

УДК 591.471.35/37:598.2

МЕЖВИДОВАЯ АЛЛОМЕТРИЯ ЛОКОМОТОРНЫХ МЫШЦ ПТИЦ

И. А. Богданович

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Получено 12 февраля 2003

Межвидовая аллометрия локомоторных мышц птиц. Богданович И. А. — Изучена аллометрическая связь абсолютной и относительной массы мышц тазовой и грудной конечностей с массой тела птиц 62 видов 11 отрядов. Положительная аллометрия с высокой степенью корреляции характерна для абсолютной массы всех мышц и для относительной массы мышц тазовой конечности. Для относительной массы мышц крыла отмечена отрицательная аллометрия с массой тела. Отрицательная аллометрия также связывает показатели относительной массы тазовой и грудной конечностей между собой.

Ключевые слова: птицы, мускулатура, аллометрия.

Interspecific Allometry of Birds Locomotor Muscles. Bogdanovich I. A. — Allometry of pelvic and pectoral limb muscles was calculated in birds of 62 species and 11 orders. Positive allometry was defined for absolute mass of muscles (with high correlation coefficient) and for relative mass of pelvic limb. Negative allometry was noted for relative mass of wing muscles. Relative mass of leg muscles and that of wing muscles are also related by negative allometry.

Key words: birds, muscles, allometry.

Введение

Известно, что усиление той или иной функции путем простого наращивания массы мышц у птиц существенно ограничено требованиями, накладываемыми полетом (Hartman, 1961; Курочкин, 1972). Предполагается поэтому, что степень развития мышц двух разноспециализированных локомоторных модулей (крыла и тазовой конечности) находится в альтернативной связи: усиление одного сопряжено с ослаблением другого (Hartman, 1961; Сыч, 1992). Для птиц как летающих бипедальных животных крайне важно местоположение центра тяжести тела. Для обеспечения стабильности полета центр тяжести должен располагаться возможно ближе к оси вращения в плечевых суставах, а во время наземной локомоции находится в плоскости коленных суставов над площадью опоры, что достигается ориентацией бедра близкой к горизонтальной. Можно предположить, что преимущественное наращивание мышц одной из локомоторных систем за счет другой в процессе адаптивных перестроек может быть сопряжено с нежелательным относительным смещением центра тяжести тела. В литературе мы не нашли количественной оценки действительной взаимосвязи развития мышц тазовой и грудной конечностей птиц и попытаемся восполнить этот пробел.

Материал и методы

Материалом послужили собственные данные и данные В. Ф. Сыча (1985) по курообразным, а также цифровой материал, представленный в работе Ф. Хартмана (Hartman, 1961). Всего исследованы представители 62 видов птиц 11 отрядов (табл. 1).

Для аппарата наземной локомоции проанализирована суммарная масса всех мышц тазовой конечности, для грудной конечности — суммарная масса грудной (*m. pectoralis*) и надкоракоидной (*m. supracoracoideus*) мышц — основных локомоторных мышц крыла.

Приведенные в таблице средние величины массы мышц получены при измерении от 2–46 экз. (по разным видам).

В качестве основного метода использован аллометрический анализ абсолютной и относительной (относительно массы тела) массы мышц (индекса) по сравнению с массой тела в качестве генерального параметра.

Таблица 1. Масса тела (M), масса мышц грудной (m_{pect}) и тазовой (m_{pelv}) конечностей и относительная масса (индекс) мышц грудной (m'_{pect}) и тазовой (m'_{pelv}) конечностей исследованных птиц ¹.

Table 1. Body mass (M), mass of pectoral (m_{pect}) and pelvic (m_{pelv}) musculature and relative mass (indexes) of pectoral (m'_{pect}) and pelvic (m'_{pelv}) muscles

Отряд, вид	M, г	m_{pect} , г	m_{pelv} , г	m'_{pect}	m'_{pelv}
Tinamiformes					
<i>Tinamus major</i>	1171,5	378,7	152,3	32,3	13,0
<i>Nothocercus bonaparti</i>	947,0	206,9	169,0	21,8	17,9
<i>Crypturellus soui</i>	235,0	69,3	32,7	29,5	13,9
Podicipediformes					
<i>Podiceps dominicus</i>	122,5	13,6	19,4	11,1	15,9
<i>Podilymbus podiceps</i>	366,0	36,5	67,7	9,9	18,5
Pelecaniformes					
<i>Pelecanus occidentalis</i>	3438,0	455,9	168,1	13,3	4,9
<i>Phalacrocorax auritus</i>	1674,0	203,6	202,6	12,2	12,1
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	1165,0	148,2	125,0	12,7	10,7
Ciconiiformes					
<i>Mycteria americana</i>	2376,0	437,2	259,0	18,4	10,9
Anseriformes					
<i>Anas acuta</i>	621,5	150,8	35,4	24,3	5,7
<i>Anas discors</i>	349,0	78,2	16,9	22,4	4,9
<i>Mareca americana</i>	545,0	113,2	31,7	20,8	5,8
<i>Aythya affinis</i>	599,0	103,3	40,6	17,2	6,8
<i>Oxyura dominica</i>	363,0	71,5	28,2	19,7	7,8
Falconiformes					
<i>Falco sparverius</i>	99,1	14,9	8,5	15,0	8,5
<i>Falco albicularis</i>	149,9	25,4	13,6	17,0	9,0
Galliformes					
<i>Ortalis garrula</i>	505,5	76,1	100,4	15,1	19,9
<i>Chamaepetes unicolor</i>	1132,0	187,9	177,7	16,6	15,7
<i>Colinus virginianus</i>	150,1	43,2	21,9	28,8	14,6
<i>Odontophorus guttatus</i>	304,0	73,1	49,8	24,1	16,4
<i>Numida meleagris</i>	1299,0	244,6	215,6	18,8	16,6
<i>Lagopus lagopus</i>	600,0	143,2	53,0	23,9	8,9
<i>Lyrurus tetrix</i>	1420,0	365,7	124,4	25,8	8,8
<i>Tetrao urogallus</i>	6000,0	1443,0	532,2	24,1	8,9
<i>Tetrastes bonasia</i>	400,0	138,9	21,1	34,7	5,3
<i>Alectoris kakelik</i>	612,0	145,4	92,5	23,8	15,1
<i>Francolinus francolinus</i>	500,0	116,8	62,3	23,4	12,5
<i>Perdix perdix</i>	280,0	77,5	34,8	27,7	12,4
<i>Perdix daurica</i>	300,0	77,7	46,0	25,9	15,3
<i>Phasianus colchicus</i>	1615,0	371,3	237,6	23,0	14,7
<i>Coturnix japonica</i>	102,0	21,8	11,0	21,4	10,8
Gruiformes					
<i>Aramus guarana</i>	945,5	156,4	137,3	16,6	14,5
<i>Aramides cajaena</i>	406,0	39,6	94,0	9,8	23,2
<i>Gallinula chloropus</i>	314,0	36,5	50,6	11,6	16,1
<i>Laterallus albigularis</i>	47,3	3,7	8,2	7,8	17,4
<i>Porphyryla martinica</i>	236,0	25,6	37,1	10,8	15,7
<i>Fulica americana</i>	511,0	47,6	58,3	9,3	11,4
<i>Heliornis julica</i>	134,9	16,7	20,1	12,4	14,9
Charadriiformes					
<i>Jacana spinosa</i>	95,5	16,5	10,5	17,3	10,9
<i>Charadrius vociferus</i>	83,7	19,3	6,6	23,0	7,9
<i>Totanus flavipes</i>	84,7	19,6	3,9	23,2	4,6
<i>Tringa solitaria</i>	57,3	12,7	3,5	22,2	6,1
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	231,5	55,4	20,6	23,9	8,9
<i>Capella galinago</i>	106,9	29,8	9,9	27,9	9,3

Продолжение табл. 1

Отряд, вид	М, г	m _{pect} , г	m _{pelv} , г	m ¹ _{pect}	m ¹ _{pelv}
<i>Crocethia alba</i>	55,7	12,3	2,7	22,1	4,9
<i>Ereunetes mauri</i>	27,2	5,4	1,2	19,7	4,5
<i>Erolia alpina</i>	54,9	12,6	2,6	23,0	4,8
<i>Larus delawarensis</i>	502,0	71,9	26,5	14,3	5,3
<i>Larus argentatus</i>	834,5	120,4	60,8	14,4	7,3
<i>Sterna hirundo</i>	107,0	16,4	2,9	15,3	2,7
<i>Thalasseus maximus</i>	469,0	67,5	12,6	14,4	2,7
<i>Rynchops nigra</i>	293,0	41,9	8,0	14,3	2,7
Columbiformes					
<i>Columba livia</i>	292,5	68,7	17,8	23,5	6,1
<i>Columba speciosa</i>	258,5	75,1	13,0	29,1	5,0
<i>Columba nigrirostris</i>	128,2	36,8	8,9	28,7	7,0
<i>Columbigallina minuta</i>	39,7	11,1	2,2	27,9	5,5
<i>Clavaria pretiosa</i>	65,3	20,2	3,0	30,9	4,5
<i>Lertotila verreauxi</i>	153,0	46,4	8,1	30,3	5,3
<i>Leptotila cassini</i>	144,4	49,3	8,0	34,2	5,6
<i>Geotrygon costaricensis</i>	287,0	87,8	22,4	30,6	7,8
<i>Geotrygon montana</i>	134,5	35,5	7,7	26,4	5,7
Cuculiformes					
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	69,0	5,9	8,3	8,6	12,1

¹ Мы сочли не лишним опубликовать весь имеющийся фактаж включая абсолютные величины, поскольку эти данные нечасто встречаются в литературе и могут служить исходными для количественного анализа разных аспектов.

Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы 1, масса тела исследованных птиц по экстремальным значениям различается более чем в 220 раз (от 27,2 г у *Ereunetes mauri* до 6000 г у *Tetrao urogallus*). При этом значения относительной массы (индексов) характеризуются значительно меньшей вариабельностью: от 2,7 до 19,9% для тазовой конечности (в 7,4 раза) и от 8,6% до 34,2% (примерно в 4 раза) для грудной. В какой степени взаимосвязаны абсолютные и относительные показатели массы мышц с массой тела показано в таблице 2.

Абсолютная масса мышц как грудных, так и тазовых конечностей тесно коррелирует с массой тела, о чем свидетельствует величина коэффициента корреляции (табл. 2). Показатель степени между указанной величиной и массой тела равен примерно 1, о чем упоминалось ранее в отношении летательной мускулатуры (Greenewalt, 1962; Кокшайский, 1964). Иначе обстоит дело с индексами локомоторных мышц (их относительной массой). Сравнительно слабая корреляция индексов с массой тела (особенно в отношении грудной мускулатуры, табл. 2) свидетельствует, вероятнее всего, о том, что здесь детерминирующим фактором является характер и уровень специализации локомоторных модулей, т. е. адаптивные особенности. Для абсолютной массы мышц характерна положительная аллометрия и для тазовой, и для грудной конечностей. Та же зависимость отмечена и для относительной массы мышц тазовой конечности, тогда как индекс мышц крыла связан с массой тела отрицательной аллометрией (табл. 2). Отрицательный показатель аллометрии характерен также для связи относительной массы мышц тазовой конечности с таковой грудной: $b = -0,5049 \pm 0,1428$. В этом случае коэффициент корреляции более высокий: $r = 0,3934$ ($P > 0,99$). На этом основании можно говорить о том, что в самом общем виде показатели индексов мышц тазовой и грудной конечности у птиц находятся в альтернативной связи: первый возрастает с увеличением массы тела, второй — уменьшается.

Таблица 2. Параметры аллометрической зависимости ($y = ax^b$) и коэффициент корреляции (r) локомоторных мышц исследованных птиц

Table 2. Allometric ($y = ax^b$) parameters and correlation coefficient (r) of birds locomotor muscles

y	a	b ± Sb	r
m _{pelv} (n = 62)	0,0446	1,1195 ± 0,0017	0,837 (P > 0,999)
m _{pect} (n = 62)	0,2183	0,9786 ± 0,0022	0,951 (P > 0,999)
m' _{pelv} (n = 62)	4,4680	0,0913 ± 0,0521	0,229 (P > 0,90)
m' _{pect} (n = 62)	21,8104	-0,0294 ± 0,0377	0,102 (P > 0,90)

Возможно, указанные взаимосвязи могли быть одним из факторов, обусловивших 2 пути развития бипедальных текодонтных рептилий, предковых и по отношению к птицам: один — динозавровый путь — сопряжен с усилением мускулатуры тазовой конечности, в том числе каудальной, с сохранением мощного тяжелого хвоста; другой — собственно птичий — с редукцией хвоста и соответствующих мышц (Богданович, 2000) и параллельным наращиванием мускулатуры будущего крыла.

Проблема сохранения оптимальной локализации центра тяжести тела у птиц при условии адаптивного «перераспределения мощностей» между локомоторными модулями может решаться, например, скоррелированными изменениями длины скелетных элементов конечности (Богданович, 1993).

Богданович И. А. Коррелятивные взаимосвязи некоторых морфологических признаков аппарата наземной локомоции птиц // *Вестн. зоологии.* — 1993. — **27**, № 4. — С. 75–77.

Богданович И. А. Трансформации стопы в ранней эволюции птиц // *Вестн. зоологии.* — 2000. — **34**, № 4–5. — С. 123–127.

Кокшайский Н. В. Особенности летных качеств цапель с точки зрения теории подобия : Тр. III Всесоюз. орнитол. конф. — Львов, 1964. — С. 74–79.

Курочкин Е. Н. Автоматические механизмы локомоторных систем у птиц // *Орнитология.* — 1972. — Вып. 10. — С. 297–302.

Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. — Киев : Наук. думка, 1985. — 171 с.

Сыч В. Ф. О роли морфофункциональных корреляций в становлении абберрантных типов строения локомоторного аппарата у курообразных // *Вестн. зоологии.* — 1992. — **26**, № 4. — С. 64–68.

Greenewalt C. H. Dimensional relationships for flying animals // *Smith. Inst. Misc. Coll.* — 1962. — **144**, N 2. — P. 17–23.

Hartman F. A. Locomotor mechanisms of birds // *Smith. Inst. Misc. Coll.* — 1961. — **143**, N 1. — P. 1–91.