

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базутин С.В. Смена эмбрионального наряда на гнездовой у птенцов скопы и большого подорлика // Фауна и экология животных. Тверь, 1990.
2. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. М., 1951. Т. 1.
3. Ильяшенко В.Ю. Методика описания перьевого покрова дневных хищных птиц // Методы изучения и охраны хищных птиц. М., 1990.
4. Карташев Н.Н. О типах постэмбрионального развития птиц // Биологические науки. М., 1960. № 2.
5. Фирсова Л.В. Возрастные изменения перьевых структур у неворобьиных птиц // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке: Тр. / Биол.-почв. ин-т. 1975. Т. 29.

А.В.ЗИНОВЬЕВ

Тверской госуниверситет

НЕКОТОРЫЕ АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СВЯЗОЧНО-МУСКУЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ КЛЕСТА-ЕЛОВИКА

Семейство Вьюрковые представлено обширной группой зерноядных птиц. Среди них особый интерес представляют формы, уклоняющиеся от общего типа строения. К таким видам, в частности, принадлежат клесты, пищевая адаптация которых наложила отпечаток не только на строение клюва, но и на морфологию задних конечностей.

В ходе исследования нами отпрепарированы фиксированные в 4%-м растворе формалина задние конечности клеста-еловика (*L. curvirostra*) - 2 экз. и зяблика (*Fringilla coelebs*) - 2 экз. Последний был выбран для сравнения как типичный представитель сем. Вьюрковые. При послыном препарировании под бинокулярным микроскопом МБС-9 производилась зарисовка объекта с исполь-

зованием окулярной масштабной сетки. Для выявления мелких мышц и определения их волокнистости использовался красящий раствор /3/. Снятые мышцы высушивались при комнатных условиях до приобретения постоянного веса, после чего взвешивались на торсионных весах. Процентные показатели вычислялись относительно веса всей мускулатуры конечности. Названия мышц даны в соответствии с *Nomina Anatomica Avium* /1/.

Уже при поверхностном рассмотрении конечность клеста обращает на себя внимание формой, сходной скорее с конечностью хищной птицы, чем с типичной для вьюрковых лапкой (рис. 1). Это и понятно, ибо при достаточно крупных для семейства размерах, клест может обрабатывать шишку, держа ее в одной лапе, при этом другой уцепившись за ветку. Подобная специализация должна отразиться на силе схватывания и цепкости лап, степени развития мышц-сгибателей конечности и прочности конструкции, которая укрепляется морфологическими образованиями.

Конечность клеста своими относительными пропорциями и мощными загнутыми когтями сравнима скорее с таковой ястреба, чем зяблика. Для прочного захвата необходимы хорошо развитые мускулы-сгибатели пальцев. Относительная масса сгибателей у клеста была больше, чем у зяблика (23,3% и 18,6%). Причем развитие флексорных отростков превосходит таковое у зяблика и обеспечивает больший рычаг приложения силы при сгибании когтевых фаланг.

Хорошее развитие мышц-сгибателей пальцев задней конечности и одновременное ослабление икроножного мускула у подвешивающихся и лазающих по вертикальным поверхностям птиц было замечено достаточно давно /4/. Сила тяжести, действующая на подвесившуюся птицу, стремится распрямить конечность, т.е. ретрагировать ее в тазобедренном суставе, разогнуть в коленном и вентрально разогнуть (морфологически - согнуть) в интертарзальном (рис. 2). Основной мышцей, препятствующей пассивной ретракции бедра, является *m.iliotibialis cranialis* (IC). Помимо относительно большего веса (4,4% против 3,5% у зяблика), эта мышца имеет у клеста обширный начальный апоневроз, захватывающий остистые отростки трех последних предкрестцовых позвонков, а не двух, как у зяблика (рис. 3).

Целый комплекс мышц препятствует разгибанию конечности в коленном суставе. Большую роль играют *m.iliofibularis* (IF) - ее относительный вес (4,1% у клеста и 2,9% у зяблика), *m.flexor cruris medialis* (FCM) (2,5% против 2,0%) и *m.flexor cruris lateralis p.pelvica et p.accessoria* (FCL et FCLA) (2,8% против 4,6%). Из про-

центных соотношений видно, что результаты по двум первым мышцам неплохо согласуются с нашими ожиданиями. Лишь FCL et FCLA дает обратную картину. Это объясняется тем, что, благодаря наличию *p. accessoria*, FCL является не только сгибателем ноги в коленном суставе, но и ретрактором бедра, играя важную роль в противодействии силе тяжести при наземном передвижении /5/. Нередко можно встретить зяблика, передвигающегося по земле либо быстрыми и легкими скачками, либо мелкими шажками. Клест же почти исключительно держится на деревьях. К передвижению по земле клест совсем не специализирован, что и отражается в морфологии задних конечностей.

Существуют две мышцы, способные поддерживать интертарзальный сустав в дорсально согнутом (переразогнутом) состоянии — *m. extensor digitorum longus* (EDL) и *m. tibialis cranialis* (TC). Значение первой неизмеримо мало в силу особенного прохождения ее конечного сухожилия через интертарзальный сустав (оно приближено костным мостиком к оси вращения сустава) и его крепления лишь на фалангах пальцев. Приоритет принадлежит второй, относительные размеры которой у клеста значительно превосходят таковые у зяблика (10,4% против 7,7%). *M. gastrocnemius* (G) же, наоборот, сильнее у зяблика и составляет 9% против 7,8% у клеста.

В ходе анатомирования было обнаружено приспособление, непосредственно связанное с особенностями поведения клеста. Оно представлено сухожильной лентой, берущей начало от *processus terminalis ilii*, проходящей латеральнее брюшка *m. caudofemoralis* (CF) и крепящейся к дистальной части *pubis*. С 1/4 проксимального участка ленты анастомозирует каудальная порция начального апоневроза FCL (рис. 3). Значение подобного образования становится понятным, если обратить внимание на то, что сильный ретрактор голени, FCM, берет начало на *os pubis* и *membrana ischiopubica*. Упомянутый мускул у клеста играет большую роль в противодействии силам, стремящимся разогнуть коленный сустав при подвешивании. Усиливаясь, он нуждается во все более прочной опоре, которую тонкая и гибкая *os pubis* едва ли может предоставить. Усиливающиеся нагрузки, связанные с подвешиванием и увеличением размеров тела, требуют укрепления лобковой кости, которое и достигается объединением ее дистального отдела с хорошо укрепленной частью таза (рис. 2). Поскольку упомянутая лента ранее не отмечалась в литературе, мы предлагаем для нее название *ligamentum iliopubicum* и сокращение LIP.

Среди других особенностей следует упомянуть отсутствие *m.plantaris* у обоих исследованных экземпляров еловика. Хотя функция этого мускула у птиц до сих пор окончательно не выяснена, его отсутствие тем не менее является признаком, подчеркивающим специализированность клада. Относительная слабость *m.fibularis longus* (FL) у клада по сравнению с зябликом (3,2% и 4,7%) может объясняться общим ослаблением ventральных разгибателей интертарзального сустава в связи с исключительно древесным образом жизни. Напротив, усиление *m.fibularis brevis* (FB) (4,4% и 3,5%) говорит о предположительно важном значении жестко контролируемых движений в интертарзальном суставе. У клада наблюдается также лучшее развитие *m.pubo-ischio-femoralis pars caudalis et cranialis* (PIFCR et PIFCD) (6,9% и 4,8%). Конечные сухожилия мышц голени значительно укорочены, так что их тела занимают практически всю длину *crus*. Подобное укорочение наблюдается почти у всех исключительно древесных видов /2/.

Специализация наложила отпечаток на морфологию задних конечностей клада. При внешне очевидных отличиях (укорочение пальцев, увеличение изогнутости когтей), появляется ряд особенностей, выявляемых только при препарировании. Удлиняются флексорные отростки, увеличивая плечо приложения силы, сгибающей когтевые фаланги. Усиливаются мышцы-сгибатели суставов, противодействующие разгибанию конечности при подвешивании. Наряду с этим происходит компенсаторное ослабление ventральных разгибателей интертарзального сустава. Появляется новообразование - LIP, укрепляющее часть конструкции, оказавшуюся слабой перед новыми нагрузками. Отсутствие *m.plantaris*, усиление TC, укорочение конечных сухожилий мышц голени также свидетельствуют о специализированности клада. Усиление FB позволяет предположить большое значение для клада жестко контролируемых движений в интертарзальном суставе.

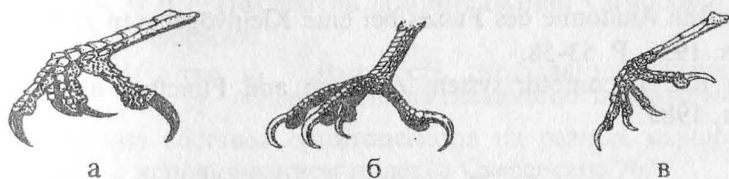


Рис. 1. Лапы птиц: а - клест-еловик, б - ястреб-тетеревятник, в - зяблик

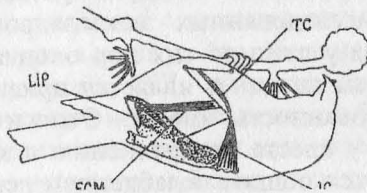


Рис. 2. Подвесившийся клест. Отрезками обозначены звенья конечности. Сокращения см. в тексте

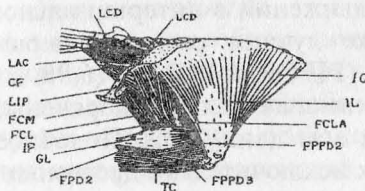


Рис. 3. Поверхностный слой мышц правой конечности клеста-еловика с латеральной стороны. FPD2 - m.flexor perforatus digiti 3, FPPD2 - m.flexor perforans et perforatus digiti 2, FPPD3 - m.flexor perforans et perforatus digiti 3, GL - m.gastrocnemius lateralis, LAC - m.lateralis caudae, LCD - m.levator caudae. Остальные сокращения см. в тексте

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baumel J.J. et al. *Nomina Anatomica Avium*. London, 1979.
2. Berman S.L. The hindlimb musculature of the white-fronted Amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes) // *Auk*. 1984. Vol. 101, № 1. P. 74-92.
3. Bock W.J., Shear Ch.R. A staining method for gross dissection of vertebrate muscles // *Anat.Anz.Bd.* 1972. Vol. 130. P. 222-227.
4. Palmgren P. Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fusses bei eine Kleinvögelarten // *Ornis Fennica*. 1936. P. 53-58.
5. Raikow R.J. *Locomotor system* // *Form and Function in Birds*. London, 1985.