

Держинский Ф. Я., Корзун Л. П.

Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц)

Contemporary interpretation of morphology as a way of obtaining new data on the ecology and evolution of vertebrates (exemplified by birds)

Felix Ya. Dzerzhinsky, Leonid P. Korzun

Summary

In spite of the apparent erosion of interest in animal morphology in modern zoological research (except as a source of diagnostic characters in systematics), it remains an indispensable component of an integrated view of the unique set of properties of each biological species, i.e., of its morphological-ecological specificity. This notion provides insight into the manner in which a species has gained and maintains its place in natural communities. In addition, the notion in question reflects the inimitable evolutionary trajectory it has gone through. Interrelations of form and function are of intricate structure and include several aspects: (1) the form determines functions within the framework of metabolic events at both organism and ecosystem levels; (2) the function determines form within the evolutionary process, since it is a criterion of natural selection; (3) form and function affect each other mutually in the course of embryonic development. The first of the listed relations allows one to extract from morphology information on functional properties of particular structures and whole apparatuses and on ecological requirements and facilities of the whole organism, which are provided by these properties, prior to direct observation. This approach is especially promising concerning elements of the skeletal-muscular system performing mechanical functions, since their functional properties are determined rigidly by their geometrical characteristics, and the relevant information may be inferred confidently from anatomical data. A possibility of using a certain model (an apparatus of a skeletal-muscular system) in a particular study depends on the degree of the antecedent development of its comparative and functional morphology (biomechanics) and requires a great deal of experience and highly developed professional skills of the participants. Examples belonging to the ecological morphology of the jaw apparatus of birds such as spheniscids, bucerotids, phoeniculids, and upuipids show ways of interpreting morphological facts for obtaining new data on the ecology and evolutionary pathways of these birds.

Ключевые слова: форма и функция, функциональная морфология, экологическая морфология, морфоэкологический подход.

Невозможно переоценить мировоззренческое значение науки об организации тела животных в истории становления и развития не только зоологии, но и всей биологической науки. Поначалу это была анатомия (зоотомия), затем сравнительная анатомия и далее морфология животных. В ряду великих имен, с которыми связана полная драматизма дискуссий,

ярких открытий и гениальных заблуждений история морфологии, достойное место занимает и имя Карла Гегенбаура. Хотя некоторые из разработанных им теорий, например, о происхождении черепа или парных конечностей позвоночных в своем законченном виде не выдержали проверки временем, они оказались важнейшими методологическими этапами, содержащими мощные стимулы к дальнейшему развитию морфологии в целом и к решению ее конкретных проблем, в частности.

В наше время трудно назвать морфологию модной составляющей зоологии позвоночных. Во всяком случае, объем выполняемых в этой области работ удручающе мал на фоне зоологических исследований, имеющих экологическую, этологическую, физиологическую и пр. направленности. Даже в систематике, традиционно опиравшейся на морфологию, ее место агрессивно заняли молекулярные методы и подходы. В то же время трудно представить себе современный учебник по зоологии позвоночных, в котором стержневое место не занимали бы представления об эволюции и смене адаптации в этой группе животных, опирающиеся на конкретные морфофункциональные особенности ее представителей. Естественным образом возникает вопрос: что, морфология уже пережила свой блистательный век и теперь стала, главным образом, застывшим фундаментом зоологической науки, или ее возможности сейчас незаслуженно недооцениваются, тогда как она еще имеет шанс занять достойное место в русле современной науки? Но как и что она вносит и сможет еще в нее внести? Именно на эти вопросы мы постараемся ответить в настоящей статье.

Морфоэкологическая специфика видов

Ответ на поставленные вопросы в первую очередь следует искать в связи с сформировавшимся в отечественной науке, прежде всего благодаря К. А. Юдину (1950, 1957, 1970, 1974, 1983), представлением о содержании понятия морфо-экологическая специфика видов и их естественных групп. Оно заключается в понимании сущности приспособленности, т. е. того морфологического своеобразия и определяемых им уникальных экологических свойств, которые позволили виду завоевать и сохранять за собой принадлежащее ему место в природных экосистемах. Кроме того, В. Е. Соколов и В. Б. Суханов (1978), подчеркивают, что самый существенный фактор видоспецифичности (и, соответственно, ее морфоэкологической составляющей) - это пройденный видом неповторимый путь филогенетической истории. Но и без этого компонента представлению о морфоэкологической специфике вида принадлежит важная роль в качестве итогового продукта зоологии, который органично вписывается в рамки проблем, стоящих перед биологической экологией. Последней, вслед за И. А. Шиловым (1997) мы полагаем науку "...о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды". В ряду этих систем находится и биологический вид.

Исходя из традиционных представлений, можно подумать, что экологический компонент морфоэкологической специфики должен добываться только в ходе непосредственных, преимущественно полевых, наблюдений, а данные о морфологических особенностях скорее окажутся при нем лишь балластным довеском. Однако это не так. Опыт целого ряда работ (Держинский, 1974; Держинский, Корзун, 1977; Корзун, 1982, 1991; Korzun et al., 2003 и пр.) демонстрирует возможность извлекать из морфологических данных, прежде всего путем корректного морфофункционального анализа, новые сведения об экологических свойствах, опережая порой прямые наблюдения, что тем более соблазнительно, что такие наблюдения нередко труднодоступны или вообще невозможны.

Структура взаимосвязи между формой и функцией

Показательно, что во многих технических областях человеческой деятельности знание механической конструкции, "материальной части" оборудования традиционно считается необходимым условием его успешного использования. В зоологии же такой традиции нет, скорее, природные объекты фигурируют как "черные ящики". Нет сомнений, что благодаря порождаемой таким подходом ограниченности сохранилась богатая нетронутая "целина" потенциально доступных выявлению эколоморфологических связей, которая может быть с успехом мобилизована в интересах развития зоологии как фундаментальной науки и ее прикладных разделов.

Исследование, нацеленное на понимание морфоэкологической специфики видов, по самой своей сути должно быть комплексным (Юдин, 1957, 1970, 1983), т. е. базироваться на синтезе нескольких более односторонних подходов; удельный вес каждого из них может быть различным в разных случаях. Прежде чем рассмотреть этот вопрос детальнее, обратимся к структуре взаимосвязи между формой и функцией, которая одновременно представляет значительный самостоятельный интерес (Держинский, 1981, 1982). Классическое представление о единстве и взаимной обусловленности формы и функции отнюдь не снимает вопроса о структуре их отношений. Л. Я. Бляхер (1976) анализирует характер их взаимосвязи во времени, который, как ему удастся показать, не дает оснований для констатации опережения, а, следовательно, - и признания первичности одной из этих категорий по отношению к другой. По нашему мнению, существенные отношения носят не хронологический, а причинно-следственный характер и складываются в рамках тех процессов, в которые вовлечены живые организмы.

Во-первых, это процессы жизнедеятельности - физиологические и экологические, которые разворачиваются в течение очень кратких отрезков времени, в сравнении с продолжительностью жизни особи, и не сопровождаются перестройками формы. Во-вторых, это характерный более или менее растянутыми во времени морфологическими преобразованиями

процесс индивидуального развития. Наконец, в-третьих, это еще более длительный процесс адаптивной эволюции.

Наиболее доступны для изучения процессы жизнедеятельности, особенно, один их важный аспект, а именно - механические взаимодействия как внутри тела животного, так и между ним и средой. Они обеспечиваются функционированием опорно-двигательной системы организма, функциональная морфология которой, называемая биомеханикой, может считаться наиболее перспективным разделом функциональной морфологии вообще в связи с особой простотой и понятностью механических функций.

Конкретная работа частей опорно-двигательной системы реализуется на основе двух принципиальных предпосылок. Первая из них - это пространственно-временной рисунок усилий и движений, выполняемых животным, т. е. техника, программа активности, которая задается нервной системой и может быть изучена только путем наблюдений и экспериментов. Вторая предпосылка - это тот диапазон потенциальных функциональных возможностей, в пределах которого формируется программа. В приложении к узлам и аппаратам опорно-двигательной системы - это механические свойства, которые очень четко зависят от геометрических особенностей (конфигурации, размеров частей и т. д.) и могут быть выведены на основе морфологических данных. Отсюда вытекает, что в обсуждаемом аспекте функциональные возможности опорно-двигательной системы, в том числе, и реализуемые, отражают ее морфологические свойства, т. е. специфичны по отношению к ним. Другими словами, в рамках процесса жизнедеятельности форма, образующая материальный субстрат функции, первична по отношению к ней.

В ходе эволюции форма становится адаптивной вследствие того, что отбор благоприятствует ее вариантам, образующим лучший материальный субстрат для определенных функций, ближе соответствующих свойствам среды. В рамках этого процесса функция первична, ибо определяет эволюционную судьбу формы.

Связи формы и функции в индивидуальном развитии двусторонни. Морфофизиологические особенности зародыша определяются наследственными свойствами зачатка, в чем находит выражение первичность унаследованной от предков формы по отношению к функциям развивающегося и взрослого организма. Но некоторые сформированные в эволюции свойства эмбриональных тканей обуславливают целесообразную морфогенетическую реакцию развивающихся органов на непосредственное влияние функциональных факторов (например, механических нагрузок). В результате совершается индивидуальное приспособление, которое можно считать проявлением первичности функции по отношению к форме.

Сложная структура, двоякий характер морфофункциональных связей определяет возможность и даже необходимость использования при их изучении различных подходов, по возможности, в сочетании. Исследование самой феноменологии функций в полевых и лабораторных условиях,

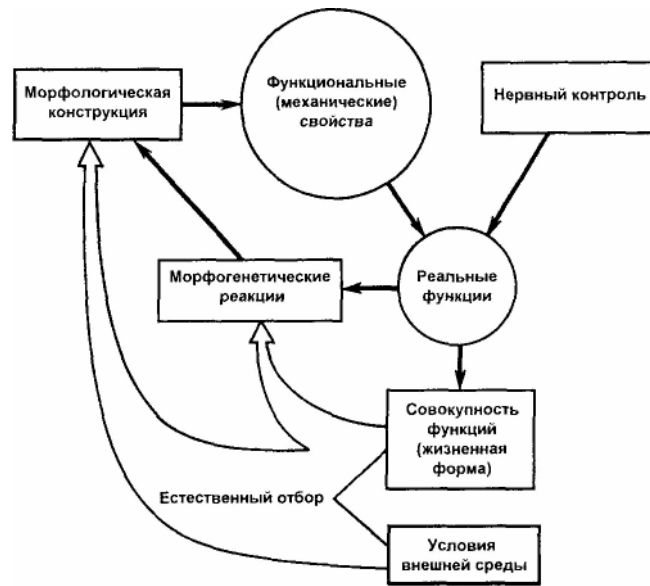


Рис. 1. Схема структуры взаимоотношений формы и функции на примере опорно-двигательной системы. По: Дзержинский (19826)

во-первых, помогает понять их биологическую роль, источник селективных преимуществ, что важно для оценки существа адаптивности, а во-вторых, позволяет описать технику выполнения функций (программу активности) ради уяснения механизма возникновения полезного эффекта. Изучение морфологии (конструкции) организма дает возможность открыть вытекающие из нее функциональные свойства. Этот последний компонент функционального анализа долгое время недооценивался, хотя именно он обещает особенно щедрые результаты. К тому же функциональные свойства аппаратов опорно-двигательной системы так же консервативны, как и их анатомия (чего нельзя сказать о поведении), и потому лежат в основе более стабильных связей, слагающих морфоэкологическую специфику видов и групп (Рис. 1).

Детальный эколого-морфологический анализ, необходимый для всестороннего понимания морфоэкологической специфики вида, настолько трудоемок и, главное, требует столь квалифицированного, углубленного подхода к системе, что пока практически необходимо ограничить задачу, выделив в качестве моделей определенные "узлы" организма, анализ которых наиболее перспективен. Как уже отмечено выше, особо выигрышны в качестве объектов функционального анализа части костно-мышечной системы. Это преимущество определяется не только относительной простотой и доступностью выполняемых ею механических функций, но и

однозначной зависимостью механических свойств любого целостного аппарата - биомеханического узла - и отдельных его частей от их формы, взаимного расположения, способов взаимного соединения, т. е. от топографических особенностей, представляющих предмет традиционного интереса анатомии. Биомеханика способна найти комплексам соответствующих фактов широкое, а порой и принципиально новое функциональное и экологическое прочтение, кардинальным образом повысив информационную отдачу этих старых объектов анатомии.

Среди узлов и аппаратов опорно-двигательной системы особое место занимает челюстной аппарат, прежде всего, благодаря его связи с трофическими адаптациями. Для птиц с их высокой интенсивностью метаболизма и соответственно высокой потребностью в источниках энергии способы сбора корма, захватывания пищи и манипуляции с ней составляют важнейшую сторону жизненной формы и потому играют ответственную роль в адаптивной эволюции. Морфофункциональные свойства челюстного и подъязычного аппарата птиц уже несколько десятилетий привлекают пристальное внимание исследователей (Юдин, 1958, 1965; Вокс, 1964; Дзержинский, 1972, 1982а, 1997; Корзун, 1978; Zusi, 1984 и многие другие), поэтому этот биомеханический узел можно смело отнести к числу наиболее изученных, следовательно, он может эффективно использоваться для выявления сути трофических адаптации - важнейшего аспекта видовой специфики птиц.

Новый аспект пищевой адаптации, обнаруженный средствами функциональной морфологии

Весьма показателен в этом отношении пример с пингвинами. Широко известно, что некоторые виды пингвинов питаются рыбой, но многие - главным образом мелкими рачками, составляющими криль. Насколько нам известно, прямые съемки подводной охоты этих птиц за рачками, если они существуют, не подвергались детальному анализу для понимания тех приемов - "техники" - использования клюва для схватывания этой относительно мелкой добычи. Вероятно "по умолчанию" предполагалось и, к удивлению, до сих пор многими предполагается, что эти приемы просты и что здесь нет ничего заслуживающего специального внимания. Но в то же время, описав строение челюстного аппарата пингвинов, Р. Л. Зуси (Zusi, 1974) отметил целый ряд специфических особенностей непонятного функционального значения. Замечательный вопрос, поставленный Зуси, насколько нам известно, до сих пор не спровоцировал у наших зарубежных коллег реального желания найти ответ. Между тем, тогда в редакции находилась наша статья (Корзун, 1975), в которой, еще не зная о работе Зуси, мы впервые предложили функциональную интерпретацию принципиальных специфических особенностей челюстного аппарата пингвинов. Позднее (Дзержинский, Корзун, 1977) мы развили эти идеи с привлечением широкого сравнительного материала по 7 видам трех родов пингвинов (из 6 современных).

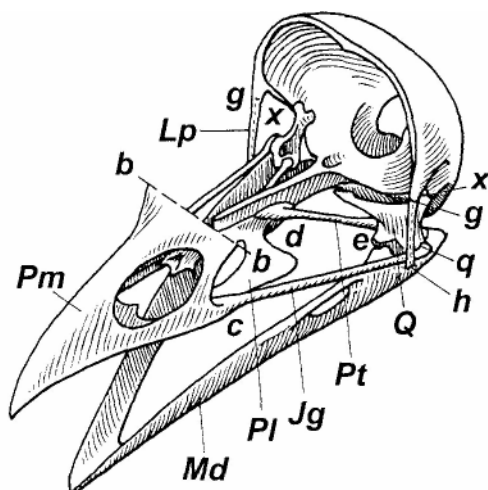


Рис. 2. Пространственная структура черепа птицы (на примере вороны, *Corvus*), вид влоботорота спереди, сверху и сбоку; передняя часть мозговой капсулы удалена; b, c, a и x - шарниры главного 4-звенного механизма; c, d, e и q - шарниры небного механизма; g, h, q и x - шарниры механизма Кrippа.

Не вдаваясь в мелкие детали, перечислим некоторые главные особенности челюстного аппарата пингвинов, которые вызывают удивление и указывают на наличие не замеченной орнитологами загадки, связанной с трофической адаптацией этих птиц.

1. Пингвины, питающиеся главным образом мелкими рачками (особенно, пингвин адели, наиболее высоко специализированный в потреблении криля), имеют относительно короткий толстый клюв.

2. У пингвинов заросли отверстия ноздрей в коже, что известно еще только для некоторых *Pelecaniformes*.

3. Нижняя челюсть удивительно высока и стрептогнатична, т. е. ее ветви способны весьма свободно выгибаться наружу, поскольку их пересекает тонкая гибкая зона, а симфиз подклювья уникально мягок - представлен буквально точечным синдесмозом, в связи с этим поразительно прочная (толстая) скуловая дуга, повторяющая контур верхнего края подклювья, специфическим образом изогнута.

4. Рельеф челюстного сустава относительно сглажен, поэтому ветвь нижней челюсти может поворачиваться во фронтальной плоскости наружу, не вовлекая в это движение квадратную кость, с которой образует этот сустав;

5. Небо и язык усажены длинными (6-8 мм) ороговевшими кожными шипиками.

Гибкость нижней челюсти известна для многих групп водных птиц (глупышей, буревестников и альбатросов, поганок, бакланов, чаек, цапель),

обладателей более или менее вытянутого клюва и узкой обтекаемой головы. Они способны распяливать нижнюю челюсть, тем самым расширяя ротовую полость, что позволяет им проглатывать целиком относительно крупную добычу (Юдин, 1961, 1965). Корзун (1975) обратил внимание на то, что под водой активное расширение ротовой полости особенно полезно для ловли мелкой добычи. Дело в том, что малая порция воды, выдавливаемая при смыкании челюстей из пространства между ними, неизбежно отталкивает мелкие объекты, для которых существенно влияние сил вязкости (см., например, Кокшайский, 1974). Обычный вариант взаимодействия частей челюстного аппарата при распиливание нижней челюсти вполне понятен; К. А. Юдин (1961, 1965) проанализировал его на примере чайки.

Череп птиц кинетичен, это значит, что в нем верхняя челюсть способна поворачиваться вверх и вниз относительно черепной коробки. На самом деле их челюстной аппарат подвижен во всех трех плоскостях, его части подвижно сочленены между собой (Рис. 2), образуя гибкие четырехугольники, так называемые 4-звенные механизмы. Это непарный главный механизм, расположенный в сагиттальной плоскости и включающий надклювье, пара занимающих фронтальную (горизонтальную) плоскость небных механизмов и пара так называемых механизмов Криппа - вертикальных, приближенных к поперечной плоскости. Квадратная кость входит в состав всех трех механизмов, сопрягая между собой их подвижность и создавая возможность косвенного мускульного контроля. В частности, механизм Криппа (Kripp, 1933), включающий, помимо квадратной кости, мозговую капсулу, заглазничную связку и нижнюю челюсть, устанавливает взаимную зависимость движений обеих челюстей; он способен вызывать поднятие одной из них в ответ на опускание другой. Классический вариант: из-за натяжения заглазничной связки при опускании нижней челюсти ее суставной отдел поднимается и давит на квадратную кость, поворачивая ее вверх и вперед, т. е. в направлении протракции, тем самым поднимая надклювье. Бок (Bock, 1964) назвал этот эффект сцепленным кинетизмом (coupled kinesis), считал его наступление во всех случаях неизбежным и на этом основании постулировал невозможность опускания надклювья ниже положения покоя. По его мнению, одновременное опускание обеих челюстей было бы сопряжено с неразрешимым конфликтом. Но, как подсказывает трехмерная модель (Рис. 2), разрешение конфликта легко достижимо за счет отклонения квадратной кости вбок, снимающего натяжение связки, а вместе с ним - и помехи опусканию надклювья (ретракции). К. А. Юдин (1970а), возражая Боку, приводит список фотоснимков птиц из нескольких научных журналов, на которых челюсти запечатлены в "запретной" позе. Бок не заметил возможности поперечных движений аппарата, которую обнаружил К. А. Юдин (1961, 1965). Он детально проанализировал возможное поведение гибкой рамки, (небного механизма), включающей, помимо квадратной кости, подвижные во фронтальной плоскости костные штанги - крыловидную кость

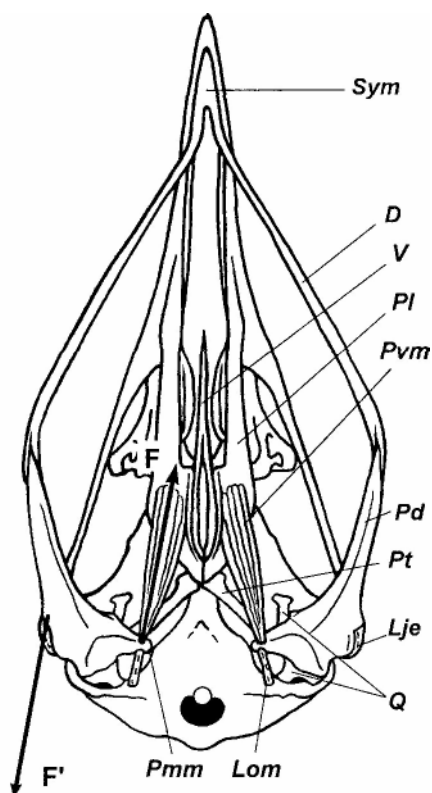


Рис. 3. Механизм распливания нижней челюсти чайки (*Larus argentatus*). По: Юдин, 1965, с изменениями

и скуловую дугу. Оказалось, что для сохранения целостности этой рамки квадратная кость при отклонении вбок должна разворачиваться передним (глазничным) отростком наружу (Рис. 3), причем вместе с суставным отделом гибкой нижней челюсти, сцепление с которым поддерживается рельефом челюстного сустава. В результате ветви нижней челюсти выгибаются наружу, она распяливается. Непосредственную причину выгибания составляет пара сил, образованная направленным вперед усилием вентромедиальной порции крыловидного мускула (Рис. 3; Pvm), участвующей в опускании надклювья, и натяжением наружной суставной связки (Рис. 3; Lje). Последняя соединяет нижнюю челюсть с задним концом скуловой дуги, по которой спереди (с надклювья) передается противоположное усилие той же мышечной порции. Таким образом, в наиболее обычном варианте распливание нижней челюсти сопутствует опусканию надклювья ниже положения покоя по чисто механическим причинам.

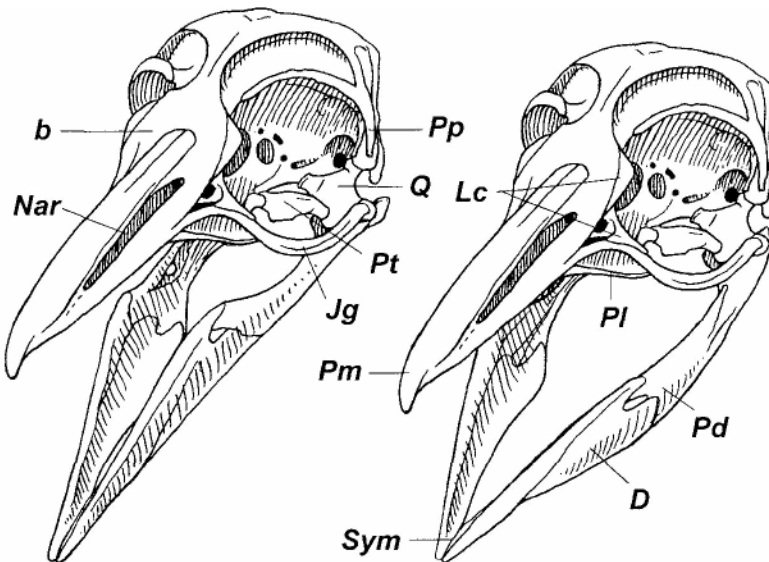


Рис. 4. Череп хохлатого пингвина (*Eudyptes cristatus*) с нижней челюстью в двух положениях - исходном (слева) и растянутом (справа), вид влоботорота спереди, сверху и сбоку

У пингвинов нижняя челюсть также предельно податлива к выгибанию наружу, но сильно сглаженный рельеф челюстного сустава свидетельствует о том, что она выполняет повороты не вместе с квадратными костями, а относительно них, т. е. вне связи с опусканием надклювья. Уникальная толщина круто изогнутой (образующей часть окружности до 60°) скуловой дуги (Рис. 4) говорит о ее значительной нагрузке продольной силой, компонентом распяливающей подклювье пары сил. Своеобразны условия крепления на костном небе вентромедиальной порции крыловидного мускула, первичного источника этой силы. Она начинается преимущественно не на небной кости, как обычно у птиц, а на уникально расширенной, треугольной крыловидной кости (Рис. 5). Тем самым она не пересекает небо-крыловидный сустав, не способствует отклонению крыловидной и квадратной костей вбок, т. е. подвижности в пределах небо-ного механизма. Таким образом, у крилеядных пингвинов (это роды *Eudyptes* и *Pygoscelis*) нижняя челюсть более податлива к выгибанию ветвей наружу, чем у других современных птиц, и распяливание ее не сопряжено с опусканием надклювья ниже положения покоя. Это наводит на мысль о повышенной производительности и независимой роли ротовой полости этих пингвинов в качестве всасывающего насоса. Кстати, у пингвина адели (*Pygoscelis adeliae*), судя по форме смыкающихся между собой боко-

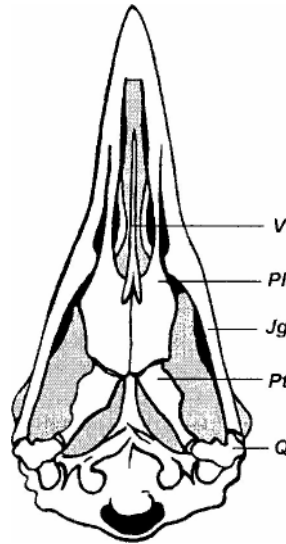


Рис. 5. Череп пингвина адели (*Pygoscelis adeliae*) без нижней челюсти, вид снизу

вых флангов небной и крыловидной костей (Рис. 5), подвижности в пределах небного механизма нет вовсе. По-видимому, отказ от нес освободил поперечные движения нижней челюсти от добавочных инерционных помех, тем самым, помогая повысить их частоту.

С таким толкованием удачно согласуется ряд других морфологических наблюдений, что эффективно подкрепляет предлагаемую версию. Так, при ближайшем рассмотрении оказывается, что благодаря необычно высокому положению линии разреза клюва (на уровне центра зрачка), с которым сопряжен отмеченный резкий изгиб скуловой дуги, увеличены вертикальная ширина раздвигающихся ветвей подклювья, а соответственно - и объем камеры насоса. Создаваемый перепад давления неизбежно должен вызывать интенсивный побочный поток воды через носовую полость, поэтому вполне понятно зарастание кожных ноздрей. Но костные ноздри, наоборот, чрезвычайно вытянуты и на большей части длины надклювья отделяют его боковые стебли, основу лезвий, от верхнего стержня, так называемого конька. Тем самым костные ноздри облегчают поперечную деформацию верхней челюсти, автоматически сопровождающую ее повороты вверх (при этом она сужается) и вниз из-за сложной формы гибкой костной пластинки в области переносицы. Деформация превращает носовую полость в подобие пипетки и помогает вымыть из нее через внутренние ноздри (хоаны) гипертонический секрет солевых желез, изливающийся по протоку в ее преддверие (непосредственно за заросшей ноз-

дрей). Нетрудно предположить, что пингвины используют присущий им насос для ловли крупного зоопланктона (криля), чрезвычайно богатого и стабильного пищевого ресурса, за освоение которого они "заплатили" глубочайшими изменениями организации, включая отказ от воздушного полета. Рачок может быть схвачен краями челюстей (*tomia*), несущими по нескольку лезвий, или зажат между вершинами острых эпидермальных шипов на небе и языке, вода же свободно уходит сквозь их щелевидные промежутки. Можно говорить о фильтраторном сборе рачков, по своей производительности существенно превосходящем индивидуальное схватывание каждой особи. Zusi (1974) по результатам своих функционально-морфологических работ и Стохалл (1985) на основании обширных полевых исследований прямо отрицают такую возможность. Но нам представляется, что полученная нами, так сказать, техническая оценка охотничьего "вооружения" этих птиц также позволяет выдвигать вполне надежные суждения. Определенное подтверждение они получают в работах самого же Стохалл с соавторами (1985, 1988). В первой из них указано, что у золотохохлого пингвина *Eudyptes chrysocome* мелкий криль (молодые *Euphausia valentini* длиной 10-12 мм) обнаружен в количестве до 4031 особи в одном желудке. Во второй работе сообщается о вылавливании тем же видом мелких зуфаузиид (*Thysanoessa macrura*) и амфипод (*Tliemisto gaudichaudii*) длиной 20 мм и массой 0,1 г в среднем по 150 экземпляров за одно погружение (глубина 40 м, продолжительность 2 мин). Трудно поверить, что эти массы собраны поштучно.

Познание филогении через выявление морфобиологической специфики рецептных видов

Важные методологические вопросы связаны с переходом от понимания сущности приспособленности изучаемого аппарата к реконструкции особенностей самого процесса приспособления как основы для филогенетической гипотезы.

Существует весьма авторитетное мнение Э. Майра (Mayr, 1969), согласно которому коррелированные компоненты функционального комплекса не могут самостоятельно рассматриваться в качестве отдельных таксономических признаков, имеют малый таксономический вес, в отличие от комплексов филогенетически коррелированных признаков, образующих проявления "предкового хорошо интегрированного генного комплекса". По мысли Э. Майра, позитивная роль функционального анализа в работе систематика фактически сводится к выявлению функционально коррелированных признаков на предмет их, так сказать, девальвации.

Такой подход исходит, понятно, из того, что формирование комплекса функционально коррелированных особенностей облегчено специальными свойствами эмбриональных тканей и соответствующими особенностями индивидуального морфогенеза, благодаря которым они складываются

ся сравнительно быстро и "легко", а потому не могут отражать искомого, длительного процесса эволюции. Между тем известные из палеонтологии примеры преобразования организации обширной группы родственных таксонов широким фронтом в общем направлении (например, процесс "маммализации" тероморфных рептилий (Татаринов, 1976)) подсказывают иную логическую модель. Параллельная и мозаичная эволюция в пределах этого фронта отдельных ветвей, большинство из которых оказалось слепыми, красноречиво свидетельствует о том, что действительно совершенные, эффективные функциональные комплексы у переживших своих братьев таксонов-победителей складывались трудно и в итоге реализовались благодаря счастливому стечению многих важных условий. Сам Э. Майр допускает возможность формирования "филетических корреляций" именно на базе функциональных корреляций, утративших позже свое адаптивное значение. Тем самым он признает существование пути к преодолению парадоксального понятия афункциональных признаков через их истолкование в качестве когда-то имевших, но позже утративших функциональное и адаптивное значение особенностей конструкции. Этот путь был значительно раньше разработан К. А. Юдиным (1950). Действительно, возможность выводить функциональные свойства конструкции из ее геометрических, топографических особенностей и на этой основе с определенной достоверностью судить не только о функциональных взаимодействиях внутри изучаемого аппарата, но и его экологических возможностях и экологическом статусе, а значит и о его адаптивности открывает интересную перспективу. Она позволяет использовать логику поэтапных приспособительных преобразований для интерпретации сложной, мозаичной конструкции аппарата в качестве "наслоения", как выразился К. А. Юдин, следов прежних адаптации, сменявших друг друга на протяжении эволюционной истории. При таком подходе сложный аппарат с относительно простыми (механическими) функциями, в котором формирование новых адаптации на обломках прежних оставило доступные расшифровке следы, может предстать перед исследователями в качестве своего рода "регистрирующей структуры".

Весьма благодарными объектами для подобных исследований представляются птицы. Как писал К. А. Юдин (19706), наиболее богатые следы процесса формирования различных групп класса птиц, которые мы можем получить в свое распоряжение, заключены в организации их современных представителей. Возможность познания филогении и соответственно построения естественной системы через изучение рецентных форм в той или иной мере открыта в отношении любой группы организмов, но в данном случае привлекательность этого пути усилена недостаточной щедростью палеонтологии.

Надо иметь в виду, что обсуждаемые подходы не обещают построения формального дерева, поскольку не предполагают получения свидетельств о времени наступления дивергенций. Эти подходы не позволяют рассчитывать

на доступ к "молекулярным часам". Поиски следов времени, протекшего с момента дивергенции, и оценка на этой основе степени расхождения, достигнутой таксонами, - такова практически единственная задача, решаемая Сибли, Алквистом (Sibley, Ahlquist, 1990) и другими молекулярными систематиками. Мы же находим свидетельства того, что же происходило в истории видов и таксонов, хотя и не находим сведений о том, когда это происходило.

Зоология и, в частности, сравнительная анатомия за свою длинную, более чем 22-вековую историю накопила колоссальный опыт интерпретации морфологических данных. При этом довольно рано выявились и обособились три категории обобщений - идеи единства плана строения, морфологических рядов и приспособленности. Все три в равной мере имеют реальную почву в материале и отражают важнейшие объективные свойства интересующего нас разнообразия организации. Они неразрывно связаны между собой и принципиально "равноправны" по своему значению. В то же время, познавательные задачи, которые встречаются исследователю при их использовании, логические связи, существенные для каждой из них, так сказать, внутренняя сущность этих идей глубоко различны, что на протяжении нескольких веков было причиной их разобщения и даже противопоставления учеными.

Не исчезли обсуждаемые коллизии и после открытия Дарвина, в частности, углублялось противопоставление филогенетики, с одной стороны, и учения об адаптациях, с другой, главным идеологом которого можно считать Э. Геккеля (Юдин, 1957; Бляхер, 1976). Нетрудно видеть, что его филогенетика успешно развивалась на базе синтеза идей плана строения и морфологических рядов (метода тройного параллелизма). Представляется вполне естественным, что Геккель нуждался в защите используемых логических схем от чрезмерного усложнения; отбросив из поля зрения связи, обусловленные приспособленностью организмов к конкретным условиям жизни, он и достиг необходимого ограничения объекта. Противопоставление филогенезов учению об адаптациях в значительной мере продолжает сохраняться и в настоящее время, по сути дела - как средство сузить стоящую перед филогенетиком задачу и для таких урезанных ее условий найти более или менее четкий, законченный алгоритм решения. Но такой подход, как ясно показал К. А. Юдин (1974, 1983), заключает в себе глубокий парадокс, ибо сочетает признание приспособительного характера эволюции с последовательным отказом от анализа результатов адаптивных преобразований. Порой аргументируя такую позицию используют курьезную ссылку на Ч. Дарвина. Даже Э. Майр (Maug, 1969) использует так называемый "принцип Дарвина", четко выражаемый такой цитатой: "чем меньше какая-либо часть организма связана с какими-либо особыми функциями, тем больше она имеет значения для классификации" (Darwin, 1859). Чуть выше в Происхождении видов имеется более детальное рассуждение на этот счет, также охотно цитируемое в этом смысле: "Можно подумать и в прежнее время так действи-

тально думали, что наибольшее значение в классификации имеют те особенности строения, которые определяют собой образ жизни и общее место, занимаемое каждым существом в экономике природы. Ничто не может быть ошибочнее такого взгляда" (стр. 608). Сказано достаточно ясно и однозначно. Но прочтем дальше, чтобы понять, что конкретно Ч. Дарвин имеет в виду: "Никто не станет считать, что внешнее сходство мыши с землеройкой, дюгона с китом и кита с рыбой имеют какое-нибудь значение". Теперь ясно, насколько наивному систематику и поверхностному "морфологу" адресовано это напутствие автора.

Обсуждаемое ограничение, принятое классической филогенетикой, в конце концов привело к глубокому падению интереса зоологов, в частности, орнитологов к анатомии своих объектов. В этих условиях синтез порождаемых сравнительной анатомией идей оказывается еще менее доступным, тем более что развитие модернизированной кладистики и молекулярных методов в систематике обещает возможность получать ценные, новые и, как принято надеяться, решающие результаты в обход традиционного пути с его трудностями и проблемами.

Неполный синтез, без учета фактора приспособленности порождает весьма условное логическое построение, задача же полного синтеза - добиться по возможности адекватного отражения реальности, в которой процесс исторического развития естественным образом порождает и преемственность плана строения, и прогрессивную направленность филогенеза с относительной плавностью переходов, и приспособленность организмов к условиям существования. Следуя К. А. Юдину (1950,1957), эту задачу нужно сформулировать, как отображение филогенеза в виде конкретного адаптивного процесса, проходящего в единстве с условиями обитания. Первый четко очерченный пример такого синтеза дает "эволюционная палеонтология" В. О. Ковалевского, второй - "этологическая" палеонтология Л. Долло. В нашей стране это направление развивалось А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузенем, их учениками и последователями. В частности, в послевоенное время существенный вклад в развитие синтеза сделал К. А. Юдин, который называл свою рабочую процедуру комплексным эколого-морфологическим методом (1970а), а позже (1974) морфобиологическим, тем самым подчеркивая его преемственную связь с морфобиологической теорией эволюции А. Н. Северцова. Мы будем называть этот метод также морфоэкологическим подходом. Будучи хорошим знатоком наследия упомянутых авторов, К. А. Юдин был в то же время разносторонним зоологом, полевым экологом и фаунистом. Это позволило ему обогатить традиции морфобиологического направления тем вниманием к виду, какое традиционно присуще полевой зоологии.

Итак, обсуждаемый подход открывает перспективу синтезировать на основе изучения морфологических фактов представление о естественных взаимосвязях, объяснять морфологические особенности в терминах того процесса эволюции, который их создал.

Что же касается дезориентирующего влияния конвергентного сходства, то интуитивная боязнь этого осложнения, как отмечает Stascraft (1972), основана на ожидании от компонентов адаптивных морфологических комплексов способности к относительно быстрым и четко направленным эволюционным преобразованиям, а отсюда - и к повышенной вероятности множественного возникновения определенных морфологических особенностей. Надо полагать, что эта опасность особенно реальна при сравнительно грубой и формалистической оценке особенностей строения, оперирующей дискретными признаками (Юдин, 1970, 1974, 1983). Но в детальном эколого-морфологическом исследовании, раскрывающем организацию какого-либо функционального комплекса, как правило, четко выявляется поверхностный, вторичный характер конвергентного сходства, и в этом случае обсуждаемая угроза, как мы полагаем, не дает повода к отказу от использования адаптивных черт строения в филогенетике и систематике.

Пример построения эволюционного сценария

Проиллюстрировать такую возможность удобно на примере птиц-носорогов (*Bucerotidae*), древесных удонов (*Phoeniculidae*) и удода (*Upupa*, *Upupidae*), традиционно включаемых в ранге близкородственных семейств в состав отряда ракшеобразных (*Coccyiformes*).

Морфофункциональный анализ челюстного аппарата древесных удонов и *Upupa* показал сходную и глубокую адаптацию этих птиц к зондированию грунта и естественных полостей с использованием силового раскрытия погруженного клюва для захвата и извлечения беспозвоночных. Но при наличии целого ряда общих морфологических особенностей, отражающих эту адаптацию, вызывает недоумение одно очень важное различие. Несмотря на внешнее сходство строения наружного аддуктора нижней челюсти детальное изучение его внутренней морфологии, в частности, системы внутренних апоневрозов, показало, что у *Upupa* (Рис. 6Г, Д) в наружном аддукторе доминирует срединная порция, а у *Phoeniculus* (Рис. 6Е, Ж) поверхностная и каудальная.

Эта особенность не находит удовлетворительного объяснения с позиции пищевой адаптации современных видов. Мы рассматриваем ее как одно из дошедших до нас свидетельств более древней адаптации челюстного аппарата, характерной для непосредственных предков этих птиц. Ее удалось "расшифровать" при биомеханическом анализе челюстного аппарата птиц-носорогов.

Мы показали (Корзун, Трунов, 1997), что несмотря на известную оппортунистичность пищевого поведения птиц-носорогов (у лесных видов в рационе преобладают плоды, а у саванных - животный корм), ключевой для группы была адаптация к питанию плодами. Проникновение в эту трофическую нишу сопровождалось, прежде всего, тенденцией к увеличению абсолютных размеров птиц и специфическому удлинению клюва, в

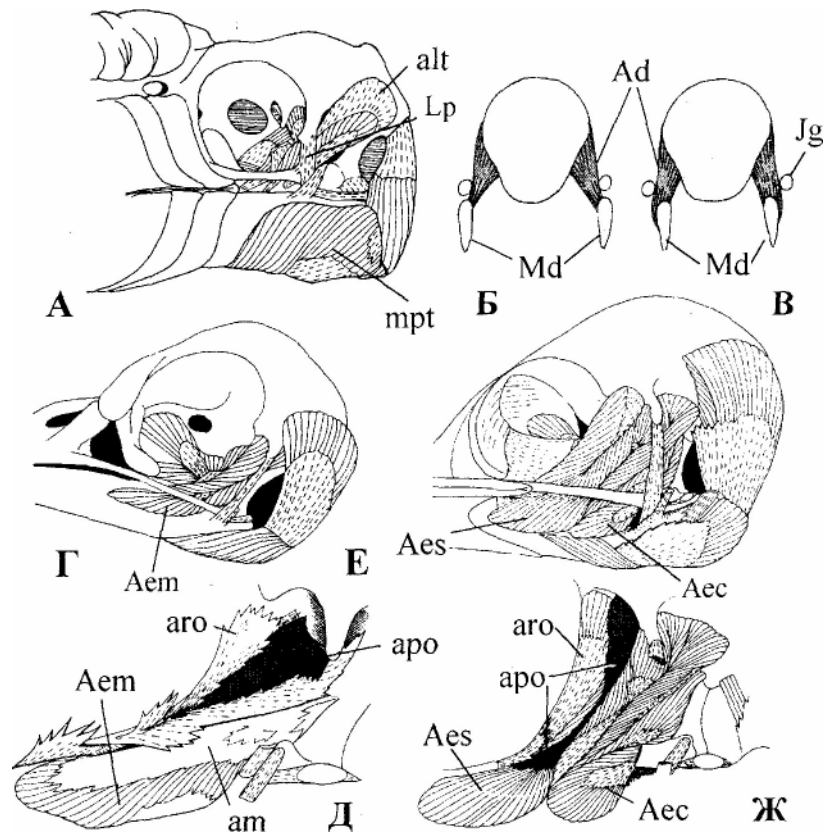


Рис. 6. Особенности строения челюстного аппарата птиц-носорогов и удоодов. А - челюстная мускулатура птицы-носорога *AceRos (Rhyticeros) undulates*, вид сбоку; Г, Д - то же у удоода *Урира ероps*; Е, Ж — то же у древесного удоода *Phoeniculus purpureus*; Б, В - схема взаиморасположения наружного аддуктора, скуловой дуги и нижней челюсти (Б - у птиц-носорогов, В - типичный вариант). По: Корзун, Дзержинский (2001)

совокупности позволяющим дотягиваться и срывать прикрепленные объекты, расположенные в широком диапазоне удаленности от точки приезда. При этом, несмотря на невыгодные для челюстной мускулатуры рычажные соотношения, которые сложились в челюстном аппарате птиц-носорогов в связи с длинным клювом, дорсальные аддукторы нижней челюсти, сильно потесненные глазами, занимают очень скромный объем (Рис. 6А). Более того, они не используют для своего крепления наружную поверхность нижней челюсти, занятую, за небольшим исключением известных нам птиц, порциями наружного аддуктора. Поэтому в качестве аддуктора

нижней челюсти резко возросла роль свободно разместившегося мощного крыловидного мускула. Сложные проблемы управления взаимодействием длинных челюстей в огромном черепе у птиц-носорогов были предельно упрощены уникальным для неогнатных птиц (в понимании Ruxton, 1900) образом - за счет значительной редукции, вплоть до полного исчезновения, кинетизма черепа, т. е. верхняя челюсть у многих видов практически утратила подвижность относительно черепной коробки.

Морфофункциональный анализ ротового аппарата трогонов (Trogoniformes; Корзун, 1996), птиц-мышей (Coliiformes; Корзун, 1986), гуахаро (*Steatornis caripensis*; Корзун, 1991), ТураКо (Musophagidae; Korzun et al, 2003) и ряда других фруктоядных птиц показал нам, что в истории этих птиц эволюционный успех в значительной мере был достигнут за счет расширения спектра потребляемых плодов и, прежде всего, благодаря включению в него относительно крупных плодов. Доступ к ним открывала либо развитая способность проглатывать такие плоды целиком (трогоны, гуахаро) либо способность отчленять подходящие для проглатывания фрагменты (турако, птицы-мышы). Эволюция птиц-носорогов пошла по первому пути. Размер проглатываемых целиком плодов ограничен у птиц расстоянием между ветвями нижней челюсти. Тенденция к расширению спектра доступных плодов была у птиц-носорогов выражена настолько сильно, что ветви нижней челюсти оказались по ширине точно под скуловыми дугами (Рис. 6Б, В). Это, на наш взгляд, и привело к вытеснению мускульных волокон наружного аддуктора с боковой поверхности нижней челюсти.

Мускул, претерпев значительные изменения у предков птиц-носорогов, после исчезновения императива, связанного с необходимостью проглатывать крупные плоды, был из этого общего для предков удоов состояния "реставрирован", но, как показало строение его апоневрозов, в каждой группе по-своему. У удода (Рис. 6Г, Д) вторичное развитие наружного аддуктора и его выход на боковую поверхность нижней челюсти пошли за счет срединной порции с ее начальным апоневрозом (am), а у древесных удоов (Рис. 6Е, Ж) - благодаря поверхностной порции с ее начальным апоневрозом (аро) и каудальной части глубокой порции. Хотя у удода и древесных удоов сохранились потребности в усилиях, достаточных для удержания прямыми концами клюва вытаскиваемой из убежища или грунта добычи, острота этой проблемы у них несравненно меньше, чем у птиц-носорогов, отрывающих прикрепленные удаленные плоды. Как только с челюстного аппарата был снят императив высоких силовых требований, предки удоов смогли вернуть его конструкции настоящий кинетизм, о достоинствах которого уже неоднократно говорилось (Юдин, 1965, 1970а; Дзержинский, 1972). Главным средством блокировки кинетизма у птиц-носорогов являлась слезная кость, неподвижно связывающая черепную коробку и надклювье. Естественно, решающими событиями в направлении реконструкции кинетизма было исчезновение слезной кости у анцестральных для современных удоов форм. После восстановления подвижности

надклювья появились необходимые предпосылки для развития протрактор-ной мышечной группы, столь важной для зондировщиков.

Наиболее полно адаптация к питанию плодами выражена у лесных азиатских видов птиц-носорогов. Некоторые события генезиса тропических лесов и процессы относительно недавно начавшейся в Африке аридизации привели к оскудению пищевого резерва специализированных фруктоядных птиц. Здесь в новых саванных условиях сформировались предки удонов, а птицы-носороги переключились на животный корм, сохранив в челюстном аппарате все принципиальные свойства, связанные с ключевой адаптацией к питанию плодами.

Оказалось, что используемые нами подходы позволяют заглянуть еще глубже в историю становления естественной группы удонов и птиц-носорогов. Этот шаг удалось сделать при попытке найти истоки появления, например, таких специфических особенностей в ротовом аппарате птиц-носорогов, как десмогнатия черепа, оформление которой было сопряжено с увеличением объема губчатой костной ткани в основании надклювья, как мощная заглазничная связка и как наличие явных признаков стесненности дорсальных аддукторов глазами.

Эти особенности нашли свое объяснение в качестве следов более древних адаптации после включения рассматриваемой группы в общий контекст обсуждения эволюции трофических адаптации у внешне очень гетерогенного отряда раккеобразных. Специфические особенности базовой конструкции челюстного аппарата этой группы, весьма мозаично рассеянные среди ее современных представителей, впервые получили последовательную, непротиворечивую интерпретацию в рамках адаптации к охоте с приезда за относительно крупными летающими насекомыми (Корзун, 1982, 1988). Морфофункциональные особенности челюстного аппарата, обусловившие эту древнюю адаптацию наиболее полно и ярко представлены у настоящих ракш и, прежде всего, у широкозуба (*Eurystomus orientalis* Корзун, 1982). Не вдаваясь в детали, отметим, что эта адаптация прежде всего обусловила укрепление неба в основании надклювья, воспринимающего удар добычи в момент схватывания и формирование механизма автоматического захлопывания клюва с использованием энергии, выделяемой при ударе. С укреплением неба мы связываем характерную для всего отряда десмогнатию, т. е. сращение небных отростков верхнечелюстных костей, образующих сплошную стенку, на которую наталкивается крупное насекомое, и порой ярко выраженную губчатую структуру костей в этой области. У птиц-носорогов развитие тенденции к образованию губчатой кости выразилось в формировании уникального клюва. Поглощая энергию удара, подвижно соединенное с черепной коробкой надклювье подгибается - ретрагируется. По скуловым дугам, небным и крыловидным костям сила ретракции передается на квадратную кость, которая маятником качается назад. Двигаясь по дуге назад и вниз, конец квадратной кости давит на нижнюю челюсть. Окостеневшая заглазничная связка способна очень чутко ответить на это движение реакцией, т. е. встречным

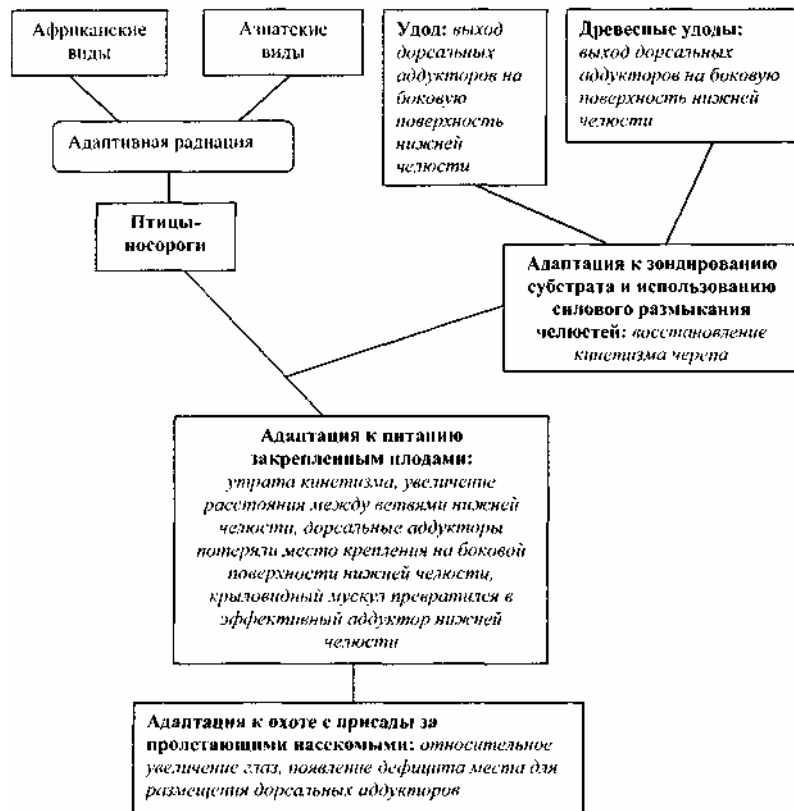


Рис. 7. Эволюционный сценарий происхождения птиц-носорогов и удода. По: Корзун, Дзержинский (2001)

усилием. Таким образом, задний конец нижней челюсти оказывается под влиянием двух сил: давления вниз со стороны квадратной кости и тянущей вверх силы реакции заглазничной связки. Эти силы составляют пару, резко подбрасывающую нижнюю челюсть в ответ на ретракцию надклювья. Таким образом, ротовой аппарат ширококорота оказался своего рода капканом, широко распахнутым навстречу добыче, кинетическая энергия которой используется для его резкого автоматического захлопывания. Естественно, подобная охота предусматривает особую остроту зрения и соответственно наличие относительно крупных глаз, которые теснят челюстную мускулатуру.

Изложенное выше было представлено в виде сценария, отражающего непростые перипетии группы птиц-носорогов и удода, естественным образом зафиксированные в наблюдаемой у рецентных видов морфологической картине (Рис. 7; Корзун, Дзержинский, 2001).

Гипотетический характер заключений, опирающихся на морфофункциональный анализ

Если гипотеза об экологической специфике вида или естественной группы видов, основанная на результатах морфофункционального анализа, может рано или поздно собрать дополнительную доказательную базу путем скрупулезных прямых наблюдений с использованием регистрирующей аппаратуры, то говорить о доказательстве в отношении степени родства, таксономической близости и особенно путей происхождения, как нам кажется, вообще трудно. Все, даже внутренне непротиворечивые построения, органично вобравшие в себя широкую систему доступных к данному моменту фактов, обязательно включают элемент гипотезы, которого очевидно не следует бояться.

Уместно вспомнить мнение Б. Пойя, высказанное им в книге "Математика и правдоподобные рассуждения" (1975), о том, что, строго говоря, все наши знания за пределами математики и доказательной логики состоят из предположений, которые подкреплены правдоподобными рассуждениями. Б. Пойя считает, что существует два типа рассуждений: доказательное рассуждение и правдоподобное рассуждение. Доказательные рассуждения, понижают науки в той же мере, что и математика, но сами по себе (как и сама по себе математика) не способны давать существенно новых знаний об окружающем нас мире. Все новое связано с правдоподобными рассуждениями. В математике правдоподобные рассуждения связаны с появлением догадки, ведущей к доказательству. В наших исследованиях, они, как, например, в случае с пингвинами, озарены догадкой о сущности адаптации изучаемого биомеханического узла. При этом в правдоподобном рассуждении главное отличать одну догадку от другой, более разумную догадку от менее разумной, как считает Пойя. В нашем случае это значит - уметь тестировать догадки на адекватность установленным прежде теоретическим положениям и новым наблюдениям, в том числе - на способность наиболее полно отразить (ассимилировать) имеющиеся наблюдения. Правда, понимание сути механизма возникновения яркой догадки, определяющей весь дальнейший ход рассуждений, нам недоступно.

Не следует преувеличивать масштабы гипотетичности рассуждений об оставшихся в прошлом филогенезах и о рецентных адаптациях, базирующихся на механических свойствах конкретных вариантов конструкции челюстного аппарата. В их логической всесторонне взаимосвязанной цепи есть цементирующие элементы, которые в определенной мере подкреплены доказательными рассуждениями. Мы имеем в виду механические свойства конструкции, которые, как отмечено выше, подчиняются строгим законам механики.

Заключение

Все вышеизложенное, как представляется авторам, подтверждает существование у обсуждавшегося здесь раздела морфологии животных достаточно ясных перспектив дальнейшего продуктивного развития. За экологической морфологией, использующей исходящий из анатомических данных функциональный анализ, сохраняется богатейший, буквально неисчерпаемый фактический материал, как и безграничная череда ждущих ответа актуальных вопросов - и об эколого-морфологических особенностях населяющих естественные экосистемы видов, и об отражении в их организации пройденного этими формами эволюционного пути.

К недостаткам обсуждаемого подхода нужно отнести то обстоятельство, что он непросто в применении, не дает автоматической защиты от субъективизма, требует последовательного обоснования адекватности любой данной интерпретации. Хотя части опорно-двигательной системы, выполняющие механические функции, особо доступны для выявления задаваемых геометрическими особенностями функциональных (механических) свойств, надежное проведение такого анализа требует весьма серьезной подготовки. Возможность использовать в конкретном исследовании тот или иной модельный узел организма (например, аппарат костно-мышечной системы) существенно зависит от степени изученности его сравнительной и функциональной морфологии (биомеханики). От исполнителей эта работа требует большого опыта и высокой квалификации.

Далее, обсуждаемому подходу противопоказана далеко заходящая формализация данных. Хотя функциональный анализ включает выполнение определенных формальных процедур, отчуждение признаков от объекта недопустимо - важнейшая роль сохраняется за использованием целостных образов интегрального модельного объекта. Взятые из литературы, но, в основном, наработанные за долгий срок графические методы функционального анализа (Держинский, 1972) достаточно строги и "упрямы"; тестирование правдоподобных, на первый взгляд, версий сплошь да рядом показывает их несостоятельность, побуждая продолжать поиск. Тем самым эти методы служат защитой от произвольных интерпретаций конструктивных особенностей объектов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ, проект № 03-04-48958) и фонда "Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России" (проект № У Р. 07. 003. 03).

Список сокращений

Ad - дорсальные аддукторы; Aес - каудальная часть глубокой порции наружного аддуктора; Aесs - поверхностная порция наружного аддуктора; alt - латеральный височный апоневроз; am - медиальный апоневроз; аро - заглазничный апоневроз; аго - глазничный роstralный апоневроз; b - гибкая пластинка, подвешивающая надклявье к черепной коробке (прокинетическая гибкая зона); с - гибкое соединение скуловой дуги и небной кости с надклявьем; d - подвижное небо-крыловидное сочленение; D - передний (дентальный) отдел нижней челюсти; e - квадратно-крыловидный сустав; F - усилие вентромедиальной порции крыловидного мускула; P - противоположное усилие - реакция наружной суставной связки; g - дорсальный конец заглазничной связки; h - ее вентральный конец; Jg - скуловая дуга; Lс - слезная кость; Lje - наружная суставная связка; Lom - затылочн-челюстная связка; Lp - заглазничная связка; md - нижняя челюсть; mpt - крыловидный мускул; Nag - костная ноздря; Pd - задний (постдентальный) отдел ветви нижней челюсти; P1 - небная кость; Pt - верхняя челюсть; Pmm - медиальный отросток нижней челюсти; Pp - заглазничный отросток; Pt - крыловидная кость; Pvm - вентромедиальная порция крыловидного мускула; q - условно совмещенные подвижное квадратно-скуловой сочленение и челюстной (квадратно-мандибулярный) сустав; Q - квадратная кость; Sym - симфиз нижней челюсти; V - сошник; x - квадратно-черепной сустав.

Литература

- Бляхер Л. Я.* Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. - М.: Наука, 1976. *Дзержинский Ф. Я.* К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. - М.: Изд. МГУ, 1974, Т. 74. № 11, С. 54-68.
- Дзержинский Ф. Я.* Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. 1982а, Т. 61, № 7, С. 1030-1041.
- Дзержинский Ф. Я.* Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике // Пробл. разв. морфол. животных. М.: Наука, 1982б, С. 121-128.
- Дзержинский Ф. Я.* Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюлл. Моск. о-ва Испытателей Природы, отд. Биол. 1997, Т. 102, № 5, С. 5-12.
- Дзержинский Ф. Я., Корзун Л. П.* К функциональной морфологии аппарата захватывания пищи у пингвинов // Адаптации пингвинов. М.: Наука. 1977, С. 5-54.

- Кокшайский Н. В.* Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных). М.: "Наука" 1974.
- Корзун Л. П.* Некоторые аспекты приспособления челюстного аппарата птиц к схватыванию добычи под водой // Вести. Моск. ун-та. Биол., Почвовед. 1975, № 3, С. 9-15.
- Корзун Л. П.* Некоторые аспекты биомеханики подъязычного аппарата и его роли в пищевой специализации птиц // Зоол. журн. 1978, Т. 57, № 10, С. 1545-1554.
- Корзун Л. П.*, Морфологические адаптации челюстного аппарата широко-рота (*Eurystomus orientalis*) к схватыванию летающих насекомых // Зоол. журн. - 1982. Т. 62. Вып. 12. С. 1851-1857.
- Корзун Л. П.* Трофические адаптации древесных птиц. Некоторые морфо-функциональные аспекты пищевой специализации птиц-мышей // Зоол. журн. 1986, Т. 65. Вып. 8. С. 1207-1217.
- Корзун Л. П.* К вопросу о трофических адаптациях эндемичных мадагаскарских ракшевых (*Brachypteraciidae*, *Leptosomatidae*) // Зоол. журн. 1988, Т. 67, Вып. 4. С. 589-600.
- Корзун Л. П.* Некоторые морфофункциональные аспекты пищевой специализации гуахаро (*Steatornis caripensis*) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. I. С. 87-95.
- Корзун Л. П.* 1996. Ключевая трофическая адаптация трогонов (*Trogoniformes*) и морфофункциональные особенности их челюстного аппарата // Зоол. журн. 1996, Т. 75, Вып. 9, С. 1382-1393.
- Корзун Л. П., Держинский Ф. Я.* Функциональный путь интерпретации морфологических данных как средство их всестороннего использования в зоологических исследованиях. / Е. Н. Курочкин, И. И. Рахимов, ред. Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды Международной конференции "Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии", Респ. Татарстан, 29 января - 3 февраля 2001 г. Казань: "Магариф". С. 96-117.
- Корзун Л. П., Трунов В. Л.* Трофическая адаптация птиц-носорогов в свете морфофункционального анализа челюстного аппарата (*Vicerotidae*) // Сб. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Книга 1. Части 1-2. Москва-Ханой, 1997, С. 114-134.
- Пойя А.* Математика и правдоподобные рассуждения. М.: "Наука", 1975.
- Соколов В. Е., Суханов В. Б.* Задачи и программа раздела "Морфология" в монографиях серии "Виды фауны СССР и сопредельных стран" // Сов. нац. прогр. "Человек и биосфера". Матер. VII-VIII заседаний раб. группы по проекту 1978, № 86 (18) "Вид и его продуктивность в ареале". - Вильнюс. С. 20-23.
- Татаринов Л. П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. - М.: Наука, 1976.

- Шилов И. А. Экология. - М.: Высшая школа, 1997.
- Юдин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики // Сб. Памяти акад. П. П. Сушкина. - М. -Л.: Изд-во АН СССР. 1950, С. 133-208.
- Юдин К. А. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоол. жури. 1957, Т. 36, N 1. С. 113-121.
- Юдин К. А. Кинетизм черепа чайковых и чистиковых // Труды Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Наука. 1958, Т. 25. - С. 164-182.
- Юдин К. А. О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц // Труды Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Наука. 1961, Т. 29. - С. 257-302.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. - Фауна СССР, Птицы. - М. -Л.: Наука, т. II, вып. I, ч. I (Нов. сер., N 91), 1965.
- Юдин К. А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Труды Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Наука. 1970а, Т. 47. - С. 32-66.
- Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц // Зоол. жури. 1970б, Т. 49, № 4. - С. 588-600.
- Юдин К. А. О понятии "признак" и уровнях развития систематики животных // Труды Зоол. ин-та АН СССР. - Л.: Наука. 1974, Т. 53. - С. 5-29.
- Юдин К. А. Морфологические системы класса птиц и возможности их дальнейшего усовершенствования // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 1983, Т. 116. - С. 3-11.
- Bock W. J. Kinetics of the avian skull // J. Morph. 1964, Vol. 114, 1, P. 1-41.
- Cracraft J. The relationships of the higher taxa of birds: Problems in phylogenetic reasoning // Condor. 1972, Vol. 74, 4, P. 379-392.
- Croxall J. P. Adelie penguin (*Pygoscelis adeliae*) // Biologist. 1985, Vol. 32, '3, P. 165-170.
- Croxall J. P., Davis R. W., O'Connell M. J. Diving patterns in relation to diet of gentoo and macaroni penguins at South Georgia // Condor. 1988. Vol. 90, P. 157-167.
- Croxall J. P., Prince P. A., Baird A. and Ward P. The diet of the southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Beauchene Island, Falkland Islands // J. Zool., Lond. (A). 1985, Vol. 206, P. 485-496.
- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection. - London, 1859 [Дарвин Ч. Происхождение видов // Собр. соч. в 9 т. - М.: Изд-во АН СССР, 1939].
- Korzun L.P., Erard, C., Case, J.P., Dzerzhinsky F.J. Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing // Ostrich. 2003, Vol. 74, '1&2, P. 48-57.
- Kripp D. v. Der Oberschnabelmechanismus der Vögel (Nach dem Methoden der graphischen Statik bearbeitet) // Morph. Jahrb. 1933, Bd. 71, S. 469-544.
- Mayr E. Principles of systematic zoology/Me Graw-Hill Book Company, [Майр Э. Принципы зоологической систематики. - М.: Мир, 1971. - С. 454] 1969.

- Pycraft W. P.* 1900. On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae) // *Trans. Zool. Soc. London*. 1900, Vol. 15, ' 5, 6, P. 149-290.
- Sibley C. G., Ahlquist J. E.* Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. New Haven & London: Yale University Press, 1990.
- Zusi R. L.* An interpretation of skull structure in penguins // *Biology of penguins* / Ed. B. Stonehouse, Macmillan Press. 1974, P. 59-84.
- Zusi R. L.* A functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds. Washington: Smithsonian Contrib. to Zool. 1984, Vol. 395.