

# **ПРИРОДА**

№ 2, 2001 г.

Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я.

## **Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу**

(с) “Природа”

*Использование или распространение этого материала  
в коммерческих целях  
возможно лишь с разрешения редакции*



Образовательный сетевой выпуск  
**VIVOS VOCO! - ЗОВУ ЖИВЫХ!**

<http://vivovoco.nns.ru>

<http://vivovoco.rsl.ru>

<http://www.ibmh.msk.su/vivovoco>

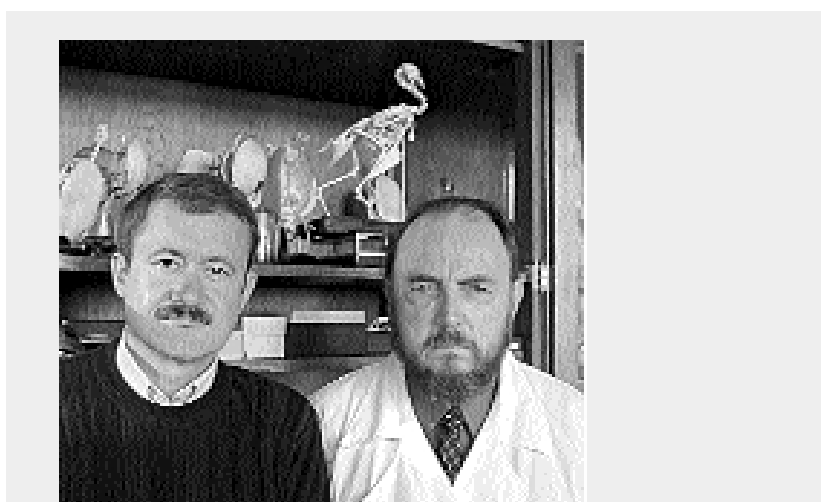
# Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу?

Л.П. Корзун, Ф.Я. Дзержинский

**Е**ще в недавнем прошлом тропические леса у европейцев ассоциировались с враждебной человеку растительностью, а также самыми разнообразными и почему-то прежде всего опасными животными. Теперь же эти хрупкие и ранимые экосистемы воспринимаются как богатейшие на Земле кладовые биологического разнообразия, над которыми нависла реальная опасность необратимого уничтожения. Каждого любителя природы, побывавшего в джунглях, мучает мысль о том, насколько потускнеет лик нашей планеты, если исчезнут тысячи неповторимых существ, созданных эволюцией за миллионы лет. Одни из них оказались на грани существования, другие — уже исчезли, даже не успев попасть в поле зрения зоолога.

Несомненно, для спасения тропических лесов необходимы глубокие экологические знания, в том числе представления о том уникальном месте, которое в сложной системе взаимосвязей занимает каждый лесной вид. Но в тропическом лесу собирать такие сведения крайне сложно. И не только потому, что там трудно работать. Даже застраховавшись различными средствами от подстерегающих болезней и смирившись с изнуряющим климатом, ученый должен проявить ог-

© Л.П. Корзун, Ф.Я. Дзержинский



**Леонид Петрович Корзун (слева)**, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Область научных интересов — функциональная морфология, орнитология, экология.

**Феликс Янович Дзержинский**, доктор биологических наук, профессор той же кафедры. Специалист в области зоологии позвоночных, биомеханики, сравнительной анатомии.

ромную настойчивость и недюжинную изобретательность, чтобы собрать хотя бы скромную информацию об интересующих животных. Мало того что многие из них редки, большинство видов обитают высоко над землей, в верхних ярусах густого полога леса. Поэтому наблюдения за

некоторыми животными в естественных условиях, как правило, случайны и отрывочны. К тому же человек настолько быстро сводит первичные леса, что нередко ученые просто не успевают как следует изучить биологию обитающих там видов.

Среди тропических позвоноч-



*Мадагаскарский тропический лес.*

*Фото Л.П. Корзуна*

ных животных традиционно большим вниманием у натуралистов пользуются птицы. Это происходит не только потому, что они отличаются многообразием и эстетической привлекательностью, но и благодаря той ответственной и во многом уникальной роли эффективных разносчиков семян растений, которую птицы сыграли в истории становления древних тропических лесов и продолжают играть сейчас. Эта их роль

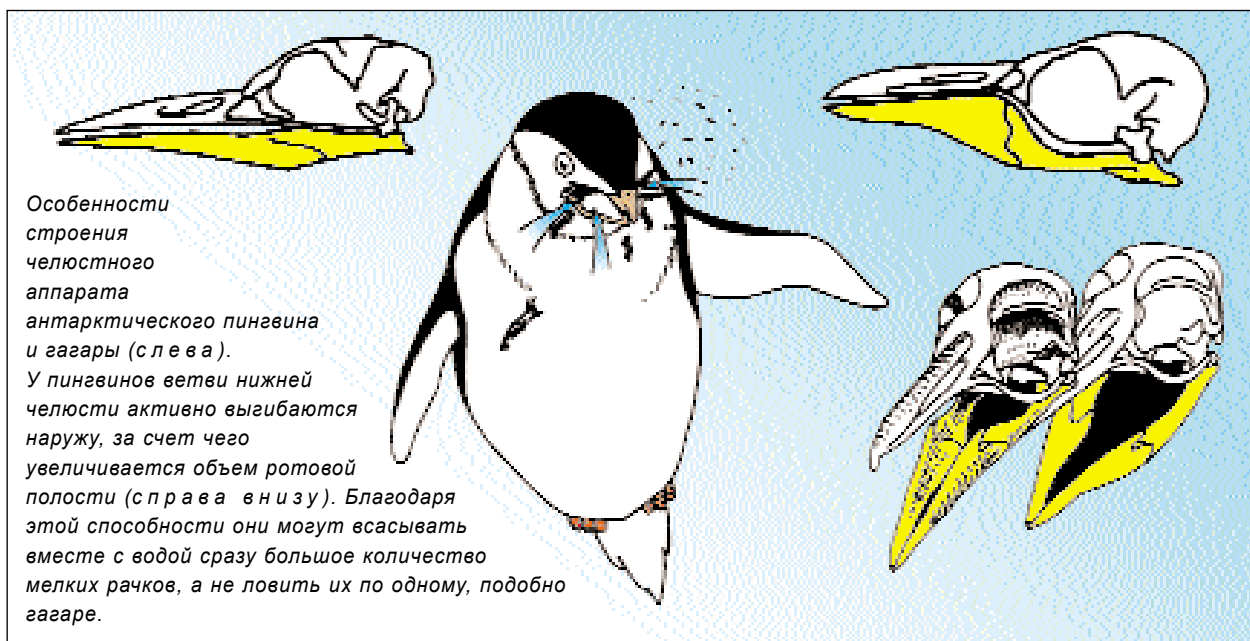
важна как для поддержания сложной мозаичной структуры растительности, так и для естественного лесовосстановления.

### Помощь пришла со стороны

В современной удручающей ситуации, когда «цейтнот» сочетается с проблемами, сопровождающими организацию и прове-

дение полевых исследований, приходится наряду с традиционными искать и новые подходы к изучению биологии видов, обитающих в труднодоступных районах. И такие подходы существуют, но они оставались невостребованными, поскольку сформировались, казалось бы, в стороне от тех проблем, которые должен решать современный исследователь тропической орнитофауны.

Теория Дарвина открыла перед натуралистами будоражащую воображение перспективу познания эволюционной истории становления современных видов. Хотя с тех пор прошло чуть менее полутора столетий, белые пятна непознанного все еще остаются обширными. В первую очередь это относится к истории птиц. До сих пор страдает досадной фрагментарностью палеонтологическая летопись этой группы, поскольку хрупкий скелет птиц оказался чрезвычайно неустойчив к разрушительному действию времени. Но в практике решения задач, связанных с реконструкцией эволюционной истории животных (филогенеза), оформился так называемый комплексный эколого-морфологический метод. Исключительно много для его развития сделал применительно к птицам наш соотечественник К.А. Юдин [1]. Главная идея, определяющая практическое применение метода, заключается в том, что конструкция костно-мышечных узлов (например, конечностей или челюстного аппарата) как результат длительной эволюции до сих пор отражает содержание ее последовательных отрезков, на каждом из которых организм был адаптирован к соответствующим требованиям среды. И строение челюстного аппарата ныне живущих птиц может рассматриваться как некий протокол, результат наложения этих последовательных адаптаций с их конкретными морфофункциональными чертами. При этом более древние уже утратили свою актуальность и сохранились в виде морфологических следов, вошед-



*Особенности строения челюстного аппарата антарктического пингвина и гагары (слева). У пингвинов ветви нижней челюсти активно выгибаются наружу, за счет чего увеличивается объем ротовой полости (справа внизу). Благодаря этой способности они могут всасывать вместе с водой сразу большое количество мелких рачков, а не ловить их по одному, подобно гагаре.*

ших в состав характерного для данного таксона общего плана строения.

Как же, опираясь на эту теоретическую посылку, должен работать орнитолог, пытающийся воссоздать путь адаптивной эволюции той или иной группы? Например, стремясь расшифровать историю становления пищевой адаптации (важнейшего аспекта эволюции), он должен начать с выявления ее принципиальных особенностей у современных представителей. Для этого необходимо, препарировав голову зафиксированной в спирту или формалине птицы, тщательно проанализировать строение челюстного аппарата, отвечающего за специфический, свойственный только данному виду или группе близких видов способ захватывания корма и его первичной обработки в клюве перед проглатыванием. При этом обнаруживаются конкретные функциональные связи, а также соответствующая им согласованность форм отдельных деталей и особенностей биомеханического узла, которые и превращают его в конструкцию, обладающую определенными механическими свойствами.

Полевые наблюдения, если они возможны, позволяют уточ-

нить, как эти обнаруженные за рабочим столом свойства проявляются в жизни животного, обеспечивая присущий только данному виду характер взаимодействия с внешней средой (в нашем примере — специфическую пищевую адаптацию). В реальной работе неизбежно возникают различного рода трудности. То обнаруженные функциональные возможности челюстного аппарата плохо сочетаются с наблюдаемым в природе способом питания животного, то какие-то характерные особенности никак не находят себе места в рабочих гипотезах о сущности специфики пищевой адаптации изучаемой группы. Выходит, что материал неуступчив и сопротивляется принятию первой попавшейся, поверхностной версии. Счастливая догадка, которая хорошо согласуется со всем тем, что известно о данном виде из конкретных наблюдений, рождается на мучительном пути преодоления внутренних противоречий в перебираемых гипотезах и ведет к прежде ускользавшему пониманию сущности адаптации этого вида.

Сопоставление нескольких близких групп птиц (изученных аналогичным образом) позволя-

ет наряду с видоспецифичными особенностями выделить общие для них конструктивные черты, функциональность которых порой не удастся интерпретировать, опираясь лишь на знание современной адаптации. Эти интригующие детали, возможно, представляют собой остатки той древней конструкции, благодаря которой предковым формам удалось войти в специфическую пищевую нишу и дать веер новых видов. Многие из них приобрели на базе исходной конструкции новые принципиальные морфофункциональные особенности и покинули материнскую нишу, заняв новое место в экосистемах, в том числе современных. Реконструировав из этих деталей целостную структуру предкового челюстного аппарата, решавшего вполне определенные задачи, начинаешь понимать, каким был этот таинственный предок, кто из ныне живущих видов и групп наиболее полно сохранил его черты и в каких условиях сложились специфические адаптации, обеспечившие ему эволюционный успех.

Таким образом, изучая челюстной аппарат птиц, мы как бы через маленькую замочную скважину заглядываем в прошлое,

чтобы подсмотреть там отрывки эволюционного сценария, связанного с важными сторонами жизни древних экосистем, в том числе утраченных ныне.

## Морфолого-экологическая специфика видов

Это понятие включает в себя не только представление о современных адаптациях видов, обеспечивших им особое место в системе взаимоотношений в рамках современных экосистем (в случае с пищевыми адаптациями — более эффективное, чем у других видов, использование конкретных пищевых ресурсов). Оно содержит также историческую составляющую, которая неповторима для каждого вида или естественной группы в силу уникальности пройденного ими пути. Поэтому у видов, занимающих схожие трофические ниши и соответственно внешне сходных, детальный морфофункциональный анализ неизбежно выявит в наслоениях следов древних адаптаций признаки, отражающие различие конкретных эволюционных путей.

Чтобы все сказанное не показалось читателю слишком умозрительным или банальным, покажем результаты обсуждаемого подхода на примерах. Первый из них, хотя и не связан с жизнью тропического леса, весьма поучителен.

Всем известно, что пингины, великолепные пловцы, ловят свою добычу под водой. Некоторые виды питаются рыбой, а многие — мелкими рачками, образующими сравнительно плотные скопления планктона — криль. Казалось бы, во время кормежки все должно происходить очень просто: птица ныряет в облако криля и поштучно хватает рачков клювом. Так до сих пор и полагают многие орнитологи, но эта простота иллюзорна. Сравним, например, строение черепа пингина и гагары. Клюв

гагары действительно служит ей в качестве тонкого пинцета, позволяющего ловить под водой добычу. Но если пингины в этом похожи на гагар, то зачем им столь широкая по вертикали нижняя челюсть? Насколько нам известно, у других ныряющих птиц есть ноздри, а у пингинов они заросли. Это — очень значимые, но «лежащие на поверхности» особенности, наряду с которыми есть еще целый ряд «причуд», способных вызвать удивление специалиста. Впрочем, перечислив большинство из них в своей статье, Р.Л.Зуси в конце отметил, что функциональное значение этих деталей неизвестно [2]. Вскоре мы предложили гипотезу, объясняющую специфику строения черепа пингинов [3]. Дело в том, что при схватывании под водой мелкого рачка относительно широким клювом быстро смыкаемые челюсти должны изгонять находящуюся между ними воду, которая может вынести добычу за пределы клюва. С той же проблемой сталкиваются и рыбы. Но у них есть жаберные крышки, которые, резко оттопыриваясь в стороны в момент схватывания (одновременно с расширением ротовой полости), действуют подобно насосу, втягивающему мелкий объект. Оказалось, что благодаря всем принципиальным специфическим морфофункциональным особенностям челюстной аппарат пингинов также действует как своего рода насос, а резкое расширение ротовой полости происходит за счет энергичного разведения ветвей нижней челюсти в стороны. Ясно, что чем шире они по высоте, тем больший объем засасывается, тем эффективнее функционирует насос. Если бы у пингинов сохранились ноздри, то через них хлынул бы поток воды, который ослабил бы засасывающую силу полезной струи. Попавшие вместе с ней в ротовую полость рачки задерживаются в высоких ороговевших зубчиках, покрывающих поверхность языка и спускающихся им навстречу с неба. Ветви нижней челюсти возвращают-

ся на место, изгоняя воду из ротовой полости, а захваченная порция рачков проглатывается. Так стало очевидным, что пингины способны к массовому сбору добычи, а не ловят, подобно гагарам, рачков по одному. В этом и заключается истинная простота реального положения дел.

К сожалению, морфология в наше время обычно рассматривается как весьма архаичная и немодная наука, возможности и задачи которой в значительной мере уже исчерпаны. Пренебрегающие ею орнитологи, желая разобраться, чем и как питаются пингины, используют в своих дальних экспедициях совершенное и дорогостоящее оборудование, но не пытаются использовать подсказки, которые может дать строение тела этих птиц. И хотя Дж.П.Крукселл отвергает возможность массовой ловли пингинами планктонных рачков, материалы его экспедиции, на наш взгляд, говорят о другом [4]. Так, например, по данным экспедиции, за одно погружение продолжительностью до 2 мин золотохохлый пингвин (*Eudyptes chrysolophus*) успевает поймать в среднем 150 мелких рачков (эуфаузиид *Thisanoessa macrura* и амфипод *Themisto gaudichaudii* длиной 20 мм и массой 0.1 г). Похоже, что гипотеза, родившаяся за рабочим столом морфолога, способна по крайней мере внести коррективы в интерпретацию полевых наблюдений.

## В поисках истины

Ситуация с пингинами напоминает ту, в которой оказываются орнитологи, изучающие птиц в тропическом лесу. Представьте себе сравнительно редкую птицу, живущую высоко в кронах и, следовательно, малодоступную для прямых наблюдений. Допустим, орнитологу удалось добыть один или два экземпляра. В желудке он обнаружил либо членистоногих, либо плоды, либо и то и другое. Надежды на долговремен-

ные систематические наблюдения практически нет. Какие прикажете делать заключения о пищевой специализации вида? А ведь это очень интересный вопрос, поскольку пищевые привязанности — основа для важнейших связей в экосистемах. Неужели продолжать отстреливать и отлавливать все новые и новые экземпляры, надеясь «набрать статистику», позволяющую прийти к надежным выводам? Но в наше время это слишком жестоко и расточительно. Да и, как показывает практика, специалисты, изучающие один и тот же вид в разных частях его ареала, чаще всего получают такой разброс данных, что не могут договориться о том, какой же все-таки рацион для него специфичен.

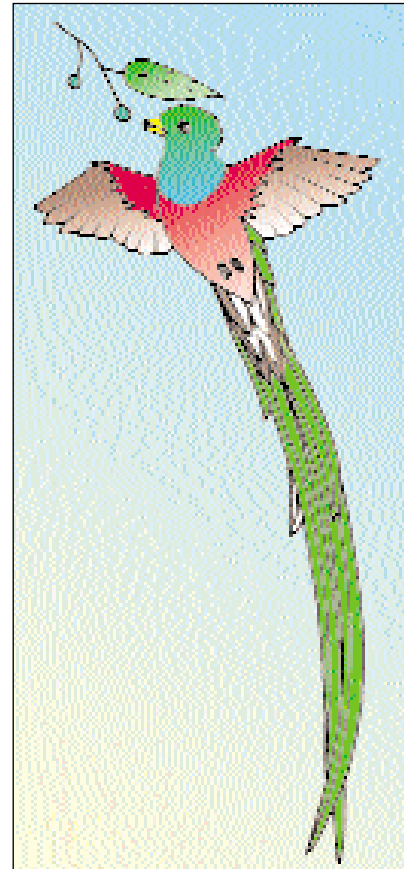
Или другая ситуация. Комфортабельно устроившись под плодоносящим деревом, вы получаете возможность с утра до ночи наблюдать кормящихся на нем птиц. Если плоды лишены надежных защитных оболочек и относительно невелики, вы с удивлением обнаружите, что ими питаются птицы даже тех видов, от которых едва ли можно было этого ожидать. Сделать в такой ситуации вывод о том, кто в столь широком наборе видов специализированный фруктояд, а кто оказался на дереве по случаю, крайне трудно. Безусловно, терпеливый, настойчивый сбор всех возможных данных путем прямых наблюдений, а также анализа содержимого желудков со временем позволяет сделать интересные и важные выводы. Но, как мы уже говорили, времени для этого порой мало. И вот тут свою весомую лепту в познание пищевой специализации может внести функциональный морфолог. Заполучив хотя бы один экземпляр интересующего вида, он в лабораторных условиях тщательно и детально изучает строение челюстного аппарата (скелета головы и очень сложно устроенных челюстных мышц). Затем, опираясь на разработанные представления о принципиальных свойствах этого биомеха-

нического узла у птиц и на существующие подходы к его функциональному анализу с использованием приемов графической статистики [5], исследователь в каждом частном случае выдвигает и разрабатывает одну или несколько версий о механических свойствах конкретной конструкции челюстного аппарата. На основе версий он формулирует представления о наиболее вероятных вариантах специфической для данного вида пищевой адаптации. При этом морфолог, в отличие от полевого зоолога, практически не ограничен во времени для непосредственного изучения объекта. Перебирая различные графические модели, он имеет возможность проводить с ними своего рода эксперименты, которые в конечном итоге позволяют остановиться на гипотезе, которая хорошо согласуется со всеми известными результатами наблюдений.

Например, на Мадагаскаре живут редкие птицы, близкие родственники наших сизоворонок — земляные ракши (*Brachypteraciidae*), биология которых изучена до сих пор очень поверхностно, а о пищевой адаптации не известно почти ничего. Местообитания этих птиц стремительно уничтожаются, что еще больше усугубляет проблему организации наблюдений за ними в естественной обстановке. В нашем распоряжении оказался всего один экземпляр длиннохвостой земляной ракши (вид той же группы). По строению челюстного аппарата она во многом сходна с другими представителями широко распространенного отряда ракшеобразных (в него входят и щурки, и птицы носороги, и удоы и т.д.). Однако нам удалось обнаружить у нашего испытуемого механизмы, осуществляющие дозированную амортизацию при ударах по твердому субстрату (как у дятлов) и свидетельствующие о способности этих птиц к эффективному долблению. Желудок нашего экземпляра был заполнен термитами. Полученные сведения позволяют

нам с большой долей уверенности считать, что способность раздалбливать термитники открыла этой земляной ракше доступ к богатому источнику корма, редко потребляемому на Мадагаскаре другими животными. Такое предположение дало возможность сделать выводы о пищевой адаптации длиннохвостой земляной ракши, которая до сих пор остается уникальной. И теперь, увидев попытки птицы добраться до термитов, можно не сомневаться, что перед нами не случайный эпизод, а проявление способности, выработанных длиннохвостой земляной ракшей на протяжении своей долгой эволюционной истории. Таким образом, наличие определенного типа термитников — одно из важнейших условий сохранения данного редкого вида.

Важную роль морфолога в решении еще одного круга проблем можно проиллюстрировать на примере трогонов (*Trogoniformes*), населяющих тропические леса Америки, Азии и Африки. Среди этих ярко окрашенных птиц наиболее известны потрясающие своей красотой южноамериканские кезалы — священные птицы ацтеков. Отряд трогонов явно распадается на две группы — трогонов Нового Света и Старого Света. Представители первой группы — как правило, фруктоядные виды, некоторые из них даже специализированные (тот же кезал). Африканские же трогоны питаются относительно малоподвижными насекомыми и за сбором плодов вообще замечены не были. Азиатские виды потребляют корма обоих типов. Наблюдать за столь яркими относительно малоподвижными птицами даже в тропическом лесу сравнительно несложно. Всех без исключения трогонов отличает общая манера сбора корма: они высматривают его, сидя неподвижно на ветвях среднего или нижнего яруса, а затем схватывают с полета, будь то плод или насекомое. Казалось бы, в таком случае и без привлечения морфофункцио-



*Ярко окрашенный самец южноамериканского квезала. Как и все трогоны, эти любители полакомиться спелыми плодами сначала высматривают их, сидя на ветвях среднего яруса, а затем срывают с полета.*

*Фото из «Wildlife». 1990. V. 8. № 8.*

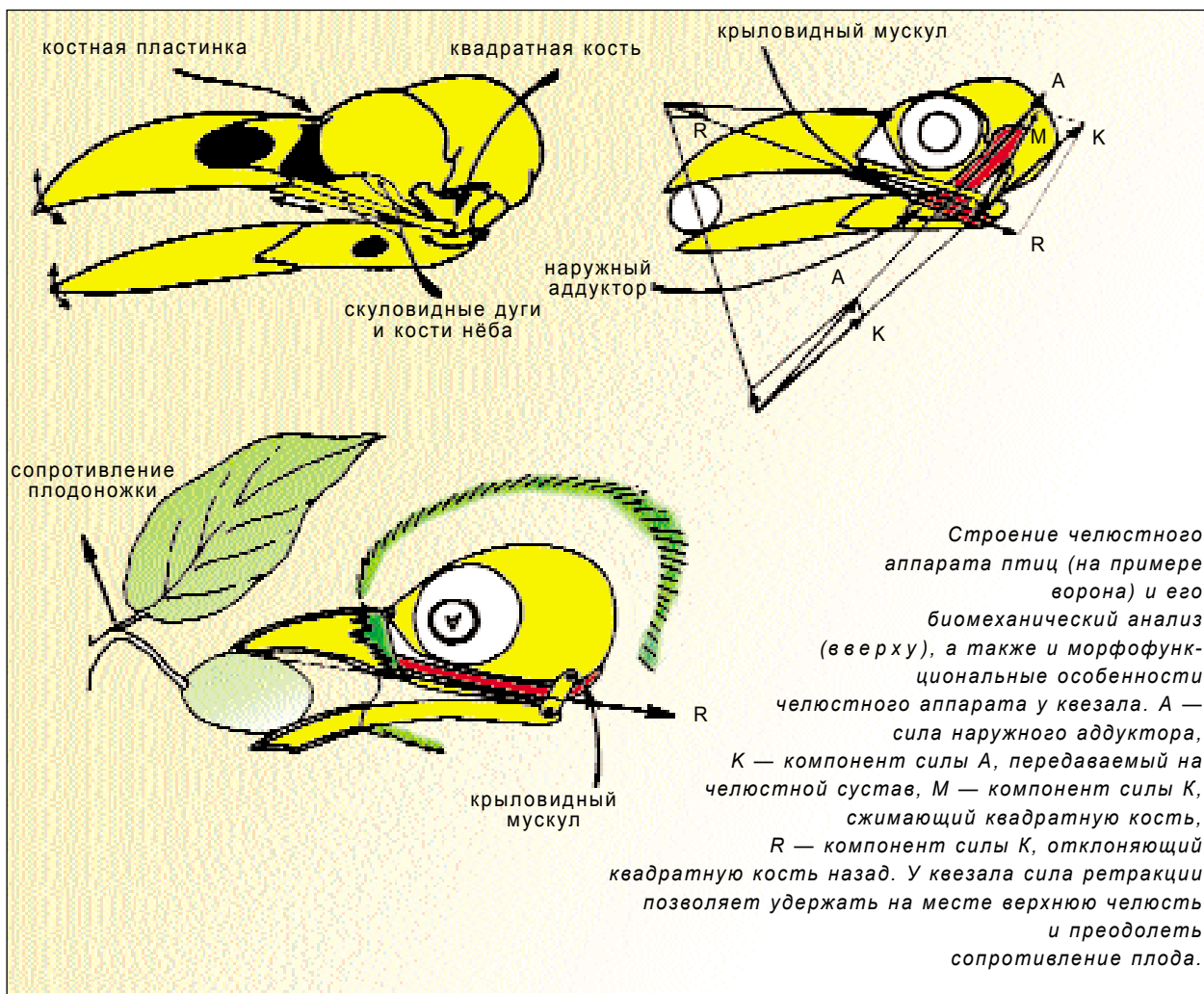
нального анализа вполне можно разобраться с пищевой адаптацией отдельных видов. Но как ответить на неизбежный вопрос: какой была предковая, т. е. исходная, ключевая для всей группы адаптация? При решении проблемы ответственная роль, на наш взгляд, опять-таки принадлежит морфологу.

Оказалось, что на морфологическом уровне отряд трогонов весьма однороден, а морфофункциональный анализ челюстного аппарата показал, что его принципиальные свойства соот-

ветствуют именно адаптации к питанию довольно крупными прикрепленными плодами. Обсудим одну из наиболее выразительных особенностей, связанных с этой адаптацией.

Изучение птиц, питающихся прикрепленным растительным кормом (который нужно отрывать), показало, что освоение такой пищевой ниши требует от птицы способности удерживать на месте, как это ни покажется странным, верхнюю челюсть. Чтобы понять, что имеется в виду, разберем некоторые принци-

пиальные особенности строения челюстного аппарата птиц. Верхняя челюсть (или надклювье) у них соединена с черепной коробкой в области переносицы тонкой и гибкой костной пластинкой. Поэтому надклювье, как и нижняя челюсть, способно поворачиваться вверх и вниз относительно черепной коробки (кинетичный череп). Небные кости и скуловые дуги, продолжающие нижнюю сторону надклювья, при его поворотах перемещаются продольно. Позади они, как и подклювье, связаны с нижними



концами квадратных костей, которые подвижно подвешены к черепу верхними концами и отвечают на перемещения качательными движениями.

При сжимании добычи надклювье активно опускается навстречу нижней челюсти, для чего аддукторные мышцы должны тянуть небную кость продольной, или ретракционной, силой ( $R$ ) назад. Эти мышцы представлены двумя основными группами. В группе дорсальных аддукторов доминирует расположенный наклонно позади глаза наружный аддуктор, сила которого ( $A$ ) в типичных случаях тянет нижнюю челюсть вверх, прижимая к добыче, и одновременно назад, на первый взгляд безо всякого полезного эффекта. В действительности же при этом и создается необходи-

мая для сжимания добычи ретракционная сила, которую единственный вентральный аддуктор — горизонтально натянутый крыловидный мускул — передает через костное нёбо с нижней челюсти на верхнюю.

Сопротивление плодоножки плода или черешка листа требует от клюва добавочной продольной силы, а при ее отсутствии вычитается из силы  $R$ , уменьшая ее. Когда птица отрывает плод на ее надклювье действует сила, противоположная силе  $R$ . Естественно, это влечет за собой ослабление хватки, и объект попросту выскальзывает из клюва. Для нижней челюсти такие силы не опасны. У растительноядных птиц мы обнаружили немало способов, позволяющих противостоять пассивному отклонению над-

клювья. Трогоны решили эту проблему самым радикальным и эффективным образом. Их крыловидный мускул, в отличие от типичного варианта, крепится не на нижней челюсти, а на основании черепной коробки и поэтому создает силу  $R$  вне зависимости от величины и наклона силы дорсальных аддукторов.

Спрашивается, как могли возникнуть такие принципиальные особенности, если бы предковой (ключевой) была адаптация к питанию сидящими на ветвях насекомыми, сбор которых даже с подлета не требует дополнительных усилий, а значит — и таких глубоких перестроек челюстного аппарата? Решив в ходе эволюции комплекс проблем, связанных с питанием прикрепленными плодами, трогоны, есте-



ственно, сохранили способность склеивать с подлета и насекомых, что с биомеханической точки зрения — более простая задача, решаемая даже неспециализированным челюстным аппаратом. Но почему многие тргоны изменили своей главной предковой пищевой нише? Известно, что от тропических лесов Америки к лесам Азии и далее — к Африке обилие плодов неуклонно уменьшается. Вероятно, наступившее в сравнительно недавние времена обеднение флоры (особенно африканской), в частности, за счет сокращения числа представителей лавровых и пальм — главных обладателей высокопитательных плодов — привело к исчезновению специализированных фруктоядов или к их пищевой переориентации. Возможно, какие-то процессы, связанные с историей тропического леса, привели к похожим результатам и в Азии. По нашим представлениям, пищевая ниша тргонов сформировалась в древних лесах, более напоминавших современные влажные леса Южной Америки, где и сегодня их адаптация к питанию плодами проявляет себя наиболее полно и выразительно. В Африке среда обитания настолько не соответствует узкой ключевой адаптации тргонов, что их впору рассматривать как угасающую группу.

\* \* \*

К настоящему времени удалось раскрыть немало подобных загадок. Хочется надеяться, что открывшиеся перспективы покажутся зоологам достаточно при-

влекательными. И тогда морфолог устремится в поле, чтобы в естественной обстановке увидеть то, что ему открылось за рабочим столом. А для полевого зоолога станет нормой нетерпеливое предвкушение того момента, когда он сможет, поместив свой объект под бинокляр, отправиться в морфологическое путешествие, способное укрепить уверенность в надежности отрывочных полевых наблюдений и даже озарить исследователя новыми яркими догадками. Слияние разных подходов нам кажется естественным и очевидным, поскольку оба они нацелены на одно и то же — понять, как живут окружающие нас создания, изучению которых мы посвящаем свою жизнь. ■

**Работа выполнена при поддержке фонда «Университеты России» и Российского фонда фундаментальных исследований. Проект 99-04-48136.**

## Литература

1. Юдин К.А. // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 4. С. 588—600; *Он же* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1974. Т.53. С.5—29.
2. Zusi R.L. An interpretation of skull structure in penguins / Ed. B.Stonehouse. Baltimore, 1974. P.59—84.
3. Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П. К функциональной морфологии аппарата захватывания пищи у пингвинов // Адаптации пингвинов. М., 1977. С.5—54.
4. Croxall J.P. // Biologist. 1985.V.32. №3. P.165—170; Croxall J.P., Davis R.W., O'Connell M.J. // Condor. 1988. V.90. P.157—167.
5. Дзержинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972.