

УДК 591.471.35+591.473.31:598.2

И. А. Богданович

АДАПТИВНЫЕ ЧЕРТЫ В СТРОЕНИИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ БЕЛЫХ КУРОПАТОК (*Lagopus*, *TETRAONIDAE*)

Одним из наиболее своеобразных родов семейства тетеревиных, которое само по себе представляет во многом уникальную для отряда куриных группу птиц, является род белых куропаток (*Lagopus* Brisson, 1760). В составе рода три вида — белая куропатка (*L. lagopus*), тундряная куропатка (*L. mutus*) и белохвостая куропатка (*L. leucurus*). Своёобразие рода заключается, например, в почти исключительно наземном обитании его представителей на протяжении всего года, что взаимосвязано с характером занимаемых ими биотопов и особенностями питания. Все три вида — птицы открытых местообитаний с господством кустарниковой и травянистой растительности в тундровой, лесотундровой и лесной зонах, в субальпийском и альпийском поясе гор; все три вида избегают лесной растительности, предпочитают открытые пространства и даже в зимний период (в отличие от других тетеревиных) кормятся преимущественно с земли, эксплуатируя самый нижний ярус древесно-кустарниковой растительности и используя главным способом добычи корма пешие перемещения (Потапов, 1985). Естественно предположить, что специфические черты экологии белых куропаток отразились на их морфологии, в частности на строении аппарата наземной локомоции, что и послужило предметом настоящего исследования.

Из немногочисленных морфологических особенностей тазовой конечности *Lagopus* наиболее часто упоминалось специфическое строение лапки, а именно сильно развитая в зимний период оперенность не только цевки, но и пальцев, облегчающая передвижение по снегу. Среди остеологических особенностей, пожалуй, наиболее яркой является форма таза. В отличие от других тетеревиных у белой и тундряной куропаток дорсальная ширина таза (расстояние между антитрохантерами) больше, чем вентральная (расстояние между латеральными краями лобковых костей) (Кузьмина, 1977; Потапов, 1985). Такое соотношение достигается как за счет значительной дорсальной ширины (по отношению к длине таза она достигает у белых куропаток максимальной для семейства величины), так и за счет более выраженного подведения седалищных и лобковых костей под постакетабулярные отделы подвздошных костей (рис. 1; табл. 1). Длина постакетабулярного отдела таза относительно преакетабулярного у белых куропаток меньше, чем у большинства других тетеревиных (Потапов, 1985; табл. 1). Кроме того, для таза *Lagopus* характерны вентральный изгиб постакетабулярного отдела, несколько увеличенная за счет каудо-вентрального отдела седалищная кость и каудо-вентральная ориентация лобковой кости (в отличие от преимущественно каудальной у других *Tetraonidae*, рис. 1).

Из особенностей бедренной кости, наряду с небольшой среди тетеревиных ее относительной длиной (табл. 1), следует отметить наиболее слабо выраженную у белых куропаток разницу в форме медиального и латерального дистальных мыщелков (рис. 2).

Голень белых куропаток характеризуется также небольшой относительно длиной (табл. 1) и сравнительно мощным развитием крациальногоК кнемиального гребня (рис. 3).

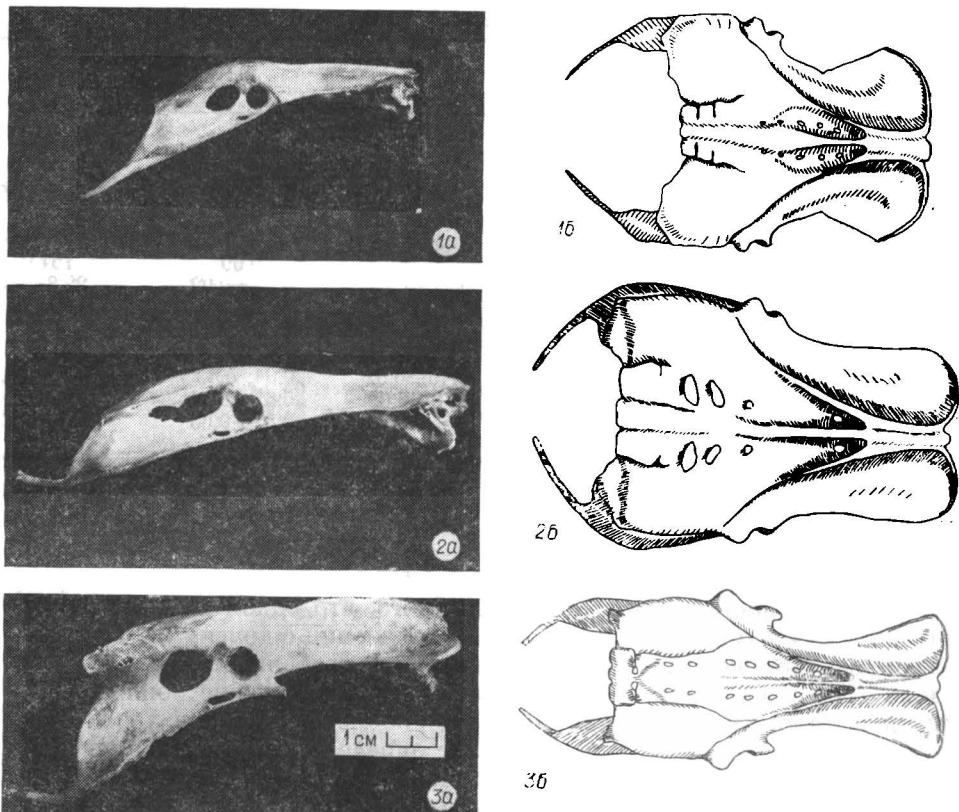


Рис. 1. Дорсальная (A) и боковая (Б) поверхности таза: 1 — *Lagopus mutus*; 2 — *Lyrurus tetrix*; 3 — *Phasianus colchicus*.

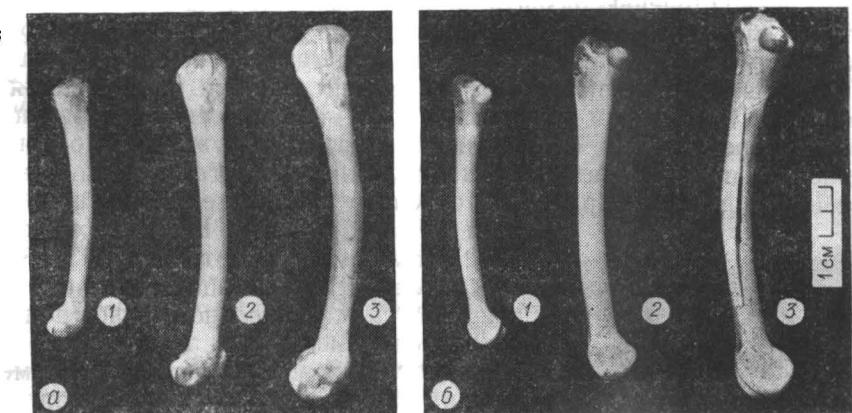


Рис. 2. Латеральная (A) и медиальная (Б) поверхности бедренной кости: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *Lyrurus tetrix*; 3 — *Phasianus colchicus*.

Небольшая относительная длина бедра, голени и особенно цевки изученных *Lagopus* определяет укороченную (в сравнении с другими Tetraonidae) конечность в целом (табл. 1). Для цевки белых куропаток, кроме того, характерны сравнительно небольшие углы расхождения продольных осей блоков II—IV пальцев (табл. 1) и осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах (рис. 4).

Таблица 1. Морфологические индексы скелета тазовой конечности

Семейство, вид	n	B _d	B _v	L _{pr}
Tetraonidae				
<i>Lagopus lagopus</i>	4	0,87±0,004	0,85±0,008	148,8±4,15
<i>Lagopus mutus</i>	3	0,91±0,01	0,86±0,01	153,5±5,06
<i>Lagopus leucurus</i>	1	0,83	0,87	140,0
<i>Tetrao urogallus</i>	2	0,80; 0,77	0,89; 0,85	119,0; 105,2
<i>Lyrurus mekongensis</i>	1	0,74	0,69	151,0
<i>Lyrurus tetrix</i>	3	0,77±0,01	0,82±0,02	122,8±6,58
<i>Tetrastes bonasia</i>	4	0,82±0,02	0,87±0,02	147,9±7,43
Phasianidae				
<i>Alectoris graeca</i>	1	0,67	0,60	136,6
<i>Francolinus francolinus</i>	2	0,46; 0,52	0,34; 0,43	189,5; 169,5
<i>Perdix perdix</i>	3	0,72±0,02	0,67±0,04	176,0±4,48
<i>Phasianus colchicus</i>	3	0,57±0,03	0,52±0,03	157,0±5,29

Примечание. B_d — дорсальная ширина таза, B_v — вентральная ширина таза относительно тазобедренного (%); длина всей конечности (L), бедра (L₁), голени (L₂) и цевки (L₃) относительно

Анализируя функциональное значение перечисленных выше структурных особенностей, отметим прежде всего, что одной из причин расширения таза у тетеревиных в целом (в сравнении с другими куриными) называлось мощное развитие кишечника и в особенности его слепого отдела (Потапов, 1981). Основной фактор — потребление обильной, но грубой и малокалорийной пищи, что в наибольшей степени характерно для белых куропаток. Однако их вполне определенное сходство по ряду рассмотренных выше признаков с фазановыми, обладающими заметно более выраженной адаптацией к передвижению по земле (табл. 1; рис. 1—4), предполагает взаимосвязь между образом жизни (в данном случае преимущественно наземным обитанием) и формированием обсуждаемых особенностей. В частности, сужение вентрального отдела таза, обусловленное подведением седалищных костей под подвздошные, может быть связано со степенью развития и нагруженностью мышц — ретракторов бедра, фиксирующихся или лежащих на седалищной и лобковой костях (m. iliosibularis, mm. flexor cruris lateralis et medialis, m. puboischiofemoralis, m. iliofemoralis). Экспериментальными исследованиями установлено, что форма и ориентация кости изменяются в сторону наименьшего сопротивления (давления со стороны окружающих органов, в том числе мышц); значительное напряжение мышц тазобедренного сустава, например, может привести к сужению (задержке роста в ширину) таза (Лесгафт, 1905; Быков, Котикова, 1932; Ковешникова, Котикова, 1934). Обсуждаемая группа мышц у белых куропаток развита относительно мощно (по массе относительно массы тела), в особенности с учетом минимальных для семейства их размеров, а функциональная значимость (по массе относительно массы всей мускулатуры конечности) достигает наибольших значений (табл. 2). Подтверждением упомянутой взаимосвязи может служить отмеченная нами ранее (Богданович, 1989) значительная корреляция между относительной вентральной шириной таза и относительной массой

таза (Лесгафт, 1905; Быков, Котикова, 1932; Ковешникова, Котикова, 1934). Обсуждаемая группа мышц у белых куропаток развита относительно мощно (по массе относительно массы тела), в особенности с учетом минимальных для семейства их размеров, а функциональная значимость (по массе относительно массы всей мускулатуры конечности) достигает наибольших значений (табл. 2). Подтверждением упомянутой взаимосвязи может служить отмеченная нами ранее (Богданович, 1989) значительная корреляция между относительной вентральной шириной таза и относительной массой

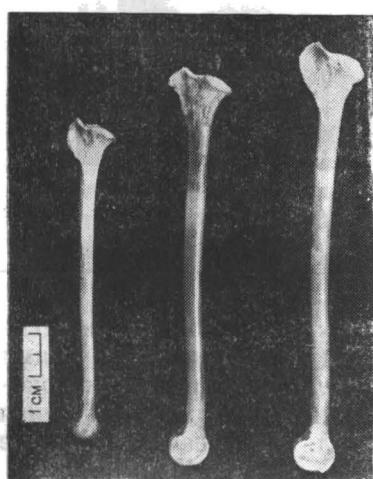


Рис. 3. Медиальная поверхность голени: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *Lyrurus tetrix*; 3 — *Phasianus colchicus*.

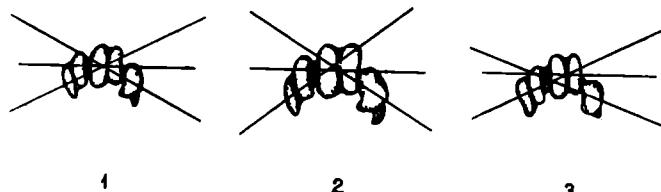


Рис. 4. Степень расхождения осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах: 1 — *Lagopus mutus*; 2 — *Lyrurus tetrix*; 3 — *Phasianus colchicus*.

опоры (Сыч, Мороз, Богданович, 1985). Эта группа, подобно ретракторам бедра, у белых куропаток развита особенно сильно (табл. 3).

Существенная разница в форме дистальных мышцелков бедра большинства тетеревиных обуславливает пассивную ротацию голени во время сгибания — разгибания в коленном суставе (Stolpe, 1932). Во время сгибания конечности в первой половине фазы опоры (Сыч, Мороз, Богданович, 1985) голень фиксирована снизу силой реакции субстрата (в интэртарзальном суставе ротационные движения крайне ограничены), поэтому результатом ротации в коленном суставе является поворот бедра и всего туловища на голени в сторону опорной конечности. Такие повороты туловища способствуют приближению проекции центра тяжести тела к опорной стопе, необходимое для сохранения равновесия в fazu опоры на одну конечность, и особенно существенное значение имеют для птиц, обладающих широким тазом и короткой конечностью. Именно такой «конструкцией» характеризуется аппарат наземной локомоции тетеревиных, однако у белых куропаток незначительная разница в форме медиального и латерального мышцелков бедренной кости (рис. 2) допускает лишь слабую возможность описанных поворотов и определяет несколько иной способ сохранения равновесия во время опоры на одну конечность, чем совмещение (или максимальное приближение) проекции центра тяжести тела с опорной стопой. Очевидно, основным условием поддержания равновесия здесь является передвижение частными и короткими шагами подобно тому, как это описано для чаек (Курочкин, 1971). Относительно малая длина конечности белых куропаток (табл. 1), от которой во многом зависит длина шага, в этом случае оказывается вполне рациональной. Уменьшение же поворотов туловища, несомненно, делает наземное передвижение (особенно бег) более эффективным. Об отсутствии выраженных поворотов туловища при ходьбе у белых куропаток можно судить отчасти по тому, что следы у них не развернуты внутрь, к средней линии следа (Watson, Jenkins, 1964), как это характерно для других тетеревиных (Формозов, 1952).

Таблица 3. Масса мышц основных функциональных групп по отношению к общей массе мускулатуры тазовой конечности (%)

Вид	п	Ретракторы бедра	Разгибатели коленного сустава	Разгибатели интэртарзального сустава
<i>Lagopus lagopus</i>	3	37,7±1,90	12,7±0,37	12,5±1,13
<i>Lagopus mutus</i>	2	39,7; 42,1	12,6; 13,9	12,8; 13,9
<i>Tetrao urogallus</i>	1	36,4	11,6	15,7
<i>Lyrurus mlokosiewiczi</i>	1	34,1	11,1	15,6
<i>Lyrurus tetrix</i>	2	35,5; 31,0	12,0	12,9
<i>Tetrasastes bonasia</i>	3	33,0±1,28	12,5±0,38	19,1±0,38
<i>Alectoris graeca</i>	1	30,4	12,1	14,5
<i>Francolinus franco-linus</i>	1	24,9	13,2	21,4
<i>Perdix perdix</i>	3	27,5±0,59	15,5±0,78	19,1±0,69
<i>Phasianus colchicus</i>	2	25,7; 27,9	12,5; 13,5	20,1; 23,2

Приспособление к преимущественно наземному обитанию белых куропаток в течение всего года включает также одним из компонентов относительно мощное развитие мускулатуры тазовой конечности, что особенно четко проявляется при сравнении с наиболее близкими по массе тела представителями семейства — рябчиками (табл. 2). С другой стороны, укороченные (в сравнении с другими *Tetraonidae*) скелетные элементы конечности белых куропаток (табл. 1), помимо ограничения возможной длины шага, обусловливают относительно более дистальное прикрепление мышц, что дает определенную механическую выгоду, а именно — выигрыш в силе (McConaill, 1946; Smith, Savage, 1956 и др.). Кроме того, большинство мышц области голени и некоторые мышцы области цевки у представителей *Lagopus* относительно самые короткие из тетеревиных (Богданович, 1989), что облегчает дистальные отделы указанных элементов снижая инерционные характеристики конечности.

Возможно, сравнительно большие размеры краиального кнемиального гребня у белых куропаток (рис. 3) взаимосвязаны с необходимостью увеличения площади фиксации наиболее крупных из мышц голени (*m. gastrocnemius p. medialis*, *m. tibialis cranialis*, *m. extensor dig. longus*) при значительной их концентрации в проксимальном отделе голени как следствии укорочения их брюшек.

Сравнительно небольшие в пределах семейства углы расхождения продольных осей II—IV метатарзальных блоков *Lagopus* (табл. 1) вполне объяснимы, если учесть упоминавшееся выше специфическое приспособление, позволяющее снизить удельную нагрузку на след.

Морфологические признаки, выделяющие род белых куропаток среди тетеревиных (в том числе обсуждаемые здесь особенности строения тазовой конечности) в целом немногочисленны на фоне комплекса типично «тетеревиных» черт. Наиболее полное исследование истории становления и развития рода, проведенное Р. Л. Потаповым (Потапов, 1981, 1985), позволило сделать вывод о вторичности современного почти исключительно наземного обитания белых куропаток и филогенетической молодости рода. Отметим лишь, что этот вывод целиком подтверждается изучением скелетно-мышечной системы тазовой конечности. Наряду со сходными для всех тетеревиных пропорциями таза, скелетных элементов свободной конечности, степенью развития мышц и их строением для белых куропаток характерна также и такая специфическая в пределах отряда курообразных «тетеревиная» черта как полная редукция приводящего мускула второго пальца. Предполагается, что возможные причины его исчезновения связаны в частности со становлением наземно-древесного образа жизни тетеревиных (Богданович, 1988). Следовательно, этот этап филогенеза был общим для белых куропаток и остальных тетеревиных, что лишний раз свидетельствует о сравнительно недавнем обособлении рода с формированием специфического морфо-экологического облика его представителей. Однако отсутствие специализированных черт в строении аппарата наземной локомоции *Lagopus*, которые в той или иной степени характерны наземным птицам и в частности близкородственным фазановым (узкий таз, длинная конечность, мощная мускулатура и др.), объясняется, очевидно, не только сравнительно небольшим филогенетическим возрастом рода. Вполне определенные «ограничения» в этом направлении накладывают морфо-физиологические корреляции, составляющие сложный комплекс взаимосвязей и затрудняющие перестройку отдельных его компонентов. Примерами таких взаимосвязей (являющихся, по всей видимости, не самыми сложными) могут служить обратная корреляция между развитием двигательной мускулатуры крыла и тазовой конечности (Штегман, 1960), упоминаемая выше значительная корреляция между шириной таза и массой ретракторов бедра (Богданович, 1989) для курообразных птиц ($n=30$), сильная корреляция между длиной бедра и голени ($r=0,909$ при $P>0,999$), длиной голени и цевки ($r=0,936$ при $P>0,999$), длиной цевки и бедра ($r=0,763$

при $P > 0,999$), значительная обратная корреляция между относительной (центральной) шириной таза и относительной длиной конечности ($r = -0,409$ при $P = 0,90$).

В заключение отметим следующее. Становление семейства тетеревиных, вероятнее всего, шло по пути идиоадаптации (Северцов, 1939) или алломорфоза (Шмальгаузен, 1940), то есть по пути возникновения частных (хотя и довольно глубоких) приспособлений, определивших жесткую зависимость представителей таксона от комплекса климатических и географических факторов (Потапов, 1985). Тот же вывод можно сделать, исходя из результатов всестороннего изучения истории семейства (Потапов, 1985), используя критерий адаптивных зон Симпсон (Симпсон, 1948), а также исходя из морфологических критериев (потеря мускула означает уменьшение функций и определяет тенденцию к специализации). Таким образом, род белых куропаток, представляющий собой хорошо обоснованную от других тетеревиных, монолитную группу (Потапов, 1985), произошел от общего ствола достаточно глубоко специализированных тетеревиных (особенно, если учесть его обоснование на поздних этапах филогенеза семейства). В противовес общепринятому в целом принципу неспециализированных предковых форм (Соре, 1896) происхождение *Lagopus* можно считать, очевидно, примером «поздней специализации» по А. С. Северцову (1984).

- Богданович И. А.** О возможных причинах исчезновения приводящего мускула второго пальца у тетеревиных птиц.— Киев, 1988.— С. 21—26.— (Препр.) АН УССР. Ин-т зоологии; 88.6).
- Богданович И. А.** Морфо-экологические особенности аппарата наземной локомоции тетеревиных птиц : Автoref. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1989.— 26 с.
- Быков Н. М., Котикова Е. А.** Влияние мышечной деятельности на форму таза и его костей // Архив АГЭ.— 1932.— 11, вып. 2.— С. 337—360.
- Ковешникова А. К., Котикова Е. А.** Влияние измененной статики на развитие мышц и скелета // Изв. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгатфа.— 1934.— 17/18.— С. 45—64.
- Кузьмина М. А.** Тетеревиные и фазановые СССР.— Алма-Ата : Наука, 1977.— 294 с.
- Курочкин Е. Н.** Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных. 1969.— М : ВИНИТИ, 1971.— С. 94—135.
- Лесгатф П. Ф.** Основы теоретической анатомии. Ч. 1.— СПб, 1905.— 351 с.
- Потапов Р. Л.** Семейство тетеревиных птиц, *Tetraonidae*, мировой фауны (экологоморфологический анализ, систематика, филогения, эволюция) : Автoref. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1981.— 35 с.
- Потапов Р. Л.** Отряд Кураобразные (*Galliformes*). Часть 2. Семейство тетеревиные (*Tetraonidae*).— Л.: Наука, 1985.— 637 с.— (Фауна СССР; Птицы. Т. 3. Вып. 1).
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 610 с.
- Северцов А. С.** Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга // Журн. общ. биол.— 1984.— 45, № 5.— С. 586—595.
- Симпсон Дж.** Темпы и формы эволюции.— М.: ИЛ, 1948.— 369 с.
- Сыч В. Ф., Мороз В. Ф., Богданович И. А.** Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоологии.— 1985.— № 3.— С. 79—81.
- Формозов А. Н.** Спутник следопыта.— М., 1952.— 359 с.
- Шмальгаузен И. И.** Пути закономерности эволюционного процесса.— М. Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 232 с.
- Штегман Б. К.** Особенности строения задних конечностей у голубей и рябков и некоторые черты приспособления птиц к передвижению по земле // Тр. Проблем. и тематич. совещаний ЗИН АН СССР.— 1960.— Вып. 9.— С. 304—316.
- Cope E. D.** The primary factors of organic evolution.— Chicago: Open Court, 1896.— 547 p.
- Fisher H. J.** Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World Vultures // Amer. Midl. Nat.— 1946.— 35, N 3.— P. 545—727.
- McConaill M. A.** Some anatomical factors affecting the stabilizing functions of muscles // Irish J. Med. Sci.— 1946.— 115.— P. 160—164.
- Miller A. H.** Structural modification in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution // Univ. California Publ. Zool.— 1937.— 42.— P. 1—80.
- Smith J. W., Savage J. G.** Some locomotory adaptations in Mammals // J. Linn. Soc. London.— 1956.— 42, N 288.— P. 603—622.
- Stolpe M.** Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // J. Ornithol.— 1932.— 80, N 2.— S. 161—247.

Watson A., Jenkins D. Notes on the behaviour of the red grouse // British Birds.— 1964.— 57.— P. 137—170.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 25.07.90

Adaptive Characters in Lagopus Birds (Tetraonidae) Terrestrial Locomotion Organs Structure. Bogdanovich I. A.— Vestn. zool., 1991, N 4.— Specific morphological characters such as pelvis proportions, free extremity elements and their parts, musculature development degree, are established in *Lagopus* representatives. A possible muscular efficiency increase in femoral retractors activity has been pointed out as related to pelvic configuration. Similarities in numerous characters between *Lagopus* and Phasianid birds are explained by terrestrial way of life of both. Morphological data confirm rather young phylogenetic status of the *Lagopus*.

ЗАМЕТКИ

Papilio xuthus Linnaeus (Lepidoptera, Papilionidae) в Иркутской области: ♂, окр. с. Бахтай, 18-й км шоссе Усть-Ордынский — Булуса — Тихоновка; первая находка вида в Иркутской обл., самая западная точка ареала.— А. И. Иванов, Л. В. Петриневич (Всесоюзное энтомологическое общество, Ленинград).

О желтопузике (*Ophisaurus apodus*) в Крыму.— Вид занесен в Красную книгу УССР (1980), как редкий исчезающий. На Украине встречается в основном на южном берегу Крыма, но известны отдельные находки и на Керченском п-ове (окр. Керчи, 1918, 1947 и 1961 гг., всего 6 экз., и мышь Казантеп, 2 экз. в 1960 г.— по Н. Н. Щербаку, 1966). В мае 1988 г. нами было обследовано северное побережье Керченского п-ова. Желтопузик обнаружен на мыше Казантеп и Карадарском хребте в р-не устья р. Серная (берег Азовского моря западнее оз. Чокрак). В обоих местах населяет сходные биотопы— с сильно расчлененным рельефом, хаотическим нагромождением камней, хорошо развитой травянистой и кустарниковой растительностью. Отличные защитные свойства биотопов, сравнительно невысокая рекреационная нагрузка на местность, хорошая корровая база обусловили высокую плотность популяций желтопузика: на Казантепе учтено от 1—3 до 5—10 экз. на 1 км маршрута, в окр. Чокрака — 3—15 экз. на 1 км (местами до 5 экз. на 100 м). Столь высокая плотность желтопузика нигде в Крыму не наблюдалась и представляет большой интерес, а рассмотренные популяции заслуживают самого бережного отношения.— Т. И. Котенко, В. И. Вакаренко (Институт зоологии АН УССР, Киев).

О новой находке обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus Laurenti, 1768*) в Крыму.— Единственный сохранившийся в настоящее время крымский экземпляр находится в фондах зоомузея Института зоологии АН УССР: он найден Б. М. Поповым на Карадаге в 1938 г. ♂ ad. Карадагский заповедник, верховья Карадагской балки на правом ее склоне (около 70 м от русла ручья) 19.04.1989. Промеры (мм): L.— 52,8; L. c.— 16,2; L. t. c.— 19,1; D. g. o.— 8,2; D. p. o.— 4,3; Sp. n.— 4,2; Sp. c. r.— 8,0; L. o.— 5,4; F.— 22,6; T.— 19,1; D. p.— 3,6; C. int.— 4,5.— М. М. Бескаравайный (Карадагский филиал ИнБЮМ АН УССР).