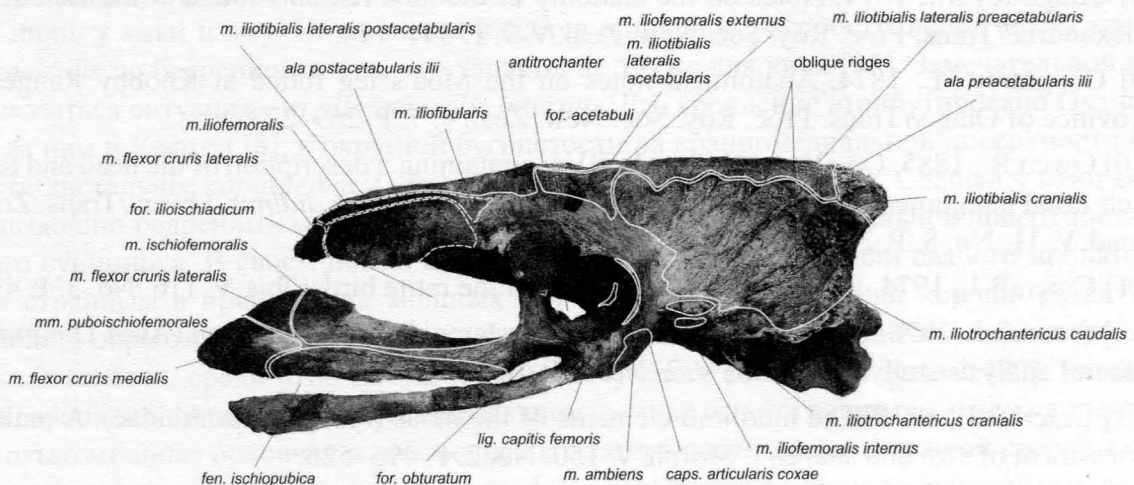


Рис. 1. Таз *Dinornis robustus* латерально с реконструированными местами отхождения мускулов и связок. Пунктиром обозначены места отхождения, реконструированные менее достоверно из-за плохой сохранности материала или слабости отпечатков.