

# ЧТО НАМ РАССКАЗЫВАЕТ МОРФОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПТИЦ ОБ ИСТОРИИ ИХ СТАНОВЛЕНИЯ

Ф.Я. Дзержинский

Хотя мы и соглашаемся, что морфология современных животных, в отличие от палеонтологии и молекулярной биологии, не дает необходимой основы для реконструкции филогенеза, это не значит, что от решения подобных задач следует полностью отказаться.

Поскольку морфофункциональная природа современных видов сложилась в результате длительных эволюционных преобразований, она содержит многогранную информацию о них, ожидающую расшифровки.

Мы поверили, что нам не найти надежного мерила времени, протекшего с момента тех или иных событий в эволюции, не найти привязки к геологической истории или аналогии молекулярным часам. Едва ли мы ответим на вопрос, когда произошла та или иная бифуркация в истории группы.

Но наши подходы чувствительны к информации, которая позволяет нам ответить на не менее интересные вопросы:

**-- что именно произошло, как и почему?**



**К.А. Юдин (1912-1980)**

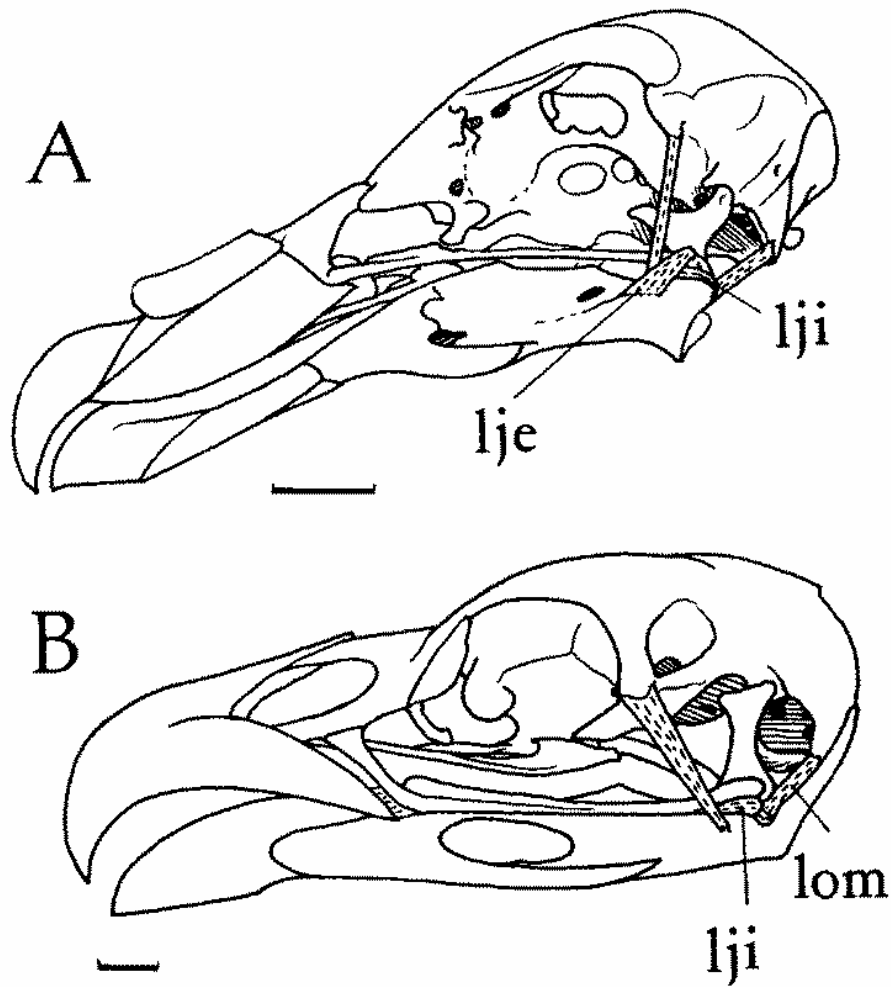
## Уровни зоологической систематики – по К.А. Юдину (1974):

1.Диагностический уровень. Случаи, когда разнообразие объектов неохватно и далеко не освоено, не осмыслено, они классифицируются в соответствии со случайно выбранной формалистической схемой - например, по алфавиту.

2.Филогенетический уровень - в духе подхода, использованного Э. Геккелем. Формы классифицируются согласно их положению в схеме филогенеза, которая строится упрощенным методом, из рецентных представителей, которые на самом деле не могут быть предками и потомками.

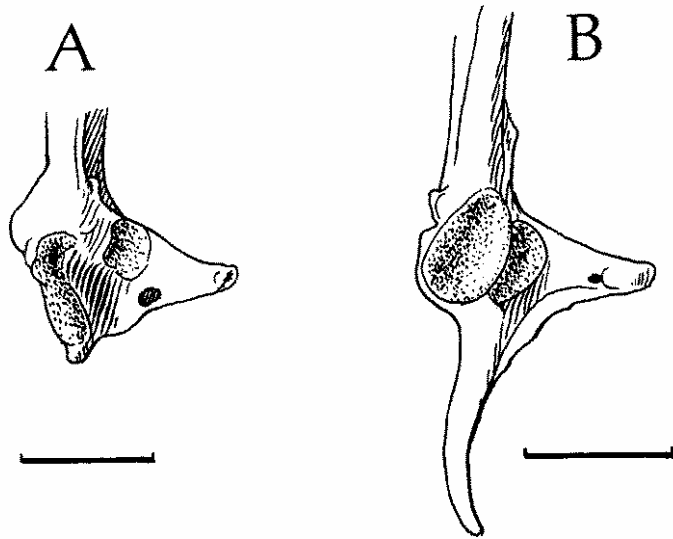
3.Морфобиологический уровень. Виды располагаются согласно нашему представлению о ходе их предшествовавшей эволюции, развитию на основе комплексного эколого-морфологического, или морфобиологического подхода.

## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES



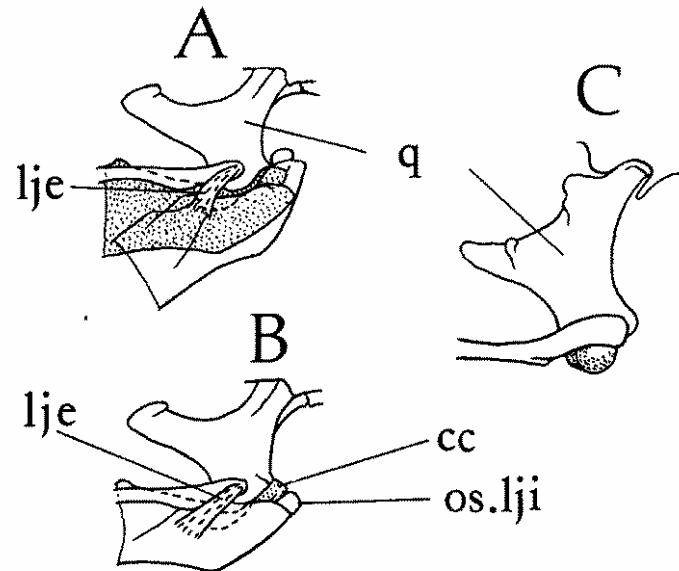
У представителей обоих отрядов отсутствует наружная суставная связка (представлена у глупыша – на А), способная ограничивать продольное скольжение в челюстном суставе.

## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES



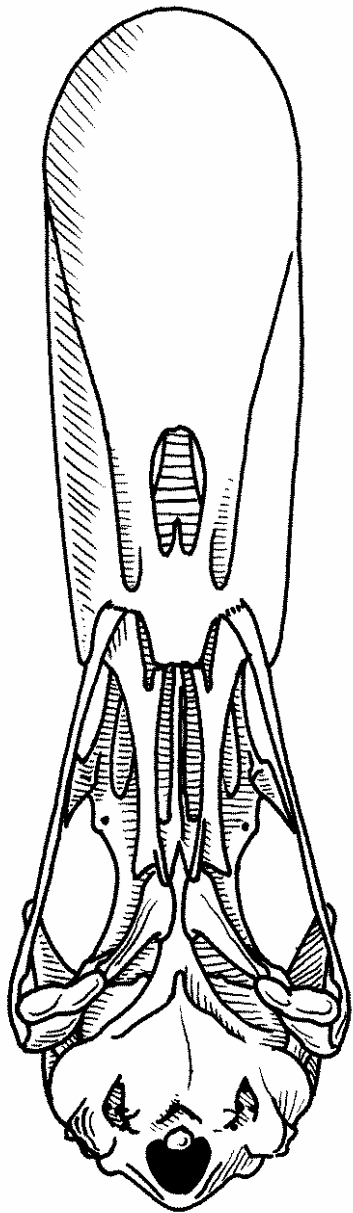
Соответственно, подклювье несет в челюстном суставе два продольных желобка. У остальных птиц суставной хрящ расположен по бортам глубокой центральной ямки.

Квадратная кость остальных птиц несет каудальный суставной мыщелок (cc). Он получает упор на задний бортик суставной ямки, позволяющий ему в комбинации с наружной суставной связкой блокировать сустав.



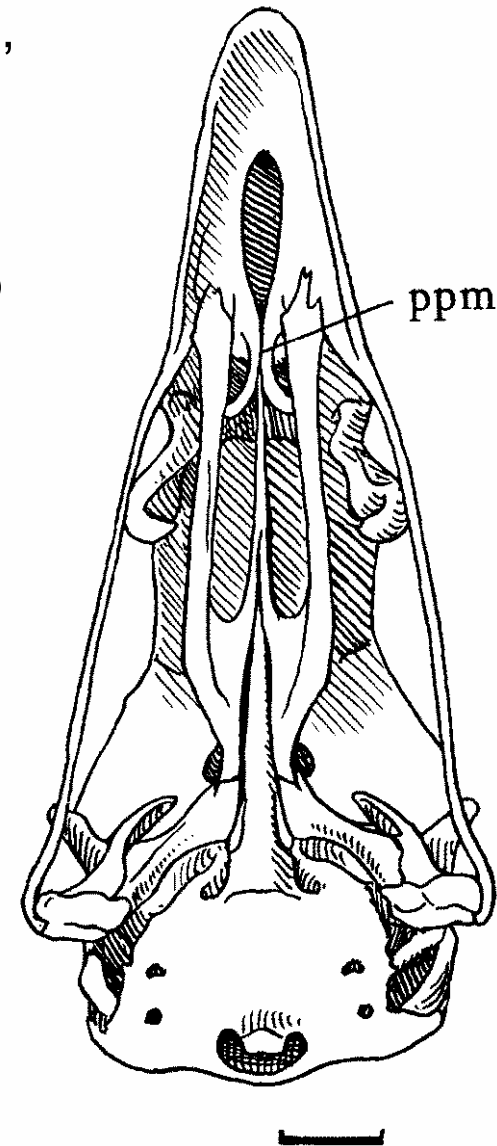


## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES



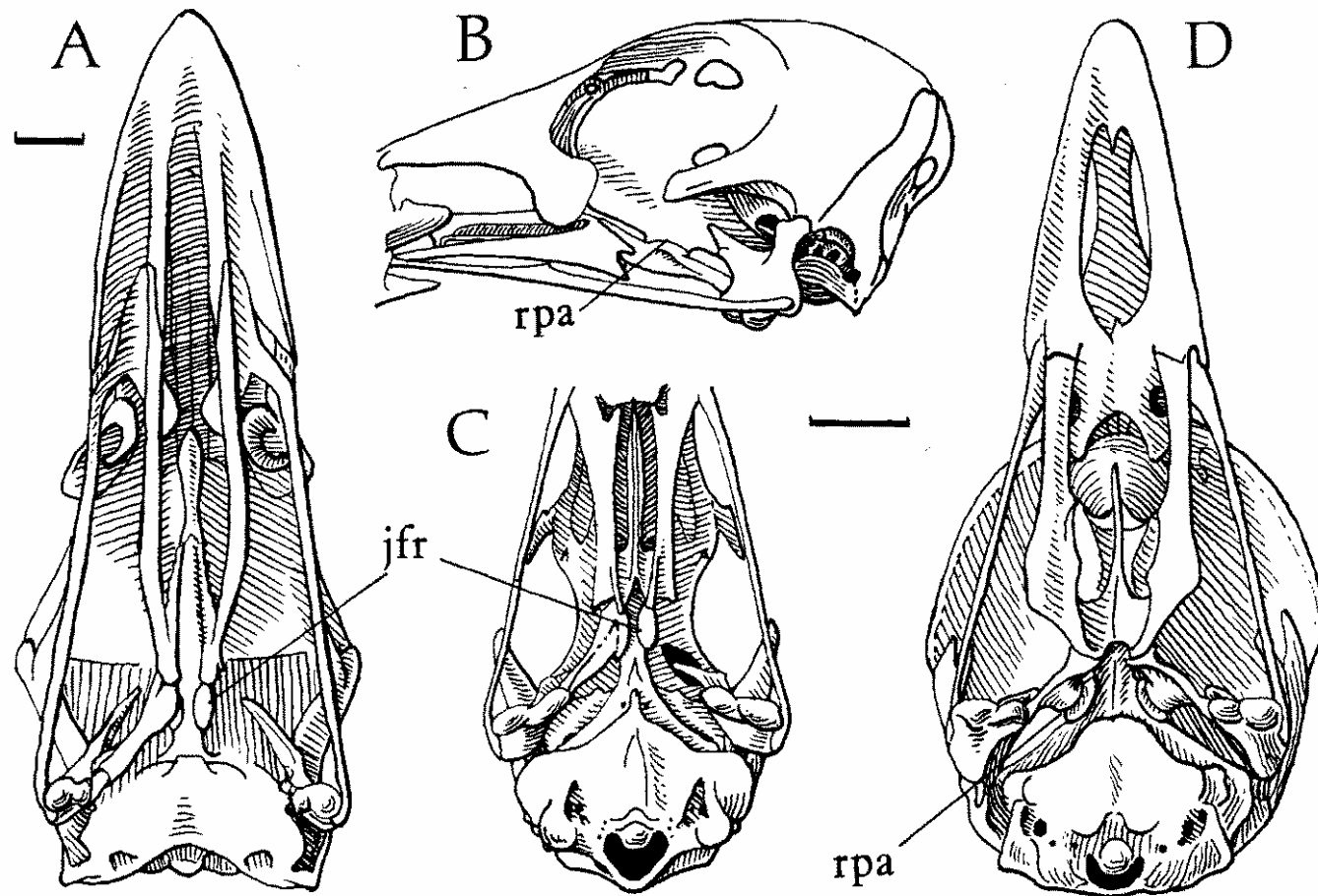
Кряква

Все гусеобразные – десмогнаты, курообразные в большинстве схизогнаты, но, например, кракс близок к десмогнатии, а череп представителя большеногих кур *Megascerphalon* вполне десмогнатен.



*Craх* sp.

## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

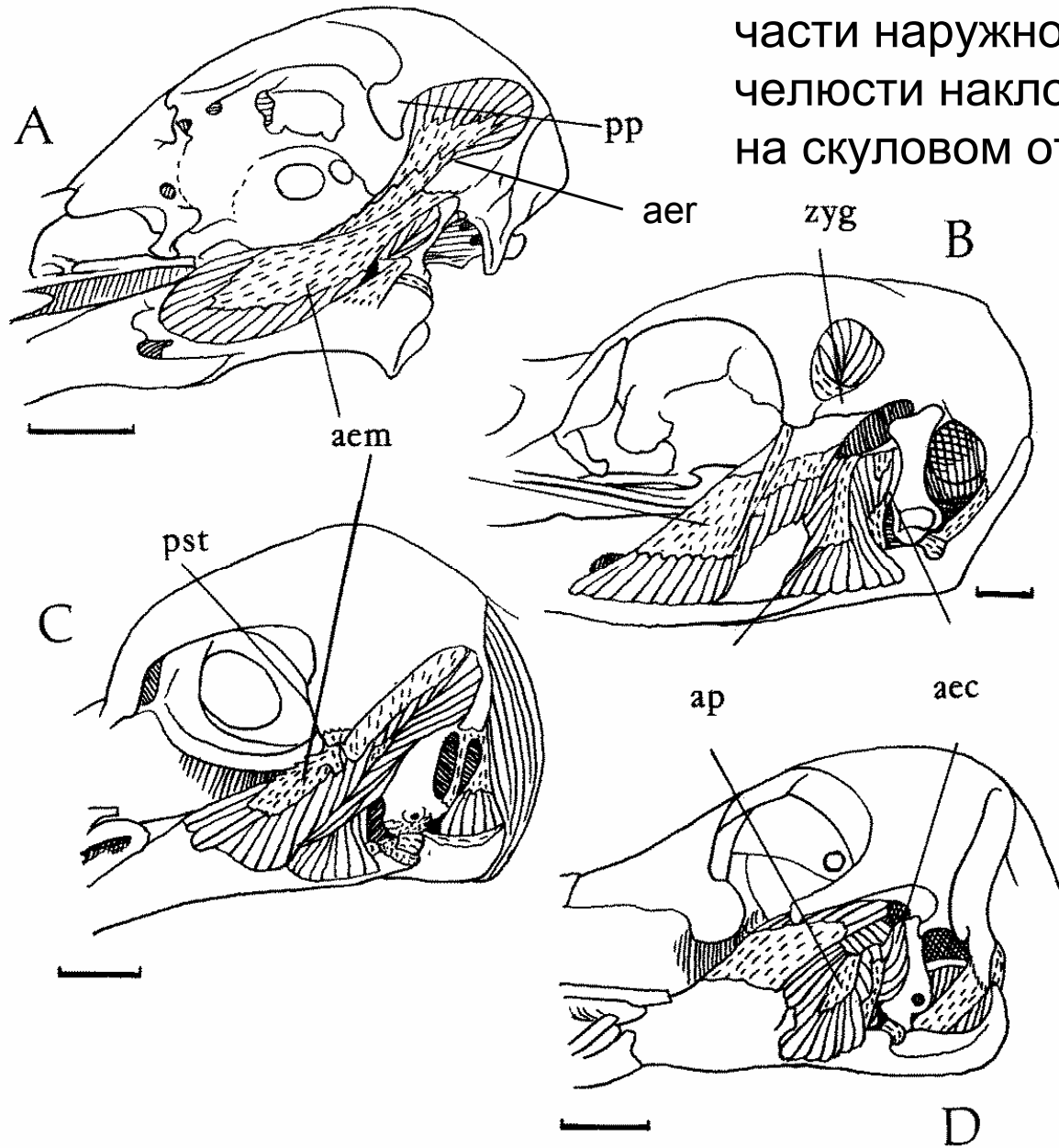


Передние концы птеригоидов получают скользящую опору на роострум без видимого участия сошника (см. В, череп кряквы) — при помощи суставных бляшек. Вероятно, это производные базиптеригоидного сочленения, которое выглядит вполне типичным образом у паламедеи (D).



# СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

У большинства птиц (здесь – глупыш) части наружного аддуктора нижней челюсти наклонены, **aem** начинается на скуловом отростке черепа.



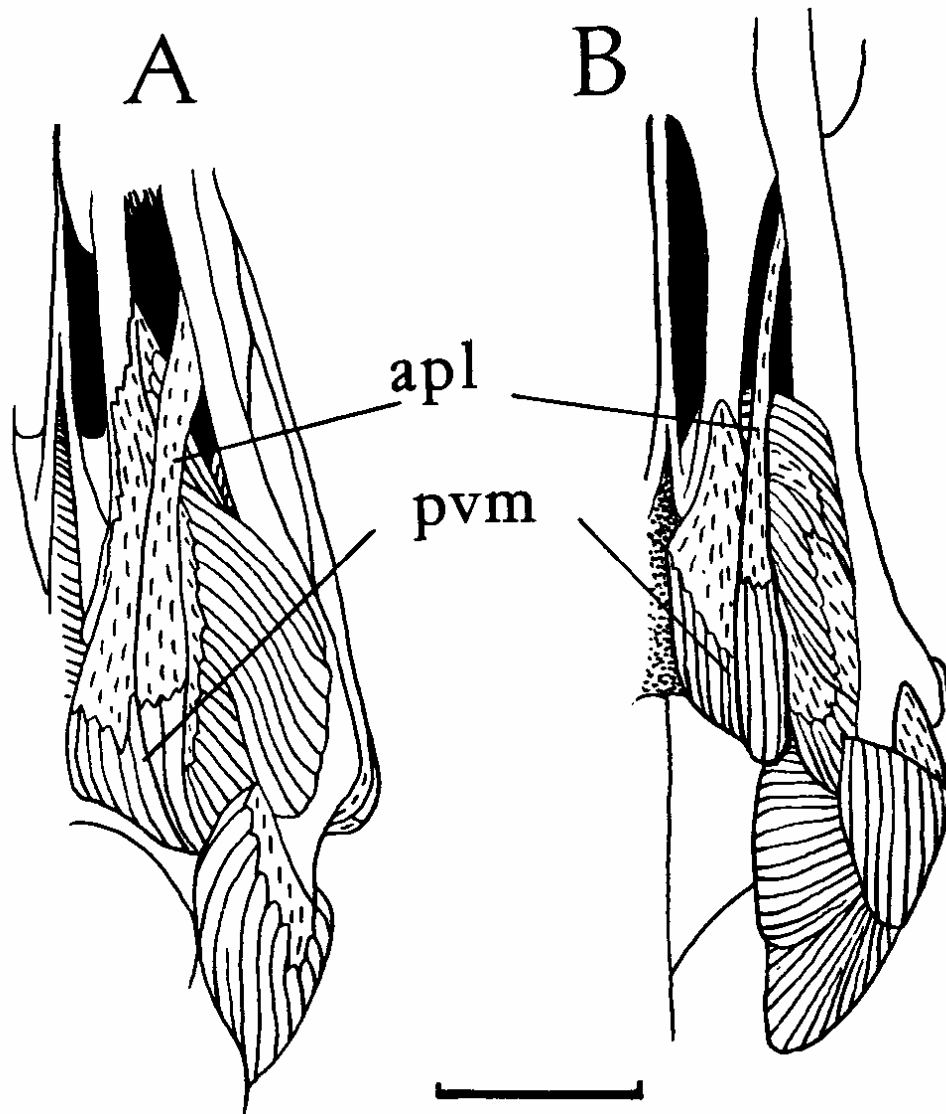
У курообразных начало **aem** перенесено на заглазничный отросток, а **aer** ослаблена, едва различима.

То же у всех гусеобразных.

Ар, едва различимый у большинства птиц, гипертрофирован, хотя из-за своей близости к суставу кажется неэффективным.

А -- глупыш; В – глухарь; С – паламедея; D – кряква.

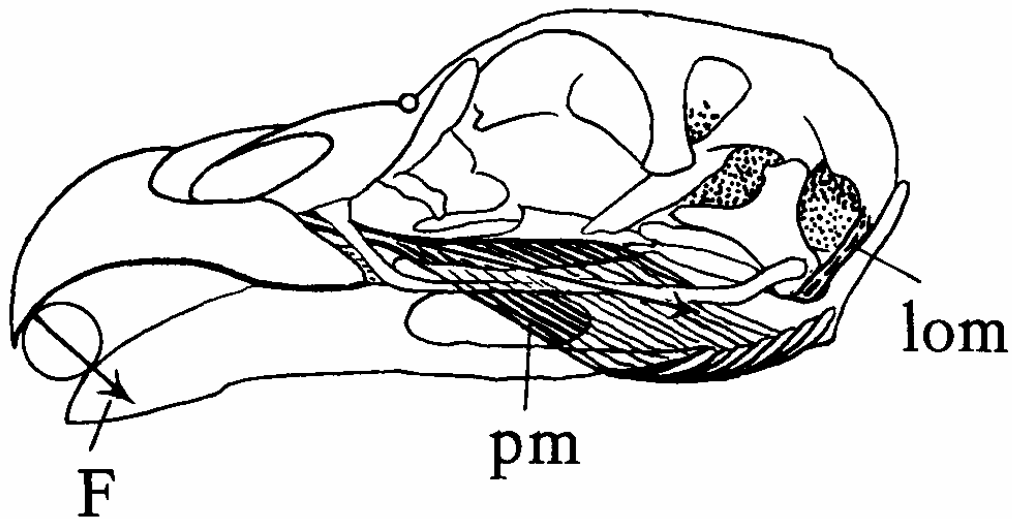
## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES



Дополнительная  
поверхностная прядь  
крыловидного мускула с  
сухожилием apl, идущим от  
верхнечелюстной кости.

А -- пенелопа из краковых  
(курообразные); В – кряква.

## СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

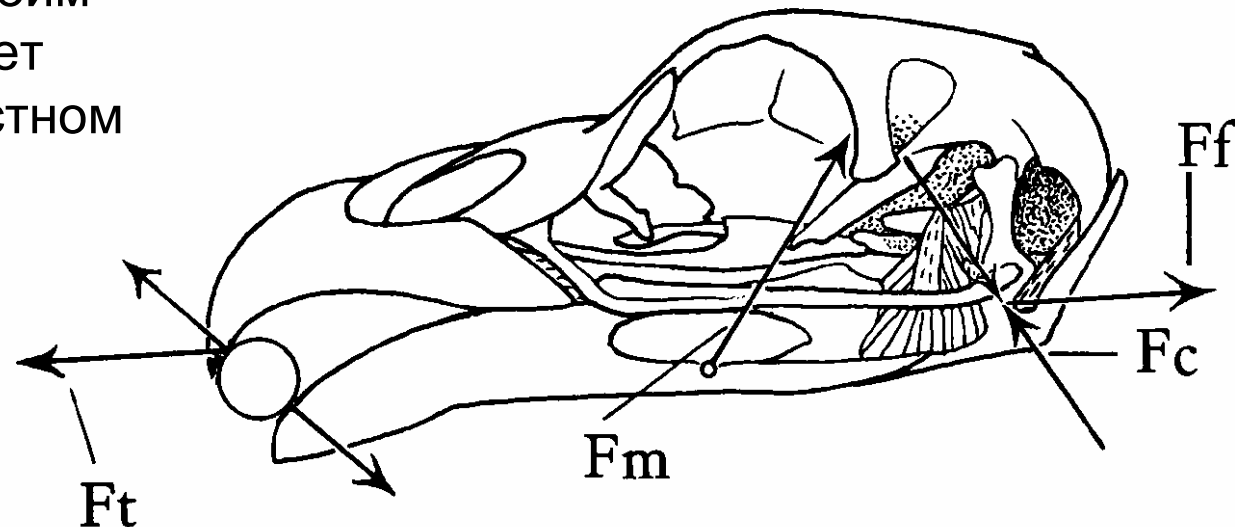


Средства фиксации надклювья для эффективного срывания прикрепленных кормовых объектов.

Крыловидный мускул удерживает надклювье вместе с затылочно-челюстной связкой и без помех со стороны отсутствующей наружной суставной связки.

Задний аддуктор, своим усилием препятствует скольжению в челюстном суставе.

Челюстной аппарат глухаря



# ОСОБЕННОСТИ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА

Этот подход нацелен на отображение филогенеза в форме конкретного процесса адаптации к условиям существования.

Он предусматривает истолкование составляющих многообразия морфологических состояний в терминах сформировавшего их исторического процесса адаптивных преобразований.

# СПОСОБЫ РАСПОЗНАНИЯ АДАПТАЦИЙ

Понятие адаптации двояко.

1. Комплексы морфофункциональных особенностей вида, специфичные (подходящие, как ключ к замку) по отношению к существенным для данного вида свойствам окружающей среды (т. е. к умвельту).

2. Процесс формирования этих комплексов в эволюции.

Родство двух одноименных понятий помогает осуществлять логический переход от понимания адаптивности к реконструкции процесса адаптации.

В практической работе на первое место выдвигается задача достоверного функционального анализа.

# ПУТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА

Это критическая точка всей обсуждаемой сферы исследований.

Гарантию успеха функционального анализа принято видеть в предпосылках двоякого рода:

- 1) использование данных о реальной жизнедеятельности объектов на основе экспериментов и наблюдений – как лабораторных, так и полевых;
- 2) техническая вооруженность исследователя.

Почему-то история подобного рода работ, в которых эти условия были соблюдены, пестрит ошибками, весьма удивительными, поскольку они вполне очевидны в свете чисто морфологических данных.



# ПРИМЕРЫ ОШИБОК ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МОРФОЛОГОВ. GART ZWEERS (1974)

1. Челюстной аппарат кряквы: эксперименты с живыми птицами – ускоренная киносъемка, даже электромиография. Обнаружил парадоксальную подвижность нижней челюсти: во время щелокчения в воде – она движется наперекор усилиям мышц, поднимается при раскрывании клюва и опускается при закрывания (но отставая от движения надклювья). Автор отнес эффект на счет известных в этой роли связок и тригонометрически вычислил необходимые величины сил их натяжения. Его не смутило, что расчетные величины превысили ожидаемую прочность связок.  
Но он не догадался, что нижняя челюсть принудительно следует за более коротким и потому более сильным надклювьем, которое то толкает, то подсасывает ее через находящуюся в ротовой полости порцию воды.
2. Путем измерений на этих кинокадрах Zweers постулировал продольные перемещения нижней челюсти, которая в действительности жестко расчлелена в этом направлении связками относительно черепной коробки.

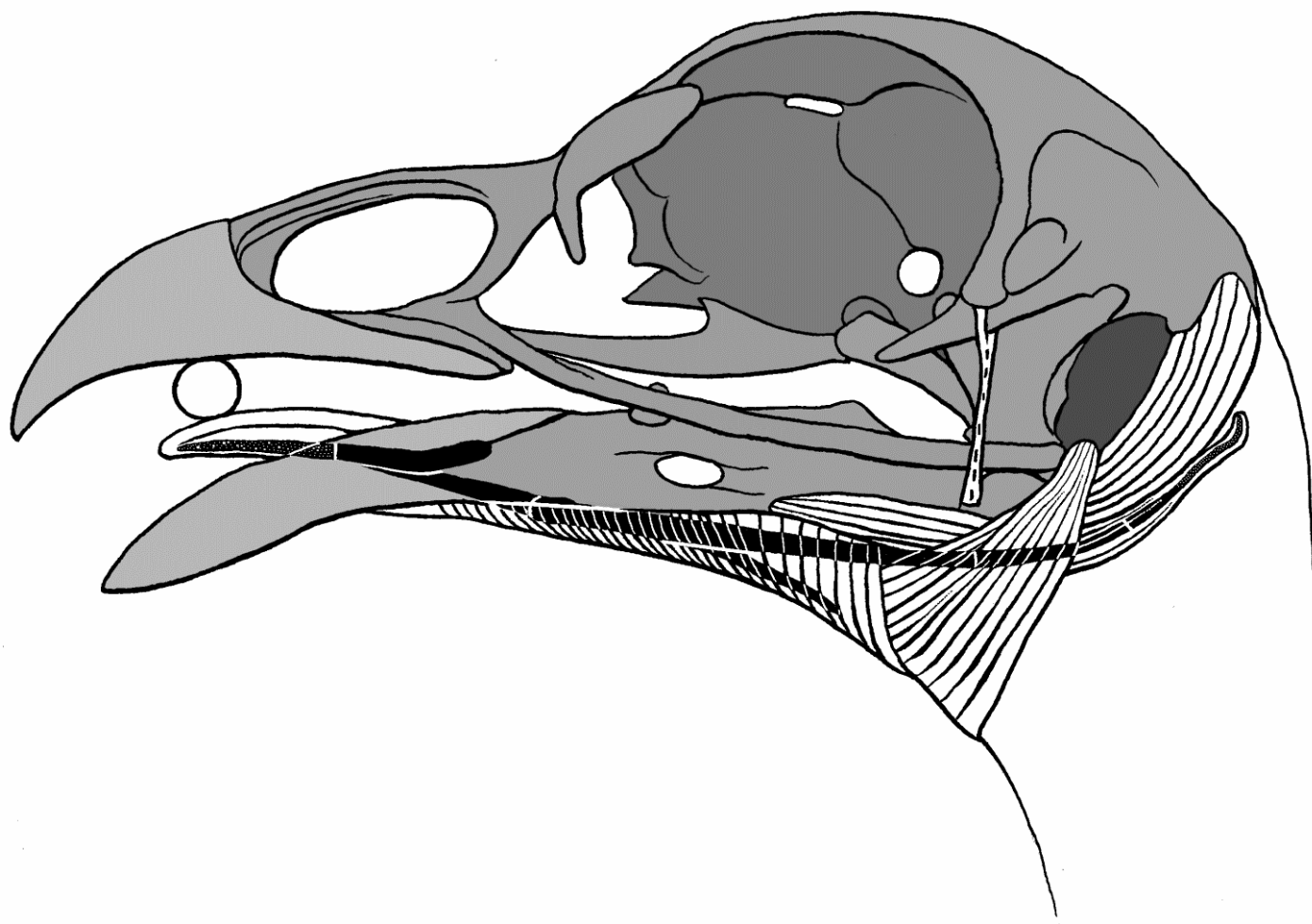
# ОШИБКА TOMLINSON (2000)

Авторитет написанной ею главы в монографии Feeding – о механизмах языка бескилевых и индейки – укреплен использованием рентгенографии, которая тем не менее не спасла автора от смешной ошибки.

Tomlinson заключила что вершина рожка (производного первой жаберной дуги), упираясь в костную стенку затылка, образует ответственную точку опоры для всего подъязычного аппарата («первичную точку вращения», миниатюрный аналог тазобедренного сустава).

Но вершина рожка у индейки и практически у всех неогнатных птиц тонка, чрезвычайно податлива (жидка), к тому же не может достигнуть поверхности черепа, закрытой тесно сомкнутыми челюстными и шейными мышцами.

Если не сможем понять того, что вполне доступно невооруженному глазу (или не догадаемся посмотреть?), то и рентген не поможет.



Подъязычный аппарат и некоторые относящиеся к нему  
мышцы у домашней курицы.

# О ДОСТУПНЫХ ПУТЯХ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА

Приведенные примеры ошибок показывают, что без анализа конструкции модельных узлов организма на основе здравого смысла обойтись нельзя.

В приложении к аппаратам костно-мышечной системы, выполняющим механические функции, этот здравый смысл весьма строг, поскольку может опереться на теоретическую механику (раздел Статика), и весьма продуктивен. Он позволяет извлекать из конструкции костно-мышечных аппаратов богатую и достоверную информацию о механических свойствах каждого конкретного узла.

Важно, что все это функциональные свойства, ибо реальное механическое взаимодействие таких аппаратов между собой, с внешними физическими телами и субстратами может осуществляться исключительно на их основе.

# ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НА ЧИСТО АНАТОМИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

Источник достоверности функционального анализа, исходящего из морфологии:

важнейшие механические свойства костно-мышечного аппарата задаются в реальности именно его геометрией, той самой, на которую опираемся и мы, когда «предсказываем» эти свойства.

# ПРЕДСКАЗАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ И ТРЕБОВАНИЙ НА АНАТОМИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

Доступная пониманию механическая ситуация внутри организма распространяется и во вне его, переходя на взаимодействия аппаратов, «инструментов» организма с внешними физическими телами, субстратами и средами.

Поэтому характер механических взаимодействий на арене сообщества также доступен предсказанию на основе знания анатомии и понимания внешней механической ситуации.

В итоге обсуждаемый путь анализа позволяет выявлять экологические возможности видов с опережением в сравнении с прямыми наблюдениями.



# ПРИЛОЖЕНИЕ ИСХОДЯЩЕГО ИЗ МОРФОЛОГИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА К ИНТЕРПРЕТАЦИИ БАЗАЛЬНОГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ ЖИВОТНОГО

Общий план строения, компоненты которого представляются неадаптивными, доступен интерпретации в качестве наслоения следов прежних адаптаций. Тем самым, он может служить в качестве некоей записи филогенеза.

# КАК НА РЕЦЕНТНОМ МАТЕРИАЛЕ ИСКАТЬ «ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СИГНАЛ»?

Уловив в морфологии данного объекта адаптивные аспекты, а затем поняв влияние на нее со стороны процессов адаптации, мы можем представить себе данное состояние в качестве вектора, короткого отрезка направленного адаптивного процесса.

Современные виды, хотя они и не связаны прямой преемственностью, могут символизировать последовательные стадии преобразований и служить нам моделями, материалом для построения воображаемых филогенетических рядов.

Мы можем построить такой ряд по какому-либо существенному признаку, воспользовавшись его реальным разнообразием в изучаемой группе. Аналогичным образом может быть построен ряд по другому признаку.

Поскольку адаптация расшифрована, нам понятны объективные коррелятивные связи (филогенетические корреляции – координации) обоих признаков (Юдин предпочитал термин «особенности»).

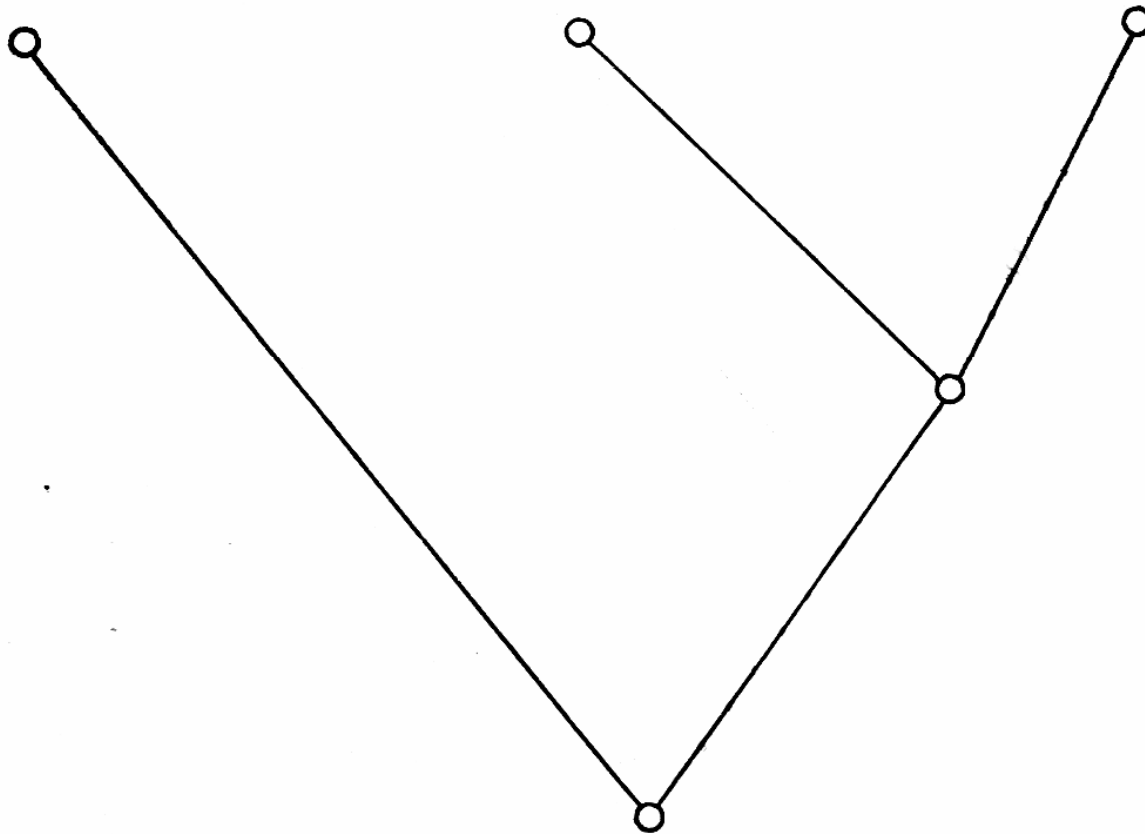
Закономерности адаптации, выявленные в модельном костно-мускульном узле изучаемой группы видов, позволяют продолжать этот процесс и построить такие пучки параллельных рядов, отражающих преобразования нескольких признаков, сохраняя при этом конкретность отдельных морфологических состояний. Они отражают морфофункциональную специфику каждого варианта организации, образующего стадию предполагаемого процесса.

Получается, что мы реконструировали некий аспект образа предка, который дает нам основания говорить о доступной ему экологической нише, о его жизненной форме.

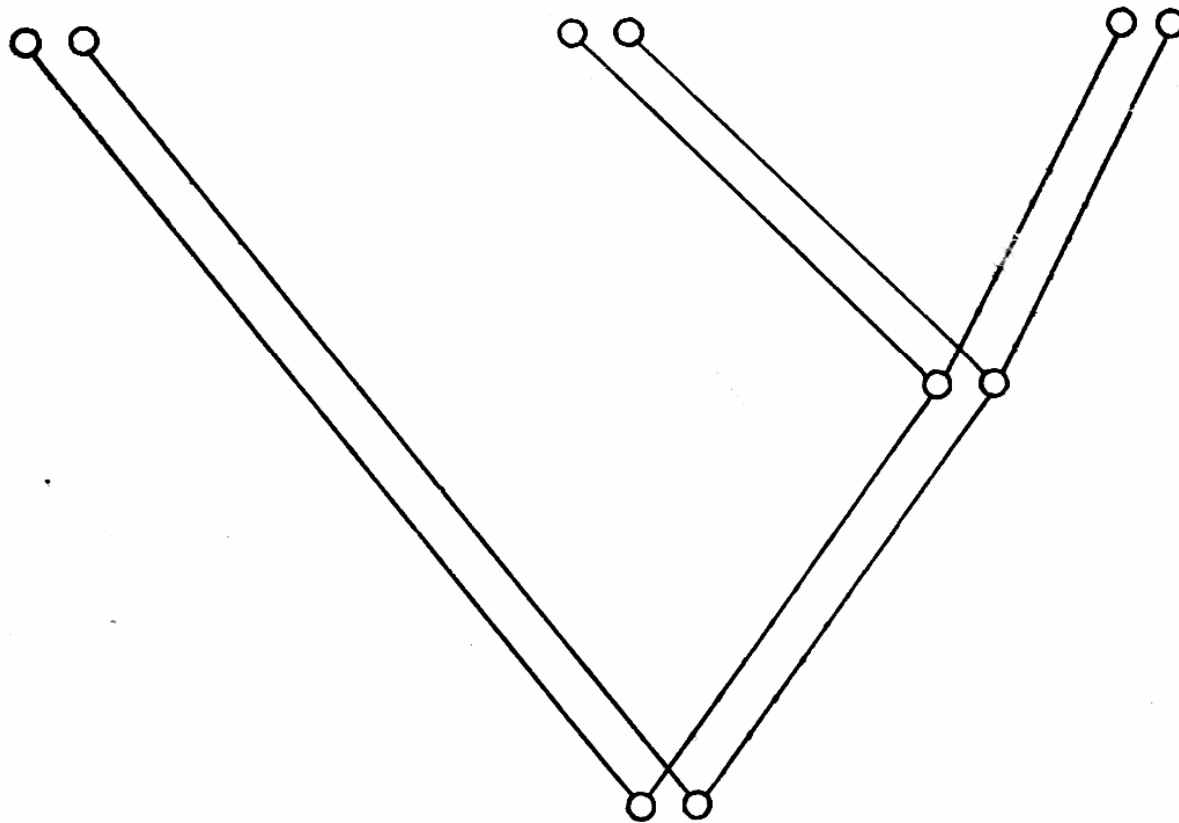
Эти образы тоже образуют ряды, правдоподобие которых можно тестировать при помощи, так сказать, экологического критерия – логики процесса адаптации.

Получившаяся в итоге логическая «арматура» филогенетической гипотезы представляет собой ветвящиеся пучки рядов – многих морфологических и одного экологического – таких снопов, связанных многими поперечными «связями». Можно уверенно утверждать, что в реальных процессах дивергентной адаптивной эволюции, реконструировать которую мы надеемся, весь этот сложный «пасьянс» прекрасно сходил.

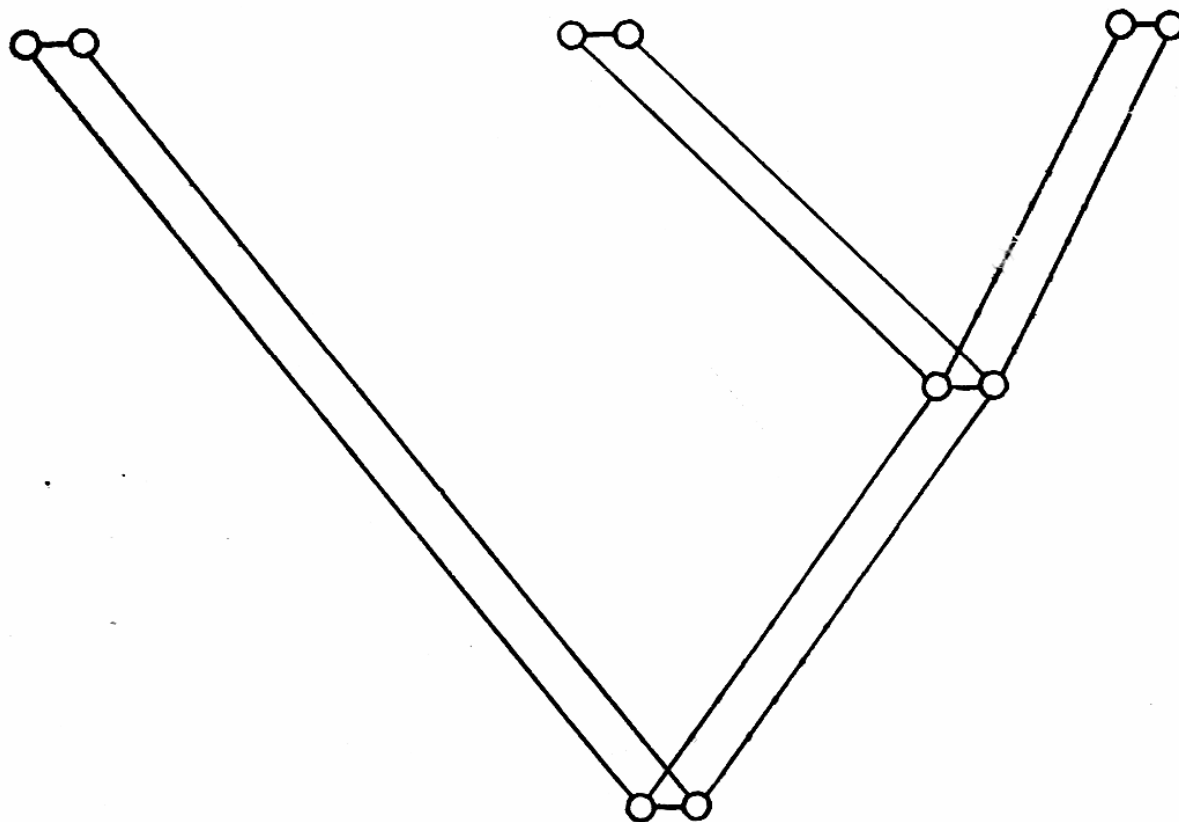
# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ



# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ

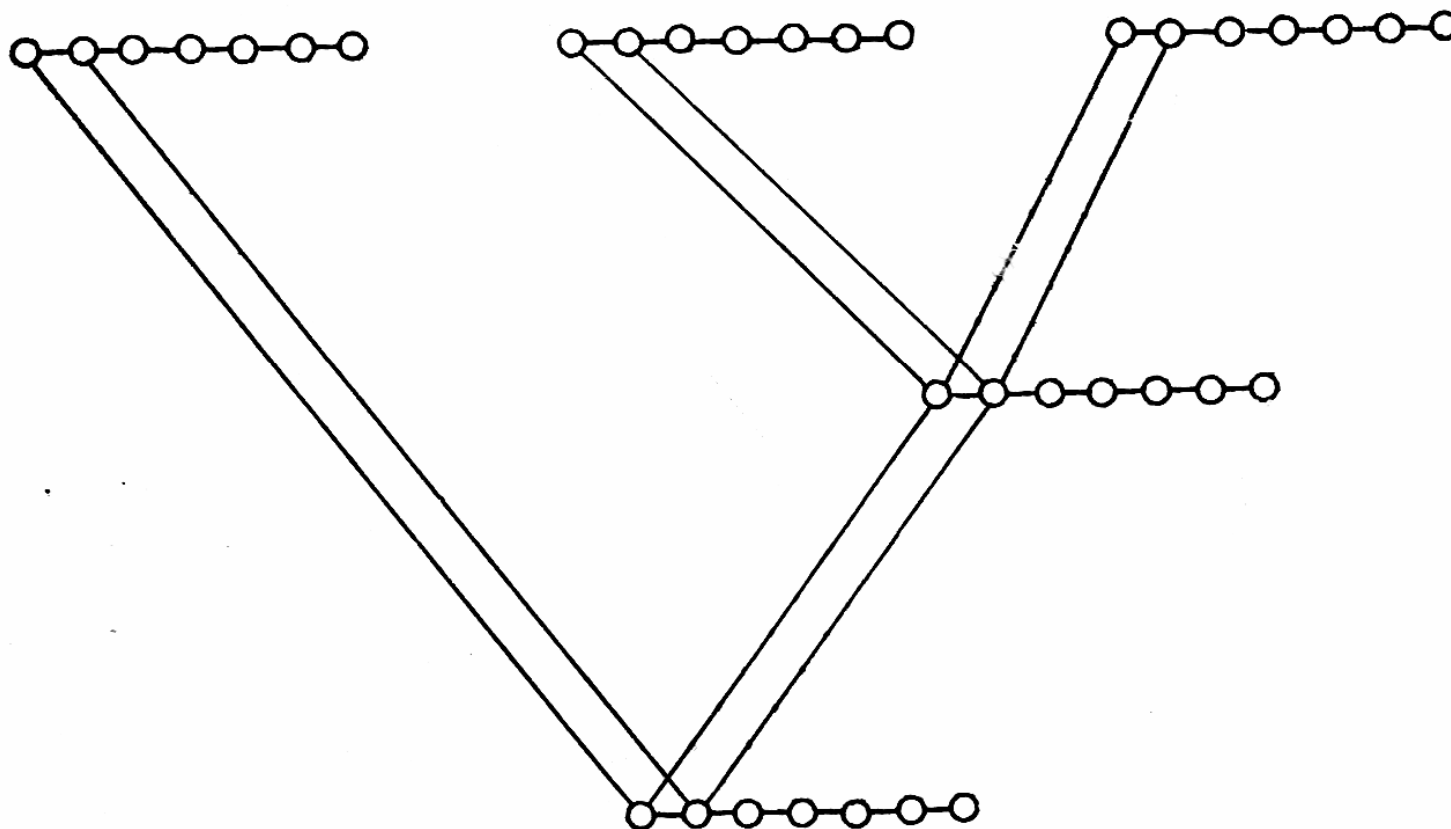


# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ

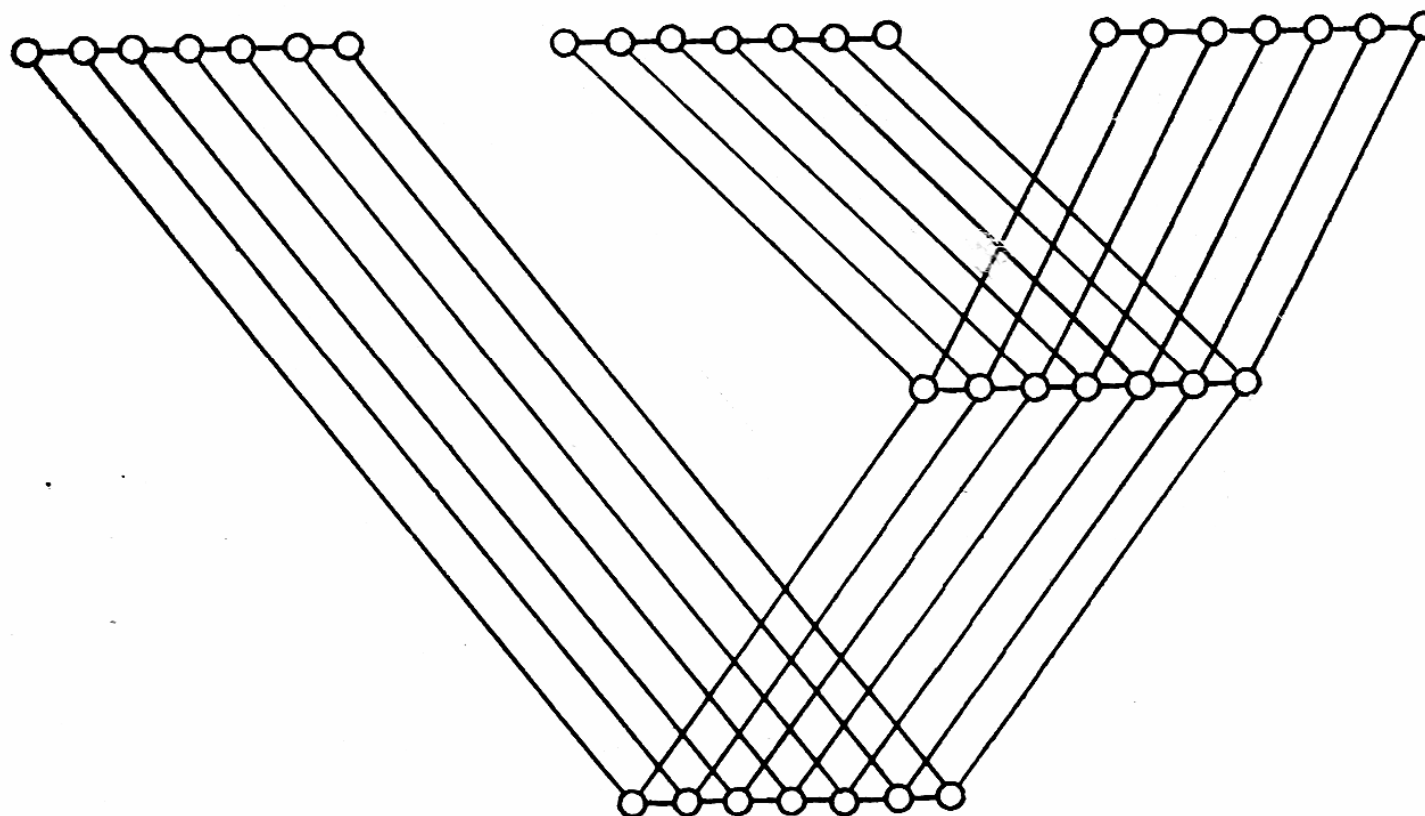




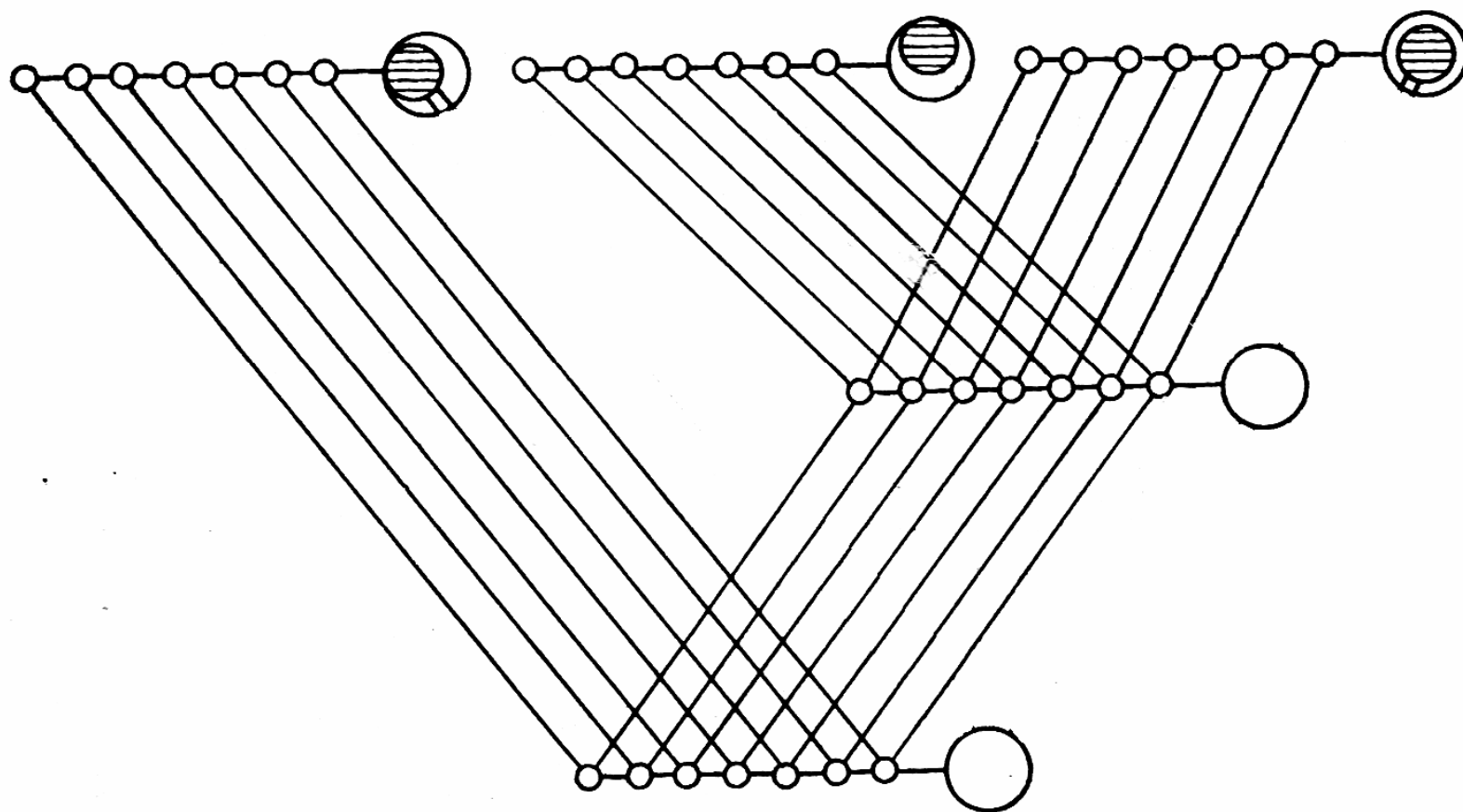
# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ



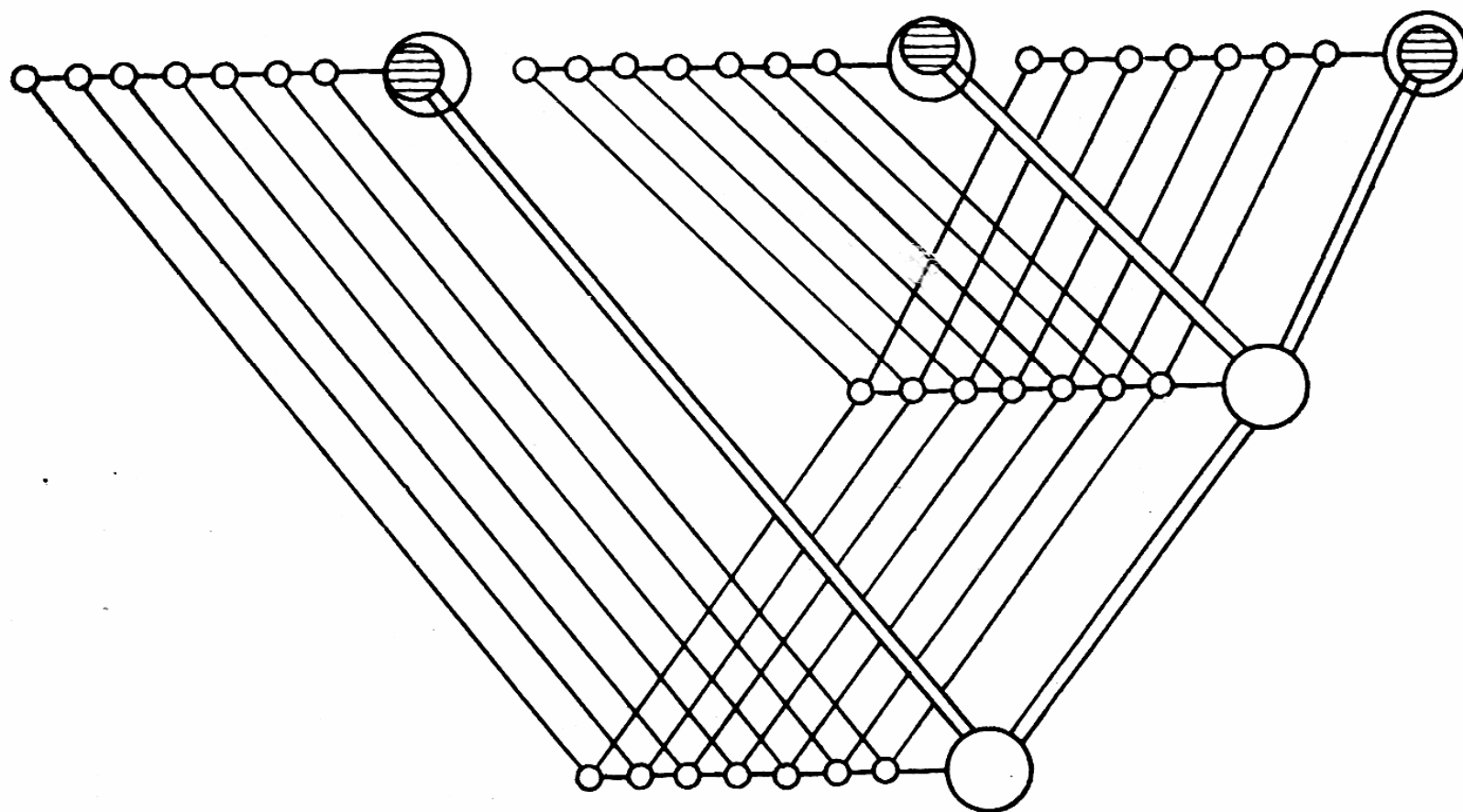
# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ



# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ



# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ГИПОТЕЗЫ

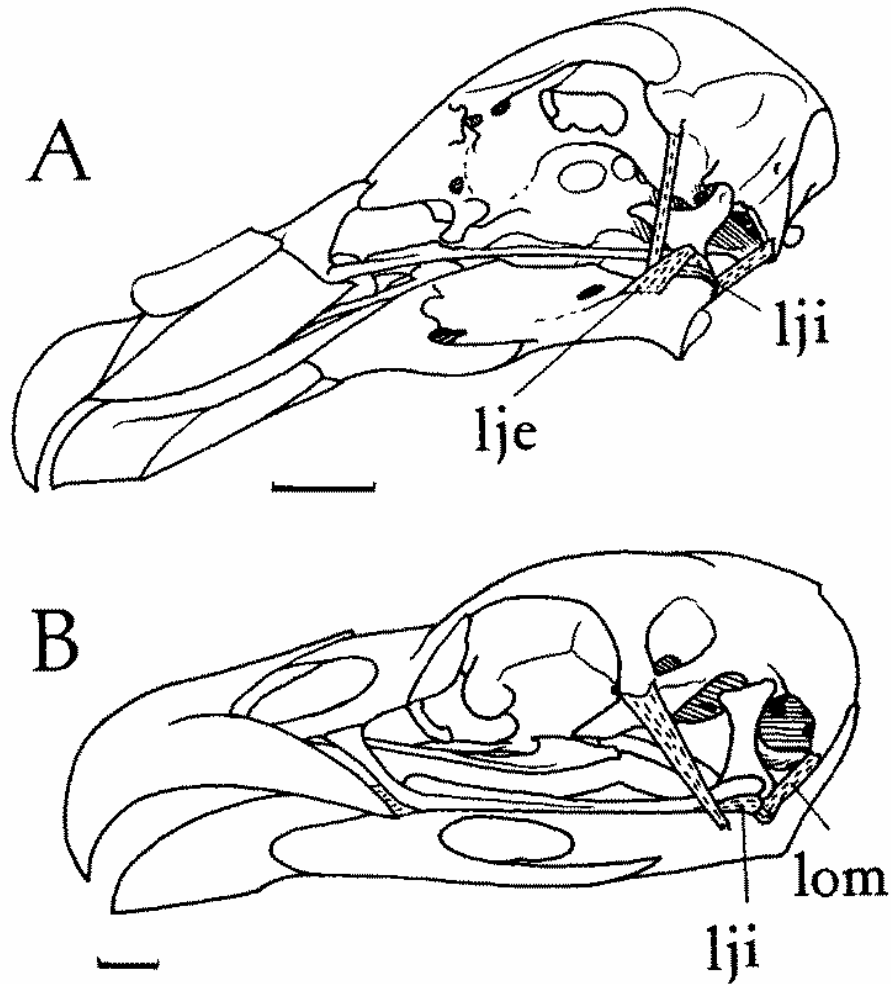


Полноценным отражением подразумеваемого содержания гипотезы будет служить ее повествовательное изложение – эволюционный сценарий.

Графическое же изображение гипотезы, ее дендрограмма в виде ветвящихся снопов рядов представляет собой некоторый отрезок искомой филогении, реконструкция которого окажется сильной для нашего подхода.

## ВОЗМОЖНЫЕ ЭТАПЫ В ЭВОЛЮЦИИ ОБЩИХ ПРЕДКОВ

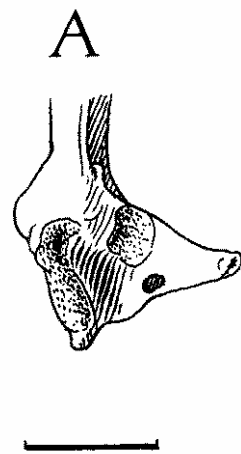
Представители обоих отрядов  
глубоко растительоядны,  
притом листоядны



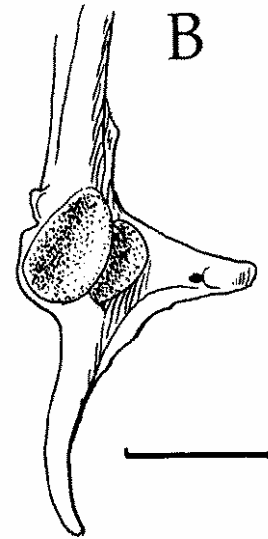
У представителей обоих  
отрядов отсутствует  
наружная суставная  
связка (представлена у  
глупыша – на А), что  
создало свободу  
продольных скользящих  
движений в челюстном  
суставе.



# СО СКОЛЬЗЯЩЕЙ ПОДВИЖНОСТЬЮ И СОПРЯЖЕНА ФОРМА ПОВЕРХНОСТИ В ЧЕЛЮСТНОМ СУСТАВЕ

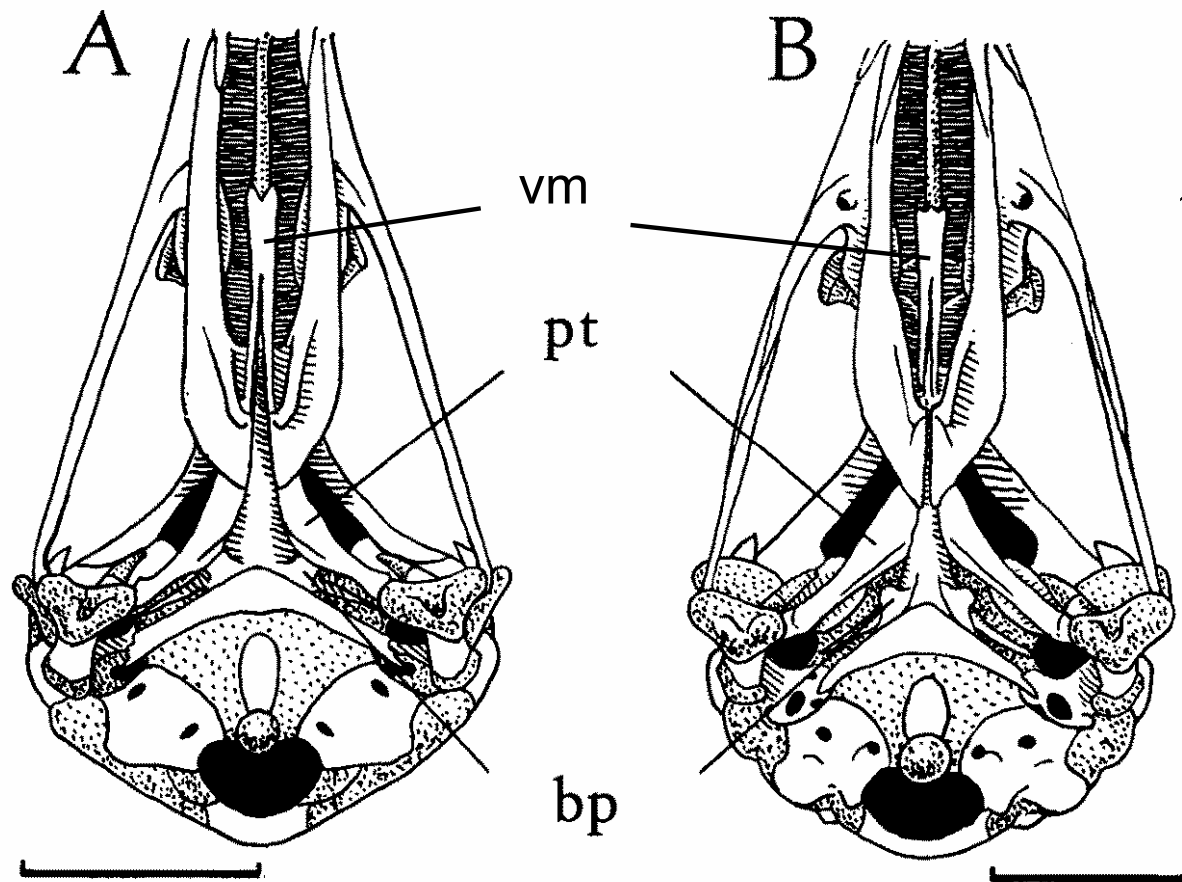


Ворон



Глухарь

# ПРИЧИНЫ СМЕЩЕНИЯ ЗОНЫ ОПОРЫ ПТЕРИГОИДОВ НА РОСТРУМ К ИХ ПЕРЕДНЕМУ КОНЦУ



Опора птеригоидов серединами на базиптеригоидные отростки сковывает их подвижность, и отростки редуцируются. Костное небо получает скользящую опору на роострум через рудименты ножек сошника.

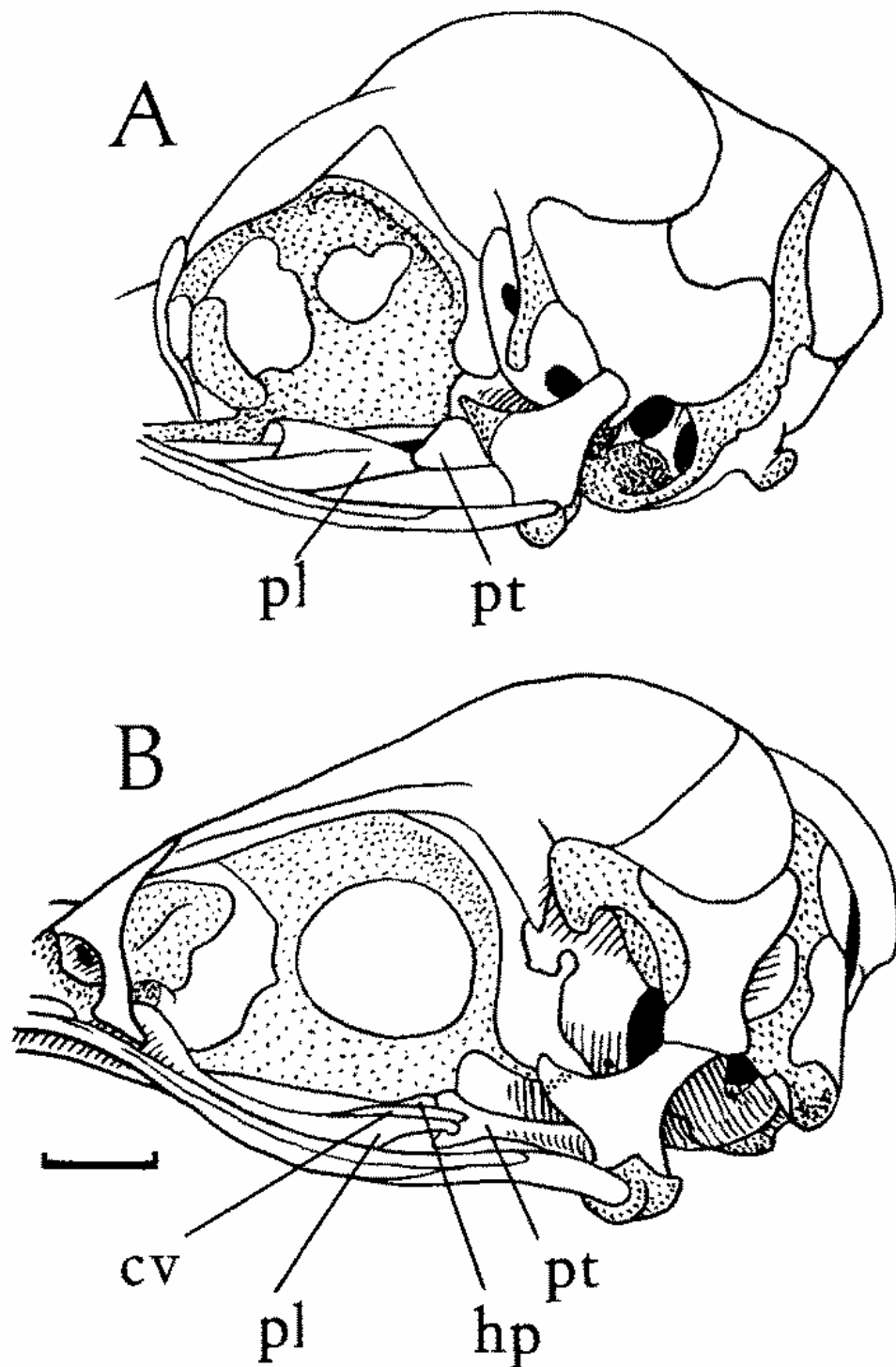
Череп птенцов длинноклювой кайры (*Uria aalge*) разного возраста

## СВОЕОБРАЗИЕ НЕБНО-КРЫЛОВИДНОГО СОЧЛЕНЕНИЯ У GALLIFORMES И ANSERIFORMES

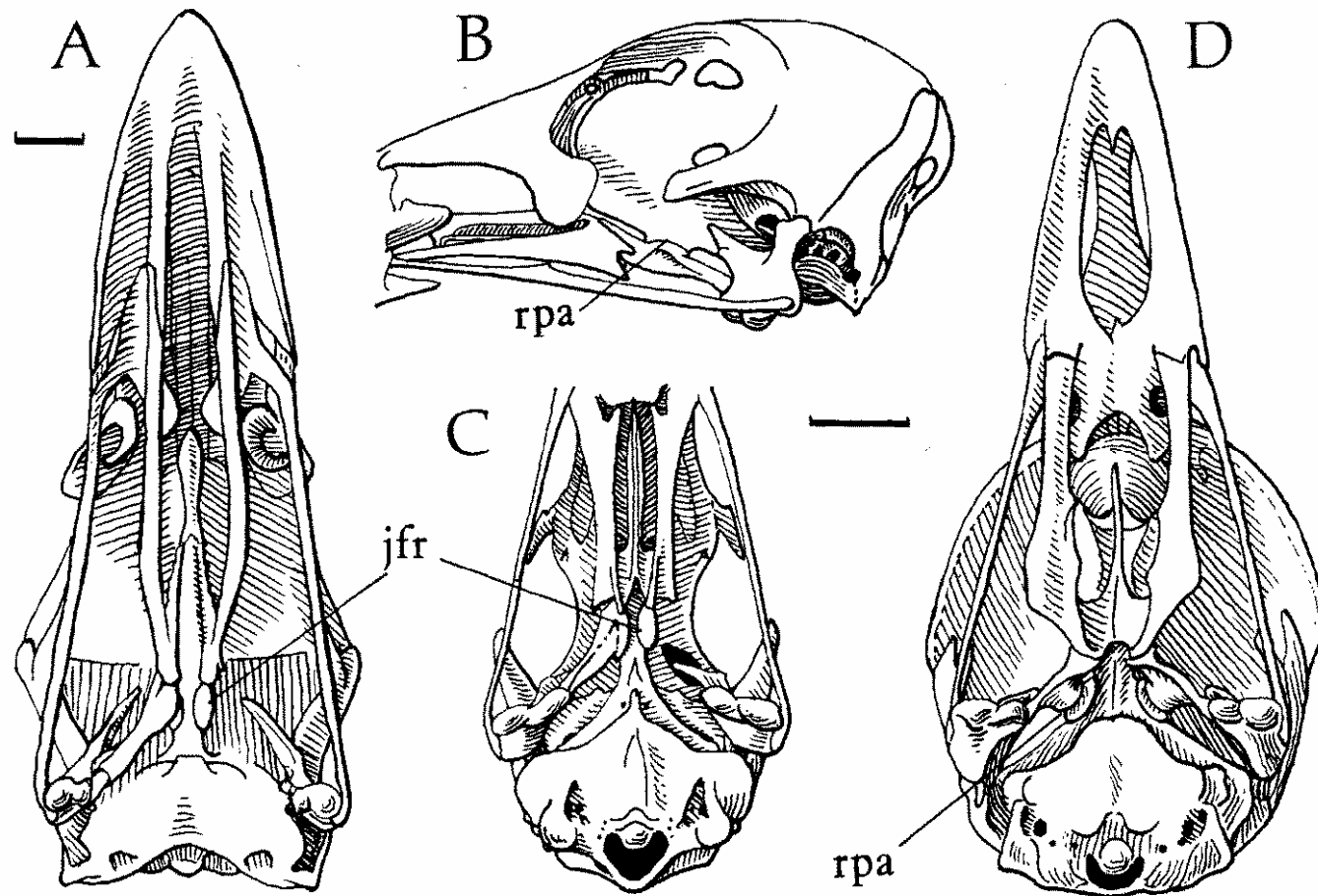
Подвижное небно-крыловидное сочленение формируется у большинства птиц с фрагментацией птеригоида. Его передний конец отделяется в качестве гемиптеригоида (Ruscraft, 1900). **Предполагаю**, что причина фрагментации – связь конца птеригоида с ножкой сошника, посредника в скользящей опоре неба на роострум.

Но у Galloanseres гемиптеригоид не отделяется, будто что-то случилось с их сошником.

А -- череп цыпленка, В – череп крупного птенца императорского пингвина (длина черепа 123 мм).

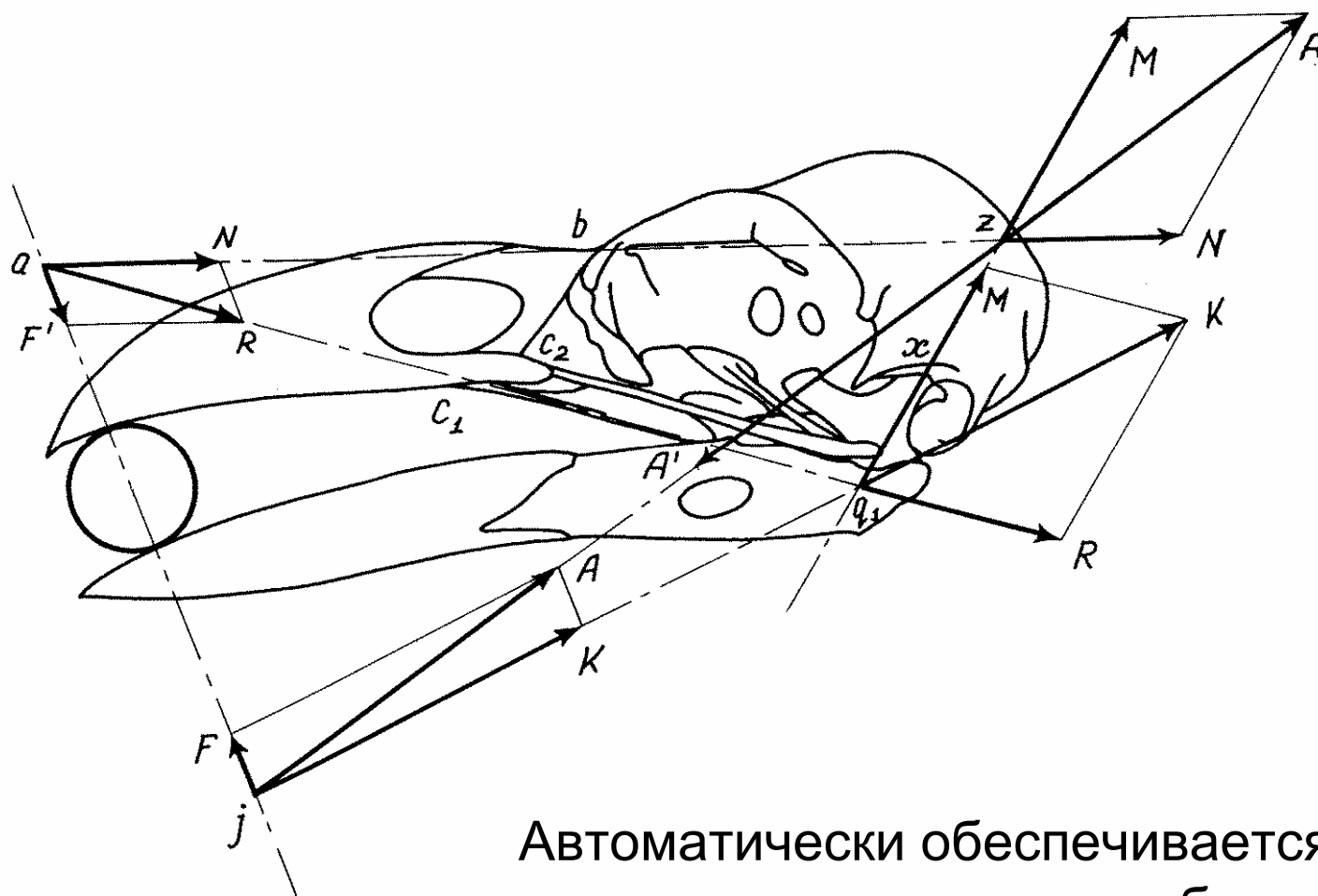


## СОШНИК НЕ РАБОТАЕТ В КАЧЕСТВЕ САЛАЗОК



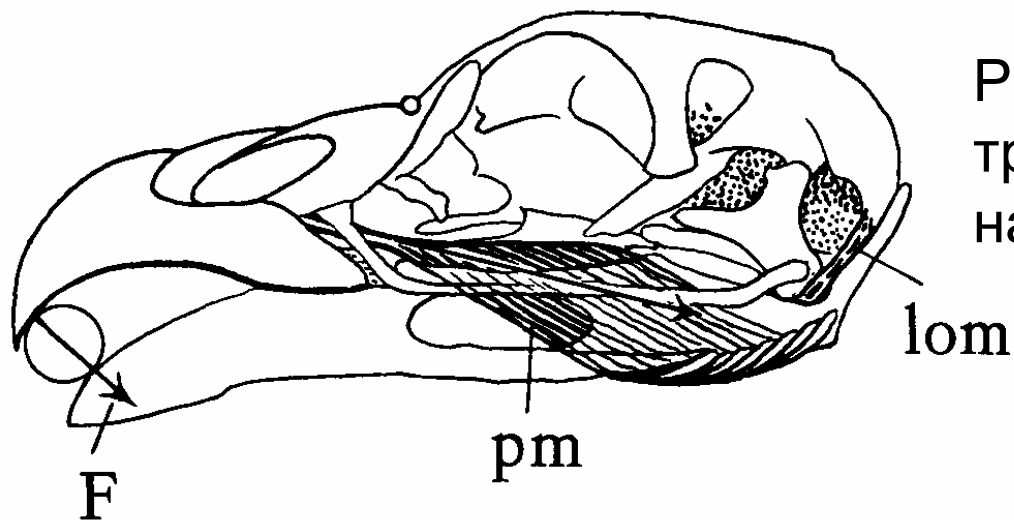
Как видно на черепе кряквы (см. В), костное небо не имеет иной связи с черепом, помимо бляшек гра.

# ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ УСИЛИЙ В ЧЕЛЮСТНОМ АППАРАТЕ ВОРОНА: СОВМЕЩЕННЫЙ МУСКУЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ ЧЕЛЮСТЕЙ



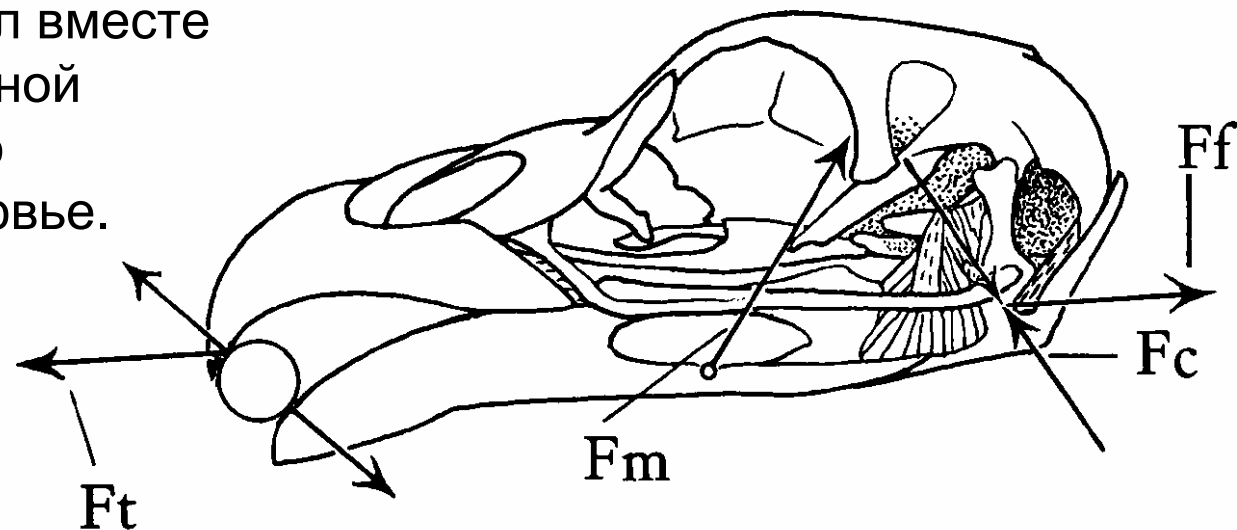
Автоматически обеспечивается  
равновесное сжатие объектов

# ОСНОВНОЕ МУСКУЛЬНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ НАДКЛЮВЬЯ У ГЛУХАРЯ - В УСЛОВИЯХ РАЗОБЩЕННОГО МУСКУЛЬНОГО КОНТРОЛЯ ЧЕЛЮСТЕЙ



Равновесия сил челюстей не требуется: доминирует нагрузка надклювья.

Крыловидный мускул вместе с затылочно-челюстной связкой эффективно обслуживает надклювье.

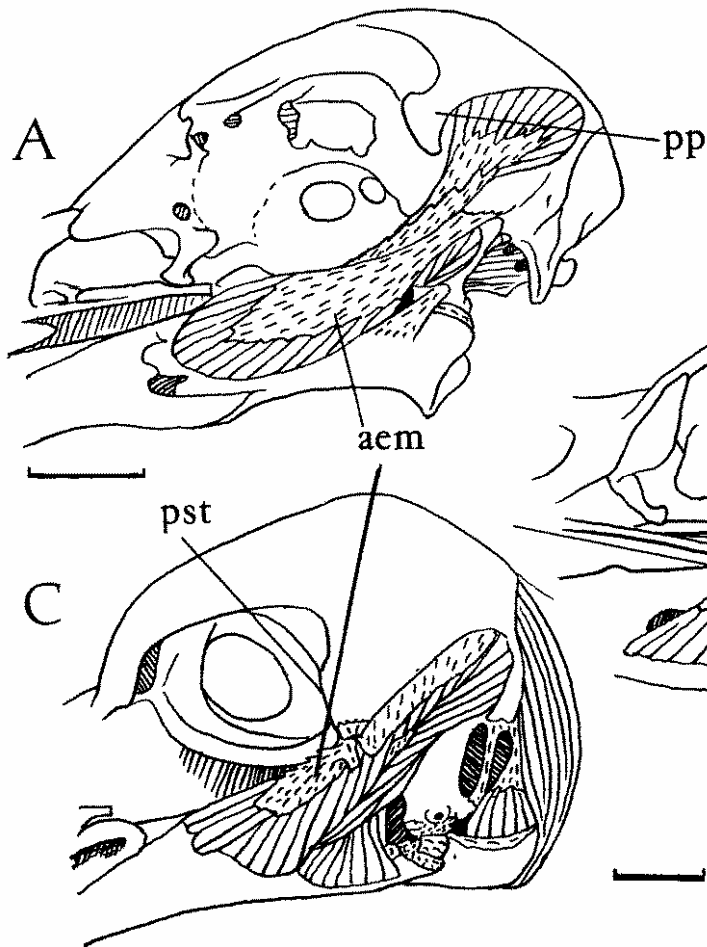


Задний аддуктор тормозит скольжение квадратной кости в челюстном суставе.



# СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

У глупыша наклон наружного аддуктора соответствует применению **сопряженного мускульного контроля** челюстей.



У курообразных наружный аддуктор приспособлен к обслуживанию почти исключительно нижней челюсти – в рамках **разобщенного мускульного** контроля челюстей.

А -- глупыш; В – глухарь; С – паламедея.

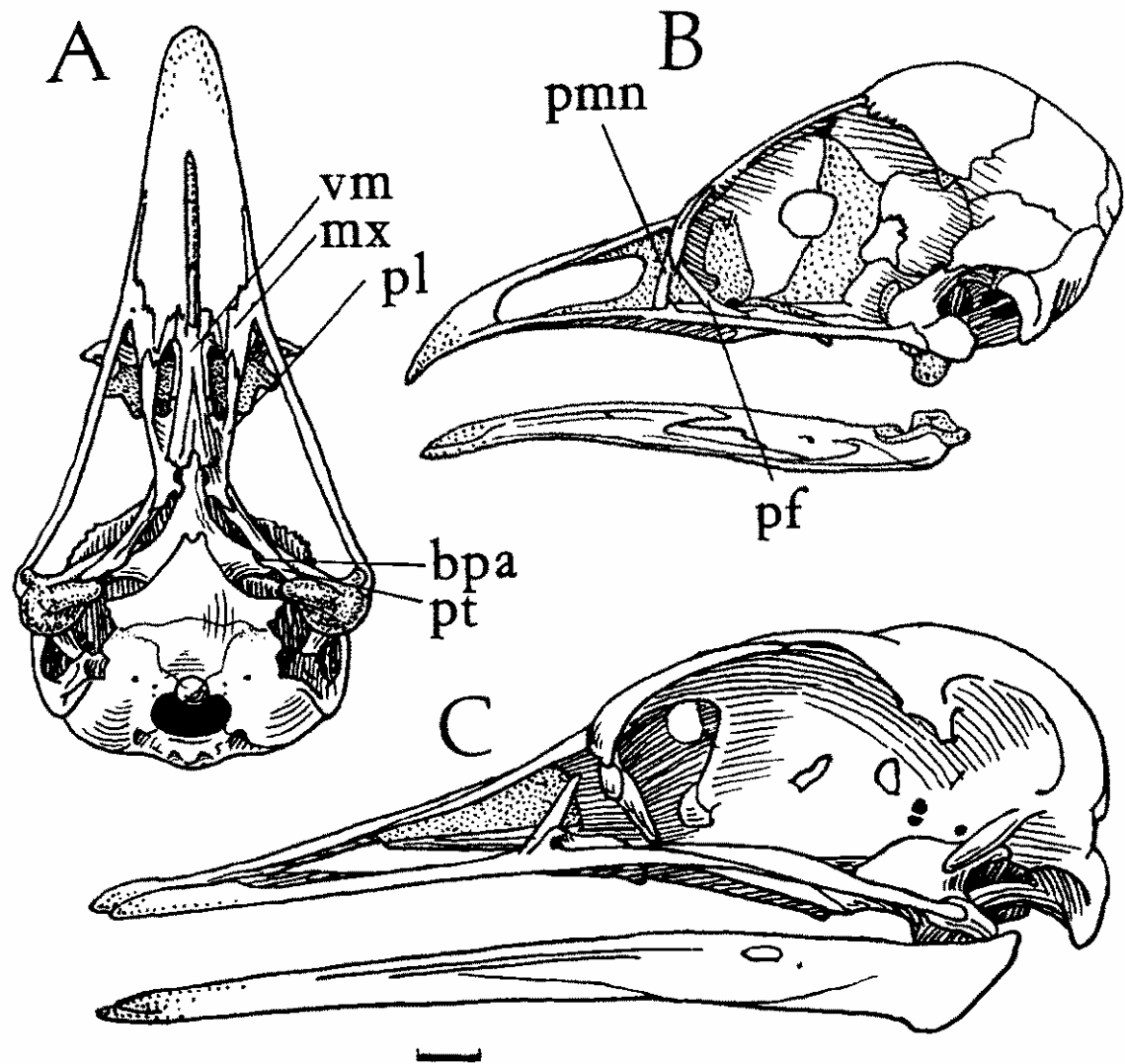


# ВАРИАНТЫ ДОРСАЛЬНОЙ ОПОРЫ MAXILLARE У ПАЛЕОГНАТ

У тинамуобразных (А, В)  
опора тройная:

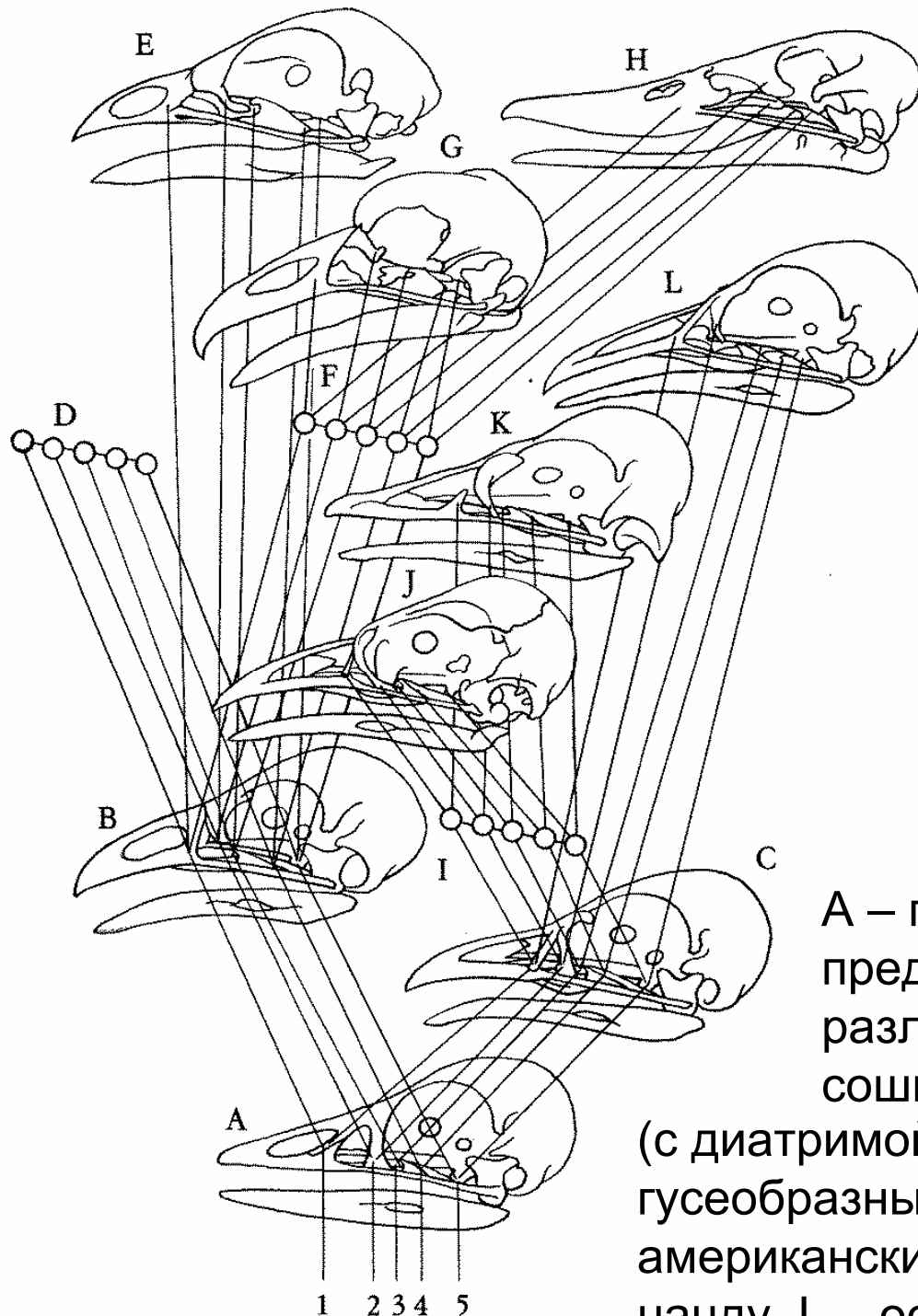
- 1) сошник в роли салазок, на которых верхнечелюстная кость ездит по роstrуму,
- 2) слезная кость (через посредство скуловой ) и
- 3) верхнечелюстной отросток носовой кости.

У бескилевых (С - нанду)  
заметен конфликт опор;  
последняя из них  
отсутствует, эти птицы  
специализированы в  
схватывании концом  
клюва.



Древняя адаптация Galliformes и Anseriformes к питанию растительной массой (листьями) требовала схватывания или даже обработки корма **краями челюстей** и определила иную иерархию дорсальных опор maxillare. Если сошник и имел контакт с рострумом, то рано утратил его.

# ЛОГИЧЕСКАЯ «АРМАТУРА» ВЕРСИИ ОБЩЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ GALLOANSERES



5 согласованных морфологических рядов по состоянию верхнечелюстного отростка носовой кости (1), нисходящего отростка слезной кости (2), скользящей опоры сошника на роострум (3), по природе небно-крыловидного сочленения (4) и положению базальной скользящей опоры птеригоида (5).

А – генерализованный палеогнатный предок, В и С – его потомки, различающиеся состоянием опоры сошника на роострум, D – гасторнисы (с диатримой), E – курообразные, F – гусеобразные, G – паламедеи, H – утиные, I – американские палеогнаты, J – тинаму, K – нанду, L – остальные неогнаты.