

ВЫЯВЛЕНИЕ СПЕЦИФИКИ ПОЛЕТА ПОПУГАЕВ НА ОСНОВЕ СООТНОШЕНИЯ МАСС МЫШЦ КРЫЛА

Д.Т. Размадзе¹, Н.В. Зеленков¹, А.А. Панютина²

¹ Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН,
Москва, Россия;

² Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия

FEATURES OF THE PARROTS FLIGHT BASED ON THE MASS RATIO OF DIFFERENT MUSCLES IN THE WING

D.T. Razmadze¹, N.V. Zelenkov¹, A.A. Panyutina²

¹ Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia;

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of
Sciences, Moscow, Russia
E-mail: elldazu@mail.ru

Попугаи (отряд Psittaciformes) — морфологически однородная группа, включающая порядка 400 видов, которые хорошо отличаются от остальных птиц рядом специализированных анатомических черт (Sibley, Ahlquist, 1990; Del Holyo, 1997; Forshaw, 2010). Удивительно, но костно-мышечная система крыла попугаев прежде не получала должного внимания исследователей, и данные о ее специфике практически не отражены в литературе. Между тем, крыло попугаев представляет собой интересный объект исследования, который может быть важным источником данных для понимания морфологической эволюции филогенетической линии Eufalconimorphae, в состав которой входит и наиболее многочисленная и разнообразная группа современных птиц — отряд Passeriformes (Suh et al., 2011).

В рамках данного исследования был проведен весовой анализ мускулатуры 5 видов попугаев (по 1 экземпляру *Psittacus erithacus* и *Psittacula krameri*; по 2 экземпляра *Psittacus timneh*, *Poicephalus senegalensis* и *Cacatua ducorpsii*), а также 7 видов из внешних групп (по 2 экземпляра *Treron calva* (Columbiformes) и *Lybius dubius* (Piciformes); по одному экземпляру *Garrulus glandarius* (Passeriformes), *Falco tinnunculus* и *F. vespertinus* (Falconiformes), *Dryocopus martius* и *Dendrocopos major* (Piciformes)). Исследованные экземпляры были получены из коллекций

Института проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН (свежие экземпляры) и Зоологического музея МГУ (фиксированные экземпляры).

Основу исследования составили данные по *Psittacus timneh*, *Poicephalus senegalensis*, *Cacatua ducorpsii*, *Lybius dubius*, *Treron calva*. Мускулатура этих птиц была послойно отпрепарирована и описана; по мере препарирования с объекта по одной удаляли выделенные мышцы, после чего производили их взвешивание и измерение длин волокон по методике, описанной Янгом с соавторами (Yang et al., 2015). Мышцы взвешивали без какой-либо предварительной фиксации.

Данные по *Psittacus erithacus*, *Psittacula krameri*, *Garrulus glandarius*, *Falco tinnunculus*, *F. vespertinus*, *Dryocopus martius* и *Dendrocopos major* были получены на основании взвешивания фиксированных в спирту или формалине мускулов. В этом случае мускулы после измерения длин их волокон высушивали в термостате при температуре 37 °С до того момента, как их масса не переставала меняться. Для пересчета значений сухой массы в «свежую» был рассчитан коэффициент усыхания, вычисленный на основании последовательного взвешивания нескольких свежих, зафиксированных и высушенных мышц, не включенных в дальнейший анализ.

На основании полученных данных (массы и длины волокон) были рассчитаны объем и физиологический поперечник каждого мускула. Объем рассчитывался путем деления массы мускулов на их плотность (1,06 г/см³; Mendez, Keys, 1960). Путем дальнейшего деления объема на длину волокон получали площадь поперечного сечения, измеряемую в квадратных сантиметрах (см²) — физиологический поперечник мышцы (Panyutina et al., 2015; Yang et al., 2015).

Для оценки функциональной роли мускулов в полете мы отнесли значения их физиологических поперечников к физиологическому поперечнику *m. pectoralis* — основного летательного мускула.

Чтобы проанализировать распределение сил в крыле мы выстроили все мускулы в порядке убывания их силы у бородастика и оставили для анализа 18 самых сильных мышц крыла (рис. 1). Ранжирование по представителю внешней группы обусловлено тем, что позволяет лучше оценить специфику попугаев. И действительно, самые сильные мышцы у бородастика не являются таковыми у попугаев (рис. 1). Попугаи четко отличаются от других исследованных птиц по значениям физиологических поперечников следующих мускулов: *m. supracoracoideus*, *m. scapulohumeralis caudalis*, *m. pronator superficialis*, *m. pronator profundus*, *m. subcoracoscapularis caput scapularis medialis* и *coracoideus dorsalis*, *m. rhomboideus profundus*, *m. rhomboideus superficialis*, *m. latissimus dorsi pars caudalis*, *m. deltoideus pars major*, *m. deltoideus pars propatagialis brevis* и *longus*, а также *m. serratus superficialis metapatagialis*. При этом в преде-

лах попугаев наблюдается высокое сходство показателей физиологических поперечников этих мышц.

Так, наиболее ярким отличием попугаев является соотношение физиологических поперечников поднимателей крыла (*m. supracoracoideus*, *m. deltoideus pars major*, *m. deltoideus propatagialis*). По относительным физиологическим поперечникам этих мышц попугаи схожи с голубем и отличаются от всех остальных исследованных птиц, в том числе бородастика: у попугаев и голубя *m. supracoracoideus* — самый сильный мускул крыла после грудного мускула и намного сильнее, чем у всех остальных птиц; при этом *m. deltoideus major* у попугаев и голубя самый слабый, в то время, как у представителей соколообразных, воробьеобразных и дятлообразных он очень сильный.

Характерное для попугаев соотношение сил поднимателей крыла отражается и в массовых показателях. Масса *m. supracoracoideus* у попугаев составляет от 16% у *Cacatua ducorpsii* и 20% у *Nestor notabilis* (Livezey, 1992; рассчитано из данных по сухой массе, представленных в статье) до 25% у *Psittacula krameri* от массы *m. pectoralis*, тогда как у других птиц доля *m. supracoracoideus* варьирует от 5 до 10% относительно массы *m. pectoralis* (*Dryocopus martius*, *Dendrocopos major*, *Falco vespertinus*, *F. tinnunculus*, *Garrulus glandarius*). У представителей Anseriformes, Rallidae и Charadriiformes доля *m. supracoracoideus* колеблется от 10 до 15% (Сыч, 1999).

Расчетная сила *m. supracoracoideus* составляет от силы *m. pectoralis* у изученных нами попугаев от 35% у *Cacatua ducorpsii* до 48% у *Psittacus timneh*, в то время, как у *Garrulus glandarius* сила *m. supracoracoideus* составляет 13% от силы *m. pectoralis*, у *Falco vespertinus* — 8%, у *F. naumanni* — 12%, у изученных нами дятлообразных — 18–23%. Среди изученных нами птиц только у *Treron calva* процент силы *m. supracoracoideus* относительно силы *m. pectoralis* оказался сопоставим с таковым у попугаев (41%).

Выявленные особенности мускулатуры крыла попугаев заслуживают функциональной интерпретации. Примечательно, что у попугаев имеет место значительное увеличение силы *m. supracoracoideus*, а это однозначно указывает на то, что *m. supracoracoideus* у попугаев выполняет механическую работу, сравнимую (хотя и меньшую) с работой, выполняемой *m. pectoralis* (Панютина, Размадзе, 2018). Такая работа в полете возможна только тогда, когда создается значительная аэродинамическая сила (подъем плюс тяга крыла). Наиболее полезной тягой в устойчивом полете является та, которая направлена вверх (против силы тяжести) и слегка вперед (против сопротивления тела). Такая аэродинамическая сила может быть произведена только во время взмаха вниз. Во время взмаха вверх

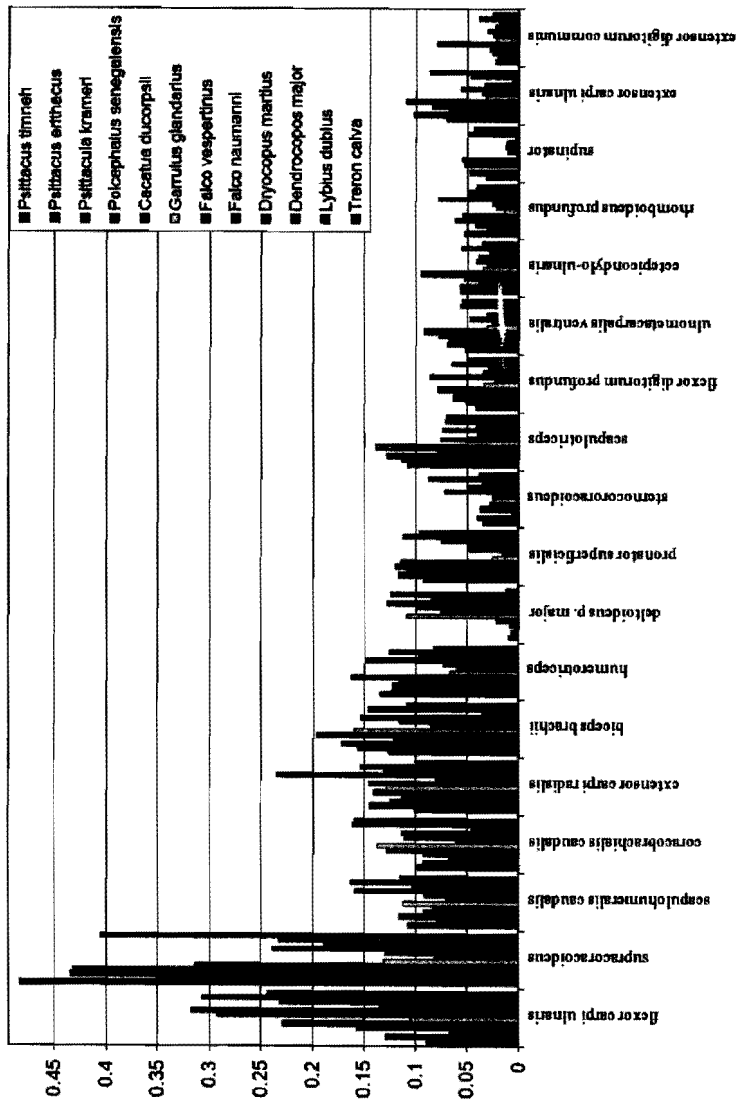


Рис. 1. Отношение физиологических поперечников 18 летательных мускулов к физиологическому поперечнику m. pectoralis. Мышцы выстроены в порядке убывания их силы у *Lybius dubius*.

в самом оптимальном случае она будет направлена вверх и назад (Панютина, Размадзе, 2018). Но поскольку именно сила тяжести является основной проблемой при полете в воздухе, то любая направленная вверх сила будет полезной, даже если она тормозит движение вперед (ведь сопротивление воздуха на скоростях полета птиц невелико).

Показано, что многие птицы используют активный взмах вверх (т.е. крыло активно взаимодействует с воздухом с созданием аэродинамической силы) (Hedenström, 2002). Однако, чтобы перенести полезную компоненту аэродинамической силы при таком взмахе на тело, должна быть мышца, которая тянет тело вверх и, следовательно, крыло вниз (согласно третьему закону Ньютона). Но ни один подниматель крыла не может тянуть крыло вниз и тело вверх, когда тело ориентировано горизонтально.

Однако мышцы-подниматели крыла могут передавать на тело аэродинамическую силу во время взмаха вверх, когда тело ориентировано вертикально. Одним из наиболее ярких примеров создания подъемной силы во время маха вверх при вертикально ориентированном теле является зависающий полет колибри. Надкоракоидный мускул этих птиц чрезвычайно гипертрофирован, его масса варьирует от 40 до 70% от массы *m. pectoralis* (Altshuler et al., 2010). Способность создавать значительную аэродинамическую силу во время взмаха вверх с вертикально ориентированным телом (во время маневров) также экспериментально показана для голубей: их аэродинамическая сила, генерируемая во время взмаха вверх, достигает 50% от аэродинамической силы, создаваемой во время взмаха вниз (Ros и др., 2011). *M. supracoracoideus* у голубей тоже очень крупный и сильный (рис. 1): 14% от массы *m. pectoralis* у *Columba livia* (Сыч, 1999) и 19% у *Treron calva*; 41% от силы *m. pectoralis* у *Treron calva*.

Во время взмаха вверх при вертикально ориентированном теле, вентральная поверхность крыла обращена вверх и встречает воздух с отрицательным углом атаки. Получающаяся аэродинамическая сила при этом направлена вперед и вверх (краниоventрально в координатах тела). *M. supracoracoideus* в основном создает супинирующий крутящий момент по отношению к плечевой кости и тянет крыло дорсально и каудально, а тело, соответственно, краниоventрально (Панютина, Размадзе, 2018). Таким образом, сокращение *m. supracoracoideus* во время взмаха вверх при полете с вертикально ориентированным телом может способствовать созданию крылом полезной аэродинамической силы и осуществлять передачу ее на корпус (туловище).

Другим примером вертикального полета является вертикальный взлет, характерный для куриных. Примечательно, что соотношение поднимателей крыла у куриных довольно схоже с таковым у попугаев. У различных куриных доля массы *m. supracoracoideus* от массы *m. pectoralis* варь-

ирует от 22 до 34%, а доля массы *m. deltoideus pars major* от массы *m. pectoralis* варьирует от 0,5 до 2% (Сыч, 1999; Yang et al., 2015).

Гипертрофия *m. supracoracoideus* у попугаев приводит нас к выводу, что попугаи также могут активно использовать полет с вертикально ориентированным телом (Razmadze et al., 2018). Эта гипотеза хорошо согласуется с редукцией *m. deltoideus pars major*, который бесполезен и даже вреден при таком полете. Эта мышца тянет плечевую кость дорсально и, соответственно, тело — вентрально, тем самым увеличивая ненужные горизонтальные (анатомически вентральные при вертикально ориентированном теле) колебания тела. Он также протрагирует плечевую кость и, соответственно, тянет тело каудально, что в случае полета с вертикально ориентированным телом означает вниз. При полете с горизонтально ориентированным телом *m. deltoideus pars major* для взмаха вверх также не требуется, ведь гипертрофированный *m. supracoracoideus* легко может справиться с подъемом крыла. Совокупная масса *m. supracoracoideus* и *m. deltoideus pars major* изученных птиц (за исключением попугаев и голубей) варьирует от 10 до 16% от массы *m. pectoralis* и лишь у *D. martius* она чуть превышает порог в 20%. Но у попугаев и голубей масса одного лишь *m. supracoracoideus* превосходит эти значения и, следовательно, редукция *m. deltoideus pars major* в их эволюции представляется наиболее вероятной перспективой.

Данные весового анализа указывают на то, что попугаи активно используют в своей локомоции полет с вертикально ориентированным телом. Такой полет может быть использован преимущественно в лесу при перемещении с нижнего яруса в кроны, при зависании во время сбора корма, либо для вертикального взлета с земли по аналогии с куриными. Представляется наиболее перспективным начать исследования полета в естественных условиях для видов, относящихся к настоящим попугаям (Joseph et al., 2012), у изученных представителей которых наиболее сильно гипертрофирован *m. supracoracoideus*.

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00954-а.

Список литературы

- Паютина А.А., Размадзе Д.Т. 2018. Два механизма активного взмаха вверх у птиц // Первый Всеросс. орнитол. конгр. (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февр. 2018 г.). Тез. докл. Тверь. С. 256.
- Сыч В.Ф. 1999. Морфология локомоторного аппарата птиц. СПб.: Изд-во Средневолжского науч. центра. 520 с.
- Altshuler D.L., Dudley R., Heredia S.M., McGuire J.A. 2010. Allometry of hummingbird lifting performance // J. Exp. Biol. Vol. 213. No. 5. P. 725–734.

- Biewener A.N., Ros I.G., Bassman L.C., Badger M.A., Pierson A.A. 2011. Pigeons steer like helicopters and generate down-and upstroke lift during low speed turns // *Proc Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 108. No. 50. P. 19990–19995.
- Del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. 1997. *Handbook of the birds of the world*. Vol. 4. Barcelona: Lynx Edicions. 679 p.
- Forshaw J.M. 2010. *Parrots of the world*. Princeton: Princeton University Press. 328 p.
- Hedenström A. 2002. Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 17. No. 9. P. 415–422.
- Joseph L., Toon A., Schirtzinger E.E., Wright T.F., Schodde R. 2012. A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes) // *Zootaxa*. Vol. 3205. No. 2. P. 40.
- Livezey B.C. 1992. Morphological corollaries and ecological implications of flightlessness in the kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*) // *J. Morphol.* Vol. 213. No. 1. P. 105–145.
- Mendez J., Keys A., Anderson J.J., Grande F. 1960. Density of fat and bone mineral of the mammalian body // *Metabolism*. Vol. 9. P. 472–477.
- Panyutina A.A., Korzun L.P., Kuznetsov A.N. 2015. *Flight of mammals: from terrestrial limbs to wings*. Springer. 332 p.
- Razmadze D., Panyutina A.A., Zelenkov N.V. 2018. Anatomy of the forelimb musculature and ligaments of *Psittacus erithacus* (Aves: Psittaciformes) // *J. Anat.* (in press) DOI: 10.1111/joa.12861
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven, Connecticut: Yale University Press. 976 p.
- Suh A., Paus M., Kieffmann M., Churakov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O., Schmitz J. 2011. Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds // *Nat. Commun.* Vol. 2. P. 443.
- Yang Y., Wang H., Zhang Z. 2015. Muscle architecture of the forelimb of the Golden Pheasant (*Chrysolophus pictus*) (Aves: Phasianidae) and its implications for functional capacity in flight // *Avian Res.* Vol. 6. No. 1. P. 3.