

УДК [598.2:591.473]:591.524

О MORFO-FУНКЦИОНАЛЬНЫХ АДАПТАЦИЯХ ШЕИ ПЛАВАЮЩИХ И НЫРЯЮЩИХ ПТИЦ

М. Ф. Попова

(Одесский государственный университет)

Освоение водной среды как одно из направлений эволюции обусловило возникновение у организмов специфических приспособлений. Развитие приспособлений к плаванию и нырянию у птиц шло в двух направлениях. Одни птицы — олуши (Sulidae), чистиковые (Alcidae) — плавают с помощью передних конечностей (крыльев); у других — поганок (Podicipedidae), гагар (Gaviidae), лысух (*Fulica* L.), нырковых уток (*Aythya* Boie), бакланов (Phalacrocoracidae), пингвинов (Spheniscidae) — роль локомоторных органов выполняют задние конечности. Двойственность экологии связанных с водой птиц — движения в воде и в воздухе — обусловила своеобразные сочетания приспособлений к плаванию, нырянию и полету. Усиление приспособлений к плаванию и нырянию влечет за собой ослабление летных качеств или их утрату. Эти закономерности, установленные на основе анализа эколого-морфологических особенностей локомоторных органов, характерны для многих птиц (Гладков, 1937; Красовский, 1940; Кафтановский, 1951; Карташев, 1957). Однако сведения о роли шеи у плавающих и ныряющих птиц в литературе почти отсутствуют. Поэтому, изучив морфо-функциональные особенности шеи 33 видов водоплавающих птиц 7 отрядов, мы попытались проследить преобразования костно-мышечных структур этого органа в связи с различной степенью приспособленности птиц к плаванию, нырянию и полету. Для этого мы расположили исследованные виды в два эколого-анатомических ряда.

В первый ряд мы включили следующие виды: а) птицы, летающие и иногда плавающие, — чайки морская (*Larus marinus* L.) и серебристая (*L. argentatus* Pontopp.), поморник большой (*Caitharacta scua* Vig p.), альбатросы странствующий (*Diomedea exulans* L.), чернобрый (*D. melanophris* Temm.), желтоклювый (*D. chlororhynchos* Gm.), сероголовый (*D. chrysostoma* Forst) и светлошпин-

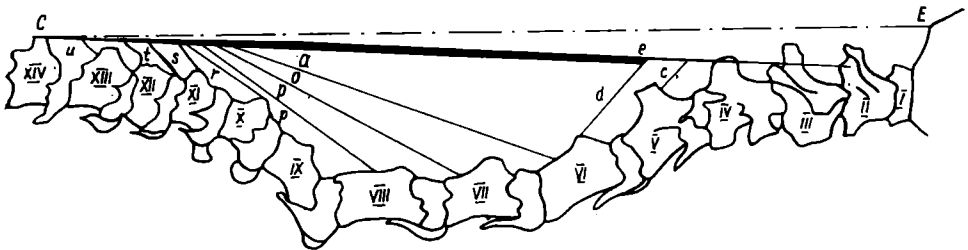


Рис. 1. «Балочная» система поморника большого:

CE — m. biventer cervicis; oe — pars longus m. spinalis cervicis; d, c — m. splenius colli; a, o, p, r, s, t, u — pars anterior m. spinalis cervicis; I—XIV — позвонки шеи.

ный дымчатый альбатрос (*Phoebetria palpebrata* Forst.), гигантский буревестник (*Macronectes giganteus* Gm.); б) птицы, ныряющие с помощью крыльев и много летающие, — олуша северная (*Sula bassana* L.) и буревестник белогорлый (*Procellaria aequinoctialis* L.); в) птицы, ныряющие с помощью крыльев и мало летающие, — буревестник нырковый обыкновенный

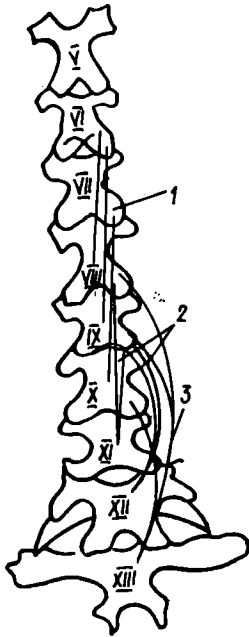


Рис. 2. «Решетчатая» система альбатроса чернобрового:
1 — тройной пучок т. ругтаеи; 2 — двойные пучки т. ругтаеи; 3 — одиночные пучки т. ругтаеи; V—XIII — позвонки шеи.



Рис. 3. «Решетчатая» система олуши северной:
1 — двойные пучки т. ругтаеи; 2 — одиночные пучки т. ругтаеи; VIII—XIII — позвонки шеи.

(*Pelecanoides urinatrix* Gm.); г) птицы нелетающие, ныряющие и плавающие при помощи крыльев, — пингвин Адели (*Pygoscelis Adeliae* Nombro), золотохвостый (*Eudyptes chrysolophus* Gandt) и южноафриканский (*Spheniscus demersus* L.) пингвины.

Второй ряд объединяет следующие виды: д) птицы, плавающие и летающие, — гусь серый (*Anser anser* L.), чирок-трескун (*Anas querquedula* L.), свиязь (*A. penelope* L.), широконоска (*A. clypeata*); е) птицы, ныряющие с помощью ног и много летающие, — бакланы большой (*Phalacrocorax carbo* L.), хохлатый (*Ph. aristotelis* L.) и кергеленский (*Ph. verrucosus* Gab.); ж) птицы, ныряющие с помощью ног и мало летающие, — гагара чернозобая (*Gavia arctica* L.), чомга (*Podiceps cristatus* L.), поганка серошекая (*P. griseigena* Bodd.), черношейная (*P. caspicus* Habbilz) и малая (*P. ruficollis* Pall.), лысуха (*Fulica atra* L.), нырки белоглазый (*Aythya nyroca* G.) и красноголовый (*A. ferina* L.), крохали большой (*Mergus merganser* L.) и средний (*M. serrator* L.); з) птицы, нелетающие, ныряющие с помощью ног, — галапагосский баклан (*Nannopterum harrisi* Rothsch.).

Прежде, чем анализировать преобразования шеи специализированных групп птиц, уместно охарактеризовать исходный тип шеи, каким

является шея вороны серой (*Corvus cornix* L.) — малоспециализированного вида. Шея ее в полете поддерживается приспособлениями двух видов. Первый образован длинным двубрюшным мускулом *m. biventer cervicis*, к которому, как к балке, с двух концов подвешена шея. Это — «балочная конструкция». Она усилена мускульной лентой *pars longus m. spinalis cervicis*. Второй образован пучками *m. pugnax*, которые, срастаясь с *m. ascendens cervicis*, *m. spinalis cervicis* и *m. intercostalis*, образуют своеобразную мускульную «решетку» у основания шеи. Эта исходная схема претерпевает различные преобразования, характер которых определяется степенью совершенства летных качеств и приспособленности к плаванию и нырянию.

У птиц, приспособившихся к длительному пребыванию в воздухе (чайки, поморник большой) и в незначительной степени к плаванию, преобладают конструкции, поддерживающие шею в полете, и совсем нет приспособлений, связанных с плаванием и нырянием. Укороченная шея поддерживается в полете утолщенной и короткой лентой *pars longus m. spinalis cervicis* и сложной системой *m. pugnax*, состоящего из двойных пучков; у чайки их бывает пять-шесть, у поморника большого — до семи.

У парителей — альбатросов основная задача шейной мускулатуры — поддерживать вытянутую шею в полете длительное время. Поэтому у них мы находим наиболее сложные приспособления: чрезвычайно толстые и длинные «балочные» и усиленные «решетчатые» системы. У большинства видов альбатросов «решетчатая» система образована многочисленными длинными двойными пучками, доходящими до 6-го позвонка, а у альбатроса странствующего — даже до 5-го. Характерно, что на 7—9-м позвонках, расположенных в начале срединного отдела, фиксируется два — четыре пучка.

В шейной мускулатуре буревестников сохраняются развитые «балочные» системы и появляются приспособления, связанные с нырянием. Это прежде всего — *os dorsale*, которая укрепляет осевой скелет, что весьма важно при стремительном взлете и посадке (куриные — Galliformes, ибисы — Threskiornithidae) или же при нырянии (буревестники — Procellariidae, поганки — Podicipedidae). У буревестников «решетчатая» система ослабляется (четыре длинных одиночных пучка и один двойной пучок), мышцы в области головы удлиняются. Следовательно, приспособления, поддерживающие шею в полете, еще преобладают, но приспособления к нырянию — удлинение дистальной группы мышц в области головы, четкая дифференцировка *m. longus colli*, *os dorsale* — выражены сильнее. Таким образом, основное направление специализации шеи трубконосых (Procellariiformes) подчинено полету. Признаки вторичной специализации — ныряния — накладываются на «предковую» основу — механизмы, связанные с полетом, — и выражены довольно слабо.

Анализ адаптаций шеи ныряльщиков, подобных олуше, свидетельствует об очень интересном процессе вторичной специализации — наслоении приспособлений, связанных с плаванием и нырянием, на основу хорошо летающих птиц. Но в систему приспособлений, обеспечивающих плавание и полет, вторгается еще одно — формирование зачаточного метательного аппарата. Приспособления, поддерживающие шею олуши в полете, усилены дополнительной подвеской *pars inferior m. spinalis cervicis* и мощными связками *lig. interspinalis*. *M. biventer cervicis*, редукцию которого следовало бы ожидать в связи с формированием метательного аппарата, ослаблен. Зато «решетчатая» система значительно упрощена и состоит из четырех одиночных пучков. У олуши, ныряющей за счет энергии падения тела, пласт *m. splenius colli*, налегающий на

pars anterior m. spinalis cervicis, не формируется в отличие от птиц, ныряющих «с места» за счет мускульных усилий тазовых конечностей.

Анализ шейной мускулатуры некоторых видов пингвинов свидетельствует о сочетании «предковых», в понимании Майра (1971), признаков с приобретенными под влиянием специфических условий обитания. К числу «предковых» признаков, отличных от таковых неогнат (*Neognathae*), следует отнести полное обособление платов *m. longissimus dorsi* и *m. biventer cervicis*. *M. biventer cervicis* не является двубрюшным, а, как и у палеогнат (*Palaeognathae*) (Boas, 1929), представлен плоской и широкой лентой, расположенной между затылочной областью черепа и крестцом. Как и у палеогнат, у пингвинов пучки *pars anterior m. spinalis cervicis* смещены до краниального отдела (до 5-го позвонка). «Предковые» признаки послужили основой для наслоения адаптивных, связанных с плаванием и нырянием. Об этом свидетельствует укороченный (5 позвонков) и чрезвычайно расширенный краниальный отдел, что не характерно для ныряльщиков. У последних краниальный отдел состоит из длинных и сжатых с боков позвонков. У пингвинов краниальные разгибатели «расползаются» по широкой затылочной области черепа, что несовместимо с водным образом жизни пингвинов и необходимостью сохранения обтекаемой формы головы. Эти особенности свидетельствуют о вторичноводном образе жизни пингвинов. Отсюда становится понятной и странная «сухопутная» структура *pars posterior m. longus colli*, сходная с таковой куриных и ржанкообразных (*Charadriiformes*). Анализ подвижности суставов и приспособлений, поддерживающих шею в полете, свидетельствует о том, что пингвины летали. У них имеется мощная «решетка» *m. rugosae*, образованная пятью (златохохлый пингвин) или шестью (южноафриканский) двойными пучками, утолщенный *m. biventer cervicis*, а также *pars longus m. spinalis cervicis*. Правда, степень редукции *pars longus m. spinalis cervicis* у разных видов пингвинов свидетельствует о неодновременной утрате ими способности к полету. Так, у златохохлого пингвина она представлена тонкой и сравнительно длинной мускульной лентой, у пингвина Адели (Kuroda, 1962) она значительно короче, а у южноафриканского — полностью редуцирована (Boas, 1929). Одновременно пучки *m. splenius colli* смещаются к корпусу и формируют пласт, перекрывающий *pars anterior m. spinalis cervicis*. Степень развития этого пласта тесно связана с редукцией *pars longus m. spinalis cervicis* и определяется способностью к нырянию. У такого совершенного ныряльщика, как южноафриканский пингвин, 11 пучков *m. splenius colli* смещены к корпусу и перекрывают не менее шести пучков *pars anterior m. spinalis cervicis*. У златохохлого пингвина всего семь пучков *m. splenius colli*, они доходят только до 9-го позвонка, перекрывая пять пучков *pars anterior m. spinalis cervicis*.

Анализ приспособлений, поддерживающих шею в полете, у птиц другого ряда, следует начать с гусеобразных (*Anseriformes*). В шейной мускулатуре исследованных гусеобразных, за исключением крохала среднего, нет приспособлений к нырянию. У них сохраняются длинные «балочные» и сложные «решетчатые» системы, которые в зависимости от длины шеи состоят из трех (*Anas L.*), пяти (*Aythya Boie*, *Mergus merganser L.*) или шести (*Anser Brisson*) двойных пучков. У крохала среднего, ныряющего с разлета (устное сообщение Т. Б. Ардамацкой), количество пучков *m. rugosae* уменьшено и *m. splenius colli* смещен до позвонков каудального отдела. У лысухи, летающей гораздо меньше, чем утки, крохали и гуси, еще сохраняются хорошо развитые *m. biventer cervicis* и *m. rugosae*, но *pars longus m. spinalis cervicis* укорочен, что вполне объяснимо, — у нее тяжелый полет.

У бакланов еще сохраняется двойственный характер шейной мускулатуры, связанный с полетом и нырянием, но явно преобладают приспособления к нырянию. Эти вторичные приспособления накладываются на первоначальные приспособления древесных хорошо летающих птиц. Оптимальное сочетание тех и других приспособлений позволяет бакланам рода *Phalacrocorax* избегать узкой специализации, что отражается на их

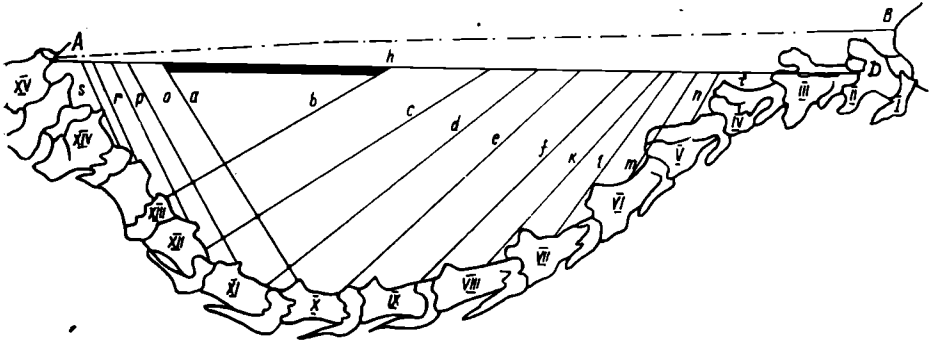


Рис. 4. «Балочная» система баклана кергеленского:

AB — *m. biventer cervicis*; *ah* — *pars longus m. spinalis cervicis*; *b, c, d, e, f, k, l, m, n, t* — *m. splenius colli*; *a, o, p, r, s* — *pars anterior m. spinalis cervicis*; *I—XV* — позвонки шен.

численности, сезонном размещении, ареале и т. д. Наименее специализированным, слабо ныряющим по сравнению с другими видами является баклан большой. У него уже имеются приспособления, позволяющие нырнуть «с места» (*m. splenius colli* смещены до 10-го позвонка и перекрывают три пучка *pars anterior m. spinalis cervicis*), но это не мешает ему погрузиться в воду и за счет энергии падения тела. Приспособления, поддерживающие шею в полете, либо укорочены (*pars longus m. spinalis cervicis*) и упрощены (*m. rugosaei*), либо почти редуцированы (*m. biventer cervicis*). У баклана кергеленского подобные изменения выражены гораздо сильнее (количество пучков *pars anterior m. spinalis cervicis* уменьшается до пяти, *m.m. splenii colli* смещены до 13-го позвонка и перекрывают четыре пучка *pars anterior m. spinalis cervicis*). В то же время у него сохраняются длинные «балочные» системы и сложная «решетка» *m. rugosaei* из двойных и тройных пучков. Баклан хохлатый по строению шеи занимает промежуточное положение. Утрата способности к полету у галапагосского баклана сопровождается редукцией *m. biventer cervicis*, значительным укорачиванием *pars longus m. spinalis cervicis* и упрощением (три одиночных пучка) *m. rugosaei* (Kuroda, 1962).

Преобразования шейной мускулатуры гагары, обусловленные нырянием, заключаются в утолщении и укороченности мышц в области головы, удлинении мускульных пластов, сгибающих суставы краниального отдела, и четком выделении комплексов длинного сгибателя шеи *m. longus colli*. Одновременно появляются приспособления, подтягивающие шею к корпусу в момент погружения и поднятия на поверхность, и сохранение механизмов, поддерживающих шею в полете. К числу приспособлений к нырянию следует отнести концентрацию пучков *pars anterior m. spinalis cervicis* только у основания шеи (8—12-й позвонки) и уменьшение их числа до пяти. Пучки *m. splenius colli* смещены к корпусу до 10-го позвонка и налегают на *pars anterior m. spinalis cervicis*. Об интенсивности движений шеи в срединном отделе свидетельствуют наличие

сухожильного начала *m. splenius colli* на 7—10-м позвонках и усиление *m. intercrystalis*. Шея гагары в полете поддерживается длинным и утолщенным *m. biventer cervicis* и сложной «решеткой» *m. pugnax* из трех двойных и двух одиночных пучков. *Pars longus m. spinalis cervicis* значительно сокращена.

Для поганок, утративших признаки в строении шеи, связанные с полетом, характерны наиболее совершенные механизмы, обеспечивающие погружение и добывание пищи в воде. Степень совершенства этих приспособлений зависит от размеров птиц и характера их питания. У крупных рыбоядных видов (чомга, поганка серошекая так же, как и у гагары, мышцы концентрируются в области головы, появляются лопасти с перистой структурой и дифференцируются пучки *pars longus m. longus colli*. У насекомоядной поганки черношейной эти мышцы короче и значительно слабее. Чрезвычайное усиление приспособлений к плаванию и нырянию ослабляет способность к полету и механизмы шеи, ее обеспечивающие. Прежде всего, очень ослаблен *m. biventer cervicis*. Зато пучки *pars anterior m. spinalis cervicis* смещены каудально так, что доходят до 17-го (чомга и поганки серошекая и черношейная) или 16-го (поганка малая) позвонков. Пучки *m. splenius colli* слились, образуя монолитный пласт, смещенный каудально до 13-го (у поганки черношейной) или 14-го (у чомги, поганок серошекой и малой) позвонков. Смещение *m. splenius colli* каудально приводит к редукции *pars longus m. spinalis cervicis* и *m. pugnax* — приспособлений, поддерживающих шею птицы в полете. Таковы преобразования приспособлений, поддерживающих шею птицы в полете.

Выводы

Механизмы, поддерживающие шею птиц в полете, претерпевают различные преобразования, обусловленные длительностью пребывания в воздухе и способом погружения в воду. У птиц, много и долго летающих (чайки, поморники, альбатросы) или погружающихся в воду за счет энергии падения тела (олуши), сохраняются хорошо развитые «балочные» и «решетчатые» системы. У птиц, мало летающих и погружающихся в воду за счет энергии мускулов тазовых конечностей, приспособления, поддерживающие шею в полете, значительно ослабляются (вплоть до редукции).

ЛИТЕРАТУРА

- Гладков Н. А. 1937. Сравнение особенностей ныряющих (поганка) и плавающих (чайка) птиц. Бюлл. МОИП, нов. сер., отд. биол., т. 26, в. 1.
- Карташев Н. И. 1957. Материалы по постэмбриональному развитию некоторых видов чистиковых птиц (отр. *Alciformes*). Зоол. журн., т. XXXVI, в. 6.
- Кафтановский Ю. М. 1951. Чистиковые птицы восточной Атлантики. М.
- Красовский С. К. 1940. Адаптивные особенности скелета плавающих птиц. Изв. науч. ин-та им. Лесгафта, т. 23.
- Майр Э. 1971. Принципы и методы зоологической систематики. М.
- Boas J. 1929. Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. Mem. Acad. Roy. Sci. Letters, Danemarc, sect. Sci., ser. 9, Bd. I.
- Kuroda N. 1962. On the cervical muscles of birds. Miscel. Rept. Yamashina's Inst. Ornith. and Zool., part 3, № 3.

Поступила 20.XII 1971 г.

ON MORPHO-FUNCTIONAL ADAPTATIONS OF THE NECK IN SWIMMING AND DIVING BIRDS

M. F. Popova

(State University, Odessa)

Summary

In order to investigate the neck muscular adaptations in swimming and diving birds, the «beam-constructions» (*m. biventer cervicis* and *pars longus m. spinalis cervicis*) and «lattice — work» (*m. pygmaei*) were analysed in 36 species, 7 orders of swimming and diving birds.

A comparison made of the «beam-constructions» of the long-flying birds (albatrosses, gulls) with the diving and swimming species (petrels, *Sula*, *Pelecanoides*, *Nannopterum harrisi*, penguins, cormorants, loons and grebes) shows the decrease or even the reduction of it.

The «lattice-work» differs in connection with the diving life. It may be very complicated (albatrosses, penguins, cormorants), simple (*Nannopterum harrisi*, *Sula*) or even reduced (grebes).