

УДК591.471.3,591.473,591.474,591.471.37,598.272.6

ЗАДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ И ЛАЗАНИЕ ПО ВЕРТИКАЛЬНЫМ СТВОЛАМ У ДЯТЛОВ

© 2006 г. Н. В. Зеленков¹, Ф. Я. Держинский²

¹ Палеонтологический институт РАН, Москва 117997

² Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119899
e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.04.2005 г.

Миология и остеология дятлов хорошо изучены, однако практически ничего не известно о различиях между видами в строении задней конечности. Для обнаружения этих различий и их функциональной интерпретации изучена мускулатура ноги *Jynx torquilla*, *Colaptes auratus*, *Dryocopus martius*, *Picoides tridactylus*, *Picus viridis* и *Dendrocopos leucotus*, а также скелеты 16 представителей семейства Picidae. Между изученными формами обнаружены различия в мускулатуре, связках и скелете. Среди них - сильная редукция *m. fibularis longus* и сильное развитие *m. fibularis brevis* у лазающих видов. Отмечено расширение области отхождения *m. ischiofemoralis*. У дятлов этот мускул начинается от седалищной мембраны и нижнего края седалищно-лобкового окна, отсесняя, таким образом, медиальный сгибатель голени на лобковую кость. Латеральный сгибатель голени у дятлов отходит более дистально, чем у вертишейки. Такое сильное развитие супинатора бедра сопровождается редукцией главного пронатора бедра *m. ilirotrochantericus caudalis*. Преацетабулярная часть подвздошной кости, служащая зоной его отхождения, укорочена у дятлов, в особенности у специализированных лазающих форм. *M. tibialis cranialis* увеличивает свой объем за счет отгибания пателлярного гребня краниально и отклонения латерального кнемиального гребня вбок. Добавочный блок IV пальца цевки вытянут дистально у лазающих видов, благодаря чему сухожилие *m. flexor perforatus digiti IV* тянет палец более рострально, позволяя, таким образом, приводить его как можно ближе к передним пальцам. Возможность латерального движения IV пальца у специализированных дятлов связана с более горизонтальной ориентацией проксимальной суставной поверхности базальной фаланги пальца. Суставная поверхность блока IV пальца распространяется также дистально, выходя на дистальную поверхность блока. Отмечена непригодность некоторых миологических признаков для филогенетических заключений.

Семейство дятловых (Picidae), традиционно включающее вертишейек (*Jynx*), дятелков (Picumninae) и настоящих дятлов (Picinae), объединяет закрытогнездящихся лесных птиц. При этом лишь настоящие дятлы перешли к когтелазанию, в то время как вертишейки вообще не обладают этой способностью и часто собирают корм на земле, а представители подсемейства Picumninae, хотя и собирают корм со стволов деревьев, не имеют жесткого, выполняющего опорную функцию хвоста.

В конце XIX в. Гэррод (Garrod, 1875; цит. по: Burt, 1930), исследовав зеленого дятла (*Picus viridis*), обнаружил присущий только дятлообразным уникальный порядок расположения сухожилий сгибателей пальцев (тип VI, рис. 1), при котором длинный сгибатель I пальца (*m. fl. hallucis longus*) обслуживает также II и IV, а длинный сгибатель пальцев (*m. fl. digitorum longus*) - только III палец. Этот признак до сих пор имеет большое значение в систематике, задавая исследователям загадку, сложился ли такой порядок сухожилий однажды или возникал несколько раз в пределах группы. Общность происхождения дятловых не вызывает

сомнения у исследователей, однако вопрос о монофилии дятлообразных как отряда (по: Wetmore, 1960) до сих пор остается открытым (Olson, 1983; Höfling, Alvarenga, 2001; Johansson, Ericson, 2003; Mayr et al., 2003).

На сегодняшний день накоплено достаточно большое количество сведений по морфологии задней конечности дятлов (Burt, 1930; Schranke, 1930, 1931; Stolpe, 1932; Steinbacher, 1935; Richardson, 1942; Bock, Miller, 1959; Spring, 1965; Rüger, 1972; Goodge, 1972; Swierczewski, 1977; Berman et al., 1998). Наиболее важные обобщения были сделаны Штольпе (Stolpe, 1932), показавшим, что сила тяжести стремится разогнуть суставы, и, таким образом, у дятлов оказываются развиты мускулы, сгибающие заднюю конечность. ГУ пальцем выгодно обхватить ствол, чтобы противодействовать отталкивающему компоненту силы тяжести, поэтому IV палец у дятлов поворачивается латерально, а у наиболее специализированных видов - даже несколько вперед (Stolpe, 1932; Bock, Miller, 1959). Шранке (Schranke, 1930) объ-

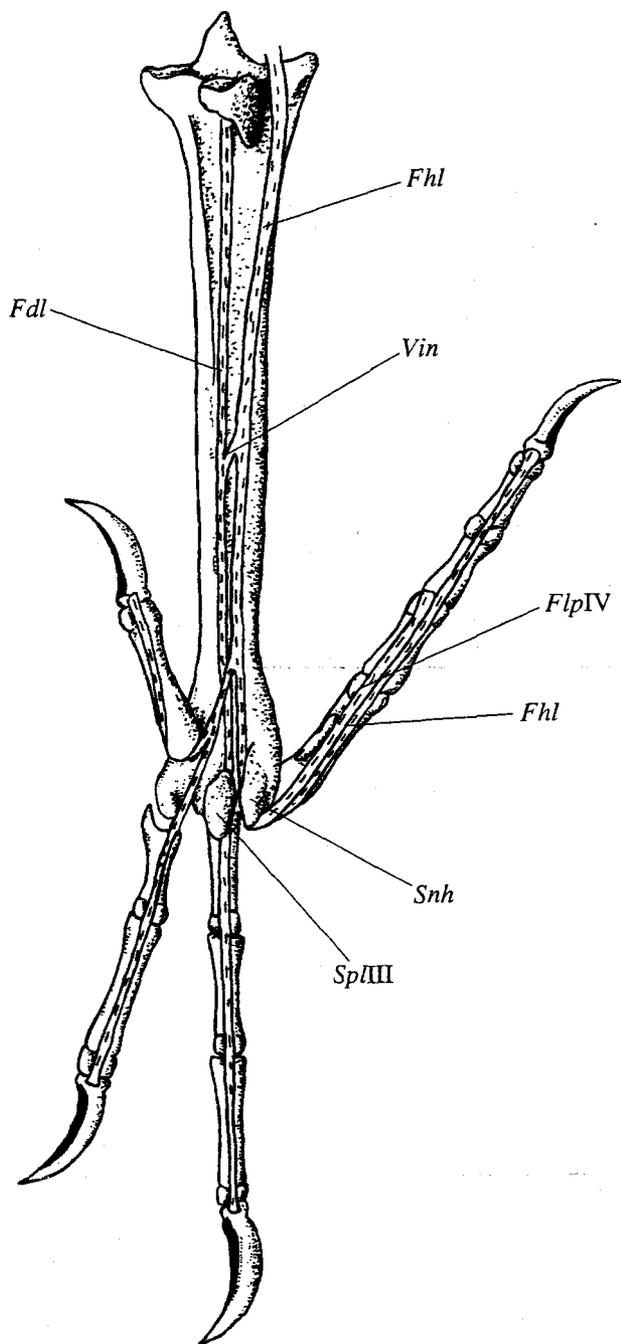


Рис. 1. Стопа зеленого дятла (*Picus viridis*) вентрально.

яснил потерю первого пальца некоторыми родами дятловых, показав его нефункциональность.

Механический анализ сидящей на стволе птицы был проведен Винклером и Боксом (Winkler, Bock, 1976). Механика взбирания по стволу была подробно разобрана Норбергом (Norberg, 1986) на примере пищухи (*Certhia*).

В то же время работ, посвященных комплексному анализу имеющихся данных, нет. Попытки

проанализировать имеющиеся сведения предпринимались Рюгером (Rüger, 1972) и Боксом (Bock, 1999), однако первый автор рассматривает только относительный вес мускулов у разных видов и пропорции элементов конечностей. Бок останавливается лишь на внешнем строении лапы и общих тенденциях в преобразовании мускулатуры, основываясь на своих ранних публикациях и работах 1930-х гг.

В последнее время предпринимаются попытки связать морфологию задней конечности с образом жизни птиц (Hopson, 2001; Zeffler et al., 2003; Zeffler, Norberg, 2003). Часто целью таких работ является разработка методов для реконструкции образа жизни вымерших птиц. Подробное сравнительное исследование морфологии различных видов дятлов, в особенности, строения скелета (не предпринятое до сих пор) могло бы внести существенный вклад в развитие данного направления. Кроме того, тонкое исследование строения задней конечности может помочь разрешить проблему филогенетических отношений дятловых и выяснить направления их эволюционного развития, как это успешно сделано на некоторых других группах птиц (Держинский, Корзун, 2004).

Недавние исследования показали, что связь между морфологией и конкретной адаптацией вида может быть не такой прямой, как часто полагается в морфофункциональных исследованиях. Так, разные виды ящериц рода *Anolis*, в различной степени адаптированные к быстрому бегу, в различной мере используют эту способность: быстробегающие формы в случае опасности "выкладываются" не на все 100% и поэтому бегут не намного быстрее медленнобегающих, использующих свои способности полностью (Irschick, 2002). С другой стороны, решающую роль в адаптации могут играть физиологические и гистохимические особенности отдельных мускулов. Примеры из этой области - грудная мышца (*m. pectoralis*) куриных (Askew, Marsh, 2002) и икроножные мышцы (*m. gastrocnemius*) эму (Patak, Baldwin, 1993). Именно поэтому подробное исследование морфологии необходимо для создания целостной картины взаимоотношения формы и функции у изучаемой группы.

В данной статье мы пытаемся проанализировать морфологию задней конечности дятлов, в разной степени приспособленных к лазанию по вертикальным стволам, обращая особое внимание на детали в строении скелета задней конечности и особенности развития мускулатуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены фиксированные в формалине задние конечности вертишейки (*Jynx torquilla*), золотого (*Colaptes auratus*), черного (*Dryocopus martius*), зе-

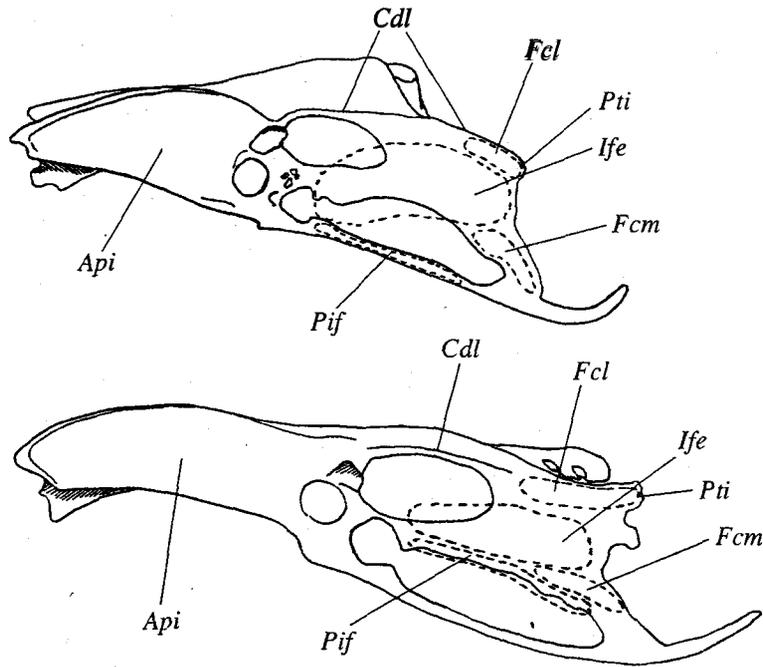


Рис. 2. Таз вертишейки (*Jynx torquilla*; нижний рисунок) и черного дятла (*Dryocopus martius*; верхний рисунок) сбоку. Показаны области отхождения мускулов.

леного (*Picus viridis*) и белоспинного (*Dendrocopos leucotos*) дятлов, а также коленный сустав трехпалого дятла (*Picoides tridactylus*) из коллекции кафедры зоологии позвоночных МГУ.

Изучение остеологии дятлов проводилось на скелетах вертишейки, золотого, зеленого ($n = 3$), седого (*Picus canus*) ($n = 2$), черного ($n = 2$), большого пестрого (*Dendrocopos major*) ($n = 4$), белоспинного, среднего пестрого (*D. medius*), малого пестрого (*D. minor*) ($n = 2$), сирийского (*D. syriacus*), трехпалого ($n = 2$), кубинского зеленого (*Xiphidiopicus percussus*), желтобрюхого (*Sphyrapicus varius*), Каролинского (*Melanerpes carolinus*), багамского краснобрюхого (*M. superciliaris*), красноголового (*M. erythrocephalus*) дятлов и хохлатой желны (*D. pileatus*) из коллекции Палеонтологического института РАН. Препаровка проводилась под биноклярами МБС-2 и Zeiss Stemi SV6. Латинские названия мускулов даны по второму изданию *Nomina Anatomica Avium* (Baumel et al., 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Костно-мускульная система задней конечности дятловых

Скелет

Таз, как элемент скелета, характеризующийся достаточным однообразием в целом у птиц, почти не привлекал внимания исследователей, занимавшихся морфологией дятлов. Между тем, он обна-

руживает значительные различия у исследованных нами видов.

Для вертишейки и *Colaptes* (видов, почти или совсем не использующих лазание по вертикальным стволам) характерны удлиненная преацетабулярная часть и очень короткий рг. terminalis ilii (рис. 2). Сложный крестец вертишейки выглядит менее консолидированным: сохраняются две пары for. intertransversaria, а поперечные отростки двух самых задних входящих в состав крестца позвонков не слиты между собой и с поперечными отростками впередилежащих позвонков.

У *Colaptes* передний край ala preacetabularis ilii, в отличие от того, что характерно для вертишейки, треугольной формы, довольно узкий (у *Picus*, таз которых похож на таковой *Colaptes*, расширения тоже нет, но передний край все же не так узок). Для сложного крестца характерно наличие только одной пары for. intertransversaria - ситуация, обнаруженная и у многих других дятлов.

Все другие рассмотренные нами роды (кроме *Melanerpes*) имеют довольно сходный таз, характеризующийся укороченной ala preacetabularis ilii и дугообразно изогнутым сг. dorsolateralis. Pr. terminalis ilii изогнут так, что его задний конец наклонен вентрально (сильнее всего эта изогнутость выражена у *Picoides*). Изученные виды *Melanerpes* сочетают в строении таза как признаки специализированных форм, так и черты, характерные для вертишейки.

Выгнутость тибиотарзуса

Вид	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>l/b</i>
<i>Jynx torquilla</i>	32.4	3.1	10.5
<i>Melanerpes erythrocephalus</i>	34	3.6	9.4
<i>M. carolinus</i>	32.8	3.2	10.3
<i>Colaptes auratus</i>	42.2	3.6	11.7
<i>Dendrocopos major</i>	38.8	4.2	9.2
<i>D. major</i>	39.2	4.8	8.2
<i>Dryocopus martius</i>	54	7.5	7.2
<i>D. pileatus</i>	54.4	7.3	7.5
<i>Picus viridis</i>	48.2	5.5	8.8
<i>Xiphidiopicus percussus</i>	35.5	3.7	8.2
<i>Picoides trydactylus</i>	32.3	4.3	7.5

Примечание. *l* - общая длина тибиотарзуса; *b* - максимальное расстояние от линии, соединяющей самые медиальные края эпифизов, до латерального края тибиотарзуса.

Бедро дятлов выглядит одинаково у разных видов, различаясь, в основном, относительными размерами. В целом, оно короче, чем у нелазающих, но заметно длиннее, чем у плавающих или кормящихся в воде птиц (Richardson, 1942; Zeffe et al., 2003). У крупных *Dryocopus* бедро несколько удлинено по отношению к длине ноги (Spring, 1965; Rüger, 1972). На латеральной стороне медиального надмышелка у специализированных форм (всех, кроме *Colaptes* и *Picus*, а также *Dryocopus*) имеется глубокое *impressio m. femorotibialis internus*. У *Dryocopus*, *Colaptes* и *Picus* эта ямка либо неглубока, либо почти совсем не выражена.

Для тибиотарзуса дятлов характерна выгнутость наружу. Наименее выгнутый тибиотарзус обнаружен у *Colaptes* и у вертишейки (табл. 1). Достаточно слабо изогнут тибиотарзус у *Melanerpes*. Наиболее сильно изогнутым тибиотарзусом обладают *Picoides* и *Dryocopus*. Бугорок на дистальной части стержня тибиотарзуса для крепления *lig. transversum* невысок и достаточно широк у *Jynx* и *Colaptes* (отношение его ширины к высоте у этих видов соответственно 3, 3 и 4, 6). У всех других дятлов бугорок менее широк (для *Dryocopus* и *Picoides* это отношение равно 1; 5).

Кнемиальные гребни выражены наиболее слабо у вертишейки. *Cr. snemialis cranialis* у нее (а также у *Colaptes*) повернут под прямым углом к краниальной плоскости поверхности тибиотарзуса, то есть располагается в парасагиттальной плоскости. У *Colaptes* этот гребень заметно утолщен. Для всех остальных изученных нами дятлов характерно отклонение *cr. snemialis cranialis* внутрь. В этом случае краниальный кнемиальный гребень либо лежит параллельно плоскости краниальной поверхности тибиотарзуса, либо несколько отклонен краниально. При этом *cr. snemialis*

cranialis оканчивается дистальнее на тибиотарзусе у специализированных дятлов, и, таким образом, возрастает его длина. Так, отношение длины гребня к длине тибиотарзуса составляет 0.23 для *Jynx torquilla*, 0.33 - для *Colaptes auratus*, 0.32 - для *Melanerpes erythrocephalus*, 0.37 - для *Picus viridis*, 0.38 - для *Dryocopus martius*, 0.33 - для *Picoides trydactylus*.

Пателлярный гребень (*cr. patellaris*) у *Jynx* располагается перпендикулярно плоскости краниальной поверхности тибиотарзуса, он практически не выступает над сочленовой поверхностью для бедра. В то же время у всех дятлов (включая *Colaptes*) этот гребень отклонен проксимально и заметно выступает над сочленовой поверхностью. Сильнее всего этот эффект выражен у *Picus*. Отношение высоты пателлярного гребня к длине тибиотарзуса равно 0.025 для *Jynx torquilla*, 0.047 - для *Colaptes auratus*, 0.053 - для *Melanerpes erythrocephalus*, 0.061 - для *M. carolinus*, 0.060 - для *Sphyrapicus varius*, 0.073 - для *Picus viridis*, 0.058 - для *Dryocopus martius*, 0.061 - для *D. pileatus*, 0.062 - для *Picoides trydactylus*.

В целом, тибиотарзус дятлов короче, чем у нелазающих или связанных образом жизни с водой птиц (Richardson, 1942; Zeffe et al., 2003). При этом у вертишейки он значительно длиннее, чем у дятлов; у *Colaptes* тибиотарзус самый длинный среди всех дятлов. Самый короткий тибиотарзус у *Picoides*, а также у *Picus* и *Dryocopus* (Spring, 1965; Rüger, 1972; Zeffe et al., 2003).

Тарзометатарзус очень слабо различается у разных видов дятловых. Для *Jynx* и *Colaptes* характерно наличие достаточно округлого добавочного блока IV пальца. Собственно блок IV пальца отставлен несколько латеральнее, чем у лазающих дятлов, к тому же суставная поверхность у лазающих дятлов имеет более продолговатую форму, так что ее передний край выходит на дистальную поверхность блока. У *Dendrocopos* добавочный блок IV пальца вытянут дистально и не закруглен (рис. 3).

Тарзометатарзус дятлов укорочен, по сравнению с нелазающими видами, но также короток и по сравнению с тарзометатарзусом пищухи. У вертишейки он самый длинный, анаиболее короткий - у *Picoides* (Richardson, 1942; Rüger, 1972). Стоит, однако, отметить, что, по сравнению с другими элементами задней конечности, тарзометатарзус дятлов подвергся значительно меньшему укорочению (Richardson, 1942; Zeffe et al., 2003).

В целом задняя конечность дятлов сильно укорочена, при этом укорочение достигается, в основном, за счет тибиотарзуса, а бедро и особенно тарзометатарзус остаются довольно длинными. По сравнению с *Corvus*, тибиотарзус *Dendrocopos* короче на 22.4%, в то время как тарзометатарзус - лишь на 16.6 (Richardson, 1942). I и III пальцы дят-

лов также очень короткие, в сравнении с таковыми нелазающих птиц, но IV палец даже несколько удлинен, хотя и не так сильно, как у пищухи или древолазовых (*Dendrocolaptidae*). Дистальные фаланги пальцев также короткие (Richardson, 1942).

Мускулатура

В целом, у дятлов очень хорошо развиты мускулы, складывающие заднюю конечность (рис. 4, 5), что впервые отметил еще Штольпе (1932). В бедренном отделе наиболее сильно развиты протракторы бедра.

M. iliotalialis cranialis начинается двумя головками. Степень развития передней можно охарактеризовать числом последних грудных позвонков, от остистых отростков которых отходит указанная головка. Это число равно 3 у специализированных дятлов, 2,5 у *Colaptes*, 2 у зеленого дятла или 1,5 у вертишейки. Задняя головка начинается мускульными волокнами на вентральном крае дорсальной подвздошной ямы. Часть волокон отходит от вентрального края краниального расширения сг. *iliaca dorsalis*. У нелазающих форм (*Jynx*, *Colaptes*, *Picus*) отсутствует собственный начальный апоневроз передней головки, мускульные волокна отходят от фасции, связанной с *m. rhomboideus profundus*, прочно сросшейся с апоневрозом, соединяющим передний край дорсального подвздошного гребня с ОСТИСТЫМИ отростками передних грудных позвонков. Задняя головка у неспециализированных форм начинается на вентральном крае передней расширенной части сг. *Shaca dorsalis*, не распространяясь вдоль кранио-вентрального края подвздошной кости. Такая ситуация, по-видимому, обычна для дятлов, так как Свирчевски (Swierczewski, 1977) обнаружил ее у большого количества родов, за исключением самых специализированных, таких как *Campephilus*, *Picoides* или *Dendrocopos*. С другой стороны, этот признак, используемый для построения филогении, по-видимому, не является сколько-нибудь значимым, поскольку разная ситуация наблюдается для *D. pileatus* и *D. martius* (Swierczewski, Raikow, 1981; наши данные).

Волокна *m. iliotalialis cranialis* оканчиваются непосредственно на медиальной части патellarного гребня и на переднем кнемиальном гребне. У специализированных видов (*Picoides* spp., *Dendrocopos* spp., *Dryocopus martius*) часть волокон крепится к конечному сухожилию *m. femorotalialis intemus* (Swierczewski, 1977; наши данные).

У дятлов отсутствует ацетабулярная порция *m. iliotalialis lateralis*. Преацетабулярная порция сильно развита у лазающих дятлов (*Dryocopus*, *Dendrocopos* и *Picoides*), в то время как у вертишейки, *Colaptes* и *Picus* сильно развита постацетабулярная порция. Она даже закрывает собой место от-

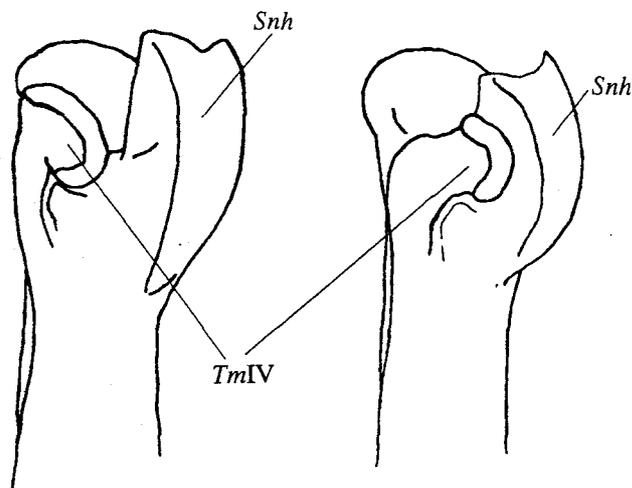


Рис. 3. Дистальная часть тарзометатарзуса золотого (*Colaptes auratus*; справа) и черного дятлов (*Dryocopus martius*; слева) латерально.

хождения *m. iliofibularis*, а у вертишейки и *Colaptes* также превосходит по размерам преацетабулярную порцию.

Бедренно-большеберцовые и подвздошно-вертельные мышцы типичны для птиц и хорошо развиты. *M. iliofemoralis intemus* у дятлов рудиментарен, но довольно хорошо развит у вертишейки. Мы не обнаружили его у белоспинного дятла.

M. iliofibularis у наземных дятлов отходит от 3/4 сг. *iliaca dorsolateralis*, у остальных изученных нами видов - от 2/3. У вертишейки этот гребень связан с отхождением волокон мускула, и его каудальный край совпадает с каудальным краем места отхождения *m. iliofibularis*. Исследования внутривидовой изменчивости мускулатуры *Colaptes* (Berman et al., 1998) показали, что только приблизительно у трети особей этот мускул разделен на две головки, причем зачастую такое состояние может наблюдаться только на одной стороне.

У дятлов и других лазающих птиц конечное сухожилие этого мускула крепится на малой берцовой кости дистальнее обычного, например, у *Dendrocopos*, по данным Ричардсона (1942), - на 50% дистальнее, чем у *Corvus*. Мы не обнаружили различий по этому признаку между различными дятлами, в то время как у вертишейки конечное сухожилие крепилось на 45% проксимальнее.

M. fl. cruris lateralis и *m. fl. cruris medialis* хорошо развиты, причем, чем крупнее птица, тем больше относительная масса сгибателей голени (Riiger, 1972). Конечные сухожилия этих мускулов обычно не объединены. Добавочная порция первого (*pars accessoria*) проявляет тенденцию к редукции, полностью отсутствуя у специализированных родов *Dendrocopos*, *Veniliornis*, *Sapheopipo*, *Picoides* и *Sphyrapicus* (Goodge, 1972). Этот при-

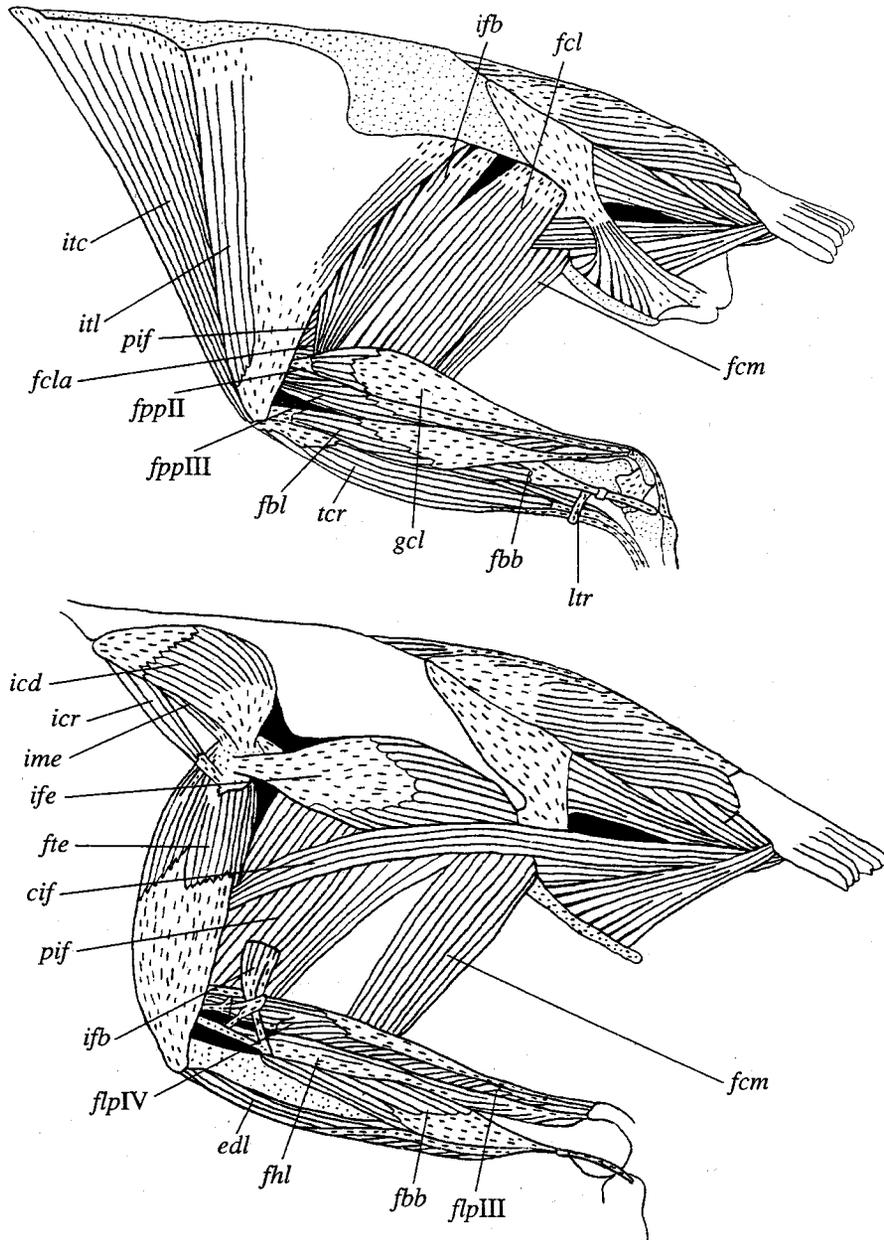


Рис. 4. Мускулатура задней конечности черного дятла (*Dryocopus martius*). Поверхностный (сверху) и глубокий (снизу) слои.

знак долгое время считался надежным критерием разделения дятлов по уровню специализации, и в группу указанных выше родов включался также *Dendrocopos*, однако, Рюгер (Rüger, 1972) проанализировал два экземпляра среднего пестрого дятла и в обоих случаях обнаружил добавочную порцию *m. fl. craris lateralis*. У черного дятла наличие этой порции подвержено внутривидовой изменчивости (Rüger, 1972). У исследованного нами экземпляра желны часть волокон *m. flexor scuris medialis* начиналась от лобковой кости, что ранее считалось характерной чертой семейств *Vucconidae* и *Galbulidae* (Swierczewski, Raikow, 1981).

M. caudofemoralis выглядит типичным для птиц образом. *M. ischiofemoralis* заметно увеличен у дятлов, по сравнению с вертишейкой: область его распространения у дятлов охватывает седалищную мембрану и дорсальную часть лобковой кости, при этом мускул оттесняет медиальный сгибатель голени каудально, а *m. puboischiofemoralis* - вентрально (рис. 2). *M. puboischiofemoralis* может состоять из одной или двух порций у разных видов в пределах одного рода и даже одного вида (Berman et al., 1998), так что применение этого признака для исследования филогении (Swierczewski, Raikow, 1981) выглядит неоправданным.

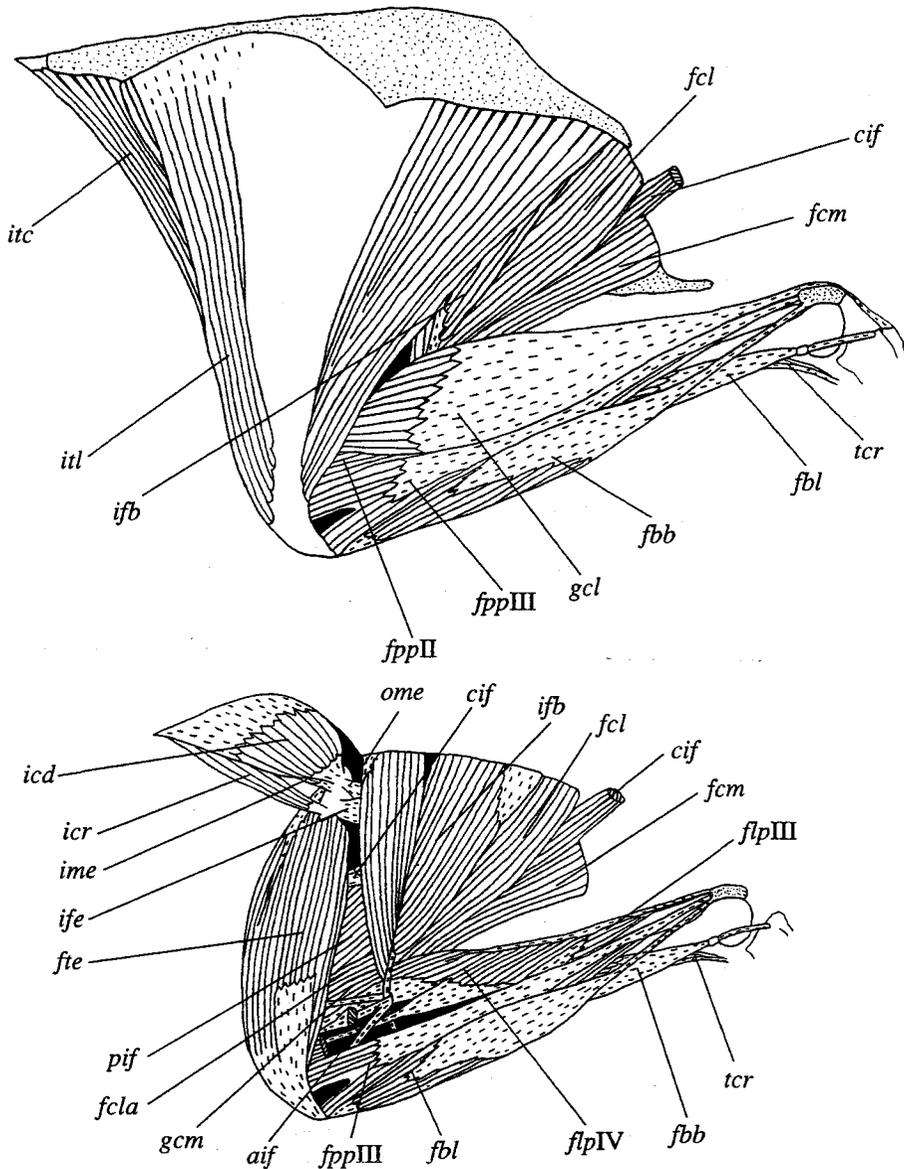


Рис 5. Мускулатура задней конечности золотого дятла (*Colaptes auratus*). Поверхностный (сверху) и глубокий (снизу) слои.

M. obturatorius medialis типичен, *m. obturatorius lateralis* у дятлов представлен только вентральной порцией. Из мускулов бедренного отдела у дятлов отсутствуют *m. ambiens*, *m. iliofemoralis externus* и *m. iliofemoralis*.

Из мускулов голени относительно слабо развит *m. gastrocnemius*, с сильно редуцированной медиальной частью. Глубокие первично вентральные мускулы у дятлов не обнаруживают редукции. Самый сильно развитый из сгибателей, *m. fl. perforans et perforates dig. III*, в некоторых случаях, например, у *Dryocopus*, *Picoides*, *Campophilus* и *Chrysocolaptes* (Swierczewski, 1977; наши данные), может не иметь краниальной головки, и никогда не имеет сухожильной перемычки от *m. fl. perfo-*

rates dig. III. Конечное сухожилие мускула помимо окончания на проксимальном конце 3-й фаланги, имеет связь с проксимальным концом 2-й фаланги; Зиновьев (1999) посчитал указание на это у Бэрта (Burt, 1930) опечаткой, но эта связь обнаружена нами у всех исследованных дятлов. Конечное сухожилие этого мускула формирует единственное длинное сухожильное окостенение в стопе дятлов. Еще одно короткое окостенение в конечном сухожилии мускула имеется на уровне сустава между базальной и второй фалангами III пальца.

Другие сгибатели пальцев у дятлов характеризуются, в основном, необычным для птиц креплением их конечных сухожилий. У *m. fl. perforans et*

perforatus dig. II оно не образует характерной вилочки при креплении. Отсутствие вилочек в конечном сухожилии характерно также и для *m. fl. perforatus dig. IV*. Кроме того, показано, что этот мускул подвержен внутривидовой вариации и может иметь третью добавочную головку (Berman et al., 1998). Конечное сухожилие *m. fl. perforatus dig. III* оканчивается у дятлов на сесамоиде, связанном с медиальным краем базальной фаланги III пальца. Эта косточка проксимально охвачена связкой, соединяющей базальные фаланги III и IV пальцев. Часть этой связки, лежащая медиальнее сесамоида, окостеневаает. Конечное сухожилие *t. fl. perforatus dig. II* оканчивается на сесамовидной косточке, прочно крепящейся с помощью широкой связки к медиальному краю основания базальной фаланги II пальца. Проксимальный край этого сесамоида формирует суставную поверхность вместе с базальной фалангой II пальца, принимая, таким образом, участие в формировании плюсно-фалангового сустава.

У дятлов сильно развит *m. fl. hallucis longus*. Он примыкает изнутри к прободенным сгибателям II и III пальцев, сростается с ними проксимально, начинаясь от подколенной ямки бедренной кости, общего начального подколенного апоневроза (ар. communis popliteus, см. ниже) и отдельной головкой - от латерального надмышцелка бедренной кости. Кроме того, значительная часть мускула начинается от малой берцовой кости. Волокна всех трех головок оканчиваются на внутреннем апоневрозе, переходящем в конечное сухожилие, которое проходит по впадине латеральнее *hypotarsus*, дает перемышку к длинному сгибателю пальцев и оканчивается на когтевых фалангах I, II и IV пальцев (рис. 1). Первой от общего ствола отходит ветвь к IV пальцу, а затем - к I. Ветвь, идущая ко II пальцу, проходит через сухожильную петлю между медиальными блоками *tarsometatarsus* и имеет два окостенения, лежащих на уровне плюсно-фалангового сустава и сустава между 1-й и 2-й фалангами. В конечном сухожилии этого мускула у *Colaptes* присутствует лишь одно очень короткое окостенение дистальнее сустава между 1-ой и 2-ой фалангами II пальца.

M. fl. digitorum longus сгибает у дятлов только III палец и в связи с этим развит слабо. Конечное сухожилие имеет в своем составе два окостеневающих участка на уровне суставов между 1-й, 2-й и 3-й фалангами. У *Colaptes* этих окостенений нет. Следует отметить также, что у вертишейки есть лишь одно слабо выраженное окостенение в стопе: в конечном сухожилии *m. fl. perforans et perforatus digiti III*.

M. plantaris типичен по своему строению, *m. popliteus* отсутствует.

Из дорсальной мускулатуры голени *m. fibularis longus* имеет только короткую ветвь конечного

сухожилия, оканчивающуюся на тиббиальном хряще, и, таким образом, не участвует в сгибании III пальца. Этот мускул очень сильно развит у *Colaptes*: его брюшко занимает почти три четверти длины тиббиотарзуса, при этом начальный и конечный апоневрозы развиты очень слабо. Напротив, у черного и, в особенности, у белоспинного дятлов начальный подстилающий и конечный поверхностные апоневрозы развиты в этом мускуле очень сильно, в то время как мускульные волокна простираются лишь на половину или на треть длины тиббиотарзуса, соответственно. *M. fibularis brevis* у нелазающих дятлов и вертишейки развит значительно слабее, чем у лазающих дятлов, область его отхождения в этом случае не распространяется на переднюю и латеральную поверхности тиббиотарзуса.

M. tibialis cranialis сильно развит у дятлов. Начальное сухожилие бедренной головки формирует сесамоид. Длина поперечной связки (*lig. transversum*), прижимающей конечное сухожилие мускула к дистальной части голени, различается у лазающих и нелазающих видов (Richardson, 1942). У исследованных нами дятлов отношение длины *lig. transversum* к длине *tibiotarsus* было равно 0.14 и 0.13 для *Dryocopus* и *Dendrocopos* соответственно, для *Colaptes* эта величина была в 2 раза меньше и равнялась 0.06, а для вертишейки - 0.05. Отношение расстояния от проксимального края *tarsometatarsus* до места крепления на нем конечного сухожилия *m. tibialis cranialis* к длине *tarsometatarsus* составляло 0.36 и 0.37 для *Dryocopus* и *Dendrocopos* соответственно и 0.33 для *Colaptes*. Для зеленого дятла это соотношение равно 0.22, для вертишейки - 0.14.

M. ext. digitorum longus хорошо развит у дятлов. Для него характерно крепление конечного сухожилия только к когтевым фалангам (Swierczewski, 1977; наши данные).

Мускулатура стопы дятлов очень бедна. От характерного для птиц набора из 8 мускулов здесь сохраняется лишь 3 полноценных. *M. abd. digiti IV* практически лишен мускульных волокон. Довольно сильно развиты лишь мускулы, связанные с I пальцем: *m. ext. hallucis longus* и *m. flexor hallucis brevis*. *M. ext. digiti III* развит слабо. *M. lumbricalis* практически полностью редуцирован (Swierczewski, 1977, наши данные).

Связочный и апоневротический аппарат

В целом связочный аппарат суставов задней конечности у дятлов не отличается от типичного для птиц (Baumel et al., 1993; Зиновьев, 1999). Однако в коленном суставе золотого дятла (*Colaptes*) была обнаружена дополнительная связка. Она представляет собой ветвь *lig. transversum ge-*

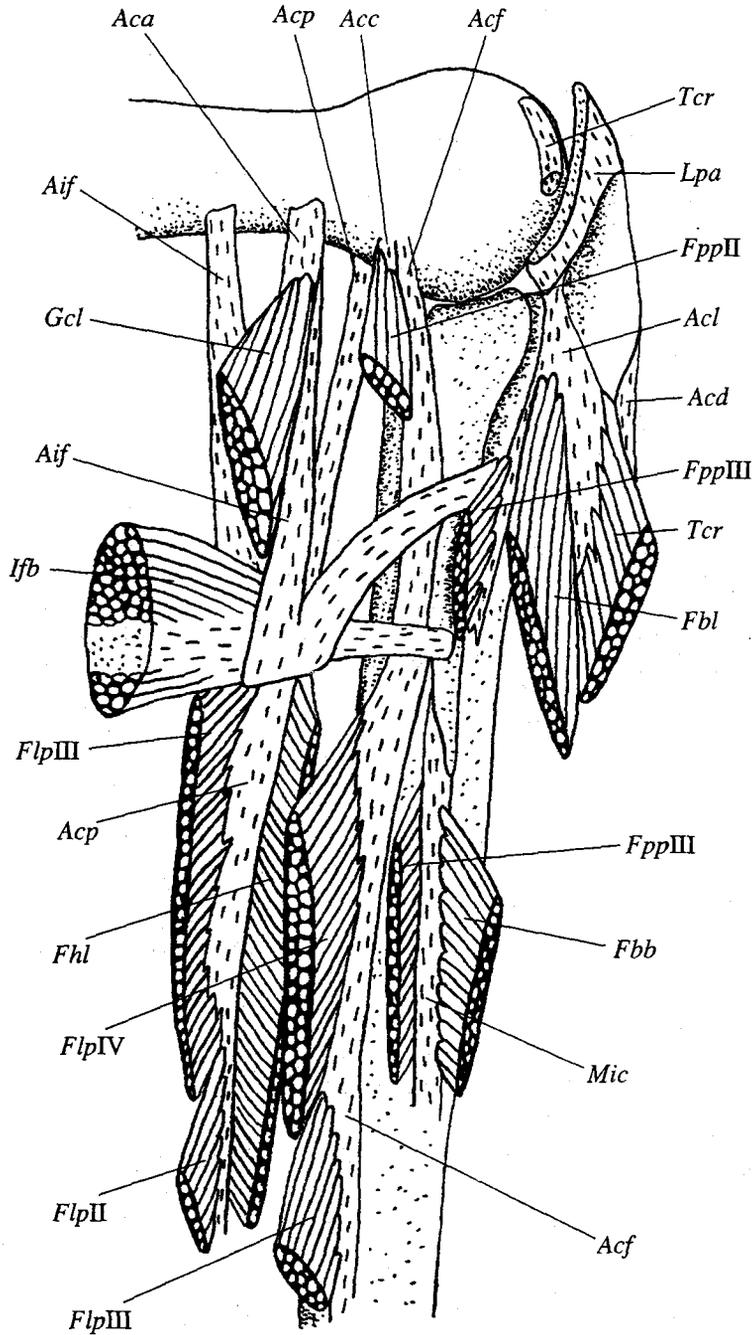


Рис. 6. Общие начальные апоневрозы голени и отходящие от них мускулы зеленого дятла (*Picus viridis*).

pus, отходящую от ее медиального края и крепящуюся на латеральной стенке sulcus intercondylaris.

Зиновьевым (2003) было предложено рассматривать систему общих начальных апоневрозов мышц голени как ключевой объект миологии задних конечностей птиц. В условиях дефицита пространства (в связи с необходимостью проксимального смещения брюшек мускулов голени) и необходимости максимально эффективно рас-

пределить нагрузки структура общих начальных апоневрозов и, главное, начинающихся от них мышц должна четко отражать характер использования птицей дистальных элементов конечности (Зиновьев, 2003).

Общий начальный апоневроз петли (ар. communis ansae; рис. 6) у дятлов служит лишь местом отхождения волокон *m. gastrocnemius pars lateralis* и не связан с волокнами *m. fl. perforans et perforatus*

dig. II. Зиновьев (2003) не упоминает об отсутствии этой связи у каких-либо птиц.

Общий коллатеральный начальный апоневроз (ар. с. collateralis) у дятлов развит слабо, от него начинаются только волокна m. fl. perforans et perforatus dig. II. Волокна m. flexor perforans et perforatus dig. III не начинаются от этого апоневроза, что также не характерно для птиц (Зиновьев, 2003).

Общий подколенный начальный апоневроз (ар. с. poplitea) у дятлов служит, главным образом, местом отхождения волокон медиальной головки m. fl. perforatus dig. III и m. fl. hallucis longus, а дистальнее - m. fl. perforatus dig. II. Характерного для птиц (Зиновьев, 2003) отхождения от этого апоневроза волокон m. fl. perforatus dig. IV у дятлов не наблюдается.

Общий фибулярный начальный апоневроз (ар. с. fibularis) у дятлов служит местом отхождения латеральной головки m. fl. perforatus dig. IV и латеральной головки m. fl. perforatus dig. III. Зиновьев (2003) указывает на отсутствие у дятлообразных связи этого апоневроза с m. fl. perforatus dig. III, но также - на отхождение от него дистальных волокон m. fl. hallucis longus. Однако Бэрт (Burt, 1930) сообщает об отхождении латеральной головки m. fl. perforatus dig. III от общего апоневроза с латеральной головкой m. fl. perforatus dig. IV, что соответствует нашим данным. Дистальные же волокна m. fl. hallucis longus отходят у дятлов от membrana interossea cruris.

Общий латеральный начальный апоневроз (ар. с. lateralis) у дятлов сильно редуцирован и всегда служит местом отхождения только волокон m. fibularis longus. Характерное для многих птиц (Зиновьев, 2003) отхождение от этого апоневроза волокон m. tibialis cranialis не обнаружено нами у *Colaptes*, *Picus* и *Dendrocopos*. Отхождение от этого апоневроза волокон m. fl. perforans et perforatus dig. III (также характерное для большинства птиц) не было обнаружено у *Dryocopus*. М. fibularis brevis и m. ext. digitorum longus начинаются на этом апоневрозе только у вертишейки (как и у большинства других птиц), в то время как у дятлов эти мускулы и апоневроз не связаны.

Общий дорсальный начальный апоневроз (ар. с. dorsalis) типичен, служит местом отхождения волокон m. gastrocnemius pars medialis, m. ext. digitorum longus и m. tibialis cranialis.

ОБСУЖДЕНИЕ

Интерпретация морфологических особенностей

Различные роды и даже виды дятлов используют древолазание отнюдь не в равной мере. Так, исследованные нами зеленый и золотой дятлы собирают корм почти исключительно вне стволов деревьев, питаются, в основном, муравьями. Однако такие "наземные" формы не могут считаться

исходным для дятлов типом и представляют собой, по-видимому, вторично перешедшие к наземному образу жизни формы (Short, 1971). Поэтому большой интерес представляет рассмотрение дятлов как птиц, приспособленных к древолазанию или вторично от него отказавшихся.

Древолазание первоначально, по-видимому, связано с передвижением в кронах деревьев: доставшаяся дятлам от предков зигодактильная лапа, несомненно, является адаптацией к обхватыванию ветвей (Bock, Miller, 1959). Как показал Норберг (Norberg, 1981), передвижение вверх по стволу (или вдоль ствола) с последующим планированием к основанию ствола следующего дерева оказывается энергетически более выгодным, чем спускание вдоль ствола и взлет на вершину ствола следующего дерева. Вероятно, именно поэтому почти все птицы, использующие древолазание, за исключением поползней (*Sitta* spp.) и небольшого количества других форм, не использующих хвост как опору при лазании, имеют, в целом, сходный с дятлами экологический тип. Норберг (Norberg, 1981) показал, что использование хвоста в качестве опоры при лазании дает очевидные преимущества именно влезущей вверх по стволу птице. Дятлы, несомненно, могут спускаться хвостом вниз. При этом (наши наблюдения за белоспინным дятлом) они сначала отпускают хвост от ствола, разгибают ноги и ставят хвост на новое место ниже; затем отпускают лапы, опускают их вниз и цепляются за новое место на коре. Однако ввиду относительной редкости таких движений считать их хоть сколько-нибудь основным типом локомоции дятлов нельзя.

Прежде чем обсуждать морфофункциональные особенности задней конечности дятлов, необходимо отметить один факт, на который не обращали внимания предыдущие исследователи. Бедренный отдел ноги у дятлов не отделен от тазовища, а слой кожи переходит с бедра на брюхо, не образуя внутри от бедра кожного кармана. Таким образом, свободными оказываются только голень и стопа. В полной мере описанное состояние наблюдалось у изученных нами представителей родов *Dendrocopos* и *Picoides*. У зеленого дятла и *Colaptes* кожа также не покрывает внутреннюю поверхность бедра, однако имеется кожная складка (она сильнее выражена у *Colaptes*), и, таким образом, бедро свободно примерно на 10% от длины бедренной кости. У вертишейки бедро свободно примерно на 20% (как обычно у птиц). Указанная особенность отражает крайне слабую подвижность бедра, что необходимо иметь в виду, анализируя развитие мускулатуры бедренного отдела.

Особенности строения мускулов, складывающих конечность

Ранее отмечалось, что наибольшего развития у дятлов достигают мускулы, складывающие заднюю конечность (Stolpe, 1932; Bock, 1999). Необходимость значительного развития складывающих мускулов можно объяснить с двух позиций. Во-первых, они должны противодействовать силе тяжести, стремящейся оттолкнуть птицу от ствола, хвост обеспечивает противодействие компоненту гравитационной силы, направленному вдоль него (Bock, 1999). Во-вторых, сгибание задней конечности оказывается энергетически выгодным, поскольку позволяет приблизить центр масс к стволу, что уменьшает синус угла, образованного хвостом по отношению к вертикали, и, таким образом, отталкивающий компонент силы тяжести. Уменьшение синуса упомянутого угла может быть обеспечено также увеличением расстояния между точками соприкосновения хвоста и лап со стволом, поэтому такого же эффекта можно добиться путем увеличения длины хвоста, что реализуется у пищухи (*Certhia familiaris*), относительная длина хвоста которой значительно больше, чем у дятлов (Norberg, 1986). В то же время, долбление подразумевает необходимость расположения тела на некотором расстоянии от ствола, так что наклон хвоста и, соответственно, отталкивающий компонент гравитационной силы оказываются существенно большими. Как следствие мы видим у дятлов более короткий хвост, но значительно более сильные, чем у пищухи, ноги (Norberg, 1986).

Традиционно основными протракторами бедра у птиц считаются *m. iliotibialis cranialis* (Cracraft, 1971), а также *m. iliotibialis lateralis pars preacetabularis* (Зиновьев, 1999). Эти мускулы значительно лучше развиты у лазающих дятлов, чем у *Colaptes* и *Picus*. Первый из названных мускулов имеет более расширенную область отхождения, чем у вертишейки, распространяясь на три против полутора у вертишейки (Goodge, 1972) последних свободных грудных позвонка. Расширение области отхождения этого мускула характерно также для пищухи (Moreno, 1991). Крепление части мускула к *m. femorotibialis internus*, по-видимому, связано с увеличением числа мускульных волокон, входящих в состав брюшка *m. iliotibialis cranialis*. У *Colaptes* и *Picus*, ведущих, в основном, наземный образ жизни, область отхождения портняжной мышцы относительно сужена, отсутствует начальный апоневроз, а более узкое мускульное брюшко не распространяет свою зону крепления на внутреннюю бедренно-большеберцовую мышцу.

Другой функцией указанных мускулов является контроль наклона тела по направлению к стволу относительно неподвижного бедра (такая неподвижность может быть обеспечена при фикса-

ции коленного сустава с помощью сгибателей голени). Показано, что активно использующий долбление *Picoides* при ударах поворачивает тело вперед, при этом таз вращается вокруг неподвижной головки бедра (Spring, 1965). Таким образом, энергия удара создается движением всего тела, а не только шеи, как у менее специализированного *Sphyrapicus*. Очевидно, что сильное развитие *m. iliotibialis cranialis* и *m. iliotibialis lateralis p. preacetabularis* позволяет наносить более сильные удары. С другой стороны, поворот вперед всего тела осуществляется птицей и при перемещении вверх по стволу. При рывке ногами, который должен переместить тело вверх по стволу, последнее стремится отклониться назад, так что оказывается выгодным его более близкое исходное положение по отношению к стволу дерева, чтобы уменьшить отталкивающий компонент силы тяжести (Norberg, 1986). Из рисунков, приводимых Спрингом (Spring, 1965; fig. 7, 8), нельзя точно понять, в какой момент осуществляется отталкивание у дятлов, однако совершенно ясно, что у пищухи (Norberg, 1986) рывок происходит в конце движения поворота туловища вперед, когда тело максимально приближено к стволу.

Сгибателями коленного сустава служат *m. iliobifibularis*, *m. fl. cruris medialis* и *m. fl. cruris lateralis*. Ричардсон (Richardson, 1942) показал, что у лазающих по стволам птиц конечное сухожилие двуглавой мышцы отнесено от коленного сустава существенно дистальнее (за счет удлинения сухожильной петли); таким образом, удлиняется плечо силы, стремящейся согнуть коленный сустав, и повышается эффективность работы мускула. Добавочная порция полусухожильной мышцы у дятлов проявляет тенденцию к редукции вплоть до полного исчезновения у специализированных в лазании видов. Тенденция к редукции этого мускула наблюдается и у когтелазящих *Dendrocopidae* и *Certhiidae* (Moreno, 1991; McKittrick, 1993), где она развита значительно слабее основной порции. Отсутствие крепления на бедре повышает эффективность сгибания коленного сустава, поскольку сила, возникающая при сокращении волокон основной порции, полностью передается на тибиятарзус через конечное сухожилие полуперепончатой мышцы.

Основным дорсальным сгибателем интертарзального сустава является *m. tibialis cranialis*. Еще Штольпе (1932) обращал внимание на сильное развитие передней большеберцовой мышцы у дятлов. Особое значение имеет также удлинение *lig. transversum*, которая у *Dendrocopos* на 64% длиннее, чем у *Corvus* (Richardson, 1942). Благодаря этому конечное сухожилие *m. tibialis cranialis* отодвинуто от интертарзального сустава в два раза дальше у *Dendrocopos*, чем у *Corvus* (там же). При более дистальном креплении удлиняется плечо прилагаемой мускулом силы, что делает

работу мускула более эффективной. Отношение длины *lig. transversum* к длине *tibiotarsus* у *Colaptes* в 2 раза меньше, чем у лазающих по стволам *Dryocopus* и *Dendrocopos*. Было показано (Zeffler, Norberg, 2003), что дистанция до места крепления конечного сухожилия на цевке, в целом, увеличивается с увеличением размеров птицы, и рычаг, таким образом, увеличивается с ростом массы тела. С другой стороны, у лазающих видов (Zeffler, Norberg, 2003) этот рычаг увеличен, независимо от размера птицы. У дятлов отношение расстояния между проксимальным краем тарзометатарзуса и точкой крепления конечного сухожилия *t. tibialis cranialis* к длине кости равно 0.22 - 0.37, будучи наименьшим у зеленого дятла. У вертишейки это значение равно 0.14. Кроме того, у вертишейки и *Colaptes* бугорок для крепления *lig. transversum* существенно ниже.

Характерное для дятловых окостенение в начальном сухожилии бедренной головки известно также для сов и древолазов (Зиновьев, 1999). Возникновение такого окостенения всегда связано с повышенными нагрузками на дорсальное сгибание интертарзального сустава и, как следствие, с необходимостью усилить *m. tibialis cranialis*.

Значительное развитие *m. tibialis cranialis* у дятлов возможно благодаря тому, что краниальный кнемиальный гребень отклоняется латерально. Вследствие этого мускул не оказывается зажатым между кнемиальными гребнями тибия-тарзуса, и появляется возможность увеличения его объема и массы. У вертишейки и *Colaptes*, практически не лазающих по стволам, краниальный кнемиальный гребень не отклонен. Этому способствует также проксимальное выгибание пателлярного гребня у всех дятлов. Сыч (1999) посчитал увеличение в краниальном направлении выступа *crista cnemialis cranialis* средством более проксимального размещения брюшек начинающихся от него мышц, в результате чего должен уменьшаться момент инерции. Однако у всех изученных дятлов волокна *m. tibialis cranialis* тянутся почти на всем протяжении тибия-тарзуса, независимо от степени развитости кнемиального гребня, поэтому проксимальное удлинение гребней тибия-тарзуса, скорее всего, связано с необходимостью увеличить массу дорсальных сгибателей цевки.

Сильное развитие длинного сгибателя I пальца у дятлов привлекало большое внимание исследователей (Olson, 1983; Raikow, Scaft, 1983) и было использовано для филогенетических выводов (Maug et al., 2003). У дятлов сильно расширена область отхождения волокон этого мускула. Вероятно, это связано с возрастанием приходящихся на него нагрузок вследствие перехода части функции длинного сгибателя пальцев на *m. fl. hallucis longus* (Olson, 1983). У древолазов, основным сгибателем передних пальцев у которых служит

m. fl. digitorum longus, именно этот мускул развит очень сильно, а *m. fl. hallucis longus* редуцирован (Raikow, 1994).

Особенности строения других мускулов задней конечности и связанные с ними черты в строении скелета

Необходимо отметить общее слабое развитие разгибателей. У *m. femorotibialis externus* исчезает характерная для большинства птиц дистальная порция. Постацетабулярная порция *m. iliotibialis lateralis*, участвующая в разгибании коленного сустава, имеет тенденцию к редукции в ряду *Colaptes-Dryocopus-Dendrocopos*. Она редуцирована также у пищухи и древолазов (Moreno, 1991; Raikow, 1994). *M. gastrocnemius* также сильно редуцирован. Его относительная масса в два раза меньше у лазающих видов (Richardson, 1942), а медиальная порция практически лишена мускульных волокон, что отмечено и для древолазов (Raikow, 1994).

M. fibularis longus у дятлов имеет только короткую ветвь и, таким образом, не помогает *m. fl. perforatus dig. III* пальца сгибать его плюсно-фаланговый сустав, который в ответственной позе лазания распрямлен и проявляет тенденцию к редукции в ряду *Colaptes-Dryocopus-Dendrocopos*, будучи очень хорошо развитым у *Colaptes*. Зиновьев (1999) отмечает, что в пределах класса этот мускул хорошо развит у активно ходящих или бегающих птиц.

M. fibularis brevis сильнее развит у лазающих дятлов. Морэно (Moreno, 1990) указывает также на значительное развитие этого мускула у *Certhia* и подвешивающихся воробьиных. В последнее время утвердилась гипотеза о его пролирующей функции на цевку, способствующем натяжению связок интертарзального сустава и его стабилизации (Зиновьев, 1999). Зиновьев (1999) предполагает, что стабилизация интертарзального сустава необходима при увеличении нагрузок на разгибание у подвешивающихся птиц. Это, должно быть, в равной степени применимо и к дятлам, также испытывающим значительные нагрузки на разгибание. Для птиц характерно отхождение волокон этого мускула от общего латерального начального апоневроза (Зиновьев, 2003). Такое, по-видимому, предковое состояние среди изученных дятлов реализуется только у вертишейки.

Мы уже отмечали значение поворота IV пальца у дятлов. Подробное описание мускулатуры и связок, вовлеченных в управление IV пальцем, приведено у Штейнбахера (Steinbacher, 1935). Мы остановимся на различиях у лазающих и нелазающих форм. Поворот четвертого пальца вперед обеспечивается действием *m. fl. perforatus dig. IV*. Сухожилие этого мускула подходит к базальной фаланге переднемедиально, чему способствует

огибание им спереди добавочного блока IV пальца и прохождение через специальную выемку на дистальном конце этого блока (рис. 1). У лазающих дятлов добавочный блок вытянут в дистальном направлении, позволяя тянуть вперед IV палец более эффективно. Соответственно, сам блок и мышелок направлены более переднемедиально (рис. 3), обеспечивая приведение IV пальца к продольной оси лапы. У *Colaptes* мышелок направлен латерально и несколько назад, так что IV палец не может быть расположен под острым углом по отношению к передним пальцам. Бок и Миллер (Bock, Miller, 1959) указывают, что при сидении на стволе дерева IV палец у *Colaptes* направлен назад, как это типично для обладателей зигодактильной стопы. Кроме того, суставная поверхность базальной фаланги IV пальца ориентирована более горизонтально у лазающих видов (рис. 7), позволяя пальцу не только сгибаться, но и двигаться в горизонтальной плоскости.

Заслуживает внимания наличие большого количества окостенений в стопе дятлов при отсутствии их у вертишейки. Большое количество окостенений в конечных сухожилиях мышц голени было обнаружено у древолазов (*Dendrocolaptidae*), также приспособленных к когтелазанию (Bledsoe et al., 1993). Сесамоиды в конечных сухожилиях *m. fl. perforatus dig. II* и *m. fl. perforatus dig. III*, очевидно, присутствуют для увеличения эффективности сгибания проксимальных фаланг, соответственно II и III пальцев, поскольку позволяют увеличить плечо силы. Это важно, поскольку межфаланговые суставы при сидении на стволе оказываются выпрямленными, и сухожилия при натяжении не отдаляются от осей контролируемых суставов. Зиновьев (1999) полагает, что ту же функцию выполняют и окостенения в конечных сухожилиях *m. flexor digitorum longus*, а в нашем случае, по-видимому, то же справедливо и в отношении веточки ко II пальцу, посылаемой *m. flexor hallucis longus*. Эффективное сгибание передних пальцев необходимо при осуществлении рывка. Кроме того, длинные окостенения в конечных сухожилиях сгибателей пальцев, не способные к растяжению, в отличие от сухожилий, по-видимому, позволяют повысить напряжение при передаче силы на дистальные фаланги. *Colaptes*, значительно реже перемещающийся по вертикальным стволам, имеет в составе конечных сухожилий сгибателей пальцев меньшее количество окостенений.

Необходимо отметить значительное укорочение преацетабулярной части подвздошной кости. Очевидно, что с этим укорочением уменьшается площадь *ala preacetabularis ilii*, от которой берут начало пронирующие конечность подвздошно-вертельные мышцы. Преацетабулярная часть *ilium* имеет значительную длину у большинства птиц; у дятлов (особенно специализированных), древесных удонов (*Phoeniculidae*, *Coraciiformes*),

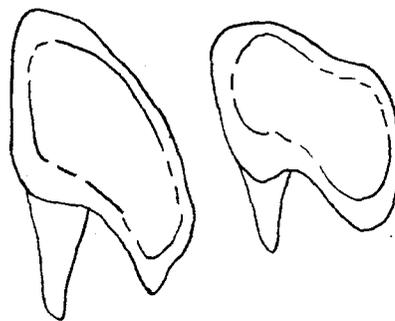


Рис. 7. Проксимальная суставная поверхность базальной фаланги IV пальца золотого дятла (*Colaptes auratus*) справа и черного дятла (*Dryocopus martius*) слева. Схема.

американских *Margarornis* (*Furnariidae*, *Passeriformes*) - то есть у лазающих птиц - она укорочена. При этом у *Margarornis* и древесных удонов *ala preacetabularis ilii* еще и заметно сужена. Такое сужение, несомненно, отражает меньшую массу, в первую очередь, *m. ilirotrochantericus caudalis*. У птицы преацетабулярная порция тоже укорочена. Таким образом, остается признать, что при лазании по вертикальным стволам необходимость пронации конечности оказывается меньшей. В пользу такого заключения также говорит факт значительного расширения области отхождения *m. ischiofemoralis* (рис. 2), который, несомненно, должен играть значительную роль в супинации бедра. Учитывая достаточно широкую постановку конечностей взбирающегося по стволу дятла, можно предположить, что рывок включает в себя движение супинации.

Пропорции отдельных элементов конечностей

Для дятлов, как и для других лазающих птиц, характерна укороченная задняя конечность (Richardson, 1942; Zeffert et al., 2003). Спринг (Spring, 1965) предположил, что короткая конечность может быть адаптацией к более эффективному долблению. Укорочение, в основном, достигается за счет сокращения длины *tibiotarsus* (по сравнению с *Corvus tibiotarsus Dendrocopos* короче на 22.4%, в то время как тарзометатарзус - лишь на 16.6 (Richardson, 1942)). Укорочение *tibiotarsus* (как элемента задней конечности, способствующего отнесению стопы назад) позволяет в согнутом положении ноги вынести стопу максимально вверх по стволу, что является более выгодной позицией при когтелазании. С другой стороны, укорочение *tibiotarsus* сильно уменьшает момент силы, приложенной к когтям в месте их соприкосновения с корой по отношению к оси коленного сустава (рис. 8). Укорочение бедра и тарзометатарзуса почти не влияет на изменение моментов, когда птица сидит на стволе (Norberg, 1979). Норберг (Norberg, 1979) также показала

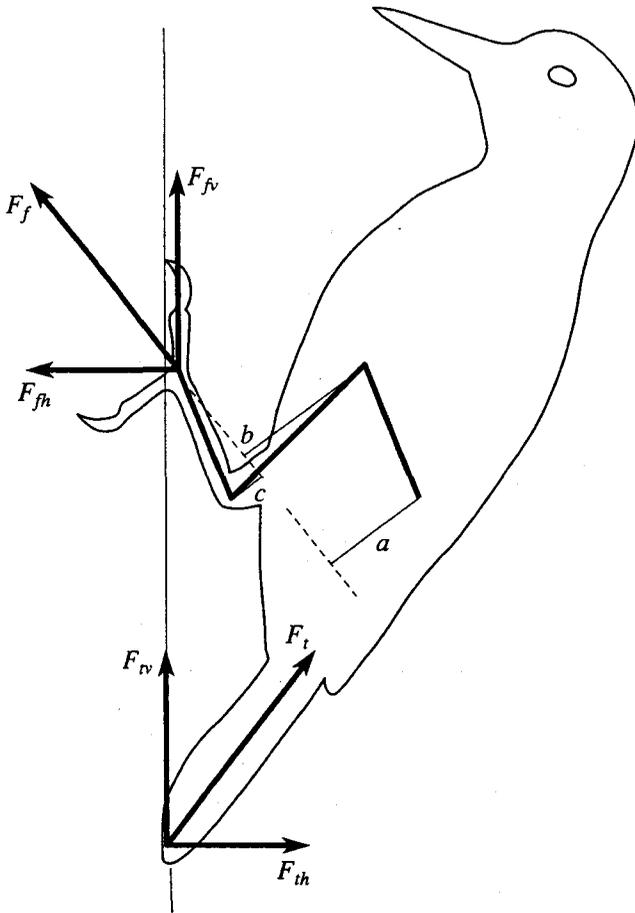


Рис. 8. Дятел на стволе дерева. F_t —сила реакции ствола, прилагаемая к хвосту; F_{tv} и F_{th} — ее вертикальная и горизонтальная компоненты соответственно; F_f — сила реакции ствола, прилагаемая к лапе; точка ее приложения схематично показана в основании пальцев. F_{fv} и F_{fh} — ее вертикальная и горизонтальная компоненты, соответственно. a , b и c — плечи силы F_f относительно осей тазобедренного, коленного и интертарзального суставов, соответственно. Укорочение тибіотарзуса заметно влияет на уменьшение момента bF_f

геометрически, что сильнее всего на укорочение шага влияет укорочение тарзометатарзуса, поэтому лазящим птицам оказывается выгодно иметь относительно длинный тарзометатарзус

Ричардсон (Richardson, 1942) отмечал относительное укорочение I и III пальцев у дятлов при относительном удлинении IV (что также наблюдается и у древолазов (Rüdge, Raikow, 1992)), высказывая предположение, что эти изменения могут быть связаны с адаптацией к когтелазанию, но не объясняя причины этих изменений. Вероятно, длинные пальцы имеют преимущество при обхватывании, так как позволяют надежнее ухватить ветвь (Сыч (1999) показал, что среди курообразных ведущие наиболее древесный образ жизни имеют более длинные пальцы). При верти-

кальном передвижении по стволу длинные пальцы оказываются бесполезными, так как фиксация происходит с помощью когтей. Длинный палец будет иметь большую массу, а момент инерции конечности в целом возрастет, поэтому укорочение направленных вперед пальцев у дятлов выглядит логичным. Вероятно, вследствие укорочения передних пальцев, то есть в связи с потерей способности к обхватыванию, дятлы (за исключением *Colaptes*) садятся на горизонтальную ветвь параллельно ей, а не обхватывая ее.

Удлинение IV пальца, по-видимому, связано с тем, что им дятлы обхватывают ствол, обеспечивая, таким образом, эффективное сопротивление опрокидывающей силе (а кроме того, еще и боковую устойчивость тела при наклоне туловища (Bock, Miller, 1959)), сопровождающем боковые удары клювом. Очевидно, что длинный IV палец выгоден, так как позволяет фиксировать тело на более толстых стволах, обхватывая более длинную дугу окружности.

Для птиц, обладающих хватающей лапой, показано наличие удлиненных дистальных фаланг и более коротких проксимальных (Hopson, 2001). Однако для дятлов (и древолазов), по сравнению с пищухой, характерны более короткие дистальные фаланги (Richardson, 1942), что, очевидно, отражает общую для них тенденцию к укорочению пальцев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы наблюдаем ряд различий в строении задней конечности между вертишейкой и мало специализированными к лазанию дятлами, с одной стороны, и между последними (такими, как *Colaptes*, *Picus*) и специализированными к лазанию и долблению формами, с другой. Увеличение объема ряда мускулов-сгибателей сопровождается распространением области их отхождения или крепления на соседние элементы скелета или апоневрозы соседних мускулов. Места крепления некоторых основных сгибателей перемещаются дистальнее. В стопе формируется множество окостенений. В связи с необходимостью стабилизировать интертарзальный сустав у лазящих форм увеличивается объем *m. fibularis brevis*. Увеличение объема *t. tibialis cranialis* связано с отгибанием пателлярного и латерального кнемиального гребней. Особенно сильное развитие мускулов-сгибателей требуется эффективно долбящим дятлам, поскольку им необходимо держать тело дальше от ствола. На лазящих дятлах видно, как им приходится отказываться от зигодактилии, изменяя структуру дистального отдела конечности для обеспечения более эффективного лазания. Добавочный блок IV пальца вытягивается, а суставная поверхность собственно блока распространяется дистально, что позволяет IV пальцу поворачиваться сильнее вперед. Расставленное

положение задних конечностей при сидении на стволе уменьшает необходимость их пронации, в результате чего укорачивается преацетабулярная порция подвздошной кости, служащая местом отхождения пронаторов бедра. Наоборот, область отхождения *m. ischiofemoralis*, основного супинатора бедра, заметно расширяется. Целый ряд морфологических адаптаций сближает дятлов с другими когтелазящими видами, такими как древолазы или пищухи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны Е.Н. Курочкину и К.Б. Герасимову за всестороннюю помощь на различных этапах работы; Е.Н. Курочкину за предоставленную возможность работать с остеологическим материалом и критические замечания по тексту статьи; Л.П. Корзуну за предоставление фиксированных экземпляров птиц; Е.А. Коблику за предоставление экземпляра золотого дятла и А.В. Зиновьеву за помощь в работе с литературой.

Буквенные обозначения к рисункам: *aca* - апо-неврозис comm. ansae; *ace* - ap. comm. collateralis; *acd* - ap. comm. dorsalis; *acf* - ap. comm. fibularis; *acl* - ap. comm. lateralis; *acp* - ap. comm. poplitea; *aif* - ansa m. iliofibularis; *api* - ala preacetabularis ilii; *cdl* - cr. dorsolateralis; *cif* - m. caudoiliofemoralis; *edl* - m. ext. digitorum longus; *fbf* - m. fibularis brevis; *fbl* - m. fibularis longus; *fcl* - m. flexor cruris lateralis; *fcla* - m. fl. cruris lateralis p. accessorius; *fcu* - m. flexor cruris medialis; *fdl* - m. flexor digitorum longus; *fhl* - m. flexor hallucis longus; *flpII* - m. fl. perforatus dig. II; *flpIII* - m. fl. perforatus dig. III; *flpIV* - m. flexor perforatus digiti IV; *fppl* - m. fl. perforans et perforatus dig. II; *fpplIII* - m. fl. perforans et perforatus dig. III; *fte* - m. femorotibialis externus; *gcl-m*. gastrocnemius p. externa; *gcm* - m. gastrocnemius p. media; *icd* - m. ilirotrochantericus caudalis; *icr* - m. ilirotrochantericus cranialis; *ifb* - m. iliofibularis; *ife* - m. ischiofemoralis; *ime* - m. ilirotrochantericus medius; *itc* - m. ilirotibialis cranialis; *itl* - m. ilirotibialis lateralis; *lpa* - lig. patellaris; *ltr* - lig. transversum; *mic* - membrana interossea cruris; *ome* - m. obturatorius medialis; *pif* - m. puoischiofemoralis; *pti* - pr. terminalis ilii; *snh* - добавочный блок IV пальца; *splIII* - сесамойд конечного сухожилия m. flexor perforatus digiti III; *tcr* - m. tibialis cranialis; *tmlV* - блок IV пальца; *vin* - vinculum.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Держинский Ф.Я., Корзун Л.П., 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) / Ред. Hossfeld U. et al. Эволюционная морфология от К. Гегенбауэра до современности. СПб.: Fineday-Press & Urban Fischer Verlag. С. 269-294.

- Зиновьев А.В., 1999. Задняя конечность птиц как орган двуной локомоции // Дис... канд. биол. наук. МГУ. 235с. - 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект миологии задней конечности птиц // Орнитол. Вып. 30. С. 132-135.
- Сыч В.Ф., 1999. Морфология локомоторного аппарата птиц. СПб. - Ульяновск: Изд. Средневолжск. науч. ц. 520 с.
- Askew G.N., Marsh R.L., 2002. Muscle designed for maximum short-term power output: quail flight muscle // J. Exp. Biol. V. 205. P. 2153-2160.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E., Evans H.E. (eds.), 1993. Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. 2nd Edition - Cambridge: Nuttall Ornithol. Club. Publ. № 23. P. 1-779.
- Berman S.L., Addesa J., Hannigan R., Restivo V., Rodrigues J., 1998. Intraspecific variation in the hindlimb musculature of the northern flicker // Condor. V. 100. P. 574-579.
- Bledsoe A.H., Raikow R.J., Glasgow A.G., 1993. Evolution and functional significance of tendon ossification in woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae) // J. Morph. V. 215. P. 289-300.
- Bock W.J., 1999. Functional and evolutionary morphology of woodpeckers // Ostrich. V. 70. P. 23-31.
- Bock W.J., Miller W.deW., 1959. The scansorial foot of woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // Amer. Mus. Novitates. № 1931. P. 1-45.
- Burt W.H., 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers // Univ. Californ. Publ. Zool. V. 32. P. 455-524.
- Cracraft J., 1971. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columbalivia* // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 144. P. 171-268.
- Garrod A.H., 1875. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds // Proc. Zool. Soc. London. 1875. P. 339-348.
- Goode W.R., 1972. Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers // The Auk. V. 89. P. 65-85.
- Höfling E., Alvarenga H.M.F., 2001. Osteology of the shoulder girdle in the Piciformes, Passeriformes and related group of birds // Zool. Anz. V. 240. P. 196-208.
- Hopson J.A., 2001. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight / Eds. Gauthier J., Gall L. F. New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. P. 210-235.
- Irschick D.J., 2002. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity // Integ. and Comp. Biol. V. 42. P. 278-290.
- Johansson U.S., Ericson P.G.P., 2003. Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes sensu Wetmore 1960) // J. Avian Biol. V. 34. P. 185-197.
- Mayr G., Manegold A., Johansson U.S., 2003. Monophyletic groups within "higher land birds" - comparison of morphological and molecular data // J. Zool. Syst. Evol. Research. V. 41. P. 233-248.
- McKittrick M., 1993. Trends in the evolution of hindlimb musculature in aerial-foraging birds // Auk. V. 110. P. 189-206.
- Moreno E., 1990. Form and function of the fibularis brevis muscle in some passerine birds // Ann. Zool. Fennici.

- V. 27. P. 3-9. - 1991. Musculature of the pelvic appendages of the treecreepers (Passeriformes: Certhiidae): myological adaptations for tail-support climbing // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 2456-2460.
- Norberg R. Å., 1981. Why foraging birds in trees should climb and hop upwards rather than downwards // *Ibis*. V. 123. P. 281-288. - 1986. Treecreeper climbing: mechanics, energetics, and structural adaptations // *Ornis Scand.* V. 17. P. 191-209.
- Norberg U.M., 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B*. V. 287. P. 131-165.
- Olson S.L., 1983. Evidence for a polyphyletic origin of the piciformes // *The Auk*. V. 100. P. 126-133.
- Patak A., Baldwin J., 1993. Structural and metabolic characterization of the muscles used to power running in the emu (*Dromaius novaehollandiae*), a giant flightless bird // *J. Exp. Biol.* V. 175. P. 233-249.
- Raikow R.J., 1994. Climbing adaptations in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Dendrocolaptinae) // *Condor*. V. 96. P. 1103-1106.
- Raikow R.J., Cracraft J., 1983. Monophyly of the Piciformes: a reply to Olson // *The Auk*. V. 100. P. 134-138.
- Richardson F., 1942. Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds // *Univ. Californ. Publ. Zool.* V. 46. P. 317-368.
- Rudge D.W., Raikow R.J., 1992. The phylogenetic relationships of the *Margarornis assemblage* (Fumariidae) // *Condor*. V. 94. P. 760-766.
- Rüger A., 1972. Funktionell-anatomische Untersuchungen an Spechten // *Z. wiss. Zool.* V. 184. P. 63-163.
- Schranke H., 1930. Physiologisch-anatomische Studien am Fu der Spechte // *J. Ornith.* V. 78. P. 308-327. - 1931. Ueber die Halluxrudimente bei dreizehnigen Spechten // *Ornith. Monatsber.* V. 39. P. 33-37.
- Short L.L., 1971. Evolution of terrestrial woodpeckers // *Amer. Mus. Novaties.* № 2467. P. 1-23.
- Spring L., 1965. Climbing and pecking adaptations in some North American woodpeckers // *Condor*. V. 67. P. 457-488.
- Steinbacher G., 1935. Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vogelfuen mit Wenzehen und Ruckzehen // *J. Ornith.* V. 83. P. 214-282.
- Stolpe M., 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen uer die hintere Extremitat der Vogel // *J. Ornith.* V. 80. P. 161-247.
- Swierczewski E.V., 1977. The hindlimb myology and phylogenetic relationships of the avian order Piciformes. Unpublished Ph.D. diss. Univ. Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania. 275p.
- Swierczewski E.V., Raikow R.J., 1981. Hind limb morphology, phylogeny and classification of the piciformes // *The Auk*. V. 98. P. 466-480.
- Wetmore A., 1960. A classification for the birds of the world // *Smithson. Misc. Coll.* V. 139. P. 1-37.
- Winkler H., Bock W.J., 1976. Analyse der Krafteverhaltnisse bei Klettervgeln // *J. Ornith.* V. 117. P. 397-418.
- Zeffler A., Johansson L.C., Marmebro A., 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves) // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 79. P. 461-484.
- Zeffler A., Norberg U.M.L., 2003. Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion // *J. Exp. Biol.* V. 206. P. 1085-1097.

THE HIND LIMB STRUCTURE AND CLIMBING IN WOODPECKERS

N. V. Zelenkov¹, F. Ya. Dzerzhinsky²

¹ Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997, Russia

e-mail: nzelen@paleo.ru

² Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia

The functional morphology of woodpeckers is well studied. However, not much is known about the occurrence of adaptive modifications and their functional significance in different species of this family. The structure of hindlimbs was studied in *Jynx torquilla*, *Colaptes auratus*, *Dryocopus martius*, *Picooides tridactylus*, *Picus viridis*, and *Dendrocopos leucotus*, as well as skeletons of 16 representatives of the family Picidae. Some differences between the musculature in these species were found. Particularly, in climbing species, m. fibularis longus is reduced to a great extent, m. fibularis brevis is well developed, the origin of m. ischiofemoralis is broadened. In woodpeckers, m. ischiofemoralis originates from the ischiadic membrane and the lower rim of the ischio-pubic opening moving the origin of m. flexor cruris medialis from the upper rim of the opening to the pubic bone. The area of the m. flexor cruris lateralis is moved away more distally in woodpeckers. The better development of the femoral supinator is accompanied by the reduction of the main femoral pronator m. iliota-chantericus caudalis. This correlates with the shortening of the preacetabular part of the ilium, which serves as an area of the origin of this muscle. The preacetabular part is shorter in woodpeckers as compared to that in wryneck. The better development of m. tibialis cranialis in climbing species is related to the cranial curvature of patellar crest and lateral deviation of the outer cnemial crest. Thochlea accessoria for digit IV is elongated in climbing species, so that the tendon of m. flexor perforates digiti IV pulls the digit more distally, thus bringing it to the position parallel as much as possible to the fore digits. Such a position of digit IV is associated with special climbing as shown before. The possibility of the lateral movement of digit IV in the most specialized woodpeckers is associated with the more horizontal orientation of the articular facet on the proximal end of the basal phalanx of the toe. In specialized woodpeckers, the articular area of the trochlea for the fourth toe also expands distally appearing upon the distal surface of the trochlea. Some myological features are shown to be unsuitable to ascertain phylogenetic relationships.