



От искусства до эволюции: почему важна функциональная морфология птиц

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет, ул. Желябова, д. 33, 170100 Тверь, Россия; e-mail: zinoviev.av@tversu.ru

Представлена 14 июня 2023; после доработки 18 июля 2023; принята 25 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

В статье рассмотрены основные этапы изучения морфологии задних конечностей птиц как пример исторического развития морфологических исследований в биологии: от иллюстраций уровня произведения искусства, через сбор анатомического материала и его функциональную интерпретацию до реконструкции гипотетических и реально живших форм. В качестве иллюстраций приводятся работы автора, описывающие стадии в эволюции якан и трогонов, а также ключевую локомоторную адаптацию воробьиных птиц. Реконструкции мягких тканей и связок задних конечностей гесперорниса, моа и орла Хааста позволяют судить об особенностях локомоции вымерших видов.

Ключевые слова: адаптации, задние конечности, морфология, птицы, реконструкция

From art to evolution: Why functional morphology of birds matters

A.V. Zinoviev

Tver State University, st. Zhelyabova, 33, 170100 Tver, Russia; e-mail: zinoviev.av@tversu.ru

Submitted June 14, 2023; revised July 18, 2023; accepted July 25, 2023.

SUMMARY

Here we discuss the main stages in the study of the morphology of the avian hind limbs as an example of the historical development of morphological studies in biology: from illustrations at the level of a work of art, through the collection of anatomical material and its functional interpretation to the reconstruction of hypothetical and real forms. We provide a synopsis of original studies, describing the stages in the evolution of jacanas and trogons, as well as the key locomotor adaptation of passerine birds. Reconstructions of the soft tissues and ligaments of the hind limbs of the *Hesperornis*, moa, and Haast's eagle make it possible to judge the peculiarities of locomotion in extinct species.

Key words: adaptations, hind limbs, morphology, birds, reconstruction

Функциональная морфология птиц, как и любая морфология животных, включает в себя несколько составляющих, требующих от того, кто решился ею заниматься, набора важных качеств и умений. Первое – умение видеть объект; идеально, хотя и не обязательно, глазом художника. С самого своего возникновения в позднем средневековье функциональная морфология

птиц связана с художественного качества иллюстрациями. Второе – умение тщательно собирать и систематизировать морфологический материал. Третье – умение за хитросплетением морфологических структур видеть их функциональную взаимосвязь. В этом российская морфологическая школа всегда занимала одно из лидирующих мест (Северцов [Severtzow] 1939;

Шмальгаузен [Schmalhausen] 1947; Юдин [Yudin] 1957; Корзун и Держинский [Korzun and Dzerzhinsky] 2001). Это обеспечивало (и обеспечивает) ей успех в исследованиях, где за рецентными функциональными узлами необходимо видеть адаптивную историю их формирования. Это – высшая стадия освоения материала, позволяющая специалисту реконструировать прошлое и возможное будущее изучаемых им структур в цепи эволюционных преобразований филумов. В нашем обзоре мы проиллюстрируем все указанные выше составляющие на примере наших работ, посвященных задним конечностям птиц (Зиновьев [Zinoviev] 1993).

Отдавая дань литографиям в работе французского автора Пьера Белона (Belon 1555) и рисункам в работе Вольхера Койтера (Coiter 1575), первыми истинно художественными изображениями элементов морфологии птиц можно считать иллюстрации из книги жителя Болоньи Улиса Альдрованди (Aldrovandi 1599). Известный более как ученый, Улис Альдрованди происходил из известной в Болонье семьи, гостем которой в свое время был сам Микеланджело (1494–1495). В связи с этим Альдрованди особое внимание обращал на элементы искусства в науке. Иллюстрации к его произведениям изготавливались группой художников в собственной мастерской – сначала с объекта акварелью; по ней впоследствии рисовали черно-белую иллюстрацию и, наконец, вырезали литографию (This day in History... 2022). Упомянув великолепные гравюры из работ Жоржа Кювье (Cuvier 1800) и Ричарда Оуэна (Owen 1839, 1849), стоит отметить художественный интерес к морфологии птиц и у современных авторов. Примером тому может являться книга британской писательницы и иллюстратора, самоучки в области орнитологии, Катрины ван Гроу (van Grouw 2013) с 385 цветными иллюстрациями, изображающими в художественной манере детали морфологии разных видов птиц.

Важной вехой в изучении морфологии задних конечностей птиц явился сбор сравнительного материала. Этому в большей степени были посвящены конец XVIII и весь XIX век. Материал во многих случаях собирают и публикуют *per se*, но со временем в таких публикациях все чаще появляются экскурсы в систематику птиц. Классическими примерами таких

работ и указанного их развития служат публикации Ричарда Оуэна (например, Owen 1839, 1866), Макса Фюрбрингера (например, Fürbinger 1888a, 1888b) и Генри Гаррода (например, Garrod and Darwin 1872; Garrod 1873a, 1873b, 1874a, 1874b, 1874c, 1875, 1876a, 1876b, 1876c, 1876d, 1876e, 1876f, 1877) (обзор см. в Зиновьев [Zinoviev] 2010).

С последней четверти XIX века (а прочно – с начала XX века) утвердился подход с обязательной интерпретацией элементов морфологии птиц с функциональных позиций. Таким примером среди работ XIX века могут служить публикации Генри Гаррода. Почти 150 лет прошло с того момента, когда А. Гаррод ввел для удобства систематических построений в классе птиц буквенные обозначения для особо изменчивых структур (Garrod 1873a). Достаточно быстро выяснилось, что указанная формула, позднее расширенная другими авторами, оказалась удобна для анализа адаптивных особенностей задних конечностей и локомоторных предпочтений видов. По сути дела эта работа заложила основы интерпретации базовых локомоторных адаптаций не только рецентных, но и вымерших видов.

Возможности реконструкции гипотетических стадий в эволюции задних конечностей птиц иллюстрирует ряд наших работ. Так, задние конечности якан, представителей отряда ржанкообразных, характеризуются необычным для этого отряда удлинением заднего (первого) пальца стопы. Особенности сухожильной системы, его обслуживающей, свидетельствуют, что и предки якан, подобно соседям по отряду, имели укороченный задний палец. Переход к передвижению по плавающей растительности потребовал увеличения площади опоры, которая была достигнута (в том числе) восстановлением и даже удлинением заднего пальца и его когтя. М. *flexor hallucis brevis*, единственный сгибатель, сохранивший к тому времени связь с первым пальцем, принял на себя всю полноту его обслуживания. В предотвращении переразгибания когтевой фаланги и всего пальца короткому сгибателю стала помогать (а потом, вероятно, и полностью взяла на себя эту функцию) сухожильная лента, сформировавшаяся из части его сухожильного чехла.

Случай с необычной конфигурацией стопы трогонов, где на помощь первому пальцу назад

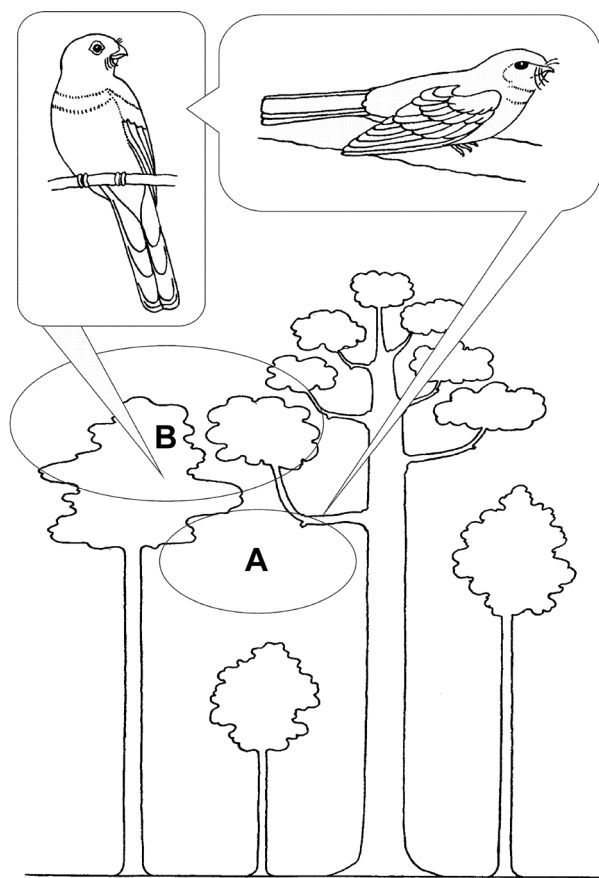


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая предполагаемый путь приобретения трогонами гетеродактилии. Козодоеобразный предок охотился на летающих насекомых в подпологовом пространстве (А) тропического леса, присаживаясь вдоль расположенных тут же толстых ветвей, в силу своей оголенности предоставлявших прекрасные возможности для обзора охотничьего пространства. На данной стадии произошла утрата стойкой хватательной функции. В связи с переходом к фруктоядению предок переместился в богатую плодами зону (В), что привело к необходимости присаживаться поперек тонких ветвей. Это повлекло за собой восстановление частично утраченной хватательной функции стопы за счет приобретения гетеродактилии, т.е. разворота второго пальца на помощь первому (по Зиновьеву [Zinoviev] 2004).

Fig. 1. Scheme illustrating the proposed pathway for the acquisition of heterodactyly by trogons. The nightjar-like ancestor hunted flying insects in the subcanopy (A) of the tropical forest, perching along the thick branches, which, due to their relative openness, provided excellent opportunities for viewing the hunting area. At this stage, there was a loss of grasping function of the foot. In connection with the transition to fruit-eating, the ancestor was forced to move to the fruit-rich zone (B), which led to the need to sit across thin branches. This entailed the restoration of the partially lost grasping function of the foot due to the acquisition of heterodactyly, i.e., turning the second toe to help the first (after Zinoviev 2004).

развернут второй, позволил реконструировать их гипотетическую козодоеподобную стадию. По сути дела, предложенной Л.П. Корзуном (Корзун [Korzun] 1996) в эволюции трогонов стадии адаптивных преобразований с ключевой адаптацией к питанию плодами, срываемыми с полета и не объясняющей ослабления 1-го пальца, предшествовала козодоеподобная стадия. Предок, подобно современным козодоям, охотился на летающих насекомых, наиболее доступных для воздушной охоты в подпологовом пространстве тропического леса (зона А) (Рис. 1) и затем присаживался (вдоль или поперек с опорой на цевку) на расположенные тут же толстые ветви, которые в силу своей оголенности предоставляли прекрасные возможности обзора охотничьего пространства. На этой стадии произошло ослабление 1-го пальца. Затем, в связи с переходом к фруктоядности, птица была вынуждена переместиться в богатые плодами места (зона В), что привело к необходимости присаживаться на более тонкие ветви. Это повлекло за собой восстановление утраченной хватательной функции, но из-за ослабленного 1-го пальца за счет разворота 2-го, который вкупе с 3-м уже у козодоя играет основную роль в фиксации стопы на ветке. С козодоеподобной стадией в эволюции трогонов можно связать и появление щетинкоподобных перьев вокруг клюва (Зиновьев [Zinoviev] 2004).

И совсем уж примечательной кажется базовая локомоторная адаптация самого многочисленного отряда птиц – воробьинообразных *sensu* Wetmore (1960). Пожертвовав большинством мускулов цевки и адаптировав стопу к передвижению в кроне прыжками с поперечным охватом насеста, они, тем не менее, оказались способными вернуться к передвижению по субстрату бегом (*Motacillidae*, *Alaudidae*) (Зиновьев [Zinoviev] 2007b).

Знание анатомии, помноженное на приемы функциональной интерпретации ее структур, позволяет в ряде случаев уверенно реконструировать мягкие ткани и особенности локомоции вымерших видов. Показательно в этом отношении исследование гесперорниса (*Hesperornis regalis* Marsh, 1872), меловой нелетающей зубатой птицы, где анализ реконструированных мягких тканей задних конечностей, среди которых ведущее значение играют составля-

ющие мускульной формулы, позволил судить о его подводной локомоции, являвшей собой сочетание движений гагар и поганок (Zinoviev 2011).

В подтверждение действенности указанной реконструкции может быть приведен случай с моа – вымершими представителями отряда *Dinornithiformes*, еще 500 лет назад встречавшимися на обоих больших островах Новой Зеландии. Тщательная реконструкция мягких тканей, связок и сухожилий задних конечностей нескольких представителей разных локомоторных типов позволила судить об их локомоторных предпочтениях. И если представители такого рода, как *Pachyornis*, действительно соответствовали образу крупных моа как медлительных пернатых гигантов, то исполинские представители рода *Dinornis* показали неожиданную резвость. Но, что самое интересное, особое строение и мускульная поддержка второго пальца моа указали на его преимущественное использование для вырывания корневищ папоротников, до сих пор произрастающих в Новой Зеландии на границе открытых и облесённых пространств – излюбленных мест кормления моа (Zinoviev 2013, 2014). Здесь на них охотился орёл Хааста (*Hieraetus moorei* Haast, 1872) – исполинский пернатый хищник, ушедший в небытие вместе с моа. Реконструкция мягких тканей задних конечностей этого обитателя Южного острова позволила судить об активной версии охоты птицы на большую добычу, с умерщвлением последней посредством нанесения ран мощными когтями и потреблением туши на протяжении длительного времени с погружением головы внутрь трупа (Zinoviev 2018, 2019).

Нет сомнения, что стремительное развитие компьютерной техники и нейросетей позволит существенно улучшить визуализацию ископаемых форм, но, неизменно, что только освоение всех упомянутых выше уровней интерпретации морфологического материала позволит специалисту видеть прошлое и возможное будущее изучаемых им структур в составе эволюции организмов и групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Aldrovandi U. 1599.** De musculis aquile, in *Ornithologiae hoc est de avibus historiae*. Bononiae, 1: 117–121 p.
- Belon P. 1555.** L'histoire de la natvre des oyseaux, avec levr descriptions; & naifs portraits retirez dv natvrel: escrite en sept livres. Corrozet, Paris, 381 p.
- Coiter V. 1575.** De avium sceletis et praecipuis musculis. In *Lectiones Gabrieli Fallopii De Partibus (partibus) Similaribus (similaribus) Hvmani (humani) Corporis / Ex Diversis Exemplaribus A Volchero Coiter Svmma Cvm Diligentia Collectae His Accessere Diversorum Animalium Sceletorum Explicationes : Iconibus Artificiosis, Et Genvinis Illustratae, quae omnia loco appendicis Anatomicarum exercitationum prius editarum, Anatomiae & Philosophiae naturalis studiosis inseruire vtiliter potuerunt / Avtore Eodem Volchero Coiter Frisio Groeningensi ... / Ad Amplissimum & Prudentissimum inclytae urbis Noribergensis Senatam*. Gerlachius. P., Noriberge, 225.
- Cuvier G. 1800.** Lecons d'anatomie comparee. Vol. 1. Baudouin, Paris, 521 p.
- Fürbringer M.C.A. 1888a.** Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I. Spezieller Theil. V. 1. Van Holkema: Amsterdam: 1–834 p.
- Fürbringer M.C.A. 1888b.** Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Allgemeiner Theil. Amsterdam: Van Holkema. V. 2. Van Holkema: Amsterdam: 837–1751 p.
- Garrod A.H. 1873a.** On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 41(1): 626–644.
- Garrod A.H. 1873b.** On some points in the anatomy of *Steatornis*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 41(1): 526–535.
- Garrod A.H. 1874a.** On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part II. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 42(1): 111–123. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1874.tb02459.x>
- Garrod A.H. 1874b.** On some points in the anatomy of the Columbidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 42(1): 249–259.
- Garrod A.H. 1874c.** On some points in the anatomy of the parrots which bear on the classification of the suborder. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 42(1): 586–598. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1874.tb02515.x>
- Garrod A.H. 1875.** On the disposition of the deep plantar tendons in different birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 43(1): 339–348.
- Garrod A.H. 1876a.** Notes on the anatomy of certain parrots. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 44(1): 691–692. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02606.x>
- Garrod A.H. 1876b.** Notes on the anatomy of *Ploetus aninga*. *Proceedings of the Zoological Society*

- of London, 44(1): 335–345. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02572.x>
- Garrod A.H. 1876c.** Notes on the anatomy of the colies (*Colius*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 44(1): 416–419. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02577.x>
- Garrod A.H. 1876d.** On some anatomical characters which bear upon the major divisions of the Passerine birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 44(1): 506–519. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02592.x>
- Garrod A.H. 1876e.** On the anatomy of *Aramus scolopaceus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 44(1): 331–334. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02564.x>
- Garrod A.H. 1876f.** On the anatomy of *Chauna derbiana*, and on the systematic position of the screamers (Palamedeidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 44(1): 186–200. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02554.x>
- Garrod A.H. 1877.** Notes on an anatomical peculiarity in certain storks. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 45(1): 711–712.
- Garrod A.H. and Darwin F. 1872.** Notes on an ostrich lately living in the Society's collection. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 40(1): 356–363.
- Korzun L.P. 1996.** Key trophic adaptation of trogons (Trogoniformes) and morphofunctional features of their jaw apparatus. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 75(9): 1382–1393. [In Russian].
- Korzun L.P. and Dzerzhinsky F.Ya. 2001.** Functional way of interpreting morphological data as a means of their comprehensive use in zoological research. In: E.N. Kurochkin and I.I. Rakhimov I.I. (Eds). *Proceedings of the International Conference "Urgent Problems of Studying and Protecting Birds of Eastern Europe and Northern Asia"*. Achievements and Problems of Ornithology in Northern Eurasia at the Turn of the Century. Kazan State University, Kazan: 96–117. [In Russian].
- Owen R. 1839.** On the anatomy of the Southern Apteryx (*Apteryx australis*, Shaw). *Transactions of the Zoological Society of London*, 2(4): 257–301. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1839.tb00024.x>
- Owen R. 1849.** On the anatomy of the Southern Apteryx Shaw. Part II. (Myology). *Transactions of the Zoological Society of London*, 3(4): 277–301.
- Owen R. 1866.** Muscular system of Aves. On the anatomy of vertebrates. Birds and mammals. Vol. 2. Longmans, Green and Co., London: 84–112 p.
- Severtzov A.N. 1939.** Morphological patterns of evolution. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow–Leningrad, 614 p. [In Russian].
- Schmalhausen I.I. 1947.** Fundamentals of comparative anatomy of vertebrates. Sovetskaya Nauka, Moscow, 540 p. [In Russian].
- This day in History:** September 11. Italian Art Society. Posted by Beltrami, C. <https://www.italianartsociety.org/2015/09/italian-naturalist-and-antiquarian-ulisse-aldrovandi-was-born-in-bologna-on-11-september-1522/> [дата обращения: 27.05.2023].
- Van Grouw K. 2013.** The unfeathered bird. Princeton University Press, Princeton, 287 p.
- Wetmore F.A. 1960.** A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 139(11): 1–37.
- Yudin K.A. 1957.** On the tasks of morphological research in the field of ornithology. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 36(1): 113–121. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 1993.** On a previously unknown ligament in passerines and the mechanism of branch claspings. *Zoological Journal*, 72(4): 146–149. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 2002.** Stages in the evolution of the foot in jacanas (Jacanidae). In: R. Schodde (Ed.). *Proceedings of 23rd International Ornithological Congress. China, Beijing*: 158.
- Zinoviev A.V. 2004.** On the question of the origin of heterodactyly in trogons (Aves: Trogoniformes). Collection of reports "The fourth scientific readings in memory of Professor V.V. Stanchinsky". Publishing House of the Smolensk State Pedagogical University, Smolensk: 374–378 p. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 2007a.** A modern view of the functional content of the extended muscular formula of Garrod. *Zoological Journal*, 86(8): 978–988. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 2007b.** Key locomotor adaptation of passerine birds in the light of their hind limb morphology. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biology Division*, 112(3): 20–26. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 2010.** Comparative anatomy, structural transformations and adaptive evolution of the avian bipedal locomotion apparatus. KMK Scientific Publ., Moscow, 285 p. [In Russian].
- Zinoviev A.V. 2011.** Notes on the hindlimb myology and syndesmyology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes). *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(1): 65–84. <https://doi.org/10.1080/14772019.2010.512615>
- Zinoviev A.V. 2013.** Notes on pelvic musculature of *Emeus crassus* and *Dinornis robustus* (Aves: Dinornithiformes). *Paleontological Journal*, 47(11): 1245–1251. <https://doi.org/10.1134/s003103011311018x>
- Zinoviev A.V. 2014.** Peculiarities of deep dorsal thigh muscles in moa (Aves, Dinornithiformes). *Ornithological Science*, 13, Suppl. S38–4.
- Zinoviev A.V. 2018.** Partial reconstruction of the Haast's Eagle (*Harpagornis moorei*, Aves, Accipitridae) pelvic musculature with morphofunctional implications. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 97(8): 1021–1025. <https://doi.org/10.1134/S0044513418080172>
- Zinoviev A.V. 2019.** Hindlimb morphology and the foraging ecology of the extinct Haast's eagle (Accipitridae: Hieraaetus moorei). In: E. Matthysen, P.L. Pap and G.M. Bone (Eds). 12th Conference of the European Ornithologists' Union, Cluj Napoca, Romania. EOU, Cluj Napoca: 189–190.