

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СВЯЗОЧНО-
МУСКУЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЗАДНИХ
КОНЕЧНОСТЕЙ *EMEUS CRASSUS*
И *DINORNIS ROBUSTUS*
(*DINORNITHIFORMES*, *AVES*)**

А.В. Зиновьев

Кафедра Зоологии, Тверской государственной университет;
e-mail: m000258@tversu.ru

С момента первого упоминания в литературе (Polack, 1838) и научного описания годом позже (Owen, 1839) моа являются объектом разносторонних исследований (см. обзор Worthy, Holdaway, 2002). Несмотря на высокую степень изменчивости и полового диморфизма, большинство исследователей соглашается с делением отряда *Dinornithiformes* на три семейства — *Emeidae*, *Dinornithidae* и *Megalapterygidae* (Bunce et al., 2009). В выделении трёх семейств немалую роль играет морфология скелета задних конечностей и их пояса; первые классификации Оуэна были основаны исключительно на этих признаках (подборку статей см. в Owen, 1879). В ходе морфологических описаний уже Оуэн и его современники (Colenso, 1843; Coughtrey, 1874a,b) отмечали хорошо видимые на костях следы крепления мышц, сухожилий и связок. В ряде случаев их ассоциировали с конкретными структурами, сравнивая с таковыми у современных птиц. Дальше всех продвинулся Куимэн (Кооупан, 1985, 1991), предложивший функциональную интерпретацию остеологических признаков, используемых в классификационных построениях. Остальные авторы ограничились анализом пропорций скелетных элементов тазовых конечностей и их связи с особенностями локомоции представителей разных семейств отряда *Dinornithiformes*, отмечая наилучшие способности к бегу у *Dinornithidae* (Cracraft, 1974, 1976a-c; Alexander, 1983a,b, 1985). Несмотря на наличие богатейшего костного материала, а также нескольких мумифицированных фрагментов задних конечностей (Buller, 1888; Forrest, 1987; Anderson, 1989; Worthy, 1989), детального описания миологии и синдесмологии задних конечностей моа, без которых немислимы филогенетические и морфоэкологические построения, предпринято не было. В настоящем сообщении мы представляем ряд результатов такого исследования, основанного на реконструкции мускулатуры и связочного аппарата задних конечностей *Emeus crassus* Owen, 1846 и *Dinornis robustus* Owen, 1846 (Zinoviev, in press).

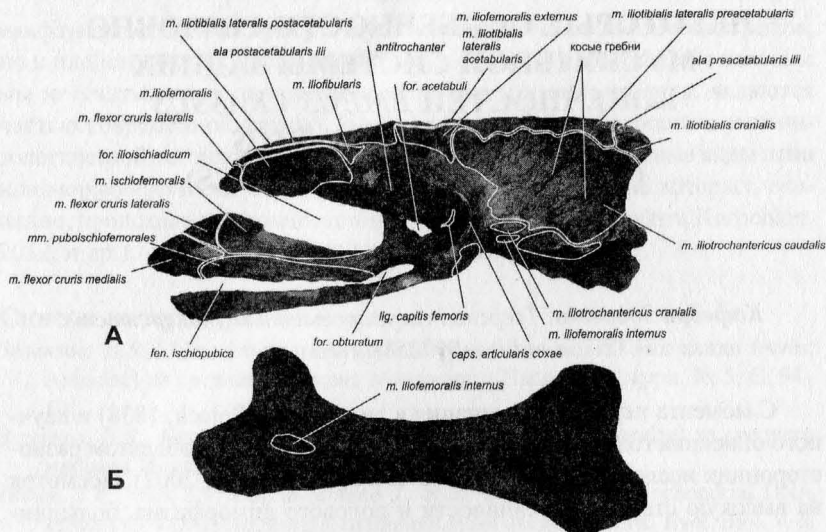


Рис. *Dinornis robustus*: А — таз с латеральной стороны. Б — правая бедренная кость с краниальной стороны. Контурами нанесены места начал и крепления некоторых тазобедренных мышц и суставных связок. Комментарии см. в тексте.

Реконструкция связочного аппарата тазобедренного сустава *E. crassus* и *D. robustus* не выявила сколь-нибудь заметных отличий в положении бедренной кости у этих видов. Это противоречит выводам Александра (Alexander, 1983), предположившего менее горизонтальное положение бедра у *Dinornithidae* в сравнении с другими моа вследствие большей каудальной миграции центра тяжести у представителей этого семейства. Набор поддающихся реконструкции мускулов и их положение у представителей двух родов почти идентичны; отличия заключаются в их размерах (протяжённость крепления, длина мускульного брюшка, сухожилия), связанных с отличиями в абсолютных размерах костных элементов. Набор мускулов у двух исследованных представителей достаточно полный; черты специализации ряда из них напоминают таковые у *Apterygiformes* и *Casuariiformes*. В целом, мускулатура задних конечностей моа показывает меньшие черты специализации, чем у *Rheiformes* и *Struthiniformes*. Основные модификации связаны с сохранением (или поддержанием в силу растительнойядности) моа широкого таза при большом весе. Помимо мощного развития ретракторов бедра (*mm. puboischiofemorales*, *m. iliofemorialis*), осуществляющих, кроме ретракции, его абдукцию во вре-

мя одноопорной стадии, сильного развития, превосходящего таковое у других птиц, достигают ацетабулярная порция *m. iliotibialis lateralis* и *m. iliotibialis externus*. Оба мускула становятся сложноперистыми в месте отхождения от подвздошной кости (рис., А). Не имеет аналогов ни в одном из современных отрядов птиц крепление у моа *m. iliofemoralis internus*. Будучи исключительно слабым супинатором бедра, осуществляющим тонкую регуляцию движений в тазобедренном суставе, у моа этот мускул, благодаря креплению на краниальной поверхности бедренной кости слегка дистальнее головки, становится слабым пронатором (рис., Б). О таком креплении *m. iliofemoralis internus* (= *m. iliacus*) сообщали Оуэн (Owen, 1862), Кафтри (Coughtrey, 1874a) и Куимэн (Кооуман, 1991). Если это действительно так, то столь необычное расположение топографически консервативного у современных птиц мускула (у тех таксонов, у кого он есть) требует особой оценки. Движения в интертарзальном суставе у представителей обоих изученных родов ограничивались сгибанием-разгибанием, о чём свидетельствует отсутствие *lig. anticum* и *m. fibularis brevis*. Мощные основные и добавочные коллатеральные связки препятствовали ротационным движениям цевки, фиксируя интертарзальный сустав в разогнутом положении. Хотя мускулатура и связки дистальных элементов конечности моа плохо поддаются реконструкции, сохранившиеся мумии указывают, по крайней мере, у *Dinornis*, на специализацию второго пальца стопы к копанию — очевидно, выкапыванию корневищ папоротников, служивших моа пищей (Burrows et al., 1981).

Список литературы

- Alexander, R.M. 1983. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds // J. Zool. V. 200. No. 2. P. 215–231.
- Anderson, A. 1989. Prodigious birds: Moas and Moa-hunting in prehistoric New Zealand. England and New York: Cambridge University Press. 238 p.
- Buller, W.L. 1888. A History of the Birds of New Zealand. London: Published by the Author. V. 1. 250 p.
- 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. Natl. Acad. Sci. V. 106. No. 49. P. 20646–20651.
- 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. Canterbury Mus. V. 9. P. 309–336.
- Colenso, W. 1843. An account of some enormous fossil bones of an unknown species of the class Aves lately discovered in New Zealand // Tasman. J. Natur. Sci. V. 2. No. 7. P. 81–107.
- Coughtrey, M. 1874a. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnscleugh Cave, Alexandria // Trans. Proc. Royal Soc. New Zealand. V. 7. P. 141–144.

- Coughtrey, M. 1874b. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago // Trans. Proc. Royal Soc. New Zealand. V. 7. P. 269–273.
- Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds // Ibis. V. 116. No. 3. P. 494–521.
- Cracraft, J. 1976a. Covariation patterns in the postcranial skeleton of moas (Aves, Dinornithidae): a factor analysis study // Paleobiol. V. 2. No. 2. P. 166–173.
- Cracraft, J. 1976b. The hindlimb elements of the moas (Aves, Dinornithidae): A multivariate assessment of size and shape // J. Morphology. V. 150. No. 2. P. 495–526.
- Cracraft, J. 1976c. The species of moas (Aves, Dinornithidae) // Smiths. Contrib. Paleobiol. No. 27. P. 189–205.
- Forrest, R.M. 1987. A partially mummified skeleton of *Anomalopteryx didiformis* from Southland // J. Royal Soc. New Zealand. V. 17. No. 4. P. 399–408.
- Kooyman, B.P. 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. Unbupl. PhD Theses. Dunedin: University of Otago. 444 p.
- Kooyman, B.P. 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior // J. Morphol. V. 209. No. 1. P. 53–81.
- Owen, R. 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand // Proc. Zool. Soc. London. V. 7. P. 169–171.
- 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. London. V. 4. No. 5. P. 149–158.
- 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.
- 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 Publisher in Ordinary to Her Majesty. V. 1. 403 p.
- Worthy, T.H. 1989. Mummified moa remains from Mt Owen, northwest Nelson // Notornis. V. 36. No. 1. P. 36–38.
- Worthy, T.H., Holdaway, R.N. 2002. The lost world of the moa prehistoric life of New Zealand. Bloomington: Indiana University Press. 718 p.
- Zinoviev A.V. Notes on pelvic and hindlimb myology and syndesmology of *Emeus crassus* and *Dinornis robustus* (Aves: Dinornithiformes) // Proc. 8th Intern. Meeting Soc. Avian Palaeontol. Evol. Vienna: Natur. Hist. Museum of Wien. (in press)