

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ — КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЛОКОМОЦИИ ВЫМЕРШИХ ВИДОВ

А.В. Зиновьев

Тверской государственной университет, Тверь, Россия

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF AVIAN HIND LIMBS — A KEY TO UNDERSTANDING OF THE LOCOMOTION OF EXTINCT SPECIES

A.V. Zinoviev

Tver State University, Tver, Russia

e-mail: nyroca2002@gmail.com

Относительно консервативная морфология современных птиц связана с их ранней адаптацией к полету. Прямо не вовлеченные в полет, задние конечности птиц испытали в процессе эволюции серию преобразований. Сохранив общий план строения предков, двуногих архозавров, задние конечности птиц приобрели новые черты, связанные с краниальным смещением центра тяжести и необходимостью охватывать насест (Зиновьев, 2010). Многие черты в строении задних конечностей, зачастую скрытые под покровами, оказываются информативными для реконструкции эволюции групп в виде цепи последовательных адаптаций (Zinoviev, 2013). Такие черты, как присутствие и степень развития структур, входящих в т.н. мускульную формулу Гаррода (Куручкин, 1965, 1982; Зиновьев, 2007), а также характер взаимодействия конечных сухожилий мускулов — длинных сгибателей пальцев (Зиновьев, 2008а), проливают свет на предковые адаптации и родственные связи современных групп птиц (Zinoviev, 2007, Зиновьев, 2008б). Потенциалом к вскрытию эволюции групп обладает практически каждый узел костно-мускульной системы (Зиновьев, 2003). Сохраняющаяся в ископаемом состоянии костная составляющая таких узлов несет на себе следы крепления мягких тканей, поддающихся восстановлению с той или иной степенью полноты (Zinoviev, 2013). Ниже мы приводим обзор двух случаев, когда анализ костной составляющей костно-мышечных узлов птиц с сопутствующей реконструкцией мягких тканей позволил судить о некоторых нюансах локомоции ископаемых пернатых.

Относящийся к группе морских нелетающих зубатых птиц середины и конца мезозойской эры гесперорнис является объектом многочисленных исследований (список литературы см. в Zinoviev, 2011). Уже Ч. Марш, первым описавший гесперорниса (Marsh, 1872а, б), обратил

внимание на сходство пропорций его скелета с пропорциями скелета гагары. Из этого он справедливо заключил, что гесперорнис был ныряющей птицей, передвигавшейся под водой с помощью задних конечностей и ловившей вертикальную рыбу длинным клювом, усаженным зубами (Marsh, 1880). Позднее М. Штольпе (Stolpe, 1932, 1935) обратил внимание на то, что межфаланговые суставы задних конечностей гесперорниса позволяли совершать ротационные движения вдоль продольной оси фаланг, как это происходит у поганок. Автор заметил, что пальцы гесперорниса, как и пальцы поганок, скорее всего были оторочены лопастями, а не перепонками, как у гагары. Впоследствии некоторые авторы обратили внимание на хорошее развитие у гесперорниса мышц-ретракторов бедра и разгибателей интертарзального сустава (Dabelow, 1925; Богданович, 2003). Л. Мартин и Дж. Тейт (Martin, Tate, 1976) реконструировали несколько мышц задних конечностей близкого гесперорнису рода *Baptornis*.

Используя работы предшественников, мы в деталях реконструировали мышцы и связки задних конечностей гесперорниса (Zinoviev, 2009–2011, 2015a, b). Выяснилось, что костно-мышечная система задних конечностей гесперорниса несет в себе смесь черт, наблюдаемых у гагары и поганок. Бедренные кости гесперорниса были разведены в стороны шире, чем у гагары и поганок (рис. 1), позволяя более эффективное вынесение дистальной части конечности над телом во время гребка. Мощное развитие ретракторов бедра указывает не столько на его движение в акте гребка, сколько на необходимость фиксирования бедра в момент гребка. Обращает на себя внимание строение интертарзального сустава гесперорниса. Характер костных поверхностей, а также коллатеральных связок и связок, крепившихся к костям мениски, указывает на достаточную долю ротационной свободы (пронация-супинация) в этом суставе. Подобное состояние характерно для гагары. В то же время пальцы, отороченные лопастями и способные вращаться относительно продольной оси, — черта поганок. Из этого следует, что, будучи крайне специализированным нырцом, превосходящим в этом гагару и поганку, гесперорнис избрал свой, третий путь движения конечностей под водой, сочетающий элементы подводной локомоции гагары и поганки.

Представители отряда *Dinornithiformes* своими размерами привлекли внимание многочисленных исследователей практически с момента первого упоминания в литературе (Polack, 1838) и первого научного описания (Owen, 1839). Кости тазового пояса и конечностей моа, как сохраняющиеся лучше всего, послужили основным материалом для классификационных построений внутри отряда. В процессе работы над классификациями ряд исследователей описал также мягкие ткани задних конечностей моа, как по мумиям (Coughtrey, 1874a, b), так и по следам на

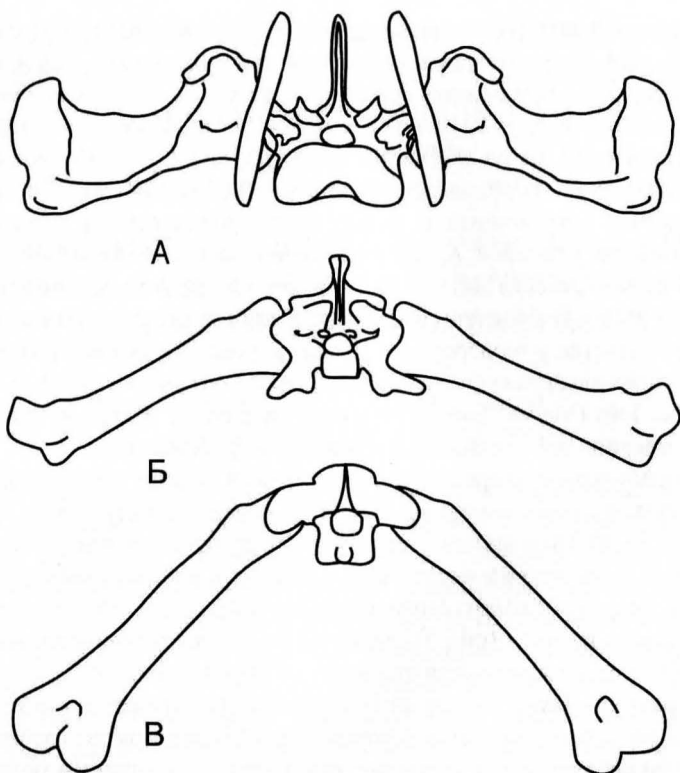


Рис. 1. Вид на таз и бедра спереди (А) гесперорниса, (Б) краснозобой гагары и (В) чомги. Обратите внимание на наивысшее разведение бедер у гесперорниса (по Zinoviev, 2011, с изменениями).

костях (Кооуман, 1985, 1991) Б. Куимэн сделал также выводы морфо-экологического содержания. Наши исследования, в ходе которых мы детально реконструировали мышцы и связки задних конечностей *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*, расширили представления о характере использования этими видами задних конечностей.

Как было отмечено другими авторами (Alexander, 1983a, b; Кооуман, 1985, 1991), *Dinornis* был более подвижным, нежели *Emeus*. Это выражается не в наборе мускулов, а скорее в степени их развития. В общем мускулатура задних конечностей исследованных видов напоминает мускулатуру представителей похожего на исходных для древненебных птиц отряда — тинаму (*Tinamiformes*). Мускулатура задних конечностей моа сходна также с мускулатурой географических близких киви, эму и казуа-

ров. Другие представители Ratitae, такие, как нанду и африканский страус, отличаются в этом смысле.

Существуют, однако, черты в морфологии задних конечностей, характерные только для моа. Во-первых, это великолепное развитие у моа *m. iliofemoralis externus* (рис. 2А). Состояние это связано с необходимостью удержания туловища относительно бедра во время опоры на одну ногу. Поскольку таз у моа широк, а вес многих видов достигал больших значений, необходимость хорошо развитого наружного подвздошно-бедренного мускула в данной группе не вызывает сомнений. Другой мускул, *m. iliofemoralis internus*, имеет необычное крепление. Из слабого прона-

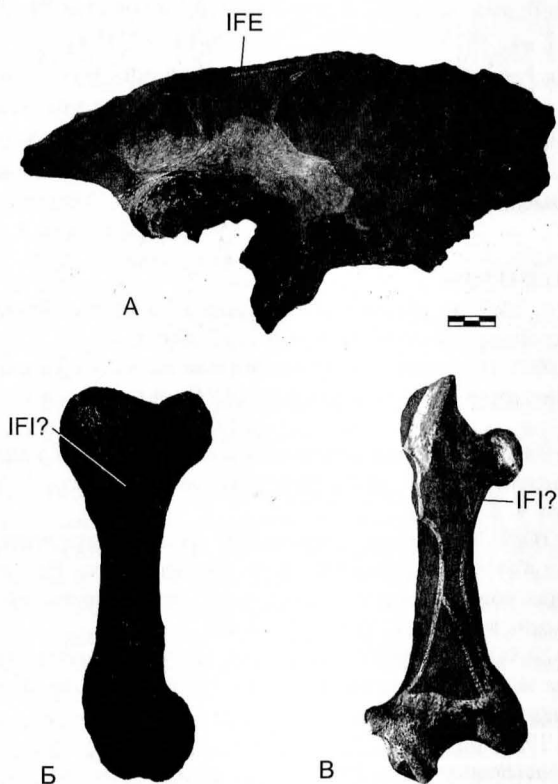


Рис. 2. Фрагмент таза *Emeus crassus* латерально (А). IFE — место отхождения хорошо развитого *m. iliofemoralis externus*. Правые бедренные кости *Dinornis robustus* медиально (Б) и *Emeus crassus* краниально (В). IFI? — место необычного крепления *m. iliofemoralis internus*. Темными полями показаны места отхождения мышц и связок.

тора бедра внутренний подвздошно-бедренный мускул превратился в его слабый ретрактор (рис. 2Б, В). Причина подобного смещения непонятна; принадлежность следов указанному мускулу должна быть проверена на мумифицированных останках.

Брюшки мышц голени у моа распространялись почти по всей длине тибиотарзуса, что характерно для видов, не делающих ставку на бег. В связи с этим кнемиальные гребни развиты слабо. Интерес вызывает группировка конечных сухожилий сгибателей 2-го пальца под сухожильным чехлом, отдельным от такового для других сгибателей передних пальцев. Это указывает на приоритетное использование этого пальца в определенном роде действиях. Возможно, этот палец принимал основное участие в выскребании ризомов папоротников, которыми питались моа (Owen, 1849; Kirk, 1875; White, 1925; Burrows et al., 1981).

Детальная реконструкция мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц служит хорошим подспорьем в выявлении нюансов специализации их локомоторного аппарата. Должным образом проанализированные, признаки специализации способны пролить свет на адаптивную эволюцию вымерших групп.

Список литературы

- Богданович И.А. 2003. Морфологические аспекты филогении Hesperornithidae (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии. Т. 37. № 6. С. 65–71.
- 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. 2008а. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 197–205.
- Зиновьев А.В. 2008б. Уникальная конфигурация конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы дятлообразных (Aves, Piciformes): история изучения, возможный путь приобретения и эволюционное приложение // Зоологический журнал. Т. 87. № 1. С. 75–82.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Курочкин Е.Н. 1965. Значение и функциональный смысл мускульной формулы Гаррода в систематике птиц // Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука. С. 202–204.
- Курочкин Е.Н. 1982. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоологический журнал. Т. 61. № 7. С. 1023–1029.
- Alexander R.M. 1983a. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds // Journal of Zoology. Vol. 200. No. 2. P. 215–231.

- Alexander R.M. 1983b. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes) // Journal of Zoology. Vol. 201. P. 363–376.
- 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 // Records of the Canterbury Museum. Vol. 9. No. 6. P. 309–336.
- Coughtrey M. 1874a. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 269–273.
- Coughtrey M. 1874b. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnsclough Cave, Alexandria // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 141–144.
- Dabelow A. 1925. Die Schwimmpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung // Morphologisches Jahrbuch. Bd. 54. P. 288–321.
- Kirk T. 1875. Extracts from a letter from F. E. Maning, Esq., relative to the extinction of the Moa // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 8. P. 102–103.
- Kooyman B.P. 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. PhD Thesis. Dunedin: University of Otago. 444 p.
- Kooyman B.P. 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior // Journal of Morphology. Vol. 209. No. 1. P. 53–81.
- Marsh O.C. 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // American Journal of Science. 3rd Series. Vol. 3. No. 13. P. 56–57.
- Marsh O.C. 1872b. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other species of Cretaceous birds // American Journal of Science. 3rd Series. Vol. 3. P. 360–365.
- 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. Vol. 7. P. 1–201.
- Martin L.D., Tate J.Jr. 1976. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes) // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol. 27. P. 35–66.
- Owen R. 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 7. P. 169–171.
- Owen R. 1849. On *Dinornis*, an extinct genus of tridactyle struthious birds, with description of portions of the skeleton of five species which formerly existed in New Zealand (Part I) // Transactions of the Zoological Society of London. Vol. 3. No. 3. P. 235–276.
- 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. Vol. 1. 403 p.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal für Ornithologie. Bd. 80. H. 2. S. 161–247.
- Stolpe M. 1935. *Colymbus*, *Hesperornis*, *Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal für Ornithologie. Bd. 83. H. 1. S. 115–128.
- White J. 1925. The moa in the Maori tradition // Journal of the Polynesian Society. Vol. 34. No. 134. P. 170–174.

- Zinoviev A.V. 2007. On the unique deep plantar tendons arrangement in the foot of Piciformes (Aves): Its possible origin and evolutionary implications // Journal of Morphology. Vol. 268. No. 12. P. 1153.
- Zinoviev A.V. 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 29. No. 3. Suppl. P. 207A.
- Zinoviev A.V. 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 9. No. 1. P. 65–84.
- Zinoviev A.V. 2013. Hindlimb morphology as one of keys in understanding of avian evolution // S. Dudley, J. Gill, A. Franco, N. Gilbert, D. Peruffo, A. Risey, A. Romans, L. Spurgin (eds.). 9th Conference of the European Ornithologists' Union. University of East Anglia. Norwich: EOU. P. 260.
- Zinoviev A.V. 2015a. Comparative anatomy of the intertarsal joint and its bearing on the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // G. Martin, A. Marza (eds.). 10th Conference of the European Ornithologists' Union. University of Extremadura. Badajoz: EOU. P. 304.
- Zinoviev A.V. 2015b. Comparative anatomy of the intertarsal joint in extant and fossil birds: Inferences for the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // Journal of Ornithology. Vol. 156. P. 317–323.