

## МОРФОЛОГИЯ / MORPHOLOGY

**АППАРАТ ДВУНОГОЙ ЛОКОМОЦИИ ХОХЛАТОГО АРГУСА  
(*RHEINARDIA OCELLATA*, PHASIANIDAE, GALLIFORMES):  
СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА И  
СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ****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

*Ключевые слова:* морфология, двуногая локомоция, фазановые, хохлатый аргус, *Rheinardia ocellata*

*Key words:* morphology, apparatus of bipedal locomotion, Phasianidae, Crested Argus, *Rheinardia ocellata*

**Введение**

Исследованный хохлатый аргус *Rheinardia ocellata* (Elliot, 1871) — единственный представитель рода *Rheinardia*, населяет преимущественно старые леса Вьетнама, Лаоса и центральной Малайзии. Благодаря крайне скрытному образу жизни сведения о нём очень ограничены, а морфология посткраниального скелета до сих пор не изучена.

**Материал и методы**

Материал для исследования аппарата наземной локомоции *R. ocellata* был предоставлен кафедрой зоологии позвоночных МГУ. В качестве сравнительного материала использованы представители изученных ранее 5 видов Phasianidae: пустынная куропатка (*Ammoperdix griseogularis*), кеклик (*Alectoris chukar*), турач (*Francolinus francolinus*), серая куропатка (*Perdix perdix*), фазан (*Phasianus colchicus*), а также цесарка (*Numida meleagris*). Выбор последнего представителя объясняется тем, что у аргуса, единственного из Phasianidae, отсутствует верхняя ложная скуловая дуга, что сближает его с цесаркой (Дзержинский, 1994).

Для скелетных элементов определены величины морфометрических индексов (табл. 1–3), мышечная система изучена путём по-

слойного препарирования с описанием топографии мышц, их строения (числа головок и порций) и внутренней архитектоники.

**Результаты и обсуждение****Скелет**

Среди признаков скелета *R. ocellata* отметим, в частности, что относительная длина его таза наименьшая среди сравниваемых видов фазановых (табл. 1). Величины индексов таза, которые отражают его пропорции (относительная высота, длина и ширина разных отделов), являются средними в диапазоне этих величин у других фазановых и цесарки.

Дорсолатеральный отросток (*processus dorsolateralis*) таза у изученного представителя *Rheinardia* развит заметно меньше, чем у других фазановых, и подобен таковому, например, тетеревиных (рис. 1; Богданович, 1997). Седалищные кости у аргуса сильно подведены под подвздошные, обуславливая малую вентральную ширину таза, более всего сходную с таковой фазана и турача из фазановых, а также цесарки (рис. 1).

При относительной длинноногости аргуса относительная длина бедра у него близка к минимальной среди сравниваемых видов, относительную длину голени можно считать средней, а цевки — сравнительно большой (табл. 2, 3). Первый палец у аргуса самый

Таблица 1  
Table 1Морфометрические индексы таза  
Morfometric indexes of pelvis

Вид / Species	$L_p$	$L_{pr}$	$B_d$	$B_v$	$H_p$
<i>Rheinardia ocellata</i> (n = 1)	54.2	161.1	69.3	54.9	52.0
<i>Ammoperdix griseogularis</i> (n = 2)	55.6; 5 6.5	170.0; 170.4	74.4; 75.1	69.2; 70.0	42.9; 43.1
<i>Alectoris chukar</i> (n = 2)	54.4; 57.2	136.6; 143.0	67.1; 68.1	60.03; 60.9	62.8; 68.2
<i>Francolinus francolinus</i> (n = 3)	55.6±0.03	177.3±3.09	53.9±0.04	49.8±0.04	43.2±0.004
<i>Perdix perdix</i> (n = 3)	57.8±0.01	176.0±4.48	72.2±0.02	67.6±0.04	36.0±0.02
<i>Phasianus colchicus</i> (n = 3)	57.6±0.05	157.1±5.29	57.8±0.05	52.7±0.05	47.8±0.03
<i>Numida meleagris</i> (n = 2)	55.9; 57.7	130.0; 132.1	61.0; 65.4	56.8; 61.2	53.9; 54.6

$L_p$  — длина таза (% от длины truncus);  $L_{pr}$  — длина преацетабулярного отдела таза (% от длины постацетабулярного);  $B_d$  — дорсальная ширина таза (между антитрохантерами, % от длины таза);  $B_v$  — вентральная ширина таза (между лобковыми костями, % от длины таза);  $H_p$  — высота таза (% от длины таза).

$L_p$  — length of pelvis (% from truncus length);  $L_{pr}$  — length of preacetabular part of pelvis (% from postacetabular part);  $B_d$  — dorsal width of pelvis (between pr. antitrochantericus, % from length of pelvis);  $B_v$  — ventral width of pelvis (between ossa pubes, % from length of pelvis);  $H_p$  — height of pelvis (% from length of pelvis).

Таблица 2  
Table 2Длина конечности и бедра и морфометрические индексы бедренной кости  
Length of limb and femur and morfometric indexes of femur

Вид / Species	L	$L_f$	$H_f$	$\alpha_1$	$\alpha_2$
<i>Rheinardia ocellata</i> (n = 1)	202.0	56.3	0.05	9.0	105.0
<i>Ammoperdix griseogularis</i> (n = 2)	194.8; 195.3	63.2; 66.0	0.08; 0.09	11.0; 13.0	111.0; 115.0
<i>Alectoris chukar</i> (n = 2)	179.6; 180.1	56.9; 57.4	0.08; 0.09	7.0; 8.0	110; 112.0
<i>Francolinus francolinus</i> (n = 3)	—	—	0.07	5.0	112.0
<i>Perdix perdix</i> (n = 3)	205.3±1.83	65.9±1.04	0.07±0	5.8±0.33	105.5±0.72
<i>Phasianus colchicus</i> (n = 3)	220.2±3.01	68.4±0.82	0.07±0.002	10±0	108.2±0.75
<i>Numida meleagris</i> (n = 2)	188.1	55.6	0.06	2.0	115.0

L — длина конечности (% от длины truncus);  $L_f$  — длина бедренной кости (% от длины конечности);  $H_f$  — высота изгиба бедренной кости по отношению к её длине;  $\alpha_1$  — величина угла скрученности бедренной кости (градусы);  $\alpha_2$  — величина угла головки бедренной кости (градусы).

L — length of limb (% from truncus length);  $L_f$  — length of femur (% from length of limb);  $H_f$  — height of curve of os femur in relation to its length;  $\alpha_1$  — size of femur angle of torsion (degrees);  $\alpha_2$  — size of angle of femur head (degrees).

длинный, что сближает его с цесаркой, длины остальных пальцев имеют средние для фазановых величины (табл. 3). Величина угла скрученности бедренной кости исследованного представителя *Rheinardia* и величина угла отхождения головки также средние в сравнении с таковыми других фазановых (табл. 2). При этом величина первого показателя значительно больше таковой цесарки,

тогда как величина второго — значительно меньше (табл. 2).

На каудальной поверхности бедренной кости *Rheinardia*, в основании трохантера имеется довольно крупное отверстие (рис. 2), которое отсутствует у других исследованных видов. Существенных особенностей в строении скелета голени и цевки (рис. 2, 3) в сравнении с другими фазановыми не отмечено.

Таблица 3  
Table 3

Длина тибіотарзуса, тарзометатарзуса и пальцев  
Length of tibiotarsus, tarsometatarsus and digits

Вид	L <sub>t</sub>	L <sub>tm</sub>	l <sub>1</sub>	l <sub>2</sub>	l <sub>3</sub>	l <sub>4</sub>
<i>Rheinardia ocellata</i> (n = 1)	89.2	56.4	11.7	26.2	38.7	29.3
<i>Ammoperdix griseogularis</i> (n = 2)	86.3; 87.1	46.0; 47.9	8.1; 8.7	21.9; 22.4	35.8; 37.0	25.0; 26.0
<i>Alectoris chukar</i> (n = 2)	87.7; 89.9	44.4; 45.3	7.9; 8.2	23.5; 25.3	33.9; 35.1	27.4; 27.7
<i>Francolinus francolinus</i> * (n = 4)	88.3	57.4	—	—	—	—
<i>Perdix perdix</i> (n = 3)	87.4±1.54	49.0±1.48	7.5±0.30	26.5±0.35	40.8±0.52	30.6±0.35
<i>Phasianus colchicus</i> (n = 3)	95.5±0.86	63.1±0.96	7.5±0.23	27.4±0.43	41.0±0.51	32.5±0.55
<i>Numida meleagris</i> (n = 1)	81.3	51.1	10.8	22.0	35.4	28.4

L<sub>t</sub> — длина тибіотарзуса (% от длины конечности); L<sub>tm</sub> — длина цевки (% от длины конечности); l<sub>1-4</sub> — длина I–IV-го пальцев (% от длины конечности).

L<sub>t</sub> — length of tibiotarsus (% from limb length); L<sub>tm</sub> — length of tarsometatarsus (% from limb length); l<sub>1-4</sub> — length of I–IV digits (% from limb length).

\* средние значения (М.А. Кузьмина, 1977)

\* average values (M.A. Кузьмина, 1977)

### Мускулатура<sup>1</sup>

1. *M. iliotibialis cranialis* (рис. 4, 6) — узкий продольноволокнистый мускул, начинается в основном мышечно от краниальной 1/2 длины *crista iliaca dorsalis*. На протяжении примерно 1/7 длины каудальным краем сращён с латеральным одноимённым мускулом. Оканчивается на краниомедиальной поверхности коленного сустава, формируя соответствующую часть *lig. patellae*. Форма и топография подобны таковым изученных фазановых (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010<sup>2</sup>).

2. *M. iliotibialis lateralis* (рис. 4, 6) — в краниальной половине начинается только апоневрозом от *crista iliaca dorsalis*, в каудальной мышечно от *crista iliaca dorsolateralis*. Мышечные пучки от кости следуют к наружному апоневрозу, образуя одноперистую структуру. Каудальная часть мускула *Rheinardia* более развита, но разница менее выражена, чем у других фазановых и цесарки. Окончание на латеральной поверхности *lig. patellae* типично.

3. *M. iliofibularis* (рис. 4, 5) начинается типично для всех фазановых: в краниальной части от *crista iliaca dorsalis*, в средней и каудальной — от *crista iliaca dorsolateralis*

апоневрозом, общим с предыдущим мускулом. Мышечные пучки конвергируют к внутреннему апоневрозу в дистальной 1/5 длины брюшка подобно мускулу фазановых и цесарки (Богданович, 1997). Дистальное сухожилие типично проходит через сухожильную петлю *ansa m. iliofibularis* и прикрепляется на каудо-латеральной поверхности *fibula*.

4. *Ansa m. iliofibularis* (рис. 10) — сухожильная петля, образует три ветви: проксимальную бедренную, дистальную бедренную и малоберцовую, наиболее широкую, подобно топографии таковых курообразных в целом (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

5. *M. ambiens* (рис. 6, 8) начинается от латеральной поверхности пектинеального отростка плоским сухожилием, которое продолжается медиальным апоневрозом. Мышечные волокна идут от последнего к латеральному апоневрозу (одноперистая структура), который образует дистальное сухожилие. Оно прободает сухожилие коленной чашечки и выходит на её краниолатеральной поверхности. В проксимальной части голени сухожилие сливается с сухожильным началом (от головки *fibula*) краниолатеральных головок прободённых сгибателей II, III и IV

<sup>1</sup> Очерёдность и названия мышц приведены по Nomina Anatomica Avium, 1979. Номера мышц на рисунках 4–16 соответствуют их порядковым номерам в описании.

<sup>2</sup> Здесь и далее мы используем номенклатуру мускулов, следуя данной работе по сравнительной миологии птиц.

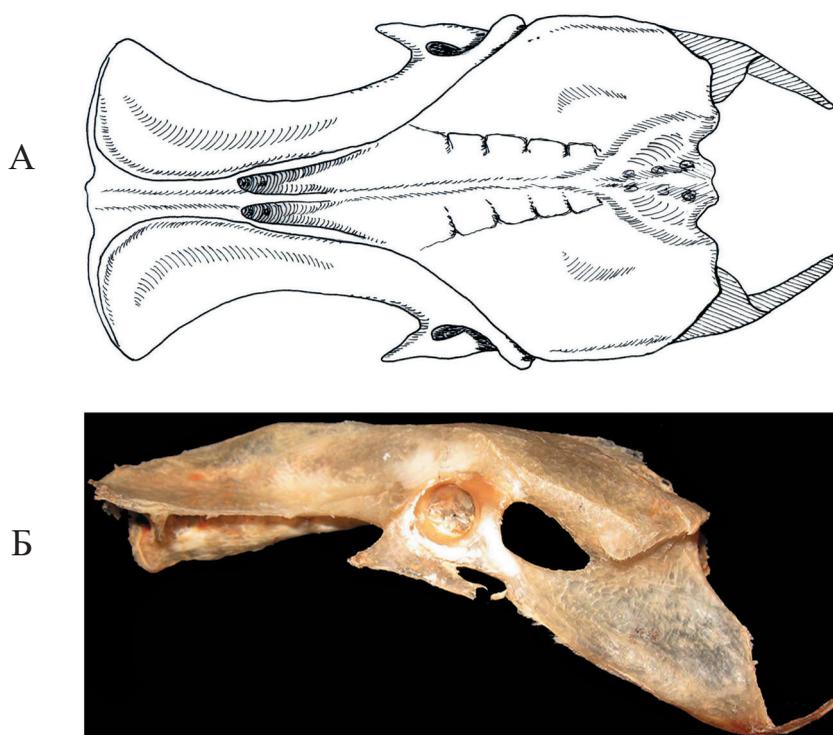


Рис. 1. Таз *Rheinardia ocellata*: А — сверху, Б — латерально.  
 Fig. 1. Pelvis of *Rheinardia ocellata*: А — dorsal view, Б — lateral view.

пальцев. Типичен для куриных в целом (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

6. *M. iliotrochantericus caudalis* (рис. 5) занимает всю *fossa dorsalis* подвздошной кости, начинаясь мышечно от неё и плотного апоневроза, который является продолжением (латерально) узкой подвздошной кости. От указанного апоневроза начинаются также волокна краниального одноимённого мускула. По вентральной границе оба мускула обособлены лишь в каудальной 1/5 длины брюшка, тогда как у других изученных фазановых они дифференцированы заметно больше (Богданович, 1997). Наличие внутреннего апоневроза определяет двуперистую структуру мускула. Дистальное сухожилие образовано слиянием внутреннего и наружного апоневрозов и прикрепляется типично — к латеральной поверхности трохантера бедра.

7. *M. iliotrochantericus cranialis* (рис. 5–7) начинается в основном мощным дорсальным апоневрозом, общим с предыдущим мускулом, и незначительно — мышечными пучками от латерального края (*margo lateralis*) подвздошной кости, занимая примерно 2/3 его длины, что является максимальной для исследованных фазановых шириной и подобно таковой цесарки (Богданович, 1997). Волокна

следуют к вентральному (дистальному) апоневрозу (одноперистая структура), формирующему конечное сухожилие, которое прикрепляется к латеральной поверхности бедра типичным образом.

8. *M. iliotrochantericus medius* (рис. 7) — самый маленький из группы подвздошно-вертельных мышц, снаружи почти полностью прикрыт каудальным из них и расположен кзади от краниального, с которым сходен по структуре. Начало мускула мышечно-апоневротическое, от каудальной примерно четверти *margo lateralis ilii*, как у большинства фазановых (Богданович, 1997). Дистальное сухожилие (продолжение вентрального апоневроза) прикрепляется к латеральной поверхности трохантера бедра подобно мускулу всех куриных (Зиновьев, 2010).

9. *M. iliofemoralis externus* (рис. 5, 7) — начинается мышечно и латеральным наружным апоневрозом от каудальной 1/4 *crista iliaca dorsalis*. Мышечные пучки от кости и латерального проксимального апоневроза идут к медиальному дистальному (одноперистая структура), который формирует дистальное сухожилие. Последнее прикрепляется на латеральной поверхности трохантера бедра на одном уровне с прикреплением сухожилия *m.*



Рис. 2. Цевка (1), тибіотарзус (2) и бедренная кость (3) *Rheinardia ocellata* медиально.  
Fig. 2. Tarsometatarsus (1), tibiotarsus (2) and os femur (3) of *Rheinardia ocellata* in medial view.



Рис. 3. Цевка (1), тибіотарзус (2) и бедренная кость (3) *Rheinardia ocellata* дорсально.  
Fig. 3. Tarsometatarsus (1), tibiotarsus (2) and os femur of *Rheinardia ocellata* in dorsal view.

*ischiofemoralis*. При общем сходстве с фазановыми, мышечная часть мускула *Rheinardia* несколько длиннее (до половины общей длины), что сближает данный вид с цесаркой (Богданович, 1997).

10. *M. iliofemoralis internus* (рис. 8) — маленький продольноволокнистый мускул цилиндрической формы. Начинается мышечно от каудальной части латерального края подвздошной кости, огибает латерально гребневидный отросток и прикрепляется мышечно к каудомедиальной поверхности проксимальной 1/6 длины бедренной кости. Типичен для исследованных фазановых и цесарки (Богданович, 1997).

11. *M. femorotibialis externus* (рис. 7) — самый маленький из группы бедренно-большеберцовых мышц. Начинается мышечно от латеральной и латерокаудальной поверхностей бедренной кости на протяжении дистальных примерно 2/3 её длины, подобно мускулу серой куропатки и цесарки; у большинства фазановых — не более 1/2 (Богданович, 1997). По началу мышечных пучков можно различить две части мускула — проксимальную и дистальную (Зиновьев, 2010). Оканчиваются мышечные пучки на плотном наружном (латеральном) апоневрозе, общим с таковым

среднего одноимённого мускула, образуя однопериостую структуру. Дистальное сухожилие входит каудолатеральным компонентом в сухожилие коленной чашечки. Сходен с мускулом других фазановых.

12. *M. femorotibialis medius* (рис. 5) — наиболее крупный из бедренно-большеберцовых мышц, который в проксимальной части начинается (как и у всех куриных) двумя головками: краниальной (более длинной) и латеральной, типично разделённых дистальным сухожилием краниального подвздошно-вертельного мускула. Общий для обеих головок наружный апоневроз формирует дистальное сухожилие, которое составляет основную часть сухожилия коленной чашечки. Структура мускула хохлатого аргуса (двуперистая в пределах общего брюшка) подобна таковой других фазановых — в отличие от цесарки, дополнительные внутренние апоневрозы мускула которой определяют переходную к четырёхперистой структуре обеих головок (Богданович, 1997).

13. *M. femorotibialis internus* (рис. 6, 8) — веретеновидной формы мускул дистальных примерно 4/5 бедренной кости, от медиальной и каудомедиальной поверхностей которой волокна идут к поверхностному апо-

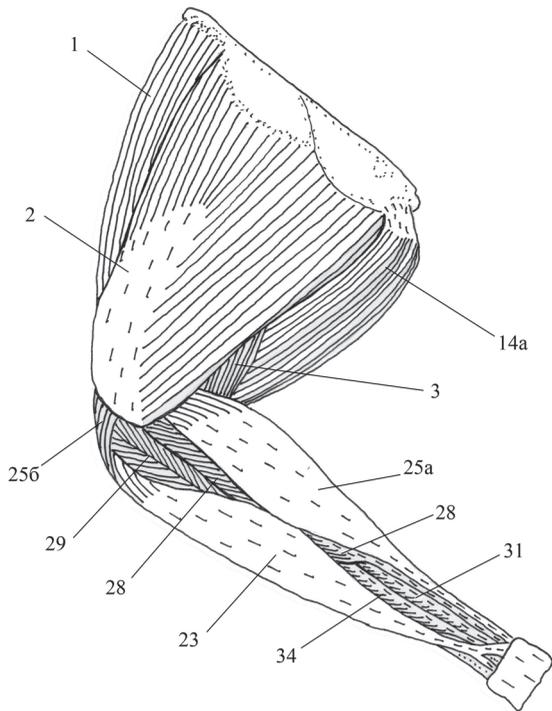


Рис. 4. Поверхностные и средне-глубокие мышцы латеральной поверхности бедра и голени *Rheinardia ocellata*.  
Fig. 4. Superficial and middle muscles of thigh and shank lateral surface of *Rheinardia ocellata*.

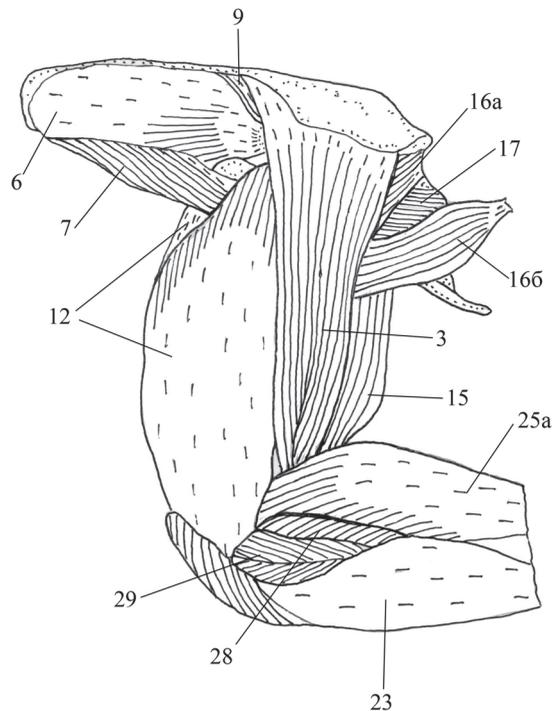


Рис. 5. Средне-глубокие и глубокие мышцы латеральной поверхности бедра и голени *Rheinardia ocellata*.  
Fig. 5. Middle and deep muscles of thigh and shank lateral surface of *Rheinardia ocellata*.

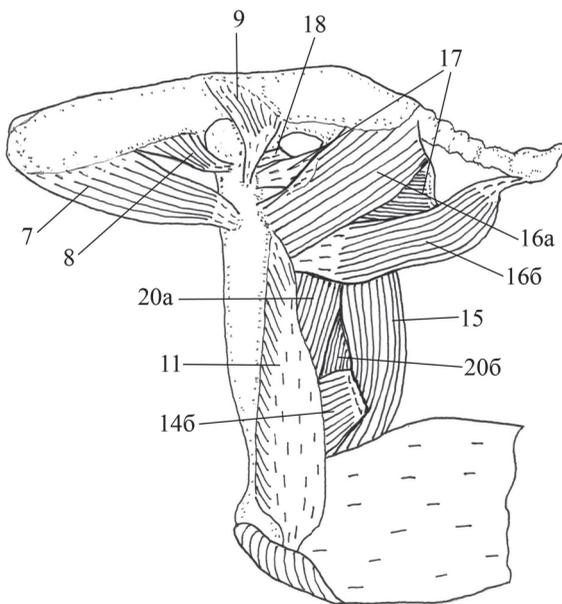


Рис. 6. Мышцы медиальной поверхности бедра *Rheinardia ocellata*.  
Fig. 6. Muscles of thigh medial surface of *Rheinardia ocellata*.

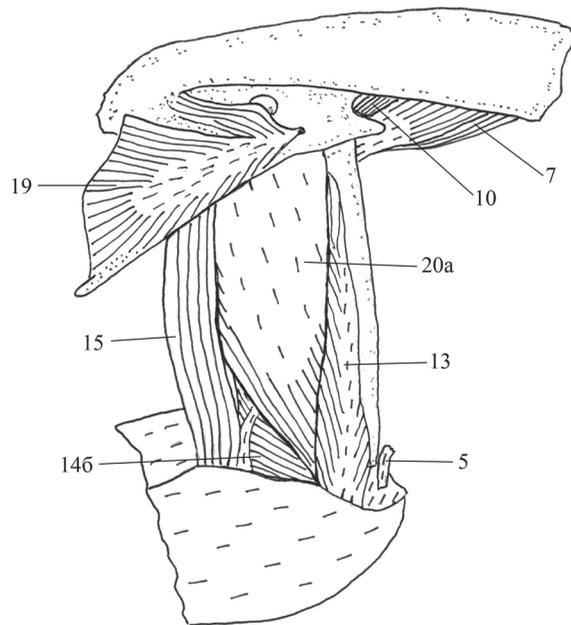


Рис. 7. Глубокие мышцы латеральной поверхности бедра *Rheinardia ocellata*.  
Fig. 7. Deep muscles of thigh lateral surface of *Rheinardia ocellata*.

неврозу (одноперистая структура). Глубокая и поверхностная порции у хохлатого аргуса плотно сращены подобно мускулу других фазановых и цесарки. Плохо разделяемые дистальные сухожилия обеих порций окан-

чиваются типично, на проксимальном крае краниального кнемияльного гребня (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

14. *M. flexor cruris lateralis* (рис. 4, 6, 7, 9), как и у всех куриных, состоит из двух порций:

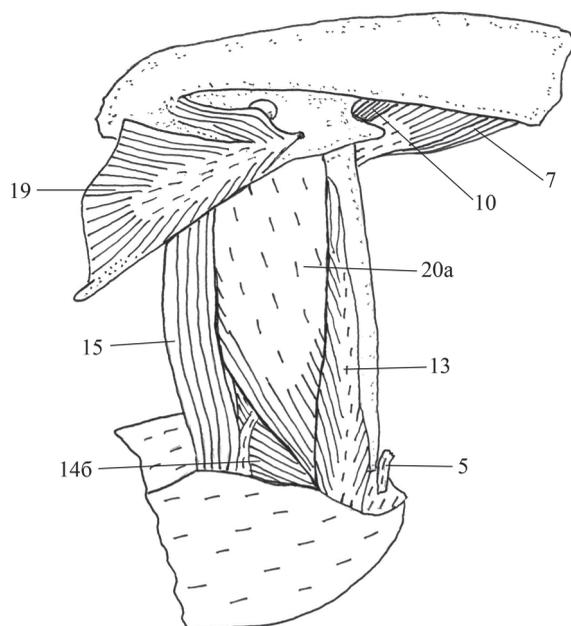


Рис. 8. Глубокие мышцы медиальной поверхности бедра *Rheinardia ocellata*.

Fig 8. Deep muscles of thigh medial surface of *Rheinardia ocellata*.

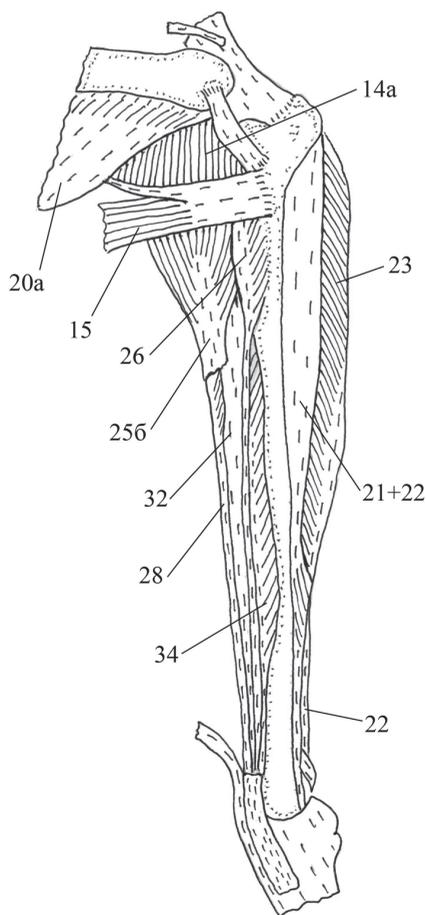


Рис. 9. Средне-глубокие и глубокие мышцы краниомедиальной и каудомедиальной поверхностей голени *Rheinardia ocellata*.

Fig. 9. Middle and deep muscles of shank craniomedial and caudo-medial surface of *Rheinardia ocellata*.

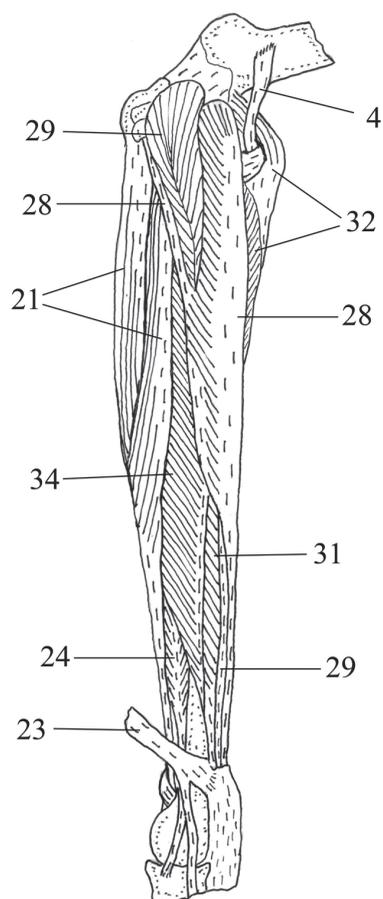


Рис. 10. Средне-глубокие и глубокие мышцы каудолатеральной, латеральной и краниолатеральной поверхности голени *Rheinardia ocellata*.

Fig 10. Middle and deep muscles of shank caudo-lateral, lateral and cranio-lateral surface of *Rheinardia ocellata*.

а — тазовой (*p. pelvica*) и б — добавочной (*p. accessoria*). Начало мощной продольно-локнистой первой порции мышечно-апоневротическое, от мощного дорсолатерального отростка и небольшого участка седалищной кости, и сухожильное — от двух свободных хвостовых позвонков. Дистально волокна прикрепляются к сухожильному шву между тазовой и добавочной порциями. Мышечные пучки добавочной порции прикрепляются к бедренной кости на протяжении её дистальной 1/3 как у большинства фазановых и цесарки. В остальном типичен для курообразных в целом и имеет связь с промежуточной головкой икроножного мускула (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

15. *M. flexor cruris medialis* (рис. 5–8) — продольноволокнистый мускул, начинается от вентрального края седалищной кости. Широкое дистальное сухожилие оканчивается на

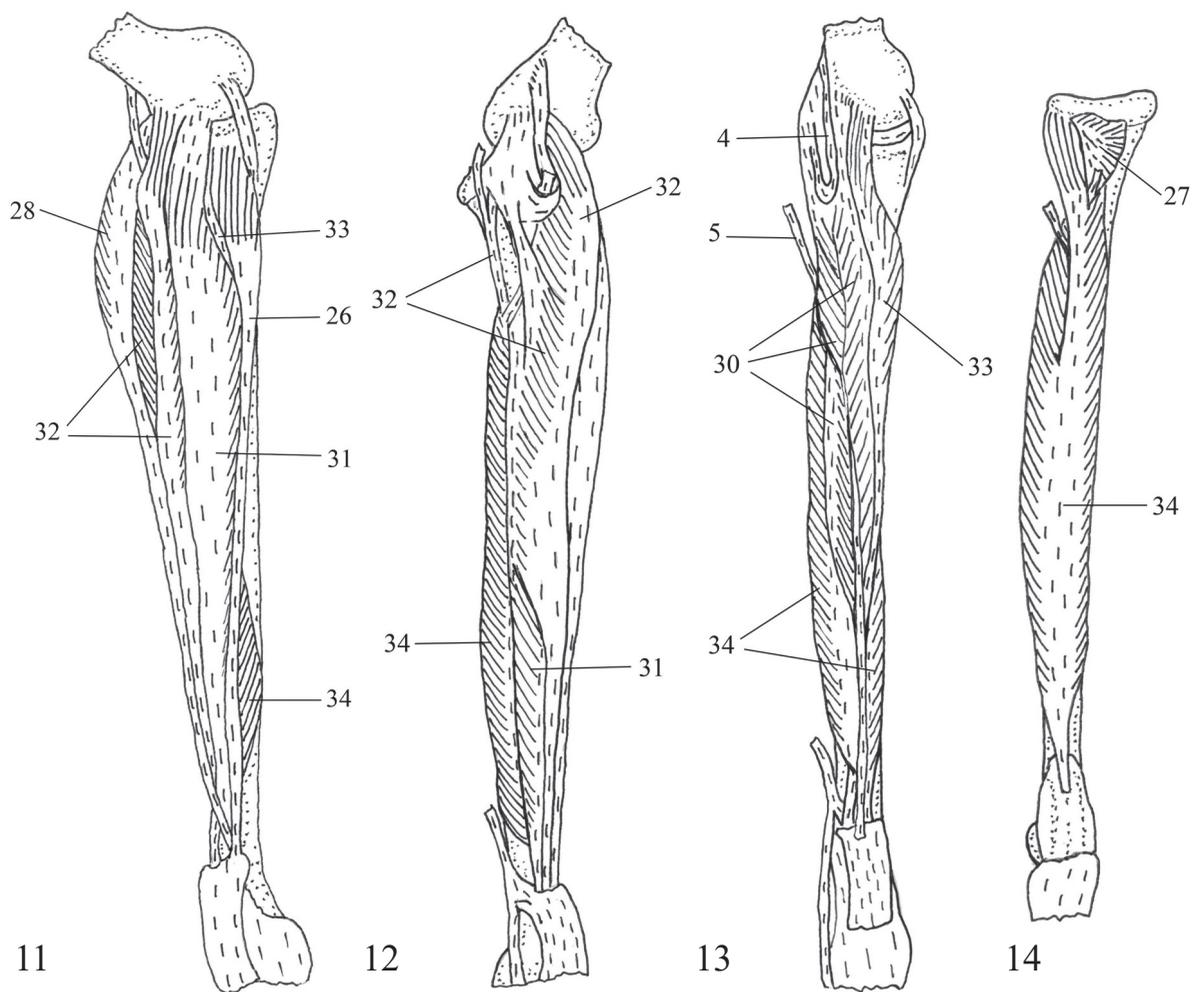


Рис. 11–14. Мышцы поверхности голени *Rheinardia ocellata*: 11 — средне-глубокие и глубокие мышцы медиальной и каудомедиальной поверхностей; 12 — глубокие мышцы каудолатеральной поверхности; 13 — средне-глубокие мышцы каудальной поверхности; 14 — глубокие мышцы каудальной поверхности.

Figs 11–14. Muscles of surface of *Rheinardia ocellata*: 11 — middle and deep muscles of shank medial and caudo-medial surface; 12 — deep muscles of shank caudo-lateral surface; 13 — middle muscles of shank caudal surface; 14 — deep muscles of shank caudal surface.

медиальной поверхности проксимального отдела большеберцовой кости, предварительно срастаясь с сухожильным швом между порциями предыдущего мускула и с поверхностным апоневрозом промежуточной порции икроножного мускула. Типичен в пределах отряда.

16. *M. caudoiliofemoralis* (рис. 5, 7), как у подавляющего большинства курообразных, состоит из двух порций: *pars iliofemoralis* (а) и *pars caudofemoralis* (б). Обе порции продольноволокнистые. Первая начинается мышечно от вентрального края каудальной половины седалищной кости и дорсолатерального отростка, оканчивается мышечно и сухожильно на латеральной поверхности бедра вместе со второй порцией. В средней части брюшка

сухожильная вставка очень незначительных размеров (подобно мускулу остальных фазановых и цесарки). Вторая порция начинается узким мышечным пучком от апоневроза, сращённого с вентральной поверхностью последнего свободного позвонка и пигостиля. Оканчивается дистально сухожилием на латеральной стороне бедра. Сращение порций незначительное, что объединяет аргуса с другими фазановыми и цесаркой. Типичен для этой группы (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

17. *M. ischiofemoralis* (рис. 5, 7) занимает большую часть седалищной кости, начинаясь от её латеральной поверхности мышечными волокнами, которые идут к латеральному апоневрозу (одноперистая структура). Последний формирует дистальное сухожилие,

которое оканчивается на латеральной поверхности бедра чуть дистальнее трохантера. Подобен мускулу фазановых.

18. *M. obturatorius lateralis* (рис. 7) представлен коротким мышечным тяжем на латеральной поверхности таза, который идёт от краниальной и краниоventральной границ запирающего отверстия к латеральной поверхности трохантера бедра. Подобен таковому у исследованных нами курообразных (Богданович, 1997). Хотя в литературе предлагается разделение мускула на две или даже три порции, мы следуем его описанию как единого мускула (Зиновьев, 2010). Прикрепление части волокон к конечному сухожилию медиального одноимённого мускула позволяет условно выделить две порции.

19. *M. obturatorius medialis* (рис. 8) — мощный мускул типичной для куриных в целом треугольной формы. Волокна начинаются от медиальной поверхности седалищной кости, части мембраны *foramen ischiopubica*. У *Rheinardia* наиболее дорсальные мышечные пучки начинаются также от части подвздошной кости подобно тому, как этот мускул начинается у цесарки и *Alectoris*, *Perdix*, *Phasianus* из фазановых (Богданович, 1997). Наружный апоневроз образует утолщённые сухожильные септы, которые внедряются в толщу брюшка. У *Rheinardia* таких септ две, и строение мускула в дистальной половине можно определить как трёхперистое, наиболее близкое к таковому у *Perdix*.

20. *M. puboischiofemorale* (рис. 6–8) состоит из типичных двух порций: *p. lateralis* (а) и *p. medialis* (б). Медиальная порция начинается мышечно и плотным апоневрозом (в каудальной половине) от лобковой кости. Под небольшим углом волокна идут к медиокаудальной поверхности бедра, прикрепляясь к ней на протяжении дистальной более половины её длины. Типична для фазановых (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

Латеральная порция продольноволокнистая, начинается дорсальнее предыдущей от вентрального края седалищной кости и части мембраны *fen. ischiopubica*. Прикрепляется к бедренной кости, прилегая к предыдущей порции, лишь незначительно уступая ей в дистальной половине, что характерно для всех исследованных фазановых.

21. *M. tibialis cranialis* (рис. 9, 10) состоит из двух головок: бедренной (*caput femorale*)

и тибиятарзальной (*caput tibiale*). Бедренная (21а) одноперистая, начинается узким шнуровидным сухожилием от латерального мыщелка бедра; тибиятарзальная (также одноперистая) — от латеральной поверхности *crista cnemialis lateralis*, межгребневого пространства и *crista cnemialis cranialis* мышечно и поверхностным апоневрозом. В дистальной трети головки сливаются, образуя двухперистое брюшко, содержащее узкий сесамоид, который продолжается в дистальное сухожилие. Последнее проходит под связкой на краниальной поверхности дистального отдела тибиятарзуса и крепится на краниальной поверхности цевки. Типичен для фазановых и цесарки (Богданович, 1997).

22. *M. extensor digitorum longus* (рис. 9) — двухперистый, лежит под предыдущим мускулом на краниальной поверхности тибиятарзуса, начинаясь от кости мышечно, начиная от *sulcus intercrystalis*. Дистальное сухожилие проходит под поперечной связкой, затем сквозь костный канал, пересекает интертарзальный сустав и выходит на медиальную половину дорсальной поверхности цевки и разделяется на ветви к II–IV пальцам. Конечное прикрепление к когтевым фалангам с промежуточными прикреплениями к более проксимальным. Типичен для фазановых и большинства куриных (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

23. *M. fibularis (peroneus) longus* (рис. 4, 9, 10) — одноперистый мускул краниолатеральной поверхности голени. Начало обширное — мощным медиальным апоневрозом (общим с *m. tibialis cranialis* и *m. extensor digitorum longus*) от краниального края латеральной поверхности краниального кнемиального гребня и *crista patellaris*; узким пучком — от дистальной части *lig. patellae*. Чуть проксимальнее мыщелков голени дистальное сухожилие отдаёт широкую короткую ветвь, сращённую с тибияльным хрящом. Основное сухожилие следует дистально по латеральной поверхности интертарзального сустава и срастается с сухожилием прободённого сгибателя III пальца. Подобен мускулу фазановых и цесарки.

24. *M. fibularis (peroneus) brevis* (рис. 10) — двухперистый веретеновидный мускул латеральной поверхности голени (её дистальной половины). Начинается мышечно от краниолатеральной поверхности *tibia* (кра-

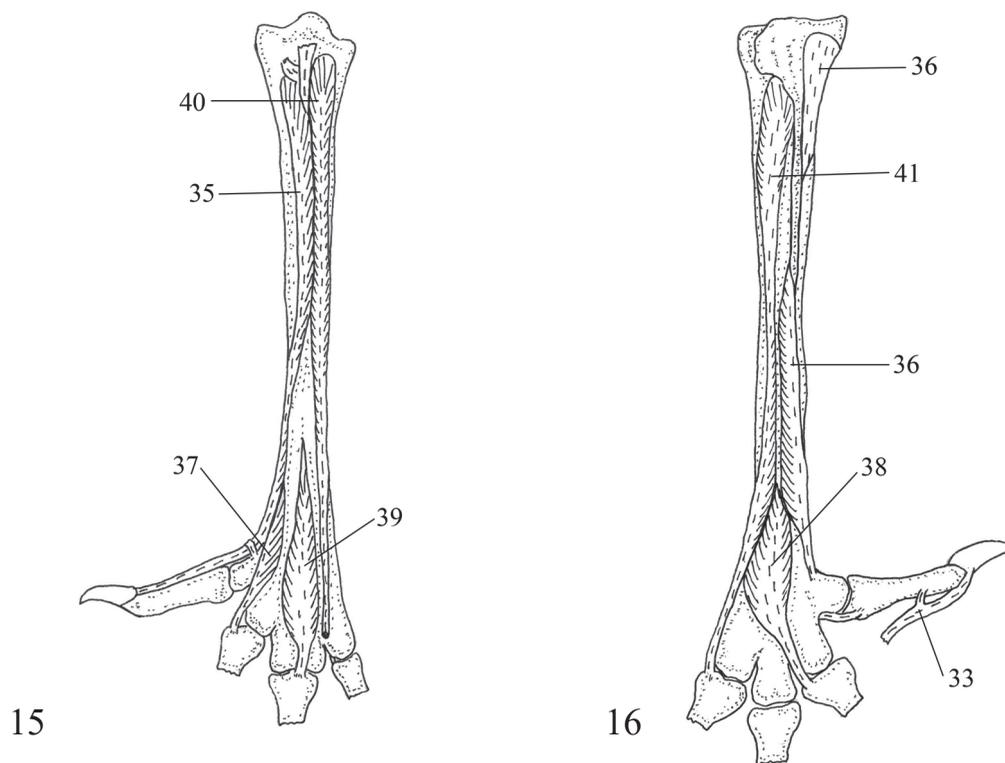


Рис. 15–16. Мышцы цевки *Rheinardia ocellata*: 15 — мышцы краниальной поверхности; 16 — мышцы каудальной поверхности.

Figs 15–16. Muscles of tarsometatarsus of *Rheinardia ocellata*: 15 — muscles of cranial surface; 16 — muscles of caudal surface.

ниолатеральная перистость) и апоневрозом от краниолатеральной и латеральной поверхностей *fibula* (каудолатеральная перистость). Дистальное сухожилие проходит под поперечной связкой на краниолатеральном крае дистального отдела *tibia*, пересекает интертарзальный сустав по его латеральной поверхности и срастается с проксимальным краем латерального гипотарзального гребня. Топография и структура подобны таковым исследованных фазановых (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

25. *M. gastrocnemius* (рис. 4–6, 9) состоит из типичных для курообразных трёх головок.

а. Латеральная (*pars lateralis*) начинается мощным коротким сухожилием от *tuberculum m. gastrocnemius lateralis* в основании латерального мышечка бедра.

б. Наименьшая промежуточная головка (*pars intermedia*) одноперистая, начинается мышечно от подколенной ямки и медиальным апоневрозом от основания медиального мышечка бедра. Латеральным апоневрозом головка сращена с сухожильным швом между тазовой и добавочной порциями *m. fl. cruris lateralis*.

в. Медиальная (*pars medialis*) — мощная одноперистая головка, в проксимальной части выходит на краниальную и краниолатеральную поверхности коленного сустава, начинаясь мышечно от пателлярного сухожилия и апоневрозом от медиальной поверхности краниального кнемиального гребня. При слиянии головок поверхностные апоневрозы образуют общее дистальное сухожилие, которое уплощается и расширяется, покрывая каудальную поверхность тиббиального хряща, частично срастается с проксимальным краем гипотарзуса и следует дистально, охватывая сильно истончённым сухожильным листом сухожилия пальцевых сгибателей с плантарной стороны. В целом мускул типичен для курообразных, включая наличие сесамоида в дистальном сухожилии, по степени развития подобен мускулу фазановых и цесарки (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

26. *M. plantaris* (рис. 9, 11) — небольшой веретеновидный мускул каудомедиальной поверхности голени, занимает проксимальную примерно треть её длины. Мышечные пучки начинаются от каудомедиальной поверхности проксимального конца тиббиотар-

зуса, идут к поверхностному апоневрозу (одноперистая структура), который переходит в дистальное сухожилие, прикрепляющееся к проксимальному краю тиббиального хряща. Типичен для всех исследованных курообразных птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

27. *M. popliteus* (рис. 14) — маленький мускул, близкой к треугольной формы, лежит на каудальной поверхности проксимального отдела голени, соединяет головку *fibula* с *tibia*. Одноперистая структура мускула *Rheinardia* сходна с таковой *Perdix*, у других фазановых она сложнее (Богданович, 1997). В остальном достаточно типичен (Зиновьев, 2010).

28. *M. flexor perforans et perforatus digiti II* (рис. 4, 5, 9–11) — небольшой одноперистый мускул каудолатеральной поверхности голени. Наиболее проксимальные пучки начинаются от суставной капсулы на латеральной поверхности коленного сустава. Дистальнее мышечные пучки сращены с *m. flexor perforans et perforatus digiti III* и имеют также начало узким апоневрозом от *crista patellaris*. Только по наличию последнего можно говорить о второй головке мускула, которая хорошо выражена у большинства фазановых и отсутствует, например, у цесарки (Богданович, 1997). В отличие от других фазановых и курообразных в целом, дистальное сухожилие у *Rheinardia* очень слабо дифференцировано на ветви прикрепления, но крепится типично — к латеральной и медиальной сторонам пароксимального края второй фаланги II пальца. Предварительно прободается сухожилием длинного сгибателя пальцев.

29. *M. flexor perforans et perforatus digiti III* (рис. 4, 5, 10) — двухперистый мускул латеральной поверхности голени. Проксимальные мышечные пучки берут начало от дистального отдела краниолатеральной поверхности *lig. patellae*, каудальные — от апоневроза, общего для каудолатеральной головки прободающего и прободённого сгибателя IV пальца и медиальной головки одноимённого сгибателя II пальца; краниальные — от апоневроза, который начинается от латерального кнемиального гребня сухожилием, общим с латеральной головкой прободающего и прободённого сгибателя II пальца. Мощное начало от пателлярного сухожилия объединяет *Rheinardia* с другими фазановыми и цесаркой (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010). Дистальное сухожилие на

тибиальном хряще прободает сухожилие *m. flexor perforatus digiti III*, с которым дистальнее соединяется посредством *vinculum tendinum flexorum*. Прикрепляется типично, равноценными латеральной и медиальной ветвями к соответствующим краям второй и третьей фаланг. Каждая из этих ветвей имеет короткие веточки к латеральному и медиальному краям плантарной поверхности второй фаланги.

30. *M. flexor perforatus digiti II* (рис. 13) расположен на каудальной поверхности голени, непосредственно налегая на длинный сгибатель пальцев. Представлен в основном единым двухперистым брюшком, однако по местам проксимальной фиксации можно определить три головки. Медиальная начинается плоским сухожилием от латеральной части *fossa poplitea* и отделена сухожилием и сухожильной петлёй *m. iliofibularis* от каудальной, которая начинается от латерального мышечка бедра и тиббиальной ветви указанной петли. Латеральная из головок определяется лишь началом от головки *fibula* и сухожилия *m. ambiens*. У изученных фазановых этот мускул достаточно однообразен, как и его прикрепление к проксимальной фаланге II пальца с предварительным прободением сухожилиями *m. flexor perforans et perforatus digiti II* и *m. flexor hallucis longus* (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

31. *M. flexor perforatus digiti III* (рис. 4, 10, 11, 12) состоит из двух головок с полностью обособленными одноперистыми брюшками. Более мощная медиальная головка расположена на каудомедиальной поверхности голени, начинается апоневрозом от медиальной части подколенной ямки. Более короткая краниолатеральная головка расположена дистальнее, начинается плотным сухожилием, общим для короткой головки прободённого сгибателя IV пальца. На уровне примерно 1/3 длины цевки сухожилие сращено с более длинной из ветвей дистального сухожилия *m. fibularis longus*, а несколько дистальнее соединяется посредством *vinculum* с сухожилием прободающего и прободённого сгибателя III пальца. Указанные характеристики мускула *Rheinardia* сходны с таковыми других курообразных (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010). Особенность дистального сухожилия мускула *Rheinardia* — его слабо выраженное разделение на типичные в целом медиальную

и краниальную ветви прикрепления к плантарной поверхности второй фаланги.

32. *M. flexor perforatus digiti IV* (рис. 9–12) состоит из трёх достаточно типичных одноперистых головок в проксимальных отделах (Богданович, 1997), хотя описывается также, как состоящий из двух головок — проксимальной и дистальной (Зиновьев, 2010). Короткая краниолатеральная (или дистальная) головка начинается от латеральной поверхности головки *fibula* плотным сухожилием, которое принимает сухожилие *m. ambiens* и служит местом отхождения короткой головки *m. flexor perforatus digiti II*. Более проксимальными определяются каудолатеральная (широким сухожилием от латерального мышелка бедра и тиббиальной ветви петли *m. iliofibularis*) и каудомедиальная — мышечно от средней части *fossa poplitea* и сухожилием (общим с медиальной головкой *m. flexor perforatus digiti III*) от медиальной её части, прилегающей к медиальному мышелку бедра. При общем сходстве с фазановыми мускул изученного экземпляра *Rheinardia* отличает наименее обособленные головки и наиболее выраженное сращение с прилегающими мышцами. Дистальное сухожилие отдаёт латеральную и медиальную ветви к соответствующим сторонам проксимального края второй фаланги, затем раздваивается (прободаясь сухожилием длинного сгибателя пальцев) на латеральную и медиальную и на ветви к третьей и четвёртой фалангам, соответственно. Сухожилие у *Rheinardia* не имеет дополнительных веточек в отличие от большинства фазановых (Богданович, 1997), сохраняя при этом типичную схему дистального прикрепления.

33. *M. flexor hallucis longus* (рис. 11, 13, 16) — небольшой одноперистый мускул проксимальной половины голени (каудальной её поверхности). Мышечно-сухожильное начало от подколенной ямки и латерального мышелка бедренной кости, соединение дистального сухожилия с таковым длинного сгибателя пальцев посредством *vinculum* и дистальное прикрепление к плантарной поверхности когтевой фаланги первого пальца типичны для курообразных в целом (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010). Особенность мускула *Rheinardia* — практически не выраженное истончение сухожилия мускула дистальнее указанного соединения.

34. *M. flexor digitorum longus* (рис. 13, 14) — наиболее глубокий мускул каудальной поверхности голени. Имеет двухперистое мышечное брюшко, которое в проксимальном отделе разделено на три головки подобно мускулу большинства фазановых: латеральная начинается от каудальной поверхности *fibula*, каудальная или средняя — от каудальной поверхности головки малоберцовой кости, медиальная — от каудальной поверхности *tibia*. Дистальное сухожилие содержит хорошо развитый сесамоид до уровня метатарзо-фаланговых суставов, где делится на три ветви к когтевым фалангам II–IV пальцев с типичными для большинства фазановых ветвями к более проксимальным фалангам.

35. *M. extensor hallucis longus* (рис. 15) представлен двумя одноперистыми порциями: от дорсальной поверхности более половины длины цевки (проксимальная порция) и от её медиальной поверхности (более короткая медиальная). При отмеченной вариативности в числе и распространении порций (Зиновьев, 2010) этот мускул сближает *Rheinardia* с *Perdix* и *Francolinus*; у других представителей семейства дистальная порция отсутствует (Богданович, 1997). Дистальное сухожилие проходит под сухожильной петлёй на метатарзалии первого пальца и крепится на дорсальной поверхности основания его когтевой фаланги, что вполне типично. В месте прохождения под сухожильной петлёй на дистальном сухожилии мускула отмечен очень небольшой пучок мышечных волокон, что можно рассматривать одним из вариантов отмеченной богатой изменчивости комплекса *m. flexor hallucis longus* — *m. hallucis brevis* (Зиновьев, 2010).

36. *M. flexor hallucis brevis* (рис. 16) — одноперистый мускул медиальной половины плантарной поверхности цевки, типичный для курообразных в целом по топографии, строению и прикреплению дистального сухожилия к плантарной поверхности основной фаланги первого пальца.

37. *M. abductor digiti II* (рис. 15) — типичный для отряда в целом одноперистый мускул на медиальной поверхности цевки (её дистальной трети) с прикреплением сухожилия на медиальной поверхности проксимального конца основной фаланги II пальца.

38. *M. adductor digiti II* (рис. 16) расположен на плантарной поверхности цевки (в

средней трети её длины), по степени развития и структуре подобен предыдущему мускулу, дистально прикрепляется к латеральной поверхности основания основной фаланги II пальца, что типично для большинства курообразных (кроме тетеревиных) в целом (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

39. *M. extensor proprius (brevis) digiti III* (рис. 15) — небольшой одноперистый мускул дистального отдела цевки (её дорсальной поверхности). Дистальное сухожилие проходит через метатарзальный блок III пальца и сростается с дорсальной поверхностью проксимального конца основной фаланги III пальца подобно мускулу курообразных в целом (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010).

40. *M. extensor brevis digiti IV* (рис. 15) расположен на латеральной половине дорсальной поверхности цевки и граничит медиальным краем с *m. extensor hallucis longus*. Структура мускула сходна с таковой предыдущего. Дистальное сухожилие проходит сквозь отверстие между III и IV блоками (*foramen vasculare distale*) и прикрепляется к медиоплантарной поверхности проксимального конца основной фаланги IV пальца. Подобен мускулу других фазановых.

41. *M. abductor digiti IV* (рис. 16) занимает латеральную половину плантарной поверхности цевки, начинаясь мышечно от латеральной парагипотарзальной ямки и от поверхности цевки почти по всей длине брюшка. Длина его достигает у *Rheinardia* 7/8 длины цевки, т.е. максимальной для исследованных фазановых (Богданович, 1997). Прикрепляется типично — к латеральной половине проксимального конца основной фаланги.

42. *M. adductor digiti IV* у исследованного *Rheinardia* нами не обнаружен.

### Заключение

Большинство морфологических черт скелета аппарата наземной локомоции исследованного нами *Rheinardia ocellata* подобны таковым других представителей фазановых. При этом их сочетание делает таз данного вида достаточно своеобразным, что на уровне родов характерно для всех изученных нами птиц. Исключение составляет наличие отверстия в проксимальной части бедренной

кости *Rheinardia*, не обнаруженного у других исследованных представителей.

На фоне общего подобия мышечной системы хохлатого аргуса таковой других фазановых ряд признаков отличают указанный вид от изученных представителей семейства, и они могут быть определены как видоспецифичные, а при условии монотипичности рода — как родоспецифичные. К ним относятся: наименее выраженное утолщение каудальной части *m. iliotibialis lateralis* по отношению к краниальной; наименее дифференцированный *m. iliotrochantericus cranialis*; практически не выраженная короткая головка *m. flexor perforatus et perforans dig. II*; менее выраженная дифференциация (а именно — разделение на типичные для других фазановых веточки) терминальных сухожилий *mm. flexor perforati dig. II, III et IV* на соответствующих пальцах; сохранение толщины дистального сухожилия *m. flexor hallucis longus* дистальнее его соединения с сухожилием *m. flexor digitorum longus*.

Кроме того, у изученного представителя *Rheinardia* отмечены признаки, которые сближают его с родом *Perdix*: наибольшая среди фазановых область отхождения от бедра *m. femorotibialis externus*, внутренняя архитектура *m. obturatorius medialis*, одноперистая структура *m. popliteus* (у других фазановых она сложнее) и наличие двух головок *m. extensor hallucis longus* (у других одна). По данным кладистического анализа указанные роды не являются близкородственными: *Rheinardia* не входит в состав *Perdicini* (Dyke et al., 2003). Поэтому указанное выше сходство в миологии может иметь конвергентный характер.

Небольшое число миологических признаков, которые сближают *Rheinardia* с *Numida*, относятся к общим для *Phasianidae* в целом. Таким образом, сходство, объединяющее только эти два рода, ограничено упомянутой выше особенностью строения челюстного аппарата (Дзержинский, 1994).

### Благодарности

Автор искренне признателен Л.П. Корзуну за участие в подготовке данной публикации, весьма ценное как для статьи, так и для самого автора.

## Литература

- Богданович И.А. 1997. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика. — Вестн. зоологии, отд. вып. № 3: 1–152.
- Дзержинский Ф.Я. 1994. Особенности трофической адаптации хохлатого аргуса *Rheinardia ocellata* из Южного Вьетнама в свете морфологии челюстного аппарата. — Биология, экология, биотехнология и почвоведение. М., с. 92–105.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М., 285 с.
- Dyke G.J., Gulas B.E., Crowe T.M. 2003. Suprageneric relationships of galliform birds (Aves, Galliformes): a cladistic analysis of morphological characters. — Zoological Journal of the Linnean Society, 137 (2): 224–244.
- Nomina Anatomica Avium. 1979. London, Acad. Press, 637 p.

## APPARATUS OF BIPEDAL LOCOMOTION OF CRESTED ARGUS (*RHEINARDIA OCELLATA*, PHASIANIDAE, GALLIFORMES): SKELETOMUSCLE SYSTEM AND COMPARATIVE ANATOMY

I.A. Bogdanovich

Department of Evolutional Morphology, Schmalhausen Institute of Zoology, B. Khmel'nitskogo Str., 15, Kyiv, 01601, Ukraine; email: bogdanovich55@gmail.com

### Summary

The skeleton and muscles of the apparatus of bipedal locomotion of Crested Argus (*Rheinardia ocellata*) are described to compare them with those of pheasants and Guinea Fowl. General galliform morphological features are combined with peculiarities, characteristic solely to *Rheinardia*. Certain myological features of *Rheinardia* resemble similar features in *Perdix*. Few features, common to *Rheinardia* and *Numida*, are characteristic to the entire family Phasianidae.

Поступила в редакцию 11 марта 2016 г.