

МОРФОЛОГИЯ / MORPHOLOGY

МИОЛОГИЯ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ НАНДУ

И.А. Богданович

Отдел Эволюционной морфологии, Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев, 01601, Украина;
e-mail: bogdanovich55@gmail.com

Мускулатуре тазовой конечности бескилевых посвящено сравнительно небольшое число работ. Это особенно касается миологии тазовой конечности нанду (*Rhea americana*) в сравнении, например, с африканским страусом (*Struthio camelus*) (см. обзор Zinoviev, 2006). Из них заслуживает внимания работа А.М. Судиловской (1931). Однако в указанной публикации, во-первых, проведено сравнительное исследование представителей группы между собой, хотя более интересным для наших целей является сравнение с килегрудыми; во-вторых, использованные названия мышц (как и в других давних работах) не согласуются с современной терминологией (Зиновьев, 2010) и усложняют возможные сравнения. Между тем, именно невозможность полноценных сравнений результатов исследований, полученных разными авторами, представляется одной из причин неполного знания анатомии птиц (Homberger, 1980). Вполне целесообразным, таким образом, кажется проведение ревизий подобно тому, как это было сделано Дж.В. Бергом в отношении миологии тазовой конечности *Apteryx* (Berge, 1982) и А.В. Зиновьевым в отношении африканского страуса (Zinoviev, 2006). В-третьих, описательная часть упомянутой работы (Судиловская, 1931) сопровождается малоинформативными в целом рисунками. Также далеко не удовлетворяют ожиданий анатомические фотографии в недавней работе М. Пикассо (Picasso, 2010), посвящённой мускулатуре бедра и голени нанду. Между тем, значение иллюстративной (документальной) части для морфологических работ нельзя недооценивать (Duncker, 1989).

Материал и методы

Изучение мышечной системы аппарата наземной локомоции нанду проведено методом послойного препарирования двух тазовых конечностей с фотосъёмкой и последующей прорисовкой (под контролем препарата) деталей строения. Особенности топографии и строения мышц сравнивали с данными, полученными нами ранее для куриных как наиболее древних (за исключением Тинамуобразных) современных килегрудых. При анатомическом описании мы отметили наиболее общие черты подобия (или различия) в морфологии мышечных систем тазовой конечности. Цифровые обозначения мышц на рисунках 1–11 соответствуют их порядковым номерам в описании.

Результаты и обсуждение

1. *M. iliotibialis cranialis* (рис. 1: А, 5: Б) — наиболее краниальный из мышц бедра продольноволокнистый мускул, который начинается от дорсального гребня *ilium* и заканчивается сухожильно, формируя поверхностную, дорсо-медиальную часть *lig. patellae*. По топографии и строению подобен мускулу курообразных. Наряду с указанным подобием обращает на себя внимание заметно более мощное развитие мускула у нанду (у курообразных его брюшко уплощённое, лентовидное) и увеличенная краниально область начала (от краниальной границы *ilium* и последнего грудного позвонка) (Зиновьев, 2010¹).

2. *M. iliotibialis lateralis* (рис. 1: А, Б; отрезан проксимально и отведён книзу) — по-

¹ Здесь и далее в описательной части приводится ссылка на самый полный на сегодня сравнительно-анатомический обзор в монографии А.В. Зиновьева (2010).

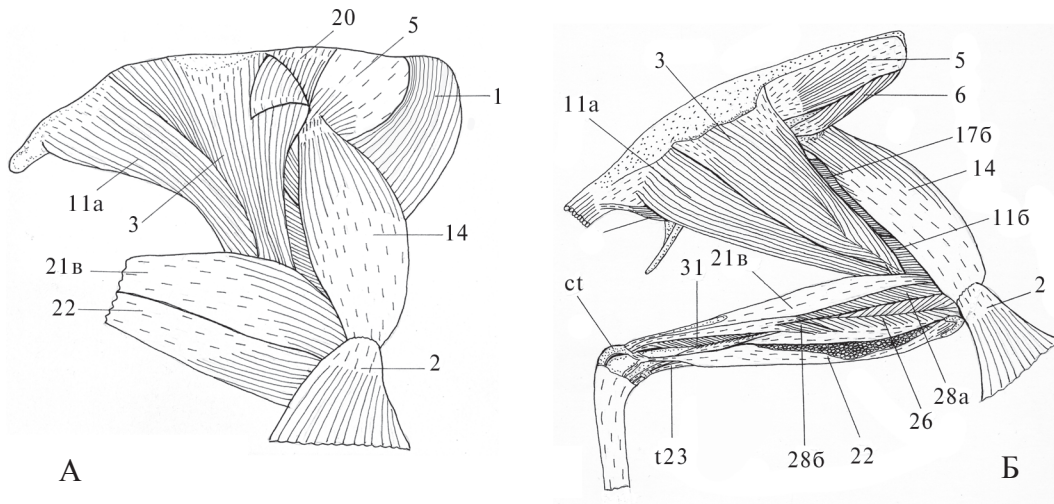


Рис. 1. Средне-глубокие мышцы латеральной поверхности бедра: А — *Rhea americana*, Б — *Bonasa umbellus* (Galliformes).

Fig. 1. Middle layer of muscles of thigh lateral surface: А — *Rhea americana*, Б — *Bonasa umbellus* (Galliformes).

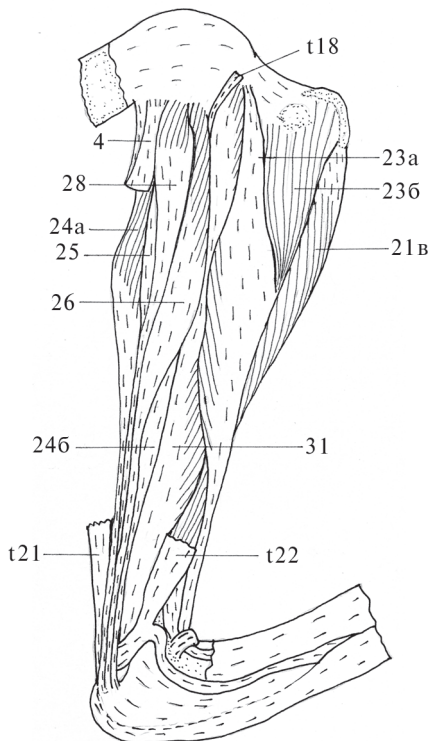


Рис. 2. Средне-глубокие мышцы латеральной поверхности голени *Rhea americana*.

Fig. 2. Middle layer of muscles of shank lateral surface of *Rhea americana*.

верхностный мускул треугольной формы. Волокна в дистальном направлении идут к латеральному апоневрозу (перистая структура), который, сужаясь, формирует латеральную часть *lig. patellae*, что в целом характерно для всех изученных птиц (Богданович,

1997; Зиновьев, 2010). Особенность мускула нанду — более узкая область начала.

3. *M. iliofibularis* (рис. 1: А, Б); частично отрезан проксимально и отведён (рис. 1: А) — также треугольной формы, более глубокий мускул, волокна которого начинаются от дорсо-латерального гребня *ilium*, конвергируют к внутреннему дистальному апоневрозу, который продолжается сухожилием. Последнее проходит через соединительнотканную петлю (4, рис. 2) и фиксируется на каудальной поверхности малой берцовой кости. Топография и архитектура мускула и расположение его петли сходны с таковыми курообразных.

5. *M. iliotrochantericus caudalis* (рис. 1: А, Б) — перистый мускул с краниальным латеральным апоневрозом, который начинается от *facies dorsalis* подвздошной кости и оканчивается плотным сухожилием на латеральной поверхности трохантера бедра. Типичен для всех изученных птиц.

6. *M. iliotrochantericus cranialis* (рис. 3: А, Б) — находится под предыдущим мускулом, подобен ему по форме и структуре, но существенно уступает ему по размеру. Оканчивается сухожилием несколько дистальнее каудального одноимённого мускула. Особенность этого мускула нанду — расширенная в дорсальном направлении область начала, которая у других изученных птиц ограничена латеральным краем (*margo lateralis*) подвздошной кости.

7. *M. iliotrochantericus medius* (рис. 3: А) — расположен каудальнее предыдущего

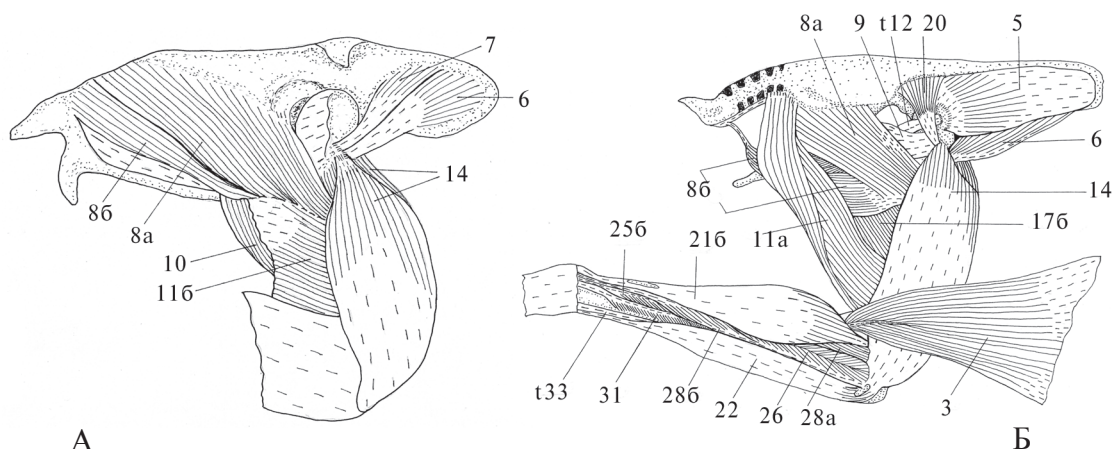


Рис. 3. Средне-глубокие и глубокие мышцы латеральной поверхности бедра: А — *Rhea americana*, Б — *Centrocercus urophasianus* (Galliformes).

Fig. 3. Middle and deep layers of muscles of thigh lateral surface: А — *Rhea americana*, Б — *Centrocercus urophasianus* (Galliformes).

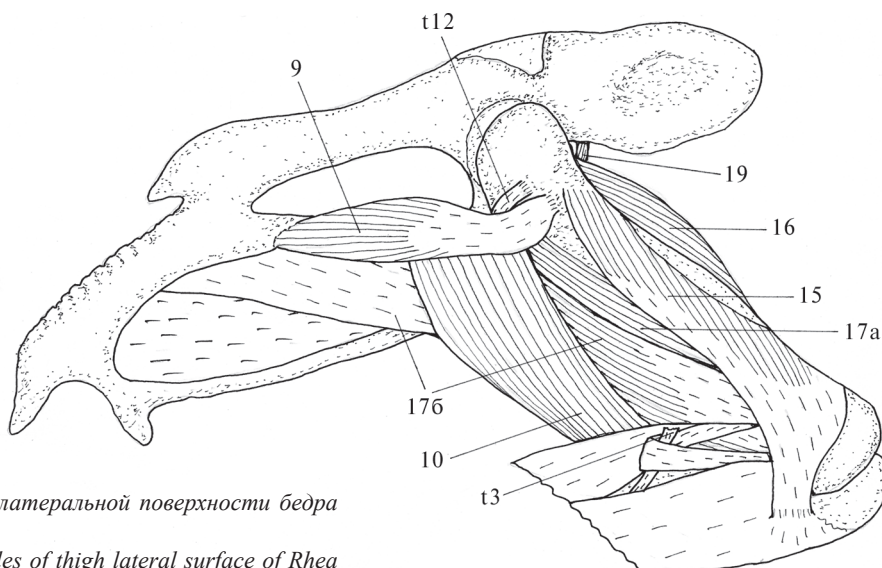


Рис. 4. Глубокие мышцы латеральной поверхности бедра *Rhea americana*.

Fig. 4. Deep layer of muscles of thigh lateral surface of *Rhea americana*.

го и оканчивается непосредственно проксимальнее. Начало от латеральной поверхности преацетабулярной части подвздошной кости достаточно типичное (Зиновьев, 2010). В отличие от своего гомолога, у изученных нами летающих птиц почти не уступает предыдущему мускулу в развитии, область его начала также расширена дорсально.

8. *M. caudoiliofemoralis* (рис. 3: А, Б) — как и у большинства килегрудых, состоит из двух порций: *pars iliofemoralis* (8a) и *pars caudofemoralis* (8b). Отличие мускула нанду — их слабо выраженная дифференцированность: в проксимальной половине это практически единый мускул, который лишь

дистальнее можно разграничить на две порции по направлению волокон. Общая и единственная особенность — отсутствие проксимальной фиксации на свободных хвостовых позвонках, хотя для нанду отмечалось начало от первого хвостового позвонка (Зиновьев, 2010).

9. *M. ischiofemoralis* (рис. 3: Б, 4) — начинается от латеральной поверхности седалищной кости и прилегающей части подвздошно-седалищной мембраны непосредственно мышечными волокнами, которые идут под углом к латеральному апоневрозу, формирующему дистальное сухожилие. Последнее прикрепляется на латеральной стороне бе-

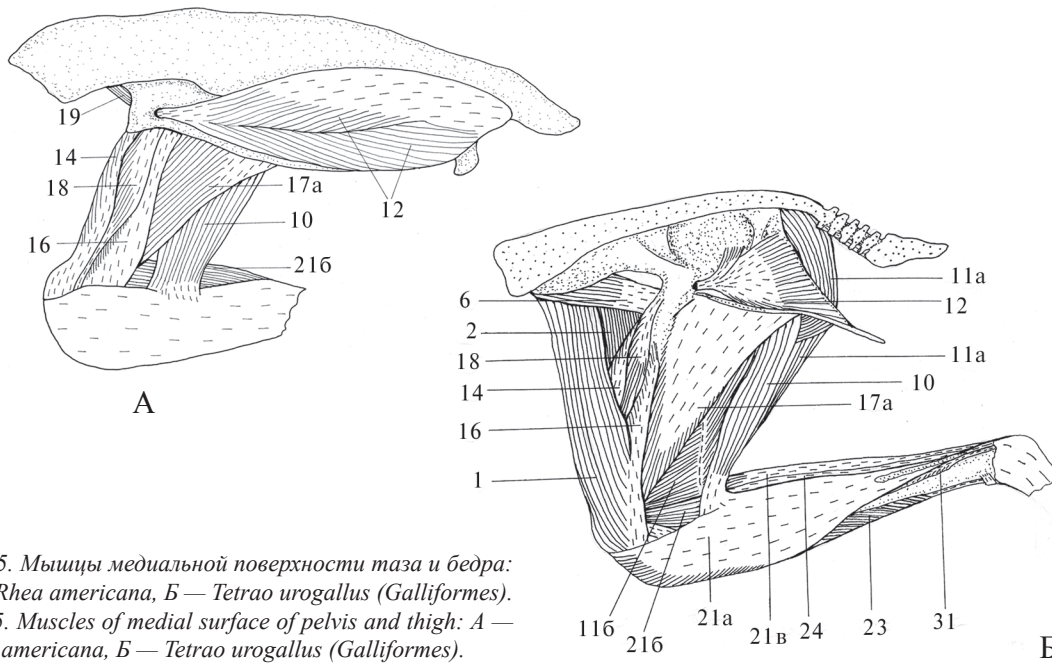


Рис. 5. Мышцы медиальной поверхности таза и бедра: А — *Rhea americana*, Б — *Tetrao urogallus* (Galliformes).
Fig. 5. Muscles of medial surface of pelvis and thigh: А — *Rhea americana*, Б — *Tetrao urogallus* (Galliformes).

дренной кости дистальнее трохантера. Топографически и структурно подобен мускулу курообразных и других исследованных птиц, хотя отмечалась его связь с *m. flexor cruris lateralis* (Зиновьев, 2010).

10. *M. flexor cruris medialis* (рис. 4, 5: А, Б) — продольноволокнистый лентовидный мускул, образующий каудальную границу заднебедренных мышц, начинается от вентрального края седалищной кости и оканчивается сравнительно коротким плоским сухожилием на медиальной поверхности *tibia* в основании краниального кнемияльного гребня. Часть волокон срастается с поверхностным апоневрозом, общим для промежуточной и медиальной порций *m. gastrocnemius*, что характерно для большинства птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

11. *M. flexor cruris lateralis* (рис. 1: А, 3: А, 5: Б) — подобно мускулу неогнатных птиц состоит из двух порций: тазовой (*pars pelvica*, 11a) и добавочной (*pars accessoria*, 116). Первая имеет сильно развитое продольноволокнистое мышечное брюшко, которое начинается от сросшихся хвостовых позвонков. Описание начала мускула у нанду несколько разнятся (Зиновьев, 2010). Нами отмечено начало части волокон также от латеральной поверхности седалищной кости. Специфика этого мускула у *Rhea* — каудализация его мышечного начала, которая ограничена у летающих птиц каудальным краем подвздошной

кости с небольшим начальным апоневрозом от передних свободных хвостовых позвонков (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010). Очевидно, это связано с увеличением амплитуды и скорости сгибательно-разгибательных движений в коленном и тазобедренном суставах. Движения бедра имели большое значение в локомоции динозавров (Chiappe, 1995; Jones et al., 2000) и сравнительно ограничены у современных летающих птиц (Cracraft, 1971; Сыч и др., 1985), что связано с изменением ориентации бедра. О значительном размахе указанных движений может свидетельствовать величина дорсальной суставной поверхности бедра, которая заметно длиннее в кранио-каудальном направлении, чем у изученных нами ранее летающих птиц (Богданович, 2008).

Наличие сухожильного шва между двумя порциями и сухожильной «оттяжки» от последнего к каудо-медиальной поверхности проксимальной части *tibia* объединяют нанду с летающими птицами.

12. *M. obturatorius medialis* (рис. 5: А, Б) — хорошо развитый мускул, волокна которого начинаются от всей медиальной поверхности *ischium*, плотного апоневроза, которым затянута *fenestra ischiopubica* лобковой кости. Как и у других птиц, форма мускула повторяет форму постацетабулярной части седалищной кости. Удлиненная форма мускула отличает нанду от курообразных, как и более

простая одноперистая его структура. Глубокая продольная складка лишь имитирует двухперистую структуру и, очевидно, является результатом дефицита места, хотя есть указание на наличие двух брюшек (Picasso, 2010). Выходя на латеральную поверхность таза, дистальное сухожилие прикрепляется типично — на латеральной поверхности трохантера бедра.

13. *M. obturatorius lateralis* — типичный маленький продольноволокнистый мускул, почти полностью прикрытый дистальным сухожилием предыдущего.

14. *M. femorotibialis medius* (рис. 1: А, Б; 3: А, Б) — мощный мускул кранио-латеральной поверхности бедра, который достаточно типично для всех птиц разделяется в проксимальном отделе на краниальную и латеральную головки дистальным сухожилием *m. iliotrochantericus cranialis*. Дистальные сухожилия этого и следующего мускулов формируют наиболее развитую часть сухожилия коленной чашечки. Топография и перистая структура мускула также сходны у нанду и изученных летающих птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

15. *M. femorotibialis externus* (рис. 4) — прикрыт латеральной головкой предыдущего мускула на соответствующей поверхности бедра. Особенность мускула нанду состоит в сравнительно большой длине, которая почти равна таковой латеральной головки *m. femorotibialis medius*.

16. *M. femorotibialis internus* (рис. 5: А, Б) — мускул медио-каудальной поверхности бедра, соединительнотканый в проксимальной и собственно мышечный в дистальной части. Это отличает нанду от курообразных, у которых соответствующие части дифференцированы в отдельные головки (Богданович, 1997).

В целом комплекс *m. femorotibiales* у нандуобразных менее дифференцирован в сравнении с таковым курообразных (Зиновьев, 2010).

17. *M. puboischiofemoralis* (рис. 3: Б, 4, 5: А, Б) — как и у всех изученных летающих птиц, состоит из двух порций: *pars medialis* (17а) и *pars lateralis* (17б). Первая начинается вполне типично от линии сращения седалищной и лобковой костей и оканчивается на каудальной поверхности дистальной половины бедренной кости. Вторая у нанду начинается обширным апоневрозом от вентрального края

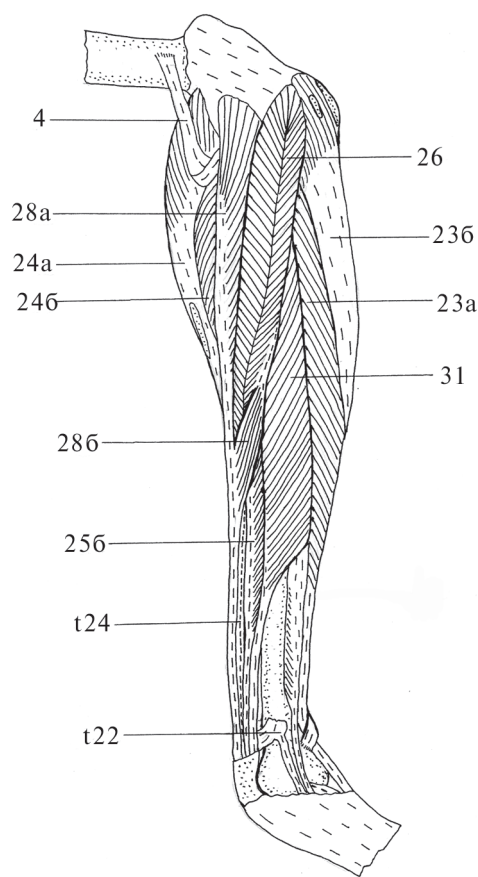


Рис. 6. Мышцы латеральной поверхности голени *Phasianus colchicus* (Galliformes).

Fig. 6. Muscles of shank lateral surface of *Phasianus colchicus* (Galliformes).

седалищной кости части *membr. ischiopubica* (Зиновьев, 2010). От мускула курообразных отличается тем, что она значительно длиннее медиальной в соответствии с формой таза, удлинённого в постацетабулярной части.

18. *M. ambiens* (рис. 5: А, Б) — не имеет отличий от мускула летающих птиц, начинаясь от латеральной поверхности *pr. pectinealis* и оканчиваясь дистальным сухожилием, которое срастается с проксимальным апоневрозом, общим для *mm. perforati dig. II, III, IV*, предварительно проходя сквозь сухожилие коленной чашечки (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

19. *M. iliofemoralis internus* (рис. 5: А) — маленький мускул, следующий от вентрального края подвздошной кости к каудо-медиальной поверхности бедренной кости, прикрепляясь в основании её шейки. Типичен (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

20. *M. iliofemoralis externus* (рис. 1: А, 3: Б) — уплощённый мускул треугольной формы,

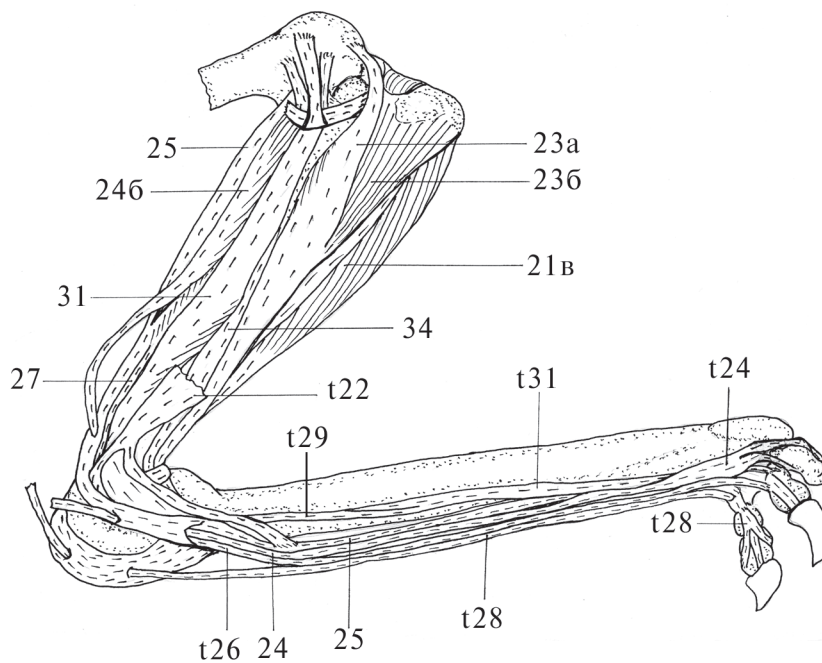


Рис. 7. Мышцы кранио-латеральной поверхности голени *Rhea americana*.
Fig. 7. Muscles of shank cranio-lateral surface of *Rhea americana*.

начинается от краниальной части дорсального гребня *ilium* и оканчивается широким сухожилием в основании трохантера бедра, не имея у нанду каких-либо специфических особенностей.

21. *M. gastrocnemius* (рис. 1: А, Б, 2, 5: А, Б) — типичным образом имеет три порции: *pars medialis* (21a), *pars intermedia* (21б) и *pars lateralis* (21в). Медиальная порция начинается от сухожилия коленной чашечки и, дистальнее, от краниального кнемияльного гребня большой берцовой кости; промежуточная — от медиальной части подколенной ямки; латеральная — от *tuberculum m. gastrocnemius lateralis* бедра. Промежуточная порция срастается дистально с апоневрозом медиальной порции (рис. 5: А, Б), который сливается с таковым латеральной, формируя общее дистальное сухожилие. Последнее плантарно огибает межтарзальный сустав и следует дистально поверхностным тонким листом до окончания в основании метатарзального блока IV пальца. Указанная топография (как и перистая структура) порций подобны таковым большинства других птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

22. *M. fibularis (peroneus) longus* (рис. 1: А, 2, 3: Б, 6, 7) — начинается от кранио-латеральной поверхности сухожилия коленной чашечки волокнами, идущими к поверхност-

ному апоневрозу (перистая структура), который продолжается дистальным сухожилием. На уровне межтарзального сустава последнее разветвляется на две ветви: каудальная срастается с тиббиальным хрящом, латеральная огибает сустав, соединяется посредством *vinculum* с сухожилием *m. fl. per. dig. III* (рис. 7), что типично для летающих птиц. Характерным является его более мощное развитие у нанду (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

23. *M. tibialis cranialis* (рис. 2, 5: Б, 6, 7) — начинается двумя головками, что вполне соответствует морфологии мускула летающих птиц, в частности курообразных. Бедренная головка (*caput femorale*, 23a) — от медиокраниальной поверхности латерального мыщелка бедра шнурообразным сухожилием; большеберцовая (*caput tibiale*, 23б) — мышечными волокнами от краниального и латерального гребней тиббиотарзуса и межгребневой области. Волокна обеих головок идут к общему внутреннему апоневрозу, формируя двухперистую структуру дистальной половины брюшка. Дистальное сухожилие проходит под сухожильным мостиком в дистальной части *tibiotarsus* и фиксируется в основании межкотилярной ямки цевки (рис. 7). Типичен (Богданович, 1997; Picasso, 2010).

24. *M. flexor perforatus digiti IV* (рис. 2, 6, 7) — состоит у нанду из двух головок. Ме-

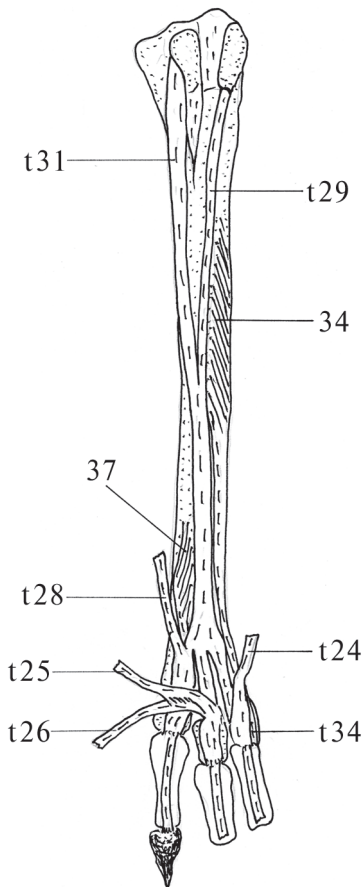


Рис. 8. Глубокие мышцы плантарной поверхности цевки *Rhea americana*.
Fig. 8. Deep muscles of tarsometatarsus plantar surface of *Rhea americana*.

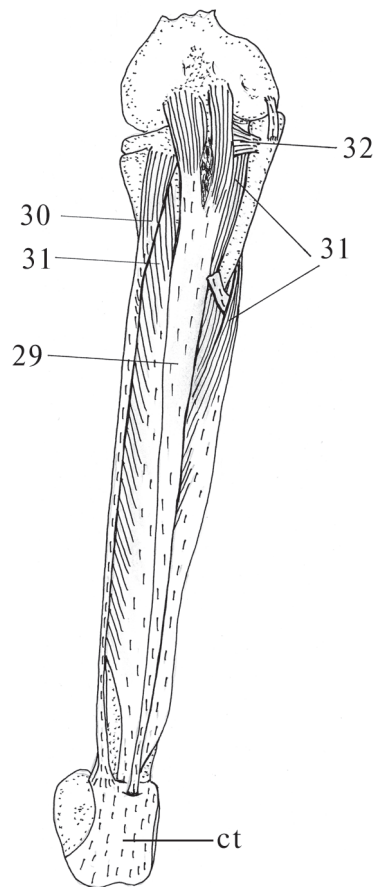


Рис. 9. Глубокие мышцы плантарной поверхности голени *Rhea americana*.
Fig. 9. Deep muscles of shank plantar surface of *Rhea americana*.

диальная (24а) начинается от подколенной ямки; латеральная (24б), которая топографически соответствует кранио-латеральной головке курообразных, — от сухожилия коленной чашечки и латерального мышцелка бедра. Мускул слабее дифференцирован, чем у курообразных, для которых характерно наличие трёх головок (Богданович, 1997). Дистальная фиксация типична — к проксимальному краю основной фаланги IV пальца.

25. *M. flexor perforatus digiti III* (рис. 2, 6, 7) — имеет практически единое хорошо развитое брюшко, которое охватывает предыдущий мускул краниально, медиально и каудально, как бы чехлом. Наличие короткой, более краниальной перистости от начального апоневроза общего для прободённых сгибателей II, III и IV пальцев можно оценить как недостаточно дифференцированную кранио-латеральную головку мускула изученных неогнатных птиц (у курообразных это три

самостоятельные головки). Дистальное сухожилие на уровне межтарзального сустава прободается сухожилием предыдущего мускула, а несколько дистальнее — сухожилием *m. fl. per. et per. dig. III*, что не отмечено у изученных летающих птиц. Более дистальное сращение сухожилия с таковым *m. peroneus longus* типичное для большинства птиц, как и окончание на проксимальном конце второй фаланги III пальца (Зиновьев, 2010).

26. *M. flexor perforans et perforatus digiti III* (рис. 2, 6–8) — одноперистый (в отличие от двуперистого у большинства исследованных неогнат) мускул с более длинными волокнами, что служит единственной его особенностью у *Rhea*. Начало от подколенной ямки, соединение посредством *vinculum* с сухожилием предыдущего мускула и окончание на дистальном конце второй фаланги III пальца типичны (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

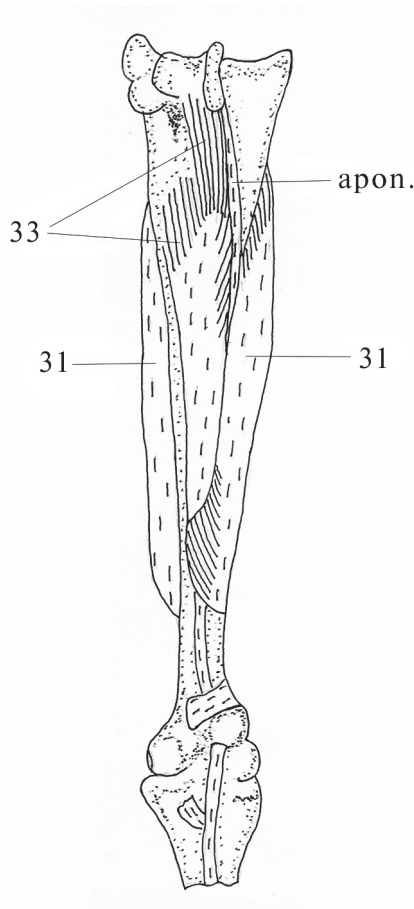


Рис. 10. Глубокие мышцы краниальной поверхности голени *Rhea americana*.

Fig. 10. Deep muscles of shank cranial surface of *Rhea americana*.

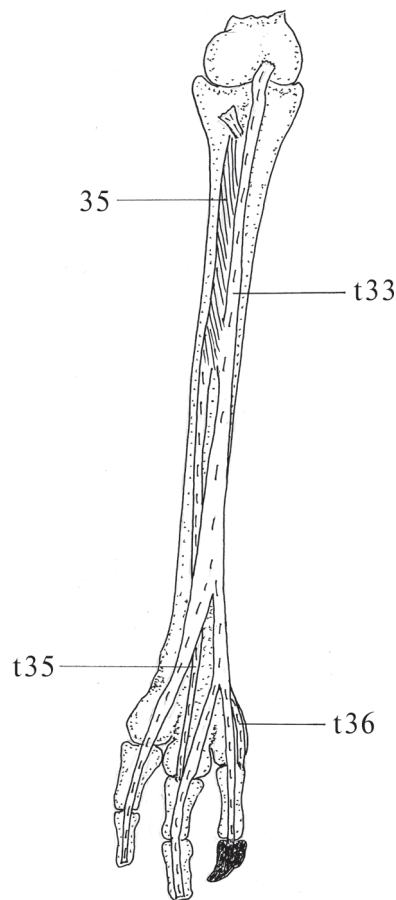


Рис. 11. Глубокие мышцы краниальной поверхности цевки *Rhea americana*.

Fig. 11. Deep muscles of tarsometatarsus cranial surface of *Rhea americana*.

27. *M. flexor perforatus digiti II* (рис. 7) — наиболее глубокий из пальцевых сгибателей, представлен одним коротким брюшком, которое начинается вместе с краниальной порцией *m. fl. per. dig. III* и прикрепляется к основной фаланге II пальца. Начало на сухожилии *m. ambiens* (Picasso, 2010) нами не отмечено. В сравнении с двухголовчатым мускулом курообразных или трёхголовчатым у пастушков из журавлеобразных мускул нанду можно определить как менее дифференцированный.

28. *M. flexor perforans et perforatus digiti II* (рис. 2, 6–8) — подобно предыдущему мускулу имеет одно брюшко в отличие от двухголовчатого мускула курообразных (имеющих ещё кранио-латеральную головку) с характерными для всех изученных птиц местами начала и окончания на второй фаланге II пальца, перед которым сухожилие прободено таковым длинного сгибателя пальцев.

29. *M. flexor hallucis longus* (рис. 8, 9) — в целом подобен гомологичному мускулу других птиц, хотя начало от *fossa poplitea* относительно шире и разделено нервно-сосудистым пучком, что имитирует двуглавое строение. Около середины длины цевки сухожилие срастается с таковым длинного сгибателя пальцев точно так же, как у летающих птиц, утративших I палец (Богданович, 1997).

30. *M. plantaris* (рис. 9) — очень однообразен у всех изученных птиц включая нанду: начинается из-под медиальной суставной поверхности *tibia* и оканчивается сухожилием на тибиальном хряще (*cartilago tibialis*) (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

31. *M. flexor digitorum longus* (рис. 2, 6, 8–10) — начинается типичными тремя головками: медиальной — от медиальной половины проксимального конца тибиотарзуса; каудальной — от медиальной поверхности головки *fibula* и дистальнее её; латераль-

ной — от каудальной и каудо-латеральной поверхностей *fibula*. От мускула летающих птиц отличается лишь более сильным развитием двуперистого брюшка. Последнее после слияние трёх головок охватывает тибiotарзус с медиальной стороны и выходя на его краниальную поверхность (рис. 10). Здесь волокна начинаются также от плотного апоневроза, который идёт от краниального кнемиального гребня и краниальной поверхности тибiotарзуса до середины длины кости и существенно увеличивает площадь поверхности крепления мышечных пучков. Окончание идентично таковому других птиц — на когтевых фалангах пальцев.

32. *M. popliteus* (рис. 9) — однообразный маленький мускул, соединяющий головку *fibula* и каудальную поверхность проксимального конца *tibiotarsus*.

33. *M. extensor digitorum longus* (рис. 10, 11) — расположен непосредственно на краниальной поверхности тибiotарзуса, начинаясь от вентральной части краниального и латерального кнемиальных гребней, между ними, а также на более дистальной поверхности самой кости. Особенность мускула нанду — его одноперистая структура в отличие от двуперистой у других изученных птиц (Богданович, 1997). Дистальное сухожилие тремя ветвями прикрепляется к каждой из фаланг пальцев, что характерно для всех птиц.

34. *M. abductor digiti IV* (рис. 8) — узкий мускул дистальных 2/3 длины цевки, который прикрепляется к латеральной поверхности основной фаланги IV пальца, как и у всех исследованных ранее птиц.

35. *M. extensor proprius digiti III* (рис. 11) — начинается в проксимальном отделе цевки от кости и от сухожилия длинного разгибателя пальцев в отличие от неогнатных птиц, где начинается от дистальной трети или четверти кости. Окончание типичное — на дорсальной поверхности проксимального края основной фаланги III пальца.

36. *M. abductor digiti II* (рис. 11) — маленький одноперистый мускул с типичным расположением на медио-плантарной поверхности дистального отдела цевки и прикреплением к медиальной поверхности основной фаланги II пальца.

37. *M. adductor digiti II* (рис. 8) — по структуре сходен с предыдущим мускулом; начинается на медиальной половине план-

тарной поверхности цевки и оканчивается коротким сухожилием на латеро-дорсальной поверхности основной фаланги II пальца.

Таким образом, по сравнению с наиболее полным набором мышц тазовой конечности (характерным для куриных) у изученного экземпляра нанду отсутствуют *m. flexor hallucis brevis* и *m. extensor hallucis brevis*, что связано с отсутствием I пальца, подобно, например, состоянию у саджи (*Syrhaptus paradoxus*) из голубинообразных (Богданович, 1997). Кроме того, нами не обнаружены *m. fibularis (peroneus) brevis* и *m. extensor brevis digiti IV*.

Исчезновение того или иного мускула связано с потерей его функциональной роли. В отношении отмеченного исчезновения короткого малоберцового мускула понятно и убедительно объяснение А.В. Зиновьева (2010), которое состоит в следующем. Присутствуя у большинства птиц, указанный мускул пронирует цевку, стабилизируя интертарзальный сустав, что делает безопасной его выгодную ротационную свободу. У высокоспециализированных бегунов (*Struthioniformes*, *Rheiformes*, *Casuariformes*, *Otididae*) при переходе к однообразным движениям задних конечностей ротация цевки не нужна и даже вредна. Стабилизацию интертарзального сустава в этом случае обеспечивают туго натянутые коллатеральные связки, исключаящие в нём ротационную подвижность. Короткий малоберцовый мускул при этом теряет функциональную роль и исчезает (Зиновьев, 2010).

Заключение

Специфику мускулатуры изученного экземпляра нанду можно отметить по двум основным позициям. Первое — сравнительно слабая дифференцировка большого ряда мышц (*p. iliofemoralis* и *p. caudofemoralis m. caudo-ilio femoralis*, *p. accessoria m. flexor cruris lateralis*, *m. ilioprochantericus caudalis*, *m. femorotibialis*, *mm. per. dig. II, III, IV, mm. per. et per. dig. II, III*). Второе — особенности топографии и строения некоторых мышц, позволяющие сокращаться со сравнительно большой амплитудой (сравнительно узкое начало *m. iliotibialis lateralis*, каудализация проксимальной фиксации *m. flexor cruris lateralis*, строение *m. extensor digitorum longus*). Функциональное объяснение указанных особен-

ностей может быть связано с двумя аспектами локомоции. Во-первых, это отсутствие необходимости в точных корректировочных движениях конечности (как, например, при взлёте, приземлении, передвижении по ветвям и др.); во-вторых, увеличение возможной амплитуды сгибательно-разгибательных движений конечности, а значит (наряду с более сильным развитием мускулатуры в целом), и скорости локомоции. Одним из возможных объяснений формирования перечисленных особенностей мускулатуры может быть отсутствие древесного этапа в эволюции бескилевых (в данном случае нанду) с сохранением исходной наземно-локомоторной специализации. Это позволяет рассматривать зачаточное крыло как первичный (сохранённый) признак, исходя из того, что происхождение полёта птиц рассматривается нами в обязательной связи с «древесным» этапом в их эволюции (Курочкин, Богданович, 2007, 2008; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010). При вторичной утрате способности к полёту, например, у нелетающего пастушка Уэка (*Gallirallus australis*), отмечено сохранение полного набора из 44 мышц, сходного с таковым летающих птиц, тогда как у нелетающих птиц их заметно меньше: у киви (*Apteryx*), по данным МакГауена (McGowan, 1986), их всего 25. Это позволило названному автору сделать вывод о происхождении бескилевых от предков с ограниченными способностями к полёту. В этом отношении интересен также факт отсутствия даже следов механизма автоматической фиксации согнутых пальцев (известный признак «древесности»), наряду с пингвинами, у эму и нанду (Дементьев, Кафтановский, 1939). По мнению авторов, данный признак можно было бы расценить как вторичный, однако он присутствует у таких совершенно не древесных птиц как топорик (*Lunda cirrhata*), гагары, чайки и кайры, указывая на наличие древесного этапа в их истории. Следует, однако, отметить, что несопоставимо больший «стаж» наземной (не древесной) адаптации бескилевых по сравнению с таковым упомянутых выше не древесных птиц ставит под сомнение категоричность этого аргумента. На возможность отсутствия в эволюции бескилевых древесных предков указывал также Н.А. Гладков (1949). Это же предположение высказано нами ранее на основании изучения скелета нанду (Богданович, 2008).

Что же касается принципиального подобию мускулатуры тазовой конечности летающих птиц таковой изученного представителя нелетающих, то главным общим формообразующим фактором здесь, очевидно, следует предположить переход к бипедальной локомоции.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность рецензенту Ф.Я. Дзержинскому за конструктивную критику и ряд полезных рекомендаций, следование которым несомненно повлияло на качество публикации.

Литература

- Богданович И.А. 1997. Аппарат наземной локомоции тетраонидных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика. — Вестник зоологии. Отд. вып. № 3: 152 с.
- Богданович И.А. 2008. Некоторые особенности скелета нанду *Rhea americana* (Rheiformes, Rheidae) в свете эволюции бескилевых. — Вестник зоологии, 42 (4): 347–354.
- Гладков Н.А. 1949. Биологические основы полёта птиц. М.: 248 с.
- Дементьев Г.П., Кафтановский Ю.М. 1939. Об одной анатомической особенности бескилевых птиц и пингвинов в связи с вопросом систематического положения этих групп. — Зоол. журн., 18 (5): 904–907.
- Зиновьев А.В. 2000. Функция короткого малоберцового мускула (*m. fibularis brevis*) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава. — Зоол. журн., 79 (11): 1337–1343.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М., 285 с.
- Курочкин Е.Н., Богданович И.А. 2007. К проблеме происхождения птиц: новый подход. — Мат-лы конф. «Современные проблемы биологической эволюции». К 100-летию Государственного Дарвинского музея. 17–20 сентября 2007 г., Москва. М.: с. 24–26.
- Курочкин Е.Н., Богданович И.А. 2008. К проблеме происхождения полёта птиц: компромиссный и системный подходы. — Известия РАН. Серия биологическая, 1: 5–17.
- Судилевская А.М. 1931. Сравнительно-анатомическое изучение мускулатуры и иннервации тазовой области и задних конечностей Ratitae (*Struthio*, *Rhea*, *Dromaeus*). Л., 84 с.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А. 1985. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц. — Вестник зоологии, 3: 79–81.
- Berge J.C.V. 1982. Notes on the myology of the pelvic limb in Kiwi (*Apteryx*) and in other birds. — Auk, 99 (2): 309–315.
- Chiappe L.M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. — Nature, 378 (6555): 349–355.

- Cracraft J. 1971. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*. — Bull. American Museum of Nat. History, 144: 171–268.
- Duncker H.-R. 1989. The significance of morphology in the biological sciences: the necessity for pictorial illustrations of the complexity of morphological structures. — Trends Vertebrate Morphology: Proc. 2nd International Symposium Vertebr. Morphology, Vienna. Stuttgart, New York, p. 619–630.
- Homberger D.G. 1980. Review of “Nomina Anatomica Avium”. — Auk, 97: 912–914.
- Jones T.D., Farlow J.O., Ruben J.A., Henderson D.M., Hilenius W.J. 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs. — Nature, 406 (17): 716–718.
- Kurochkin E.N., Bogdanovich I.A. 2008. On the origin of avian flight: compromise and system approaches. — Biology Bull., 35 (1): 1–11.
- Kurochkin E.N., Bogdanovich I.A. 2010. The origin of feathered flight. — Paleontological journal, 44 (12): 1570–1588.
- McGowan C. 1986. The wing musculature of the Weka (*Gallirallus australis*), a flightless rail endemic to New Zealand. — J. Zool., A210 (3): 305–346.
- Picasso M.B.J. 2010. The hind limb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). — Anat. Histol. Embryol., 39: 462–472.
- Zinoviev A.V. 2006. Notes on the hind limb myology of the ostrich (*Struthio camelus*). — Ornitologia, 33: 53–62.

Hind limbs myology of the *Rhea americana*

I.A. Bogdanovich

Department of Evolutional Morphology, Schmalhausen Institute of Zoology, Bogdan Khmel-nitski Str., 15, Kyiv, 01601, Ukraine; email: bogdanovich55@gmail.com

Summary

The topography and structure of hind limbs muscles of the flightless *Rhea americana* were studied in comparison with those of Galliformes as the most ancient of recent flying neognathae birds. Along with general similarities in the topography most muscles of *Rhea* are less differentiated. It is assumed that this is due to the lack of need for accurate corrective movements (as in time of take-off, landing, the movement on the branches, etc.). Perhaps this is because of absence of “arboreal” stage in evolution of *Rhea*. Among other distinctive features of *Rhea* muscles is the caudalisation of proximal attachment of the longest femur retractor — *m. flexor cruris lateralis* on the elongated caudal *ischium*.