

ISSN 0084-5604
ISBN 966-02-0212-1

Вестник зоологии

*Vestnik
zoologii*

Supplement

И. А. Богданович

АППАРАТ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ
ТЕТЕРЕВИНЫХ
(TETRAONIDAE, GALLIFORMES)
И ДРУГИХ КУРООБРАЗНЫХ.
МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА

№ 3

Отдельный
Выпуск

1997

Вестник зоологии

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ ИМЕНИ И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНЫ
ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД
КИЕВ



СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОЧЕРК СОСТОЯНИЯ ИЗУЧЕННОСТИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ПТИЦ	4
ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИИ СКЕЛЕТНОЙ И МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ ПТИЦ	4
МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД В ИЗУЧЕНИИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ПТИЦ.....	6
НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА МЛЕКОПИТАЮЩИХ	10
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ	12
ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ПТИЦ.....	14
1. СКЕЛЕТ	14
2. МУСКУЛАТУРА	29
ГЛАВА IV. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ.....	70
ГЛАВА V. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ИССЛЕДОВАННЫХ СЕМЕЙСТВ....	88
ГЛАВА VI. МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОТДЕЛЬНЫХ РОДОВ И ВИДОВ ТЕТЕРЕВИНЫХ.....	97
ГЛАВА VII. АДАПТИВНАЯ СУЩНОСТЬ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ	107
ЛИТЕРАТУРА.....	110
УКАЗАТЕЛЬ ОБОЗНАЧЕНИЙ, ПРИНЯТЫХ В ТЕКСТЕ	118

УДК 591.471.35+591.473.31:598.2

АППАРАТ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ТЕТЕРЕВИННЫХ (TETRAONIDAE, GALLIFORMES) И ДРУГИХ КУРООБРАЗНЫХ. МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА / И. А. Богданович — Вестн. зоологии. — 1997. — Отд. выпуск №3. — 152 с. — Илл. 127 — Табл. 14 — Библ. 284 назв.

Согласно требований морфобиологического метода, проведено комплексное исследование аппарат наземной локомоции тетеревиновых в сравнении с таковыми других курообразных и птиц некоторых других отрядов. Функциональный анализ включал электромиографию и скоростную киносъемку. Показано, что тетеревиновые обладают своеобразным в пределах отряда комплексом признаков тазовой конечности. Наличие относительно широкого и низкого таза, короткой конечности, слабой мускулатуры с длинными мышечными брюшками и частично окостеневшими сухожилиями несколько ограничивают возможности быстрого и маневренного передвижения по земле, но оказывают адаптивными в отношении передвижения в кронах деревьев. В пределах такого морфотипа отмечены особенности, облегчающие наземное передвижение. К ним относятся значительная скрученность бедра и цевки, позволяющие приблизить опорную стопу к проекции центра тяжести тела для сохранения равновесия в фазу опоры на одну конечность, сильное развитие метатарзального мышица и некоторые другие. Подобная комбинация признаков определяет своеобразный универсализм тазовой конечности тетеревиновых в целом, однако проявляется по-разному у представителей отдельных родов и видов.

Ключевые слова: локомоторный аппарат, функция, адаптация, тетеревинные.

АПАРАТ НАЗЕМНОЇ ЛОКОМОЦІЇ ТЕТЕРЕВИННИХ (TETRAONIDAE, GALLIFORMES) ТА ДЕЯКИХ КУРОПОДІБНИХ. МОРФО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА / І. О. Богданович — Вістн. зоології. — 1997. — Окр. выпуск № 3. — 152 с. — Іл. 127 — Табл. 14 — Бібл. 284 назв.

Згідно з програмою морфобіологічного методу, проведено дослідження апарату наземної локомоції тетеревинних в порівнянні з таким інших куроподібних та птахів деяких інших рядів. Для функціонального аналізу здійснено реєстрацію біоелектричної активності м'язів одночасно із швидкісною кінозйомкою. Встановлено, що тетеревини мають своєрідні в межах ряду комплекс ознак скелету та мускулатури тазової кінцівки. Наявність відносно широкого та низького тазу, короткої кінцівки, слабкої мускулатури з довгими м'язевими частинами та частково окостенілими сухожилками дещо обмежують можливості швидкого та маневреного пересування по землі, виявляються адаптивними щодо пересування в кронах дерев. В межах такого морфотипу відмічені особливості, що полегшують наземну локомоцію. Це значна скрученість стегна та цівки, яка дозволяє наблизити опорну стопу до проекції центра ваги тіла для збереження рівноваги в фазу опори на одну кінцівку, сильний розвиток метатарзального м'якуша і деякі інші. Подібна комбінація ознак визначає своєрідний функціональний универсалізм тазової кінцівки тетеревинних у цілому, але проявляється по-різному у представників окремих родів.

Ключові слова: локомоторний апарат, функція, адаптація, тетеревині.

TERRESTRIAL LOCOMOTION APPARATUS OF TETRAONIDAE AND OTHER GALLIFORMES. MORPHO-ECOLOGIC CHARACTER / Bogdanovich I. A. — Vestnik zoologii. — 1997. — Suppl. N 3. — 152 pp. — Pict. 127 — Tabl. 14 — Bibl. 284.

The gross morphology of the skeletal and muscular system of the hind limbs of all Tetraonidae genera was compared with that of other galliform and some other birds. Muscle activity was monitored by electromyography and cinematography, emphasizing also the feeding behaviour. The tetraonids show a complex of peculiar features, including a particular wide and low pelvis, short legs, weak pelvic muscles, long muscular bellies and short tendons etc. Such features indicate that tetraonids are the galliforms with least cursorial adaptation. But the same features may be considered as adaptive with respect to the ability of tetraonids to move on branches while foraging. Other morphological patterns facilitate terrestrial locomotion in most tetraonids. The well developed bending capacity of the femoral and tarsometatarsal joints allow the supporting foot to remain under the center of gravity and maintain balance during the supportive phase of locomotion; heavy foot pads passively dampen some reaction forces. The combination of these and some other morphological patterns allow tetraonids to be equally effective for both arboreal and terrestrial feeding. Use of biomorphologic method (comparative morphology, functional analysis and comparative ecology) allow some taxonomic and phylogenetic suppositions.

Ключові слова: локомоторний апарат, функція, адаптація, тетраоніди.

Комп'ютерна верстка А.В. Сенатос

Подп. в печ.	Усл. печ. л.	Формат 70×108/16 Тираж 500 экз.	Заказ	Бум. офс. №1 Офс. печ.
--------------	--------------	------------------------------------	-------	---------------------------

УДК 591.471.35+591.473.31:598.2

И. А. Богданович

АППАРАТ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ТЕТЕРЕВИНЫХ И ДРУГИХ КУРООБРАЗНЫХ. МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ВВЕДЕНИЕ

Для орнитологических исследований последних десятилетий, считает Э.Майр, характерно широкое дополнение прямых описаний причинным анализом (Mayr, 1989). Именно по пути дополнения сравнительно-анатомических описаний, ограниченных в лучшем случае вопросами взаимодействия структур с требованиями внешней среды, полноценным изучением экологии, этологии и данными экспериментальной функциональной морфологии, произошел переход от биологической анатомии к экоморфологии (Воск, 1990). Указанные компоненты, по мнению автора, составляют основу современной эволюционной морфологии, способной решать такие основные задачи как оценка адаптивности морфологических структур, объяснение эволюционной истории признаков и групп организмов, познание разнообразия в пределах таксономических групп, изучение адаптаций. Сказанное подтверждает перспективность избранного нами морфобиологического метода исследования, программа и обоснование возможностей которого изложены впервые в работах К.А.Юдина (1957, 1970, 1974) и получившего дальнейшее теоретическое развитие в работах других авторов (Дементьев, 1965; Ильинчев, 1965; Дзержинский, 1977, 1981; Гамбарян, 1979; Кокшайский, 1980; Соколов, Воробьева, 1982).

Основой метода является понимание филогенеза как процесса смены адаптаций, что позволяет использовать полученные данные для достаточно достоверной реконструкции этапов филогенеза на базе изучения рецентных видов. Последнее особенно важно для птиц учитывая бедность палеонтологического материала. Необходимыми компонентами комплексного морфобиологического исследования служат широкое сравнительно-анатомическое изучение, морфофункциональный и сравнительно-экологический анализ. Широкий сравнительный материал позволяет не только установить морфобиологическую специфику исследуемых таксонов, но и проверить правильность определения функционального значения анатомических особенностей при сравнении с конвергентными и параллельными формами за пределами изучаемой группы. Разрешающая способность обсуждаемого метода на примере птиц была неоднократно показана работами Е.В.Козловой (1946), Б.Г.Штегмана (1950, 1952, 1954), К.А.Юдина (1950, 1965, 1970), Ф.Я.Дзержинского (1972, 1980, 1982), Е.Н.Курочкина (1968), М.А.Кузьминой (1964, 1977), В.Ф.Сыча (1985) и других авторов.

Изучаемый нами аппарат наземной локомоции птиц вполне соответствует тем критериям, которые определены для объекта морфобиологического исследования (Юдин, 1957; Ильинчев, 1973; Дзержинский, 1982). Таз и тазовая конечность представляют собой систему с функционально взаимосвязанными компонентами с хорошо выраженным механическими функциями, доступными для понимания и изучения, и тесно связанными с особенностями экологии. На малочисленность работ, содержащих полноценный показ и обсуждение целостных функциональных систем, указывают как на одну из причин отставания морфологии от других биологических наук (Duncker, 1989). Значительный интерес к избранной системе оправдан хотя бы потому, что широкая адаптивная радиация птиц происходила в большой степени именно благодаря перестройкам тазовой конечности, обеспечивающей передвижение на земле и в кронах деревьев, в воде и под водой, удержание и первичную обработку пищи (Станчинский, 1927; Stolpe, 1932; Познанин, 1961; Курочкин, 1968 и др.).

Группа тетеревиных птиц, указанная в последнем полном списке птиц мира в ранге подсемейства (Howard, Moore, 1980), является, на наш взгляд, довольно удачной моделью для изучения ряда вопросов, возможность решения которых дает морфобиологический метод, по следующим соображениям. В процессе своего становления тетеревиные оказались объектом своеобразного естественного эксперимента, потребовавшего реализации ряда морфологических и экологических адаптаций, обеспечивающих возможность уникального для отряда курообразных оседлого обитания в условиях сплошного снежного покрова и низких температур зимнего периода Палеарктики. Вопросы эволюции, филогении и систематики тетеревиных решались в основном на основании особенностей экологии с привлечением лишь небольшого количества признаков в основном внешней морфологии (Yamashina, 1939; Степанян, 1962; Short, 1967). Только немногие авторы привлекали для этих целей сведения по частным вопросам морфологии таза и тазовой конечности (Hudson et al., 1959; Holmes, 1963; Holman, 1964). Наиболее всесторонние данные по группе тетеревиных птиц содержатся в работах Р.Л.Потапова (1970, 1978, 1981 и др.) и обобщены в самой полной на сегодня монографической сводке (Потапов, 1985). Однако ни в одной из перечисленных публикаций не рассматривается аппарат наземной локомоции в целом.

© И. А. БОГДАНОВИЧ, 1997

© ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА НАН УКРАИНЫ, 1997

Некоторые из упомянутых выше вопросов остаются не окончательно решенными. Иллюстрацией этому служит, например, разнотечение таксономического статуса тетеревиных, а также не вполне выясненные филогенетические взаимосвязи в пределах группы. Комплексное морфо-экологическое исследование аппарата наземной локомоции служит логическим дополнением проведенного ранее аналогичного изучения летательного аппарата тетеревиных и фазановых (Сыч, 1985) и позволяет не только приблизиться к разрешению этих вопросов, но и внести определенный вклад в познание общебиологических закономерностей эволюционного развития как процесса становления и смены адаптаций. Кроме того, актуальность и практическая ценность настоящей работы обусловлена еще и тем, что изучаемая группа птиц включает ценные промысловые виды, некоторые из которых до недавних пор составляли предмет экспорта, и представители которой служат одним из важных естественных кормов для наиболее ценных пушных зверей из семейств куньих и псовых (Потапов, 1981, 1985). Достижению полноценных результатов исследования немало способствовало наличие в литературе богатой и подробной информации по экологии тетеревиных, обобщенной в нескольких монографических изданиях (Снигиревский, 1946; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кириков, 1975; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985).

В соответствии с изложенными выше соображениями нами определены следующие задачи исследования: дать полное морфологическое описание скелетно-мышечной системы таза и свободной конечности тетеревиных с определением морфологической специфики таксона в пределах курообразных; провести функциональный анализ наиболее интересных особенностей морфологии; на основании полученных данных и данных сравнительной экологии установить морфоэкологическую специфику тетеревиных в целом и отдельных родов в частности; учитывая глубину морфологической и экологической специализации родов и видов тетеревиных, попытаться оценить их относительный возраст и филогенетические взаимосвязи.

В проведении исследования и обсуждении его результатов большую помощь советами и замечаниями оказали Е.Н.Курочкин, Ф.Я.Дзергинский, Р.Л.Потапов, В.Ф.Сыч, М.Ф.Ковтун, М.А.Воинственский. Выражаем искреннюю благодарность перечисленным коллегам и всем сотрудникам Отдела эволюционной морфологии позвоночных, где выполнена данная работа. Мы признательны орнитологам М.И.Головушкину, Н.Л.Клестову, Ю.В.Мищенко, А.И.Полуде за помощь оказанную в сборе материала, а также Н.В.Муравьевой за помощь в подготовке рукописи.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОЧЕРК СОСТОЯНИЯ ИЗУЧЕННОСТИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ПТИЦ

Исследование морфологии скелетной и мышечной систем тазовой конечности птиц

Начиная в основном со второй половины прошлого века появляется значительное количество работ содержащих описание морфологии тазовой конечности птиц, ее скелета (Кесслер, 1840; Langer, 1859; Coues, 1866; Schufeldt, 1882, 1901, 1909; Мензбир, 1885; Сушкин, 1902) и мускулатуры (Haughton, 1865, 1867; Gartod, 1873, 1874, 1875; Gadow, 1890; Gadow, Zelenka, 1891; Mitchel, 1894, 1913b др.). Большинство указанных работ носят преимущественно описательный характер и выполнены для целей систематики и филогении.

В ряде работ Р.Шуфельдта (1882 и др.) на основании посткраниальной остеологии устанавливаются вероятные филогенетические взаимосвязи ястребов, грифов, соколов, различных семейств куринных. В частности, сходные черты скелета (в том числе тазовой конечности), по мнению автора, сближают куринных (более всего тетеревиных) с голубями, с одной стороны, и с куликами, с другой. Отмечается тесная связь между индейками и фазановыми, последние при этом рассматриваются в составе двух самостоятельных семейств (*Phasianinae* и *Perdicinae*). Краксы определяются в качестве связующего звена между курами и паламедеями.

Специфика строения скелетных элементов тазовой конечности птиц в связи со способностью передвигаться в воде и под водой отмечена в работе М.Мензбира (1885). Особого внимания здесь заслуживают пропорции таза, характерные для плавающих и ныряющих птиц.

Исследование скелета дневных хищников позволило П.П.Сушкину (1902) оформить систему данного семейства, весьма удачную, как указывалось позднее (Юдин, 1983).

В приведенных выше работах С.Хогтона (1865, 1867) дано описание мышечной системы и связок суставов тазовой конечности бескилевых.

На основании наличия или отсутствия некоторых (наиболее вариабельных) мышц тазовой конечности А.Гаррод (1874) составил мускульную формулу ноги птиц. В каждом случае отсутствию мускула придавался обязательный филогенетический смысл. Несмотря на неоднократное дополнение формулы (Hudson, 1937; Hudson et al., 1959; George, Berger, 1966), не вызывает сомнения ее формальный характер, ограничивающий ее применение лишь в качестве дополнительной характеристики того или иного таксона.

Лишь немногие из перечисленных работ содержат элементы функционального или экологоморфологического анализа. Этим отличается, например, исследование К.Ф.Кесслера (1840), основой которого, несмотря на изначальную привязку к систематическим группам, является взаимосвязь особенностей скелета конечностей с ее функциональными направлениями у экологически разноплановых групп. Очевидно, эту работу можно считать одной из первых в ряду исследований экологоморфологического характера. Здесь же следует отметить работу К.Лангера (Langer, 1859), впервые давшего функциональное толкование особенностям строения скелетных элементов, которые во многом обусловливают движение в суставах.

В дальнейшем изучение морфологии тазовой конечности птиц можно проследить по двум основным направлениям: 1 — детальная описательная морфология, результаты которой непосредственно использовались для установления систематической (таксономической) принадлежности и/или филогенетических взаимосвязей без какого-либо качественного анализа особенностей — признаков; 2 — морффункциональный и морфобиологический анализ особенностей скелета и мускулатуры с целью выяснения механизмов адаптивных перестроек и филогенезов отдельных групп. К первой категории принадлежит весьма значительное количество работ выполненных на представителях отдельных таксонов: бескилевые (Судиловская, 1931), куриные и хищные (Hudson, 1937, 1948), воробы и голуби (Berlin, 1963), отдельные роды тетеревиных (Holmes, 1963), куриные в целом (Holman, 1964), киви (Berge, 1982), лысуха (Rosser, 1982), пингвины (Schreiweis, 1982), куриные и голубеобразные (Сыч, Богданович, 1983), утиные (Schulin, 1987), гоацин (Сыч, 1988).

Интересно отметить работу Дж.Холмана (1964), в которой содержится описание посткраниального скелета, в том числе таза и тазовой конечности, всех семейств курообразных. По отдельным скелетным элементам автор избирательно отмечает лишь определенные (немногочисленные) признаки без объяснения их филогенетической весомости в сравнении с другими особенностями. Тем не менее, группировка исследованных птиц по сходству некоторых из отмеченных признаков позволила автору не только построить систему отряда, но также выявить основные эволюционные тенденции и филогенетические взаимосвязи отдельных семейств.

Наиболее полной сводкой по миологии птиц различных отрядов является работа Дж.Джорджа и А.Бергера (George, Berger, 1966). Основой проведенных исследований служит классический сравнительно-морфологический метод, позволяющий определить специфику того или иного таксона. К категории преимущественно описательных можно также отнести ряд работ Дж.Хадсона с соавторами (Hudson, Lanzillotti, Edwards, 1959; Hudson, Parker, Berge, Lanzillotti, 1966), хотя здесь авторами применен количественный анализ особенностей мускулатуры методом "нумерической таксономии" (Sokal, Sneath, 1963; Sokal, 1966). Несмотря на несомненно богатый материал, ценность этих работ сравнительно невелика из-за довольно схематичного описания мышечной системы. Однако главным недостатком исследования (собственно методической основы

анализа) является исходно принятая авторами равнозначность признаков, учитываемых только количественно. Полученные результаты, таким образом, регистрируют лишь формальные сходства — различия, которые не всегда объективно отражают степень родства. На неправомерность учета признаков без их качественной оценки указывали многие авторы (Stresemann, 1959; Курочкин, 1968; Юдин, 1974; Татаринов, 1984 и др.).

Сравнительно недавно появились работы, в которых результаты морфологических исследований трактуются согласно принципам кладистического метода, изложенных впервые в книге В.Хеннига (Hennig, 1966). Примерами использования указанного метода могут служить исследования филогении дятлообразных (Zswierczewski, Raikow, 1981; Simpson, Cracraft, 1981), ныряющих птиц (Cracraft, 1982), пеликанообразных (Cracraft, 1985). В отличие от предыдущего метода, кладистический анализ предусматривает классификацию признаков на предковые и производные (апо-морфные) и установление родства групп по общим производным (синапоморфным) признакам. При этом основными принципами построения филогенетических схем (кладограмм) являются, например, обязательная монофилия, дихотомическое ветвление филогенетических групп, исчезновение предковых таксонов и др., что само по себе делает весьма условными (хотя и удобными) полученные построения, не отражая объективно эволюционный процесс. Кроме того, использование морфологических особенностей для целей систематики и филогенетики в рамках кладистического метода ограничено ввиду отсутствия анализа биологического смысла регистрируемых преобразований. Подробный анализ рассматриваемого метода представлен в работе Л.П.Татаринова (1984), отметившего его преимущества и недостатки, а также принципиальное его отличие от морфобиологического метода исследования по К.А.Юдину (1957, 1978).

Значительно более успешными с точки зрения выхода в систематику, на наш взгляд, являются классические морфологические исследования мышечной системы тазовой конечности, выполненные с привлечением обширного сравнительного материала и позволившие уточнить систематическое положение в частности австралийского полулапчатого гуся (Schulin, 1987) и гоацина (Сыч, 1988).

Морфобиологический метод в изучении аппарата наземной локомоции птиц

Морфобиологический метод исследования, благодаря сочетанию сравнительно-анатомических, морфофункциональных и экологических характеристик изучаемых объектов, дает возможность оценить не только их систематическую принадлежность и степень родства (по глубине специфики и сходства—различия), но и адаптивный смысл морфологических перестроек, что делает его особенно перспективным (подробнее о морфобиологическом методе сказано во введении). Одним из первых и наиболее интересных примеров приложения комплексного морфобиологического метода к изучению тазовой конечности птиц (в более ранних работах присутствовали лишь отдельные элементы этого метода) является исследование М.Штольпе (Stolpe, 1932). Автор провел функциональный анализ практически всех элементов тазовой конечности птиц — представителей разных экологических групп (наземные, наземно-древесные, лазающие, водоплавающие) не останавливаясь на детальном описании особенностей топографии. Последнее в данном случае вполне правомерно если учесть разноплановость функциональных направлений конечности птиц указанных групп, обусловливающую наличие ярко выраженных специфических черт морфологии. Отдельные мышцы рассматриваются в соответствии с их основным действием на сустав, на основании чего выделяются функциональные группы. Оригинальным в работе является исследование движения в отдельных суставах, а также всей конечности как единой кинематической цепи. На основании теоретических и экспериментальных методов исследования

(маркировка отдельных точек на суставных поверхностях, определение осей вращения и др.) составлена классификация суставов (суставы вращения, скольжения, качения, смешанного типа). Впервые показан механизм пассивной ротации в коленном и интэртарзальном суставах, взаимосвязанной с особенностями суставного рельефа. Отмечено, что вращение в коленном суставе особенно важно для реализации разнообразных движений конечности и в большой степени обеспечивает повороты туловища птицы. Описаны способы достижения равновесия в фазе опоры птицы на одну конечность. Для оценки механического действия мышц автор учитывает не только особенности их топографии, но и моменты инерции скелетных элементов, рельеф суставных поверхностей, натяжение связок, функции менисков. Наибольшие морфологические различия в тазовых конечностях, выполняющих разные биологические роли (лазание, передвижение по земле, плавание, ныряние), отмечены для дистальных элементов, непосредственно контактирующих с субстратом.

Продолжением исследований морфобиологического уровня послужили статьи и монографии целого ряда авторов, в которых особенности морфологии таза и тазовой конечности рассматриваются в функциональном и экологическом аспектах. Часть работ этой категории преимущественно лишь фиксирует структурные различия у птиц разного образа жизни, функциональный компонент здесь ограничен, как правило, анализом пропорций звеньев и/или относительного веса (объема) мышц. Такова работа В.Энгельса (Engels, 1938б) по земляным кукушкам, Х.Фишера (Fisher, 1946) по американским грифам, А.Бергера (Berger, 1952, 1956) по кукушкам, О.Берлина (Berlin, 1962) по дневным хищным птицам, Т.Л.Бородулиной (1964) по лысухе, М.А.Кузьминой (1964, 1977) по тетеревиным и фазановым, Р.Райкова (Raikow, 1970) по утиным и др. Почти в каждой из перечисленных работ содержится вывод о том, что адаптация к наземному передвижению сопряжена у птиц с удлинением конечности, наиболее выраженным для дистальных отделов. Отмечено, что более широкое тело (определенное по расстоянию между acetabulum) характерно для менее подвижных на земле видов; удлинение седалищной кости и изгиб таза способствуют более эффективному отрыванию кусков мяса обеспечивая приближение вектора силы ретракторов к направлению желаемого действия; относительно высоким антитрохантером и укороченными брюшками мышц обладают более подвижные на земле виды; выделены группы мышц, изменение относительного объема которых более или менее связано с адаптацией к наземной локомоции (Fisher, 1946).

В работе А.Бергера (1952), наряду с некоторыми положениями и выводами сходными с таковыми Фишера, рассмотрены основные виды перемещений центра тяжести тела птицы при передвижении по земле (продольное перемещение, наклон, кручение) и механизмы балансировки этих перемещений, возможность add- и abduktion бедра, соотношение мышечных и сухожильных компонентов у древесных и бегающих кукушек.

Исследуя близкородственные виды пастушков, Т.Л.Бородулина (1946) отметила в частности, что у лысухи в пределах таза и тазовой конечности сочетаются признаки типичные для пастушков (как преимущественно наземных птиц) с таковыми плавающих и ныряющих видов других семейств. В сравнении с пастушком таз лысухи удлинен каудально, а лобковые кости сильно расходятся в стороны, цевка укорочена, но конечность в целом длиннее, чем у типичных водоплавающих и ныряющих видов, а мускулатура тазовой конечности почти достигает веса мускулатуры грудной.

Монография М.А.Кузьминой (1977) обобщает многолетние исследования автора (Кузьмина, 1955, 1962, 1964 и др.) и содержит эколого-морфологическую характеристику двух семейств куриных — тетеревиных и фазановых. Не рассматривая здесь специально экологическую часть работы, отметим лишь, что она представляет несомненно более полную и подробную сводку по отдельным родам и видам указанных семейств, чем морфологическая часть. Анализируются немногочисленные в целом особенности скелета и мускулатуры тазовой конечности, которые отражают адаптацию к преимущественно

ственno наземному (фазановые) или наземно-древесному (те-теревиные) обитанию. Так, более широкий и низкий таз тетеревиных связывается с необходимостью повышения устойчивости птицы при передвижении на ветвях, а также с большим объемом кишечника. Бедро тетеревиных более подвижно при отведении, бедренная кость менее изогнута, сильнее выражено расхождение пальцевых блоков цевки, укорочены скелетные элементы конечности. Изложенный ранее Б.К.Штегманом (1958) вывод о более мощном развитии гипотарзуса у дендрофильных видов автору подтвердить не удалось, хотя для представителей разных отрядов он вполне корректен (Богданович, 1985). Одним из основных выводов, касающихся мускулатуры тазовой конечности, является более сильное ее развитие у фазановых (по относительной массе) в сравнении с тетеревиными. К сожалению, функциональный анализ в рассматриваемой работе иногда основывается на некоторых исходно ошибочных посылках, таких как способность *pr.pectinealis* ограничивать отведение бедра в сторону, определение протракции (у автора — сгибания) бедра в качестве основной функции *mm.iliotrochanterici*, а сгибания голени как основной функции *m.iliofibularis* и *m.flexor cruris lateralis* и т.п. В результате исследования выделены пять экологических групп куриных фауны СССР: лесные тетеревиные, тетеревиные открытых ландшафтов, фазановые горных ландшафтов, фазановые густых зарослей и фазановые открытых ландшафтов.

Сопоставление особенностей морфологии скелета и мускулатуры тазовых конечностей представителей гусеобразных со спецификой использования конечностей при локомоции в воде позволило Р.Райкову (1970) определить основные адаптивные механизмы, сопутствующие становлению плавания и ныряния в этой группе птиц. Интересным кажется в частности анализ функционального значения удлиненного и сжатого с боков таза и связанных с этим особенностей функционирования мышц—ретракторов бедра.

Увеличение удельного веса функционального компонента отличает от предыдущих работ работы Т.В.Родионовой (1940) по куриным, Б.К.Штегмана (1958, 1960) по голубеобразным, З.Лео (Leo, 1959) по пастушкам, В.П.Усенко (1962, 1964, 1965) по дневным хищным и голенастым, Е.Н.Курочкина (1968, 1971) по водоплавающим, Е.А.Бельского (1988) по журавлям. Экологическая часть представлена здесь, как правило, наиболее характерными для рассматриваемых родов (семейств, отрядов) особенностями передвижения, добывания пищи и др. Сюда же можно отнести ряд наших работ (Богданович, 1984, 1986, 1991; Сыч, Богданович, 1989).

По результатам фотосъемки различных фаз ходьбы птиц Т.В.Родионова (1940) построила диаграмму движения конечности. Благодаря этому действие мышц на бедро, голень и цевку рассматривалось в связи с картиной перемещений этих элементов. Отдельные мышцы объединены в функциональные группы. Для оценки силы и скорости действия мышц учитывался их относительный вес, величина плеча, соотношение длин короткого и длинного рычагов. Последнее отношение является одной из важных характеристик, неоднократно обсуждаемой позднее (McConaill, 1946, 1949; Smith, Savage, 1956; Bock, 1968). Ограниченно исследованного автором материала (глу-харь, серая куропатка и домашняя курица) соответственно ограничила и возможные выводы.

В работах Б.К.Штегмана (1958, 1960), хотя и посвященных частным вопросам морфологии таза и тазовой конечности разноспециализированных голубей и рябков, содержится интересный анализ, например, строения дистального отдела цевки. Взаимное расположение пальцевых блоков взаимосвязано с ориентацией осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах и определяет движение пальцев. В случае значительной дивергенции блоков и указанных осей разгибание пальцев сочетается с пассивной абдукцией 2-го и 4-го пальцев, а сгибание — с их аддукцией. Это характерно для наземных птиц в отличие от древесных, у которых строение дистального отдела цевки обеспечивает постоянную взаимную ориентацию пальцев при их сгибании—разгибании, а именно расположение примерно в одной плоскости и параллельно друг

другу, что обеспечивает эффективное обхватывание ветвей различной толщины. Функциональный анализ особенностей скелета и мускулатуры позволил также автору определить некоторые компенсаторные механизмы, формирование которых обеспечило рябкам возможность исключительно наземного обитания на основе исходного для них голубиного морфологического облика. К таковым относится редукция первого пальца и укорочение остальных, уменьшение их подвижности, а также своеобразные топография и функция некоторых мышц области голени, увеличивающие ротацию в коленном и интэртарзальном суставах. Последнее обстоятельство важно для более полного совмещения опорной стопы с проекцией центра тяжести тела в фазу опоры, что делает передвижение по земле у рябков совершение, чем у голубей.

Биомеханический анализ движения конечности (регистрируемого с помощью киносъемки) отличающихся по образу жизни пастушков на суше и в воде проведен З.Лео (Leo, 1959). Главное внимание удалено особенностям движения в отдельных суставах, взаимосвязанных с особенностями их строения. Различная амплитуда движения связана с длиной шага, которая, с другой стороны, связана с силой развиваемой мышцами для перенесения центра тяжести. Структурными "ограничителями" движения в коленном суставе указаны величина и ориентация кнелиального гребня голени.

Е.Н.Курочкин (1968) провел морфо-функциональный анализ скелетно-мышечной системы на значительно более обширном материале (40 видов 11 отрядов птиц). С помощью киносъемки детально описаны отдельные фазы движения, скорость локомоции водоплавающих птиц, определена специфика движения конечности у разных видов этой группы и в сравнении с наземными птицами. Рассмотрены такие биомеханические характеристики как момент инерции тела находящегося в воде, момент действующих на него сил, вращающий момент и т.п. Установлено, что более сильное (относительное) развитие мускулатуры характерно для специализированных нырцов (поганки) или наземных видов (куриные, пастушки). Для отдельных мышц указывается не только основная, но и второстепенные функции. Оригинальным в работе является привлечение данных о микроструктуре мышц для функционального анализа. При составлении мускульной формулы ноги автор не только фиксирует отсутствие тех или иных мышц, но и дает функциональное объяснение этого отсутствия. Одним из основных в работе является вывод о том, что освоение птицами водной среды шло разными путями, отражение которых можно видеть в морфологических модификациях, прежде всего, мускулатуры тазовой конечности.

Исследование локомоторных адаптаций журавлей, включающее морфологию тазовой конечности, киносъемку наземного передвижения птиц, особенности экологии, позволило Е.А.Бельскому (1988) определить некоторые механизмы, позволяющие снизить энергоемкость локомоции, обусловленную значительной длиной конечностей.

Отдельного внимания заслуживают работы, выполненные на более ограниченном материале, но содержащие глубокий функциональный анализ морфологических структур и движения тазовой конечности птиц при наземной локомоции в целом. Таковы исследования Дж.Крэкрэфта (Cracraft, 1971), Р.Александера с соавторами (Clark, Alexander, 1975; Alexander et al., 1979; Hayes, Alexander, 1983), Р.Шулина (Schulin, 1982).

В работе Крэкрэфта (1971) приводится детальное описание скелета тазовой конечности голубя, топография и структура связок, суставных капсул и мышц. Функция отдельных мышц определяется на основании особенностей топографии, расположения мышечных пучков, соотношения быстрых (*twitch*) и тонических (*tonus*) волокон и с учетом результатов манипулирования на свежем (нефиксированном) материале, эксперимента с перерезкой сухожилий и литературных данных. Эффективность действия мышц определяется также в связи с величиной плеча приложения в разных фазах локомоции. Анализ движения отдельных элементов конечности проведен по результатам скоростной киносъемки и содержит данные по угловым перемещениям и угловым скоростям. Установлено в частности, что амплитуда движения в отдельных суставах не

коррелирует непосредственно со скоростью локомоции (медленная и умеренная ходьба, бег). Одним из главных выводов исследования является установление последовательности работы мышц при наземном передвижении. Полученные результаты автор рассматривает в качестве основы для последующих работ на широком сравнительном материале.

В упомянутых выше работах Р.Александера с соавторами установлена аллометрия скелетных элементов конечности у животных с разной массой тела, на основании определения центров масс костей делается вывод об увеличении моментов их инерции с удлинением. Анализ движения птиц по земле показал, что максимальная нагрузка на конечность достигается в середине периода опоры, когда и кинетическая и потенциальная энергия движущегося тела минимальны. Именно в этот момент происходит запасание эластической энергии в сухожилиях (если стопа не находится полностью на земле), величина которой пропорциональна силе развиваемой мускулом и удлинению сухожилия. Для оценки моментов вращения в суставах учитывалась сила мышц (по площади поперечного сечения), измерялась длина плеч.

На представителях семейства утиных Р.Шулин (1982) обсуждает механические характеристики мускулатуры на примере икроножного мускула. Показано, что для плавания необходимы длинные волокна обеспечивающие значительную амплитуду и скорость сокращения в ущерб силе. Наземное передвижение предъявляет обратные требования — укорочение волокон для увеличения физиологического поперечника, что дает выигрыш в силе за счет амплитуды и скорости сокращения. Указанные характеристики в сочетании с длиной рычага автор формулирует в качестве понятий, соответственно, малой и большой механической выгоды.

Подтоживая приведенный выше обзор, можно заключить, что лишь в небольшом количестве работ присутствует качественный (функциональный) анализ выявленных особенностей. В отношении исследуемых нами курообразных в целом и тетеревиных в частности список работ последней категории весьма незначителен. В то же время, необходимость функционального анализа целостных функциональных систем ("узлов") организма совершенно очевидна для понимания эволюционного процесса как процесса адаптивных перестроек (Юдин, 1957, 1974; Дементьев, 1965; Ильичев, 1965, 1973; Дзержинский, 1979, 1982; Иорданский, 1979; Кокшайский, 1979, 1980; Суханов, Гамбарян, 1979 и др.). Учитывая это обстоятельство, мы сочли необходимым изучение ряда работ, посвященных функциональному анализу структур не только тазовой конечности, но и других систем птиц, млекопитающих, а также биомеханическому анализу наземной локомоции в целом. Поскольку в соответствующих разделах мы многократно обращаемся к этим работам, кажется целесообразным ограничиться здесь лишь кратким обзором их основных результатов.

Некоторые подходы в изучении функциональных характеристик локомоторного аппарата млекопитающих

В работах В.Грегори (Gregory, 1912) Дж.Смита и Р.Сэвиджа (Smith, Savage, 1956), Х.Элфтмана (Elftman, 1966) и др. рассмотрена взаимосвязь величины моментов вращения в суставах и скорости перемещения скелетных элементов с величиной плеча приложения силы мышц, углами их прикрепления и длиной рычагов. Приведены примеры разложения равнодействующей силы мышц на составляющие ее компоненты и определение центра тяжести конечности. На основании сочетания перечисленных выше характеристик и пропорций скелетных элементов конечности установлены "бегающий" и "тяжеловесный" типы таза и тазовой конечности. Важными факторами скорости наземного передвижения указаны длина шага и связанный с ней угол шага.

Подводя итог многочисленным сравнительно-анатомическим и экспериментальным исследованиям, посвященным изучению свойств мышц разной структуры и разного соотношения мышечных и сухожильных элементов, Н.А.Васнецов, Ю.Ф.Юдичев и Н.А.Жеребцов (1961) выделяют пять морфо-функциональных групп мышц: 1 — динамические (продольноволокнистые, с очень слабо развитыми сухожильными элементами или отсутствием последних); 2 — статодинамические с преобладанием динамических элементов (полуперистые, сухожильные элементы только наружные); 3 — типичные статодинамические (перистые, с одной хорошо развитой сухожильной прослойкой); 4 — статодинамические с преобладанием статических элементов (многоперистые, с относительно короткими мышечными пучками, наружным и несколькими внутренними сухожильными элементами); 5 — статические (почти вся мышечная ткань замещена сухожилием определяя функциональную роль близкой к таковой связок). Правомерность приведенной классификации подтверждает, например, вывод П.П.Гамбаряна (1957) о преимуществе перистых мышц при сопротивлении статическим напряжениям. По мнению других авторов, такие мышцы обладают контролирующими свойствами производя работу больше в режиме растяжения, чем сокращения (Gans, Bock, 1965; Gans, 1982).

Детальный анализ взаимосвязи структуры и функции мышц представлен в работе К.Ганса и В.Бока (Gans, Bock, 1965), содержащей также обзор более ранних концепций. Основными преимуществами перистых мышц, по мнению авторов, являются возможность прикрепления большого числа волокон к одному сухожилию с увеличением силы последнего, возможность размещения мускула в анатомически неудобном месте, возможность двигать сухожилие как вертикально, так и горизонтально благодаря асимметричной иннервации и некоторые другие, более ограниченного значения. Примером реализации указанных преимуществ оказывается в частности тазовая конечность птиц, облегчение дистальных элементов которой обеспечивается размещением мышц (почти все они имеют хорошо выраженную перистую структуру) на небольшой поверхности проксимального отдела кости.

Авторы некоторых более поздних работ отмечают главным преимуществом перистых мышц выигрыш в силе (Elftman, 1966; Дзержинский, 1972; Некрасов, 1978; Fung, 1981 и др.), хотя последний из авторов замечает, что эта закономерность справедлива не всегда и зависит от сочетания величины угла перистости и соотношения длины мышечных волокон и мышечного брюшка в целом.

Наиболее полной сводкой структурно-функциональных закономерностей скелетных мышц является монография В.С.Гурфинкеля и Ю.С.Левика (1985), в которой суммированы литературные и собственные экспериментальные данные авторов по изучению биохимических, физиологических и механических свойств мышц в целом и составляющих их единиц. В работе убедительно показано, что, в зависимости от сочетания различных структурных характеристик, перистая мышца может обеспечить преимущество как силы, так и скорости сокращения по сравнению с продольноволокнистой.

Наряду с некоторыми вопросами функциональной обусловленности строения мышц, в работах Х.Элфмана (Elftman, 1939, 1944, 1966), К.Тейлора (Taylor, 1985) и других рассмотрены результаты исследования энергетических затрат наземной локомоции и факторов их составляющих. Установлено, что энергозатраты (следовательно, и мышечные нагрузки) возрастают с увеличением частоты шага и его длины; прослежены основные пути превращения мышечной энергии и значение ее запасания в мышечно-сухожильных элементах.

Не вызывает сомнения, что наиболее объективную оценку функций мышц можно получить непосредственно анализируя их работу при локомоции животного или в статике, а именно с помощью метода регистрации электрофизиологической активности мышц. Наиболее полный обзор литературы, посвященной этому методу, приведен в

монографии С.Ф.Манзия и В.Ф.Мороза (1978), собственные данные авторов которой существенно дополняют ранее полученную информацию об основных принципах функционирования мышц человека и четвероногих животных. Лишь в недавнее время появились аналогичные работы, выполненные на птицах (Weinstein et al., 1984; Сыч, Мороз, Богданович, 1985), позволяющие уточнить индивидуальную и групповую функцию мышц в разных фазах локомоторного цикла, характеризующихся преимущественным движением в том или ином суставе.

В заключение настоящего обзора отметим, что многочисленные данные по экологии птиц исследуемых таксонов приведены в соответствующих главах с необходимыми ссылками на литературные источники.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили птицы 34 видов, принадлежащих к 5 отрядам. Основу сравнения составили представители Tetraonidae и Phasianidae. В работе пользовались списком птиц Р.Ховарда и А.Мура (Howard, Moore, 1980), рекомендованном Орнитологическим обществом СССР для публикаций не посвященным специальным вопросам таксономии и систематики. Для выяснения специфики аппарата наземной локомоции исследованных курообразных необходимо было привлечение ряда других отрядов, обладающих разнообразными адаптациями к наземной локомоции. Список исследованных видов приведен в таблице 1. Большая часть материала для морфологических исследований была взята от трупов птиц, добытых во время экспедиционных выездов в 1980-1988 годах на территории стран СНГ. По двум видам (*Crax fasciolata* и *Meleagris gallopavo*) материал был любезно предоставлен профессором Х.Сиком (Бразильский музей естественной истории). Часть материала была предоставлена в наше распоряжение из фондов Зоологического института РАН и Зоологического музея Института зоологии НАН Украины.

В ходе исследований нами применялись следующие методики:

1. Макро-микроскопическое препарирование мускулатуры тазового пояса и свободной конечности по методу В.П.Воробьева с применением бинокулярного микроскопа МБС—9.
2. Морфометрия мышц с определением их абсолютной и относительной массы.
3. Морфометрия скелетных элементов аппарата наземной локомоции и определение морфометрических индексов на основании их линейных промеров.
4. Регистрация биоэлектрической активности мышц тазовой конечности птицы бегущей на третбане и скоростная киносъемка.
5. Окраска гистологических препаратов гематоксилином по Майеру.

Параллельно с послойным препарированием мышц проводили описание и фотосъемку камерой "Зенит". Под контролем препарата в полученный фотоотпечаток врисовывали контуры мышц, апоневрозов, направление мышечных пучков и т.п., после чего прорисованный таким образом отпечаток переносили на чистый лист бумаги и обводили тушью.

Поскольку величина угла перистости, как правило, неодинакова в разных отделах брюшка, измерение проводили в средней его части. Учитывая, что на величину указанного угла может влиять положение конечности в момент фиксации, для его измерения в подавляющем большинстве случаев отбирались конечности с одинаковыми или сходными углами между тазом, бедром, голенью и цевкой.

Методика регистрации биоэлектрической активности мышц подробно изложена в специальной публикации (Сыч и др., 1985). Скоростную киносъемку проводили с помощью кинокамеры СКС—1М при скорости 130 кадров в секунду.

Таблица 1. Список исследованных видов

Отряд, вид	Количество экз.
Гусеобразные — Anseriformes	
Серый гусь — <i>Anser anser</i>	1
Чирок-трескунок — <i>Anas querquedula</i>	2
Курообразные — Galliformes	
Кракс — <i>Crax fasciolata</i>	1
Индейка — <i>Meleagris gallopavo</i>	1
Азиатская дикаша — <i>Falcipennis falcipennis</i>	1
Белая куропатка — <i>Lagopus lagopus</i>	4
Тундровая куропатка — <i>Lagopus mutus</i>	3
Белохвостая куропатка — <i>Lagopus leucurus</i>	1
Кавказский тетерев — <i>Tetrao (Lyrurus) mlokosiewiczi</i>	1
Половой тетерев — <i>Tetrao (Lyrurus) tetrix</i>	3
Каменный глухарь — <i>Tetrao parvirostris</i>	1
Обыкновенный глухарь — <i>Tetrao urogallus</i>	2
Обыкновенный рябчик — <i>Bonasa (Tetraastes) bonasia</i>	4
Воротничковый рябчик — <i>Bonasa umbellus</i>	1
Полынnyй тетерев — <i>Centrocercus urophasianus</i>	1
Острохвостый тетерев — <i>Tympanuchus phasianellus</i>	1
Пустынная куропатка — <i>Ammoperdix griseogularis</i>	2
Каспийский улар — <i>Tetraogallus caspius</i>	1
Кеклик — <i>Alectoris kakelik</i>	2
Турач — <i>Francolinus francolinus</i>	3
Серая куропатка — <i>Perdix perdix</i>	3
Бородатая куропатка — <i>Perdix daurica</i>	1
Фазан — <i>Phasianus colchicus</i>	3
Цесарка — <i>Numida meleagris</i>	1
Журавлеобразные — Gruiformes	
Водяной пастушок — <i>Rallus aquaticus</i>	2
Коростель — <i>Crex crex</i>	1
Ржанкообразные — Charadriiformes	
Чибис — <i>Vanellus vanellus</i>	1
Большой веретенник — <i>Limosa limosa</i>	2
Травник — <i>Tringa totanus</i>	3
Турухтан — <i>Philomachus pugnax</i>	2
Голубеобразные — Columbiformes	
Обыкновенная саджа — <i>Syrrhaptes paradoxus</i>	2
Чернобрюхий рябок — <i>Pterocles orientalis</i>	1
Вяхирь — <i>Columba palumbus</i>	2
Обыкновенная горлица — <i>Streptopelia turtur</i>	5

В качестве объективной сравнительной характеристики мышц мы принимали их массу, определяемую относительно суммарной массы мышц тазовой конечности и относительно массы тела птицы. Мыщцы взвешивали на аптечных весах с точностью до 10 мГ, наиболее мелкие — с точностью до 1 мГ. Перед взвешиванием все мышцы одинаково обезвоживались путем отжатия в фильтровальной бумаге, проксимальные и дистальные сухожилия отсекались.

Пропорции скелетных элементов и относительная масса мышц определены нами для некоторых (в основном труднодобываемых) видов по одному экземпляру. Правомерность использования таких данных вполне оправдана если учитывать небольшую в целом индивидуальную изменчивость этих показателей (особенно в пределах только грудной или только тазовой конечности), о величине которой можно судить по данным

литературы (Kuttinger, 1929; Engels, 1938а; Кафтановский, 1938; Hartman, 1961; Курочкин, 1968 и др.). Кроме того, сравнение с имеющимися в литературе аналогичными данными позволило нам убедиться, что исследуемые нами единичные экземпляры не обладают отклонениями от нормы.

При описании скелета и мышц использована терминология международной анатомической номенклатуры (*Nomina Anatomica Avium*, 1979). Для мышц в скобках приведены синонимы наиболее широко употребляемые в более ранней литературе (George, Berger, 1966).

Основные структурные элементы скелета, рассмотренные на рисунках 5—49, указаны на схемах (рис. 1—4).

ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ПТИЦ

1. Скелет

Таз (*pelvis*) птиц, сохраняя общий план строения в пределах всего класса, является, однако, довольно пластичным скелетным элементом аппарата наземной локомоции в ряду исследованных нами представителей (рис. 5—25, табл. 2—5. Указатель названий скелетных структур и морфометрических индексов приведен в "Приложении").

Более постоянной, в сравнении с другими характеристиками таза, является его относительная длина, величина которой изменяется незначительно не только в пределах отряда *Galliformes*, но и среди всех изученных нами птиц (табл. 2). Из тетеревиных самый короткий таз характерен для тундряной куропатки. У большинства же других видов семейства, у кракса, индейки и цесарки таз несколько длиннее, чем у большинства *Phasianidae*. Относительно более длинный таз отмечен также у исследованных гусеобразных и голубеобразных (в отличие от более короткого у журавлеобразных). Представители отряда ржанкообразных различаются по величине обсуждаемого показателя весьма значительно (табл. 2).

Максимальная для исследованных птиц относительная длина таза у гуся сочетается с наибольшим количеством (19) позвонков в *synsacrum*. В большинстве же случаев удлинение (укорочение) таза не взаимосвязано с соответствующими изменениями количества позвонков. Последнее уменьшается в ряду гусеобразные — курообразные — журавлеобразные — ржанко- и голубеобразные. Относительное укорочение таза в ряду исследованных куриных птиц сочетается, как правило, с относительным удлинением преацетабулярной (*pars preacetabularis*) части подвздошной кости по отношению к постацетабулярной (*pars postacetabularis*). Максимальные значения упомянутого удлинения характерны для некоторых фазановых (турач, серая куропатка), незначительные его величины — для некоторых тетеревиных (обыкновенный глухарь, полынnyй тетерев) и цесарки, средние значения — для отдельных представителей и фазановых и тетеревиных. У кракса и индейки обе части подвздошной кости одинаковой длины (табл. 2). Удлинение преацетабулярной части подвздошной кости пастушков (журавлеобразные) имеет примерно те же значения, что у тетеревиных и фазановых; несколько ниже они у представителей ржанкообразных и саджи; у голубиных обе части кости почти или одинаковой длины; наконец, только у исследованных утиных (гусеобразные) длина постацетабулярной части *ilium* превышает длину преацетабулярной (табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические индексы таза*

Вид	п	Lc.	Lpr.	Bd.	Bv.	hc.
Серый гусь	1	70,8	67,7	34,4	53,1	29,3
Чирок-трескунок	2	57,1; 58,0	86,0; 86,5	50,3; 54	58,6; 62,1	37,1; 37,9
Кракс	1	59,0	100,0	58,4	56,2	40,1
Индейка	1	61,2	100,0	57,3	57,2	40,0
Индейка ¹	1	65,5	-	58,2	66,9	-
Азиатская дикаша	1	60,1	116,8	80,0	88,7	33,8
Азиатская дикаша ¹	1	60,9	-	78,0	82,1	-
Белая куропатка	4	57,9 ± 0,02	148,8 ± 4,15	87,1 ± 0,004	85,3 ± 0,01	36,8 ± 0,02
Белая куропатка ¹	7	58,3	-	86,0	84,8	-
Тундряная куропатка	3	55,8 ± 0,01	153,5 ± 5,06	91,1 ± 0,01	86,2 ± 0,01	38,5 ± 0,01
Тундряная куропатка ¹	2	54,0; 56,1	-	89,8; 93,5	83,5; 92,1	-
Белохвостая куропатка	1	58,5	140,0	83,4	87,2	47,6
Белохвостая куропатка ¹	1	60,5	-	84,6	87,7	-
Кавказский тетерев	1	58,3	151,0	74,4	70,0	34,1
Кавказский тетерев ¹	1	60,4	-	74,1	78,4	-
Полевой тетерев	3	62,2 ± 0,02	122,8 ± 6,58	77,2 ± 0,01	82,3 ± 0,02	26,5 ± 0,003
Полевой тетерев ¹	5	63,4	-	74,8	78,2	-
Каменный глухарь	1	61,6	127,6	74,1	80,3	36,3
Каменный глухарь ¹	1	61,6	-	76,3	84,8	-
Каменный глухарь ²	1	57,4	-	77,1	84,4	-
Обыкновенный глухарь	2	58,3; 60,5	108,2; 119,0	77,3; 80,1	85,4; 89,2	36,1; 36,2
Обыкновенный глухарь ¹	16	57,9	-	77,2	84,3	-
Обыкновенный рыбчик	4	59,6 ± 0,03	147,9 ± 7,43	82,3 ± 0,02	87,5 ± 0,02	27,1 ± 0,01
Воротничковый рыбчик	1	55,3	156,0	77,0	74,4	40,6
Воротничковый рыбчик ¹	2	60,0; 60,7	-	82,2; 85,3	97,3; 96,7	-
Полынnyй тетерев	1	58,0	125,9	85,1	78,4	40,1
Полынnyй тетерев ¹	2	64,7; 68,9	-	57,6; 65,0	70,6; 69,0	-
Острохвостый тетерев	1	62,3	108,4	77,4	91,5	40,3
Пустынная куропатка	2	55,6; 56,5	170,4; 170,0	74,4; 75,1	69,2; 70,0	42,9; 43,1
Пустынная куропатка ¹	2	63,0; 63,4	-	65,7; 70,8	66,6; 68,8	-
Каспийский улар	1	62,3	170,0	73,1	68,4	40,4
Темнобрюхий улар ¹	3	63,5	-	73,5	66,0	-
Темнобрюхий улар ²	8	58,1	-	72,1	63,2	-
Кеклик	2	54,5; 57,2	136,6; 143,0	67,1; 68,1	60,3; 60,9	62,8; 68,2
Кеклик ¹	11	61,9	-	66,6	61,2	-
Турач	3	55,6 ± 0,03	177,3 ± 3,09	53,9 ± 0,04	49,8 ± 0,04	43,2 ± 0,004
Серая куропатка	3	57,8 ± 0,01	176,0 ± 4,48	72,2 ± 0,02	67,6 ± 0,04	36,0 ± 0,02
Серая куропатка ²	8	56,3	-	71,3	66,3	-
Бородатая куропатка	1	55,1	163,4	74,3	60,4	40,4
Бородатая куропатка ²	4	56,1	-	72,4	68,3	-
Фазан	3	57,6 ± 0,05	157,0 ± 5,29	57,8 ± 0,05	52,7 ± 0,05	47,8 ± 0,03
Фазан ¹	7	63,4	-	60,7	56,2	-
Цесарка	1	57,7	130,0	65,4	61,2	54,6
Цесарка ¹	1	-	-	61,0	56,8	-
Водяной пастушок	2	53,9; 54,9	166,7; 169,0	51,3; 53,4	41,1; 46,0	45,9; 47,0
Коростель	1	55,3	159,0	48,2	34,0	41,8
Чибис	1	57,1	141,2	90,6	108,1	66,5
Большой веретенник	2	45,3; 48,0	137,5; 140,2	70,1; 73,8	85,2; 85,6	56,4; 56,4
Травник	3	57,1 ± 0,03	147,0 ± 1,05	73,6 ± 0,02	81,7 ± 0,03	61,9 ± 0,02
Турухтан	1	46,9	127,8	74,2	79,9	49,7
Обыкновенная саджа	2	60,8; 63,7	120,8; 129,6	73,0; 73,4	72,0; 74,1	43,2; 46,4
Чернобрюхий рябок	1	-	145,0	74,7	71,8	43,8
Вяхирь	2	58,4; 60,5	114,3; 115,8	98,3; 96,4	102,0; 106,7	54,3; 60,1
Обыкновенная горлица	4	57,1 ± 3,50	110,5 ± 0,02	84,6 ± 0,02	89,1 ± 0,04	48,0 ± 0,01

При мечани е : по данным литературы в таблицах 2—5 приведены средние величины индексов; по своим данным для двух экземпляров — обе величины, свыше — средняя и ошибка средней; ¹ — по данным Р.Л.Потапова (1985); ² — по данным М.А.Кузьминой (1977).

* Обозначения индексов скелетных элементов приведены в "Приложении".

Пропорции краиального отдела таза в значительной степени определяются формой преацетабулярной части подвздошной кости. Дорсальная поверхность (*facies dorsalis*) последней у всех изученных птиц представляет собой взаимоперекоходящие друг в друга вертикально и горизонтально ориентированные составляющие. С характером перехода, резкого или сглаженного, взаимосвязано, соответственно, более или менее выраженное углубление — *fossa iliaca dorsalis* (рис. 5—25). У тетеревиных птиц преимущественно развит горизонтальный компонент кости, упомянутый переход поверхностей сглажен, дорсальная подвздошная ямка неглубокая (рис. 5—12). Латеральный край (*margo lateralis*) подвздошной кости таза большинства тетеревиных представляет собой довольно плавный контур горизонтального компонента, сужающегося в каудальном направлении (рис. 8). Такое строение преацетабулярной подвздошной кости в сочетании со значительной шириной краиального отдела *synsacrum* (расстояние от одного *margo medialis ilii* к другому) обеспечивает относительно большую краиальную ширину таза тетеревиных в пределах *Galliformes*. Перечисленные особенности морфологии таза выражены среди тетеревиных по-разному. Так, у белых куропаток, воротничкового рябчика и полынного тетерева вертикальный компонент преацетабулярной подвздошной кости развит сравнительно лучше, дорсальная подвздошная ямка более глубокая, а латеральный край кости сужается в каудальном направлении более резко (рис. 5—10). Описанные морфологические отличия в определенной мере сближают упомянутых тетеревиных с фазановыми, таз которых характеризуется преимущественным развитием вертикального компонента, сравнительно глубокой подвздошной ямкой, узким *synsacrum* и резким сужением горизонтального компонента (рис. 13—16). Промежуточное между указанными и остальными тетеревиными положение занимает кавказский тетерев (рис. 7). По морфологическим особенностям преацетабулярного отдела таза к тетеревиным примыкают исследованные ржанко- и голубеобразные, обладающие сравнительно широким краиальным отделом таза. Представители других семейств курообразных (кракс, индейка, цесарка), а также пастушки и утиные более близки к фазановым (рис. 17—25).

Традиционными (и весьма удачными, на наш взгляд) показателями формы таза являются его дорсальная и вентральная ширина (табл. 2), взаимосвязанные с особенностями морфологии соответствующих отделов. Ширина подвздошной кости и крестца в значительной мере определяют форму срединного и постакетабулярного отделов таза. Сильно расширенная, выпуклая постакетабулярная часть подвздошной кости и широкий *synsacrum* тетеревиных обеспечивают максимальные для отряда величины дорсальной ширины таза у некоторых представителей семейства (рис. 5, 8, 10; табл. 2). Лишь немногие из последних (каменный глухарь, кавказский тетерев) близки по этому показателю к некоторым фазановым (пустынная и бородатая куропатки), у большинства же фазановых, а также у остальных куриных, у пастушков и утиных таз в дорсальном отделе существенно уже, чем у тетеревиных, определенным сходством с которыми в обсуждаемом аспекте характеризуются представители отряда голубеобразных и отдельные ржанкообразные (рис. 13—25; табл. 2).

Латеральный край постакетабулярной подвздошной кости образует выраженный в разной степени у различных птиц дорсолатеральный гребень (*crista iliaca dorsolateralis*), который служит продолжением дорсального гребня (*crista iliaca dorsalis*). Хорошо развитый дорсолатеральный гребень тетеревиных в каудальном отделе выступает латерально будучи уплощенным в дорсовентральной плоскости и ограничивая дорсально отчетливую подгребневую вогнутость (*concavitas infracristalis*) (рис. 5—25). Свообразен обсуждаемый гребень у *Tympanuchus*: его каудальная часть изогнута вентрально и продолжается на седалищную кость, образуя так называемый седалищный гребень ("ischiatric ridge", Holmes, 1963) (рис. 12). Дорсолатеральный гребень фазановых выступает латерально не столь резко, как у тетеревиных, в каудальной половине утолщен и имеет бугристую латеральную поверхность. В каудальном отделе гребень

кеклика и турача представлен хорошо оформленным отростком (рис. 13, 14). С большинством фазановых сходны по морфологии описываемого гребня кракс, индейка и цесарка, а также пастушковые (рис. 17—20). Гребень ржанкообразных более сходен с таковым тетеревиных, очень слабо развит он у голубеобразных и не выражен у утиных (рис. 21, 22, 24, 25). У саджи вполне отчетливо выражены два гребня: один топографически соответствует типичному положению дорсолатерального гребня, а другой проходит несколько ниже (вентральнее) (рис. 23).

Каудально подвздошная кость многих птиц продолжается в дорсолатеральный отросток (*processus dorsolateralis*). У тетеревиных каудальный край кости сложен и обсуждаемый отросток определяется как едва заметный его выступ, у всех остальных изученных курообразных он значительно мощнее (рис. 5—19). Едва заметный отросток отмечен у голубиных, что сближает эти виды с тетеревиными (рис. 22). У пастушков и ржанкообразных дорсолатеральный отросток узкий и сильно вытянут каудально. При этом седалищная кость расположена преимущественно под длинным дорсолатеральным отростком, а не под расширенной постакетабулярной частью подвздошной кости как у большинства других птиц (рис. 20—21). Более короткий, но хорошо развитый отросток саджи сходен с таковым большинства куриных (рис. 23).

Седалищная кость (*os ischium*) у тетеревиных развита заметно слабее, чем у фазановых, и в меньшей степени других куриных, что отражают соответствующие различия относительной высоты таза (рис. 5—19; табл. 2). При этом некоторые из тетеревиных отличаются от большинства других представителей семейства сравнительным увеличением седалищной кости в основном за счет ее каудовентрального отдела (белые куропатки, воротничковый рябчик) или за счет всех отделов (полынnyй тетерев) (рис. 5, 6, 10, 11). Подобно этим видам, вытянутые в каудовентральном направлении (хотя и более узкие) седалищные кости ржанко- и голубеобразных обеспечивают сравнительно большую высоту их таза (рис. 21, 22, 23; табл. 2). Последний показатель у пастушков меньше, а их седалищные кости по форме и степени развития сходны с таковыми фазановых. Утиные характеризуются самым слабым развитием седалищных костей (рис. 20, 24).

Латеральная поверхность (*facies lateralis*) седалищной кости сильно вогнута в дорсальном отделе (*concavitas infracristalis*) у фазановых, несколько меньше — у кракса, индейки, цесарки и пастушков, еще меньше — у тетеревиных, ржанко- и голубеобразных, едва вогнута у утиных. Примерно в такой же последовательности увеличивается выпуклость седалищной кости в каудовентральном отделе (рис. 5—25).

Ориентация седалищных костей, в сочетании с другими особенностями, обуславливает некоторые пропорции таза в целом. Так, у большинства тетеревиных седалищные кости расположены довольно полого, под большим углом к сагиттальной плоскости тела (рис. 8, 9, 12). Отчасти с этим взаимосвязана большая вентральная ширина таза, превышающая его дорсальную ширину (табл. 2). Только у белых куропаток, кавказского тетерева и одного из изученных *Bonasa* седалищные кости сильнее подведены под подвздошные, располагаясь почти или параллельно сагиттальной плоскости тела (рис. 5, 6, 7, 10, 11). Благодаря этому обстоятельству вентральная ширина таза этой части тетеревиных меньше дорсальной (табл. 2). Первое соотношение характерно для ржанкообразных, вяхиря из голубеобразных и утиных; последнее (при меньшей ширине таза в целом) — для кракса, цесарки, фазановых и пастушков; одинаковой ширины дорсальный и вентральный отделы таза индейки, горлицы и саджи (рис. 13—25; табл. 2).

Характеризуя постакетабулярный отдел таза, необходимо отметить его вентральный изгиб по отношению к преакетабулярному. Весьма незначителен этот изгиб у большинства тетеревиных, но хорошо выражен у белых куропаток и воротничкового рябчика (рис. 5—12), а также ржанко- и голубеобразных, будучи обусловлен в основном изгибом постакетабулярной части подвздошной кости (рис. 21, 22, 23). У фазано-

вых, цесарки и пастушков вентральный изгиб таза взаимосвязан с изгибом крестца (рис. 13—16, 18, 20). Изгиб таза кракса, индейки, а также утиных, едва заметен (рис. 17, 19, 24). Таким образом, высота таза является результирующей двух показателей — высоты седалищной кости и степени изогнутости таза.

Ацетабулярная область таза интересна, прежде всего, особенностями морфологии двух отростков — антитрохантера и гребневидного отростка. Антитрохантер (*processus antitrochantericus*) является составной частью тазобедренного сустава, поскольку несет суставную поверхность (*facies articularis femoralis*). В связи с этим интересной кажется ориентация указанного отростка, определяющая в определенной степени ориентацию бедренной кости. У большинства тетеревиных в боковой проекции она близка к вертикальной, а суставная поверхность расположена на его краиновентролатеральной поверхности (рис. 5, 8, 9, 11, 12). У тундряной куропатки и, в меньшей степени, воротничкового рябчика и кавказского тетерева антитрохантер в проксимальной части несколько изогнут каудально приближаясь к горизонтальному положению, а суставная поверхность расположена больше на латеральной, чем на вентральной поверхности (рис. 6, 7, 10). Эти же особенности морфологии, но выраженные сильнее, характеризуют антитрохантер большинства фазановых и индейки (рис. 13—16, 19). Кракс, цесарка и птицы других отрядов (пастушки меньше, чем остальные) близки по обсуждаемым особенностям к большинству тетеревиных (рис. 17, 18, 20—25). Саджа выделяется среди изученных птиц максимально приближенным к горизонтальному положением отростка, *facies articularis femoralis* которого занимает его вентральную поверхность (рис. 23).

Гребневидный отросток (*processus pectinealis*), как и дорсолатеральный, наиболее слабо развит у тетеревиных (несколько длиннее он у белых куропаток, воротничкового рябчика, полинного и острохвостого тетеревов), а также у голубиных. Крайне редуцирован он у утиных (рис. 5—12, 22, 24). Большинство же рассматриваемых птиц характеризуется наличием хорошо развитого отростка, который достигает максимальных размеров у некоторых фазановых (кееклик, турач, фазан) (рис. 13—21, 23).

Лобковая кость (*os pubis*) является наиболее слабым и достаточно однообразным скелетным элементом таза исследуемых птиц. Некоторые различия проявляются в ориентации ее каудального отдела, выходящего за пределы седалищной кости и направленного каудально у большинства птиц, каудовентрально у *Lagopus* и *Bonasa* и более вентрально у пастушков и утиных (рис. 5—25). Интересным кажется также степень сращения лобковой кости с седалищной, показателем которой может служить размер седалищно-лобкового окна (*fenestra ischiopubica*). У тетеревиных и фазановых окно как таковое отсутствует благодаря наиболее полному сращению упомянутых костей, у кракса, индейки и цесарки оно узкое, щелевидной формы на всем протяжении (рис. 5—19). Несколько больше, но также щелевидной формы седалищно-лобковое окно у ржанко- и голубеобразных, еще больше у пастушков, наиболее обширное у утиных (рис. 19—25).

Бедренная кость (*os femoris*) большинства исследованных птиц является средним по относительной величине скелетным звеном тазовой конечности (исключение составляют кракс и индейка), несколько изогнута в сагиттальной плоскости и скручена вокруг продольной оси (рис. 26—33; табл. 3).

Относительная длина бедра в пределах отряда Курообразных достигает максимальных значений у фазановых (фазан, турач) и в среднем больше, чем у тетеревиных (самое длинное среди последних бедро у обыкновенного рябчика), кракса, индейки и цесарки. К фазановым близки по данному показателю пастушки и некоторые ржанкообразные, к тетеревиным — остальные ржанкообразные, голубеобразные и утиные (табл. 3).

Изогнутость кости среди тетеревиных неодинакова, у острохвостого тетерева, белохвостой куропатки, воротничкового рябчика и каменного глухаря она сильнее, что

отражено сравнительно большими значениями относительной высоты изгиба бедра (рис. 26, 27; табл. 3). У фазановых, пастушков и саджи бедренная кость изогнута в целом сильнее, чем у большинства тетеревиных и остальных птиц (рис. 29, 30, 33; табл. 3).

Таблица 3. Относительная длина конечности (% от длины *truncus*) и морфометрические индексы бедренной кости

Вид	n	Длина конечности	Lf	hd	a1	a2
Серый гусь	1	138,8	37,6	0,01	13	117
Чирок-трескунок	2	116,8; 118,9	35,0; 35,6	0,03; 0,03	5; 7	120; 125
Кракс	1	189,8	52,4	0,05	18	115
Индейка	1	204,9	51,9	0,04	12	87
Азиатская дикаша	1	178,9	59,5	0,05	20	112
Белая куропатка	4	172,1 ± 2,35	59,5 ± 1,02	0,04 ± 0,004	13,5 ± 0,29	121 ± 0,91
Белая куропатка ¹	10	179,3	61,7	-	-	-
Тундряная куропатка	3	166,9 ± 2,74	56,1 ± 0,71	0,05 ± 0,003	13,3 ± 0,33	122 ± 1,15
Тундряная куропатка ¹	2	170,6	60,2	-	-	-
Белохвостая куропатка	1	-	54,4	0,06	14	125
Кавказский тетерев	1	178,6	58,5	0,05	13	120
Полевой тетерев	3	169,0 ± 3,29	58,7 ± 1,15	0,04 ± 0,003	13,0 ± 0	120,3 ± 0,33
Полевой тетерев ¹	12	163,4	56,2	-	-	-
Каменный глухарь	1	-	57,8	0,06	18	120
Каменный глухарь ¹	2	165,4	57,5	-	-	-
Обыкновенный глухарь	2	163,0; 169,8	54,9; 56,9	0,04; 0,05	18; 20	113; 115
Обыкновенный глухарь ¹	3	177,2	60,3	-	-	-
Обыкновенный рябчик	4	185,1 ± 1,67	61,1 ± 0,39	0,04 ± 0,003	17,5 ± 0,29	111,3 ± 0,75
Воротничковый рябчик	1	179,0	59,0	0,06	16	116
Полынnyй тетерев	1	157,8	54,6	0,05	16	109
Острохвостый тетерев	1	161,5	51,8	0,06	14	106
Пустынная куропатка	2	194,8; 195,3	63,2; 66,6	0,08; 0,09	11; 13	110; 115
Пустынная куропатка ¹	2	198,6	61,6	-	-	-
Каспийский улар	1	-	62,4	0,06	4	106
Темнобрюхий улар ¹	9	200,9	66,5	-	-	-
Кеклик	2	179,6; 180,1	56,9; 57,4	0,08; 0,09	7; 8	110; 112
Турач	1	-	-	0,07	5	112
Турач ¹	4	211,1	66,6	-	-	-
Серая куропатка	3	205,3 ± 1,83	65,9 ± 1,04	0,07 ± 0	5,8 ± 0,33	105,5 ± 0,72
Бородатая куропатка	1	187,2	60,8	0,07	10	106
Фазан	3	220,2 ± 3,01	68,4 ± 0,82	0,07 ± 0,002	10,0 ± 0	108,2 ± 0,75
Цесарка	1	188,1	55,6	0,06	2	115
Водяной пастушок	2	245,1; 250,1	66,5; 69,5	0,07; 0,08	12; 13	110; 111
Водяной пастушок ²	2	251,7	69,4	-	-	-
Коростель	1	236,4	59,3	0,06	9	107
Чибис	1	297,3	70,0	0,04	7	106
Большой веретенник	2	259,8; 269,4	50,0; 53,2	0,04; 0,05	13; 14	112; 112
Травник	3	305,7 ± 2,58	82,2 ± 1,11	0,007 ± 0,003	9,0 ± 1,0	106,3 ± 1,67
Турухтан	2	241,1; 247,0	52,7; 53,4	0,04; 0,05	7; 8	113; 116
Обыкновенная саджа	2	131,0; 139,2	45,9; 48,8	0,08; 0,08	6; 8	98; 102
Чернобрюхий рябок	1	-	-	0,05	8	101
Вяхирь	2	136,9; 139,2	57,3; 57,7	0,02; 0,03	6; 7	106; 107
Обыкновенная горлица	5	160,5 ± 1,26	52,1 ± 0,62	0,05 ± 0,002	10,4 ± 0,4	106 ± 0,78

Приложение: ¹ — по данным М.А.Кузьминой (1977); ² — по данным Е.А.Бельского (1988).

Угол скрученностии бедренной кости достигает максимальных значений у представителей тетеревиных (дикуша, глухарь), сходная величина угла характерна для кракса. У фазановых и птиц других отрядов бедренная кость скручена заметно меньше (рис. 26—33; табл. 3).

Головка бедра (*caput femoris*) обычно имеет близкую к шаровидной форме и несколько уплощена со стороны прикрепления круглой связки (*fovea ligamenti capitis*). Эта ямка у большинства исследованных птиц расположена на медиодорсальной поверхности головки бедра (рис. 26—33), но ее локализация имеет некоторые особенности. Так, у острохвостого тетерева, кракса, цесарки, индейки, а также у голубеобразных (особенно у саджи) она относительно смешена на дорсальную поверхность, у полынного тетерева отмечено ее каудальное смещение и сравнительно большая, в сравнении с другими курообразными, площадь. Последнее взаимосвязано со значительной площадью поперечного сечения самой связки.

Шейка бедренной кости (*collum femoris*) представляет собой переход от головки бедра к трохантеру, ее дорсальная поверхность (*facies articularis antitrochanterica*), как правило, заметно вогнута (рис. 26—33). Последнее обстоятельство примерно одинаково выражено у большинства курообразных, наиболее глубокая (седловидной формы) вогнутость характерна для полевого тетерева (рис. 26—28), более других сглажен переход от головки бедра к трохантеру у индейки (рис. 27) и большинства некуриных птиц (особенно у голубеобразных) (рис. 32, 33).

Проксимальный край трохантера бедра (*trochanter femoris*) у всех исследованных птиц, кроме утиных, расположен выше уровня дорсальной поверхности головки (рис. 26—33). Сравнительно более высокий трохантер у тетеревиных (особенно у полынного тетерева), цесарки и ржанкообразных, однако у первых (и у всех курообразных) он максимально высокий в краиальном отделе, у последних — в среднем. Несколько ниже трохантер фазановых (эта особенность сближает с ними воротничкового рябчика), еще ниже у кракса, а также голубеобразных (у саджи он выше, чем у голубиных), очень невысокий у пастушков и едва выражен у утиных. При этом у тетеревиных проксимальный отдел трохантера более, чем у других птиц, изогнут медиально (особенно у белых куропаток), что в меньшей степени характерно для других представителей отряда. Значительная высота трохантера в сочетании с медиальным его изгибом обуславливает довольно глубокую и обширную вогнутость медиальной поверхности трохантера тетеревиных (меньше других она у воротничкового рябчика) и цесарки. У остальных курообразных и птиц других отрядов описанная вогнутость выражена слабее, хотя у саджи она достигает сравнительно хорошего развития (рис. 26—33).

Краиальная поверхность трохантера образует гребень (*crista trochanteris*), который служит местом отхождения проксимальных пучков *m.femorotibialis*. У большинства тетеревиных, кракса и цесарки гребень развит слабее, чем у белых куропаток, фазановых, индейки и большинства представителей других отрядов (рис. 26—31, 33). Мощным развитием гребня трохантера, превышающим его развитие у курообразных, отличаются утиные (рис. 32).

Дистальным продолжением гребня трохантера является краиальная межмускульная линия (*linea intermuscularis cranialis*), которая проходит диагонально по краиальной поверхности бедренной кости от ее латерального края в проксимальном отделе к медиальному мышцелку в дистальном (рис. 26, 27, 29—33). У тетеревиных линия выражена слабо в дистальной 1/4 — 1/5 длины, у большинства птиц семейства и у цесарки расположена ближе к продольной оси бедра, чем у фазановых и индейки, обсуждаемая линия бедра которых одинаково рельефна на всем протяжении и расположена более косо. Последнее обстоятельство сближает с перечисленными представителями белых куропаток, полынного и острохвостого тетеревов. Исследованные птицы других отрядов характеризуются сравнительно слабым развитием краиальной межмускульной линии и ее расположением, сходным с таковым большинства тетеревиных. Почти не выражена описываемая линия у утиных (рис. 32).

На каудальной поверхности бедренной кости у всех курообразных определяется каудальная межмускульная линия (*linea intermuscularis caudalis*), состоящая из двух ветвей, медиальная из которых более рельефна (рис. 28). Дистально ветви постепенно

дивергируют. Медиальная ветвь у тетеревиных оканчивается в основании медиального мышлка, а латеральная переходит на каудолатеральную поверхность кости и оканчивается немного не доходя до бугорка латерального икроножного мускула. Топография рассматриваемой линии весьма консервативна не только в пределах курообразных, но и среди представителей других отрядов при более слабом ее развитии у последних. Обращает внимание то, что у цесарки и индейки, в отличие от других птиц, обе ветви сливаются на небольшом протяжении проксимальнее середины длины бедренной кости у первой или на значительном протяжении в средней части кости у последней.

В основании медиального и латерального мышлков, на каудальной поверхности бедра расположены бугорки одноименных порций икроножного мускула (*tuberculi mm. gastrocnemius medialis et lateralis*), последняя из которых всегда крупнее (рис. 26—33). Оба бугорка у тетеревиных и цесарки развиты сравнительно слабее, чем у фазановых, кракса и индейки. Несколько слабее, чем у курообразных, развиты рассматриваемые бугорки у представителей других отрядов, среди которых более мощным медиальным бугорком отличаются пастушки и саджа, а относительно проксимальным смещением латерального — утиные.

В пределах дистального эпифиза бедра наиболее интересным кажется соотношение формы мышлков и их взаимное расположение (рис. 26—33). С латеральной стороны хорошо видно, что крациальному больше выступает медиальный (*condylus medialis*), а каудально-латеральный мышлек (*condylus lateralis*), что характерно для большинства птиц за исключением утиных, у которых оба мышлка выступают крациальному примерно одинаково. У большинства тетеревиных форма медиального мышлка в боковой проекции близка к округлой, его горизонтальный и вертикальный диаметры примерно равны между собой (рис. 26, 27, 28). У *Lagopus*, *Bonasa* и *Tympanuchus* медиальный мышлек уплощен с краионплантарной стороны в сочетании с увеличением у последних двух представителей его вертикального размера (рис. 26, 27). Последнее (хотя и в меньшей степени) характерно и для кавказского тетерева. Латеральный мышлек бедра тетеревиных более узкий (за счет уплощенной краиальной поверхности) и более высокий (краиальная поверхность вытянута проксимально), чем медиальный (рис. 26, 27, 28). Таким образом, краиальная суставная поверхность латерального мышлка оканчивается у большинства тетеревиных (в меньшей степени у кавказского тетерева, воротничкового рябчика и острохвостого тетерева) выше суставной поверхности медиального. Представители последней группы тетеревиных по форме медиального мышлка приближаются к фазановым и остальным куриным, у которых краиальная суставная поверхность медиального мышлка бедра оканчивается или незначительно ниже (большинство фазановых и индейки), или на одном уровне (турач, фазан, кракс, цесарка) с таковой латерального мышлека (рис. 30, 31). Изученные пастушки, ржанкообразные и утиные сходны по описанным морфологическим особенностям с фазановыми, а голубиные — с тетеревиными (рис. 33). У саджи форма медиального мышлка округлая, как у тетеревиных и голубиных, но размер его сравнительно больше (рис. 33), благодаря чему краиально оба мышлка выступают одинаково.

На краиальной поверхности бедра мышлки образуют борозду коленной чашечки (*sulcus patellaris*), ширина которой взаимосвязана, в частности, с толщиной мышлков. Более узкая борозда у тетеревиных (самая широкая у белой куропатки) и голубеобразных в сравнении с остальными курообразными и птицами других отрядов.

Голень (*osse cruris*) интересна, прежде всего, особенностями морфологии *tibiotarsus*, поскольку малоберцовая кость у большинства птиц крайне редуцирована за исключением довольно однообразного проксимального отдела.

Tibiotarsus всех исследованных птиц является наиболее длинным скелетным элементом тазовой конечности. Тенденция его удлинения (следовательно, и голени в целом) прослеживается в ряду гусеобразные — голубеобразные — курообразные — журавлеобразные — ржанкообразные, хотя между отдельными представителями как внутри отрядов, так и между ними, величины индекса иногда перекрываются (табл. 4).

Минимальные для курообразных значения относительной длины голени отмечены среди тетеревиных, тяготеющих в частности к голубиным, но близких также по величине индекса у отдельных представителей (тетерева, рябчика) к некоторым фазановым. К последним принадлежат птицы с наиболее длинной в пределах отряда голеню, что сближает их с пастушками. Обращает внимание существенное различие между длиной голени голубиных и таковой саджи (табл. 4). Удлинение тибиотарзуса не всегда взаимосвязано с его общим утончением (уменьшение величины показателя массивности), однако в самом общем виде эта зависимость проявляется, в частности, при сравнении различных отрядов (табл. 4). Истончение кости в дистальном отделе отражено в разнице между величиной показателя массивности и таковой показателя прочности. Последний, как правило, меньше, но и здесь есть исключение среди куриных и голубей (табл. 4).

Таблица 4. Морфометрические индексы тибиотарзуса и тарзометатарзуса

Вид	n	Tibiotarsus			Tarsometatarsus	
		Lt	n1	n2	Ltm	hh
Серый гусь	1	65,1	0,19	0,16	37,9	0,18
Чирок-трескунок	2	62,7; 63,4	0,17; 0,17	0,15; 0,16	29,7; 31,3	0,18; 0,19
Кракс	1	84,7	0,16	0,16	53,1	0,14
Индейка	1	92,0	0,16	0,15	61,0	0,12
Азиатская дикиша	1	80,9	0,15	0,15	38,5	0,18
Белая куропатка	4	76,3 ± 0,62	0,16 ± 0,003	0,14 ± 0,003	36,3 ± 0,53	0,18 ± 0,003
Белая куропатка ¹	10	77,5	-	-	39,9	-
Тундряная куропатка	3	73,2 ± 0,26	0,16 ± 0,003	0,15 ± 0,003	35,0 ± 0,80	0,18 ± 0,006
Тундряная куропатка ¹	2	73,9	-	-	36,5	-
Белохвостая куропатка	1	72,0	0,16	0,16	-	-
Кавказский тетерев	1	79,6	0,17	0,15	40,2	0,16
Полевой тетерев	3	76,6 ± 0,93	0,17 ± 0,003	0,16 ± 0	36,8 ± 0,10	0,18 ± 0,003
Полевой тетерев ¹	12	71,3	-	-	36,8	-
Каменный глухарь ¹	2	70,7	-	-	37,4	-
Обыкновенный глухарь	2	76,8; 78,1	0,16; 0,17	0,16; 0,17	36,8; 37,9	0,19; 0,19
Обыкновенный глухарь ¹	3	76,8	-	-	39,8	-
Обыкновенный рабчик	4	81,5 ± 1,21	0,15 ± 0,003	0,15 ± 0,003	41,3 ± 0,02	0,15 ± 0,003
Воротничковый рабчик	1	79,8	0,15	0,14	40,2	0,15
Полынnyй тетерев	1	70,6	0,19	0,17	32,5	0,19
Острохвостый тетерев	1	72,7	0,17	0,16	37,0	0,17
Пустынная куропатка	2	86,3; 87,1	0,15; 0,16	0,15; 0,15	46,0; 47,9	0,15; 0,14
Темнобрюхий улар ¹	9	88,6	-	-	45,8	-
Кеклик	2	87,7; 89,9	0,17; 0,18	0,16; 0,16	44,4; 45,3	0,16; 0,15
Турач	1	-	0,18	0,16	-	0,15
Турач ¹	4	88,3	-	-	57,4	-
Серая куропатка	3	87,4 ± 1,54	0,14 ± 0,003	0,13 ± 0,003	49,0 ± 1,48	0,16 ± 0,006
Бородатая куропатка	1	80,5	0,18	0,18	45,9	0,16
Фазан	3	95,5 ± 0,86	0,16 ± 0,003	0,15 ± 0,006	63,1 ± 0,96	0,13 ± 0,003
Цесарка	1	81,3	0,21	0,18	51,5	0,17
Водяной пастушок	2	109,8; 110,1	0,14; 0,13	0,12; 0,12	65,4; 69,0	0,11; 0,10
Водяной пастушок ²	2	109,9	-	-	72,5	-
Коростель	1	104,5	0,15	0,12	72,8	0,12
Чибис	1	138,4	0,13	0,11	89,2	0,11
Большой веретенник	2	125,2; 130,0	0,11; 0,11	0,10; 0,09	94,4; 96,1	0,12; 0,13
Травник	3	126,3 ± 2,28	0,11 ± 0,003	0,10 ± 0,003	99,8 ± 2,58	0,08 ± 0,003
Турухтан	2	112,8; 119,3	0,12; 0,13	0,11; 0,11	73,8; 75,6	0,11; 0,11
Обыкновенная саджа	2	59,7; 63,4	0,21; 0,20	0,20; 0,20	29,5; 32,0	0,22; 0,24
Вяхирь	2	77,9; 83,0	0,16; 0,16	0,16; 0,15	37,7; 40,4	0,22; 0,23
Обыкновенная горлица	5	72,1 ± 0,84	0,21 ± 0,004	0,21 ± 0,002	36,6 ± 0,29	0,22 ± 0,007

Примечание: ¹ — по данным М.А.Кузьминой (1977); ² — по данным Е.А.Бельского (1988).

Продолжение табл. 4

Вид	n	tarsometatarsus				
		n1	n2	a1	a2	a3
Серый гусь	1	0,29	0,27	26	15	2
Чирок-трескунок	2	0,31; 0,33	0,30; 0,31	20; 22	16; 16	2; 3
Кракс	1	0,21	0,20	30	18	4
Индейка	1	0,29	0,25	32	20	2
Белая куропатка	4	0,29 ± 0,005	0,27 ± 0,004	24,3 ± 0,48	14,8 ± 0,25	12,0 ± 0,41
Белая куропатка ¹	10	-	-	-	-	-
Тундряная куропатка	3	0,29 ± 0,07	0,28 ± 0,003	24,7 ± 0,33	12,0 ± 0,58	5,7 ± 0,67
Тундряная куропатка ¹	2	-	-	-	-	-
Белохвостая куропатка	1	-	-	-	-	-
Кавказский тетерев	1	0,29	0,27	25	17	10
Полевой тетерев	3	0,31 ± 0,007	0,29 ± 0,003	28,3 ± 0,33	18,3 ± 0,33	13,7 ± 0,33
Полевой тетерев ¹	12	-	-	-	-	-
Каменный глухарь ¹	2	-	-	-	-	-
Обыкновенный глухарь	2	0,32; 0,33	0,31; 0,31	30; 32	20; 21	5; 6
Обыкновенный глухарь ¹	3	-	-	-	-	-
Обыкновенный рыбчик	4	0,31 ± 0,005	0,25 ± 0,003	26,0 ± 0,40	15,3 ± 0,48	7,8 ± 0,48
Воротничковый рыбчик	1	0,30	0,24	25	14	5
Полынnyй тетерев	1	0,35	0,34	32	20	18
Острохвостый тетерев	1	0,28	0,27	31	15	8
Пустынная куропатка	2	0,23; 0,25	0,22; 0,23	19; 22	10; 11	12; 12
Темнобрюхий улар	9	-	-	-	-	-
Кеклик	2	0,33; 0,30	0,27; 0,27	25; 26	13; 13	9; 11
Турач	1	0,25	0,23	18	19	8
Турач ¹	4	-	-	-	-	-
Серая куропатка	3	0,22 ± 0,003	0,20 ± 0,006	16,3 ± 0,88	10,7 ± 0,33	4,7 ± 0,67
Бородатая куропатка	1	0,23	0,21	20	18	5
Фазан	3	0,24 ± 0,003	0,20 ± 0,003	19,3 ± 0,67	10,3 ± 0,33	9,3 ± 0,67
Цесарка	1	0,31	0,30	20	14	8
Водяной пастушок	2	0,22; 0,23	0,21; 0,21	18; 20	10; 10	6; 7
Водяной пастушок ²	2	-	-	-	-	-
Коростель	1	0,21	0,21	20	13	2
Чибис	1	0,17	0,16	23	20	16
Большой веретенник	1	0,12	0,12	25	18	-
Травник	3	0,12 ± 0,003	0,10 ± 0,003	21,0 ± 0,58	15,6 ± 0,33	2,0 ± 0,58
Турухтан	2	0,15; 0,15	0,14; 0,13	19; 22	15; 15	10; 12
Обыкновенная саджа	2	0,37; 0,40	0,37; 0,38	15; 16	8; 10	23; 25
Вяхирь	2	0,32; 0,32	0,30; 0,32	26; 26	14; 16	16; 19
Обыкновенная горлица	5	0,28 ± 0,004	0,27 ± 0,003	23,4 ± 0,24	15,4 ± 0,24	18,2 ± 0,20

Тибиотарзус большинства исследованных птиц несколько изогнут в парасагиттальной плоскости в области средней части диафиза крациальнно, а в дистальной - каудально и с меньшим радиусом кривизны (рис. 34—39). Почти прямая кость у глухарей и острохвостого тетерева, увеличивается ее изогнутость в ряду: белые куропатки — кавказский тетерев — полынnyй тетерев — воротничковый рыбчик. У большинства фазановых, а также у голубиных степень изогнутости тибиотарзуса сходна со средней ее выраженностью у тетеревиных, меньше у пустынной куропатки, остальных куриных и представителей других отрядов.

Кроме того, у многих птиц имеется медиальный изгиб дистального отдела тибиотарзуса, сильнее выраженный у белых куропаток, воротничкового рыбчика, а также у пастушков и утиных, чем у остальных тетеревиных, фазановых, других курообразных, ржанко- и голубеобразных (рис. 34—39).

Особенности строения проксимального эпифиза большеберцовой кости касаются, прежде всего, относительного развития его гребней.

Для всех изученных птиц характерно преимущественное развитие краиального кнемиального гребня (*crista cnemialis cranialis*). Краинолатерально, под углом 70—80 градусов к краиальному, отходит латеральный кнемиальный гребень (*crista cnemialis lateralis*), расширенная дорсокраиальная поверхность которого образует гребень коленной чашечки (*crista patellaris*) (рис. 34—39).

Краиальный гребень сравнительно большей величины у белых куропаток, воротничкового рябчика и полынного тетерева, чем у других тетеревиных, но у птиц семейства в целом и у краксов слабее, чем у фазановых, индейки и цесарки (рис. 34—37). У представителей второй группы краиальный гребень также расположен проксимальнее над дорсальной суставной поверхностью *tibia*, наиболее поднят он у цесарки (рис. 37).

Краиальный кнемиальный гребень пастушков, ржанкообразных и особенно утиных достигает максимального среди всех исследованных птиц развития в сочетании с относительно слабым развитием латерального (рис. 38, 39). Отметим также, что для утиных отмечено наиболее проксимальное расположение гребней, при котором не только краиальный кнемиальный, но и гребень коленной чашечки оказывается значительно выше уровня суставной поверхности (рис. 39). Гребень коленной чашечки птиц рассматриваемых таксонов, кроме того, ориентирован более горизонтально в сравнении с гребнем курообразных, круто изогнутым вниз (рис. 34—39).

Сравнительно слабо и примерно одинаково между собой развиты краиальный и латеральный кнемиальные гребни голубиных, что сближает их более всего с рябчиком из тетеревиных (рис. 38). У саджи самостоятельные гребни не выражены, немногого латеральнее типичного места краиального гребня они образуют единый небольшой бугорок, лишь вершина которого остается неглубоко разделенной (рис. 38).

Дистальный эпифиз голени представлен в виде двух мышцелков — латерального (*condylus lateralis*) и медиального (*condylus medialis*). Последний обычно вытянут краиально дальше, чем более округлый латеральный (рис. 34—39). Особенно сильно это различие выражено у белых куропаток и полынного тетерева, индейки и саджи, меньше у большинства тетеревиных, фазановых, кракса и пастушков. У цесарки и голубиных оба мышцелка почти одинаковой округлой формы, тогда как у ржанкообразных также сходные между собой по форме мышцелки являются вытянутыми (рис. 37, 38).

С плантарной стороны дистального эпифиза наблюдается еще одна интересная особенность мышцелков — взаимная ориентация их краиальных отделов. У тетеревиных в целом (особенно у *Lagopus* и *Tetrastes*), кракса и индейки мышцелки краиально заметно дивергируют, у большинства фазановых, цесарки и большинства остальных птиц мышцелки расположены почти или вполне параллельно друг другу. Специфическим является расположение медиального мышцелка саджи, который как-бы поднят относительно латерального (рис. 38).

Каудоплантарная поверхность медиального мышцелка образует гребень (*crista sulci*), который ограничивает медиально борозду тибионального хряща (*sulcus cartilaginis tibialis*) и в разной степени выдается каудолатерально обеспечивая различную глубину вдавленности медиального надмыщелка (*depressio epycondylaris medialis*). У белых куропаток, воротничкового, полынного и острохвостого тетеревов упомянутый гребень сравнительно выше, чем у других тетеревиных, фазановых (у фазана и кеклика он развит сильнее, чем у других), цесарки и индейки, а также пастушков. Еще слабее гребень (и менее глубокая вдавленность) у кракса и остальных птиц (рис. 35, 37).

Округлый каудально обсуждаемый гребень у многих птиц переходит в уплощенную плантарно суставную поверхность. Едва заметно это уплощение у острохвостого тетерева, а в наибольшей среди тетеревиных степени оно выражено у белых куропаток и воротничкового рябчика сближая эти виды с фазановыми, другими куриными птицами, пастушками, ржанкообразными и утиными (рис. 35, 37). Медиальный мышцелок голубеобразных почти не имеет уплощения с плантарной стороны подобно некоторым тетеревиным.

Необходимо отметить интересную особенность дистального отдела обсуждаемой кости саджи, суставной блок у которой скручен внутрь относительно проксимального отдела (рис. 38).

Цевка (*tarsometatarsus*) является самым коротким скелетным элементом тазовой конечности у большинства курообразных за исключением кракса и у большинства птиц других отрядов за исключением ржанкообразных (табл. 4). Наиболее относительно короткая среди курообразных цевка характерна для тетеревиных, среди которых белые куропатки и полынnyй тетерев обладают минимальными величинами данного показателя (табл. 4). Несколько длиннее цевка других представителей семейства и достигает максимальной длины у рыбчика, сходного по этому признаку с некоторыми фазановыми (улар, кеклик, бородатая куропатка), остальные виды которых, а также кракс, индейка и цесарка обладают существенно более длинной цевкой.

Утиные и голубеобразные близки по обсуждаемому показателю к тетеревиным с наиболее укороченной цевкой, пастушки — к фазановым, а ржанкообразные отличаются самой длинной цевкой (табл. 4).

Между относительной длиной цевки и показателем ее массивности отмечена более жесткая обратно пропорциональная зависимость, чем между соответствующими индексами голени (табл. 4). Можно предположить, что в отличие от тибиотарзуса, удлинение цевки сопровождалось более обязательным ее истончением. При этом соотношение величин показателей массивности и прочности кости показывает, что только у пастушков и голубиных место наименьшей окружности диафиза совпадает с его серединой (величины обоих показателей равны между собой), у большинства же исследованных птиц это место расположено дистальнее (показатель прочности кости меньше показателя ее массивности) (табл. 4).

Тарзометартральная кость у большинства рассмотренных птиц несколько уплотнена дорсоплантарно (особенно в проксимальной трети) (рис. 40—47). У тетеревиных и фазановых, а также пастушков, ржанкообразных и рыбков уплощение выражено сравнительно меньше, чем у остальных курообразных и голубиных (максимально и сходно между собой уплощены цевки кракса и вяхиря) (рис. 44, 45). Примерно округлая в поперечном сечении цевка утиных.

Проксимальный эпифиз цевки несет суставную поверхность в виде двух чашечек — латеральной (*cotyla lateralis*) и медиальной (*cotyla medialis*), разделенных возвышенностью (*eminentia intercotylaris*). Медиальная чашечка цевки обычно превышает по площади латеральную, однако у пастушков отмечено обратное соотношение (рис. 48).

У тетеревиных, фазановых, цесарки, а также у пастушков и утиных медиальная чашечка ограничена медиально довольно высоким гребнем, тогда как латеральный край латеральной сглажен (рис. 40—45, 47). У кракса и индейки примерно одинаково невысокие латеральный и медиальный края соответствующих чашечек, первый из которых заметно выше последнего у ржанкообразных в отличие от большинства курообразных (рис. 44, 45).

Непосредственно от ямки, расположенной под межкотилярной возвышенностью (*fossa infracotylaris dorsalis*) на дорсальной поверхности цевки проходит борозда разгибателя (*sulcus extensorius*) (рис. 40—45). У большей части тетеревиных упомянутая борозда занимает проксимальную примерно 1/2 длины диафиза и более глубокая у воротничкового рыбчика и полынного тетерева. Короткая и мелкая борозда у рыбчика и острохвостого тетерева, а также у ржанкообразных и голубиных. У фазановых в целом борозда разгибателя кажется более широкой (возможно, в связи с относительным сужением цевки), достигает половины длины диафиза у пустынной и бородатой куропаток, короче у остальных представителей семейства, а также у рыбков. Более половины длины диафиза цевки занимает борозда у кракса и индейки, всю длину — у цесарки.

На плантарной поверхности проксимального отдела цевки расположен гипотарзус (*hypotarsus*) с хорошо выраженным обычно медиальным (*crista medialis*) и латераль-

ным (*crista lateralis*) гребнями (рис. 40—47). Как и у всех курообразных, латеральный гребень гипотарзуса тетеревиных несколько ниже медиального, оба они одинаковой длины или первый немногого длиннее (глухарь, острохвостый тетерев). Гипотарзус пастушков не разделен на гребни и хорошо выраженная у курообразных борозда (*sulcus hypotarsi*) здесь отсутствует, а неглубокие, но довольно отчетливые бороздки для сухожилий расположены медиальнее вершины гипотарзуса. Изученные ржанкообразные характеризуются удлиненным медиальным гребнем гипотарзуса относительно латерального, что отличает их от куриных птиц и сближает с голубиными, у которых преимущественное развитие медиального гребня выражено сильнее (рис. 40). Максимально выражено упомянутое преимущество у рябков, гипотарзус которых представлен практически одним медиальным гребнем, относительно смещенным, в сравнении с другими птицами, к середине плантарной поверхности цевки, и отделенным глубокой бороздой от сильно редуцированного латерального гребня. Гипотарзус утиных несет три отчетливых гребня, из которых, однако, хорошо развит только наиболее медиальный.

Межгребневая борозда гипотарзуса некоторых тетеревиных плантарно перекрыта плотной (глухарь, полынnyй и острохвостый тетерева) или тонкой и более мягкой (кавказский тетерев, рябчики) соединительнотканной мемброй. Таким образом, формируется второй канал в дополнение к основному костному каналу (*canalis hypotarsi*) прободающему гипотарзус в основании медиального гребня. Наличие второго канала характерно для большинства фазановых (кроме пустынной куропатки и турача), кракса, цесарки и индейки. У пастушков и рябков канал отсутствует, у ржанкообразных и голубиных имеется два канала.

Относительная высота гипотарзуса в целом изменяется обратно пропорционально изменению относительной длины цевки (табл. 4), что свидетельствует об отсутствии коррелятивной связи между размерами этих структур. Сравнивая птиц со сходными значениями относительной длины цевки можно отметить, что у глухаря и тетеревов гипотарзус более мощно развит, чем у других тетеревиных, а у кеклика больше, чем у других фазановых (табл. 4). Сравнительно небольшой высоты гипотарзус пастушков сближает их с фазановыми, а более мощный, высокий у голубиных и утиных обуславливает их сходство с тетеревиными (рис. 40—47; табл. 4).

Продолжением медиального гипотарзального гребня у некоторых птиц является костный медиоплантарный гребень (*crista medioplantarialis*) (рис. 40—47). Среди тетеревиных самый мощный гребень отмечен у *Tetrao urogallus*, у которого он опускается дистальнее середины длины цевки, а затем продолжается в виде плоской соединительнотканной перемычки до сращения с *mt. l.* Обсуждаемый гребень *Lyrurus* также достигает указанной кости, но только в виде сравнительно узкой полосы соединительной ткани, окостеневшей в наиболее проксимальном отделе. Более мощный, полностью костный гребень остальных представителей семейства лишь немного заходит дистальнее 1/2 длины цевки (*Centrocercus*) или ограничен этой величиной. У *Bonasa* медиоплантарный гребень отсутствует. Среди других курообразных гребень достигает первой метатарзальной кости у фазана, ограничен примерно 1/2 длины цевки у кеклика, серой куропатки, а также у индейки. У цесарки гребень представлен узкой полосой плотной соединительной ткани, у кракса отсутствует совсем.

Из птиц других отрядов хорошо выраженный медиоплантарный гребень, достигающий 1/2 длины цевки, характерен только для рябков (рис. 45, 46, 47). В отличие от гребня курообразных, гребень рябков представлен невысокой сплошной стенкой, что взаимосвязано с отсутствием короткого сгибаеля 1 пальца, проходящего у первых под гребнем в его проксимальном отделе. Удлиненность (дистально) медиального гипотарзального гребня у пастушков и ржанкообразных (рис. 45) можно рассматривать, очевидно, как одну из градаций редукции медиоплантарного гребня.

Медиальная и латеральная парагипотарзальные ямки (*fossae parahypotarsales medialis et lateralis*), расположенные по соответствующим сторонам от гипотарзуса, в целом более глубокие у представителей курообразных, чем у птиц других отрядов. При этом медиальная ямка всегда выражена сильнее, чем латеральная. В пределах отряда самые глубокие парагипотарзальные ямки характерны для цесарки, несколько меньше они у большинства тетеревиных, кеклика и индейки, еще меньше у рябков, острохвостого тетерева и большинства фазановых. У кракса цевка медиальнее гипотарзуса сильно уплощена и представляет собой тонкую и широкую костную пластинку. Очень сходное уплощение цевки характерно также для представителей голубиных, однако здесь имеется отверстие, которого нет у кракса (рис. 44, 45).

Из морфологических особенностей дистального отдела цевки привлекает внимание форма, ориентация и взаимное расположение метатарзальных блоков 2-го, 3-го, 4-го пальцев (рис. 40—47). Для большинства исследованных птиц характерно общее соотношение длины блоков, при котором наиболее длинным является III, а наиболее коротким — II блок. Разница в длине IV-го и II-го блоков у тетеревиных, фазановых и цесарки, а также у саджи сравнительно небольшая; существенно больше она у пастушков, ржанкообразных и утиных; примерно одинаковой длины обсуждаемые блоки у голубиных и только у кракса IV метатарзальный блок короче II.

Специфической чертой цевки тетеревиных является сильно выпуклая дорсальная поверхность метатарзальных блоков, которая в боковой проекции придает им округлую форму (рис. 40, 41). Несколько больше, чем у других тетеревиных, уплощены дорсально-суставные блоки цевки у *Lagopus* (особенно *L. mutus*), *Centrocercus* и *Bonasa*. Значительно сильнее это уплощение выражено у большинства других птиц за исключением *Crax*, форма блоков которого близка к таковой некоторых тетеревиных (рис. 42—47).

При рассмотрении дорсальной поверхности цевки хорошо видно, что продольные оси II-го и IV-го блоков среди исследованных птиц дивергируют в различной степени, отклоняясь от продольной оси 3-го блока на определенный угол (рис. 40—47; табл. 4). Суммарный угол расхождения метатарзальных блоков у некоторых тетеревиных (глухарь, полынnyй тетерев), а также у улара достигает максимальных значений для отряда в целом. Несколько меньше он у остальных тетеревиных (наименьший у *L. mutus* и *Bonasa*), большинства фазановых, кракса и цесарки. Близки к представителям последней группы по величине обсуждаемого угла голубиные и некоторые ржанкообразные, остальные птицы (наименьший угол характерен для рябков) более сходны в частности с отдельными видами фазановых (табл. 4).

Описанное расхождение метатарзальных блоков 2-го и 4-го пальцев сочетается с их поворотом вокруг продольной оси наружу от блока 3-го пальца, наблюдаемым у большинства исследованных птиц (рис. 49). Кроме того, крайние блоки у многих птиц в разной степени отставлены плантарно (больше отставлен всегда II блок) по отношению к дорсально выдвинутому III блоку (рис. 40, 41, 42). Обе описанных особенности взаимного расположения пальцевых блоков обеспечивают большее или меньшее расхождение осей вращения в метатарзофаланговых суставах (рис. 49). Наибольшее расхождение указанных осей отмечено у тетеревиных (несколько меньше оно у белой и особенно тундряной куропаток за счет сравнительно небольшого угла между осями III-го и IV-го блоков). Значительно меньше углы образуют оси вращения метатарзальных блоков большинства фазановых, кракса и индейки, ближе к тетеревиным улар и цесарка. Взаимная ориентация осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах сближает ржанкообразных с тетеревиными, а пастушков — с фазановыми. Меньше, чем у куриных в целом, расходятся оси вращения у голубиных, почти полностью совпадают они для IV-го и III-го блоков у утиных и для всех трех блоков у рябков.

Таблица 5. Относительная длина пальцев

Вид	п	L I	L II	L III	L IV
Серый гусь	I	8,2	28,1	37,1	36,5
Чирок-трескунок	I	-	26,1	35,5	34,6
Кракс	I	11,4	21,0	31,8	21,8
Индейка	I	8,0	20,2	30,0	23,3
Азиатская дикуша	I	-	-	-	-
Белая куропатка	4	4,5 ± 0,25	15,8 ± 0,26	25,6 ± 0,49	17,6 ± 0,33
Тундряная куропатка	3	4,7 ± 0,19	16,3 ± 0,35	24,8 ± 0,44	16,3 ± 0,44
Белохвостая куропатка	I	-	-	-	-
Кавказский тетерев	I	8,8	24,8	33,2	24,8
Полевой тетерев	2	7,9; 8,3	21,6; 23,0	28,4; 30,9	22,6; 22,9
Каменный глухарь	I	-	-	-	-
Обыкновенный глухарь	2	9,7; 10,1	9,7; 10,1	32,6; 32,8	24,6; 25,6
Обыкновенный рябчик	4	8,4 ± 0,22	23,0 ± 0,28	35,9 ± 0,40	26,5 ± 0,37
Воротничковый рябчик	I	9,3	22,8	36,6	27,8
Полынnyй тетерев	I	6,1	19,8	30,4	24,0
Острохвостый тетерев	I	8,8	23,4	34,7	26,8
Пустынная куропатка	2	8,1; 8,7	21,9; 22,4	35,8; 37,0	25,0; 26,0
Кеклик	2	7,9; 8,2	23,5; 25,3	33,9; 35,1	27,4; 27
Турач	I	-	-	-	-
Серая куропатка	3	7,5 ± 0,30	26,5 ± 0,35	40,8 ± 0,52	30,6 ± 0,35
Бородатая куропатка	I	5,6	19,7	33,4	22,7
Фазан	3	7,5 ± 0,23	27,4 ± 0,43	41,0 ± 0,51	32,5 ± 0,55
Цесарка	I	10,8	22,0	35,4	28,4
Водяной пастушок	2	21,1; 22,7	53,8; 54,1	72,2; 72,5	60,2; 61,0
Коростель	I	-	-	-	-
Чибис	I	5,9	34,5	46,3	38,8
Большой веретенник	2	9,8; 11,0	34,4; 34,9	34,4; 35,2	37,3; 38,1
Травник	3	12,4 ± 0,62	43,8 ± 0,44	51,1 ± 1,03	47,1 ± 0,69
Турухтан	2	7,8; 7,9	36,9; 36,9	47,3; 48,4	39,8; 42,0
Обыкновенная саджка	2	-	8,6; 9,6	15,6; 16,2	10,6; 10,8
Вяхирь	2	17,0; 17,9	29,2; 29,7	43,1; 44,3	33,6; 33,9
Обыкновенная горлица	4	12,6 ± 0,26	22,6 ± 0,64	37,2 ± 0,43	27,7 ± 0,65

Еще одной интересной особенностью цевки является ее скрученность, которая обусловливает поворот дистального конца цевки внутрь относительно проксимального (рис. 48). Максимальная величина угла скрученности цевки характерна для саджи, несколько меньше она у отдельных тетеревиных (белая куропатка, полынnyй тетерев), ржанкообразных (чибис) и голубиных. Практически не выражена скрученность метатарзуса у индейки, коростеля и утиных (табл. 4).

Пальцы (*digiti*) большинства исследованных птиц состоят из одинакового количества фаланг — двух (1-й палец), трех (2-й), четырех (3-й) и пяти (4-й). Исключение составляют представители Pteroclidae, у которых в 4 пальце число фаланг ограничено четырьмя, а у саджи отсутствует первый палец. В остальном отличия касаются, главным образом, относительной длины пальцев и длинниковых пропорций фаланг. Длина пальцев уменьшается от III к IV и II (табл. 5). У большинства тетеревиных, кракса и цесарки первый палец в среднем длиннее, чем у фазановых и индейки. У белых куропаток и полынnyго тетерева I палец самый короткий не только из курообразных, но также из всех изученных нами птиц в целом, за исключением рыбака, имеющего сильно редуцированный I палец. У пастушков и голубиных первый палец длиннее, чем у куриных птиц, в отличие от ржанкообразных и утиных (табл. 5).

Незначительно различаются курообразные по относительной длине 2-го — 4-го пальцев (за исключением наиболее короткопалых белых куропаток и полынnyго тетерева, более длиннопалых серой куропатки и фазана). Среди остальных исследованных птиц для обсуждаемых пальцев характерна та же тенденция удлинения от утиных к

пастушкам, что и для первого пальца (табл. 5).

Основная фаланга 2-го пальца у всех изученных птиц длиннее дистальной. Укорочение фаланг от основной к дистальной отмечено также в 3 пальце, хотя у вяхиря вторая и третья фаланги отличаются по длине очень несущественно или равной длины у горлицы (табл. 5).

В четвертом пальце всех изученных птиц фаланги укорачиваются от основной к третьей. Четвертая фаланга удлиняется в сравнении с предыдущей у большинства тетеревиных, фазановых, у кракса, цесарки, у утиных, некоторых ржанкообразных и вяхиря. Третья и четвертая фаланги почти или равной длины у пастушков, турухтана и горлицы. Самой короткой является дистальная фаланга 4-го пальца тундряной куропатки, пустынной куропатки и турача, а также чибиса (табл. 5).

2. Мускулатура

1. *M. iliotibialis cranialis* (*m. sartorius*) (рис. 50—55) — продольноволокнистый лентовидный мускул, определяющий краиальную границу бедра. Начинается от дорсального гребня подвздошной кости (*crista iliaca dorsalis*), покрываю комплекс подвздошно-вентральных мышц (*mm. iliotrochanterici*). У тетеревиных в целом хорошо развит апоневротический компонент начала мускула, составляющий у большинства видов около 4/5 его ширины (рис. 50). У белых куропаток, воротничкового рябчика и кавказского тетерева начало полностью апоневротическое. Проксимальный апоневроз расширяется в каудальном направлении и переходит в проксимальный апоневроз *m. iliotibialis lateralis* без видимой границы с последним. Переход мышечных волокон в дистальное сухожилие определяется, как правило, проксимальной границей медиального икроножного мускула (*m. gastrocnemius medialis*), который частично покрывает дистальный отдел рассматриваемого мускула выходя за пределы голени (рис. 51, 52, 53). Уплощенное дистальное сухожилие рассматриваемого мускула подходит дорсомедиально к сухожилию коленной чашечки (*ligamentum patellae*) и в его составе прикрепляется к проксимальному краю *tibia* в основании кнемиальных гребней. У *Centrocercus* сухожилие наиболее широкое и расположено заметно медиальнее, чем у других тетеревиных (рис. 53).

Изученные фазановые и другие представители курообразных отличаются менее выраженным проксимальным апоневротическим компонентом (рис. 54), ограниченным 1/2 общей ширины начала (*Perdix*) или не превышающим его 1/3. В сравнении с тетеревиными мышечное брюшко утолщено и несколько укорочено в связи с мощным развитием проксимального отдела медиального икроножного мускула. Дистальное сухожилие, подобно таковому *Centrocercus*, смещено медиально.

Мышечное начало мускула изученных *Rallidae* резко отличает представителей этой группы от таковых *Tetraonidae* и, в меньшей степени, от других *Galliformes*. Указанное отличие усиливается благодаря наличию у пастушков утолщенного и укороченного мышечного брюшка, вполне обособленного от *m. iliotibialis lateralis*.

Значительного развития достигает проксимальный апоневроз у исследованных ржанко- и особенно голубеобразных, что наряду с относительно слабым (уплощенным) и удлиненным мышечным брюшком определяет сходство этих птиц с тетеревиными. Исключение составляет саджа, у которой мощное развитие медиального икроножного мускула в проксимальном отделе обусловливает относительно короткое мышечное брюшко *m. iliotibialis cranialis*.

Начало относительно длинного и узкого мускула исследованных *Anatidae* является сухожильным менее, чем на половину ширины начала, что меньше, чем у *Tetraonidae*. Дистальное сухожилие заметно смещено медиально и в составе сухожилия коленной чашечки хорошо видна его граница в отличие от всех других изученных птиц.

2. *M. iliotibialis lateralis* (*m. iliotibialis*) (рис. 50, 54, 56, 57, 84) — наиболее поверхностный (латерально) из мышц бедра, уплощенный, близкий к трехугольной форме, крациальному граничит с *m. iliotibialis cranialis*, каудально — с *m. flexor cruris lateralis*. У тетеревиных мускул начинается обширным плотным апоневрозом от дорсального подвздошного гребня, а также поверхностным апоневрозом и мышечными пучками — от дорсолатерального гребня и слабо выраженного дорсолатерального отростка (рис. 50, 56). Начальный апоневроз, составляющий более половины проксимальной ширины мускула, плотно прилегает к наружному апоневрозу *m. iliotrochantericus caudalis* и частично срастается с ним. У *Centrocercus* наиболее каудальная часть мышечных пучков начинается также от наружного апоневроза расположенного медиальнее *m. iliosifularis*, утолщенная, в сравнении с другими тетеревиными, проксимальная часть которого полностью занимает место под каудальным отделом гребня. Несколько крациальнее центральной части мускул имеет апоневротический участок, занимающий более половины длины мышечного брюшка и условно разделяющий его на краиальный и каудальный отделы (рис. 50, 54, 56, 57, 84). Указанный апоневроз сращен с таковым наиболее выпуклого в этой части *m. femorotibialis medius*, что сильно выражено у *Lagopus*, *Tetrao*, *Lyrurus* и *Centrocercus*. Каудальный отдел мускула утолщен в сравнении с краиальным примерно в 1,2—1,5 раза у большинства тетеревиных и более, чем в 2 раза у *Centrocercus*. Краиальный и более слабый средний отделы мускула продольноволокнистые, мышечные пучки каудального подходят к апоневрозу (к продольной оси мускула) под углом примерно 20 градусов. Дистальное сухожилие образовано сужением апоневроза и формирует поверхностную часть сухожилия коленной чашечки.

При значительном сходстве с тетеревиными фазановых, а также кракса, цесарку и индейку отличает уменьшение апоневротического компонента проксимального прикрепления мускула (рис. 54) и более выраженное (в 2,5—3 раза) утолщение каудального отдела по отношению к краиальному. Последнее обстоятельство сближает с рассматриваемой группой *Centrocercus*. Кроме того, для фазановых в особенности, но также для других куриных характерно более каудальное, чем у тетеревиных, начало мускула от седалищной кости вблизи ее каудального края вентральнее дорсолатерального отростка.

Еще более выражено уменьшение начального апоневроза, в сравнении с тетеревиными, у изученных пастушков, что в сочетании с мощным развитием каудального отдела мускула относительно краиального (в 2,5—3 раза), определяет некоторое сходство этих птиц в частности с фазановыми. Уменьшение угла перистости каудального отдела мускула от куриных к пастушкам (табл. 6) взаимосвязано, очевидно, с общим сужением этого отдела в проксимальной части.

Значительное развитие проксимального апоневроза (2/3—3/4 всей ширины начала) и небольшое различие в толщине каудального и краиального отделов определяет некоторое сходство между ржанкообразными и тетеревиными. Однако в целом мускул у первых заметно более узкий за счет каудального отдела и подобен в этом отношении мускулу пастушков (рис. 57).

Некоторые черты морфологии *m. iliotibialis lateralis* также сближают представителей голубиных и тетеревиных (ширина мускула, небольшая и относительно равномерная его толщина), хотя мышечное в основном начало каудального отдела более характерно, наравне с голубиными, большинству других курообразных и пастушков. У саджи рассматриваемый мускул весьма специфичен: краиальный его отдел почти полностью представлен апоневрозом, содержащим лишь небольшой мышечный участок, а каудальный сильно утолщен и начинается в основном мышечно и поверхностным апо-

Таблица 6. Величина угла перистости мышц (град.)

N	Вид	m. ilio-troch. caud.	m. pubo- ischio-femor.	m. obtu- femora- lis	m. femo- rotib. med.	m. gastr. p. med.	m. gastr. p. lat.	m. flexor perforatus dig. II		m. flexor per. et per. dig. II		m. plan- taris	m. flex. digit longus	m. pop- liteus
								мед. гол.	лат. гол.	мед. гол.	лат. гол.			
1.	Серый гусь	5-35	25-30	10-15	5-10	20-25	40-45	10-15	25-30	15-20	20	8-10	15-20	5
2.	Чирок-тресунок	5-10	25-30	10-12	5-10	20-25	25-30	10-15	15-16	10-15	10-15	5-10	10-20	10-15
3.	Кракс	10-15	10-20	30-35	15-20	10-15	20-25	20-23	10-15	15	-	13-15	15-20	10-15
4.	Индейка	20-25	35-40	50-55	25-30	20-30	40-45	10-15	20-30	30-35	30	35-40	20-25	30-35
5.	Белая куропатка	30-40	20-25	25-30	10-15	20-25	20-25	30-35	15-20	30-35	15-20	30-35	25-35	8-10
6.	Тундряная куропатка	25-40	18-20	25-30	10-15	20-25	20-25	30-35	15-20	25-30	15-20	30-35	20-30	25-30
7.	Кавказский тетерев	35-45	20-25	35-40	10-20	30-40	20-30	30-40	15-30	35-45	10-45	20-25	35-40	18-20
8.	Половой тетерев	30-40	25-30	35-40	15-20	30-40	20-30	30-40	15-35	35-45	10-45	20-25	35-40	5-10
9.	Обыкновенный глухарь	40-45	35-40	25-35	15-25	35-40	25-35	30-40	15-35	35-45	10-45	20-25	35-40	5-10
10.	Обыкновенный глухарь	15-20	10-20	20-30	10-15	20-10	20-10	10-15	20-30	30	10-20	10-15	20-25	10-12
11.	Воронинковый рыбчик	15-20	10-20	20-25	10-15	20-30	10-15	20-25	30	10-20	10-20	20-25	15-20	20-25
12.	Полнышний тетерев	30-40	20-25	10-15	10-15	20-30	10-15	20-30	45-50	35-45	15-30	25-30	25-30	5-10
13.	Острохвостый тетерев	15-20	10-15	10-15	10-15	10-15	20-25	20-25	25-30	10-15	8-10	10-15	18-20	10-15
14.	Пустынная куропатка	35-45	10-20	15-20	25-30	30-40	25-30	35-40	25-30	20-35	20-35	20	25-30	25-35
15.	Каспийский ушар	15-20	20-25	15-20	20-30	10-15	25-30	10-15	25-30	20-35	20	25-30	25	30-35
16.	Кеклик	20-25	15-20	25-30	20-30	10-15	20-30	20-30	30-35	20-35	10-15	20-25	15-20	15-20
17.	Турач	10-15	10-15	15-25	10-15	10-15	20-30	20-30	20-25	20-25	15-20	18-20	15-20	20-25
18.	Серая куропатка	20-25	15-20	15-20	20-25	20-30	20-30	20-25	30	20-25	25-30	15-20	15-20	10-15
19.	Бородатая куропатка	20-25	10-20	15-20	25-30	20-35	20-30	25-35	20-35	20-35	10-15	20-25	20-25	10
20.	Фазан	30-45	15-20	20-25	25-30	30-40	20-30	30-40	40	35-37	20	20-25	20-25	20-25
21.	Цесарка	20-25	15-25	45-55	15-20	20-30	40-45	30-35	20-25	25-30	-	25-30	25-30	25-30
22.	Водяной пастушок	15-25	10-15	40-45	15-20	15-25	20-30	15-25	15-25	15-20	15-20	15-20	20-25	10-15
23.	Коростель	25-40	10-15	55-60	20-30	15-30	25-40	35-45	20-30	15-25	15-25	23-25	23-25	10-15
24.	Чибис	10-30	15-20	25-30	15-20	15-25	10-20	15-25	15-20	10-15	20-25	15-20	15-20	10-12
25.	Большой вортенник	15-30	10-15	25-30	15-25	20-30	15-20	15-20	15-20	10-15	15-20	10-15	10-15	20-25
26.	Травник	10-30	10-15	20-30	15-20	20-30	15-20	15-25	15-25	18-20	8-10	13-15	10-15	5-10
27.	Туруктан	10-25	10-20	30-35	20-25	20-30	15-20	15-25	15-20	10-15	13-15	13-15	10-15	20-30
28.	Обыкновенная саджа	10-20	15-20	30-40	15-25	30-35	20-25	20-25	35-40	35-40	20-25	10-15	25-30	5-10
29.	Вяхирь	5-20	15-20	30-35	20-30	20-25	20-30	35-45	25-30	35-40	25-30	30-40	25-35	0
30.	Обыкновенная горлица	35-40	15-20	30-40	20-30	20-30	35-45	35-40	35-40	35-40	35-40	35-40	25-30	10-15

Продолжение табл. 6

N n	m. pecten longus	m. tibialis cranialis	m. flexor perforatus dig. IV	m. flexor perforatus dig. III	m. per. et per. Dig. III	m. exten. digit. longus	m. pecto- neus brevis	m. flex. hallu-cis brevis	m. exten. hallucis longus	m. ab- ductor dig. IV	m. exten. propinus dig. III	m. abduc- tor dig. II
крайн. гол.	лат.роп. гол.	меди. гол.	лат. гол.	меди. гол.	лат.гол.	меди. гол.	лат.гол.	меди. гол.	лат.гол.	меди. гол.	лат.гол.	меди. гол.
1.	5-8	10-12	10-15	20-25	15-20	30	18-20	25-30	15-25	5-10	10	30-35
2.	5-8	8-10	15-18	20-25	15-20	15-20	15-30	15-20	5-10	30	30	3-5
3.	5-10	10-15	10-15	20-25	10-15	5-10	10-25	15-20	5-10	10-15	5-10	3-5
4.	20-30	15-25	20-25	30-40	20-25	30-40	15-20	20-25	25-30	15	25	20-25
5.	25-35	10-15	35-40	20-25	35-45	15-20	30-35	25-30	25-30	15-20	25-30	10-15
6.	25-35	10-20	10-20	35-40	20-25	35-40	15	25-30	15-20	15-20	15-20	15-20
7.	25-35	10-20	15-20	35-37	20-30	35-45	20-25	35-40	30-35	20-30	25-30	5-10
8.	25-35	10-20	15-20	35-40	25-30	35-45	20-25	35-40	25-30	20-30	25-30	20-25
9.	25-35	10-20	15-20	25-35	20-25	30-40	25-30	40	30-35	20-30	25-30	25
10.	20-25	10-20	15-25	25-30	10-15	25-35	15	25-30	10-15	20-25	25-30	20
11.	20-25	10-20	10-15	25-30	10-15	25-35	15	25-35	10-15	15-20	25	5-10
12.	7-10	5-15	10-12	35-37	10-15	60-70	15-25	35-40	30-35	20-25	25-30	5-10
13.	7-10	5-15	10-12	15-20	5-10	15	5-7	10	10-15	10-15	15	15-20
14.	20-30	15-25	10-15	30-40	20-25	35-40	25-30	30-35	20-25	15-17	25-30	3-5
15.	20-25	10-20	10-15	20-30	10-15	25-30	20-25	15	15-20	15-20	20-25	8-10
16.	20-30	10-15	15-20	20-25	35-40	30	25-35	15-20	15-20	15	20-25	15-20
17.	15-25	10-15	20-25	10-20	30	20-25	15-25	10-15	15-20	15	20-25	15-20
18.	20-30	10-20	10-15	30-35	15-25	30-35	25-30	15-25	10-15	13-15	15-20	15-20
19.	20-30	10-20	15-25	30-40	25-30	35-40	10	35-40	20-25	15-20	15-20	10
20.	20-30	10-20	15-20	30-40	35-40	25-30	20-25	15-20	15-20	15-20	20-25	10-15
21.	20-30	10-20	10-15	30-40	35-40	30-40	15-20	25-30	20-30	13-15	20	20
22.	10-15	15-17	23-25	10-15	20-25	10-15	15-20	15-20	15-20	15	20-25	18-20
23.	15-20	10-25	15-25	35-37	15-25	25-30	15-20	25-30	15-25	15-20	15-20	15-20
24.	10-15	10-15	18-20	10-15	25-27	13-15	20-30	15-20	15	10-15	15-20	25-30
25.	10-15	10-15	15-20	5-15	25-30	10-15	20-30	10-15	10-15	15	10-15	8-10
26.	10-15	10-15	10-15	10-20	5-15	20-25	15-20	20-30	10-15	10-15	8-10	5-8
27.	5-15	10-15	15-20	10-15	25-30	10-15	20-25	15	10-15	10	5-10	5-8
28.	35-40	10-15	10-15	35-40	20-25	25-30	15-20	10-15	10-15	5-10	8-10	5-10
29.	35-40	15-30	25-30	35-40	25-30	35-40	15-20	25-35	15-20	18-20	20-25	15-20
30.	30-35	15-30	25-30	25-30	35-45	15-20	30-40	15-25	30-35	10-15	30-40	20-25
										25-30	25-30	25-30

Таблица 7. Относительная масса мускулатуры тазовой конечности (% от массы тела)

Вид	п	Масса мышц
Серый гусь	1	6,74
Чирок-трескунок	2	4,80; 4,33
Кракс	1	16,48
Индейка	1	15,84
Азиатская дикуша ¹	4	5,5
Белая куропатка	4	8,83 ± 0,40
Тундровая куропатка	3	8,47 ± 0,33
Кавказский тетерев	1	8,80
Половой тетерев	3	8,76 ± 0,61
Обыкновенный глухарь	2	9,34; 8,40
Обыкновенный глухарь ¹	8	9,8
Обыкновенный рябчик	3	5,28 ± 0,21
Воротничковый рябчик	1	6,00
Полынnyй тетерев	1	11,68
Острохвостый тетерев	1	7,85
Пустынная куропатка	2	14,71; 15,18
Каспийский улар	1	18,10
Кеклик	1	15,11
Кеклик ¹	31	14,7
Турач	1	12,45
Серая куропатка	3	12,43 ± 0,68
Бородатая куропатка	1	15,32
Фазан	2	13,38; 16,05
Цесарка	1	18,45
Водяной пастушок	2	15,44; 16,00
Коростель	1	15,70
Чибис	1	4,50
Большой веретенник	2	6,75; 6,38
Травник	3	5,25 ± 0,26
Турухтан	1	8,10
Обыкновенная саджка	2	7,71; 7,59
Вяхирь	2	3,92; 4,09
Обыкновенная горлица	3	4,02 ± 0,30

Примечание: ¹ — по данным
М.А.Кузьминой (1977).

отростка (рис. 58), что обусловлено, по-видимому, сравнительно узким началом латерального сгибателя голени, которое у большинства тетеревиных занимает указанное место. Краиальный апоневроз достигает 1/3 или даже 1/2 (*Centrocercus*, *Tympanuchus*, рис. 60) ширины начала мускула. Мышечные пучки конвергируют к дистальному апоневрозу, образующему двухперистую структуру в дистальной примерно 1/3 (большинство видов) или 1/5 (*Tetrao*) брюшка. Исключение составляет *Tympanuchus*, у которого в дистальной 1/3 брюшка "собирает" мышечные пучки не внутренний, а поверхностный, каудолатеральный апоневроз образуя переходную к одноперистой структуру. Отметим также, что у *Lyrurus tetrix* внутренний апоневроз частично выходит на медиальную поверхность брюшка, представляя как бы переходное от внутреннего к поверхностному апоневрозу состояние.

Узкое дистальное сухожилие мускула проходит через сухожильную петлю, изгибается дистально и прикрепляется на бугорке каудолатеральной поверхности *fibula*.

4. Сухожильная петля (*ansa m.iliofibularis*) (рис. 65, 73, 88, 90) — образует три ветви: проксимальную бедренную, дистальную бедренную и мало-

неврозом от уникального для птиц (Штегман, 1960) гребня, расположенного дорсальнее *crista iliaca dorsolateralis*, очевидно, обязанного своим происхождением обсуждаемому мускулу. Дистально апоневроз краиального отдела продолжается за пределами коленного сустава и покрывает проксимальную 1/3 голени срастаясь с апоневрозом *m.peroneus longus* и *m.gastrocnemius p.medialis* (рис. 84). Угол перистости у саджи существенно меньше, чем у вяхири и горлицы (табл. 6).

Наиболее узкий и уплощенный мускул представителей *Anatidae* практически лишен каудального отдела, что резко отличает эту группу от других изученных птиц.

3. *M. iliofibularis* (*m.biceps femoris*) (рис. 58—65) — расположен медиальнее латерального подвздошно-большеберцового мускла, с проксимальным апоневрозом которого частично сращен в краиальном отделе. У тетеревиных начало мускула обширное — апоневротически от каудальной части дорсального и в основном мышечно (поверхностный апоневроз развит в наиболее каудальной части) — от дорсолатерального гребня. Кроме того, у *Lagopus* и *Centrocercus* наиболее каудальные мышечные и сухожильные пучки начинаются от вентролатеральной поверхности слабо развитого здесь дорсолатерального

берцовую. Первая прикрепляется на каудолатеральной поверхности бедра несколько проксимальнее латерального мышлка, вторая — вблизи *crista supracondylaris lateralis*, последняя, наиболее широкая — на краинолатеральной поверхности проксимального конца *fibula*.

Прикрепление дистального сухожилия мускула ограничено проксимальной 1/4 длины голени.

Для *m. iliofibularis* фазановых, а также кракса, цесарки и индейки характерно утолщенное и более узкое в проксимальной части мышечное брюшко с менее развитым, чем у тетеревиных, апоневротическим компонентом (рис. 61, 62). Двухперистая структура выражена в дистальной 1/4 — 1/5 (фазановые, цесарка) или 1/6 (кракс, индейка) брюшка. Внутренний апоневроз у кракса, цесарки и индейки частично выходит на каудолатеральную поверхность мускула. Дистальное сухожилие прикрепляется в пределах 1/5 длины голени.

Отмеченные для фазановых особенности подвздошно-малоберцового мускула в равной мере присущи изученным пастушкам, которых отличает лишь увеличенная протяженность двухперистой структуры достигающей 1/3 длины брюшка (рис. 63).

Относительно широкий в проксимальной части и уплощенный мускул ржанко- и голубеобразных больше всего напоминает мускул тетеревиных, однако хорошо развитые апоневрозы и в краиальном, и в каудальном отделах есть только у саджи, у остальных птиц этой группы последний почти не выражен (рис. 64). Отличает саджу и самый короткий двухперистый участок (не более 1/10 брюшка), тогда как у ржанкообразных он составляет 1/4—1/5, у голубиных — 1/3 длины его. Дистальное сухожилие сращено с малоберцовой костью в пределах 1/4 длины голени у голубеобразных и 1/5—1/6 у ржанкообразных.

Как и предыдущие два мускула, *m. iliofibularis* утиных самый узкий из исследованных птиц и начинается мышечно только от дорсолатерального гребня. Мишечные пучки в дистальной 1/4 брюшка собирает не внутренний, а поверхностный (каудальный) апоневроз, образуя одноперистую структуру.

Дистальное сухожилие здесь относительно самое длинное и прикрепляется на уровне 1/4 длины голени.

5. *M. iliotrochantericus caudalis* (*m. iliotrochanericus posterior*) (рис. 58, 59, 60—64, 66, 67) — занимает преacetабулярную часть подвздошной кости, от дорсальной поверхности (*facies dorsalis*) которой начинается мышечными пучками и наружным апоневрозом от большей части дорсального гребня. У большинства тетеревиных значительная часть мышечных пучков отходит также от дорсолатерального апоневроза *m. iliotrochantericus cranialis*, что слабее других выражено у *Tetrastes*, *Bonasa*, *Tympanuchus* (рис. 59, 67). Внутри мышечного брюшка, параллельно его наружной поверхности проходит широкий апоневроз, формирующий двухперистую структуру. Вентромедиальная мышечно-апоневротическая структурная единица (MACE) у всех тетеревиных толще дорсолатеральной в 2—2,5 раза (большинство видов), в 2,5—3 раза (белые куропатки, глухарь) или даже в 3—3,5 раза (полынnyй тетерев). Обе MACE у рябчика, воротничкового рябчика и острохвостого тетерева имеют примерно одинаковый угол перистости 15—20 градусов при минимальном (двухкратном) превышении толщины вентромедиальной из них. У большинства же представителей семейства угол перистости последней существенно больше (табл. 6). Дистальное сухожилие мускула образовано слиянием внутреннего и наружного апоневрозов и прикрепляется широкой дугой краинальнее середины латеральной поверхности трохантера бедра примерно на уровне сухожилия *m. obturatorius medialis* (рис. 60, 67). Место крепления сухожилия расположено отчасти проксимальнее, отчасти дистальнее оси проторакторно-ретракторных движений бедра.

Соответственно форме преacetабулярной *ilium*, обсуждаемый мускул фазановых,

кракса, цесарки и индейки в целом ориентирован более вертикально, ближе к парасагиттальной плоскости тела, и заметно толще (рис. 61, 62). Сращение каудального подвздошно-вертельного мускула с краиальным у фазановых в целом мощнее, чем у тетеревиных. Преимущество толщины вентромедиальной MACE не столь существенно, как у тетеревиных (1,5—2 раза) в основном за счет увеличенной толщины последней. Угол перистости достигает 40—45 градусов (вентромедиальная) и 30—35 (дорсолатеральная MACE) у фазана и пустынной куропатки, несколько меньше у большинства фазановых, цесарки, индейки и особенно у кракса (табл. 6).

Утолщенный мускул пастушков в целом сходен с мускулом фазановых, что в большой мере объясняется сходством в строении преацетабулярного отдела таза. Величина углов перистости обеих MACE у коростеля существенно больше, чем у пастушки (табл. 6).

У представителей ржанко- и голубеобразных форма и ориентация мускула более всего сходны с таковыми тетеревиных. Углы перистости у ржанкообразных средней для куриных птиц величины, меньше у вяхиря и горлицы, и весьма велики у саджи (табл. 6). Специфично дистальное окончание мускула саджи: типичное прикрепление здесь является промежуточным, после чего сухожилие следует вплоть до прикрепления к каудальному краю латеральной поверхности трохантера бедра.

Обсуждаемый мускул утиных развит слабо и наиболее узкий. Вентромедиальная MACE превышает дорсолатеральную и по толщине (в 2,5—3 раза), и по величине угла перистости (табл. 6).

6. *M. iliotrochantericus cranialis* (*m. iliotrochantericus anterius*) (рис. 60—64, 67, 68, 69) — небольшой мускул, обычно треугольной формы, мышечно и апоневротически начинается от латерального края (*margo lateralis*) преацетабулярной части подвздошной кости.

Среди изученных тетеревиных начало мускула неодинаково по относительной ширине. У *Centrocercus* и *Lagopus* он начинается от краиальных почти 2/3 латерального края подвздошной кости, у *Lyrurus* — от краиальной более половины, и примерно от половины у других представителей (рис. 58, 59, 60). Наиболее узкое начала у *Tympanuchus* ограничено средней менее 1/2 части латерального края (рис. 67). Мышечные пучки от подвздошной кости (наиболее краиальные) и большей частью от дорсолатерального апоневроза идут к вентромедиальному апоневрозу, формирующему дистальное сухожилие. Угол перистости у большинства тетеревиных сходен, только у острорхвостого тетерева он заметно меньше (табл. 6). Дистальное сухожилие прикрепляется к латеральной поверхности бедра дистальнее окончания сухожилия *m. iliotrochantericus caudalis*. Расстояние между упомянутыми сухожилиями относительно меньше, чем у других тетеревиных, у *Bonasa* относительно больше — у *Lagopus* (рис. 58).

Начало мускула у некоторых фазановых занимает более 1/2 длины латерального края *ilium* (пустынная и серая куропатки, улар) или достигает 2/3 у остальных, а также у кракса, цесарки, индейки (рис. 68).

В отличие от курообразных, исследованные пастушки, ржанкообразные и утиные имеют, помимо каудального, только один подвздошно-вертельный мускул, описанный Джорджем и Бергером (George, Berger, 1966) как *m. iliotrochantericus cranialis*. Начало мускула широкое, почти от всей длины латерального края подвздошной кости, что соответствует суммарной ширине начала краиального и среднего подвздошно-вертельных мышц куриных (рис. 63, 64, 69). У ржанкообразных в пределах мышечного брюшка хорошо заметен след сращения двух мышц. Отличительной чертой пастушков является двухперистая структура рассматриваемого мускула и относительно проксиимальное прикрепление дистального сухожилия почти вплотную к таковому каудальному одноименному мускула. Последнее характерно и для утиных. Угол перистости у пас-

тушков больше, чем у ржанкообразных и утиных (табл. 6).

Изученные голубиные характеризуются хорошо обоснованным *m. iliotrochantericus cranialis*, который начинается от половины длины преацетабулярного отдела подвздошной кости (горлица) или несколько уже (вяхирь), что сближает эти виды с тетеревиными как и небольшой угол перистости (табл. 6).

7. *M. iliotrochantericus medius* (рис. 68, 70, 71) — самый маленький из группы подвздошно-вертельных мышц, снаружи почти полностью прикрыт каудальным из них и расположен кзади от краиального.

Начало мускула тетеревиных мышечно-апоневротическое, от каудальной примерно трети *margo lateralis ilii* у большинства видов семейства (рис. 70). Наиболее узкое начало характерно для острохвостого тетерева и ограничено каудальной четвертью латерального края. Мышечные пучки идут от дорсолатерального к медиовентральному апоневрозу под углом, величина которого возрастает от полынного и острохвостого тетеревов к глухарю и тетереву (табл. 6). Дистальное сухожилие прикрепляется к латеральной поверхности трохантера бедра чуть краиальнее и дистальнее сухожилия каудального одноименного мускула (*Lagopus*, *Lyrurus*, *Centrocercus*) или частично покрыто последним у остальных тетеревиных.

Проксимальная ширина мускула изменяется примерно в одинаковых пределах у фазановых и остальных куриных: от 1/4 латерального края (*Phasianus*, *Perdix*, *Meleagris*) до 1/3 (большинство фазановых, *Numida*) и 1/2 (*Tetraogallus*). Наиболее узкий мускул у кракса (1/6 длины латерального края). Угол перистости мускула большей части фазановых и индейки достигает 20—25 градусов, у остальных куриных заметно меньше (табл. 6).

У изученных пастушков, ржанкообразных и утиных *m. iliotrochantericus medius* отсутствует.

Относительно узким началом (1/4 — 1/5 латерального края) и прикреплением конечного сухожилия заметно дистальнее такового каудального отличается средний подвздошно-вертельный мускул голубиных, тогда как у саджи он значительно шире и его дистальное сухожилие оканчивается проксимальнее. Кроме того, наличие внутреннего апоневроза в дистальной трети брюшка определяет у саджи переходную к двуперистой структуру мускула.

8. *M. caudo-ilio-femoralis* (*m. piriformis*) (рис. 50, 54—60, 63, 64, 67—73) — у подавляющего большинства изученных птиц состоит из двух порций: *pars iliofemoralis* (а) и *pars caudofemoralis* (б). Обе порции продольноволокнистые, первая прикрывает латерально *m. ischiofemoralis*, вторая лежит непосредственно на седалищной кости (каудовентральной ее части).

P. iliofemoralis тетеревиных начинается мышечно от подгребневой впадины на протяжении более, чем половины гребня и от узкой полосы латеральной поверхности седалищной кости вдоль ее каудального края, но не доходя до него (рис. 60, 72). Своевозможное начало мускула у *Tympanuchus*: мышечные пучки начинаются из-под дорсолатерального гребня как обычно, а дальше — от его продолжения — седалищного гребня (*ischiatric ridge* по Holmes, 1963) (рис. 67). Наиболее широкий мускул у белых куропаток и полынного тетерева, наиболее узкий у рябчика и воротничкового рябчика. В средней части длины брюшка, в дорсальной его половине имеется тонкая сухожильная вставка, локализация которой соответствует наиболее выпуклому участку лежащего медиальнее *m. ischiofemoralis* (рис. 60, 67, 72).

P. caudofemoralis начинается узким шнурообразным сухожилием от вентральной поверхности плотного апоневроза, покрывающего пигостиль вентрально (рис. 50, 58, 59, 67, 72). Уплощаясь и образуя небольшой поверхностный апоневроз, сухожилие дает начало мышечным пучкам, брюшко резко расширяется, следует по латеральной по-

верхности каудовентрального угла седалищной кости или несколько дорсальнее его к каудолатеральной поверхности бедра. В проксимальной примерно 1/3 мускула глухаря есть небольшая сухожильная вставка (подобная таковой предыдущей порции) на половину ширины брюшка.

В дистальном отделе мускула тонкое сухожилие хвостово-бедренной порции у тетеревиных сращено с вентральным краем мышечного окончания подвздошно-бедренной на небольшом протяжении (рис. 72). Полное окончание последней на дистальном сухожилии первой с последующим прикреплением к бедру только посредством этого сухожилия — специфическая черта мускула острохвостого тетерева (рис. 67).

Место общего дистального прикрепления мускула ограничена у большинства тетеревиных проксимальной 1/3, но у белых куропаток расположено дистальнее, в пределах средней 1/3 длины бедра.

Подвздошно-бедренная порция мускула фазановых и других куриных в целом более развита, начинаясь от подгребневой вогнутости вдоль всей длины гребня, от каудального края седалищной кости или вблизи него (цесарка, индейка). Сухожильная вставка у большинства фазановых, цесарки и индейки развита слабо, а у кракса занимает около 2/3 его ширины (рис. 71, 73).

Хвостово-бедренная порция отсутствует у индейки (рис. 68). У большинства фазановых, кракса и цесарки строение и топография ее вполне сходны с таковыми тетеревиных. Исключение составляет турецкий, у которого начало порции полностью мышечное и по ширине не уступает средней части брюшка (рис. 73).

Дистальное окончание части мышечных пучков на сухожилии хвостово-бедренной порции мускула характерно для большинства фазановых (рис. 71), тогда как у фазана, кракса и цесарки отмечено лишь незначительное сращение подобно тетереву, белым куропаткам и рябчикам (рис. 72). Общее прикрепление обеих порций к бедру расположено в пределах проксимальной его трети.

Сходна с таковой фазановых мощная *p. iliofemoralis* пастушков, однако здесь она относительно смешена дорсокаудально, начинаясь в частности от вентральной поверхности краиальной части дорсолатерального отростка (рис. 63). Сухожильная вставка зачаточная у коростеля и чуть больше у пастушка.

Начало очень мощной у этой группы птиц *p. caudofemoralis*, как и у большинства куриных, тонким апоневрозом. Дистальное сухожилие лишь очень слабо сращено с мышечным окончанием первой порции и определяет границу общего прикрепления дистальнее 1/3 бедра.

Подвздошно-бедренная порция у ржанкообразных отсутствует, а хвостово-бедренная относительно широкая, имеет типичное начало и самостоятельно прикрепляется к бедру мышечно-сухожильно, чуть дистальнее 1/3 последнего.

У представителей голубеобразных первая порция относительно небольшая, более всего сходна с таковой тетеревиных; у саджи увеличено начало от седалищной кости. Вторая начинается широким плоским сухожилием в отличие от других птиц (рис. 55). Общее окончание на бедре более типичное, со слабым сращением обеих порций у голубиных и очень сильным сращением с необычно длинным сухожилием хвостово-бедренной порции у саджи. Нижняя граница прикрепления у птиц отряда достигает середины бедра.

Узкая и наиболее относительно длинная подвздошно-бедренная порция мускула утиных начинается не только от подвздошной кости, но и от одного (*Anser*) или двух (*Anas*) первых свободных хвостовых позвонков.

Начало хвостово-бедренной порции широким сухожилием, как у голубеобразных. Дистальное крепление мускула общее для обеих порций, только сухожильное в отличие от других изученных птиц и расположено дистальнее середины бедра, т.е. наиболее дистально (рис. 69).

9. *M.ischiofemoralis* (рис. 60, 67—70) — наиболее глубокий из коротких заднебедренных мышц, лежит на латеральной поверхности седалищной кости под (медиальнее) подвздошно-бедренной порцией предыдущего мускула. Мышечное начало занимает у тетеревиных значительную часть латеральной поверхности *ala ischii*, *concavitas infracristalis* и каудальную часть мембранны подвздошно-седалищного отверстия. Мышечные пучки идут от кости к наружному апоневрозу, покрывающему наиболее выпуклую среднюю часть брюшка. Более обширный мускул у *Tetrao*, *Lyrurus* (особенно у кавказского тетерева), у которых начало краиальных пучков занимает почти половину мембранны подвздошно-седалищного отверстия, дорсальные пучки отходят из-под самого дорсолатерального гребня, а свободной от мускула остается только 1/6 — 1/7 (каудальная) длины *ischium* (рис. 70). Примерно такой же мускул у *Lagopus* и заметно меньше у других тетеревиных. Максимальная для семейства величина угла перистости — у кавказского тетерева, несколько меньше у других видов и не превышает 10—15 градусов у полинного и острохвостого тетеревов (табл. 6).

Дистальное прикрепление мускула примерно на середине латеральной поверхности трохантера бедра, в пределах 1/5 длины последнего, относительно широким плоским сухожилием (рис. 60, 67, 70).

Седалищно-бедренный мускул фазановых, за исключением наиболее краиально-го отдела, оказывается как бы опущенным в сравнении с тетеревиными (подобная топография мускула отмечена у *Centrocercus*). При этом мышечные пучки начинаются от самого края кости. Угол перистости в среднем для семейства составляет 10—25 градусов (табл. 6), дистальное прикрепление типичное, ограничено 1/6—1/7 бедра. Еще более узкий мускул у кракса, цесарки и индейки, а угол перистости существенно больше, особенно у последней (табл. 6). Сращение дистального сухожилия с бедром у цесарки и индейки не отличается топографически от описанного для фазановых, но проксимальнее, на уровне 1/9 длины бедра.

Будучи в целом сходным с мускулом фазановых, *m.ischiofemoralis* изученных пастушков имеет, однако, гораздо больший угол перистости (табл. 6).

Исследованные ржанкообразные отличаются относительно слабым седалищно-бедренным мускулом, занимающим лишь немногим более половины высоты седалищной кости. При этом наиболее дорсальные мышечные пучки начинаются из-под самого дорсолатерального гребня, в отличие от фазановых и подобно тетеревиным. Дистальное сухожилие оканчивается на уровне 1/5—1/7 длины бедра.

Уплощенный и слабый мускул характерен также для представителей голубеобразных, но здесь он занимает большую часть седалищной кости, что сближает данную группу с тетеревиными, как и расположение дистальной фиксации на бедре, а также величина угла перистости у горлицы и вяхира; у саджи последний показатель гораздо меньше (табл. 6).

Относительно самый маленький обсуждаемый мускул у утиных. Расположен он в пределах краиальной половины *ischium* и занимает примерно средние 2/4 (чирок) или 2/3 (гусь) ее высоты. Угол перистости, подобно большинству куринных, довольно большой (табл. 6), а дистальное крепление сухожилия — в пределах 1/5—1/6 длины бедра (рис. 69).

10. *M.flexor cruris medialis* (*m.semimembranosus*) (рис. 51, 52, 53, 74—78) — продольноволокнистый лентовидный мускул, образующий каудальную границу заднебедренных мышц с медиальной стороны. В проксимальном отделе частично прикрыт расположенным краиальнее и медиальнее *m.rubo-ischio-femoralis p.medialis*.

У тетеревиных мускул начинается от узкой полосыentralного края седалищной кости хорошо развитым (*Centrocercus*) или более коротким апоневрозом ventralнее, от части седалищной кости примыкающей к лобковой (*Lagopus*, *Lyrurus*) (рис. 53, 74,

75). У других птиц семейства начало мускула мышечно-сухожильное, от наиболее вентральной части *ischium*. Самое относительно широкое начало мускула у острохвостого тетерева сочетается с краиальным его смещением в сравнении с другими тетеревиными. Каудальнее, чем у других, расположен медиальный сгибатель голени у белой куропатки, кавказского и полынного тетеревов (рис. 53, 74, 76).

Дистально брюшко переходит в плоское широкое сухожилие, с латеральной поверхностью которого сращено продолжение сухожильного шва между тазовой и добавочной порциями латерального сгибателя голени (рис. 77). Вентральным краем сухожилие обычно сращено с наружным апоневрозом *m. gastrocnemius p.intermedia* и только у острохвостого тетерева это сращение отсутствует. Дистальное прикрепление сухожилий осуществляется чуть краиальнее середины медиальной поверхности *tibia* на уровне основания краиального кнемиального гребня или немного проксимальнее (*Lagopus*) и перекрывает дистальную часть медиальной коллатеральной связки (рис. 75), срастаясь с ней у *Tetrao*. Наиболее краиально продвинуто дистальное сухожилие у белых куропаток и полынного тетерева, наиболее каудально — у острохвостого тетерева (рис. 76).

У фазановых, цесарки, индейки и особенно у кракса проксимальный апоневроз слабее. Птиц этой группы объединяет также сращение более широкого, чем у тетеревинных, дистального сухожилия мускула с *tibia* вблизи края ее медиальной поверхности (рис. 77). Последнее сближает с данной группой *Lagopus* и *Centrocercus*.

У изученных пастушков мускул сравнительно шире, чем у курообразных, начинается почти только мышечно от каудальной трети (коростель) или 1/5 седалищной кости и трех первых свободных хвостовых позвонков (пастушок). Дистальное сухожилие широкое как у фазановых, но фиксируется каудальнее, как у тетеревинных, и чуть дистальнее медиальной связки (рис. 78).

Особенности начала мускула ржанкообразных сближают их с пастушками. Отличительной чертой является отсутствие сращения дистального сухожилия с апоневрозом икроножного мускула.

Более узкий, чем у рассмотренных выше птиц, медиальный сгибатель голени голубеобразных начинается мышечно-сухожильно от каудальной 1/4 вентрального края седалищной кости. Сращение дистального сухожилия значительно слабее, чем у курообразных, а его прикрепление сходно с таковым тетеревинных (рис. 55).

Сильно уплощенный, слабый мускул утиных начинается в основном мышечно от средней трети вентрального края седалищной кости намного дорсальнее *pubis* ввиду обширного седалищно-лобкового окна. Дистальное сухожилие не сращено с апоневрозом икроножного мускула.

11. *M. flexor cruris lateralis (m. semitendinosus)* (рис. 52, 58—61, 63, 66, 68, 71, 72, 79) — у всех куриных состоит из двух порций: а — тазовой (р.*pelvica*) и б — добавочной (р. *accessoria*). Первая представлена относительно длинным продольноволокнистым брюшком. Начинается у тетеревинных мышечно-апоневротически от каудального края подвздошной кости, дорсолатерального отростка и плотного апоневроза, соединяющего поперечные отростки одного — трех первых свободных хвостовых позвонков (рис. 58, 59, 60, 72). Хорошо выражен проксимальный апоневроз от одного свободного позвонка у птиц с более узким в целом началом мускула (белые куропатки, полынный тетерев) (рис. 58, 60). Воротничковый рябчик и особенно острохвостый тетерев отличаются сильно уплощенным широким брюшком тазовой порции, которая начинается в основном мышечно и главным образом от подвздошной кости и сухожильной мембранны между хвостовыми позвонками и костями таза (рис. 59, 79). По относительной ширине начала, степени развития его апоневроза и форме брюшка к представителям первой группы примыкают оба вида *Lyrurus*, но начало мускула здесь смещено каудальнее, захватывая поперечные отростки трех первых

хвостовых позвонков (рис. 72). Промежуточное между двумя группами положение занимает рябчик, мускул которого имеет относительно узкое начало, слабый апоневротический компонент и сильно уплощенное брюшко.

Дистально мышечные пучки прикрепляются к плотному сухожильному шву, от противоположной стороны которого отходят мышечные пучки добавочной порции (рис. 72, 79). Нижним краем шов у большинства тетеревиных сращен с дистальным сухожилием медиального сгибателя голени, и только у *Tympanuchus* он имеет самостоятельную сухожильную оттяжку к каудальной половине медиальной поверхности *tibia* (рис. 79). Мышечное прикрепление добавочной порции к задне-латеральной поверхности бедра занимает более половины длины последнего у *Tympanuchus* и ограничивается пределами дистальной 1/3—1/4 у остальных тетеревиных (рис. 72, 79). Центральным краем мышечное брюшко добавочной порции плотно прилегает и частично срастается с дорсолатеральной поверхностью промежуточной порции икроножного мускула. Отчетливо видна граница между упомянутыми мышцами на их латеральной поверхности у всех тетеревиных, тогда как на медиальной — только у *Tetrao* и *Lyrurus*, едва различима у других тетеревиных и практически не выражена у *Tympanuchus*.

Изученные фазановые и другие курообразные отличаются утолщенным брюшком добавочной порции. Начало мускула у большинства фазановых, цесарки и индейки относительно узкое, мышечно-апоневротическое, от мощного дорсолатерального отростка и небольшого участка седалищной кости, сухожильное — от двух свободных хвостовых позвонков (рис. 61, 68, 71). Более обширное начало мускула сочетается с его относительным каудальным смещением у улара или краинальным у кракса.

Сращение сухожильного шва между тазовой и добавочной порциями с дистальным сухожилием медиального сгибателя голени у представителей обсуждаемой группы куриных сходно с таковым большинства тетеревиных. Граница между *p.accessoria* рассматриваемого мускула и *p.intermedia* икроножного определяется у фазановых, цесарки, индейки и кракса только на латеральной поверхности их брюшек.

Мышечные пучки *p.accessoria* прикрепляются к бедру на протяжении почти 1/2 (серая куропатка), 1/3 (большинство фазановых, цесарка, индейка) или 1/4 (улар, кракс) его длины.

Массивное, утолщенное брюшко тазовой порции и относительно узкое ее начало у изученных пастушков отчасти сближает их с фазановыми, однако место мышечно-апоневротического начала ограничено у этих птиц каудальным отделом длинного дорсолатерального отростка, расположенного на уровне II—III свободных хвостовых позвонков (рис. 63).

Добавочная порция прикрепляется к бедру в пределах его дистальной 1/6 и переходит в брюшко промежуточной порции икроножного мускула без видимых границ.

Значительно слабее, чем у большинства куриных и пастушков, выглядит сильно уплощенный обсуждаемый мускул у ржанко- и голубеобразных, что сближает их с тетеревиными. Удаленность места начала *p.pelvica* (латерально) от хвостовых позвонков определяет некоторое сходство ржанко- и голубеобразных с пастушками, хотя и на фоне глубоких отличий в пропорциях таза. У первых тазовая порция начинается от небольшого участка вершины длинного дорсолатерального отростка, голубеобразные отличаются более обширным началом от слабо развитого отростка и соединительно-тканной мембранны (рис. 64, 66).

Прикрепление вполне типичной *p.accessoria*, без видимой границы переходящей в *p.intermedia* икроножного мускула, у птиц двух рассматриваемых отрядов ограничено дистальной 1/7—1/8 бедра.

Наиболее широкое из всех исследованных птиц мышечное начало характерно для мускула утиных, у которых оно занимает каудальную почти 1/3 дорсолатерального гребня и поперечные отростки трех свободных хвостовых позвонков. Добавочная порция отсутствует, мускул прикрепляется к *tibia* относительно длинным сухожилием,

сращенным с таковым медиального сгибателя голени (рис. 69).

12. *M. obturatorius medialis* (*m. obturator internus*) (рис. 51, 52, 53, 55, 60, 74—80) — у всех исследованных куриных мощный перистый мускул, по форме близкий к треугольному, с обширным мышечным началом от медиальной поверхности седалищной и, в меньшей степени, от подвздошной и лобковой костей (рис. 51, 52, 53, 74—77). Дорсальные мышечные пучки мускула тетеревиных берут начало от небольшой части вентральной поверхности подвздошной кости, от *recessus iliacus* и *crista iliaca caudalis*; мышечные пучки среднего отдела мускула начинаются наиболее каудально — от почти всей медиальной поверхности седалищной кости; наиболее вентральные пучки — от медиальной поверхности лобковой кости (рис. 51—53, 75, 76). У острохвостого тетерева мускул относительно меньше, чем у других тетеревиных, за счет как дорсальной, так и средней части (рис. 75). Относительно небольшая дорсальная часть мускула также у *Lagopus* и *Bonasa*, а наиболее сильно развита у кавказского тетерева (рис. 74). Мощным развитием вентральной части отличается глухарь. Мышечные пучки от кости идут к апоневрозу на медиальной поверхности мускула. Упомянутый апоневроз у *Lagopus*, *Bonasa* и *Tympanuchus* является поверхностным и образует 2—3 утолщенные сухожильные доли в краинальном отделе мускула. Более дифференцирован апоневроз у *Lyrurus tetrix* и *Centrocercus*, формирующий, соответственно, три или пять уплотненных долей, каждая из которых частично внедрена в толщу мышечного брюшка, обусловливая переходную к многoperистой его структуру. У кавказского тетерева и глухаря апоневротический скелет наиболее развит и состоит из двух (первый) или трех (последний) сухожильных септ, которые, в отличие от поверхностных в основном утолщений у других тетеревиных, проходят сквозь всю толщу мышечного брюшка формируя отчетливую многоперистую структуру (рис. 80).

Относительно узкое, плотное сухожилие медиального запирательного мускула проходит через одноименное отверстие на латеральную сторону таза и прикрепляется к латеральной поверхности трохантера бедра чуть проксимальнее сухожилия *m. ischiofemoralis*, примерно на уровне оси вращения в тазобедренном суставе (рис. 60, 70). Прикрепление сухожилия смешено несколько каудальнее середины латеральной поверхности трохантера у острохвостого тетерева. Угол перистости в средней части брюшка у тетеревиных составляет 10—15 градусов.

В целом сходный по форме с мускулом тетеревиных, но относительно утолщенный и с более мощным дорсальным отделом, обсуждаемый мускул фазановых, кракса, цесарки и индейки (рис. 77). В большинстве случаев хорошо развиты внутренние сухожильные септы, количество которых неодинаково — от двух (пустынная куропатка) до шести (фазан, кракс) или даже семи (улар, индейка). У турача только одна зачаточная септа, лишь незначительно внедренная в толщу брюшка. Угол перистости увеличивается от 10—15 (турач) до 25—30 градусов (большинство фазановых, индейка) (табл. 6).

Дистальное прикрепление мускула у этой группы куриных ограничено 1/10—1/12 длины бедра и расположено примерно на середине латеральной поверхности трохантера.

Изученные пастушки по форме и степени развития мускула близки к фазановым (рис. 77) и характеризуются наличием двух (коростель) или трех (пастушок) внутренних сухожильных септ. Угол перистости у первого заметно больше (табл. 6). Дистальное сухожилие крепится немного каудальнее середины латеральной поверхности трохантера в пределах 1/9 длины бедра.

Узкий эллипсовидный медиальный запирательный мускул, внутренний апоневроз которого определяет четкую двуперистую структуру, резко отличает представителей ржанко- и голубеобразных от куриных и пастушков (рис. 55). Угол перистости у ржанкообразных, вяхира и горлицы намного меньше, чем у саджи (табл. 6). Дистальное су-

хожилие крепится относительно проксимально в сравнении с рассмотренными выше птицами.

Наиболее простым строением мускула отличаются утиные, у которых узкий медиальный апоневроз является поверхностным определяя одноперистую структуру данного мускула с небольшим углом перистости. При этом форма мышечного брюшка вполне сходна с таковой ржанко- и голубеобразных. Дистальное крепление расположено практически на самом проксимальном крае трохантера бедра в отличие от всех исследованных птиц.

13. *M. obturatorius lateralis* (*m. obturator externus*) (рис. 81) — представлен у всех исследованных птиц очень маленьким мышечным брюшком, которое начинается от латеральной поверхности таза крациальнее *foramen obturatum* и частично прикрыто сухожилием медиального запирательного мускула, к вентральной поверхности которого плотно прилегает, прирастая у тетеревиных узким дорсальным апоневрозом. Кроме того, мышечно мускул прикрепляется к латеральной поверхности трохантера бедра чуть каудальнее и дистальнее сухожилия предыдущего мускула. Угол перистости у тетеревиных не превышает 10—15 градусов (табл. 6).

Очень сходна топография мускула тетеревиных и других куриных, однако угол перистости у последних, как правило, меньше (табл. 6) и дорсальный апоневроз не выражен.

Относительно шире, чем у куриных, обсуждаемый мускул пастушков, ржанко-, голубеобразных и утиных, а мышечное окончание на бедре более обширное.

14. *M. femorotibialis medius* (рис. 52, 58, 61, 63—68, 71, 72, 75—79) — наиболее крупный из бедренно-большеберцовых мышц. Мускул охватывает бедро начинаясь мышечно-сухожильно от его краинальной, медиальной и латеральной поверхностей.

Проксимальное начало мускула тетеревиных разделено на две головки дистальным сухожилием краинального подвздошно-вертельного мускула, которое у большинства представителей семейства прикрыто латеральной из головок (рис. 58, 60, 67). Последняя у большинства тетеревиных проксимально достигает сухожилия *m. ischiofemoralis* или дистальнее расположенного сухожилия *m. iliotrochantericus cranialis* — у *Bonasa* и *Tympanuchus*.

Мышечные пучки латеральной головки начинаются от краино-латеральной и латеральной поверхностей бедренной кости и оканчиваются на наружном апоневрозе. Краинальная головка длиннее латеральной и начинается проксимально узкой мышечной частью от гребня трохантера и чуть дистальнее — мощным внутренним апоневрозом. От обеих поверхностей последнего мышечные пучки отходят к краинальной и медиальной поверхностям общего для обеих головок наружного апоневроза, формируя, соответственно, латеральную и медиальную МАСЕ (рис. 67, 72). Внутренний апоневроз у тетеревиных занимает 3/4—4/5 длины мышечного брюшка мускула. Местом прикрепления его к кости служит краинальная межмускульная линия.

Мышечные пучки единого дистального отдела мускула (дистальнее апоневроза) прикрепляются к проксимальной поверхности коленной чашечки. Углы перистости обеих головок мускула, максимальные для тетеревиных, отмечены у глухаря и полевого тетерева, минимальные — у полинного и острохвостого тетеревов (табл. 6). Дистальное сухожилие формируется слиянием внутреннего и наружного апоневрозов, сужается и утолщается входя наиболее мощной составной частью в сухожилие коленной чашечки (рис. 67). Прикрепление последнего на *tibia* осуществляется по линии включающей проксимальный край гребня коленной чашечки, вершину краинального кнemиального гребня и проксимальный край *tibia* медиальнее гребней.

Особенностями мускула фазановых, в сравнении с тетеревиными, необходимо

отметить удлинение латеральной головки, которая проксимально достигает сухожилия *m. iliotrochantericus caudalis* (рис. 61, 71, 77), и прикрепление внутреннего апоневроза более наклонно по отношению к продольной оси бедра. Первая из особенностей в равной мере характерна для кракса, цесарки и индейки; вторая — для индейки и, в меньшей степени, для кракса и цесарки (рис. 68). По структуре мускула индейка и цесарка отличаются от других курообразных: дополнительные внутренние апоневрозы составляют 1/4 длины мышечного брюшка в пределах латеральной головки у первой и почти 1/2 длины брюшка в пределах краниальной головки у последней. Таким образом, структура мускула этих представителей определяется как переходная к четырехперистой. Угол перистости у большинства фазановых, кракса, цесарки и индейки не превышает 30 градусов для краниальной и 15—20 градусов для латеральной головок, но существенно больше у пустынной куропатки и фазана (табл. 6). Прикрепление дистального сухожилия у рассматриваемой группы курообразных сходно с таковым тетеревиных.

У исследованных *Rallidae* средний бедренно-большеберцовый мускул мощный, сильно выпуклый краниально (рис. 63, 78). В пределах краниальной головки до 1/3 длины брюшка (коростель) или значительно слабее (пастушок) развит дополнительный апоневроз, формируя переходную к четырехперистой структуру мускула подобную таковой цесарки и особенно индейки. Величина углов перистости сближает пастушков с большинством куриных птиц (табл. 6).

Слабое в целом развитие мускула и сравнительно дистальное начало латеральной головки сближает ржанко- и голубеобразных более всего с тетеревиными, тогда как структура мускула и величина углов перистости являются типичными для большинства куриных (рис. 64, 66). Мускул саджи заметно мощнее, чем у горлицы и вяхиря, и отличается увеличенным до 40 градусов углом перистости обеих головок.

Латеральная головка начинается у изученных утиных дистальнее, а краниальная — проксимальнее, чем у других рассмотренных птиц. Своебразна структура мускула: почти все мышечные пучки начинаются от широкого внутреннего апоневроза и оканчиваются наружном образуя хорошо выраженную двуперистую структуру.

15. *M. femorotibialis externus* (рис. 58, 59, 61, 63, 64, 66—69, 71, 72) — самый маленький из группы бедренно-большеберцовых мышц. Поскольку наружный апоневроз указанного мускула полностью сращен с таковым среднего одноименного, его контур на перечисленных рисунках показан условно.

Мышечное брюшко мускула тетеревиных составляет от 1/3 (*Lyrurus*, *Tetrastes*, *Centrocercus*) до 1/2 (*Lagopus*, *Tympanuchus*) и более, чем 1/2 (остальные виды) длины брюшка среднего бедренно-большеберцового мускула (рис. 58, 59, 67, 72). При этом мышечное брюшко наружного мускула у глухаря значительно шире, чем у других тетеревиных. Мышечные пучки начинаются от латеральной поверхности дистального отдела бедренной кости и оканчиваются на общем со средним одноименным мускулом наружном апоневрозе. В пределах семейства наиболее обособленный с внутренней стороны мускул отмечен у полынного и острохвостого тетеревов. Угол перистости уменьшается от глухаря и тетерева к рябчику и воротничковому рябчику (табл. 6). Дистальное сухожилие мускула входит составной частью в сухожилие коленной чашечки, формируя его каудолатеральный край, который прикрепляется к проксимальному краю гребня коленной чашечки.

Относительно большая ширина мускула в средней части брюшка и хорошо выраженная его обособленность одинаково характерны для исследованных фазановых, кракса, цесарки и индейки, что отличает их от тетеревиных (рис. 61, 71). У серой, бородатой куропатки и цесарки длина мышечного брюшка мускула достигает 2/3 длины среднего большеберцового, тогда как у других птиц этой группы она лишь немногим больше 1/2 длины последнего. У фазановых и индейки в проксимальной части мускула

отмечено наличие небольшого медиального апоневроза, от которого начинается часть мышечных пучков. Угол перистости у большинства фазановых и индейки больше, чем у остальных куриных, и сходен с таковым глухаря и тетерева из тетеревиных (табл. 6).

Длина брюшка *m.femorotibialis externus* пастушков достигает 2/3 длины предыдущего, а ширина первого почти равна ширине последнего. Благодаря значительной ширине наружный мускул довольно сильно выступает каудально за пределы среднего, будучи обособлен в большей степени, чем у куриных (рис. 63). Последнее справедливо и для дистального сухожилия, срашенного с общим сухожилием коленной чашечки только у самого места его фиксации на *tibia*. Относительно слабый обсуждаемый мускул ржанкообразных не превышает половины длины брюшка одноименного среднего мускула и довольно узкий (рис. 64). В сочетании со слабой обособленностью брюшка первого, указанная особенность определяет некоторое сходство данной группы с тетеревиными, хотя и при меньшей величине угла перистости (табл. 6).

Значительно более обособлен мускул голубеобразных, по величине и форме сходный с мускулом предыдущей группы (рис. 65). Угол перистости существенно выше, чем у последних (табл. 6). Специфической особенностью саджи является наличие хорошо развитого медиального апоневроза, дающего начало мышечным пучкам и обеспечивающего сходство данного представителя с фазановыми.

Наиболее длинное, узкое и слабое мышечное брюшко отмечено у утиных, у которых оно лишь незначительно короче брюшка среднего бедренно-большеберцового мускула (рис. 69).

16. *M.femorotibialis internus* (рис. 51, 52, 53, 55, 75—79) — средний по величине бедренно-большеберцовый мускул, расположенный на каудальной и каудомедиальной поверхностях бедра, от которых начинается мышечно, каудальнее *m.femorotibialis medius*. Мышечное брюшко у тетеревиных вполне обособлено и достигает 4/5 (глухарь, тетерев, рябчик) или 2/3 (остальные представители) его длины (рис. 51—53, 75, 76, 79). Наиболее проксимальные мышечные пучки от кости к наружному апоневрозу составляют довольно слабую мышечную часть поверхности, более длинной и узкой, в большой мере сухожильной порции мускула. Более глубокая порция короче и шире, на латеральной поверхности несет узкий апоневроз. Максимально срашены обе порции (включая дистальные сухожилия) у *Lagopus*. Угол перистости глубокой, мышечной порции мускула уменьшается от *Lagopus* и *Lyrurus* к *Tympanuchus* (табл. 6).

Дистальное сухожилие обеих порций обычно раздельное до самого места прикрепления: более широкое и плоское сухожилие глубокой порции формирует каудомедиальный край сухожилия коленной чашечки, а более узкое сухожилие поверхности следует самостоятельно (за исключением *Lagopus*) к краиномедиальному участку проксимального края краинального кнемиального гребня (рис. 75, 79). У белой и тундровой куропаток общее дистальное сухожилие длиннее, чем у других тетеревиных, и следует до краинального угла краинального кнемиального гребня (рис. 76).

Значительным сращением обеих порций мускула и мощным развитием глубокой отличаются от тетеревиных изученные фазановые, кракс, цесарка и индейка. Брюшко мускула в целом составляет 4/5 или 3/4 длины *m.femorotibialis medius* (рис. 77). У турача обсуждаемый мускул представлен цельным двуперистым мышечным брюшком. Угол перистости мускула этой группы куриных примерно равен среднему для тетеревиных показателю (табл. 6). Дистальное сухожилие прикрепляется несколько каудальнее, чем у тетеревиных.

Исследованных пастушков характеризует практически неразделимый на порции мускул, сильно расширенный в дистальной половине (рис. 78). Указанные особенности сближают пастушков с фазановыми и другими куриными (кроме тетеревиных), как и длина мускула. Узкий латеральный апоневроз краинальным краем внедряется в толщу

брюшка образуя переходную к двуперистой структуру. Своеобразно для этой группы дистальное прикрепление сухожилия к медиальной поверхности краиального гребня *tibia* дистальнее и каудальнее отмеченного у куриных (рис. 78).

Более типичен мускул ржанко- и голубеобразных. Относительно слабая мышечная часть его, широкий поверхностный апоневроз и дистальное прикрепление у представителей обоих отрядов, а также обособленность дистального сухожилия у голубеобразных сближают перечисленных птиц с тетеревиными (рис. 55). Помимо указанной особенности, *m.femorotibialis internus* ржанко- и голубеобразных в целом не разделен на порции. Его длина составляет от 4/5 (ржанкообразные) до менее, чем 2/3 (вяхирь, горлица) и даже 1/3 (саджа) длины *m.femorotibialis medius*. Угол перистости, соответственно, в этом ряду увеличивается (табл. 6).

Наиболее узкий, хотя и длинный (до 4/5 длины среднего мускула) внутренний бедренно-большеберцовый мускул утиных. Мышечные пучки отходят почти только от каудальной поверхности бедра. Угол перистости сходен более всего с таковым ржанкообразных и некоторых тетеревинных (табл. 6), а прикрепление дистального сухожилия — с таковым фазановых.

17. *M.pubo-ischio-femoralis (m.adductor longus et brevis)* (рис. 51—53, 55, 60, 67, 68, 70, 74—79) — у большинства исследованных птиц состоит из двух порций — медиальной (а) и латеральной (б).

Медиальная порция (*pars medialis*) — мощный широкий мускул, расположен непосредственно каудальнее бедра между предыдущим мускулом (краиально) и медиальным сгибателем голени (каудально). Обширное начало мускула тетеревинных, мышечно-сухожильное в краиальной и сухожильное в средней и каудальной третях, ограничено довольно узкой полосой латеральной поверхностиentralного края седалищной кости и примыкающей сухожильной мембрани щелевидного седалищно-лобкового окна. Проксимальный апоневроз продолжается на медиальную поверхность мускула и наиболее развит (по площади) у глухаря, тетерева и воротничкового рябчика, а наименее — у белых куропаток (рис. 51—53, 74—76). Мышечные пучки идут под углом от медиального апоневроза к бедру и латеральному (дистальному) апоневрозу. Мышечно-сухожильное прикрепление занимает дистальные 6/7 (глухарь, рябчик), 4/5 (тетерев, кавказский тетерев), 3/4 (острохвостый тетерев, белые куропатки) длины бедра или 2/3 у полынного тетерева, что сближает его с большинством фазановых. Угол перистости наибольший у глухаря и тетерева, наименьший — у рябчиков (табл. 6).

Особенностями морфологии обсуждаемого мускула фазановых и остальных куриных являются относительное уменьшение ширины апоневротического начала до его каудальной половины и ограничение в основном сухожильного прикрепления дистальными 2/3 длины бедра (рис. 77). Угол перистости у индейки достигает 40 градусов и намного меньше у других птиц рассматриваемой группы (табл. 6).

Обсуждаемый мускул исследованных пастушков несколько уже, чем у куриных, апоневротическая часть начала не превышает половины его ширины (рис. 78). Брюшко достаточно динамичное (небольшой угол перистости), дистальное сухожилие развито сильнее, чем у курообразных, и крепится к дистальным 2/3 бедра.

Изученные ржанкообразные отличаются значительным апоневротическим компонентом начала медиальной порции мускула, занимающим среднюю примерно 1/2 всей проксимальной ширины мускула. Дистальная половина брюшка медиальной порции сращена с брюшком латеральной у чибиса, турухтана и веретенника. Дистальное прикрепление в основном мышечное и ограничено дистальной 1/4 (чибис) или 1/3 (остальные виды) бедра. Угол перистости не превышает 15—20 градусов подобно пастушкам и большинству куриных (табл. 6).

Среди голубеобразных мышечное начало преобладает у горлицы и вяхиря, у которых апоневрозом начинается средняя 1/4—1/5 часть проксимальной ширины мускула

(рис. 55). У саджи начало полностью сухожильное. Угол перистости сходен с таковым ржанкообразных. Дистальное прикрепление мышечное и занимает до половины длины бедра (голубиные) или сухожильное и занимает только 1/6 его часть включая проксимальную часть медиального мыщелка (саджа), т. е. дистальнее, чем у других птиц.

Весьма своеобразна *p.medialis* изученных гусеобразных. Относительно широкое начало представлено здесь мощным апоневрозом, образующим как бы "оттяжку" к каудальному краю седалищной кости. У чирка в дистальной примерно 1/3 брюшка, на его медиальной поверхности, просматривается выраженная двухперистая структура. Прикрепление к дистальной 1/3 бедра, сухожильное. У гуся *m.pubo-ischio-femoralis* представлен единой мышечной массой, однако наличие на латеральной поверхности мускула узкого, хорошо выраженного утолщения по всей длине брюшка позволяет предположить сращение медиальной и более узкой латеральной порций, характерных для чирка. Дистальное прикрепление сухожильное и ограничено 1/5 длины бедра.

Латеральная порция (*pars lateralis*) (рис. 67—70, 72) начинается от латеральной поверхности центрального отдела седалищной кости чуть дорсальнее медиальной порции и плотно прилегая к ней. Среди тетеревиных обе порции одинаковой ширины только у воротничкового рябчика, а максимально выражено превышение ширины медиальной у обыкновенного рябчика и особенно (почти в два раза) у острохвостого тетерева (рис. 67, 70, 72). У глухаря, тетерева и рябчика начало мускула преимущественно мышечными пучками и очень слабым апоневрозом (поверхностным медиальным), который у остальных представителей семейства развит сильнее. Дистально продольноволосистое брюшко прикрепляется к латеральной половине каудальной поверхности бедра, формируя латеральную ветвь каудальной межмускульной линии. Наиболее обширное прикрепление отмечено у рябчика (5/6 длины бедра), 3/4 — у воротничкового рябчика и глухаря, 2/3 — у тетерева и белых куропаток, немногим более дистальной половины — у кавказского и полынного тетеревов, не более 1/3 — у острохвостого тетерева.

Преимущественно мышечное начало с очень слабым поверхностным апоневрозом характерно для большинства фазановых, кракса и индейки (рис. 68), относительно сильнее апоневроз у цесарки. Превышение ширины брюшка медиальной порции над таковой латеральной незначительное у фазановых и заметно больше у кракса, цесарки и индейки. Протяженность дистального прикрепления составляет более 1/2 длины бедра у большинства фазановых, кракса и индейки, у цесарки ограничено 1/3 и дистально оканчивается заметно выше латерального мыщелка.

Мышечное начало латеральной порции мускула в сочетании с шириной примерно равной ширине медиальной отмечено у исследованных пастушков. Прикрепление мускула охватывает у коростеля почти 3/4 длины бедра и только 1/3 (среднюю) у пастушки.

Относительно широкая латеральная порция, лишь немного уступающая по ширине медиальной, характерна для большинства изученных ржанкообразных и вяхиря из голубеобразных. Обе порции равны у горлицы и саджи. Начало латеральной содержит довольно слабый апоневроз у ржанкообразных и практически полностью мышечное у голубеобразных. Дистальное прикрепление занимает у представителей последних, у чибиса и турухтана около половины длины бедра, у травника и веретенника ограничено дистальной третью.

Латеральная порция у *Anas* уступает по ширине медиальной в два раза, начинается мышечно и отличается относительно узким мышечным прикреплением к дистальной 1/5 бедра (рис. 69). У *Anser* латеральная порция отсутствует.

18. *M. ambiens* (рис. 51—53, 55, 65, 74, 82) — уплощенный веретеновидный мускул, расположенный поверхностно на медиальной стороне мышц бедра. Начинается у тетеревиных от латеральной поверхности слабо развитого гребневидного отростка

плоским сухожилием, которое продолжается апоневрозом медиальной поверхности брюшка. Упомянутый апоневроз покрывает всю проксимальную половину брюшка у *Centrocercus*, не доходит до каудальной и краиальной границ у большинства тетеревиных или покрывает только узкую среднюю часть проксимальной половины мускула у *Tetrao* и *Tetrastes* (рис. 51—53, 74). Длина мышечного брюшка составляет не более половины длины бедра. У глухаря и белых куропаток угол перистости достигает 20 градусов, меньше у остальных представителей семейства (табл. 6).

Узкое дистальное сухожилие мускула является продолжением латерального апоневроза, прободает сухожилие коленной чашечки и выходит на краиолатеральную поверхность его дистальной части. В проксимальной части голени сухожилие сливается с сухожильным началом (от головки *fibula*) краиолатеральных головок прободенных сгибателей II, III и IV пальцев (рис. 65, 83).

Наличие мышечного компонента начала мускула, увеличение ширины начала и всего мышечного брюшка, удлинение последнего до 2/3 длины бедра и развитие апоневроза почти на всю медиальную поверхность брюшка в равной степени характерны для остальных исследованных куриных. Угол перистости изменяется в пределах отмеченных для тетеревиных (табл. 6).

Для пастушков характерно широкое мышечное начало мускула. Мышечное брюшко у коростеля значительно шире и длиннее (5/6 длины бедра), чем у куриных и пастушка (2/3 длины бедра). Угол перистости у представителей семейства не превышает 15 градусов (табл. 6).

Более сходен с мускулом куриных *m.ambiens* ржанко- и голубеобразных (рис. 55).

У утиных мускул состоит как бы из двух отделов — краиального и каудального (рис. 82). Краиальный начинается сухожилием от крайне слабого гребневидного отростка и мышечные волокна идут от медиального к латеральному апоневрозу (типично для всех изученных птиц) под углом 10—15 (гусь) или 20 градусов (чирок). Каудальный отдел имеет широкое начало отentralного края *pubis* мышечными пучками, которые прикрепляются к медиальному апоневрозу краиального под углом около 5 градусов. Длина мышечного брюшка составляет 2/3 длины бедра у гуся или 3/4 у чирка.

19. *M. iliofemoralis internus* (*m. iliacus*) (рис. 51, 53, 55) — маленький продольноволокнистый мускул, который у тетеревиных начинается мышечно от вентролатерального края *ilium* медиальнее начала *m. iliotrochantericus medius*. Проходит дистально и каудально, прикрепляется мышечно к каудомедиальной поверхности бедренной кости в пределах 1/7 его длины. Проксимальнее и каудальнее, чем у других, оканчивается мускул у *Centrocercus* — на уровне 1/5 длины бедра (рис. 51, 53).

Более широкий, мясистый мускул у фазановых, кракса, цесарки и индейки. Дистальное прикрепление расположено на границе проксимальной 1/6 бедра.

Относительно шире, чем у куриных в целом, обсуждаемый мускул пастушков, характеризующийся мышечно-сухожильным началом. Прикрепление к бедру — в пределах 1/5—1/6 его длины.

Очень слабый и тонкий внутренний подвздошно-бедренный мускул ржанко- и голубеобразных более сходен с таковым куриных (в частности тетеревиных), хотя дистальное его окончание в большинстве случаев достигает границы 1/4 длины бедра (рис. 55).

У изученных утиных отмечен наиболее тонкий мускул, окончание которого в проксимальной 1/4 бедренной кости смещено, в сравнении с другими птицами, и полностью расположено на медиальной поверхности кости.

20. *M. iliofemoralis externus* (*m. gluteus medius et minimus*) (рис. 60, 61, 63, 64, 67, 69, 70, 72) — маленький плоский мускул треугольной формы как бы продолжает каудальный подвздошно-вертельный мускул, плотно прилегая к его каудодорсальному краю. Начало мускула тетеревиных мышечно-сухожильное и огра-

ничено каудальными 1/4—1/5 длины дорсального подвздошного гребня (рис. 60, 67, 70, 72). Мышечная часть мускула, обладающего довольно длинным плоским дистальным сухожилием, составляет у большинства тетеревиных менее половины длины всего мускула, достигает половины у полынного тетерева и превышает у острохвостого тетерева. У двух последних представителей угол перистости меньше, чем у остальных *Tetraonidae* (табл. 6). Дистальное сухожилие крепится примерно на середине латеральной поверхности трохантера бедра.

Мышечно-сухожильное начало мускула большинства фазановых и индейки занимает 1/4—1/5 дорсального подвздошного гребня и превышает 1/4 у кеклика. Последнее более характерно для кракса и цесарки, начало мускула которых занимает почти 1/3 длины гребня. Мышечное брюшко, как правило, меньше половины длины мускула и только у цесарки достигает этой величины (рис. 61). Угол перистости в среднем меньше, чем у большинства тетеревиных (табл. 6), а дистальное прикрепление расположено на уровне дистальной границы широкого сухожилия *m.ischiofemoralis*, у улара и кракса — на уровне его середины.

Относительно широкое, в сравнении с куриными, начало рассматриваемого мускула пастушков занимает каудальную примерно 1/3 дорсального и 2—3 мм дорсолатерального подвздошных гребней. Ограниченнная половиной длины мускула мышечная часть значительно утолщена и в проксимальной половине двухперистая у пастушка (рис. 63). Угол перистости достигает 40—50 градусов (табл. 6). Дистальное сухожилие смещено в сравнении с куриными проксимально у коростеля и дистально у пастушка располагаясь на уровне сухожилий, соответственно, каудального или краиального подвздошновертельных мышц.

Начало сильно уплощенного мускула ржанкообразных не превышает 1/6—1/7 длины дорсального гребня, а мышечная часть составляет менее половины длины мускула (рис. 64). Указанные особенности, в сочетании с относительно небольшим углом перистости и прикреплением дистального сухожилия на уровне середины сухожилия *m.ischiofemoralis*, сближают ржанкообразных в частности с фазановыми.

Значительная ширина мускула и сравнительно мощное мышечное брюшко обеспечивают определенное сходство чирка с пастушками, в отличие от гуся, по морфологии мускула более близкого к куриным. Структура брюшка, однако, двухперистая у обоих представителей утиных (рис. 69), хотя угол у первого вдвое меньше, чем у последнего (табл. 6). Дистальное сухожилие проходит чуть дистальнее трохантера и срастается с бедром каудальнее середины его латеральной поверхности.

21. *M.gastrocnemius* — у всех исследованных птиц состоит из трех порций — медиальной (*pars medialis*), латеральной (*pars lateralis*) и промежуточной (*pars intermedia*).

a. *P.medialis* (*p.interna*) (рис. 50—56, 60, 62, 64, 74, 78, 84) — поверхностный мускул медиальной стороны голени, в проксимальном отделе выходит на ее краиальную поверхность и небольшой частью переходит на латеральную поверхность бедра. Эта наиболее проксимальная часть начинается мышечно от сухожилия коленной чашечки и у большинства тетеревиных развита слабо (рис. 50). Сравнительно мощная она только у полынного тетерева (рис. 56). В проксимальном отделе голени более обширное начало мышечными пучками и медиальным апоневрозом от медиальной поверхности краиального кнemiального гребня и большеберцовой кости. Кроме того, в проксимальной 1/3 брюшка отмечено мышечное начало от апоневроза, общего с плотно прилегающим *m.tibialis cranialis*. Латеральный апоневроз является общим с промежуточной порцией и, как правило, сращен с дистальным сухожилием медиального сгибателя голени (рис. 51, 52, 53). Длина мышечного брюшка максимальная у острохвостого тетерева (более 4/5 длины голени), несколько меньше у глухаря, рябчика, тетерева (более 3/4) и меньше этой величины у остальных тетеревиных. Наличие двух по-

верхностных апоневрозов определяет хорошо выраженную одноперистую структуру с величиной угла от 10—15° у рябчиков и острохвостого тетерева до 30° градусов у остальных видов (табл. 6). Медиальный апоневроз содержит у всех тетеревиных сесамоид, который переходит в дистальное сухожилие. Последнее срастается с таковым латеральной головки на каудальной поверхности дистального отдела голени (рис. 51—53, 74). Удаленность места сращения от межтарзального сустава у кавказского и полынного тетеревов заметно больше, чем у других *Tetraonidae* и особенно у воротничкового рябчика (рис. 52).

Сравнительно более мощным развитием проксимальной части брюшка медиальной порции отличаются фазановые, кракс, цесарка и индейка (рис. 54, 61, 62). У большинства из этих птиц брюшко укорочено и не достигает 3/4 длины голени. Только у фазана и серых куропаток оно немногим превышает эту величину, а у кракса равно по длине 5/6 длины голени. Угол перистости увеличивается от кракса, улара и турача к пустынной куропатке (табл. 6). Значительная удаленность сращения сухожилий медиальной и латеральной порций у большинства фазановых, цесарки и индейки, в сочетании с относительным укорочением брюшка, сближают этих птиц с кавказским и полынным тетеревами.

Утолщенное, относительно короткое (около 1/2 длины голени) мышечное брюшко медиальной порции у пастушков, мощное начало от сухожилия коленной чашечки и значительная удаленность сращения дистальных сухожилий от межтарзального сустава определяют сходство этих птиц с фазановыми, цесаркой и индейкой (рис. 63, 78).

Существенно слабее, чем у курообразных в целом, развита медиальная порция икроножного мускула ржанко- и голубеобразных. От сухожилия коленной чашечки здесь начинается лишь очень небольшая часть мускула, а все брюшко сильно уплощено и занимает менее 1/2 (ржанкообразные), немногим более 1/2 (горлица) или примерно 2/3 (вяхирь) длины голени (рис. 55, 64). Общим для птиц этих таксонов является также слабое апоневротическое сращение с *m.tibialis cranialis*. Для горлицы и вяхиря характерно сращение сухожилий медиальной и латеральной порций вблизи межтарзального сустава, тогда как у ржанкообразных и саджи оно расположено проксимальнее. Существенным отличием мускула саджи является более мощное развитие, в особенности проксимального отдела (рис. 84). Величина угла перистости у ржанкообразных больше, чем у голубеобразных (табл. 6).

Среди изученных гусеобразных отмечено различие между мощным у гуся и слабым у чирка началом мускула от сухожилия коленной чашечки и относительной длиной брюшка (около 1/2 длины голени у первого и 3/4 у последнего). Мускул утиных наиболее динамичный (угол перистости не более 10° градусов). Сращение сухожилий в общее дистальное более удалено от межтарзального сустава у чирка подобно большинству фазановых, пастушков и ржанкообразных.

6. *P.intermedia* (*p.media*) (рис. 51—53, 74—79) — самая маленькая порция мускула, в разной степени сращена у разных птиц поверхностным медиальным апоневрозом с таковым медиальной порции, и плотно прилегающая (частично срастаясь) кентральному краю добавочной порции латерального сгибателя голени. Мышечное брюшко у тетеревиных обособлено примерно на половину и составляет 1/3 (глухарь, рябчики, острохвостый тетерев) или 1/4 у остальных видов длины голени. Начало мускула в основном мышечное и слабым апоневрозом (сильнее развит он у *Lagopus*) от медиальной поверхности подколенной ямки, дорсального края медиально-го мышцелка бедра и сращенного с ним края суставной капсулы (рис. 51, 53, 74, 75, 76). Мышечные пучки от бедренной кости и проксимального апоневроза идут к дистальному апоневрозу, который сращен с продолжением сухожильного шва между тазовой и добавочной порциями латерального сгибателя голени. От места описанного сращения у острохвостого тетерева отходит широкая сухожильная "оттяжка" к медиальной поверхности *tibia* (рис. 79), чего нет у других тетеревиных. Угол перистости возрастает от

острохвостого тетерева к белым куропаткам (табл. 6). В дистальном отделе промежуточная порция сращена с медиальной.

В сравнении с тетеревиными, у фазановых, цесарки и индейки усилен проксимальный апоневроз (рис. 77). Длина брюшка больше 1/3 длины голени у улара, серой и бородатой куропаток (фазановые) и цесарки; почти равен половине ее длины у кракса и превышает эту величину у индейки. Угол перистости обсуждаемой группы куриных минимальный у кеклика, максимальный у турача, цесарки и индейки (табл. 6). Особенностью данной порции кракса является сращение его медиального апоневроза (здесь он скорее каудальный) с таковым не только медиальной, но и латеральной порций.

Особенностью изученных пастушков является внедрение проксимального апоневроза внутрь мышечного брюшка, что обеспечивает переходную к двуперистой структуру промежуточной головки (рис. 78). Последняя обособлена меньше, чем у куриных, срастаясь с медиальной не только апоневротически, но и мышечно. Длина брюшка у пастушков несколько короче 1/3 голени, угол перистости меньше у коростеля, чем у пастушка (табл. 6).

Большинство ржанко- и голубеобразных характеризуются в целом типичными для куриных топографией и структурой обсуждаемой порции, более сходной с таковой тетеревиными, но с относительно укороченным брюшком (около 1/4 длины голени). При этом чибис (ржанкообразные) и саджа (голубеобразные) отличаются тем, что их *p.intermedia* состоит из хорошо выраженных в проксимальном отделе двух головок. Одна из них начинается типично и апоневрозом сращена с *p.medialis*. Более латеральная начинается узким плотным сухожилием от подколенной ямки прилегая к началу первой и срастаясь с латеральным краем *p.lateralis*. Угол перистости мускула ржанкообразных существенно меньше, чем у голубеобразных (табл. 6).

Узкая и относительно длинная (почти 1/2 голени) промежуточная порция у утиных начинается мышечно-сухожильно от медиального мыщелка бедра, немного медиальнее, чем у других птиц. Практически продольно-волокнистое брюшко у чирка, чуть больше угол перистости у гуся (табл. 6).

в. *P.lateralis* (*P.externa*) (рис. 50, 56, 58—64, 66, 68, 69, 85) — поверхности мускул латеральной и заднелатеральной сторон голени, почти полностью покрыт поверхностным (латеральным) апоневрозом. У тетеревиных начинается узким коротким сухожилием от *tuberculum m.gastrocnemius lateralalis* в основании латерального мыщелка на каудальной поверхности бедра и плотным апоневрозом от дистальной бедренной ветви сухожильной петли *m.iliofibularis*. Самое длинное мышечное брюшко отмечено у глухаря, обыкновенного и воротничкового рябчиков (более 3/4 длины голени), самое короткое — у белых куропаток (менее 2/3) (рис. 50, 56, 58—60). Мышечные пучки от проксимального (медиального) апоневроза идут к латеральному под углом от 20 у *Bonasa* и *Tympanuchus* до 40—45 градусов у *Centrocercus* (табл. 6).

Фазановых, цесарку и индейку отличает более мощное, широкое брюшко мускула, краинальный край которого граничит с каудальным краем *m.peroneus longus* (что характерно также для полынного тетерева). Сращение с петлей подвздошно-малоберцового мускула у перечисленных видов сильнее, чем у тетеревиных, а длина брюшка составляет примерно среднюю для последних величину — 2/3—3/4 длины голени (рис. 61, 62, 68), у кракса достигает 4/5 длины голени. Угол перистости равен 20—25 градусов у серой куропатки и кракса, 40—45 — у цесарки и индейки, промежуточная величина — у большинства фазановых (табл. 6).

Утолщенное широкое брюшко латеральной порции икроножного мускула пастушков с плотным узким начальным сухожилием и мощным сращением с петлей подвздошно-малоберцового мускула подобно таковому фазановых, хотя относительно короче — около половины длины голени (рис. 63). Угол перистости у коростеля заметно больше, чем у пастушка и большинства курообразных (табл. 6).

Относительно короткое брюшко характеризует также мускул ржанкообразных

(1/3 длины голени) и голубеобразных (меньше 2/3). Однако, наличие плоского и широкого начального сухожилия, крайне слабое сращение с петлей *m. iliofibularis* и сильно уплощенное брюшко сближает ржанкообразных и голубиных с тетеревиными (рис. 64, 66). У саджи отмечен ряд особенностей (узкое плотное проксимальное сухожилие, мощное сращение с петлей подвздошно-малоберцового мускула, утолщенное мышечное брюшко) сближающих этого представителя с фазановыми. Угол перистости у голубеобразных несколько больше (табл. 6).

Для исследованных утиных характерно толстое, широкое и относительно короткое брюшко, ограниченное проксимальной 1/2 (чирок) или 2/3 (гусь) длины голени в сочетании с тонким начальным сухожилием и слабым сращением с петлей *m. iliofibularis* (первый представитель) или плотным начальным сухожилием и сильным сращением (последний) (рис. 69). Угол перистости у изученных утиных одинаков, средней для рассмотренных птиц величины (табл. 6).

Общее дистальное сухожилие *m. gastrocnemius*, образованное слиянием сухожилий трех порций, уплощается и расширяется покрывая каудальную поверхность тибионального хряща, частично срастается с проксимальным краем гипотарзуса и следует дистально, охватывая сильно истонченным сухожильным листом сухожилия пальцевых сгибателей с плантарной стороны. У тетеревиных примерно на уровне середины цевки сухожилие разделяется на медиальную и латеральную ветви, которые прикрепляются, соответственно, к медиоплантарной и латероплантарной поверхностям цевки. Медиальная ветвь длиннее, доходит до *mt. I*, прикрепляясь к его проксимальному краю (рис. 85) и чуть проксимальнее отдавая тонкую веточку к латероплантарной поверхности метатарзального блока IV пальца в составе хорошо развитого апоневроза, покрывающего плантарно сухожилия пальцевых сгибателей на уровне метатарзальных блоков. Латеральная ветвь шире и короче медиальной, истончаясь прикрепляется к латероплантарной поверхности цевки не доходя до IV метатарзального блока (рис. 50). У полынного и острохвостого тетеревов разделение сухожилия условное, поскольку его утолщенные медиальный и латеральный края соединены тонким сухожильным листом.

Для сухожилия фазановых, кракса, цесарки и индейки характерно менее выраженное разделение (особенно слабое у кракса). Латеральная ветвь у птиц этой группы длиннее и в составе плантарного апоневроза срастается с IV метатарзальным блоком.

Прикрепление сухожилия икроножного мускула у пастушков очень сходно с таковым фазановых, однако разделение на ветви происходит заметно проксимальнее.

Исследованных ржанкообразных отличает сращение латерального края сухожилия с цевкой в пределах 1/3 ее длины и продолжение только медиальной ветви, которая оканчивается типично.

Особенности окончания мускула резко отличают голубиных от саджи. У первых сухожилие сплошное и срастается дистально с метатарзалией I пальца, плантарным апоневрозом и метатарзалией IV пальца. У саджи сухожилие сильно утолщено по средней линии, где в дистальной части образуется хорошо развитое узкое и плотное сухожилие, которое проходит под сухожилия пальцевых сгибателей и вплотную к латеральной поверхности II метатарзального блока подходит к медиальной поверхности проксимального конца основной фаланги II пальца.

Для исследованных утиных характерно довольно слабое разделение сухожилия, латеральная половина которого срастается с цевкой в проксимальной ее половине, медиальная оканчивается типично для большинства рассматриваемых птиц (рис. 86).

22. *M. regopneus longus* (рис. 50, 56, 58—64, 66—69, 72, 84, 89, 92) — уплощенный, покрытый наружным апоневрозом, поверхностный мускул голени, огибающий более глубокие мышцы ее краиальной и краиолатеральной сторон. У тетеревиных начинается апоневротически от латерального и мышечно от краиального к немиальных гребней. Дистальнее апоневроз мускула сращен латеральным краем с

апоневрозом прободенного и прободающего сгибателя III пальца, а мышечные пучки каудальной поверхности начинаются от апоневроза, общего с краиальным большеберцовым мускулом (рис. 50, 56—60, 62). Брюшко мускула острохвостого тетерева короче, чем у других тетеревиных, едва достигая в проксимальной части гребня коленной чашечки (рис. 67). Проксимальный апоневроз у тетерева, острохвостого тетерева и глухаря содержит узкий сесамоид. Длина брюшка составляет 4/5 длины голени у глухаря и полынного тетерева, 3/4 у рябчиков и острохвостого тетерева и 2/3 у остальных представителей семейства. Мышечные волокна (кроме наиболее проксимального продольноволокнистого отдела) идут от каудомедиального к краиолатеральному апоневрозу под углом 25—35 градусов у *Lagopus*, *Tetrao*, *Lyrurus* и меньшей величины у остальных тетеревиных (табл. 6).

Дистальное сухожилие мускула разделяется на две ветви. Более широкая и короткая из них прочно срастается с проксимальным краем тибионального хряща, а другая следует дистально по латеральной поверхности интертарзального сустава и срастается с сухожилием прободенного сгибателя III пальца (рис. 50, 89, 92).

У представителей других семейств куриных мышечное брюшко мускула шире и толще, чем у тетеревиных, а также, как правило, короче, ограничиваясь у фазановых и цесарки 2/3 длины голени. У индейки эта величина составляет 3/4, у кракса — 4/5 длины голени (рис. 61, 62, 68). Угол перистости у кракса не превышает 10 градусов, у других он заметно больше (табл. 6).

При сходном с куриными начале, обсуждаемый мускул пастушков имеет более узкое брюшко, которое не сращено с краиальным большеберцовым и прободающим и прободенным сгибателем III пальца (рис. 63). У пастушка длина брюшка равна 1/2 длины голени, у коростеля — 2/3. Углы перистости сравнительно небольшие (табл. 6).

Относительно короткое брюшко характерно также для мускула ржанкообразных (1/2 — 1/3 длины голени), у которых отмечено лишь очень слабое сращение с прилегающими мышцами. Угол перистости сходен с таковым пастушка (табл. 6). Апоневротическое начало мускула как бы смешено дистально, в сравнении с куриными и пастушками, к основанию кнемиальных гребней.

Дистальное смещение узкого мышечного брюшка *m.peroneus longus* более выражено у голубиных, но обусловлено здесь наличием длинного начального сухожилия. Таким образом, брюшко занимает не проксимальную как обычно, а среднюю часть голени, около 1/2 ее длины (рис. 66). Несколько длиннее, шире и толще брюшко мускула у саджи (рис. 84). Угол перистости у представителей отряда достигает 40 градусов (табл. 6).

Рассматриваемый мускул утиных имеет мышечное брюшко, ограниченное половиной длины голени у чирка и 2/3 у гуся, в сочетании с небольшим дистальным смещением начала, особенно выраженным у первого (рис. 69). Сращение апоневроза мускула с таковым краиального большеберцового отмечено у обоих представителей утиных, а с апоневрозом упомянутого выше сгибателя III пальца — только у гуся. Угол перистости минимальный для всех исследованных птиц (табл. 6).

23. *M.tibialis cranialis* (*m.tibialis anterior*) (рис. 50, 87, 88—93) — относительно длинный, мощный мускул краиальной поверхности голени, расположенный непосредственно под длинным малоберцовым. Состоит из двух головок — краиальной и латеральной.

а. Краиальная (тибиональная) головка у тетеревиных имеет довольно широкое мышечное начало от латеральной поверхности краиального кнемиального гребня, медиальной поверхности латерального и межгребневой поверхности большеберцовой кости. Часть мышечных пучков проксимального отдела начинается от апоневроза, общего с таковым *m.peroneus longus* (рис. 88, 89).

6. **Латеральная (бедренная) головка** начинается узким шнурообразным сухожилием от краиновентральной поверхности латерального мышцелка бедра, а затем узкой мышечной частью пролегает между головкой малоберцовой кости и латеральным кнемиальным гребнем (рис. 89).

Обе головки срастаются на уровне примерно 1/2 длины мускула, где их мышечные пучки подходят к внутреннему апоневрозу образуя двуперистую структуру дистальной половины мускула. Длина брюшка превышает 4/5 длины голени у глухаря, примерно равна 3/4 у большинства тетеревиных и лишь незначительно превышает 2/3 у белых куропаток и полынного тетерева. Угол перистости краинальной головки увеличивается от проксимального к дистальному отделу в пределах 10—20 градусов у *Lagopus*, *Tetrao*, *Lyrurus* или меньше у остальных тетеревиных; латеральной головки — не более 10 градусов у *Centrocercus* и *Tympanuchus* и больше у других видов (табл. 6). Дистальное сухожилие проходит по краинальной поверхности интертарзального сустава и прикрепляется на краинальной поверхности цевки на уровне проксимальной 1/5—1/6 ее длины (рис. 50, 89).

Начало краинальной головки от *tibia* и от сухожилия коленной чашечки, мощное сращение с длинным малоберцовым мускулом и слияние головок в дистальной 1/3 мышечной части мускула отличает исследованных фазановых, кракса и индейку от тетеревиных при сходных топографии и структуре (рис. 90, 91, 92). Длина брюшка у большинства фазановых не превышает 2/3 длины голени, у фазана и индейки превышает 3/4, у кракса достигает 4/5, у цесарки — 9/10 длины голени. Специфической для отряда особенностью является наличие двуперистой структуры латеральной головки на протяжении дистальной 1/3 (кракс) или 1/2 (индейка) ее длины. Угол перистости обеих головок мускула рассматриваемых куриных сходен с таковым большинства тетеревиных (табл. 6). Дистальное сухожилие оканчивается типично.

Для изученных *Rallidae* характерна двуперистая структура обеих головок, что заметно отличает эту группу от курообразных и сближает с утиными (рис. 87). В то же время, начало проксимальных мышечных пучков краинальной головки от сухожилия коленной чашечки, относительно короткое брюшко (между 1/2 и 1/3 длины голени), сращение обеих головок только в дистальной 1/5 длины его и прикрепление дистального сухожилия на уровне 1/7 цевки сближает пастушков с фазановыми, как и величина угла перистости (табл. 6).

Значительно слабее *m.tibialis cranialis* ржанкообразных и голубиных. Мышечная часть здесь ограничена половиной длины голени у первых или 3/4 у последних. Слияние головок — на уровне дистальной 1/4—1/5 длины брюшка. Существенным различием птиц обсуждаемых таксонов является наличие двухперистой структуры обеих головок мускула у ржанкообразных (подобно пастушкам) или только дистальной половины краинальной головки у голубеобразных (подобно краксу и индейке). Мускул саджи отличается от мускула голубиных более толстым мышечным брюшком обеих головок и мощным началом краинальной от сухожилия коленной чашечки. Угол перистости краинальной головки сходен у представителей обоих отрядов, латеральной у ржанкообразных и саджи больше, чем у голубиных (табл. 6). Прикрепление дистального сухожилия на уровне 1/7—1/10 длины цевки характерно для ржанкообразных, на уровне 1/4—1/5 — для голубеобразных.

Краинальная и латеральная головки мускула имеют двуперистую структуру также у изученных *Anatidae* (рис. 87), специфической чертой мускула которых является очень мощное мышечное начало краинальной головки от сухожилия коленной чашечки. Последнее обстоятельство, относительно небольшая длина мышечной части мускула (менее 2/3 длины голени) и величина угла перистости определяют некоторое сходство утиных с фазановыми и пастушками.

24. *M. flexor perforatus digiti IV* (рис. 72, 83, 87, 88, 90, 92, 95—97) — хорошо развитый мускул каудальной и каудолатеральной поверхностей голени. У тетеревиных состоит из трех головок: медиальной (а), каудолатеральной (б) и краинолатеральной (в), обособленных в краиальном отделе. Длина мышечной части мускула в целом составляет у всех представителей семейства около 2/3 длины голени (рис. 72, 83, 88, 97).

а. Медиальная головка наиболее крупная, начинается мышечно или с участием слабого апоневроза (*Lyrurus*) от проксимальной части подколенной ямки примыкая к месту отхождения каудальных головок прободающих и прободенных сгибателей II и III пальцев (рис. 83).

б. Каудолатеральная головка у всех тетеревиных обособлена от медиальной примерно на 1/2 длины своего брюшка, краинолатеральная у большинства тетеревиных — на 1/3, у *Lagopus* и *Centrocercus* — на 1/5. Начинается апоневрозом, общим с одноименной головкой прободающего и прободенного сгибателя III пальца. Начинается упомянутый апоневроз от латерального мышцелка бедра и сращен с головкой *fibula* и малоберцовой ветвью петли подвздошно-малоберцового мускула. Часть мышечных пучков начинается от латерального апоневроза медиальной головки (рис. 83).

в. Краинолатеральная головка самая маленькая, начинается длинным узким сухожилием от латерального края латеральной поверхности бедра принимающим сухожилие *m. ambiens* (рис. 83). Продолжаясь на краиальной поверхности брюшка, это сухожилие служит местом отхождения мышечных пучков краинолатеральных головок прободенных сгибателей II и III пальцев.

Величина углов перистости наибольшая в медиальной головке и достигает 35—40 градусов у большинства тетеревиных, меньше у глухаря и рябчиков, наименьшая у острохвостого тетерева. В этом же ряду уменьшается угол перистости каудолатеральной и краинолатеральной головок (табл. 6).

Общий для трех головок наружный апоневроз формирует дистальное сухожилие, которое примерно на середине длины основной фаланги (рис. 93) отдает две короткие ветви: тонкую медиальную (а) — к медиальному краю плантарной поверхности фаланги и широкую латеральную (б) — к латеральному краю подсуставного хряща ("subarticular cartilage" по Holmes, 1963) между основной и 2-й фалангами. Чуть проксимальнее отхождения описанных ветвей основное сухожилие раздваивается. Медиальная длинная ветвь (с) оканчивается на подсуставном хряще между 3-й и 4-й фалангами отдавая по-разному обособленную у различных представителей веточку (д) к дистальному концу 3-й фаланги. Латеральная длинная ветвь (е) оканчивается на хряще между 2-й и 3-й фалангами. В пределах описанной схемы отмечены следующие особенности: ветвь (д) наиболее обособлена у глухаря и рябчика и почти не определяется у белых куропаток; короткая веточка (а) обнаружена только у тетерева, кавказского и полынного тетеревов; у последнего отмечено также окончание длинной ветви (с) на хряще между 2-й и 3-й фалангами; для полынного и острохвостого тетеревов характерна также дополнительная веточка (ф) к медиальному краю дистального конца 2-й фаланги (рис. 93).

Изученные фазановые, цесарка и индейка демонстрируют топографию и структуру прободенного сгибателя IV пальца вполне типичную для тетеревиных (рис. 90, 91, 92). Длина брюшка мускула здесь меньше 2/3 длины голени, а обособленность головок несколько больше, чем у тетеревиных. У кракса мускул представлен двумя головками — медиальной и каудолатеральной, сросшихся только в дистальной 1/4 брюшка последней. Длина брюшка медиальной головки увеличена в сравнении с другими куриными до 4/5 длины голени. Краинолатеральная головка у кракса утеряна судя по ее наличию в сильно редуцированном состоянии у другого представителя семейства — *Aburria pipile*. Величина углов перистости максимальная в медиальной головке и достигает 30—40 градусов у большинства фазановых, цесарки и индейки; в каудолатеральной

головке угол уменьшается от фазана и цесарки к улару и краксу; краинолатеральная головка самая динамичная у всех рассмотренных куриных (табл. 6).

Схема окончания мускула фазановых имеет следующие особенности в сравнении с таковой тетеревиных (рис. 93): медиальная ветвь (с) имеет ответвление (д), обособленное на значительном протяжении у пустынной куропатки, кеклика, фазана и серой куропатки; латеральная ветвь (е) также имеет ответвление (дополнительное в сравнении с тетеревиными) к дистальному концу 2-й фаланги у пустынной, серой и тундряной куропаток и фазана; только последнее характерно для турача; дополнительная короткая веточка проксимальнее ветви (д) отмечена у улара и фазана.

Схема ветвления сухожилия у кракса и индейки отличается от описанных выше наличием двух коротких веточек (a_1 , a_2) к хрящам проксимальных межфаланговых суставов. Латеральная ветвь (е) у кракса, индейки и цесарки представлена одним стволом и прикрепляется типично (рис. 94).

Мускул представителей журавлеобразных имеет три головки типичные для большинства куриных, однако несколько короче — немногим более половины длины голени. Внутренняя структура головок характеризуется средней величиной (в сравнении с куриными) угла перистости у коростеля и несколько меньше у пастушка (табл. 6). Дистальное сухожилие образует типичные для курообразных (рис. 93) две длинные (с, е) ветви, медиальная из которых имеет обособленную ветвь, равноценную ветви (д) курообразных.

Для исследованных ржанкообразных также характерны три головки, которые, однако, разделены в наиболее проксимальных 1/4—1/5 брюшек. Мышечное брюшко самой длинной, медиальной, головки занимает меньше половины длины голени. Углы перистости сравнительно небольшие (табл. 6). Схема прикрепления дистального сухожилия сходна с таковой коростеля, однако здесь отсутствует короткая медиальная веточка (а).

В отличие от большинства рассмотренных птиц, мускул голубеобразных состоит из двух головок — медиальной и каудолатеральной, которые обособлены только в наиболее проксимальной сухожильной части у вяхиря и горлицы или почти полностью обособлены у саджи. Представители отряда характеризуются сходной с куриными (особенно с тетеревиными) величиной углов перистости (табл. 6). Схема окончания дистального сухожилия упрощается от горлицы к вяхирю и садже. У этих представителей имеется только одна короткая (латеральная) веточка, гомологичная ветви (б) куриных (рис. 94, 95), но прикрепляющаяся проксимальнее — к основной фаланге. Для всех трех видов характерно также наличие длинной медиальной ветви к суставу между 2-й и 3-й фалангами. Кроме того, у горлицы отмечены еще две длинные ветви (латеральная и средняя) к суставу между 3-й и 4-й фалангами; у вяхиря — одна латеральная, к суставу между 2-й и 3-й фалангами (как и медиальная); у саджи второй длинной ветви нет, но есть короткая, расположенная между двумя описанными выше (что соответствует расположению латеральной длинной) и оканчивающаяся на суставе между основной и 2-й фалангами (рис. 95).

Прободенный сгибатель IV пальца утиных также имеет две головки, но в отличие от голубеобразных, имеющаяся здесь латеральная головка является, вероятно, результатом слияния двух обычно встречающихся у большинства изученных птиц (рис. 96). Подтверждением этого предположения может служить сочетание апоневротического начала латеральной головки от латерального мышцелка бедра (характерно для каудолатеральной головки) и сращение этой головки с сухожилием *t.ambiens* (характерно для крацио-латеральной головки). Величина углов перистости составляет 20—25 градусов для медиальной и 15—20 для латеральной головок. Дистальное сухожилие отдает веточки гомологичные ветвям а, б, с и д куриных, две последние из которых раздваиваются перед самым прикреплением.

25. *M. flexor perforatus digiti III* (рис. 65, 83, 88, 89—93, 95—98) — состоит из двух головок: медиальной (а) и краинолатеральной (б) с полностью обособленными брюшками и дистальными сухожилиями. Последние сливаются, образуя общее дистальное сухожилие мускула.

Более мощная медиальная головка расположена на каудомедиальной поверхности голени прилегая медиально к одноименной головке прободенного сгибателя IV пальца (рис. 65, 83, 88, 91, 92). Начинается эта головка у тетеревиных апоневрозом от медиальной части подколенной ямки, вплотную к началу медиальной головки одноименного сгибателя IV пальца (рис. 65).

Короткая краинолатеральная головка начинается проксимальным сухожилием, общим с таковым прободающего сгибателя IV пальца и расположена на латеральной поверхности голени (рис. 65, 83). Длина брюшек медиальной и краинолатеральной головок у большинства тетеревиных, соответственно, равна 2/3 и 1/3 длины голени. Несколько короче обе головки у представителей *Lagopus* и *Lyrurus*. Угол перистости медиальной головки достигает 70 градусов у полынного тетерева и не превышает 15 у острохвостого тетерева. Угол перистости краинолатеральной головки от 20—25 градусов у тетерева, кавказского тетерева и глухаря до 5 у острохвостого тетерева (табл. 6). На уровне примерно 1/3 длины цевки сухожилие сращено с более длинной из ветвей дистального сухожилия *m.peroneus longus* (рис. 89, 92), а несколько дистальнее соединяется посредством *vinculum* с сухожилием прободающего и прободенного сгибателя III пальца (рис. 93). Примерно на уровне середины длины основной фаланги III пальца сухожилие мускула разделяется образуя типичные для тетеревиных в целом латеральную и медиальную ветви к соответствующим краям плантарной поверхности подсуставного хряща первого межфалангового сустава (рис. 93).

Топографически и структурно исследуемый мускул фазановых, кракса, цесарки и индейки практически не отличается от такового тетеревиных (рис. 91, 92). Главной отличительной особенностью являются относительная длина брюшек его головок. Так, у большинства фазановых и индейки медиальная головка короче 2/3, у цесарки около 2/3, у кракса 3/4 длины голени, а длина краинолатеральной составляет у большинства фазановых и индейки около 1/3, у кракса и цесарки почти 1/2 длины голени. Для медиальной головки мускула большинства фазановых, индейки и цесарки характерна величина угла перистости порядка 30—40, для краинолатеральной — 20—30 градусов (табл. 6). Прикрепление дистального сухожилия на пальце осуществляется так же как у тетеревиных и является типичным для курообразных в целом (рис. 93).

Головки мускула пастушков полностью обособлены и начинаются подобно головкам мускула куриных, но проксимальное сухожилие медиальной заметно длиннее. Мышечные брюшки относительно короткие — менее 1/2 (медиальная) и около 1/5 (краинолатеральная) длины голени. Угол перистости обеих головок у коростеля больше, чем у пастушка, сближая его с большинством куриных (табл. 6). Дистальное прикрепление типично (рис. 93).

Значительно менее, чем у рассмотренных выше птиц, дифференцированы головки *m.fl.perforatus dig.III* у некоторых ржанкообразных. У чибиса и травника дистальные примерно 2/3 брюшка краинолатеральной головки сращены с брюшком медиальной образуя общее сухожилие у первого или два раздельных почти до самого сустава у последнего. У турухтана полностью обособлены головки в области мышечных брюшек, но дистальное сухожилие общее. Угол перистости у представителей отряда в среднем равен 20—30 градусам в медиальной и 10—15 — в краинолатеральной головках (табл. 6). Прикрепление дистального сухожилия типично, но ветви заметно тоньше, чем у куриных и пастушков.

Длинное проксимальное сухожилие медиальной головки мускула отличает представителей глубеобразных, среди которых для вяхиря и горлицы характерна узкая слабая краинолатеральная головка; полностью сухожильная и сращена с медиальной у

саджи. Величина угла перистости медиальной головки у голубиных больше, чем у саджи, а краинолатеральной в целом меньше и одинакова для всех трех видов (табл. 6). Прикрепление мускула сходно с таковым куриных (рис. 95).

Сравнительно длинное начальное сухожилие медиальной головки и небольшая относительная длина брюшек медиальной ($1/2$ длины голени) и краинолатеральной ($1/4$) головок сближает изученных утиных с другими некуриными птицами. Особенностью мускула первых является относительное смещение сухожильного начала и всей краинолатеральной головки каудально в сравнении с другими исследованными птицами. Величина угла перистости мускула гуся (30 градусов) больше, чем краинолатеральной (20); обе головки мускула чирка имеют одинаковый угол — 15—20 градусов. Дистальное прикрепление типичное.

26. *M. flexor perforans et perforatus dig. III* (рис. 50, 58, 59, 60, 62, 66, 84, 87, 90—93, 95) — хорошо развитый, выпуклый мускул латеральной поверхности голени, выступает поверхностью в проксимальной части между длинным малоберцовым и латеральной порцией икроножного мускула. Мышечное брюшко двуперистой структуры за исключением наиболее проксимальной продольноволокнистой части. Проксимальные мышечные пучки берут начало от дистального отдела краинолатеральной поверхности *ligamentum patellae*; мышечные пучки каудальной МАСЕ — от апоневрозов, общих с каудолатеральной головкой прободающего и прободенного сгибателя IV пальца и с медиальной головкой одноименного сгибателя II пальца; краиальной МАСЕ — от апоневроза, который начинается от латерального кнемиального гребня сухожилием, общим с латеральной головкой прободающего и прободенного сгибателя II пальца. Длина мышечного брюшка у большинства тетеревиных немного превышает $1/2$ длины голени, у *Lagopus* и *Centrocercus* — меньше половины длины голени (рис. 50, 58, 59, 60, 67). При этом каудальная МАСЕ длиннее краиальной, а угол перистости примерно одинаков и уменьшается от 40 (тетерев, полынnyй тетерев) до 10 градусов (острохвостый тетерев) (табл. 6). Дистальное сухожилие соединяется с таковым прободенного сгибателя III пальца посредством *vinculum* (рис. 93). Окончание сухожилия (рис. 93) осуществляется равноценными латеральной (b) и медиальной (a) ветвями к соответствующим краям подсуставного хряща между 2-й и 3-й фалангами. Каждая из этих ветвей имеет короткие веточки к латеральному и медиальному краям плантарной поверхности 2-й фаланги.

Отличительной чертой мускула фазановых, индейки и цесарки является увеличенное, в сравнении с тетеревиными, мышечное начало от сухожилия коленной чашечки, которое совсем не выражено у кракса (рис. 62, 90, 91, 92). Брюшко занимает менее половины длины голени у большинства фазановых и цесарки, достигает этой величины у фазана и $2/3$ длины голени у кракса и индейки. Величина угла перистости изменяется в пределах, отмеченных для тетеревиных, уменьшаясь от пустынной куропатки к улару (табл. 6). Только у кракса угол перистости каудальной МАСЕ мускула меньше такового краиальной. Прикрепление дистального сухожилия всех исследованных куриных вполне типично (рис. 93).

В отличие от мускула куриных, мускул пастушков практически не имеет начала от сухожилия коленной чашечки и апоневроза, общего с прободенным сгибателем IV пальца. Небольшая длина мышечного брюшка (около половины длины голени) и различия в углах перистости каудальной и более узкой краиальной МАСЕ сближают пастушков с фазановыми (табл. 6). Дистальное прикрепление двумя ветвями подобно куриным.

Относительно слабый и короткий (брюшко короче $1/2$ длины голени) прободающий и прободенный сгибатель III пальца исследованных ржанко- и голубеобразных (рис. 66, 84) не сращен с прободенным сгибателем IV пальца и имеет очень слабое мышечное начало от сухожилия коленной чашечки (подобно пастушкам). Равная вели-

чина угла перистости характерна для обеих МАСЕ мускула ржанкообразных и горлицы; у вяхиря и саджи угол перистости каудальной МАСЕ больше, чем краиальной (табл. 6). Дистальное прикрепление типичное (рис. 93), но ветви существенно шире и толще у саджи, чем у голубиных и ржанкообразных.

Мускул утиных не имеет начала от сухожилия коленной чашечки, длина его брюшка составляет больше половины длины голени (рис. 87). Особенностью мускула чирка является превышение величины угла перистости краиальной МАСЕ над таковой каудальной (табл. 6), что отмечалось еще только у кракса. Дистальное прикрепление типичными для всех рассмотренных птиц латеральной и медиальной ветвями, не имеющими коротких веточек характерных для куриных (рис. 93).

27. *M. flexor perforatus dig. II* (рис. 65, 93, 95, 98, 99, 100) — дифференцирован меньше, чем прободенные сгибатели III и IV пальцев, и представлен большей частью единым мышечным брюшком. Расположен на каудальной поверхности голени непосредственно налегая на длинный пальцевый сгибатель (*m. flexor dig. longus*). В проксимальной примерно 1/5 брюшко мускула тетеревиных разделено сухожилием подвздошно-малоберцового мускула на медиальную и каудолатеральную головки, последняя из которых составляет, как правило, одно целое с краиолатеральной головкой, обособленной лишь в очень незначительной проксимальной части (рис. 65). У воротничкового рябчика более, чем у других тетеревиных, выражена краиолатеральная головка, сращенная с каудолатеральной только в дистальной 1/5 брюшка; практически не обособлена она у исследованных *Lagopus*. Медиальная и каудолатеральная головки начинаются проксимальными сухожилиями, общими с одноименными головками прободенных сгибателей, соответственно, III и IV пальцев, от подколенной ямки и от латерального мыщелка бедра. Краиолатеральная головка определяется по началу мышечных пучков от узкого сухожилия общего с одноименными головками прободенных сгибателей III и IV пальцев и принимающего сухожилие *m. ambiens*. Длина мышечной части мускула в целом обусловлена длиной медиальной головки и составляет у большинства тетеревиных 2/3 длины голени или немногим больше 1/2 у *Lagopus* и *Centrocercus*. Угол перистости максимальный в медиальной головке: 35—40 градусов у *Tetrao*, *Lyrurus*, *Centrocercus* и около 30 у остальных представителей семейства; каудолатеральная головка — 30—35 градусов у большинства тетеревиных; краиолатеральная головка наиболее динамичная (табл. 6). На уровне метатарзального блока II пальца дистальное сухожилие расширяется и образует "фибро-хрящевую подушечку" (George, Berger, 1966), сквозь которую проходят сухожилия прободающего и прободенного сгибателя II пальца и длинного пальцевого сгибателя. Прикрепляется сухожилие латеральной (а) и медиальной (б) короткими широкими ветвями к проксимальному концу основной фаланги (рис. 93).

При значительном однообразии морфологии обсуждаемого мускула в пределах отряда Куриобразных, для большинства фазановых, индейки и цесарки характерны слабая обособленность краиолатеральной головки и относительно короткая мышечная часть (примерно 1/2 длины голени). Указанные особенности отчасти сближают с упомянутыми представителями белых куропаток и полынного тетерева. У кракса мышечная часть мускула достигает 3/4 длины голени, а каудолатеральная головка намного длиннее краиолатеральной в отличие от других куриных птиц. Угол перистости медиальной головки у представителей рассматриваемой группы изменяется от 40 градусов у фазана до 20 у улара и кракса; каудолатеральной — от 35 до 10—15 соответственно; последнее характерно для краиолатеральной головки всех птиц данной группы (табл. 6). Прикрепление дистального сухожилия типичное для отряда в целом (рис. 93).

Особенностью мускула пастушков является более выраженная обособленность каудолатеральной (на 1/2 длины брюшка) и краиолатеральной (на 1/3 длины брюшка) головок в сравнении с куриными (рис. 99). Длина мышечной части не превышает 1/2

длины голени. Величина угла перистости уменьшается от медиальной к краинолатеральной головкам в пределах характерных для большинства куриных (табл. 6). Дистальное прикрепление повторяет описанное для куриных (рис. 93).

Значительно меньше, чем у пастушков, дифференцирован прободенный сгибатель II пальца изученных ржанко- и голубеобразных. У первых обособленными остаются только проксимальные сухожилия трех головок, у последних определяются только две — медиальная и общая латеральная. Последняя редуцирована в проксимальной части обуславливая большую длину начального сухожилия от латерального мышлка бедра (рис. 98). Общая длина мышечной части мускула ржанкообразных ($1/3$ длины голени) сближает их с пастушками и фазановыми, а голубеобразных (до $4/5$ длины голени) — с тетеревиными. Углы перистости дополняют это сходство (табл. 6). Дистальное сухожилие прикрепляется типично у ржанкообразных; латеральная ветвь у вяхиря и горлицы удлинена до дистального конца основной фаланги, у саджи она отсутствует совсем (рис. 93, 95).

У утиных обсуждаемый мускул состоит из двух отчетливо выраженных головок, латеральная из которых, в отличие от голубеобразных, начинается вместе с краинолатеральными головками проробденных сгибателей III и IV пальцев. Длина каждой головки равна $1/2$ длины голени. Угол перистости медиальной головки достигает 45 градусов у гуся и 20—25 у чирка; латеральной — 10—15 у обоих видов. Дистальное прикрепление осуществляется одной латеральной сухожильной ветвью к проксимальному концу основной фаланги, что является состоянием, обратным наблюдавшему у саджи.

28. *M. flexor perforans et perforatus dig. II* (рис. 58—60, 63, 64, 66, 84, 87, 90—93, 95) — расположен на латеральной поверхности голени, частично прикрыт латеральной порцией икроножного мускула, прилегает и частично сращен с расположенным краинальнее одноименным сгибателем III пальца. У тетеревиных мускулов представлен двумя головками — длинной медиальной (а) и короткой латеральной (б). Первая начинается узкой мышечной частью и краиномедиальным апоневрозом от каудолатеральной поверхности латерального мышлка бедра; мышечно — от апоневроза, общего с прободающим и прободенным сгибателем III пальца и дистальной бедренной ветви сухожильной петли *m. iliofibularis*.

Латеральная головка начинается от апоневроза, общего с прободающим и прободенным сгибателем III пальца, берущим начало от латерального кнепиального гребня, и прирастает мышечно к дистальному апоневрозу медиальной головки как бы продолжая ее (рис. 58—60, 88). Латеральная головка обособлена от медиальной на $1/4$ — $1/5$ длины брюшка первой у большинства тетеревиных, на $1/2$ у острохвостого тетерева или почти полностью у белых куропаток (рис. 58). В отличие от других представителей семейства, обе головки одинаковой длины у полинного тетерева (рис. 60). Длина брюшка медиальной головки у рябчика и воротникового рябчика составляет чуть больше $1/2$ длины голени и меньше у остальных *Tetraonidae*, а латеральной — около $1/3$ длины голени. Угол перистости медиальной головки наибольший у глухаря и тетерева и не более 10 градусов у острохвостого тетерева (табл. 6). Схема прикрепления мускула является типичной для отряда в целом (рис. 93) и состоит из латеральной (б) и более широкой медиальной (а) основных ветвей к соответствующим краям подсуставного хряща между 1-й и 2-й фалангами. Кроме того, от дорсальной поверхности латеральной ветви отходит тонкая веточка (с), которая переходит на медиальную сторону основной фаланги и прикрепляется вместе с медиальной основной ветвью.

Исследованных фазановых и индейку отличают более выраженное сращение мускула с одноименным мускулом III пальца, а также относительно укороченное мышечное брюшко и медиальной (около $1/3$ длины голени), и латеральной ($1/4$) головок (рис. 90, 91). Последняя обособлена на половину длины брюшка у улара, фазана и индейки или полностью у большинства фазановых. У кракса медиальная головка имеет

относительно длинное, более 1/2 длины голени, брюшко, а латеральная представлена только сухожилием. При сходной с фазановыми медиальной головке, у цесарки отсутствует латеральная (рис. 92). Величина углов перистости обеих головок у пустынной куропатки, кеклика, фазана и индейки сходна с таковой тетеревиных, у других фазановых эти величины меньше, как и медиальной головки цесарки и особенно кракса (табл. 6).

Главной особенностью мускула пастушков являются относительно укороченные мышечные брюшка и медиальной (1/4 длины голени), и латеральной (1/5) головок. При этом совершенно обособлены обе головки только у коростеля (подобно фазановым), у пастушка они почти полностью сращены. Угол перистости медиальной головки у первого больше, чем латеральной и единой головки мускула последнего. При сходной в основном схеме прикрепления с таковой куриных у пастушков отсутствует веточка (с).

Большинство изученных ржанко- и голубеобразных характеризуются сильным сращением головок рассматриваемого мускула, общее мышечное брюшко которого составляет 1/3—1/4 длины голени у первых и более 1/2 у последних (рис. 66). Таким образом, структура мускула птиц упомянутых отрядов более всего сходна с таковой пастушка. Относительная длина брюшка мускула ржанкообразных дополняет это сходство, а голубеобразных сближает с тетеревиными как и угол перистости (табл. 6).

Относительно длинный (более 1/2 длины голени) обсуждаемый сгибатель II пальца утиных. Сильно сращены головки мускула гуся и почти полностью обособлены у чирка. Угол перистости сравнительно небольшой у гуся и в краиальной головке у чирка, в отличие от медиальной головки последнего (25—30 градусов). Специфика дистального прикрепления мускула утиных состоит в том, что более мощной здесь является латеральная ветвь.

29. *M. flexor hallucis longus* (рис. 93, 96, 99—103) — относительно небольшой веретеновидный мускул латерокаудальной поверхности голени, прикрывающий каудально латеральную половину длинного сгибателя пальцев. У тетеревиных начинается мышечными пучками и слабым апоневрозом от латеральной половины дистальной части *fossa poplitea* и прилегающего к ней латерального края каудальной поверхности латерального мыщелка бедра (рис. 101, 102). Очень однообразен в пределах курообразных в целом. Особенности морфологии касаются в основном относительной длины брюшка. У большинства тетеревиных она немногим больше 1/2 длины голени, примерно 2/3 у *Lagopus*. Мышечные пучки от бедренной кости и апоневроза идут к дистальному (каудолатеральному) апоневрозу под углом 35—40 градусов у тетерева несколько меньше у других представителей семейства (табл. 6). В средней части цевки сухожилие мускула соединяется с сухожилием длинного сгибателя пальцев посредством обширного *vinculum* (рис. 93). Максимальная ширина последнего, близкая к 1/2 длины цевки, отмечена у глухаря, тетерева и острохвостого тетерева. После соединения сухожилие длинного сгибателя I пальца продолжается заметно истонченным, проходит в желобке эпифизарного хряща основной фаланги I пальца, по плантарной поверхности которой идет до прикрепления к когтевой фаланге (рис. 93). От дорсальной поверхности сухожилия отходит эластическая веточка к дистальному концу основной фаланги.

К особенностям мускула фазановых и цесарки относятся небольшая длина брюшка (до 1/2 длины голени) и относительно узкий *vinculum* (около 1/3 длины цевки). Последнее характерно также для кракса и индейки при более длинном брюшке. Для всех перечисленных куриных характерно более резкое, чем у тетеревиных, сужение дистального сухожилия после *vinculum*.

Отличительными чертами мускула пастушков является внедрение проксимального апоневроза в толщу брюшка, что обусловливает переходную к двухперистой структуру *m. flexor hallucis longus* (рис. 99) и расположение *vinculum* в проксимальной 1/3 цевки (рис. 103). Длина брюшка, превышающая 1/2 длины цевки, сближает пастушков с тете-

ревинными, тогда как резкое сужение дистального сухожилия — с фазановыми.

Намного короче мышечное брюшко мускула ржанкообразных — 1/4—1/5 длины голени (рис. 100). Полное сращение дистального сухожилия с таковым длинного пальцевого сгибателя без продолжения первого отмечено у чибиса и турухтана. Угол перистости сравнительно небольшой (табл. 6).

Исследованные голубеобразные демонстрируют самое длинное мышечное брюшко обсуждаемого мускула, которое лишь немногим короче голени, и двухперистое в проксимальной 1/3. Схема взаимоотношения сухожилий длинного сгибателя I пальца и длинного сгибателя пальцев у представителей отряда разные. У голубиных соединение вполне "куриного" типа (рис. 93), но ветвь к I пальцу не уступает по ширине основному стволу, а дистальнее сухожилие у горлицы раздваивается и срастается обеими ветвями с таковыми сухожилиями длинного сгибателя пальцев (рис. 103). У саджи продолжения к I пальцу нет.

Для представителей утиных характерно относительно короткое брюшко мускула не более 1/3 длины голени, одноперистое, с типичным началом (рис. 96) и прикреплением. В области цевки сухожилие отдает очень тонкую веточку к I пальцу, после чего срастается непосредственно (без *vinculum*) с сухожилием длинного сгибателя пальцев (рис. 103). Угол перистости сравнительно небольшой у гуся и несколько больше у чирка (табл. 6).

30. *M. plantaris* (рис. 74, 76, 77, 79, 97, 101, 102) — глубокий, небольших размеров мускул каудомедиальной поверхности голени, который лежит непосредственно на *tibia* медиальнее длинного сгибателя пальцев. Мускул тетеревиных начинается в основном мышечными пучками от медиальной половины каудальной поверхности проксимального конца кости прикрывая дистальный отдел *m.popliteus* (рис. 74, 76, 97, 101). Мышечные пучки подходят к каудальному апоневрозу под углом 25—30 градусов у большинства птиц семейства (табл. 6). Брюшко переходит в сухожилие примерно на уровне половины длины голени у рабчиков, проксимальнее у большей части тетеревиных. Дистальное сухожилие оканчивается в виде веерообразно расширенного прикрепления к проксимальному краю тибионального хряща (рис. 101, 102).

У изученных фазановых, индейки и цесарки брюшко не превышает 1/3 длины голени, а угол перистости не более 20 градусов. У кракса первый показатель достигает 2/5, а последний ограничен 15 градусами (табл. 6).

Не более 1/3 длины голени составляет длина брюшка мускула журавлеобразных, угол перистости у которых меньше, чем у куриных (табл. 6).

Относительно короткое брюшко отличает мускул исследованных ржанкообразных (1/5—1/7) и голубеобразных (1/4 длины голени). Угол перистости у первых и саджи сходен с таковыми пастушков и заметно больше у голубиных (табл. 6).

Самый динамичный мускул у представителей утиных (угол перистости не превышает 10 градусов) при длине брюшка около 1/3 длины голени.

31. *M.flexor digitorum longus* (рис. 65, 88, 91—93, 95, 99—102, 104—107) — наиболее глубокий мускул каудальной и частично латеральной поверхности голени. Имеет двухперистое мышечное брюшко, которое у тетеревиных в проксимальном отделе разделено на три головки: каудальную (а), латеральную (б) и медиальную (в) (рис. 101, 102, 104, 105). Каудальная головка отделена от латеральной дистальным сухожилием *m.iliosibularis*, а от медиальной — нервно-сосудистым пучком. Начинается эта головка мышечно от каудальной поверхности дистальной части головки малоберцовой кости и небольшой области каудальной поверхности кости дистальнее головки. Медиальная головка начинается также мышечно от медиальной половины каудальной поверхности большеберцовой кости дистальнее уровня начала предыдущей головки. Еще дистальнее, от каудальной поверхности *fibula*, начинается мышечно латеральная

головка. Дистальнее слияния трех головок мышечные пучки единого брюшка начинаются также от каудальных поверхностей костей голени. Более проксимальным началом и мощным развитием латеральной головки отличаются в пределах семейства *Lagopus* и *Centrocercus* (рис. 104). У этих же представителей брюшко мускула наиболее длинное, достигая 5/6 длины голени, у большинства тетеревиных оно ограничено 4/5 или даже 3/4 (*Tympanuchus*) длины голени. Угол перистости составляет в основном 25—30 градусов, но меньше у острохвостого тетерева (табл. 6). В области цевки сухожилие делится на три ветви, следующие к плантарным поверхностям когтевых фаланг II—IV пальцев (рис. 93). От дорсальной поверхности сухожилия отходят эластичные веточки. На II пальце у большинства тетеревиных имеются две такие ветви — к подсуставным хрящам обоих межфаланговых суставов (рис. 93), у острохвостого и полынного тетеревов — только одна, более дистальная. На III пальце также есть две веточки — к суставам между 2-й и 3-й и между 3-й и когтевой фалангами. На IV пальце также отмечены две веточки к дистальным суставам (рис. 93).

Среди немногих особенностей мускула фазановых, цесарки и индейки отметим более мощное развитие латеральной головки и всей латеральной МАСЕ мускула (рис. 91, 92) и более проксимальное начало медиальной головки. Длина брюшка достигает в среднем 4/5 длины голени, а угол перистости изменяется в пределах сходных с таковыми большинства тетеревиных (табл. 6). Самое длинное из куриных мышечное брюшко (9/10 длины голени), слабое развитие латеральной головки и сравнительно небольшой угол перистости отличает мускул кракса. Дистальное сухожилие прикрепляется к когтевым фалангам II—IV пальцев, что характерно для всех исследованных птиц. Некоторые отличия касаются количества эластических веточек. На III пальце у большинства фазановых и цесарки есть две типичные ветви (рис. 93), но у фазана (1 нога), кракса и индейки обнаружена дополнительная веточка к проксимальному суставу. На IV пальце у бородатой куропатки есть только одна, более дистальная (вместо типичных двух); у турача, кракса, цесарки и индейки имеются три веточки к дистальным межфаланговым суставам.

Мускул пастушков менее дифференцирован в проксимальном отделе, чем у куриных, будучи разделен только на две головки — медиальную (гомологичную одноименной у куриных) и общую латеральную. Мышечное брюшко составляет лишь около 1/2 длины голени (рис. 100) со средним для большинства куриных углом перистости (табл. 6). Дистальное сухожилие на II и III пальцах имеет по две типичные для большинства куриных, на IV — три ветви подобно турачу, краксу, цесарке и индейке.

Наличием двух головок мускулов ржанко- и голубеобразных сходен с таковым пастушков. Длина брюшка составляет 1/2—1/3 длины голени у ржанкообразных и более 2/3 у голубеобразных (рис. 99, 106). Дистальное прикрепление у первых типичное для рассмотренных выше птиц на II—IV пальцах. Это же касается II и IV пальцев голубеобразных. На III пальце у вяхиря и горлицы имеется три ветви подобно краксу и индейке.

Длинный сгибатель пальцев исследованных гусеобразных в целом сходен с таковым ржанко- и голубеобразных. Латеральная МАСЕ по степени развития сходна с медиальной, брюшко лишь немногим больше 1/2 (*Anser*) или достигает 2/3 (*Anas*) длины голени (рис. 107). Прикрепление дистального сухожилия на II и III пальцах типичное (рис. 93), на IV пальце сухожилие имеет три эластические веточки, гомологичные таковым изученных некуриных птиц.

Завершая описание длинного сгибателя пальцев, следует обратить внимание на наличие и степень выраженности механизма автоматической фиксации пальцев в согнутом положении. Этот механизм состоит из зернистости на плантарной поверхности дистальных отделов ветвей сухожилия и поперечных насечек на дорсальной поверхности сухожильных влагалищ и подробно описан Дж.Шаффером (Shaffer, 1903). Среди тетеревиных совершенно не видны упомянутые структуры у *Lagopus* и *Centrocercus*. У

большинства же тетеревиных механизм хорошо развит в области дистальной фаланги II пальца и в области двух дистальных фаланг III и IV пальцев.

Среди других куриных хорошо выражены компоненты фиксирующего механизма в области дистальных фаланг II—IV пальцев у фазана, цесарки и кракса (у последнего также на 3-й фаланге IV пальца). Менее отчетливо и, как правило, не занимают всю длину дистальных фаланг обсуждаемые структуры у кеклика, серой и бородатой куропаток и индейки, не обнаружены они у остальных фазановых.

Относительно слабее, чем у тетеревиных, развит механизм фиксации в области дистальных фаланг трех пальцев исследованных пастушков, еще слабее у ржанкообразных.

Среди голубеобразных структуры обсуждаемого механизма четко выражены у вяхиря и горлицы (сходно с большинством тетеревиных, но еще более рельефно), тогда как у саджи они не обнаружены.

У двух исследованных гусеобразных фиксирующий механизм выражен примерно в той степени, как у некоторых фазановых и ржанкообразных.

32. *M. popliteus* (рис. 104, 105, 106, 108, 109) — маленький мускул, часто треугольной формы, лежит на наиболее проксимальном отделе голени, соединяя головку *fibula* и *tibia*. У тетеревиных начинается довольно широким плоским сухожилием от каудомедиальной поверхности головки молеберцовой кости и, расширяясь, прикрепляется к бугристости (*tuberositas poplitea*) большеберцовой кости в основном мышечно (рис. 104, 105, 108). Белые куропатки и кавказский тетерев отличаются узким начальным сухожилием, которое у этих представителей частично внедряется внутрь брюшка (параллельно его наружной поверхности) формируя переходную к двухперистой структуру мускула. Угол перистости мускула последних (20 градусов) существенно больше, чем у других тетеревиных (табл. 6).

Подколенный мускул большинства других куриных имеет более сложное, чем у тетеревиных, строение. Только изученных *Perdix* однoperистая структура мускула сближает с тетеревиными. У большинства фазановых и цесарки проксимальный апоневроз образует три частично углубленные внутрь брюшка, узкие септы, определяющие переходную к многоперистой структуру мускула (рис. 109). У кракса и индейки также две септы, но между ними расположена еще одна, но берущая начало от *tibia*. Наиболее короткие апоневротические септы у индейки, что взаимосвязано с минимальным углом перистости в пределах рассматриваемой группы куриных (табл. 6).

Двухперистый мускул пастушков имеет внутренний апоневроз, расположенный в плоскости брюшка подобно таковому белых куропаток.

Сходная структура *m.popliteus* характерна и для ржанкообразных, хотя величина угла перистости несколько меньше (табл. 6).

Своеобразна структура мускула каждого из исследованных голубеобразных: многоперистая у горлицы, апоневротический скелет мускула которой более всего сходен с таковым кракса и индейки; две септы отмечены у вяхиря (рис. 102); саджа отличается продольноволокнистой структурой мускула.

У утиных мускул двухперистой структуры в дистальной половине брюшка.

33. *M. extensor digitorum longus* (рис. 65, 74, 77, 83, 89, 97, 99, 110—114) — глубокий, двухперистый, относительно длинный мускул голени, большая часть мышечных пучков которого начинается от краиального поверхности большеберцовой кости. Проксимальные пучки начинаются у тетеревиных от латеральной поверхности краиального, медиальной поверхности латерального кнемиальных гребней и от *sulcus intercristalis* по линии примыкающей дистально к месту начала краиального большеберцового мускула (рис. 65, 83, 89, 99, 102). Мышечное брюшко занимает примерно 3/4 длины голени у белых куропаток и острохвостого тетерева, 4/5—5/6 у большинства

тетеревиных и почти равно длине голени у полынного тетерева (рис. 65, 97). В дистальной половине брюшка у большинства тетеревиных отмечено сращение латеральной МАСЕ мускула с апоневрозом *t.peroneus brevis*. Угол перистости составляет 25—35 градусов у большинства тетеревиных (табл. 6). Дистальное сухожилие проходит под поперечной связкой, затем сквозь костный канал, пересекает интэртарзальный сустав и выходит на медиальную половину дорсальной поверхности цевки (рис. 110) и раздваивается на медиальную и латеральную ветви. Описанное разделение сухожилия происходит примерно на уровне середины длины цевки или в дистальной 1/4—1/5 у *Lagopus* (рис. 110, 111). На уровне дистальной 1/3—1/4 цевки латеральная ветвь разделяется еще раз посыпая сухожилия к III и IV пальцам, тогда как медиальная разделяется к III и II пальцам уже полностью в пределах дорсального апоневроза (рис. 110). Последний представлен тонким и очень плотным соединительнотканым листом, который объединяет все ветви сухожилия на уровне метатарзальных блоков, латеральным краем сращен с латеральной поверхностью блока IV пальца, а медиальным — с медиальной поверхностью блока II пальца. На II палец следуют две сухожильные ветви (рис. 110), медиальная из которых проходит к когтевой фаланге промежуточно прикрепляясь к суставной капсуле межфалангового сустава. Латеральная ветвь в проксимальном отделе основной фаланги проходит поверх медиальной и срастается с медиальной стороной суставной капсулы межфалангового сустава. На III пальце основная ветвь сухожилия является продолжением медиальной из двух ветвей, образованных вторым (дистальным) разделением общего сухожилия (рис. 110). Эта ветвь срастается с капсулой проксимального межфалангового сустава, после чего следует с медиальным ответвлением, которое оканчивается срастаясь с капсулой сустава между 2-й и 3-й фалангами. С этим же суставом сращена основная ветвь, идущая к когтевой фаланге. Помимо описанной основной, на III пальце имеется короткая медиальная ветвь, которая сращена с медиальным краем сустава между основной и 2-й фалангами. Основное сухожилие IV пальца — продолжение латеральной из ветвей дистального разделения общего ствола (рис. 110) — оканчивается на когтевой фаланге срастаясь промежуточно с капсулами межфаланговых суставов. На уровне первого сустава длинная ветвь дает короткое медиальное ответвление, которое срастается с капсулой сустава между 2-й и 3-й фалангами. Дистальнее основной ствол снова следует двойным и медиальная из веточек срастается с капсулой сустава между 3-й и 4-й фалангами. Кроме описанных, на IV пальце имеется короткая ветвь к латеральному краю капсулы сустава между 1-й и 2-й фалангами. Приведенная выше схема дистального прикрепления длинного разгибателя пальцев характерна для большинства тетеревиных. Незначительные отклонения от нее состоят в том, что у белых куропаток и полынного тетерева, кроме короткой латеральной ветви, на IV пальце есть аналогичная ей короткая медиальная; у первых к тому же обе ветви на III пальце сращены, а на IV основная ветвь также сращена с более короткими ветвями (рис. 111). Длина брюшка мускула у большинства фазановых, кракса и цесарки (8/9—9/10 длины голени) в целом больше, чем у тетеревиных и индейки (6/7) как и величина угла перистости (табл. 6).

Дистальное прикрепление на II пальце типично для всех исследованных куриных (рис. 110, 111). На III пальце у большинства фазановых, индейки и цесарки основная ветвь на 2-й фаланге единая, в отличие от двух у большинства тетеревиных. Сухожильное окончание на IV пальце у большинства фазановых и цесарки представлено единственным длинным стволом к когтевой фаланге и двумя короткими ветвями подобно состоянию, отмеченному у белых куропаток (рис. 111).

Для пастушков характерен вполне типичный длинный разгибатель пальцев, длина брюшка которого ограничена 2/3 длины голени (рис. 99). Угол перистости примерно равен таковому большинства куриных (табл. 6). Дистальное сухожилие раздваивается на уровне дистальной 1/3 длины цевки. Прикрепление на II пальце типичное (рис. 110, 111). На III пальце одна широкая ветвь на уровне проксимального межфалангового

сустава разделяется на две, которые следуют к когтевой фаланге. На IV пальце сухожилие имеет одну короткую, типичную для большинства тетеревиных веточку и основную ветвь, которая разделяется на две на уровне проксимального межфалангового сустава и имеет двойное прикрепление на когтевой фаланге.

Относительно коротким брюшком (меньше 1/2 длины голени) отличается мускул ржанкообразных (рис. 100). Величина угла перистости меньше, чем у большинства куриных и пастушков (табл. 6). Разделение дистального сухожилия происходит на уровне дистальной 1/5—1/7 длины цевки. Полного разделения ветвей здесь нет (подобно *Lagopus*), они соединены обширным, но более тонким, чем у пастушков и куриных, дорсальным апоневрозом. На II пальце прикрепление типичное; на III пальце в пределах основной фаланги две ветви частично сращены; на IV отмечена типичная короткая веточка и одна длинная к когтевой фаланге (схема в целом упрощена в сравнении с куриными и пастушками). Более узкое, чем у других птиц, мышечное брюшко обсуждаемого мускула у голубеобразных. Длина его составляет 5/6 (вяхирь, горлица) или 1/2 (саджа) длины голени. Сухожилие разделяется близко к дистальному концу цевки, ветви объединены обширным, но довольно слабым дорсальным апоневрозом только у вяхира и горлицы (рис. 112). У саджи наиболее дистальное разделение почти сразу на четыре ветви не охваченные апоневрозом (рис. 113). На II пальце прикрепление типичное; на III сухожилие следует двумя стволами до когтевой фаланги; на IV пальце схема прикрепления повторяет таковую ржанкообразных. У саджи наиболее простое из всех исследованных птиц прикрепление: по одному стволу к когтевым фалангам каждого пальца плюс короткая ветвь к капсуле проксимального межфалангового сустава на III пальце (рис. 113).

Характерной чертой мускула утиных является мощное проксимальное начало от сильно развитого краиального кнемиального гребня и от сухожилия коленной чашечки (рис. 107). Длина брюшка — 2/3 длины голени, угол перистости достаточно типичный для большинства изученных птиц (табл. 6). На цевке дистальное сухожилие разделяется в пределах сплошного тонкого дорсального апоневроза подобно *Lagopus* из куриных, ржанкообразным и голубиным, но относительно проксимальнее — почти на уровне середины цевки. Особенности прикрепления касаются III и IV пальцев. На III пальце очень широкая и короткая медиальная ветвь, а длинная дистальнее первого межфалангового сустава идет двумя стволами; на IV пальце отмечена типичная короткая ветвь, дистальнее окончания которой основное сухожилие продолжается двумя ветвями подобно пастушкам.

34. *M. regopeneus brevis* (рис. 65, 66, 83, 87—92, 99, 106, 107) — узкий веретеновидный мускул латеральной поверхности голени, граничащий и частично сращенный с длинным сгибателем пальцев (каудально), с передним большеберцовым мускулом и длинным разгибателем пальцев (краиально). Двуперистый мускул тетеревиных начинается мышечными пучками от краиолатеральной поверхности *tibia* (краиолатеральная МАСЕ) и апоневрозом от краиолатеральной и латеральной поверхностей *fibula* (каудолатеральная МАСЕ) (рис. 89). Мышечные пучки конвергируют к срединному сухожилию под углом, не превышающим 20 градусов у большинства тетеревиных (табл. 6). Брюшко мускула составляет около половины длины голени (рис. 65, 83, 88, 89). Дистальное сухожилие проходит под поперечной связкой на краиолатеральном крае дистального отдела *tibia*, пересекает интертарзальный сустав по его латеральной поверхности, изгибается каудально и срастается с проксимальным краем латерального гипотарзального гребня (рис. 89).

Для исследованных фазановых, цесарки и индейки характерно более утолщенное в средней части брюшко, укороченное до 2/5 длины голени у большинства видов и достигающее 1/2 у кракса и цесарки. Угол перистости у большинства видов этой группы

несколько больше, чем у фазановых (табл. 6). Дистальное прикрепление типично для всех изученных птиц (рис. 89).

Короткий малоберцовий мускул журавлеобразных расположен в средней части голени (рис. 99), длина брюшка — около половины длины последней и не сращен с прилегающими мышцами. Угол перистости меньше, чем у куриных (табл. 6).

Брюшко мускула ржанкообразных расположено в проксимальной части голени, демонстрируя дальнейшее относительное смещение проксимально в сравнении с куриными и журавлеобразными (рис. 100). Длина брюшка ограничена 1/3 длины голени, угол перистости подобен таковому пастушков (табл. 6).

Наиболее дистальным расположением мускула отличаются представители голубиных, у которых мышечное брюшко занимает меньше половины длины голени. Угол перистости у горлицы (до 30 градусов) больше, чем у вяхиря (табл. 6). У саджи мускул отсутствует, но есть связка, которая топографически соответствует дистальному отделу сухожилия мускула.

Расположение мускула различается у исследованных гусеобразных. В проксимальной части голени расположен мускул чирка (рис. 87), что сближает его с пастушками при более длинном брюшке (более 1/2 длины голени). Такой же длины брюшко мускула гуся, но в средней части голени подобно куриным (рис. 107). Величина угла перистости мускула у гуся заметно больше, чем у чирка (табл. 6).

35. *M. flexor hallucis brevis* (рис. 85, 115, 116, 117) — расположен на медиальной половине плантарной поверхности цевки. Обширное мышечное начало мускула тетеревиных занимает всю медиальную парагипотарзальную ямку, медиальную поверхность медиального гипотарзального гребня и дистальный край гипотарзуса (рис. 85, 115). Сужаясь дистально, мускул переходит с медиоплантарной поверхности цевки на плантарную под костным медиоплантарным гребнем. Часть брюшка проксимальнее гребня покрыта плотным наружным апоневрозом. Наиболее длинное среди тетеревиных брюшко мускула у глухаря, рябчика и полынного тетерева (более 2/3 длины цевки), у *Lagopus* — меньше 1/2, у остальных — больше 1/2 длины цевки. От кости и проксимального апоневроза мышечные пучки идут к дистальному апоневрозу (одноперистая структура) под углом от 30—35 (глухарь, тетерева) до 10 градусов (острохвостый тетерев). Дистальное сухожилие несколько расширяется перед сращением с медиоплантарной поверхностью проксимального конца основной фаланги I пальца (рис. 111).

Описанные выше топография и структура мускула вполне типичны для исследованных курообразных в целом. Более всего изменяется относительная длина брюшка, которая превышает 1/3 длины цевки у большинства фазановых, достигает 2/3 у цесарки и индейки, 4/5 у кракса. Угол перистости наибольший у кракса (табл. 6). Дистальное сухожилие крепится у фазановых латеральнее, чем у тетеревиных.

Исследованных пастушков отличает наличие двух самостоятельных коротких сгибателей I пальца (рис. 116). Медиальный из них начинается от медиальной поверхности гипотарзуса, латеральный — от дистального его края. У пастушка оба мускула имеют общее мышечное начало. Брюшко медиального длиннее (более 1/2 длины цевки), угол перистости в обоих не больше 15 градусов (табл. 6). Дистальные сухожилия сращены с проксимальным краем основной фаланги.

Подобно пастушкам, два мускула характерны для изученных ржанкообразных, однако здесь они заметно слабее, длина брюшек ограничена 1/4—1/6 длины цевки.

Короткий сгибатель I пальца голубиных представляет своеобразное промежуточное состояние между куриными и остальными птицами, поскольку имеет одно мышечное брюшко, но с отчетливо выраженной двухперистой структурой (рис. 117). Оканчивается брюшко на уровне метатарзального блока I пальца, угол перистости достигает 40 градусов (табл. 6). У саджи мускул отсутствует.

Среди изученных утиных обсуждаемый мускул есть только у гуся. Его мышечное брюшко развито слабо, занимает среднюю 1/3 длины цевки, имеет очень небольшой угол перистости (табл. 6) и оканчивается подобно мускулу фазановых.

36. *M. extensor hallucis longus* (рис. 85, 117, 118) — представлен у большинства исследованных птиц проксимальной (*pars proximalis*) и дистальной (*pars distalis*) порциями.

а. Проксимальная порция расположена на медиальной половине дорсальной поверхности цевки и начинается у тетеревиных мышечно от медиальной границы *sulcus extensorius* (рис. 118). Мышечные пучки подходят к латеральному (дистальному) апоневрозу под углом 20—30 градусов у большинства тетеревиных (табл. 6). Длина мышечного брюшка проксимальной порции составляет почти 2/3 длины цевки у большинства *Tetraonidae*, 1/2 у белых куропаток, острохвостого и полынного тетеревов. Дистальная часть брюшка этой порции переходит на медиальную поверхность цевки, дистальное сухожилие на дорсальной поверхности I метатарзальной кости проходит под короткой, плотно охватывающей ее связкой и срастается с проксимальным краем когтевой фаланги (рис. 85).

б. Дистальная порция крепится к сухожилию проксимальной на уровне I метатарзального блока (рис. 85). Мышечные пучки начинаются от медиальной поверхности цевки. Длина брюшка составляет около 1/5 (большинство тетеревиных) или 1/9 (полынnyй тетерев) длины цевки. Дистальная порция у острохвостого тетерева имеет самостоятельное сухожильное прикрепление на медиодорсальной поверхности проксимального края основной фаланги *hallux*. Дистальная порция у всех имеющих ее птиц почти или полностью продольноволокнистая.

Длина брюшка проксимальной порции мускула фазановых ограничена 1/2 длины цевки при средней для тетеревиных величине угла перистости (табл. 6). Дистальная порция обнаружена только у серой и бородатой куропаток и турача, длина ее брюшка, соответственно, 1/5 и 1/7 длины цевки.

Представители других семейств отряда отличаются относительно длинным брюшком проксимальной порции (3/4 и больше длины цевки). При этом дистальная порция отмечена только у кракса и цесарки (соответственно, 1/3 и 1/10 длины цевки) и оканчивается самостоятельным сухожилием. Угол перистости проксимальной порции у перечисленных птиц не превышает 15 градусов (табл. 6).

Менее половины длины цевки составляет брюшко проксимальной порции мускула изученных журавлеобразных. Длина дистальной ограничена 1/5 длины цевки, оканчивается она общим с проксимальной порцией сухожилием. Угол перистости последней меньше, чем у большинства куриных (табл. 6). У ржанкообразных длинный разгибатель первого пальца представлен одной порцией. Начало мускула и его расположение на медиальной поверхности цевки соответствует топографии дистальной порции описанных выше птиц. Длина брюшка уменьшается от веретенника (более 1/3) к травнику (1/8 длины цевки). Прикрепление типичное.

Мускул голубиных характеризуется одним мощным двухперистым брюшком, длина которого превышает 3/4 длины цевки, и типичным окончанием сухожилия на когтевой фаланге (рис. 117). У саджи мускул отсутствует.

Одной порцией представлен мускул утиных, у которых он начинается дистальнее, чем у большинства рассмотренных птиц и имеет относительно короткое брюшко — примерно 1/3 длины цевки.

37. *M. extensor brevis dig. IV* (рис. 117, 118, 119) — расположен на латеральной половине дорсальной поверхности цевки и граничит, как правило, медиальным краем проксимального отдела с длинным разгибателем I пальца. Структура мускула сходна с таковой последнего. Проксимальные пучки начинаются у тетеревиных из-

под латеральной чашки (*cotyla lateralis*) (рис. 118). Длина брюшка у глухаря, тетерева и рябчика составляет около половины длины цевки, меньше — у остальных тетеревиных. Угол перистости у представителей первой группы несколько больше, чем у остальных (табл. 6). Дистальное сухожилие проходит сквозь отверстие между III и IV блоками (*foramen vasculare distale*) и прикрепляется к медиоплантарной поверхности проксимального конца основной фаланги IV пальца (рис. 118).

Относительно длинное брюшко мускула у большинства фазановых, кракса, индейки и цесарки (4/5—5/6 длины цевки). Прикрепление сухожилия типичное для птиц отряда.

У исследованных пастушков мышечное брюшко заметно шире, его длина составляет около 3/4 длины цевки при небольшом угле перистости (табл. 6) и сходном с куриными прикреплении.

Большинство ржанкообразных отличаются более длинным и узким, чем у пастушков, брюшком обсуждаемого мускула (рис. 119), а самый длинный мускул отмечен у голубиных (5/6—6/7 длины цевки) (рис. 117). Величина угла перистости у горлицы примерно вдвое больше, чем у вяхиря (табл. 6). Сильно редуцированным выглядит мускул у саджи, где он представлен в основном узким апоневрозом, к которому в средней части подходит незначительное количество мышечных пучков.

Также в основном апоневрозом представлен мускул у утиных, но апоневроз заметно шире и длиннее, а мышечная часть особенно слабая у чирка.

38. *M. abductor dig. IV* (рис. 86, 115, 116) — занимает латеральную половину плантарной поверхности цевки, начинаясь у тетеревиных мышечно от латеральной парагипотарзальной ямки и от поверхности цевки почти по всей длине брюшка. Длина его достигает 4/5 длины цевки у глухаря и рябчика, 3/4 у большинства тетеревиных и около 2/3 у белой и тундряной куропаток (рис. 115). Последних отличает сильное сужение брюшка в дистальном отделе и сравнительно небольшой угол перистости, что характерно и для острохвостого тетерева (табл. 6). Длинный латеральный апоневроз формирует дистальное сухожилие, которое проходит по латеральной поверхности IV метатарзального блока и прикрепляется на латероплантарной поверхности основной фаланги в пределах ее проксимальной трети.

Морфология отводящего мускула IV пальца в пределах отряда довольно однообразна. У большинства фазановых брюшко не превышает 3/4 длины цевки, у фазана, кракса, цесарки и индейки — 4/5—5/6 длины цевки. Величина угла перистости составляет 15—30 градусов (табл. 6). Дистальное сухожилие прикрепляется примерно к середине латеральной поверхности проксимального конца основной фаланги, что обеспечивает отводящее действие мускула без эффекта сгибания, наблюдаемого у тетеревиных.

В отличие от курообразных, исследованные пастушки характеризуются укороченным и относительно смещенным мускулом (дистальная 1/3 цевки). Угол перистости и прикрепление сходны с таковыми фазановых.

Своеобразный ряд дает относительная длина брюшка мускула изученных ржанкообразных: чибис (больше дистальной 1/3) — веретенник (более дистальной 1/2) — турхтан (около 3/4) — травник (почти вся длина цевки). Угол перистости сравнительно небольшой (табл. 6). Дистальное прикрепление сходно с таковым тетеревиных (рис. 115).

Относительно самое широкое брюшко мускула отмечено у голубиных, длина его — 4/5—5/6 длины цевки. Указанные особенности, большой угол перистости (до 40 градусов) и прикрепление сухожилия обеспечивают сходство этих птиц с тетеревиными и некоторыми ржанкообразными. У саджи мускул отсутствует.

Особенностью *m. abductor dig. IV* утиных является сильное расширение его мышечного брюшка в дистальной примерно 1/4 (рис. 96). Однако у гуся это расширение

является продолжением длинного ($3/4$ длины цевки) брюшка, у чирка — длинного апоневроза, составляющего большую часть длины мускула. Дистальное прикрепление подобно птицам предыдущей группы, но проксимальнее.

39. *M. extensor proprius dig. III* (рис. 110, 113, 117, 118, 119) — относительно небольшой у большинства исследованных птиц мускул дистального отдела цевки, расположенный на ее дорсальной поверхности. У всех курообразных мышечные пучки начинаются от дорсальной поверхности цевки и прикрепляются на дорсальном апоневрозе. Последний продолжается в дистальное сухожилие, которое проходит через метатарзальный блок III пальца и срастается с дорсальной поверхностью проксимального конца основной фаланги III пальца (рис. 110, 118). Длина брюшка у тетеревиных в среднем составляет $1/3$ длины цевки, угол перистости — от 20 (глухарь) до 3—5 градусов (острохвостый тетерев). Относительно укороченное брюшко у других куриных при сходном с большинством тетеревиных угле перистости (табл. 6). Относительно длиннее брюшко у кракса и цесарки (до $1/2$ длины цевки).

Небольшая длина брюшка и величина угла перистости мускула пастушков сближает их с большинством фазановых.

Укороченное брюшко наблюдается у ржанкообразных: от $1/5$ длины цевки у чибиса до $1/10$ у веретенника (рис. 119).

Для голубеобразных характерен наиболее относительно широкий и длинный мускул, брюшко которого занимает почти всю длину цевки (рис. 117). Благодаря очень узкому апоневрозу мускул с дорсальной поверхности выглядит двухперистым, однако структура его типичная одноперистая.

Среди исследованных гусеобразных узкое мышечное брюшко *m. extensor proprius dig. III* с узким апоневрозом достигает $1/3$ длины цевки у гуся и ограничено $1/5$ у чирка. Мускул последнего представлен преимущественно апоневрозом. У обоих представителей мускул почти продольноволокнистый (табл. 6).

40. *M. abductor dig. II* (рис. 85, 116, 118) — маленький у большинства исследованных птиц мускул, расположенный в основном на медиальной поверхности цевки в ее дистальном отделе, по структуре и форме напоминающий предыдущий мускул. Брюшко у большинства тетеревиных занимает около $1/3$ длины цевки. Мышечные пучки подходят к дорсальному апоневрозу под углом 15—25 градусов или не больше 10 у острохвостого тетерева. Дистальное сухожилие прикрепляется к медиальной поверхности проксимального конца основной фаланги II пальца (рис. 85, 118). Большинство фазановых отличает более узкое и короткое брюшко, больше $1/3$ длины цевки оно у кракса и цесарки. Угол перистости средней для тетеревиных величины (табл. 6).

Относительно короткий и широкий мускул отмечен у пастушков, длина брюшка равна $1/4$ (коростель) и $1/6$ (пастушок) длины цевки. Дистальное прикрепление заметно дистальнее, чем у тетеревиных, и сходно с таковым остальных курообразных.

Особенностью мускула ржанкообразных является его сравнительно небольшая ширина и длина при небольшой величине угла перистости (табл. 6).

Максимально среди всех изученных птиц развит обсуждаемый мускул голубиных (рис. 117), у которых мышечное брюшко занимает дистальные $2/3$ (вяхирь) или $1/2$ (горлица) длины цевки, в отличие от саджи (меньше $1/4$). Угол перистости у первых больше (табл. 6), а прикрепление более дистальное.

Немногим длиннее $1/3$ цевки составляет брюшко рассматриваемого мускула утиных, у которых угол перистости довольно большой, а дистальное сухожилие прикрепляется наиболее проксимально.

41. *M. adductor dig. II* (рис. 86) — отсутствует у тетеревиных. У всех других представителей отряда мускул расположен на плантарной поверхности (ее меди-

альной половине) дистального отдела цевки. По форме и структуре напоминает два предыдущих мускула. Брюшко у большинства фазановых, кракса и индейки составляет 1/3 длины цевки, у турача почти 1/2, у пустынной куропатки и цесарки примерно 1/4 длины цевки. Дистальное сухожилие оканчивается на латеральной поверхности проксимального края основной фаланги II пальца.

Более половины длины цевки занимает узкое брюшко мускула пастушков.

В отличие от других птиц, мускул ржанкообразных расположен в проксимальной части цевки, длина его брюшка не превышает 1/3 длины цевки. Практически всю длину цевки занимает относительно широкое, хорошо развитое брюшко мускула голубиных. У саджи мускул отсутствует.

Мышечное брюшко мускула утиных немногим длиннее 1/3 длины цевки и расположено в ее дистальном отделе.

ГЛАВА IV. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СОБЕННОСТЕЙ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ

В настоящей главе мы попытались провести функциональный анализ некоторых, наиболее интересных, на наш взгляд, особенностей скелета и мускулатуры аппарата наземной локомоции птиц, основанный на сравнительно-морфологических данных. Такой анализ будет способствовать более глубокой оценке функциональных возможностей системы, которую представляет аппарат двуногой локомоции птиц. Характер реализации этих возможностей, их биологическая роль прослеживаются путем сопоставления результатов морфофункционального исследования и данных сравнительной экологии. Комплексное морфоэкологическое изучение широкого сравнительного материала, в свою очередь, позволяет обсуждать эволюционные преобразования (в данном случае структур таза и свободной конечности) в качестве адаптивного процесса.

Поскольку в конечности большинство движений скелетных элементов осуществляется многими мышцами, целесообразно их объединение в функциональные группы. В наиболее мощную из таких групп — ретракторов бедра (табл. 8, 9) — традиционно включаются *m. iliofibularis*, *m. flexor cruris lateralis*, *m. flexor cruris medialis*, *m. puboischio-femoralis*, *m. caudo-ischio-femoralis*, *m. ischiofemoralis* (Stolpe, 1932; Fisher, 1946; Berger, 1952; Усенко, 1965; Курочкин, 1968; Cracraft, 1971 и др.). До последнего времени в литературе неоднозначно указывалась функция *m. iliotrochantericus caudalis*. У представителей разных таксонов она определялась как протракция и пронация бедра (Miller, 1937; Berger, 1952), в основном пронация с возможной небольшой протракцией в зависимости от прикрепления дистального сухожилия (Stolpe, 1932; Cracraft, 1971), пронация бедра (Fisher, 1946) или его ретракция (Vanden Berge, 1975). Нами обсуждаемый мускул включен в группу ретрагирующих бедро мышц на основании прикрепления его дистального сухожилия в основном выше оси протракции — ретракции (рис. 60, 61). Плечо ретракции мускула увеличено хорошо развитым у куриных гребнем трохантера бедра, через который "переброшено" дистальное сухожилие мускула. Эффективность ретракции бедра данным мускулом у тетеревиных несколько больше, чем у фазановых и других куриных, благодаря наиболее высокому в краниальном отделе трохантеру (рис. 26—30). Несомненно также, что обсуждаемый мускул пронирует бедро одновременно с его ретракцией. Двуперистая структура мускула с обширным внутренним апоневрозом и небольшой длиной волокон предполагает также эффективную "удерживающую" функцию мускула (Walker, 1977), работающего подобно связке в режиме растяжения (Gans, 1982) и ограничивающего чрезмерную протракцию — ретракцию бедра опорной конечности.

Таблица 8. Относительная масса мышц основных функциональных групп (% массы тела)

Вид	п	Ретракторы бедра	Супинаторы бедра	Пронаторы бедра	Разгиб. коленн. сустава	Разгиб. интертарз. сустава	Сгибатели пальцев
Серый гусь	1	2,47	0,15	0,42	-	-	-
Чирок-трескунок	2	1,77;1,68	0,14;0,15	0,25; 0,24	0,39; 0,39	0,96; 0,88	0,54;0,50
Кракс	1	4,64	0,49	0,91	1,65	3,10	2,33
Индeйка	1	4,30	0,57	1,20	1,29	4,05	1,56
Белая куропатка	3	3,22±0,17	0,36±0,05	0,98±0,09	1,07±0,07	0,94±0,04	0,70±0,04
Тундряная куропатка	2	3,36;3,70	0,31;0,34	0,89;0,90	1,06;1,17	1,08;1,18	0,98;1,01
Кавказский тетерев	1	3,00	0,33	0,77	0,97	1,37	0,99
Полевой тетерев	2	3,44;3,00	0,28;0,27	0,98;0,89	1,17;0,92	1,27;1,03	1,05;1,01
Обыкновенный глухарь	1	3,39	0,39	1,00	1,08	1,47	1,07
Обыкновенный рябчик	3	1,66±0,11	0,18±0,03	0,44±0,04	0,68±0,05	0,79±0,04	0,72±0,03
Воротничковый рябчик	1	2,02	0,21	0,57	0,71	0,80	0,64
Полынnyй тетерев	1	4,20	0,38	1,16	1,28	1,94	1,08
Острохвостый тетерев	1	2,86	0,21	0,73	0,91	1,08	0,91
Пустынная куропатка	2	4,03;4,10	0,47;0,52	1,07;1,08	2,09;2,13	2,61;2,74	1,53;1,60
Кеклик	1	4,58	0,71	0,97	1,84	2,20	1,33
Турач	1	3,11	0,35	0,82	1,64	2,66	1,07
Серая куропатка	3	3,08±0,08	0,22±0,03	0,73±0,03	1,63±0,05	1,36±0,12	1,28±0,08
Бородатая куропатка	1	4,38	0,35	1,12	1,90	3,08	1,46
Фазан	2	3,59;4,00	0,39;0,40	0,97;0,96	1,34;1,61	2,95;3,28	1,40;1,57
Цесарка	1	5,23	0,76	1,22	1,61	3,74	1,80
Водяной пастушок	2	4,36;4,50	0,37;0,40	0,89;0,94	1,45;1,51	2,51;2,59	1,76;1,83
Коростель	1	5,03	0,22	0,79	1,70	2,87	1,43
Чибис	1	1,58	0,15	0,39	0,44	0,82	0,51
Большой веретенник	2	1,93;1,91	0,18;0,18	0,48;0,45	0,66;0,65	1,66;1,55	0,79;0,64
Травник	2	1,51;1,60	0,15;0,17	0,44;0,49	0,48;0,52	1,11;1,12	0,58;0,65
Турухтан	1	2,29	0,24	0,71	0,75	2,08	1,12
Обыкновенная саджа	2	3,04;3,17	0,25;0,30	0,94;1,08	1,10;1,16	0,69;0,71	0,64;0,70
Вяхирь	2	1,35;1,39	0,16;0,15	0,38;0,39	0,50;0,53	0,41;0,44	0,58;0,59

Существенную роль в ретракции бедра играет также утолщенная каудальная порция *m. iliotibialis lateralis* (рис. 50, 57, 84), проявляющая био-электрическую активность в конце фазы опоры (рис. 120, 121).

Учитывая значительное сходство в строении и топографии гомологичных мышц рассматриваемой группы у большинства изученных птиц, существенным кажется обсуждение тех функциональных (механических) параметров их действия, которые обусловлены различиями в морфологии таза. В этом аспекте представляют интерес особенности строения постасетабулярного отдела таза, элементы которого служат местом начала наиболее мощных ретракторов бедра. Слабое развитие седалищной кости тетеревиных (в частности ее небольшая высота) и отсутствие центрального изгиба постасетабулярного таза (рис. 5—16) обусловливают более высокое расположение места начала наиболее мощных ретракторов бедра (*m.flexor cruris lateralis*, *m.pubo-ischiofemoralis*), чем у фазановых. Равнодействующая первой из этих мышц на схеме (рис. 122) проведена не через точки фиксации, как принято (Gregory, 1912; Stolpe, 1932; Smith, Savage, 1956), а через то место седалищной кости, по которому мускул огибает таз, меняя направление в проксимальной части брюшка (рис. 54, 58). На указанной схеме учтено также относительное укорочение бедра тетеревиных (OA) в сравнении с фазановыми (OA₁) (табл. 3), что в сочетании с перечисленными выше особенностями строения таза обуславливает меньшее плечо силы мускула у первых (OM) в сравнении с последними (OM₁). Значительно меньшая относительная масса обсуждаемого мускула тетеревиных, чем фазановых, (при сходной структуре) отражает и меньшую его силу (табл. 9, 10). Таким образом, момент вращения (ретракция) бедра посредством латерального сгибателя голени у тетеревиных существенно меньше, чем у

Таблица 9. Относительная масса мышц основных функциональных групп (% суммарной массы мыши конечности)

Вид	п	Ретракторы бедра	Супинаторы бедра	Пронаторы бедра	Разгиб. коленн. сустава	Разгиб. интертарз. сустава	Сгибатели пальцев
Серый гусь	1	36,66	2,27	6,28	5,97	22,97	13,38
Чирок-трескунок	2	36,53;34,67	2,77;2,97	5,04;4,84	8,15;7,73	19,95;18,29	11,55;10,69
Кракс	1	28,15	2,99	5,51	10,03	18,79	14,12
Индeйка	1	27,17	3,63	7,49	8,16	25,59	9,85
Белая куропатка	3	37,74±1,90	4,37±0,19	11,44±0,33	12,73±0,37	12,52±1,13	9,08±0,30
Тундровая куропатка	2	39,66;43,67	3,56;3,90	10,49;10,61	12,59;13,89	12,77;13,95	10,74;11,07
Кавказский тетерев	1	34,11	3,76	8,77	11,06	15,62	11,32
Полевой тетерев	2	35,45;30,92	2,91;2,81	10,01;9,09	12,01;9,44	12,99;10,54	10,71;10,30
Обыкновенный глухарь	1	36,38	4,16	10,81	11,60	15,70	11,38
Обыкновенный рябчик	3	33,00±1,28	3,60±0,12	8,19±0,30	12,52±0,38	19,09±0,38	13,43±0,42
Воротничковый рябчик	1	34,14	3,54	9,42	11,75	13,39	10,82
Полынnyй тетерев	1	35,91	3,28	9,88	10,92	16,62	9,26
Острохвостый тетерев	1	36,48	2,71	9,31	11,63	13,79	11,62
Пустынная куропатка	2	27,41;27,89	3,18;3,51	7,33;7,40	13,82;14,08	17,72;18,60	10,33;10,80
Кеклик	1	30,37	4,73	6,40	12,14	14,49	8,75
Турач	1	24,89	2,80	6,59	13,17	21,38	8,73
Серая куропатка	3	27,48±0,59	2,12±0,08	6,52±0,32	15,54±0,78	19,09±0,69	10,68±0,33
Бородатая куропатка	1	28,64	2,26	7,29	12,45	20,07	9,52
Фазан	2	26,92;30,00	2,92;2,99	7,27;7,34	10,02;12,04	22,02;24,48	10,48;11,75
Цесарка	1	28,11	4,11	6,58	8,74	20,25	9,77
Водяной пастушок	2	28,17;29,07	2,40;2,46	5,75;6,07	9,45;9,84	16,38;16,90	11,33;11,78
Коростель	1	31,91	1,39	5,06	10,81	18,28	9,15
Чибис	1	35,76	3,22	8,68	9,75	18,30	11,27
Большой верстенник	2	28,43;28,14	2,61;2,61	7,03;6,60	9,62;9,47	24,49;22,87	11,55;9,36
Травник	2	29,95;31,74	2,99;3,39	8,76;9,76	9,60;10,40	22,05;22,25	11,32;12,51
Турухтан	1	28,43	2,97	8,81	9,30	25,83	13,89
Обыкновенная саджа	2	39,42;41,11	3,26;3,91	12,15;13,96	14,20;14,97	8,89;9,15	8,31;9,09
Вяхирь	2	34,54;35,56	4,28;4,01	9,39;9,64	12,62;13,38	10,44;11,20	13,82;15,08
Обыкновенная горлица	2	37,13;34,73	3,42;3,19	8,57;7,63	11,45;10,97	11,74;11,36	14,30;14,07

фазановых. Этот же вывод вполне справедлив и в отношении лобково-седалищно-бедренного мускула, равнодействующие которого могут быть проведены через точки N_1 (тетеревиные) и N_2 (фазановые) (рис. 122). Рассмотренные мышцы имеют наибольшее значение в ретракции бедра и реализации наземной локомоции в целом, поскольку оказываются наиболее механически выгодными (Smith, Savage, 1956; Schulin, 1982) и обладают наибольшей относительной массой. Кроме того, наличие добавочной порции и сухожильного прикрепления латерального сгибателя голени на *tibia* обеспечивают большой угол подхода этого мускула к бедру даже в положении максимальной протракции последнего, что еще увеличивает его эффективность.

Различия функционирования *m.iliofibularis* и каудального отдела *m.iliotibialis lateralis*, определяемые особенностями двух рассматриваемых моделей таза, проявляются несколько иначе. Сочетание высокой седалищной кости, ширины и ориентации постакетабулярного отдела подвздошной кости и степениентрального изгиба таза приводит к тому, что дорсолатеральный гребень (место начала упомянутых мышц) у тетеревиных и фазановых расположены примерно на одном уровне по отношению к тазобедренному суставу (рис. 122). Более широкое начало первого мускула у тетеревиных обуславливает некоторый сдвиг его равнодействующей (AF) по отношению к та-ковой фазановых (A_1F_1), что увеличивает плечо силы у первых (OK) в сравнении с последними (OK_1). Примерно одинаковая ширина (в проксимальной части) каудального

отдела латерального подвздошно-большеберцового мускула определяет сходное направление их равнодействующих и при "тетеревином", и при "фазановом" типах таза. Небольшое различие обеспечивается лишь меньшей длиной бедра тетеревиных, слегка уменьшающим плечо силы данного мускула.

Описанные выше различия функциональных характеристик наиболее мощных из ретракторов бедра будут справедливы только в том случае, если положение бедра относительно таза у тетеревиных сходно с таковым фазановых. Нами измерен угол между продольными осями таза и бедра в таком положении последнего, когда отмечается наиболее полное прилегание суставных поверхностей трохантера и антитрохантера, что определяется Дж.Крэкэрфтом как "основная позиция сустава" (Cracraft, 1971). Величина указанного угла у фазановых лишь незначительно меньше, чем у тетеревиных, что не меняет в целом предложенной схемы (рис. 122).

Меньшая масса обсуждаемых мышц заднебедренной группы (по отношению к массе тела) у тетеревиных по сравнению с фазановыми и другими куриными является составной частью общего ослабления мускулатуры конечности (табл. 7, 10). Однако функциональная значимость *m.iliofibularis* и *m.pubo-ischio-femoralis* (определенная на основе их массы по отношению к суммарной массе мышц конечности) у тетеревиных не только не уменьшилась, но даже возросла (табл. 11). Возможно, это обстоятельство взаимосвязано с более выраженным статическими нагрузками, что отражено в частности в увеличении протяженности двухперистой части первого мускула, увеличении проксимального апоневроза, удлинении зоны прикрепления и увеличении угла перистости второго (поскольку толщина брюшек гомологичных мышц у тетеревиных обычно меньше, чем у фазановых близких по размерам тела, увеличение угла перистости у первых взаимосвязано с укорочением волокон).

Таблица 10. Относительная масса мышц области бедра (%массы тела)

N n/n	Мышцы	Се- рый гусь	Чирок- трес- кунок	Кракс	Белая куро- патка	Тунд- ряная куро- патка	Кав- каз- ский тете- рев	Поле- вой тете- рев
1.	<i>m.iliotibialis cranialis</i>	0,35	0,21	0,68	0,39	0,36	0,60	0,36
2.	<i>m.iliotibialis lateralis</i>	0,14	0,25	1,82	0,79	0,68	0,75	0,69
3.	<i>m.iliotrochantericus caudalis</i>	0,33	0,18	0,71	0,84	0,78	0,66	0,62
4.	<i>m.iliotrochantericus cranialis</i>	0,10	0,07	0,18	0,07	0,09	0,09	0,06
5.	<i>m.iliotrochantericus medius</i>	-	-	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
6.	<i>m.iliofemoralis externus</i>	0,01	0,004	0,02	0,06	0,05	0,05	0,01
7.	<i>m.femorotibialis externus</i>	0,02	0,05	0,12	0,10	0,19	0,11	0,03
8.	<i>m.femorotibialis medius</i>	0,38	0,34	1,53	1,94	0,87	0,86	0,80
9.	<i>m.femorotibialis internus</i>	0,08	0,07	0,25	0,11	0,12	0,15	0,12
10.	<i>m.iliofibularis</i>	0,53	0,28	0,94	0,43	0,57	0,47	0,40
11.	<i>m.flexor cruris lat.p.pelvica</i>	0,66	0,52	1,28	0,73	0,72	0,62	0,61
12.	<i>m.flexor cruris lat.p.accessoria</i>	-	-	0,22	0,16	0,11	0,16	0,12
13.	<i>m.caudo-ilio-femoralis</i>	0,62	0,37	0,14	0,16	0,16	0,12	0,13
14.	<i>m.ischiofemoralis</i>	0,06	0,07	0,18	0,16	0,17	0,20	0,11
15.	<i>m.flexor cruris medialis</i>	0,05	0,08	0,26	0,13	0,13	0,12	0,10
16.	<i>m.pubo-ischio-femoralis</i>	0,23	0,20	0,95	0,51	0,66	0,61	0,49
17.	<i>m.obturatorius lateralis</i>	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
18.	<i>m.obturatorius medialis</i>	0,08	0,06	0,30	0,18	0,13	0,12	0,12
19.	<i>m.iliofemoralis internus</i>	0,005	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01
20.	<i>m.ambiens</i>	0,10	0,08	0,04	0,04	0,03	0,04	0,03

Примечание: для отдельных мышц (табл. 9—12) приведена средняя величина массы.

Продолжение табл. 10

N	Обыкновенный глухарь	Обыкновенный ястребчик	Вороноголовый ястребчик	Поморчий ястребчик	Остроклювый ястребчик	Кеклик	Туран	Серая куропатка	Бородатая куропатка	Фазан	Цесарка	Индия	Водоплавающая пастушка	Коростель	Чайка	Белощёкий ворон	Трясинник	Турунстан	Обыкновенная салака	Венценосный хур	Обыкновенная салака	Белогородка
1.	0.41	0.26	0.32	0.60	0.37	0.67	0.72	0.46	0.40	0.59	0.66	0.81	0.71	1.03	0.76	0.19	0.30	0.26	0.30	0.39	0.20	0.24
2.	0.79	0.42	0.67	1.55	0.73	2.06	2.50	2.03	1.54	2.23	1.88	2.80	1.80	1.96	2.17	0.45	0.62	1.26	0.62	0.37	0.28	0.23
3.	0.91	0.40	0.48	1.04	0.64	0.94	0.80	0.74	0.57	0.95	0.85	1.90	0.99	0.62	0.64	0.33	0.37	0.34	0.58	0.46	0.31	0.31
4.	0.07	0.03	0.07	0.09	0.07	0.10	0.14	1.07	0.14	0.10	0.22	0.18	0.27	0.15	0.06	0.11	0.10	0.13	-	0.05	0.03	0.03
5.	0.02	0.01	0.02	0.03	0.02	0.03	0.01	0.02	0.05	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	-	-	-	-	0.08	0.02	0.02	0.02
6.	0.04	0.03	0.03	0.01	0.01	0.12	0.01	0.11	0.01	0.01	0.02	0.01	0.10	0.05	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.004	-	-
7.	0.11	0.12	0.10	0.06	0.07	0.20	0.02	0.17	0.21	0.27	0.07	0.08	0.07	0.17	0.10	0.05	0.07	0.08	0.07	0.05	0.05	0.05
8.	0.97	0.56	0.61	1.22	0.84	1.83	1.92	1.47	1.36	1.63	1.27	1.53	1.22	1.28	1.60	0.39	0.60	0.41	0.67	1.03	0.45	0.43
9.	0.15	0.11	0.09	0.10	0.10	0.17	0.20	0.14	0.19	0.18	0.19	0.29	0.24	0.31	0.19	0.07	0.08	0.10	0.12	0.07	0.05	0.06
10.	0.58	0.30	0.36	0.57	0.41	0.72	0.92	0.47	0.43	0.63	0.60	1.13	0.91	0.89	0.69	0.32	0.47	0.43	0.49	0.26	0.30	0.33
11.	0.68	0.35	0.46	1.02	0.61	0.89	1.11	0.79	0.84	1.51	0.82	1.49	1.08	0.89	0.95	0.14	0.21	0.13	0.21	0.38	0.07	0.19
12.	0.14	0.07	0.10	0.18	0.15	0.20	0.23	0.18	0.17	0.26	0.20	0.32	0.21	0.21	0.17	0.06	0.04	0.04	0.05	0.26	0.03	0.05
13.	0.10	0.08	0.10	0.24	0.15	0.32	0.34	0.20	0.19	0.22	0.18	0.37	0.15	0.40	0.31	0.16	0.10	0.07	0.13	0.45	0.17	0.26
14.	0.20	0.09	0.09	0.17	0.10	0.17	0.22	0.15	0.10	0.14	0.16	0.22	0.20	0.12	0.07	0.08	0.10	0.07	0.15	0.18	0.07	0.08
15.	0.11	0.08	0.08	0.12	0.13	0.31	0.18	0.07	0.14	0.18	0.19	0.11	0.19	0.58	0.45	0.08	0.18	0.10	0.18	0.09	0.07	0.07
16.	0.62	0.35	0.37	0.86	0.50	0.69	0.79	0.54	0.59	0.61	0.59	0.59	0.74	1.84	0.39	0.40	0.30	0.40	0.64	0.27	0.23	0.23
17.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
18.	0.18	0.09	0.11	0.20	0.11	0.28	0.48	0.19	0.12	0.20	0.22	0.53	0.36	0.23	0.12	0.06	0.07	0.07	0.08	0.06	0.05	0.06
19.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.07	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01	0.10	0.04	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
20.	0.03	0.02	0.02	0.03	0.02	0.20	0.08	0.09	0.06	0.06	0.07	0.06	0.11	0.09	0.04	0.22	0.01	0.04	0.01	0.02	0.02	0.01

В строении латерального подвздошно-большеберцового мускула тетеревиных отмечено увеличение площади проксимального апоневроза, что сопряжено с укорочением волокон и также может рассматриваться как результат адаптации к статическим нагрузкам. Перечисленные выше обстоятельства позволяют предположить, что ослабление обсуждаемой группы мышц у тетеревиных (или усиление у фазановых) сопровождалось преимущественным развитием их статических свойств у первых или динамических (обеспечивающих в частности движения бедра большой амплитуды) у последних. Одной из причин ослабления мускулатуры можно назвать укорочение рычагов, движение которых она осуществляет. Укорочение скелетных элементов означает уменьшение их моментов инерции, что позволяет осуществлять их перемещение менее мощными мышцами (Alexander et al., 1979; Kummer, 1978; Maloiy et al., 1979 и др.). В данном случае важно отметить, что ретракция бедра происходит под нагрузкой массой тела и от длины бедра зависит плечо, которое умножает эту массу. Коэффициент корреляции между массой ретракторов бедра и длиной последнего составляет 0,769 ($P=0,999$) для исследованных куринных или 0,817 ($P=0,999$) для всех исследованных птиц, что определяется как сильная корреляция (Румшинский, 1971). Поскольку укорочение звеньев конечности приводит, в свою очередь, к уменьшению максимально возможной длины шага, т.е. влечет за собой экологически значимые последствия, другие причины различия пропорций элементов конечности и степени относительного развития мышц следует оценивать с учетом особенностей экологии, которые анализируются в следующих главах.

Движение в тазобедренном суставе не ограничивается только протракцией — ретракцией, а сопровождается одновременной пассивной супинацией — пронацией благодаря рельефу суставных поверхностей трохантера — антитрохантера. Необходимость ротационных движений бедра как одного из условий совмещения опорной стопы с проекцией центра тяжести тела птицы для сохранения равновесия в период опоры на одну конечность впервые показана Штолле (Stolpe, 1932) и неоднократно обсуждалась позднее (Fisher, 1946; Штегман, 1960; Стакрафт, 1971 и др.). Активная ротация бедра посредством соответствующих мышц — пронаторов и супинаторов также возможна

Таблица 11. Относительная масса мышц области бедра (% суммарной массы мышц конечности)

N n/n	Мышцы	Се- рый гусь	Чирок- трес- кунок	Кракс	Белая куро- патка	Тунд- риная куро- патка	Кав- каз- ский тете- рев	Поле- вой тете- рев
1.	<i>m. iliobibialis cranialis</i>	5,15	4,43	4,15	4,77	4,28	6,84	5,20
2.	<i>m. iliobibialis lateralis</i>	2,02	5,12	11,04	9,81	8,10	8,57	10,64
3.	<i>m. iliotrochantericus caudalis</i>	4,87	3,64	4,29	10,37	9,23	7,53	9,01
4.	<i>m. iliotrochantericus cranialis</i>	1,41	1,39	1,10	0,81	1,08	1,05	0,78
5.	<i>m. iliotrochantericus medius</i>	-	-	0,12	0,26	0,18	0,19	0,22
6.	<i>m. iliofemoralis externus</i>	0,10	0,09	0,14	0,77	0,59	0,61	0,71
7.	<i>m. femorotibialis externus</i>	0,35	1,04	0,73	1,30	2,25	1,23	0,85
8.	<i>m. femorotibialis medius</i>	5,62	7,11	9,30	11,65	10,33	9,83	11,16
9.	<i>m. femorotibialis internus</i>	1,16	1,39	1,52	1,37	1,44	1,75	1,74
10.	<i>m. iliofibularis</i>	7,82	5,90	5,73	5,37	6,75	5,33	6,06
11.	<i>m. flexor cruris lat.p. pelvica</i>	9,80	10,75	7,78	9,07	8,55	6,99	7,69
12.	<i>m. flexor cruris lat.p. accessorius</i>	-	-	1,33	2,04	1,35	1,84	1,74
13.	<i>m. caudo-ilio-femoralis</i>	9,13	7,64	0,87	1,93	1,89	1,35	1,88
14.	<i>m. ischiofemoralis</i>	0,93	1,39	1,10	2,04	1,98	2,31	1,39
15.	<i>m. flexor cruris medialis</i>	0,69	1,74	1,56	1,59	1,49	1,40	1,48
16.	<i>m. pubo-ischio-femoralis</i>	3,42	4,08	5,72	6,33	7,79	6,89	6,69
17.	<i>m. obturatorius lateralis</i>	0,12	0,17	0,06	0,11	0,09	0,05	0,11
18.	<i>m. obturatorius medialis</i>	1,22	1,21	1,83	2,22	1,49	1,40	1,48
19.	<i>m. iliofemoralis internus</i>	0,07	0,17	0,13	0,04	0,05	0,05	0,03
20.	<i>m. ambiens</i>	1,42	1,65	0,23	0,56	0,32	0,44	0,37

Продолжение табл. II

N	Обыкновенный	Обыкновенный	Бородатый	Пустынно-хвостатый	Кеклик	Турач	Серая куропатка	Фазан	Цесарка	Индийка	Водоносный пастушок	Болотный перепел	Травник	Обыкновенная салажка	Вяхирь	Обыкновенная горлица	
1.	4,38	4,94	5,29	5,11	4,68	4,53	3,70	3,58	4,91	4,41	4,49	6,78	4,86	4,23	5,09	3,72	5,01
2.	8,45	7,94	11,10	13,25	9,26	13,94	16,52	13,76	14,54	14,07	15,17	11,35	12,88	13,88	9,85	7,72	5,52
3.	9,79	7,52	7,94	8,89	8,16	6,42	5,30	5,91	5,12	6,18	6,39	5,23	6,22	4,01	4,09	5,45	7,45
4.	0,80	0,50	1,22	0,76	0,89	0,68	0,93	0,59	1,21	0,94	0,78	1,17	1,11	1,23	0,97	1,23	1,15
5.	0,22	0,17	0,26	0,23	0,26	0,23	0,17	0,09	0,19	0,17	0,10	0,18	0,16	-	-	1,61	0,76
6.	0,44	0,39	0,58	0,07	0,10	0,83	0,07	0,87	0,04	0,06	0,10	0,09	0,67	0,35	0,14	1,04	0,42
7.	1,22	2,17	1,59	0,52	0,89	1,36	0,11	1,34	1,85	1,79	0,50	0,44	0,45	1,07	0,95	0,16	0,38
8.	10,38	10,45	10,16	10,40	10,74	12,46	12,03	11,83	12,15	10,66	9,52	8,30	7,71	8,38	10,19	8,68	7,72
9.	1,64	2,01	1,53	0,88	1,26	1,13	1,30	1,15	1,66	1,19	1,44	1,58	1,49	1,00	1,18	1,53	1,31
10.	6,18	5,61	5,93	4,86	5,16	4,91	6,10	3,73	3,84	4,13	4,49	6,13	5,74	5,74	4,36	7,30	6,87
11.	7,25	6,61	7,67	8,72	7,74	6,04	7,35	6,38	7,48	6,11	8,09	6,83	5,74	6,05	3,06	2,54	7,81
12.	1,53	1,34	1,64	1,50	1,89	1,35	1,46	1,53	1,71	1,53	1,50	1,75	1,30	1,34	1,11	2,61	4,89
13.	1,51	1,04	1,75	2,07	1,95	2,19	2,25	1,59	1,66	1,45	1,34	1,98	0,93	1,23	0,55	3,41	1,14
14.	2,17	1,67	1,64	1,45	1,26	1,13	1,47	1,18	0,90	0,94	1,22	1,18	1,27	0,80	1,42	1,41	1,61
15.	1,14	1,43	1,43	1,04	0,91	1,19	0,56	1,21	1,19	1,43	0,58	1,23	3,74	1,84	1,84	1,42	1,42
16.	6,64	6,61	6,14	7,38	6,32	4,68	5,24	4,36	5,31	3,96	4,44	3,17	3,68	4,80	2,61	1,98	2,23
17.	0,09	0,17	0,10	0,09	0,08	0,15	0,06	0,13	0,04	0,03	0,04	0,09	0,13	0,16	0,17	0,12	0,84
18.	1,90	1,76	1,80	1,74	1,37	1,89	3,20	1,56	1,09	1,28	1,67	2,89	2,27	1,47	0,76	1,23	4,28
19.	0,03	0,08	0,05	0,06	0,02	0,08	0,43	0,09	0,13	0,09	0,11	0,09	0,07	0,67	0,28	1,03	6,29
20.	0,37	0,33	0,26	0,28	0,26	1,36	0,50	0,75	0,58	0,47	0,44	0,61	0,59	0,27	1,39	0,15	0,19

в тазобедренном суставе и резко ограничена только в положении крайне протрагированного бедра (Stolpe, 1932; Graft, 1971; наши данные). Упомянутое выше приведение конечности под центр тяжести тела весьма затруднено при наличии короткой конечности и широкого туловища (показателем ширины туловища в целом может служить ширина таза, поскольку между дорсальной шириной таза и шириной грудной клетки у исследованных куриных наблюдается значительная корреляция: $r=0,678$ при $P>0,999$). Именно эти условия характерны для тетеревиных (табл. 2, 3). Отчасти усиливает подведение под туловище дистальных элементов конечности сравнительно большой у тетеревиных угол скрученности бедренной кости (табл. 3), который как бы увеличивает ограниченную супинацию протрагируемого бедра. Полное совмещение центра тяжести тела с опорной стопой в подобных случаях достигается в значительной степени путем поворотов туловища. Последние, по данным Штолпера, происходят преимущественно за счет ротационных движений в коленном суставе, более выраженных у тетеревиных (причины этого приведены ниже) и осуществляемых в начальных стадиях фазы опоры в сочетании со сгибанием голени (рис. 121). Следует отметить, что обсуждаемый поворот возможен только в том случае, когда толкающая конечность еще не оторвана от земли, а переносимая уже поставлена (зафиксирована снизу), что характерно для медленно бегающих животных (Gregory, 1912). Кроме того, необходима фиксация бедра сверху т.е. контролированное его положение относительно таза. Такой контроль осуществляется мышцами пронирующими и супинирующими бедро. Возможно, что именно повышенная необходимость поворотов туловища для тетеревиных объясняет тот факт, что основные мышцы — пронаторы (*mm. iliotrochanterici caudalis, cranialis et medius*) и супинаторы (*mm. ischiofemoralis, obturatorius lateralis*) имеют примерно такую же массу по отношению к массе тела, как и у фазановых (табл. 10). На фоне слабой в целом мускулатуры конечности тетеревиных (табл. 7) это обстоятельство обеспечивает наибольшую величину массы обсуждаемых мышц по отношению к суммарной массе мышц конечности (табл. 11), что может свидетельствовать об увеличении их функционального значения в сравнении с таковыми у фазановых и других куриных.

Анализируя степень развития мышц, берущих начало от элементов постакетабулярного отдела таза, необходимо упомянуть об их возможном влиянии на особенности морфологии последних. Примером подобного влияния может служить в частности неоднократно упоминаемая в литературе взаимосвязь между степенью развития некоторых летательных мышц и величиной киля грудины, которую, таким образом, можно рассматривать индикатором способности птиц к полету (Fisher, 1946; Berger, 1952; Bellairs, Jenkin, 1960; Кузьмина, 1977; Сыч, 1985 и др.). Более обширные сведения о влиянии степени развития мышц, мышечной деятельности и особенностей локомоции на формирование костей скелета получены на примере человека и в экспериментальных исследованиях на млекопитающих. Отчасти эти данные обобщены в работе П.Ф.Лесгэфта (1905), некоторые выводы которой говорят о том, что кости развиваются тем сильнее, чем больше деятельность окружающих их мышц; форма и толщина кости изменяется согласно росту кости в сторону наименьшего сопротивления (давление со стороны окружающих органов, в т.ч. мышц). Подтверждаются перечисленные заключения результатами ряда более поздних работ (Долго-Сабуров, 1931; Быков, Котикова, 1934; Астанин, 1936), в которых устанавливается зависимость между степенью развития, функциональной нагруженностью мышц таза и развитием костей, на которых эти мышцы прикрепляются. Значительное статическое напряжение мышц тазобедренного сустава, например, может привести к сужению (задержке роста в ширину) таза в целом (Hirsch, 1927, цит. по Быкову, Котиковой, 1932; Carey, 1929; Быков, Котикова, 1932).

Другим немаловажным моментом, который необходимо учитывать при рассмотрении формы таза птиц, является взаимосвязанное с ней распределение внутренних органов (Dabelow, 1925, цит. по Leo, 1959; Leo, 1959). Последнее, в свою очередь, обу-

словливают относительное смещение центра тяжести птицы. В то же время, местоположение центра тяжести у птиц является важнейшим фактором, влияющим на характер как наземной локомоции, так и полета (Stolpe, 1932; Штегман, 1949). Изменение этого местоположения относительно коленного сустава и опорной стопы возможно также вследствие изменения длины наиболее пластичного элемента тазовой конечности — цевки, что существенно снижает эффективность bipedальной локомоции (Storer, 1960). Однако здесь, очевидно, основным компенсаторным механизмом является скоррелированное удлинение — укорочение всех элементов тазовой конечности. Для всех исследованных нами птиц отмечена очень сильная корреляция между длиной голени и цевки ($r=0,936$ при $P>0,999$) и между длиной голени и бедра ($r=0,909$ при $P>0,999$), сильная корреляция между длиной цевки и бедра ($r=0,763$ при $P>0,999$). В пределах изученных *Galliformes* корреляция перечисленных признаков еще сильнее, величина коэффициента корреляции составляет, соответственно, 0,952; 0,989; 0,866 (при $P>0,999$).

Суммируя сказанное, а также учитывая, что адаптивные преобразования того или иного таксона не происходят благодаря перестройкам одного какого-либо признака, но благодаря эволюции комплексов признаков (Bock, 1965), можно сделать следующее предположение. Изменение формы таза тетеревиных от более примитивного (предкового) по общепринятому мнению типа таза, характерного в разной степени для большинства других куриных (рис. 13—19), обусловлено, с одной стороны, значительным ослаблением мускулатуры тазобедренного сустава (табл. 8, 10) и соответствующим уменьшением нагрузки на кости таза (уменьшение площади седалищной кости, расхождение их в стороны с расширением постакетабулярных отделов подвздошных костей). С другой стороны, увеличение вентральной ширины таза (табл. 2) позволило тетеревиным переместить (частично) внутренние органы в каудальном направлении, что компенсировало возможное краиальное смещение центра тяжести, вызванное ослаблением мускулатуры тазовой конечности при сходной для куриных в целом относительной массе мускулатуры грудной конечности (Hartman, 1961; Сыч, 1985). Определенный нами методом подвешивания (Александер, 1970) центр тяжести тела имеет у представителей тетеревиных и фазановых сходную локализацию. Таким образом, формирование определенной формы таза и туловища в целом можно считать результатом взаимосвязанных между собой факторов, к которым относятся степень развития мускулатуры тазовой конечности, соотношение между массой мускулатуры тазовой и грудной конечностей, длина тазовой конечности и др. Подтверждением сказанному может служить отмеченная нами для изученных курообразных значительная корреляция между относительной вентральной шириной таза и относительной массой (относительно массы тела) ретракторов бедра ($r=0,614$; $P>0,99$), между первой величиной и относительной длиной конечности ($r=-0,408$; $P=0,90$), между относительной длиной цевки (как наиболее пластичного элемента) и относительной массой мышц конечности ($r=0,623$; $0,999>P>0,99$). Взаимосвязь между удлинением конечности иуженностю таза была отмечена также на примере соколиных (Юдин, 1950).

Отметим также, что одной из возможных причин расширения таза у тетеревиных рассматривалось увеличение объема кишечника (Потапов, 1981), хотя представители зерноядных голубиных, например, также имеют относительно широкий таз (табл. 2; Ильичев, 1962) не будучи потребителями грубых веточных кормов, обусловливающих мощное развитие кишечника.

Как уже упоминалось, одним из механизмов, благодаря которым достигается нормальная наземная локомоция птиц, обладающих широким тазом и короткими конечностями, являются повороты туловища посредством ротации в коленном суставе. Определенное значение при этом имеет, осуществляемая в сочетании со сгибанием, пассивная пронация голени (Stolpe, 1932). Одной из причин такой ротации является разница формы и длины суставных поверхностей медиального и латерального мышцелков бедра. У тетеревиных разница между округлым медиальным и вытянутым латеральным за-

метно больше, чем у фазановых и других куриных (рис. 26—30). Таким образом, у представителей первых эффект ротации в коленном суставе (а именно поворота бедра и всего туловища на пронируемой голени) более выражен в сравнении с последними. Это движение осуществляется в сочетании со сгибанием в коленном суставе в первую половину фазы опоры (рис. 121) и обеспечивает приближение проекции центра тяжести тела к опорной стопе. Возможно, с увеличением способности ротационных движений в коленном суставе тетеревиных связана сравнительно большая дифференцированность *m.femorotibialis internus* — единственного монофункционального пронатора голени, дистальное прикрепление которого к тому же расположено крациальнее, чем у других куриных, обеспечивая относительное удлинение плеча ротации. Кроме того, обсуждаемый мускул, подобно ротаторам бедра, у большинства тетеревиных ослаблен сравнительно меньше, чем другие мышцы, в сравнении с фазановыми (табл. 10), что свидетельствует об относительном увеличении его функционального значения (табл. 11). Следует также отметить, что у большинства изученных тетеревиных (за исключением *Centrocercus*) коллатеральные связки коленного сустава (основные ограничители ротационных движений) несколько удлиняны и истончены в сравнении с фазановыми, что приводит к менее жесткому ограничению указанных движений.

В отличие от пассивного сгибания в коленном суставе, вызываемого в основном массой тела (дистальное окончание на голени *m.flexor cruris lateralis* и *m.iliosibularis*, по-видимому, служат в основном своеобразными "оттяжками" обеспечивающими скорректированную ретракцию бедра с предупреждением от переразгибания коленного сустава в начальную фазу опоры; рис. 121), разгибание и контроль сгибания в этом суставе осуществляется мощным сложноперистым *m.femorotibialis medius* (рис. 120, 121). Учитывая, что разгибание голени, наблюдаемое во второй половине фазы переноса (рис. 121), может происходить в большей мере за счет массы самого элемента, а затем за счет инерции, наиболее важным действием мускула представляется предупреждение от сгибания в суставе в опорной фазе (рис. 120). Структура мускула подтверждает представление о его высокой эффективности в отношении статических нагрузок большой силы с небольшой амплитудой движения (Gans, Bock, 1965; Дзержинский, 1972; Gans, 1982; Гурфинкель, Левик, 1985 и др.). Примерно в одной фазе с обсуждаемым мускулом работает *m.pubo-ischio-femoralis*. Область фиксации первого мускула на бедре находится на среднюю его часть, а один из компонентов равнодействующей мускула (F_1) направлен крациальнно (рис. 72, 123). Область прикрепления второго мускула — дистальная половина бедра, а один из компонентов (F_2) направлен каудально. Для удобства приведенная схема в значительной степени упрощена и рассматривается для той фазы локомоции, когда бедро ретрагируется (силой F_2) против силы, обусловленной массой тела и направленной на протракцию бедра. На преодоление последней тратится часть общего ретракционного компонента ($-F_1$), которая равна по величине и противоположна по направлению силе, предупреждающей сгибание в коленном суставе (F_1), также обусловленной массой тела. Таким образом, в фазу опоры (фазу максимальной нагрузки на конечность) на бедренную кость действует пара сил, которые создают изгибающий момент.

Функциональный смысл изогнутости трубчатых костей детально описан Б.Куммером (Kümmer, 1959, 1978), который основными факторами изгиба называл весовые и функциональные нагрузки, обусловленные уравновешивающими мышцами. В данном случае минимальная среди куриных изогнутость бедра тетеревиных (рис. 26—30; табл. 3), несомненно, связана с небольшим развитием соответствующих мышц (табл.10). У фазановых последние развиты гораздо сильнее и обеспечивают большую нагрузку на бедренную кость, показатель прочности которой к тому же меньше, чем у тетеревиных (табл. 3). Образование изгиба значительно снижает величину этой нагрузки (Kümmer, 1959).

Функциональные характеристики *m.femorotibialis medius* непосредственно связаны с наличием в дистальном сухожилии коленной чашечки (рис. 18), увеличивающей плечо приложения силы мускула и момент вращения (разгибание в коленном суставе) в целом. У исследованных куриных благодаря коленной чашечке плечо разгибателя голени увеличено примерно в 1,5—2 раза при величине угла между бедренной и большеберцовой kostями около 90 градусов.

Одним из факторов, влияющих на движение в коленном суставе, считают степень развития и ориентацию краиального кнемиального гребня (Leo, 1959). Согласно автору, уменьшение угла между основанием гребня и плоскостью суставных поверхностей проксимального конца *tibia* и увеличение гребня в проксимальном направлении у лысухи в сравнении с пастушком и камышницей ограничивает ротацию и разгибание голени. На исследованном нами материале (свежие трупсы птиц) указанных ограничений не видно. Разгибание голени может ограничиваться обсуждаемым гребнем лишь при достижении угла разгибания близкого к 180 градусам, что в естественных условиях у птиц не наблюдается в силу более раннего ограничения со стороны связок, в особенности передней крестовидной связки (Stolpe, 1932; Graft, 1971). Ротация голени в разогнутом суставе также ограничена в основном натяжением связок (в особенности коллатеральных) и наиболее свободна в среднесогнутом положении сустава.

Увеличение относительных размеров краиального кнемиального гребня рассматривалось также как адаптация к плаванию и нырянию (Курочкин, 1968, 1971), од-нако функциональное толкование данного явления остается не вполне ясным. Вероятнее всего, степень развития гребней связана с особенностями мышц, которые начинаются от их поверхностей. От медиальной поверхности краиального кнемиального гребня начинаются мышечные пучки медиальной порции икроножного мускула, от латеральной — длинного разгибателя пальцев и краиальной головки краиального большеберцового мускула (рис. 92, 99). Все названные мышцы у фазановых и других куриных развиты заметно сильнее, чем у тетеревиных (табл. 12, 13), что хотя бы отчасти может быть причиной более слабого развития гребня у последних (рис. 34—37). Взаимосвязь степени развития икроножного мускула с величиной краиального кнемиального гребня отмечена ранее (Berger, 1952). В качестве другой вероятной причины увеличения размеров гребня можно предположить необходимость увеличения площади фиксации мышц при значительной их концентрации в проксимальном отделе голени. Последнее обстоятельство обеспечивает облегчение дистальных элементов конечности облегчая момент инерции скелетных элементов (Fisher, 1946; Smith, Savage, 1956; Alexander et al., 1979 и др.) и более выражено у фазановых, чем у тетеревиных. Примером сравнительно слабого развития кнемиальных гребней тибиоторзуса при мощном развитии обсуждаемых мышц, имеющих самые длинные в пределах курообразных мышечные брюшка, может служить исследованный кракс (табл. 12, 13; рис. 34—37). У представителей упоминавшихся выше плавающих птиц (в нашем исследовании это два вида утиных) икроножный мускул развит очень значительно (табл. 12, 13), особенно на фоне относительно слабой мускулатуры конечности (табл. 6), отражая специфику водной локомоции преимущественно за счет движений цевки (Курочкин, 1968; Veselovsky, 1952; Raikow, 1970). Кроме того, увеличенный проксимально гребень дает возможность иметь длинные волокна (в частности икроножного мускула) без дистального удлинения, что также важно для плавающих птиц (Schulin, 1982).

Для мышц области голени тетеревиных в целом характерно некоторое относительное удлинение мышечных брюшек, в сравнении с фазановыми, при сходной величине угла перистости. Отмеченное удлинение брюшек можно вполне отнести за счет укорочения самой голени (табл. 4), что в сочетании с уменьшением относительной массы (табл. 12, 13) предполагает укорочение волокон и уменьшение физиологического поперечника, поскольку благодаря постоянной величине плотности мышц, их вес пропорционален объему (Курочкин, 1968; Mendez, Keys, 1960). Таким образом, мыш-

цы тетеревиных уступают таковым фазановых и других куриных и в силе, и в работе за одно сокращение (Gans, Bock, 1965; Elftman, 1966; Alexander, 1977 и др.).

Относительно мышц, двигающих цевку и пальцы, следует отметить их несомненно значительную роль в отталкивании тела от субстрата и создании пропульсивной силы путем разгибания интэртарзального и метатарзо-фаланговых суставов (рис. 120, 121). Установлено, что нагрузка на конечность возрастает в частности с увеличением скорости передвижения и длины шага (Elftman, 1966; Alexander et al., 1979). Исходя только из пропорций скелетных элементов конечности (табл. 3, 4), которые во многом обусловливают и скоростные характеристики локомоции, и возможную длину шага, можно предположить, что функциональная нагруженность конечности у тетеревиных наименьшая среди куриных. Непосредственно связано с этим и относительно слабое развитие соответствующих мышц (табл. 8, 12). Примером указанной системы взаимосвязей служит отмеченная нами для куриных сильная корреляция ($r=0,768$, $P>0,999$) между относительной длиной цевки и массой икроножного мускула по отношению к массе тела.

Среди мышц области голени привлекают внимание длинные сгибатель и разгибатель пальцев. Длина их мышечных брюшек (в отличие от большинства других мышц) составляет у фазановых, кракса, индейки и цесарки не меньшую или даже большую часть длины голени в сравнении с тетеревиными. Учитывая массу рассматриваемых мышц по отношению к массе тела (табл. 12) и сравнительно большую величину угла перистости, можно сказать, что обе они у тетеревиных проигрывают и в силе, и в работе по сравнению с их гомологами у других куриных. Между тем, функциональное значение (определенное по массе мышц относительно суммарной массы мышц конечности) длинного разгибателя пальцев у тетеревиных не меньше, а одноименного сгибателя даже больше, чем у других куриных (табл. 13). Функциональный смысл перечисленных различий более понятен в отношении *m.flexor dig.longus*. С одной стороны, мускул принимает участие в гашении толчка, создаваемого силой реакции субстрата и создании пропульсивной силы (рис. 120, 121; Stolpe, 1932; Berndt, Meise, 1959). С другой

Таблица 12. Относительная масса мышц области голени и цевки (% массы тела)

N п/п	Мышцы	Се- рый гусь	Чирок- треску- нок	Кракс	Бе- лая куро- пат- ка	Тунд- ра- ная куро- пат- ка	Кав- каз- ский тете- рев	Поле- вой тете- рев	Обы- кно- вен- ный глу- харь
1.	<i>m.gastrocnemius</i>	1,29	0,88	2,45	0,73	0,85	1,05	0,96	1,11
2.	<i>m.tibialis cranialis</i>	0,35	0,28	0,78	0,37	0,36	0,41	0,43	0,39
3.	<i>m.extensor digitorum longus</i>	0,12	0,11	0,19	0,08	0,11	0,12	0,13	0,12
4.	<i>m.peroneus longus</i>	0,26	0,08	0,65	0,20	0,23	0,32	0,31	0,36
5.	<i>m.peroneus brevis</i>	0,02	0,03	0,05	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03
6.	<i>m.flexor per. et per.dig.III</i>	0,15	0,12	0,34	0,14	0,16	0,19	0,18	0,17
7.	<i>m.flexor per. et per.dig.II</i>	0,15	0,08	0,19	0,03	0,06	0,09	0,09	0,09
8.	<i>m.flexor perforatus dig.IV</i>	0,22	0,15	0,36	0,16	0,22	0,20	0,23	0,21
9.	<i>m.flexor perforatus dig.III</i>	0,13	0,08	0,30	0,09	0,11	0,13	0,16	0,18
10.	<i>m.flexor perforatus dig.II</i>	0,14	0,02	0,20	0,07	0,08	0,11	0,11	0,12
11.	<i>m.plantaris</i>	0,02	0,02	0,12	0,05	0,06	0,06	0,07	0,08
12.	<i>m.flexor hallucis longus</i>	0,05	0,04	0,30	0,07	0,10	0,07	0,07	0,08
13.	<i>m.flexor digitorum longus</i>	0,06	0,05	0,49	0,16	0,18	0,19	0,20	0,20
14.	<i>m.popliteus</i>	0,01	0,01	0,06	0,02	0,03	0,01	0,01	0,02
15.	<i>m.flexor hallucis brevis</i>	0,001	-	0,151	0,006	0,005	0,014	0,009	0,016
16.	<i>m.extensor hallucis longus</i>	0,002	0,001	0,029	0,003	0,006	0,006	0,008	0,005
17.	<i>m.abductor dig.II</i>	0,007	0,005	0,016	0,001	0,002	0,004	0,002	0,003
18.	<i>m.adductor dig.II</i>	0,002	0,007	0,010	-	-	-	-	-
19.	<i>m.extensor proprius dig.III</i>	0,005	0,0001	0,027	0,002	0,004	0,002	0,003	0,006
20.	<i>m.extensor brevis dig.IV</i>	0,005	0,005	0,033	0,002	0,003	0,004	0,003	0,006
21.	<i>m.abductor dig.IV</i>	0,011	0,006	0,037	0,003	0,005	0,008	0,005	0,008

Продолжение табл. 12

N	Обыкновенный рабчик	Воротничковый рабчик	Половинчатый рабчик	Пустынная куропатка	Кеклик	Турач	Серая куропатка	Бородатая куропатка	Фазан	Цесарка	Индека	Водоплавающая пастушок	Коростенев	Чибис	Большой воронетник	Травник	Турухтан	Обыкновенная саджка	Вяхирь	Обыкновенная горлица		
1.	0,60	0,62	1,38	0,84	1,97	1,64	2,04	1,68	2,33	2,12	2,65	2,94	2,16	2,27	0,72	1,50	0,07	1,85	0,46	0,34	0,42	
2.	0,24	0,29	0,33	0,18	0,51	0,59	0,48	0,37	0,51	0,58	0,79	0,82	0,66	0,48	0,23	0,34	0,31	0,43	0,21	0,21	0,24	
3.	0,08	0,07	0,10	0,13	0,13	0,20	0,11	0,16	0,28	0,18	0,23	0,16	0,27	0,19	0,03	0,07	0,06	0,10	0,03	0,05	0,05	
4.	0,19	0,18	0,56	0,24	0,64	0,56	0,62	0,51	0,75	0,82	1,09	1,11	0,35	0,60	0,10	0,16	0,14	0,23	0,23	0,07	0,07	
5.	0,03	0,03	0,02	0,03	0,04	0,03	0,03	0,05	0,04	0,04	0,05	0,03	0,08	0,04	-	-	0,01	0,02	-	0,04	0,04	
6.	0,12	0,09	0,17	0,13	0,28	0,24	0,22	0,19	0,28	0,32	0,33	0,31	0,23	0,26	0,10	0,15	0,09	0,20	0,08	0,10	0,09	
7.	0,04	0,07	0,10	0,08	0,08	0,12	0,07	0,09	0,10	0,10	0,11	0,10	0,10	0,17	0,16	0,08	0,12	0,09	0,12	0,08	0,04	0,05
8.	0,20	0,13	0,28	0,21	0,36	0,29	0,26	0,28	0,31	0,30	0,30	0,28	0,47	0,33	0,11	0,20	0,14	0,30	0,11	0,07	0,10	
9.	0,09	0,10	0,18	0,17	0,27	0,20	0,17	0,17	0,20	0,21	0,28	0,22	0,22	0,27	0,08	0,12	0,10	0,19	0,08	0,08	0,10	
10.	0,08	0,06	0,09	0,10	0,09	0,10	0,08	0,10	0,12	0,13	0,11	0,14	0,21	0,14	0,04	0,08	0,07	0,10	0,08	0,05	0,06	
11.	0,04	0,04	0,06	0,07	0,09	0,06	0,08	0,07	0,09	0,06	0,07	0,09	0,06	0,04	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01	0,04	0,04	
12.	0,04	0,04	0,06	0,07	0,11	0,11	0,09	0,12	0,15	0,11	0,19	0,12	0,17	0,13	0,02	0,03	0,03	0,05	0,06	0,07	0,06	
13.	0,13	0,14	0,19	0,15	0,91	0,24	0,17	0,24	0,29	0,23	0,44	0,37	0,14	0,13	0,08	0,04	0,15	0,15	0,09	0,09	0,09	
14.	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,03	0,03	0,01	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
15.	0,007	0,008	0,006	0,007	0,020	0,016	0,009	0,010	0,008	0,010	0,007	0,041	0,017	0,016	0,011	0,003	0,014	0,014	-	0,008	0,005	
16.	0,004	0,007	0,003	0,005	0,010	0,009	0,004	0,006	0,004	0,006	0,016	0,010	0,004	0,005	-	0,002	0,006	0,004	-	0,016	0,012	
17.	0,002	-	0,005	0,003	0,004	0,003	0,006	0,005	0,005	0,005	0,019	0,008	0,004	0,011	0,001	0,016	0,006	0,007	0,002	0,009	0,006	
18.	-	-	-	-	0,003	0,003	0,008	0,003	0,003	0,004	0,014	0,008	0,004	0,007	0,001	0,011	0,014	0,010	-	0,002	0,007	
19.	0,004	0,002	0,007	0,005	0,004	0,007	0,007	0,007	0,005	0,004	0,008	0,021	0,014	0,002	0,002	0,003	0,003	0,003	0,008	0,007	0,007	
20.	0,005	0,003	0,006	0,005	0,026	0,013	0,011	0,009	0,009	0,014	0,015	0,010	0,008	0,006	0,011	0,003	0,001	0,014	0,001	0,009	0,007	
21.	0,006	0,005	0,006	0,005	0,011	0,013	0,008	0,010	0,012	0,034	0,015	0,008	0,011	0,003	0,008	0,007	-	-	0,016	0,016	-	

стороны, в составе сгибателей пальцев данный мускул участвует в реализации специфических (в экологическом отношении) движений, требующих различной мышечной силы и амплитуды (разграбание подстилки у фазановых, индейки и цесарки, обхватывание ветвей при передвижении в кронах деревьев у тетеревиных и кракса и т.п.). Функциональная роль *m. extensor dig. longus* более однообразна, поскольку состоит собственно в разгибании пальцев в самых различных режимах функционирования конечности. Сходная относительная длина II—IV пальцев (рычагов приложения силы мускула) позволяет отнести существенное различие в степени развития мускула (например, между тетеревиными и фазановыми) на счет его участия в сгибании цевки (рис. 120, 121; Курочкин, 1968; Cracraft, 1971), длина которой различна у представителей этих семейств (табл. 4).

С функцией и степенью развития разгибателей цевки и сгибателей пальцев взаимосвязана еще одна морфологическая особенность конечности птиц, а именно наличие и размер метатарзальных мякишей. Упомянутые структуры расположены на плантарной поверхности дистального эпифиза цевки, в области метатарзо-фаланговых суставов (рис. 124). Из исследованных куриных мякиши наиболее развиты у тетеревиных, их форма у представителей семейства близка к шаровидной, а наружная поверхность усеяна роговыми бугорками (рис. 124). Детальное изучение микроструктуры и функции рассматриваемых структур (Сыч, Богданович, 1989) показали, что степень их развития обусловлена в основном мощностью подушки подкожного соединительнотканного слоя, богатого жировыми включениями (рис. 125). Благодаря последнему обстоятельству метатарзальные мякиши обладают хорошо выраженным демпферными свойствами подобно аналогичным структурам млекопитающих, по которым проведено специальное биомеханическое исследование (Alexander et al., 1986). Указанные свойства мякишей могут быть особенно важными для bipedальных животных, так как позволяют уменьшить величину импульсной нагрузки на конечность, созданную реакцией опоры в первую половину фазы опоры. Умноженная силой инерции движущегося тела птицы, эта нагрузка может в несколько раз превышать массу тела (Alexander, 1977). Проведенная киносъемка бегущей птицы показала, что первыми касаются субстрата дистальные элементы стопы — когтевые фаланги, затем более проксимальные, вплоть до дистального эпифиза цевки (рис. 121). Именно при такой последовательности, исходя из исследований на человеке (Cavanagh, Lafontaine, 1980), не возникает первоначальный пик воспринимаемой силы реакции субстрата благодаря поглощению энергии в основном соответствующими мышцами. Более полное поглощение энергии такого толчка и уменьшение его составляющей, передаваемой туловищу, несомненно повышает экономичность двуногой локомоции, в частности снижая возможные вертикальные колебания центра тяжести. При упомянутой выше последовательности опоры элементов стопы начальная стадия гашения толчка осуществляется сгибателями пальцев (начиная с *m. flexor dig. longus*), затем сгибателями интертарзального сустава (*m. gastrocnemius* и *m. peroneus longus*) (рис. 120; Сыч и др., 1985). Мышцы указанных групп у тетеревиных развиты заметно слабее, чем у других куриных (табл. 8), что существенно снижает эффективность активного гашения толчка. Мощное развитие мякишей в этом случае особенно важно так как увеличивает эффективность пассивного (не требующего мышечных усилий) гашения толчка реакции опоры. По данным биомеханических исследований (Alexander et al., 1986) при динамическом нагружении мякиши млекопитающих способны рассеивать от 15 до 43% энергии. Таким образом, еще одним следствием сильного развития метатарзальных мякишней является резкое ограничение возможности запасания этой энергии в длинных сухожилиях мышц и ее повторного использования во второй половине фазы опоры. Изучение вопроса запасания эластической энергии у человека и млекопитающих (Cavagna et al., 1964; Cavagna et al., 1977; Alexander, 1979; Taylor, 1985), а также у птиц (Alexander et al., 1976; Maloiy et al., 1979; Hayes, Alexander, 1983) показали, что запасенная в сухожилиях энергия пропорциональна их растяжению и покрывает до 40% энергозатрат на наземное передвижение. Кроме того, значительному снижению запасаемой в сухожилиях энергии способствует наличие максимального среди куриных количества и степени развития сес-

моидов (окостеневших участков) в длинных сухожилиях области голени (табл. 14). С другой стороны, уменьшение податливости сухожилий благодаря включению окостеневших участков значительной длины способствует более полной и быстрой передаче амплитуды сокращения мышечных волокон на дистальный конец сухожилия. Это является благоприятным для осуществления быстрых и точных, дозированных движений и особенно важно для мышц с небольшой длиной волокон (амплитудой сокращения), как, например, сгибатели пальцев. Аналогичная функциональная трактовка степени податливости сухожилий изложена в литературе (Гурфинкель, Левик, 1985), хотя авторы и не рассматривали наличие сесамоидов как фактор, влияющий на величину растяжения самих сухожилий. Кроме наличия максимальных в пределах отряда количества и степени развития сесамоидов, необходимо отметить, что у тетеревиных в целом относительно более короткие сухожилия мышц, чем у фазановых, поскольку укорочение скелетных элементов у первых (табл. 4) не сопряжено с соответствующим укорочением мышечных брюшек.

Наличие сесамоидов у представителей курообразных позволило рассматривать данную особенность как характеризующую примитивность данного таксона (Hudson et al., 1959), что в общем подтверждается отсутствием этих структур у подавляющего большинства исследованных нами птиц других отрядов. Причины изначального появления окостеневших участков сухожилий у куриных требуют специального изучения. Отметим лишь, что одной из таких причин могло служить становление специфического вертикального взлета куриных с земли. Для такого взлета несомненна значительная роль толчка ногами, сила которого даже при обычном взлете голубя с ветки может более, чем двухкратно, превышать массу тела (Неррингер, Anderson, 1985). Некоторыми из требований к осуществлению вертикального взлета являются, вероятно, быстрая и максимально полная передача укорочения мышечных волокон дистальным скелетным элементам. Эти требования вполне могут удовлетворяться в частности и окостенением сухожилий, тем более, что при взлете отсутствуют условия необходимые для запасания значительных порций упругой энергии, в отличие от ходьбы и особенно бега.

Таблица 13. Относительная масса мышц области голени и цевки (% суммарной массы мыши конечности)

N n/n	Мышцы	Серый гусь	Чирок- трескунок	Кракс	Белая куро- патка	Тунд- риная куро- патка	Кавказ- ский тетерев	Поле- вой тетерев
1.	<i>m.gastrocnemius</i>	19,24	18,21	14,84	9,04	10,07	11,95	9,81
2.	<i>m.tibialis cranialis</i>	5,22	5,73	4,74	4,63	4,28	4,63	4,43
3.	<i>m.extensor digitorum longus</i>	1,83	3,34	1,19	1,04	1,31	1,40	1,32
4.	<i>m.peroneus longus</i>	3,83	1,74	3,95	2,48	2,70	3,67	3,18
5.	<i>m.peroneus brevis</i>	0,31	0,69	0,32	0,37	0,41	0,31	0,33
6.	<i>m.flexor per. et per. dig.III</i>	2,21	2,52	2,06	1,74	1,94	2,19	1,86
7.	<i>m.flexor per. et per. dig.II</i>	2,25	1,74	1,13	0,41	0,68	1,01	0,93
8.	<i>m.flexor perforatus dig.IV</i>	3,28	3,21	2,20	1,93	2,57	2,31	2,41
9.	<i>m.flexor perforatus dig.III</i>	1,95	1,65	1,81	1,15	1,31	1,45	1,61
10.	<i>m.flexor perforatus dig.II</i>	2,04	0,43	1,19	0,93	0,90	1,22	1,09
11.	<i>m.plantaris</i>	0,28	0,35	0,75	0,59	0,72	0,68	0,73
12.	<i>m.flexor hallucis longus</i>	0,72	0,87	1,83	0,81	1,17	0,78	0,70
13.	<i>m.flexor digitorum longus</i>	0,91	1,13	2,99	2,04	2,12	2,19	2,02
14.	<i>m.popliteus</i>	0,20	0,09	0,34	0,22	0,32	0,12	0,12
15.	<i>m.flexor hallucis brevis</i>	0,02	-	0,91	0,07	0,05	0,16	0,09
16.	<i>m.extensor hallucis longus</i>	0,03	0,02	0,18	0,04	0,07	0,07	0,08
17.	<i>m.abductor dig.II</i>	0,10	0,10	0,10	0,02	0,02	0,04	0,02
18.	<i>m.adductor dig.II</i>	0,04	0,03	0,06	-	-	-	-
19.	<i>m.extensor proprius dig.III</i>	0,07	0,01	0,17	0,02	0,04	0,02	0,03
20.	<i>m.extensor brevis dig.IV</i>	0,08	0,11	0,20	0,02	0,04	0,05	0,03
21.	<i>m.abductor dig.IV</i>	0,16	0,12	0,23	0,04	0,05	0,05	0,05

Продолжение табл. 13

N	Обыкновенный глухарь	Обыкновенный рыбчик	Воротничко-войный рыбчик	Погонный кошачий рыбчик	Осторожный хвостатый тетерев	Кеклик	Пустынная куропатка	Бородавчатая куропатка	Серая куропатка	Фазан	Цесарка	Индюшка	Водоплавающей пастушок	Коростель	Чибис	Большой перепелник	Травник	Туруктан	Вязарь	Обыкновенная сипалья	Обыкновенная горлица	
1.	11.84	11.29	10.32	11.79	10.74	13.34	10.81	16.40	15.03	15.17	15.88	14.36	18.53	14.11	14.47	16.16	22.12	19.22	22.98	5.93	8.77	10.12
2.	4.22	4.60	4.76	2.83	4.79	3.47	3.89	3.32	3.32	4.32	5.16	4.26	5.05	4.37	5.06	6.24	5.35	6.24	5.32	5.71	-	-
3.	1.29	1.51	1.22	0.86	1.63	0.91	1.30	0.90	1.47	1.36	1.33	1.22	1.04	1.74	1.18	0.77	1.03	1.13	1.24	0.44	1.25	1.14
4.	3.86	3.60	3.07	4.83	3.05	4.38	3.68	4.98	4.60	4.90	6.14	5.89	7.06	2.27	3.81	2.14	2.37	2.83	2.85	2.96	1.67	1.71
5.	0.37	0.59	0.48	0.18	0.37	0.30	0.19	0.28	0.45	0.26	0.25	0.20	0.53	0.28	-	0.17	0.23	0.21	-	1.04	0.95	
6.	1.81	2.34	1.55	1.49	1.68	1.89	1.58	1.81	1.66	1.83	2.35	1.77	1.97	1.47	1.66	2.14	2.21	1.70	2.48	1.04	2.57	2.10
7.	1.01	0.75	1.22	0.88	1.00	0.53	0.80	0.56	0.77	0.64	0.79	0.55	0.61	1.07	1.04	1.74	1.70	1.49	1.04	0.94	1.14	
8.	2.25	3.77	2.22	2.41	2.68	1.95	2.41	2.12	2.49	2.00	2.22	1.67	1.78	3.07	2.09	2.47	3.00	2.83	3.72	1.48	1.88	2.29
9.	1.80	1.67	1.64	1.52	2.11	1.81	1.30	1.40	1.53	1.32	1.56	1.51	1.41	2.27	1.73	1.68	1.82	1.98	2.36	1.04	1.98	2.29
10.	1.29	1.42	1.01	0.80	1.16	0.68	0.65	0.65	0.90	0.77	0.94	0.61	0.89	0.90	0.92	0.90	0.92	1.41	1.24	1.04	1.36	1.33
11.	0.89	0.84	0.69	0.53	0.89	0.45	0.37	0.65	0.64	0.60	0.47	0.37	0.56	0.40	0.28	0.31	0.32	0.28	0.25	0.15	1.04	0.95
12.	0.84	0.84	0.74	0.51	0.95	0.76	0.74	0.75	1.09	0.98	0.85	1.02	0.74	1.07	0.83	0.46	0.40	0.57	0.62	0.74	1.77	1.52
13.	2.11	2.51	3.32	1.60	1.95	2.11	1.62	1.37	2.17	1.92	1.72	2.38	2.34	0.93	1.68	1.11	0.85	1.86	1.93	2.40	2.09	
14.	0.15	0.25	0.26	0.18	0.32	0.15	0.19	0.22	0.06	0.13	0.19	0.13	0.10	0.14	0.12	0.13	0.23	0.07	0.09	0.31	0.19	
15.	0.17	0.13	0.14	0.05	0.09	0.14	0.11	0.07	0.07	0.06	0.05	0.26	0.11	0.11	0.07	0.08	0.16	0.28	0.12	-	1.98	1.54
16.	0.08	0.11	0.03	0.06	0.08	0.11	0.03	0.06	0.07	0.03	0.05	0.06	0.09	0.06	0.04	0.11	0.05	-	0.02	0.11	0.05	0.40
17.	0.04	0.03	0.04	0.04	0.04	0.03	0.02	0.05	0.04	0.03	0.04	0.04	0.03	0.05	0.07	0.02	0.24	0.11	0.09	0.03	0.22	0.15
18.	-	-	-	-	-	-	-	0.02	0.02	0.07	0.03	0.03	0.08	0.05	0.03	0.04	0.16	0.12	-	0.06	0.17	
19.	0.07	0.04	0.06	0.06	0.03	0.04	0.06	0.04	0.06	0.03	0.06	0.11	0.09	0.01	0.01	0.06	0.04	0.06	0.10	0.31	0.17	
20.	0.06	0.09	0.04	0.07	0.05	0.17	0.09	0.09	0.08	0.06	0.10	0.08	0.07	0.07	0.11	0.12	0.16	0.28	0.06	0.10	0.22	0.23
21.	0.09	0.13	0.08	0.05	0.06	0.08	0.07	0.11	0.07	0.09	0.18	0.10	0.05	0.07	0.12	0.14	0.09	-	0.40	-	-	-

Таблица 14. Наличие сессамондов в сухожилиях мыши газовой конечности

N n/n	Вид ¹	m.gast. rocnem. p.med.	m.gast. rocnem. p.lat.	m.tibio- crani. longus	m.flexor per. dig. IV	m.flexor per. dig. III	m.flex. per. dig. II	m.flex. per. dig. I	m.plan- taris	m.flex. digitor. longus	m.flex. digitor. longus	m.ex- ten. digitor. longus	m.per- ronens brevis	m.flex. hallucis brevis	m.ex- ten. digitor. longus	Всего
1.	Серый гусь	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
2.	Кран	x	-	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	x	x	24
3.	Индейка	-	-	x	xx	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	x	x	23
4.	Белая куропатка	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	23
5.	Тундровая куропатка	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	23
6.	Кавказский тетерев	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	24
7.	Полевой тетерев	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	24
8.	Обыкновенный глухарь	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	25
9.	Обыкновенный рыбчик	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	25
10.	Воротниковый рыбчик	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	23
11.	Полярный тетерев	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	23
12.	Островственный тетерев	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	22
13.	Пустынная куропатка	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	-	-	-	3
14.	Кеклик	x	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	-	-	-	6
15.	Турач	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	-	-	-	4
16.	Серая куропатка	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	-	-	-	13
17.	Бородатая куропатка	x	-	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	-	x	21
18.	Фазан	x	xx	-	-	xx	-	xx	-	xx	x	xx	x	-	x	24
19.	Цесарка	-	-	-	-	xx	-	xx	-	xx	x	xx	x	-	-	3

Примечание: 1 — у представителей других изученных птиц сессамоиды не обнаружены.

Движение в интертартральном суставе сочетает сгибание—разгибание с незначительной ротацией. В литературе описан механизм пассивной ротации, а именно супинации при сгибании и пронации при разгибании (Langer, 1859; Stresemann, 1934; Сгасрафт, 1971). Ротация в суставе может быть усиlena с помощью *m.peroneus brevis* — единственного ротатора (пронатора) цевки (Mitchell, 1913; Stolpe, 1932; Усенко, 1962, 1965; Курочкин, 1969). Вследствие разгибания—пронации цевки пальцы переносимой конечности в конце переноса приводятся к средней линии следа. Ротация при разгибании в интертартральном суставе в конце фазы опоры (рис. 121) касается в основном голени, поскольку цевка здесь фиксирована снизу. Сходство в строении дистального конца цевки и в степени развития короткого малоберцового мускула (табл. 12) позволяет предположить сходную степень ротации в суставе тетеревиных и других куриных. У большинства тетеревиных, однако, отмечен дополнительный механизм усиления разворота пальцев по направлению к средней линии следа, который заключается в увеличении угла скрученности цевки (рис. 48; табл. 4). Величина последнего является составной частью комплекса морфологических особенностей, облегчающих приближение опорной стопы к проекции центра тяжести тела и взаимосвязана, очевидно, как с другими особенностями влияющими на степень совершенства наземной локомоции (ширина таза, длина конечности и пр.), так и с особенностями самой локомоции.

Помимо разворота всего дистального эпифиза цевки относительно проксимального, всех изученных нами тетеревиных отличает от остальных представителей отряда более выраженное дивергирование II — IV метатарзальных блоков (рис. 42—49; табл. 4). Кроме того, II и IV блоки у тетеревиных наиболее развернуты (первый в сторону пронации, второй в сторону супинации) и отставлены плантарно по отношению к III-блоку, что приводит к заметно большему расхождению осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах, чем у фазановых и других куриных (рис. 49). Специфическое строение дистального конца цевки тетеревиных во многом определяет характерное движение пальцев: разгибание сопровождается их значительным расхождением (этим в частности достигается большая площадь опоры); сгибание пальцев с их одновременным сведением происходит в трех различных плоскостях так, что будучи полностью согнутыми, они образуют своеобразный "совок". Таким образом, сведение-разведение II и IV пальцев носит преимущественно пассивный характер (не требует мышечных усилий) и наиболее выражено у тетеревиных. Возможно, это обстоятельство явилось одной из причин полной редукции приводящего мускула II пальца — отличительной особенности мускулатуры области цевки тетеревиных. Косвенным подтверждением высказанного предположения может служить также частичная редукция у тетеревиных короткого разгибателя IV пальца, который, в силу прикрепления преимущественно на медиальной поверхности фаланги, работает не только (или даже не столько) как разгибатель, но и как аддуктор (рис. 118). Указанная редукция отражена в существенном снижении массы мускула относительно массы тела и суммарной массы мускулатуры конечности (табл. 12, 13), а также в относительном укорочении мышечного брюшка.

Еще одной особенностью морфологии метатарзальных блоков большинства тетеревиных является хорошо выраженная округлая (сферическая) форма их дорсальных поверхностей, в отличие от уплощенных у фазановых и большинства других куриных (рис. 42). Максимальная нагрузка на конечность (следовательно, и сила реакции в тарзофаланговых суставах) отмечается примерно в середине фазы опоры (Alexander et al., 1979), когда проксимальные суставные поверхности основных фаланг разогнутых пальцев расположены на дорсальных поверхностях суставных блоков. Именно в положении максимальной нагруженности суставные поверхности конгруэнтны или близки к этому (Клыков, 1978). Для тетеревиных величина рассматриваемой нагрузки сравнительно невелика хотя бы в силу слабого развития пальцевых сгибателей и мощного развития метатарзальных мышц. Уменьшение радиуса кривизны поверхностей метатарзальных блоков можно рассматривать, таким образом, во взаимосвязи с уменьше-

нием нагрузок, передаваемых через суставы у тетеревиных (это же справедливо в отношении кракса и голубиных). Преимущества уплощенных поверхностей, характерных для фазановых и остальных изученных птиц, состоит в более полном и равномерном распределении сравнительно высоких нагрузок.

Суммируя результаты проведенного анализа, можно отметить, что морфофункциональные особенности аппарата наземной локомоции тетеревиных делают его весьма специфичным в пределах отряда Курообразных. Наличие морфологических черт скелета и мускулатуры, отчасти ограничивающих быстрое и экономичное передвижение по земле (широкий таз, короткие конечности, длинные мышечные брюшка, относительно слабое развитие мускулатуры, большая площадь опоры конечности), взаимосвязано, в то же время, с повышением статодинамической устойчивости тела при передвижении, например, по ветвям деревьев, пересеченному субстрату, снегу. С другой стороны, ряд особенностей морфологии способствует компенсации некоторого "несовершенства" аппарата наземной локомоции тетеревиных благодаря формированию пассивных механизмов движений (скрученность бедренной кости, различие в форме ее дистальных мышцелков, скрученность цевки, взаимная ориентация метатарзальных блоков). Мощное развитие метатарзальных мышц и относительно более дистальное прикрепление мышц на голени и цевке повышают эффективность действия ряда мышц, а максимальное среди куриных развитие сесамоидов увеличивает у тетеревиных возможность реализации точных, корректируемых движений. Таким образом, аппарат наземной локомоции тетеревиных в целом отличается среди курообразных своеобразным универсализмом, хотя его слагаемые выражены неодинаково у представителей разных родов, что обусловлено особенностями экологии.

Для фазановых в особенности и для других куриных характерна морфологически более выраженная адаптация локомоторной системы к менее разнообразным, но полносильным циклическим движениям с большой амплитудой и значительным запасанием эластической энергии в сухожилиях. Основными компонентами комплекса морфологических черт, обеспечивающих наличие указанных характеристик аппарата наземной локомоции и наиболее выраженных у фазановых следует назвать изогнутость таза, его суженность (особенно вентральном отделе), значительную высоту седалищной кости, сравнительно удлиненные (и часто более грацильные) скелетные элементы свободной конечности, мощное развитие мускулатуры с относительно короткими мышечными брюшками и незначительно развитыми сесамоидами и некоторые другие.

ГЛАВА V. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ИССЛЕДОВАННЫХ СЕМЕЙСТВ

Основным направлением развития и становления тетеревиных как самостоятельного таксона явилось приспособление к оседлому образу жизни в условиях резких сезонных изменений, характерных для Голарктической области. Одной из главных, специфических черт биологии тетеревиных в связи с этим оказывается способность использовать в качестве важного объекта питания грубые, "веточные" корма, обилие и легкодоступность которых позволяет птицам пережить зимний сезон (часто более полугода) в условиях лиственного леса и сплошного снежного покрова. Большинство представителей таксона на протяжении всей жизни тесно связаны с лесом и на время зимнего сезона становятся вполне древесными птицами, рацион которых составляют побеги, сережки и хвоя древесных и кустарниковых растений. На земле большинство тетеревиных чувствуют себя довольно уверенно, но в отличие от фазановых, редко разгребают подстилку в поисках корма и уходят от опасности в основном с помощью полета или затаивания. Последнее связано с тем, что для тетеревиных характерно передвижение по земле в основном с небольшой скоростью или пробежки небольшой про-

должительности. Перечисленные выше особенности экологии тетеревиных содержатся в многочисленных работах ряда авторов (Bent, 1932; Шульпин, 1936; Ridgway, Friedmann, 1946; Снигиревский, 1946; Формозов, 1946, 1970; Михеев, Кириков, 1952; Юрлов, 1956; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Воробьев, 1963; Vaurie, 1965; Федюшин, Долбик, 1967; Потапов, 1974, 1981, 1982, 1985; Кузьмина, 1977; Geroudet, 1978).

Применительно к непосредственному объекту нашего исследования (аппарат наземной локомоции) крайне важным для нас является факт более выраженной "древесности" тетеревиных в сравнении с другими куриными и главным образом с фазановыми. Хотя это справедливо только в отношении осенне-зимнего периода, следует учитывать, что ведущей специализацией в период активной радиации исходной для семейства формы была специализация именно в зимнем питании (Потапов, 1981). Таким образом, "все особенности тетеревиных, позволяющие выделить их в качестве самостоятельного семейства.... в той или иной степени обусловлены условиями существования в зимний сезон..." (Потапов, 1985, с. 8).

Формирование современного экологического облика тетеревиных неразрывно связано с морффункциональными перестройками органов и их систем. Наиболее пластичными оказываются пограничные, непосредственно контактирующие с внешней средой, "эктосоматические" (Северцов, 1939) органы. Многогранность адаптаций (взаимосвязанных с различными факторами внешней среды), сопровождавших становление тетеревиных, позволяет определить разные органы в качестве "эктосоматических". Ведущими из этих адаптаций Р.Л.Потаповым названы следующие: обеспечивающие использование снега в качестве субстрата для передвижения и для устройства снежных камер; обеспечивающие быстрое добывание суточного рациона с минимальными энергетическими затратами; связанные с эффективным усвоением массового древесного корма; позволяющие резко снижать двигательную активность; позволяющие уменьшить теплоотдачу до минимума (Потапов, 1985). Кроме того, преобразование "эктосоматических" органов всегда коррелятивно связано с перестройкой других (по Северцову "эндосоматических") органов, обусловливая эволюцию целых комплексов морфологических структур (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939, 1940; Bock, 1965). В эволюции тетеревиных наличие сложных эколого-морфологических преобразований привело к формированию у рецентных видов ряда специфических особенностей, касающихся строения и функции челюстного аппарата, органов пищеварения, птерилозиса, подотеки, летательного аппарата (Schumaher, 1922; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1961, 1977; Потапов, 1969, 1974, 1981, 1985; Дзергинский, 1974, 1980; Pulliajainen, 1976, 1981; Moss, 1983; Сыч, 1985). В отношении некоторых других эколого-морфологических особенностей интересны выводы, сделанные на основании исследования пищеварительной системы грызунов (Воронцов, 1967). Отмечено, что переход части животных от питания высококалорийными, но труднодоступными кормами к потреблению малокалорийной, но легкодоступной пищи в связи с резко выраженной сезонностью (что вполне справедливо и для тетеревиных птиц) сопровождается уменьшением подвижности и ведет в частности к увеличению и усложнению слепого отдела кишечника и укорочению конечности (что также характерно для тетеревиных). Очевидно, отмеченные эколого-морфологические взаимосвязи являются составной частью достаточно общей закономерности, которая является обратной стороной другой общизвестной для различных животных закономерности — удлинение конечности с увеличением подвижности.

В предыдущей главе показана функциональная обусловленность взаимосвязи укорочения конечности с другой специфической чертой тетеревиных — расширением таза. Сопряженное изменение этих показателей в непосредственной связи с экологией рассматривалось К.А.Юдиным (1950) и прослеживается в других работах (Fisher, 1946; Berger, 1952; Бородулина, 1964; Кузьмина, 1964, 1977) на представителях самых разных таксонов птиц.

Коррелятивно связанные между собой укорочение конечности, расширение таза и ослабление мускулатуры тазовой конечности (в особенности основных локомоторных мышц — ретракторов бедра, разгибателей голени и цевки, сгибателей пальцев; табл. 2, 3, 7—13) накладывают отпечаток на передвижение тетеревиных по земле, обуславливая ходьбу с поворотами туловища, что мы неоднократно наблюдали в естественных условиях и фиксировали с помощью киносъемки. Очевидно, характерное расположение следов тетеревиных пальцами внутрь также является результатом указанных поворотов (рис. 126).

Подобная ориентация опорной стопы птиц могла бы быть достигнута другим способом, например, благодаря ротации цевки. Однако отсутствие специальных и достаточно мощных вращателей в сочетании с резко ограниченной возможностью вращательных движений в интэртарзальном суставе делают этот способ крайне малозначительным.

Морфологические особенности аппарата наземной локомоции тетеревиных, снижающие характеристики их наземного передвижения, оказываются вполне благоприятными для передвижения по ветвям деревьев. Относительно короткая конечность и небольшая высота таза определяют низкое расположение центра тяжести тела, а значительная ширина таза — широкую постановку конечностей, что в целом увеличивает статодинамическую устойчивость птицы. Способность не только сидеть неподвижно (это характерно и для многих фазановых), но и достаточно ловко передвигаться во время кормежки в кронах деревьев как обычным способом (подобно ходьбе на земле), так и боковыми перестановками конечностей, характерна для подавляющего большинства тетеревиных. Естественно, что именно при таком способе локомоции возрастает необходимость в точных и быстрых корректировочных движениях звеньев конечности для достаточно совершенной балансировки тела. Для осуществления таких движений (они характеризуются скорее статическими, чем динамическими нагрузками) более эффективны отмеченные у тетеревиных мышцы с обширными областями прикрепления, большими апоневротическими полями, большими углами перистости (небольшой длиной волокон) и окостенением значительных участков длинных сухожилий, чем мышцы например, фазановых, более приспособленных к реализации полносильных циклических движений значительной амплитуды.

Интересным кажется факт сильного дивергирования метатарзальных блоков (следовательно, и пальцев при разогнутых метатарзо-фаланговых суставах) у тетеревиных, что отнюдь не способствует созданию эффективного обхватывающего механизма (Штегман, 1958; Bock, Miller, 1959). Это еще более очевидно при наличии мощных метатарзальных мякишей (рис. 124). Решением проблемы для тетеревиных явилось приспособление к своеобразному захвату, при котором тонкая ветвь зажимается между II и III пальцами (Потапов, 1985), что хорошо видно по данным киносъемки (рис. 127). При таком взаимном расположении пальцев сила захвата создается сгибанием III пальца и аддукцией II пальца, осуществляющей пассивно, одновременно с его сгибанием, что обусловлено ориентацией метатарзальных блоков у тетеревиных (рис. 42, 49). Понятно, что приспособление к такому способу обхвата происходило в истории тетеревиных на основе конечности с исходно сильным дивергированием пальцевых блоков, которое могло быть важным в связи с освоением территорий с продолжительным снежным покровом или в связи с переходом к обитанию в условиях захламленных лесов (Кузьмина, 1977; Потапов, 1985).

Из исследованных нами птиц наибольшее сходство с тетеревиными в морфологии аппарата наземной локомоции отмечено для голубиных. Изучение остеологии куриных (в частности тетеревиных) и голубей позволило Шуфельдту (Shufeldt, 1909) высказатьсь в пользу родства этих таксонов. Однако наличие многих общих черт в экологии птиц этих таксонов предполагает очевидную функциональную обусловленность и конвергентный характер этого сходства. Так, изученные нами голубиные в своих местообита-

ниях тесно связаны с лесом (вяхирь), лесом, рощами или кустарниками (горлица), гнездятся на деревьях, где проводят значительную часть времени и способны очень ловко передвигаться по ветвям. В основном растительноядны, кормятся как на деревьях (орешки, желуди, семена), так и на земле (подбирая корм с поверхности), подолгу могут ходить, но бегают плохо (Мензбир, 1895; Bent, 1932; Шульпин, 1936; Мекленбурцев, 1951; Murton, Isaacson, 1962; Якоби, 1964; Котов, 1976; Lennart, 1984 и др.).

Основу морфологического сходства составляют широкий *synsacrum* и таз в целом, отсутствие его изогнутости, форма таза с максимальной шириной вентральном отделе, небольшое преимущество длины преацетабулярного отдела *ilium* или его одинаковая длина с постацетабулярным отделом, слабое развитие отростков таза, прямое бедро, пропорции скелетных элементов конечности (кроме пальцев), соотносительная форма мыщелков бедра и голени, мощное развитие гипотарзуса, выпуклая дорсальная поверхность пальцевых блоков цевки (табл. 2—5; рис. 22, 33, 46). В пределах мышечной системы общим является относительно слабое развитие мускулатуры конечности, относительная масса которой сближает голубиных с тетеревиными примерно одинаковых размеров — *Tetrastes* и *Bonasa* (табл. 7, 8; Hartman, 1961). Кроме того, для представителей рассматриваемых таксонов в равной мере характерны значительные проксимальные апоневрозы поверхностных мыши тазобедренного сустава, относительно большая длина мышечных брюшек мускулов области голени и цевки, небольшая длина мышечных волокон в сочетании с большим углом перистости.

Разные пути формирования в целом сходных адаптаций прослеживаются у представителей обсуждаемых таксонов весьма отчетливо. Например, для усиления подведения стопы под туловище при широком тазе и короткой конечности в одном случае заметно увеличен угол скрученности бедра (тетеревины), а в другом — угол скрученности цевки (голубиные) (табл. 4). При этом комплекс морфологических черт строения тазовой конечности у первых отражает более выраженное (в сравнении с последними) приспособление к передвижению по земле: усиление мускулатуры конечности (особенно у близких по размерам, но преимущественно наземных *Lagopus*) в основном за счет главных локомоторных мышц — ретракторов бедра, разгибателей голени и цевки; минимальное преимущество в относительной массе сгибателей и разгибателей пальцев (табл. 8, 9); облегчение дистального отдела конечности за счет малой относительной массы цевки (табл. 12). К особенностям такого рода относятся также укорочение пальцев (табл. 5), дивергирование осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах благодаря развороту II и IV пальцевых блоков, мощное развитие метатарзальных мышц.

При значительном подобии морфологического облика голубиных с таковым рябков, последних отличает весьма специфический (в пределах *Columbiformes*) образ жизни. Прежде всего, рябки являются исключительно наземными птицами в отличие от наземно-древесных голубиных, и обитают в открытых ландшафтах аридных зон. Растительная пища состоит из побегов, семян и корешков степных и пустынных растений. Исследованные чернобрюхий рябок и саджа способны быстро бегать мелкими шажками, ставя лапки в одну линию, и разгребать почву в поисках корма (Мензбир, 1895; Шульпин, 1936; Дементьев, 1951; Формозов, 1952; Штегман, 1960 и др.). Естественно, что при таком образе жизни перестройки аппарата наземной локомоции от исходного голубиного типа происходили в направлении сходства с другими преимущественно наземными птицами, в частности с фазановыми. Основными из таких особенностей отметим форму таза, сужающегося от дорсального к вентральному отделу, удлинение преацетабулярного отдела подвздошной кости по отношению к постацетабулярному и увеличение вертикального компонента первого, увеличение дорсолатерального отростка таза, уплощенная дорсальная поверхность метатарзальных блоков, повышение относительной массы мускулатуры конечности, облегчение ее дистальных отделов благодаря снижению относительной массы мышц области цевки (табл. 2, 5, 12; рис. 23). Кроме

того, для рябков характерно наличие некоторых специфических механизмов, облегчающих наземное передвижение и компенсирующих заметное укорочение конечности. К таким особенностям принадлежат наиболее горизонтальная из всех исследованных птиц ориентация антитрохантера в сочетании с малым углом шейки бедра (таким образом ограничивается возможность отведения бедра и достигается положение конечности подведенной под туловище), скрученность голени и максимальная для всех изученных птиц скрученность цевки (табл. 3, 4; рис. 23, 33).

Определенное сходство в морфологии аппарата наземной локомоции отдельных представителей голубеобразных и ржанкообразных основано на наличии широкого таза, максимально расширенного вentralном отделе, форме седалищной кости, сравнительно обширного седалищно-лобкового окна, относительно слабо развитой мускулатуры конечности (табл. 2, 7; рис. 21, 22). Более глубоким кажется сходство, определяемое строением некоторых мышц (*m.obturator medialis*, *m.gastrocnemius p.intermedia*, *m.flexor perforatus dig.IV*), а также особенности дистального прикрепления пальцевых сгибателей и длинного пальцевого разгибателя. Указанное сходство приводит к выводу о близком родстве рассматриваемых таксонов, дополняя проведенные в этом направлении исследования (Furbringer, 1888; Gadow, 1893; Штегман, 1958; Юдин, 1965). Влияние конвергенции в данном случае исключается ввиду резко отличающихся особенностей экологии птиц обсуждаемых отрядов, которые более всего отражены в пропорциях скелетных элементов тазовой конечности (табл. 3, 4). Значительное разнообразие последних среди представителей *Charadriinae* и *Glareolidae* из ржанкообразных, по мнению В.Бока (Bock, 1964), не является филогенетически информативным, но отражает разные уровни приспособления к наземной локомоции (Юдин, 1978). Естественно предположить также, что указанное разнообразие пропорций конечности (как и обнаруженные нами различия в строении некоторых мышц области голени и цевки) взаимосвязаны с хорошо выраженной экологической дифференцированностью изученных ржанкообразных, освоивших разные экологические ниши. Для чибиса характерно сбиение корма с земли в условиях открытых равнинных ландшафтов, иногда извлечение его из грязи, ила. Травник чаще кормится на мелководье пешком (при этом главное ограничение кормового участка связано именно с длиной ног). Веретенник, обитая в травянистых зарослях по берегам рек и болот, сочетает добывание корма характерное для чибиса с кормежкой на водоемах. Турухтан предпочитает мокрые травянистые луга, также собирает корм или с поверхности земли, или из воды (Мензбир, 1895; Гладков, 1951; Шапошников, 1951; Воинственский, 1960; Козлова, 1961, 1962; Воробьев, 1963; Юдин, 1965).

В отличие от рассмотренных выше групп птиц, исследованных фазановых характеризует не только приуроченность к наземному обитанию, но и способность быстро и легко бегать. Одной из своеобразных черт биологии фазановых в этой связи является тот факт, что от преследования они предпочитают убегать не взлетая. При этом бег фазановых отличается и большей скоростью, и большей длиной шага, чем у тетеревиных. Для сравнения отметим, что обычный шаг белых куропаток примерно равен по длине шагу намного более мелкого перепела (12—15 см), а шаг каменного глухаря — шагу более мелкого фазана (20—25 см), хотя на бегу шаг последнего может превышать 40 см. Добывание корма почти исключительно на земле (семена, почки, побеги и корешки травянистых растений, насекомые и другие беспозвоночные) сопряжено с характерным для фазановых разгребанием почвы. С другой стороны, это обстоятельство вынуждает птиц мигрировать с участков ареала со сплошным снежным покровом, нередко вызывающим их массовую гибель (Мензбир, 1895; Bent, 1932; Формозов, 1935, 1970; Дементьев, Шимбарева, 1941; Delacour, 1951; Карташев, Гладков, 1952; Строганов, 1957; Воинственский, 1960; Кузьмина, 1961, 1977; Скрипчинский, 1962; Воробьев, 1978; Geroudet, 1978 и др.).

Очевидно, что одним из главных морфологических приспособлений локомоторно-

го аппарата фазановых к описанному образу жизни послужили удлиненная (в сравнении с тетеревиными) конечность и в особенности цевка и увеличение относительной массы мускулатуры (табл. 3, 7) с относительно укороченными мышечными брюшками большинства мышц области голени и цевки (облегчение дистальных отделов указанных элементов) и формирование более выраженных динамических характеристик мышц (уменьшение площади апоневрозов, сужение области прикреплений, уменьшение углов перистости с удлинением мышечных волокон, уменьшение количества сесамоидов).

Сужение таза, которое наиболее выражено среди куриных у представителей фазановых, коснулось всех его отделов: краиального (с преимущественным развитием вертикального компонента *facies dorsalis* преацетабулярной части подвздошной кости), дорсального и вентрального (табл. 2; рис. 13—16). Сочетание узкого таза и длинной конечности позволяет фазановым подставлять лапу опорной конечности непосредственно под центр тяжести тела или близко к нему без поворотов туловища и при сравнительно небольших у большинства изученных видов углах скрученности бедра и цевки (табл. 3, 4). Достижение равновесия в fazu опоры на одну конечность таким способом заметно повышает эффективность наземного передвижения фазановых в сравнении с тетеревиными и прослеживается по следам, которые у первых располагаются в одну линию (Формозов, 1952). Немаловажным для достижения достаточно эффективной наземной локомоции являются также такие особенности морфологии фазановых как вентральный изгиб постакетабулярного отдела таза и увеличение (вентрально) размеров седалищной кости, которые делают механически более выгодными (в сравнении с тетеревиными) действие самых мощных ретракторов бедра — *m.flexor curvis lateralis* и *m.rubo-ischio-femoralis* (рис. 122). Из других морфологических особенностей аппарата наземной локомоции изученных птиц семейства отметим изогнутость бедра (табл. 3), сходную форму его латерального и медиального мышцелков, мощное развитие кнемиальных гребней голени, сравнительно небольшое у большинства видов дивергирование метатарзальных блоков и осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах, уплощение дорсальных поверхностей блоков цевки (рис. 42, 48, 49).

Комплекс особенностей мускулатуры тазовой конечности фазановых включает значительное утолщение каудального отдела *m.iliotibialis lateralis* по сравнению с краиальным, сложный апоневротический каркас *m.obturatorius lateralis*, *m.popliteus*, более выраженную, чем у тетеревинных, обособленность *mm.femorotibiales* (наружного и среднего), головок *m.tibialis cranialis*, *m.flexor perforatus dig.IV*, *m.flexor perforans et perforatus dig.II*, сравнительно сильную редукцию дистальной порции *m.extensor hallucis longus*, плантарное смещение прикрепления *m.abductor dig.IV*, отсутствие или слабую выраженную механизм автоматической фиксации согнутых пальцев и увеличенное у большинства видов количество веточек сухожилий прикрепления *m.flexor perforatus dig.IV* и *m.extensor dig.longus*. В заключении отметим, что сужение таза и удлинение конечности у горных видов фазановых (*Tetraogallus*, *Alectoris*) и *Perdix daurica* выражено меньше, чем у типичных равнинных обитателей, причем у представителей первой группы преимущественно увеличена масса (по отношению к массе тела) и функциональное значение (масса относительно суммарной массы мышц конечности) ретракторов бедра, у представителей второй группы — разгибателей голени и цевки (табл. 7—12; Кузьмина, 1977). Исследованные горные фазановые по ряду морфологических особенностей (особенно скелета) таза и тазовой конечности близки к тетеревинным (табл. 2—5), что сочетается со способностью некоторых из них не только сидеть неподвижно, но и активно кормиться в кронах деревьев. Последнее характерно, например, для кеклика (Delacour, 1951; Кузьмина, 1977; Geroudet, 1978). Фазановые — обитатели травянистых или кустарниковых зарослей (фазан, турач, серая куропатка) более всего сходны морфологически с пастушками. Особенности экологии птиц указанных групп при отсутствии близкого родства определяют конвергентный характер этого

сходства.

Для пастушков, в частности, характерно гнездование и добывание корма на земле (значительную долю пищи составляют беспозвоночные) и способность очень быстро бегать. Обязательным компонентом биотопов пастушков являются густые заросли камыша, тростника и др., искусное передвижение в которых оказывается возможным отчасти благодаря узкому туловищу. Пастушок (в меньшей степени коростель) также хорошо плавает (Спангенберг, 1951; Leo, 1959; Воробьев, 1963; Бородулина, 1964; Geroudet, 1978 и др.). Возможно, обитание в густых зарослях, наряду с другими фактами, обуславливает селективность такого признака как скатая с боков форма тела и, следовательно, узкий таз. Относительная длина и ширина таза, его форма (центральная ширина меньше дорсальной) и изогнутость, удлиненность преацетабулярного отдела подвздошной кости, преимущественное развитие его вертикального компонента, форма и степень развития седалищной кости, морфология дорсолатерального гребня, сравнительно хорошее развитие гребневидного отростка, пропорции элементов конечности, изогнутость бедра, величина угла его скрученности и примерно одинаковая форма его мышцелков, относительно большие размеры кнемиальных гребней голени, величина углов расхождения метатарзальных блоков и уплощенные дорсальные поверхности этих блоков (табл. 2, 3, 4; рис. 20, 28, 33, 45) составляют комплекс остеологических особенностей, сближающих пастушков с большинством изученных фазановых. Дополняют сходство некоторые черты мускулатуры конечности: ее относительная масса в целом и отдельных функциональных групп (табл. 7, 8). При этом у фазановых отмечается увеличение функционального значения ретракторов бедра, у пастушков — его вращателей (табл. 9), что отчасти можно связать с меньшей массой тела пастушков и большей разноплановостью движений их конечностей (бег, плавание, лазание в зарослях). Кроме того, общими для представителей обсуждаемых семейств (из пастушков это особенно касается коростеля) являются небольшие площади апоневрозов мышц тазобедренного сустава, небольшая протяженность прикрепления мышц на бедренной кости, строение медиального запирательного мускула, относительно короткие мышечные брюшка мышц области голени и цевки, обособленность головок длинных сгибателей II и IV пальцев, резкое истончение сухожилия длинного сгибателя I пальца дистальнее *vinculum*, редукция дистальной порции длинного разгибателя I пальца (рис. 57, 78, 99, 103).

Комплекс указанных особенностей сочетается с некоторыми другими специфическими структурными признаками, сближающими пастушков с ржанкообразными или голубиными. К таковым относятся наличие длинного узкого дорсолатерального отростка таза, сложное строение промежуточного икроножного мускула, слияние головок прободенных сгибателей III и IV пальцев и длинного сгибателя пальцев, схема прикрепления последнего и длинного разгибателя пальцев на III и IV пальцах, наличие двух головок короткого сгибателя I пальца (рис. 20, 21, 94, 116). По многим морфологическим параметрам исследованные ржанкообразные являются как бы связующим звеном между голубеобразными и пастушками из журавлеобразных. Учитывая разноплановость особенностей биологии птиц этих таксонов, указанные элементы морфологического сходства можно рассматривать свидетельством их филогенетической близости, дополняющие результаты исследования (в данном аспекте) других авторов (Furbringer, 1888; Gadow, 1893) и подтверждающие правомерность объединения журавлеобразных, ржанкообразных и голубеобразных в один надотряд (Юдин, 1965).

Основу специфики образа жизни утиных составляет тесная связь с водой и отчетливо выраженное приспособление к плаванию при весьма несовершенной наземной локомоции. Движение тазовой конечности в воде в значительной степени отличается от такового при ходьбе (Veselovsky, 1952; Berndt, Meise, 1959; Курочкин, 1968; Raikow, 1970; Schulin, 1981). Естественно, что специфические локомоторные адаптации взаимосвязаны с формированием определенных особенностей морфологии, наиболее яркой

из которых является строение отдельных элементов таза, его пропорции в целом, степень развития и функциональное значение различных функциональных групп мышц (табл. 2, 8, 9; рис. 24, 25). Несмотря на резкие различия в биологии, прослеживается некоторое сходство морфологических особенностей тазовой конечности утиных и курообразных. Большинство особенностей такого рода представлено в литературе (Schulin, 1987) и рассматривается как результат отдаленного родства *Anseriformes* и *Galliformes*, подтверждая аналогичный вывод других авторов (Sibley, 1960; Kaiser, George, 1973; Дзержинский, 1982). Отметим только, что список черт сходства может быть дополнен формой мыщелков бедра, уплощением дорсальной поверхности блоков цевки, относительным укорочением мышечных брюшек (рис. 32, 47).

Морфоэкологический облик кракса, индейки и цесарки составляют своеобразные комплексы особенностей, отдельные из которых в разной степени и в разных сочетаниях характерны и для тетеревиных, и для фазановых.

Существенными моментами образа жизни краксов является преимущественно древесное обитание (гнездование и основное добывание корма в кронах деревьев) и передвижение по ветвям прыжками с одной конечности на другую, что отчасти сходно с передвижением по земле и сопряжено с большими мышечными нагрузками; на земле птицы чувствуют себя довольно неуверенно, никогда не разгребают почву, от преследования часто спасаются легко вспрывгивая на нижние ветви деревьев (Bent, 1932; Berndt, Meise, 1962; Vuileumier, 1965). Последняя особенность вполне могла послужить преобразом мощного вертикального взлета, характерного для всех курообразных.

В морфологическом отношении кракса сближает с фазановыми относительная ширина таза, степень развития его отростков, относительная длина голени и цевки, сравнительно небольшое расхождение метатарзальных блоков и осей вращения в тарзо-фаланговых суставах (табл. 2, 4; рис. 17, 44). В этом же ряду признаков мощное развитие мускулатуры конечности в целом, сходная относительная масса (оба показателя) большинства функциональных групп мышц (табл. 7, 8, 9), незначительные апоневротические компоненты проксимального прикрепления мышц тазобедренного сустава и небольшая протяженность их дистальной фиксации на бедре, структура медиального запирательного мускула, полная обособленность мышечного брюшка наружного бедренно-большеберцового мускула, величина углов перистости большинства мышц, общее количество сесамоидов (табл. 6, 14).

Основу морфологического сходства кракса с отдельными тетеревиными составляют: соотношение длин пре- и постакетабулярного отделов подвздошной кости, сильная скрученность бедренной кости и незначительная ее изогнутость, умеренное развитие кнемиальных гребней голени, выпуклая дорсальная поверхность метатарзальных блоков цевки, удлиненный I палец (табл. 2—5; рис. 31, 37, 44). Из особенностей мускулатуры дополняют сходство относительно длинные мышечные брюшки мышц области голени и цевки, увеличенное (в сравнении с большинством фазановых) функциональное значение мышц пальцев, в особенности I пальца, хорошо выраженный механизм автоматической фиксации согнутых пальцев (табл. 9, 13). Весьма своеобразная форма сильно уплощенной в проксимальном отделе цевки и относительная длина II—IV блоков цевки сближают кракса с голубиными, дополняя отмеченное ранее сходство в строении грудины (Штегман, 1958). Наличие морфологических черт, которые можно рассматривать в качестве преадаптивных и к наземному, и к наземно-древесному обитанию, в сочетании со специфическим образом жизни, включающим элементы того и другого, делают морфотип кракса наиболее вероятно близким к исходному для отряда курообразных в целом. Об этом же свидетельствует продолжение дистального сухожилия икроножных мышц в виде сплошного апоневротического листа и увеличенное, в сравнении с большинством других куриных, количество терминальных веточек сухожилий пальцевых сгибателей и длинного разгибателя пальцев. Относительно мощное развитие мышц всех функциональных групп, среди которых короткие мышцы пальцев,

в разной степени редуцированные у большинства куриных, развиты максимально для отряда, также подтверждает примитивность *Cracidae* (в частности изученного *Crax*), установленную в исследованиях самого разного уровня (Huxley, 1868; Furbringer, 1888; Ridgway, Friedmann, 1946; Mayr, Amadon, 1951; Hudson et al., 1959; Wetmore, 1960).

Ближе к фазановым, чем кракс, в морфологическом отношении стоит индейка, для которой к перечню особенностей сходства "кракс—фазановые" можно добавить форму таза в целом, более мощное развитие седалищной кости, небольшую скрученность бедра, небольшой угол шейки бедра, сильное развитие кнемиальных гребней голени, более выраженное уплощение дорсальной поверхности метатарзальных блоков и относительно короткий I палец (табл. 2, 3, 5; рис. 19, 31, 37, 44). Укорочение мышечных брюшек некоторых мышц области голени и цевки, а также перераспределение "мощностей" (в пределах мускулатуры примерно одинаковой относительной массы) в пользу вращателей бедра и в ущерб мышцам пальцев усиливает сходство индейки и кракса (табл. 7—13).

Таким образом, индейка в морфологическом плане является как бы переходным звеном между краксом и фазановыми. Тот же вывод вполне справедлив и для характера обитания. Индейки гнездятся на земле, где проводят значительную часть времени кормясь почками и семенами травянистых растений, ягодами, реже — мелкими беспозвоночными; в поисках корма по-фазаны разгребают почву, могут подолгу и быстро бежать, хотя делают это довольно неуклюже: переваливаются с боку на бок, распускают крылья; отдыхают и nocturnы на деревьях (Bent, 1932; Berndt, Meise, 1962; Vaurie, 1965). О достаточно давнем обособлении индеек свидетельствуют, прежде всего, такие признаки специализации как потеря хвостово-бедренной порции *m.caudo-ilio-femoralis* и приобретение специфической структуры *m.femorotibialis medius*. Сравнительно немногочисленный ряд морфологических особенностей сближает кракса и индейку с цесаркой. Для последней характерно преимущественно наземное обитание, добывание растительных и животных кормов на земле, с частым использованием разгребания почвы (Berndt, Meise, 1962; Карташев, 1974). При сходном в целом обитании с индейкой, цесарку отличает быстрый и ровный бег без переваливания туловища. Очевидно, именно с совершенствованием наземного передвижения связаны морфологические перестройки, которые у цесарок имели сходную тенденцию с таковыми фазановыми. Результатом этих перестроек явились особенности сближающие цесарку с фазановыми, но отличающиеся от признаков сходства последних с краксом или индейкой. К таким особенностям относятся в частности относительное укорочение таза с удлинением преацетабулярного отдела подвздышной кости, усиление изогнутости таза, увеличение высоты седалищной кости, усиление изогнутости бедра и уменьшение угла его скрученности, уменьшение углов расхождения метатарзальных блоков (табл. 2, 3, 4; рис. 18). К этой же категории признаков относятся дальнейшее укорочение (от кракса и индейки) мышечных брюшек ряда мышц голени и цевки и усиление функционального значения ретракторов бедра (табл. 9, 11). Указанные преобразования скелета и мускулатуры у цесарки отмечены наряду с увеличением относительной массы мышц конечности в целом (табл. 7). Такой путь адаптации к передвижению по земле является менее эффективным в сравнении с таковыми фазановыми, у которых формирование ряда особенностей (в частности скелета) обеспечило совершенствование локомоции при меньшей относительной массе мышц (табл. 7). "Несовершенство" аппарата наземной локомоции цесарки (применительно к передвижению по земле) отчасти выражено в тех немногочисленных особенностях, которые сближают ее с тетеревиными. К ним относятся относительно небольшая длина бедра и голени, умеренная длина цевки, максимальные или близкие к ним величины индексов массивности и прочности всех скелетных элементов конечности, относительно длинный I палец, сравнительно большая масса мышц области цевки (табл. 3, 4, 5, 12).

ГЛАВА VI. МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОТДЕЛЬНЫХ РОДОВ И ВИДОВ ТЕТЕРЕВИНЫХ

Исходя из данных сравнительной морфологии, экологии и функционального анализа исследуемых птиц, можно сделать вывод о том, что тетеревиные являются более адаптированными, чем большинство других куриных, к древесному образу жизни обладая, в то же время, рядом морфологических особенностей, облегчающих передвижение по земле. Таким образом, можно говорить о своеобразном универсализме тетеревиных, который не характерен представителям какого-либо другого семейства *Galliformes*. Вместе с тем, сочетание и степень выраженности различных особенностей экологии у птиц отдельных родов позволяет выделить в пределах семейства вполне обоснованные экологические группы, различающиеся также специфическим сочетанием морфологических черт.

К типично лесным тетеревиным мы отнесли дикишу, обыкновенного и каменного глухарей, обыкновенного и воротничкового рябчиков.

Дикиша (*Falcipennis falcipennis*) на протяжении всей жизни тесно связана с самыми глухими участками темнохвойных лесов (сосна, ель, лиственница, пихта) с покровом из мха и обильными ягодниками. Хвоя составляет чаще всего единственный корм в зимний период, однако нередко она входит в рацион летнего и осеннего питания. Еще раз отметим, что особенное внимание уделено зимнему периоду, поскольку специализация тетеревиных в целом шла именно в отношении условий зимнего сезона и в частности зимних кормов (Потапов, 1970, 1981, 1985). Дикиша, пожалуй, наименее подвижна из тетеревиных как на земле, так и на деревьях, однако от опасности, прежде, чем взлететь, нередко пытается уйти пешком (Bent, 1932; Шульпин, 1936; Кириков, 1952; Гизенко, 1955; Мишин, 1959; Абрамов, 1962; Crichton, 1963; Jonkel, Greer, 1963; Потапов, 1970, 1985; Кузьмина, 1977; Davis, 1987). Интересной особенностью дикиши является незначительный удельный вес беспозвоночных в питании птенцов, которые уже с двухнедельного возраста переходят на питание хвоей (данные А.С.Никанорова, приведенные в работе Р.Л.Потапова, 1985).

Ближе других к дикишам в экологическом отношении стоит обыкновенный глухарь (*Tetrao urogallus*). Необходимым условием его обитания является наличие глухих сосновых, сосново-лиственничных, реже — кедровых многоярусных лесов, которые обеспечивают массовый и легкодоступный корм (хвоя указанных древесных пород, иногда можжевельника) на протяжении зимнего периода. В это время образ жизни глухаря, как и дикиши, можно характеризовать как преимущественно древесный (Снигиревский, 1946; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Родионов, 1963; Жежерин, 1970; Кириков, 1975; Кузьмина, 1977; Dejonghe, 1979; Потапов, 1981, 1985; Воронин, 1982; Muller, 1982; Борщевский, 1986). Одной из характерных черт биологии глухаря является более ранний, чем у большинства других тетеревиных, переход к кормлению в кронах деревьев (в связи с тем, что на земле пища им никогда не раскапывается из-под снега, а только подбирается с поверхности), благодаря чему "древесный" сезон достигает 8 месяцев в году (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977). На земле глухарь передвигается довольно неуклюже, держит тело горизонтально, никогда не преодолевает препятствий, обходя пни, валежник и пр. Будучи вспугнутой, затаившаяся птица вертикально взлетает и вскоре садится на дерево, где чувствует себя уверенно, свободно передвигаясь по ветвям прямо или боком (Кузьмина, 1977; Формозов, 1983; Потапов, 1985; личные наблюдения). Обязательным условием экологически оптимальных для глухаря участков является небольшое расстояние от мест кормежки к укрытию, галечнику, месту пылевых купаний (Muller, 1982), что связано с малой в целом подвижностью птицы.

При значительном сходстве биологии обыкновенного и каменного глухарей, по-

следнего (*Tetrao parvirostris*) отличает в большинстве участков ареала еще более узкая специализация зимнего питания. Его основу составляют почти исключительно хвоя и побеги лиственницы, с которой каменный глухарь связан на протяжении большей части года (Шульпин, 1936; Аверин, 1948; Гизенко, 1955; Мишин, 1960; Баранчев, 1965; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985). Таким образом, в рацион зимнего питания обыкновенного глухаря могут входить корма, характерные для каменного (и дополняемые нередко сережками и побегами березы), но не наоборот (Кириков, 1975; Седалищев, 1983; Потапов, 1985). Несмотря на то, что каменный глухарь несколько подвижнее обыкновенного и предпочитает более разреженные леса, большие безлесные пространства являются непреодолимым препятствием для представителей обоих видов (Потапов, 1985).

В отличие от дикиши и глухарей, рябчик (*Tetrastes bonasia*) приурочен к более расчененным смешанным хвойно-лиственным лесам (предпочтительно пойменным или низменным), в которых значительный удельный вес имеют береза или ольха. Побеги, почки и сережки березы составляют для рябчика основной рацион зимнего и ранневесеннего питания, который нередко дополняется хвоей молодых веточек сосны, пихты и древесиной молодых побегов. Заметно большая подвижность рябчика, в сравнении с дикишшей и глухарями, отмечена при передвижении по земле и в кронах деревьев. При необходимости птица может быстро и маневренно бегать среди захламленного леса, преодолевая препятствия в виде пней и валежника, нередко разгребает почву в поисках беспозвоночных (Шульпин, 1936; Михеев, Кириков, 1952; Мишин, 1960; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Родионов, 1963; Гайдар, 1974; Кузьмина, 1977; Воронин, 1982; Потапов, 1981, 1985).

Весьма сходен по биологии с обыкновенным воротничковым рябчиком (*Bonasa umbellus*) из Северной Америки. Сходство это касается как образа жизни птиц в целом, так и сезонной его изменчивости. Большую часть времени на протяжении теплого сезона рябчик проводит на земле, а зимой становится в значительной мере древесным, добывая корма зимнего рациона (почки и концевые побеги осины, ивы, березы, граба) в кронах деревьев. Подобно другим лесным тетеревиным, воротничковый рябчик во всех участках ареала тесно связан с древесно-кустарниковыми зарослями или лесными массивами таежных и лесотундровых зон (Bent, 1932; Short, 1967; Формозов, 1976; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985; Jacques, 1987).

В отношении аппарата наземной локомоции тетеревиные обсуждаемой группы характеризуются наличием ряда во многом сходных черт, которые однако, по степени выраженности и сочетанию составляют вполне своеобразные комплексы у представителей разных родов. Так, для исследованных *Tetrao* характерны относительно длинный и широкий таз с незначительным преобладанием длины преацетабулярного отдела подвздошной кости и расширением от дорсального кентральному отделу, значительное превышение площади горизонтального компонента *facies dorsalis* подвздошной кости над таковой вертикального, слабое развитие седалищной кости (небольшая ее высота) и едва выраженные дорсолатеральный и гребневидный отростки (табл. 2; рис.9). Относительно короткое и массивное бедро сильно скручено, различие в форме медиального и латерального мышелков бедра выражено в максимальной среди тетеревиных степени; умеренной длины голень несет сравнительно слабо развитые кнемиальные гребни; относительно короткая массивная цевка имеет незначительный угол скрученности, снабжена высоким гипотарзусом, прободенным двумя внутренними каналами, и наиболее мощным среди тетеревиных медиоплантарным гребнем; углы расходления метатарзальных блоков близки к максимальной величине; также сильно расходятся оси вращения в метатарзо-фаланговых суставах, хорошо выражена выпуклость дорсальных поверхностей блоков, наиболее удлинен I палец (табл. 3, 4, 5; рис. 9, 35, 42). Несколько менее выражены особенности мускулатуры тазовой конечности глухаря, среди которых необходимо отметить максимальную относительную длину брюшек

большинства мышц области голени и цевки, большую протяженность дистального прикрепления *m. pubo-ischio-femoralis*, наиболее широкое мышечное брюшко *m. ischiofemoralis*, большую площадь апоневротической вставки в пределах брюшка подвздошно-бедренной порции *m. caudo-ilio-femoralis*, хорошую выраженность структур механизма автоматической фиксации согнутых пальцев (рис. 50, 51). Мускулатуру конечности глухаря в целом можно определить как относительно слабую, исходя из максимальной для тетеревиных массы тела и известного "запаздывания" увеличения силы мышц, возрастающей в квадратной степени, по сравнению с массой (объемом), возрастающей в кубической степени. При существенно большей массе тела глухаря, относительная масса его мышц сходна с таковой более мелких тетеревиных и лишь немногого превышает относительную массу мышц значительно более мелких белых куропаток (табл. 7, 8). При этом в большей степени ослаблено функциональное значение главных локомоторных мышц — ретракторов бедра и большинства длинных пальцевых сгибателей в отличие от вращателей бедра и коротких пальцевых мышц области цевки, хотя в целом распределение "мощностей" в пределах мускулатуры конечности остается вполне типичным для тетеревиных (табл. 9, 11, 13). Возможно, именно недостаток мышечной силы в сочетании с малой подвижностью глухаря обусловили частую максимальные величины углов перистости мышц.

Более узкая, на первый взгляд, специализация каменного глухаря, по сравнению с обыкновенным, в отношении зимних кормов взаимосвязана, несомненно, с приспособлением к определенным типам растительности аллопатрических на большей части современных ареалов двух видов (Потапов, 1985). Такая специализация имеет, очевидно, сравнительно недавнее происхождение, учитывая нередко имеющий место переход каменного глухаря в кедровые или даже лиственные леса при недостатке лиственничных по краям ареала (Козлова, 1932; Аверин, 1948).

Морфологические отличия каменного глухаря от обыкновенного составляют, по нашим данным, относительно более узкий таз, удлинение преацетабулярного отдела подвздошной кости по отношению к постацетабулярному, удлинившее, более грацильное и изогнутое бедро (табл. 2, 3; рис. 9). Указанные отличия сближают каменного глухаря в частности с полевым и кавказским тетеревами. Некоторое сходство с тетеревами характерно также для рыбчика, который в отношении кормов и биотопов проявляет большую пластичность, чем глухарь и дикиша. Формирование морфоэкологического облика рыбчика в определенной степени связано с наименьшими среди тетеревиных размерами (массой тела). Это обстоятельство позволяет в частности на основе относительно слабой мускулатуры конечности (табл. 7, 8) достичь более глубокой адаптации к передвижению на земле, чем у глухарей и дикиши. При значительно меньшей, казалось бы, относительной массе мускулатуры рыбчика в сравнении с глухарем, отношение индексов массы их мускулатуры составляет примерно 1,74, а в отношении массы тела достигает 10 (Колосов и др., 1983).

Из особенностей морфологии рыбчика, отличающих его от предыдущих тетеревиных, отметим относительное удлинение преацетабулярного отдела подвздошной кости (при весьма незначительном укорочении таза), более низкую седалищную кость, относительное удлинение конечности за счет всех скелетных элементов, сравнительно небольшую величину углов дивергирования метатарзальных блоков (табл. 2, 3, 4). Мускулатура более консервативна, главные особенности касаются степени развития отдельных мышц и их функциональных групп. Рыбчика отличает сравнительно слабая функциональная роль ретракторов и вращателей бедра, разгибателей голени, тогда как усилено значение мышц сгибающих и разгибающих цевку и пальцы (табл. 9, 11, 13). Очевидно, приобретение указанных особенностей и явилось одним из результатов приспособления к увеличению подвижности рыбчика на земле (в условиях захламленного леса) и в кронах деревьев. Сравнительно слабая функциональная роль ретракторов бедра и разгибателей голени, относительно тяжелая цевка и существенное сходство с глу-

харями по многим другим морфологическим параметрам резко отличает рябчика от фазановых и некоторых тетеревиных (рассмотренных ниже), также характеризующихся повышением степени приспособленности к наземной локомоции, которое однако шло по пути увеличения скорости и продолжительности передвижения и формировалось в других типах биотопов (открытые пространства, травянистые заросли).

На фоне отмеченного выше сходства экологических характеристик обыкновенного и воротничкового рябчиков последнего отличает своеобразный комплекс морфологических особенностей. К таковым следует отнести форму таза, который у исследованного нами представителя сужается от дорсального кентральному отделу, отчетливый вентральный изгиб постакетабулярного отдела, сильно развитый гребневидный отросток, форму седалищной кости, хорошо выраженную изогнутость наиболее грацильного из тетеревиных бедра, небольшую высоту его трохантера, форму медиального мыщелка бедра, близкую к минимальной суммарной величине углов дивергирования метатарзальных блоков II—IV пальцев и несколько уплощенную их дорсальную поверхность (табл. 2, 3, 4; рис. 10, 27, 35, 41).

Более близки представители обсуждаемых родов по относительной массе и морфологии мышечной системы тазовой конечности (табл. 7—13). Специфическим для *Bonasa* являются максимальная обособленность головок *m.tibialis cranialis* и краиолатеральной головки *m.flexor perforatus dig. II*, сравнительно проксимальное прикрепление *m.iliotrochantericus cranialis* на бедре и одинаковая ширина медиальной и латеральной порций *m.rubo-ischio-femoralis*. Сочетание перечисленных морфологических особенностей воротничкового рябчика (большинство из которых сближает его с фазановыми) с особенностями экологии вида позволяет классифицировать первые как плеziоморфные, унаследованные от предковой для тетеревиных в целом формы. В то же время, наличие отмеченных нами специфических черт морфологии обсуждаемого вида, вероятно, не могло не отразиться, например, на определенных особенностях экологии и этологии, изученных недостаточно полно (Потапов, 1985). Из немногих таких особенностей, встречающихся нами в литературе, отметим замечание А.Бента (Bent, 1932) о том, что воротничковый рябчик способен довольно быстро бегать ставя лапки на одной линии, одна впереди другой, что в целом более характерно для фазановых, чем для тетеревиных (Формозов, 1952).

В следующую группу мы включили тетеревиных тесно связанных с лесными биотопами и кустарниковых зарослями (подобно представителям первой группы), но тяготеющих к разреженным лесам с достаточно большими участками открытого пространства. В эту группу вошли полевой и кавказский тетерева, а также острохвостый тетерев.

В отличие от глухарей и дикиши, полевой тетерев (*Lyrurus tetrix*) предпочитает светлые лиственные или смешанные леса, чередующиеся с открытыми пространствами, лесостепные или даже степные зоны. Последнее существенно отличает его от рябчика. Заселение лесной зоны тетеревом происходит только в случаях появления значительных открытых массивов (вырубки, распашки, гари). Увеличение площадей сплошных хвойных лесов в местах обитания тетерева приводит к снижению его численности. Основу зимнего питания тетерева составляют концевые побеги, почки и сережки бересклета (тесная связь с бересклетом наблюдается по всему ареалу вида), побеги и почки ягодных кустарников, плоды можжевельника; в качестве дополнительного корма используются молодые побеги, шишечки и хвоя сосны, лиственницы или кедра. От представителей предыдущей группы (в наименьшей степени от рябчика) тетерева отличает одинаково уверенное передвижение и в кронах деревьев, и на земле, способность довольно быстро бегать, вести почти исключительно наземный образ жизни в безлесных районах (Богданов, 1868; Мензбир, 1900; Михеев, 1952; Юрлов, 1956; Воинственный, 1960; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кириков, 1975; Dejonghe, 1979; Потапов, 1981, 1985; Воронин, 1982; Muller, 1982 и др.). Таким образом, полевой тетерев проявляет заметно

более выраженную пищевую и биотическую пластичность, чем глухари, дикиша и рябчик.

Главным отличием экологии кавказского тетерева (*Lyrurus mlokosiewiczi*) от таковой полевого является еще менее тесная связь с лесом. Это обусловлено горным обитанием вида предпочтительно на уровне субальпийских и альпийских лугов. Как правило, эти уровни совпадают с верхними границами лесов и характеризуются наличием лишь небольших рощиц карликовых берез, зарослей можжевельника, рододендрона, ягодных кустарников. Рационы рассматриваемых видов тетеревов во многом совпадают. При этом кавказский тетерев больше передвигается по земле, от преследования часто убегает не взлетая (Noska, 1895; Аверин, 1938; Снигиревский, 1947; Михеев, 1952; Кузьмина, 1977; Потапов, 1978, 1981, 1985; Колесов и др., 1983 и др.).

Подобно тетеревам Старого Света, острохвостый тетерев Северной Америки (*Tympanuchus phasianellus*) также приурочен к открытым ландшафтам, заросшим невысокой травой и ягодниками вблизи значительных лесных массивов или среди разреженных групп деревьев. Биотическая пластичность данного вида проявляется в том, что на разных участках ареала его представители могут находиться на протяжении большей части года как в пограничной полосе хвойных или смешанных лесов, проводя много времени на деревьях, так и в лесостепных и степных районах в основном вдоль горных склонов. В последнем случае в лесные массивы он входит только на зимний период. Корм — типичный для большинства тетеревиных, зимнее питание более всего сходно с таковым тетеревов и рябчика и нередко дополняется плодами шиповника, зернами культурных злаков (Bent, 1932; Hamerstrom, Hamerstrom, 1951; Harris, 1967; Потапов, 1981, 1985).

В морфологическом отношении полевой тетерев наиболее близок к представителям предыдущей группы тетеревиных как по строению и пропорциям скелетных элементов, так и по морфологии мускулатуры аппарата наземной локомоции. В частности, с глухарями тетерева сближают относительно длинный и широкий таз, максимально расширенный вентрально отделе, незначительное превышение длины преacetабулярной части *ilium* с большим преимуществом в развитии горизонтального компонента ее дорсальной поверхности, низкая седалищная кость, почти не выраженный изгиб постacetабулярного отдела таза, слабая изогнутость бедра и отчетливое различие в форме его мышцелков, средняя для тетеревиных степень развития кнемиальных гребней голени, относительно короткая цевка, высокий гипотарзус, значительная величина углов расхождения метатарзальных блоков и округлая форма их дорсальных поверхностей (табл. 2, 3, 4; рис. 8, 26, 34, 40, 48). Большинство перечисленных особенностей являются общими также для дикиши и рябчика отражая определенный уровень специализации тетерева по пути приспособления к собственно "тетеревиному" образу жизни (оседлое наземно-древесное обитание, небольшая в целом подвижность и т.д.). Однако, немногие другие особенности морфологии, отчасти сходные с таковыми рябчика, характеризуют тетерева как вид сравнительно более приспособленный к передвижению по земле. К таким особенностям относятся удлинение и истончение бедра, удлинение голени, сравнительно небольшой угол скрученностии бедренной кости (вероятно, в связи с относительным удлинением конечности), укорочение пальцев, увеличение степени развития мускулатуры, относительное укорочение мышечных брюшек некоторых мышц области голени и цевки (табл. 3, 4, 5, 7). При этом преимущественно увеличена относительная масса ретракторов бедра (по отношению к массе тела) и их функциональное значение, что более ярко проявляется с учетом меньшей массы тетерева по сравнению с глухарем; в меньшей степени указанное преимущество характерно для разгибателей голени и цевки, сгибателей пальцев (табл. 8—13). Морфологический облик тетерева в сочетании с его экологической пластичностью позволяет определить данный вид как более генерализованный в сравнении с лесными тетеревиными (в особенностях глухарями и дикишей). Локализация мест многочисленных находок ископаемых остатков

Lyrurus tetrix свидетельствуют о его весьма давней приуроченности к лесостепным ландшафтам (Воинственский, 1960), что и послужило причиной сохранения сравнительно высокой среди тетеревиных степени универсализма в морфологическом и экологическом аспектах.

Очень близок к полевому тетереву по большинству морфологических параметров аппарата наземной локомоции кавказский тетерев. Тем не менее, ряд деталей строения, в основном скелетных элементов таза и конечности последнего, существенно отличают его от полевого тетерева: относительно более короткий и узкий таз со значительным преимуществом длины преацетабулярного отдела подвздошной кости и сужением от дорсального кентральному отделу, увеличение седалищной кости в каудовентральном направлении, менее выраженное различие в форме мышцелков бедра, относительно удлиненные голень и цевка (цевка грацильнее), гипотарзус относительно меньше, метатарзальные блоки дивергируют слабее (расхождение осей в тарзо-фаланговых суставах сходно с таковым полевого тетерева) и имеют несколько менее выраженную сферическую дорсальную поверхность, I палец относительно короче (табл. 2—5; рис. 7, 26, 40). В пределах мускулатуры особенностей заметно меньше, отметим среди них относительное укорочение брюшек медиальной и промежуточной порций икроножного мускула, относительное смещение начала медиального сгибателя голени, уменьшение протяженности прикрепления на бедре добавочной порции латерального сгибателя голени. Относительная масса мышц конечности в целом и отдельных функциональных групп у кавказского тетерева близок к таковой полевого, особенно если учесть меньшие размеры первого (табл. 7, 8, 9).

Некоторые из перечисленных признаков сближают кавказского тетерева с воротничковым рябчиком, белыми куропатками и с фазановыми в целом. Приобретение ряда специфических черт внешней морфологии кавказского тетерева рассматривалось как результат приспособления к обитанию в верхних поясах высоких гор (Потапов, 1978). На примере широко дивергировавших фазановых, однако, можно убедиться, что тенденция удлинения конечностей и в особенности ее дистальных элементов (в сочетании с относительным сужением таза) более характерна для равнинных форм (серая куропатка, турач, фазан), чем для обитателей предгорий и гор (табл. 2, 3; Кузьмина, 1964, 1977). Та же закономерность справедлива в общем и для млекопитающих (Mauri, Tito, 1980; Scott, 1985 и др.). Сказанное позволяет предположить, что формирование морфологических особенностей аппарата наземной локомоции кавказского тетерева могло происходить в условиях равнинных ландшафтов лесостепной полосы, характерной для более древней части современного ареала рода. С другой стороны, отсутствие морфологических различий между представителями равнинных и горных популяций полевого тетерева и данные палеонтологии свидетельствуют о давнем расхождении обсуждаемых видов (Потапов, 1981, 1985). Таким образом, кажется вполне вероятным отклонение линии *Lyrurus mlokosiewiczi* на уровне менее продвинутой в собственно "тетеревином" направлении морфологической основы, сохранившей больше, чем у *L. tetrix* архаичных, фазанидных черт. В отличие от воротничкового рябчика, такая основа для кавказского тетерева могла иметь преадаптивный характер для формирования довольно подвижного, преимущественно наземного образа жизни и обеспечить в дальнейшем выход в открытые безлесные пространства зоны лугов верхних поясов гор.

Не менее своеобразна морфология таза и тазовой конечности острохвостого тетерева. Сочетание большой длины таза, малого превышения длины преацетабулярной части подвздошной кости над таковой постацетабулярной, резкого сужения очень широкой в краниальном отделе преацетабулярной части *ilium* в каудальном направлении, максимального расширения от дорсального кентральному отделу таза, топографии дорсолатерального гребня и сравнительно сильного развития гребневидного отростка создает комплекс особенностей резко отличающий таз данного вида от таза какого-либо другого из тетеревиных (табл. 2; рис. 12). Бедро самое короткое в пределах семей-

ства, но довольно сильно изогнуто и имеет средний угол скрученности, его дистальные мышечки сходны между собой по форме (медиальный менее округлый в боковой проекции, чем у других тетеревиных), цевка средней длины, с относительно высоким гипотарзусом, средней степени скрученности, углы расхождения метатарзальных блоков и осей вращения в тарзо-фаланговых суставах сравнительно большие, дорсальная поверхность блоков несколько уплощена (табл. 3, 4; рис. 27, 41).

К отличительным особенностям мускулатуры тазовой конечности острохвостого тетерева относятся наиболее полная обособленность наружного бедренно-большеберцового мускула (это же характерно еще только для полынного тетерева), сугубо сухожильное общее дистальное прикрепление обеих порций хвостово-подвздошно-бедренного мускула, минимальная протяженность прикрепления к бедру обеих порций лобково-седалищно-бедренного мускула и в особенности латеральной, брюшко которой в наибольшей степени уступает ширине медиальной, раздельное сухожильное окончание на голени тазовой порции латерального сгибателя голени и медиального одноименного мускула, отсутствие одной из типичных для тетеревиных сухожильной веточки окончания длинного сгибателя пальцев на II пальце (рис. 67, 79, 93). При этом относительная длина брюшек большинства мышц голени и цевки сближает острохвостого тетерева с лесными тетеревами. Степень развития мускулатуры первого (учитывая среднюю между полевым тетеревом и рябчиком массу тела) в целом сходна с тетеревами, что справедливо и для отдельных функциональных групп мышц по величине обоих индексов (табл. 7—13).

Таким образом, в морфологии аппарата наземной локомоции *Tympanuchus* мы видим отчетливую мозаичность признаков, включающих особенности характерные для большинства лесных тетеревиных и тетеревов с одной стороны, для стоящего несколько особняком *Bonasa umbellus* и преимущественно наземных *Lagopus* с другой, и специфических особенностей обсуждаемого вида. Указанное обстоятельство свидетельствует, прежде всего, о весьма давней и глубокой дивергенции рода и основного ствола тетеревиных, обеспечивающей филогенетическое развитие первого (с формированием современного морфологического облика) по пути во многом иному, чем у большинства других тетеревиных. В таком случае становится вполне понятным морфологическое во многом несходство экологически близких *L. leucomelas* и *Tympanuchus*, хотя не исключена, на наш взгляд, вторичность современного образа жизни острохвостого тетерева. Примером специализации не от исходно примитивной (неспециализированной), а от довольно высоко специализированной формы может служить саджа, в аппарате наземной локомоции которой, подобно острохвостому тетереву, отмечено ряд специфических, "нетрадиционных" для отряда морфологических решений.

Последняя экологическая группа тетеревиных объединяет обитателей открытых ландшафтов, ведущих почти исключительно наземный образ жизни на протяжении всего года, и представлена родами *Lagopus* и *Centrocercus*.

Белая куропатка (*Lagopus lagopus*) предпочитает обширные пространства голой тундры, моховые болота лесных окраин или сплошных лесов, заросли ивняка или берез в поймах рек. Наличие разрозненных березовых, осиновых или ольховых колков, ивняковых зарослей или близость леса является обязательным компонентом мест обитания белых куропаток, которые избегают больших пространств совершенно голой тундры. Во время зимней непогоды с сильными ветрами птицы откочевывают в лесотундуру, в густые заросли ивняка или даже вглубь тайги. Наряду с наиболее характерным добыванием корма с земли (концы веток, побеги, почки, реже сережки березы и ольхи, ветки ивы) у белой куропатки отмечены нередкие случаи кормежки в кронах деревьев, где птицы чувствуют себя довольно уверенно. Последнее обычно вызвано недостатком наземных кормов или низкими температурами. В зимнее время существенно увеличивается удельный вес наиболее грубых веточных кормов. Во время кормежки на земле птицы передвигаются с обычной для тетеревиных скоростью перебегая от куста к кусту

и оставляя извилистую цепочку следов. Бегать могут очень быстро не только по земле и плотному насту, но и по рыхлому снегу, чему немало способствует разрастание волосовидных перьев на пальцах, увеличивающих площадь опоры. От преследования как правило уходят не взлетая (Мензбир, 1900; Bent, 1932; Снигиревский, 1946; Ульянин, 1949; Юрлов, 1956; Городков, Короткевич, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Watson, Jenkins, 1964; Pulliainen, 1970; Воронин, 1978, 1982; Geroudet, 1978; Андреев, 1980; Потапов, 1981, 1985; Пиминов, 1983 и др.).

На фоне очень сильного сходства белой куропатки и тундряной (*Lagopus mutus*) у последней заметно больше выражена приуроченность к открытым местам холмистой или горной тундры, лишенным древесной или кустарниковой растительности. При симпатричном размещении ареалов каждый из упомянутых видов занимает свою адаптивную нишу. Такое биотопическое разделение касается и кормов: наиболее характерный для белой куропатки веточный корм почти не поедается тундряной (что взаимосвязано отчасти с более слабым клювом), уступая тонким побегам кустарниковых и травянистых растений, семенам и сережкам ольхи. По сравнению с белой, тундряная куропатка заметно менее подвижна на земле и снегу, значительно реже кормится в кронах деревьев (Мензбир, 1900; Bent, 1932; Шульгин, 1936; Михеев, Кириков, 1952; Гизенко, 1955; Воробьев, 1963; Vaurie, 1965; Павлов, 1964; Кузьмина, 1977; Потапов, 1981, 1985 и др.).

Из представителей рода максимально оседлый образ жизни характерен для белохвостой куропатки (*Lagopus leucurus*), предпочтитающей, подобно тундряной, совершенно открытые пространства и избегающей древесной или кустарниковой растительности. Отличительной чертой белохвостой куропатки является обитание в горных районах (что для тундряной характерно лишь отчасти), всегда выше границы леса, а также отсутствие сезонных перемещений. Следует отметить меньшую в целом подвижность на земле птиц этого вида по сравнению с белой и тундряной куропатками, что обусловило (наряду с типичным для всех *Lagopus* уходом от преследования пешком) маскировку как основной способ избегания опасности. Состав кормов (в особенности зимний рацион) вполне сведен с таковым белой и тундряной куропаток (Bent, 1932; Berndt, Meise, 1962; May, Braun, 1972; Потапов, 1981, 1985).

Подобно белым куропаткам, исключительно наземный образ жизни на протяжении всего года ведет представитель монотипичного рода Северной Америки — полынnyй тетерев (*Centrocercus urophasianus*). Характерными биотопами полынного тетерева являются лишенные древесной растительности аридные плоскогорья и склоны гор с зарослями полыней, листья и нежные побеги которой служат основным кормом во все сезоны. Птицы ведут оседлый образ жизни, вынужденные миграции наблюдаются только зимой, в малоснежные места. На земле довольно подвижны, от опасности убегают и могут пробегать большие расстояния до того как взлетят.

Выраженная стенобионтность и стенофагия, отражающие высокую степень специализации, сильно ограничивают экологическую пластичность, о чем свидетельствует резкое снижение численности полынного тетерева при ухудшении гнездовых биотопов (Bent, 1932; Berndt, Meise, 1962; Vaurie, 1965; Потапов, 1981, 1985; Craw-ford, 1985). Заслуживает внимания свидетельство А.Бента (Bent, 1932) об очевидце, наблюдавшем полынного тетерева на ветвях кустарника.

Несмотря на существенное отличие представителей обсуждаемой группы от большинства других тетеревиных в экологическом отношении, многочисленный ряд морфологических черт аппарата наземной локомоции белых куропаток и полынного тетерева характеризует их как типичных тетеревиных птиц. Более того, некоторые особенности этой категории отдаляют указанных птиц от экологически близких фазановых больше, чем других тетеревиных, и являются, на первый взгляд (исходя из результатов функционального анализа), неадаптивными в отношении преимущественно наземного образа жизни. Так, у белых куропаток и полынного тетерева относительная ширина

таза больше, чем у других представителей семейства (максимально широкий в дорсальном отделе таз у тундряной куропатки), относительно короткая конечность (в основном за счет минимальной среди тетеревиных длины цевки), сильно скрученное бедро (табл. 2, 3). Сравнивая относительную длину таза обсуждаемых видов с его шириной, можно предположить, что именно укорочение таза у белых куропаток (что само по себе несколько сближает их с фазановыми) отчасти обусловило его относительное расширение подобно тому, как укорочение цевки обеспечило относительное увеличение высоты гипотарзуса (табл. 4). Вместе с тем, ряд особенностей скелета таза и конечности определяют конвергентное сходство всех представителей данной группы с фазановыми. Так, у белой и тундряной куропаток вентральная ширина таза меньше дорсальной, длина преацетабулярной части подвздошной кости значительно превышает длину постацетабулярной, седалищная кость увеличена за счет каудовентрального отдела, постацетабулярная часть таза изогнута вентрально, медиальный мышцелок бедра в боковой проекции несколько вытянут вентрально приближаясь по форме к латеральному, кнемиальные гребни голени сильно развиты, метатарзальные блоки и оси вращения в тарзо-фаланговых суставах дивергируют меньше, чем у большинства других тетеревиных (табл. 2, 4; рис. 5, 6, 26, 34, 40). У тундряной куропатки, кроме того, уплощена дорсальная поверхность метатарзальных блоков, а угол скрученности цевки значительно больше, чем у белой (табл. 4; рис. 40).

Мускулатуру тазовой конечности белой и тундряной куропаток, учитывая близкие к минимальным для тетеревиных размеры тела (мельче только рябчик), можно считать сравнительно мощной, главным образом это касается ретракторов бедра и в особенностях механически более выгодных *m.flexor cruris lateralis* и *m.pubo-ischio-femoralis* (табл. 7, 8, 10). Функциональное значение ретракторов бедра у белых куропаток наибольшее среди исследованных тетеревиных, это же справедливо для пронаторов бедра и разгибателей голени (табл. 9, 11, 13). В пределах приведенной закономерности большинство функциональных групп мышц сильнее развиты у тундряной куропатки и только вращатели бедра несколько мощнее у белой (табл. 8, 10, 12). Из других особенностей мускулатуры белых куропаток следует отметить небольшую протяженность прикрепления лобково-седалищно-бедренного мускула на бедре, относительно короткие мышечные брюшка некоторых мышц голени и цевки, наибольшее дистальное прикрепление на бедре краиального подвздошно-вертельного и хвостово-подвздошно-бедренного мускулов, крайнюю степень сращения латеральных головок прободенного сгибателя II пальца и двух порций внутреннего бедренно-большеберцового мускула, уменьшение количества терминалных веточек сухожилия длинного пальцевого разгибателя на III, IV пальцах, отсутствие отчетливо выраженных структур механизма автоматической фиксации согнутых пальцев, дистальное положение разделения сухожилия длинного пальцевого разгибателя. Некоторые морфологические особенности, сближающие *Lagopus* с фазановыми, являются общими и для *V.umbellus*, однако ряд признаков определяет глубокие различия представителей этих родов. К таким признакам относятся ширина таза и его форма, пропорции скелетных элементов конечности, степень развития мускулатуры, степень сращения головок двух- и трехглавых мышц, величина углов перистости большого количества мышц, схема дистального прикрепления мышц пальцев и др. (табл. 2, 3, 4). Именно к этой категории относятся особенности, которые сближают белых куропаток в частности с глухарем и дикушей: относительная ширина таза, пропорции скелетных элементов конечности (табл. 2, 3, 4), большая площадь проксимальных апоневрозов некоторых мышц, берущих начало от элементов таза, обширная апоневротическая вставка в пределах брюшка *p.caudo-ilio-femoralis* *m.ilio-femoralis*, форма *m.ischiofemoralis*.

Вышеизложенное позволяет предположить формирование современного морфо-экологического облика представителей *Lagopus* (с обособлением рода) на поздних этапах филогенеза тетеревиных. Об этом же свидетельствует сохранившаяся в разной степе-

пени способность белых куропаток кормиться в кронах деревьев, наиболее характерная для *L.lagopus*. О сравнительно недавнем становлении современного морфо-экологического типа представителей рода свидетельствуют также плейстоценовые находки белой и тундряной куропаток в Крыму, где в то время ландшафт был предположительно высокогорный, а не тундровый, наиболее характерный для рецентных видов (Воинственский, 1967). В сочетании с данными морфологии это обстоятельство позволяет определить более примитивными горные виды — тундряную и особенно белохвостую куропаток.

Некоторые морфологические характеристики аппарата наземной локомоции белых куропаток, сходные с таковыми большинства изученных фазановых, являются общими и для полынного тетерева. Среди них, прежде всего, отметим форму таза, максимально расширенного в дорсальном отделе, сравнительно высокий вертикальный компонент *facies dorsalis*, резкое сужение горизонтального в каудальном направлении, увеличенные (в сравнении с другими тетеревиными) размеры седалищной кости и краниального кнемиального гребня голени, уплощение дорсальной поверхности метатарзальных блоков, укорочение пальцев (табл. 2, 5; рис. 11, 35, 41). К этому разряду особенностей относятся максимальная среди тетеревинных относительная масса мускулатуры тазовой конечности (табл. 4), небольшая протяженность дистальной фиксации лобково-седалищно-бедренного мускула. В то же время, скелет и мускулатура аппарата наземной локомоции *Centrocercus* обладают некоторыми особенностями также сближающими его с фазановыми, но не характерными для *Lagopus*: увеличение седалищной кости в основном за счет площади подгребневой впадины, мощное развитие гребневидного отростка, максимальная обособленность наружного бедренно-большеберцового мускула, более чем двухкратное утолщение каудального отдела латерального подвздошно-большеберцового мускула в сравнении с краиальным, одинаковая длина головок прободенного и прободающего сгибателя II пальца. Приведенные различия, очевидно, могут служить основой для утверждения о том, что представители двух обсуждаемых родов эволюционировали, хотя и в пределах общей тенденции, обусловленной приспособлением к преимущественно наземному обитанию, но от разной исходной основы и разными путями. Однако, несомненной кажется общее для белых куропаток и полынных тетеревов условие перехода к такой экологической специализации на базе уже сформировавшегося в целом морфологического "тетеревинного" облика. Именно это обстоятельство повлияло на резко отличную от других наземных птиц (фазановые, пастушки) стратегию морфологических перестроек. В частности, удлинение конечности и коррелятивно связанное с этим сужение таза вряд ли было возможно для птиц обсуждаемых родов при относительно слабом развитии мускулатуры тазовой конечности (включенной в сложный комплекс морфо-физиологических корреляций, характеризующий тетеревинных как самостоятельный таксон). Укорочение же скелетных элементов, в сравнении с большинством других тетеревинных, обеспечило более дистальное прикрепление мышц,двигающих эти элементы, а также уменьшение инерционных характеристик самих элементов, что повысило механическую выгоду большинства мышц конечности. Передвижение по земле при этом ограничилось малой длиной шага. Последнее, в свою очередь, оказалось необходимым условием, компенсирующим невозможность (или сильное ограничение) совмещения опорной стопы с проекцией центра тяжести тела птицы обладающей широким тазом и короткой конечностью. По данным литературы у белой куропатки к тому же отсутствует разворот пальцев внутрь, к средней линии следа (Watson, Jenkins, 1964), отмеченный у других тетеревинных (Формозов, 1952, 1976), что еще увеличивает необходимость малой длины и большой частоты шага для сохранения равновесия в опорную фазу без поворотов туловища. Подобный механизм описан для чаек (Курочкин, 1971).

Достаточно высокая степень достоверности приведенных выше рассуждений хотя бы отчасти подтверждается наличием весьма сходных с отмеченными у *Lagopus* и

Centrocercus морфологических перестроек аппарата наземной локомоции *Pteroclidae* в связи с переходом к исключительно наземному обитанию на морфологической основе наземно-древесных *Columbiformes* в целом.

Сочетание особенностей морфологии птиц рассматриваемых родов, по нашему мнению, определяет большую примитивность *Centrocercus*. Менее глубокая специализация полинного тетерева к наземному передвижению, не затронувшая некоторые характерные для белых куропаток перестройки (изменение формы медиального мыщелка бедра, снижение массивности скелетных элементов конечности, уменьшение углов расхождения метатарзальных блоков) взаимосвязана, возможно, с обитанием в густых кустарниковых зарослях и с отсутствием конкурентов в потреблении специфичных кормов. С другой стороны, очень сильное развитие метатарзальных мякишней (рис. 122) частично компенсирует "несовершенство" морфологической конструкции.

ГЛАВА VII. АДАПТИВНАЯ СУЩНОСТЬ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ

Функциональный и морфоэкологический анализ выявленных специфических для тетеревиных (в пределах отряда *Galliformes*) черт аппарата наземной локомоции позволяют предположить основные направления его адаптивных перестроек в связи с конкретными экологическими факторами.

Относительно широкий таз с преобладанием ширины постакетабулярного отдела, отсутствие изогнутости таза, низкая седалищная кость, укороченная конечность (в особенности цевка), незначительная выраженность изогнутости бедренной кости, слабое развитие гребней голени, сравнительно большие углы расхождения продольных осей блоков II—IV пальцев являются основными из характерных признаков скелета тазовой конечности тетеревиных. Они взаимосвязаны с эффективностью действия локомоторных мышц и дополняются такими особенностями мускулатуры как слабое в целом ее развитие, повышенная статичность, относительно проксимальное прикрепление мышц ретрагирующих бедро, обширные области фиксации мышц тазобедренного сустава, длинные брюшка мышц области голени и цевки, отсутствие приводящего мускула второго пальца и некоторые другие. Перечисленные выше черты аппарата наземной локомоции характеризуют его как менее адаптированный к собственно наземному передвижению обусловливая в частности небольшие скорость передвижения и величину шага, наличие колебаний (поворотов) туловища при ходьбе и беге и т.п. Первоначально перестройки тазовой конечности тетеревиных от фазианидного предка могли отчасти определяться коррелятивными связями с перестройками других органов. Так, мощное развитие летательной мускулатуры до максимальных для куриных показателей (Сыч, 1985, 1990) ограничило развитие мускулатуры тазовой конечности. Последнее, в свою очередь, сопровождалось укорочением рычагов, на которые может достаточно эффективно действовать относительно слабая мускулатура (т.е. скелетных элементов конечности), а также отчасти определяло форму таза. В то же время, рассмотренные выше особенности аппарата двуногой локомоции оказываются вполне адаптивными в отношении передвижения в условиях захламленного леса, снежного покрова, обхватывающего лазания в кронах деревьев. В частности, укорочение конечностей и расширение таза сопряжено со снижением центра тяжести тела и увеличением ширины постановки конечностей, что увеличивает устойчивость птицы на ветвях. Кроме того, расширение таза вентральном отделе взаимосвязано со значительным объемом кишечника (Потапов, 1985), необходимого для эффективной утилизации грубых веточных кормов. Большие углы расхождения осей вращения в метатарзофаланговых суставах обуславливают сильное разведение разогнутых пальцев, увеличивая площадь опоры и снижая удельную нагрузку на след.

Образование большого количества длинных окостеневших участков (сесамоидов) в сухожилиях мышцдвигающих цевку и пальцы могло быть взаимосвязано со становлением характерного для всех куриных вертикального взлета с предшествующим прыжком. Наличие сесамоидов в этом случае способствует снижению потерь энергии сокращения мышц на растяжение самих сухожилий и более полной и быстрой передаче амплитуды сокращения дистальным элементам конечности. Хотя взрывообразный взлет в той или иной степени характерен всем куриным, наиболее важен он именно для тетеревиных, не использующих бег во время ухода от опасности. Интересным кажется предположить, что мощные прыжки современных краксов с земли на нижние ветки деревьев можно рассматривать в качестве преобраза вертикального взлета.

Конкурентоспособное существование современных тетеревиных в жестких климатических условиях высоких широт (отрицательные температуры, снежный покров, листопадные леса) обеспечивается в частности способностью птиц кормиться как в кронах деревьев, так и на земле, нередко требующей длительных пеших перемещений. В ряду морфологических особенностей, облегчающих наземную локомоцию при "тетеревиной" конструкции локомоторного аппарата выделим, прежде всего, скрученность бедренной кости и цевки и мощное развитие метатарзальных мякишев. Две первых особенности способствуют приближению стопы опорной конечности к проекции центра тяжести тела (при широком тазе и короткой конечности оно затруднено), что необходимо для сохранения равновесия в фазу опоры на одну конечность. Мощные метатарзальные мякиши, обладая демпферными свойствами, отчасти гасят толчок в момент опоры, что в противном случае требовало бы дополнительных мышечных усилий. Кроме того, мякиши предохраняют опорную лапу от "пробививания" и переразгибания пальцев. Приведенные выше и некоторые другие особенности морфологии аппарата двуногой локомоции тетеревиных составляют структурную основу его своеобразного функционального универсализма. В отличие от "универсализма", обусловленного отсутствием достаточно глубокой специализации (характерного для форм близких к примитивному состоянию), отмеченный универсализм тетеревиных основывается на сочетании ряда специализированных морфологических черт и носит, следовательно, вторичный характер.

Исходя из понимания филогенеза как процесса смены адаптаций, результаты наших исследований позволяют рассмотреть (в предположительном плане) некоторые вопросы филогении и систематики исследуемых групп. Становление тетеревиных, вероятнее всего, шло по пути идиоадаптации (Северцов, 1939) или алломорфоза (Шмальгаузен, 1940), то есть по пути возникновения частных, хотя и довольно глубоких приспособлений, определивших жесткую зависимость от комплекса климатических и географических факторов (Потапов, 1985). Тот же вывод можно сделать используя критерий адаптивных зон (Симпсон, 1948). По уровню морфоэкологической специализации (в данном случае аппарата наземной локомоции) образовавшаяся таким образом группа тетеревиных заслуживает, на наш взгляд, статуса самостоятельного семейства отряда Курообразных. Это противоречит мнению ряда авторов, рассматривающих тетеревиных в ранге подсемейства семейства фазановых (Verheyen, 1956; Sibley, 1960; Brodcorb, 1964; Short, 1967; Rome, 1978; Howard, Moore, 1980; Wolters, 1982) и подтверждает мнение некоторых других (Furbringer, 1888; Peters, 1934; Wetmore, 1960; Потапов, 1981; Stock, Bunch, 1982).

Разделяя общепринятою на сегодняшний день точку зрения на происхождение тетеревиных от фазианидного предка мы предполагаем, что наиболее близкими к исходной для семейства форме является воротничковый рябчик (*Bonasa umbellus*), аппарат наземной локомоции которого содержит наибольшее количество примитивных черт.

Отмеченные нами различия в строении скелета и мускулатуры таза и свободной конечности позволяет нам считать целесообразным рассмотрение в качестве самостоя-

тельных родов исследованных глухарей (каменного и обыкновенного) и тетеревов (кавказского и полевого): *Tetrao* (*T.urogallus*, *T.parvirostris*) и *Lyrurus* (*L.mlokosiewiczi*, *L.tetrix*), что не согласуется с мнением некоторых авторов (Short, 1967; Howard, Moore, 1980 и др.). Совокупность особенностей морфологии, сближающих *Tetrao* и *Falcipennis* с *Lagopus* при глубоком отличии их экологии, может свидетельствовать о филогенетической близости этих родов. Вероятно, адаптивные перестройки аппарата наземной локомоции белых куропаток, связанные с современным почти исключительно наземным обитанием, происходили на этапе вполне сформированного "тетеревиного" облика. Об этом свидетельствует, например, сохранившаяся у представителей рода способность в некоторых случаях кормиться в кронах деревьев и отсутствие приводящего мускула второго пальца, характерное для всех тетеревиных. Таким образом подтверждается вывод о филогенетической молодости рода *Lagopus* (Потапов, 1985), а формирование комплекса специфических для белых куропаток морфологических особенностей можно считать, очевидно, результатом "поздней специализации" (Северцов, 1984).

Учитывая значительное сходство в экологии *Lagopus* и *Centrocercus* (преимущественно наземное обитание на протяжении всего года), наличие у них некоторых общих особенностей морфологии является, вероятно, результатом конвергенции. Отмеченные нами специфические для каждого из этих родов особенности скелета и мускулатуры указывают на различные для них исходные формы и время обособления. Более древним, по нашему мнению, является род *Centrocercus*, который ближе к *Bonasa*, чем к *Lagopus*.

Адаптивная суть особенностей строения аппарата наземной локомоции фазановых особенно выражена при сравнении их с тетеревиными, поскольку эти семейства являются как бы полярными по некоторым экологическим и морфофункциональным параметрам. Узкий таз и относительно длинная конечность фазановых позволяют постановку опорной стопы под центр тяжести тела или близко к этому положению без выраженных поворотов туловища и значительных ротационных движений в коленном суставе (о последнем свидетельствует сходство формы латерального и медиального мыщелков бедра). Благодаря этим условиям облегчается также характерное для фазановых разгибание подстилки стоя на одной ноге. Мощная мускулатура конечности с относительно длинными волокнами и небольшими областями фиксации в сочетании с длинной конечностью дают возможность передвижения с большой величиной шага и скоростью. При этом увеличенная (в сравнении с тетеревиными) высота седалищной кости и изогнутость таза повышают эффективность действия ретракторов бедра, а относительно укороченные брюшка мышц области голени и цевки обусловливают облегчение этих элементов снижая их иннерционные характеристики. Наравне с некоторыми другими, перечисленные особенности свидетельствуют о сравнительно глубокой специализации аппарата наземной локомоции фазановых, как целостной функциональной системы, к собственно наземному передвижению (в отличие от тетеревиных, основным способом ухода от опасности у них является бег). По ряду основных из обсуждаемых выше морфологических характеристик индейки и цесарки заметно менее специализированы в этом направлении. При этом индейки занимают промежуточное положение между краксами и фазановыми и, возможно, близки к исходному для *Phasianidae* морфотипу. О весьма давней их обособленности может свидетельствовать полная редукция хвостово-бедренной порции *m.caudo-ilio-femoralis*.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов К.Г. Наблюдения над дикушей в Приамурье // Орнитология. — 1962. — Вып.4. — С. 182—184.
- Аверин Ю.В. Кавказский тетерев // Тр.Кавказск.госзаповедника. — 1938. — I. — С. 56—58.
- Аверин Ю.В. Каменный глухарь на Восточной Камчатке //Охрана природы. — 1984. — Вып.5. — С. 12—16.
- Александер Р. Биомеханика. — М.: Мир. — 1970. — 339 с.
- Андреев А.В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. — М.: Наука, 1980. — 175 с.
- Астанин Л. Возрастные изменения скелета млекопитающих в связи с вопросом определения возраста // Изв. научн. Ин-та им.П.Ф.Лесгата. — 1936. — 19, вып.2. — С. 203—231.
- Баранчеев Л.М. Численность и элементы экологии каменного глухаря в Амурской области // Орнитология. — 1965. — Вып. 7. — С. 92—96.
- Бельский Е.А. Некоторые адаптации журавлей к наземному передвижению // Журавли Палеарктики. Биология, морфология, распространение. — Владивосток, 1988. — С. 94—119, 228.
- Богданов М.Н. Биogeографический очерк тетерева полевого, *Tetrao tetrix* // Тр. I съезда русских естествоиспытателей. — СПб, 1868. — С. 189—210.
- Богданович И.А. О строении таза некоторых птиц в связи с особенностями их локомоции // Структура и биомеханика скелетно—мышечной и сердечно—сосудистой систем позвоночных. — Киев: Наук. думка, 1984. — С. 20—22.
- Богданович И.А. Сравнительная морфология цевки некоторых птиц // Вестн. зоологии — 1985. — N5. — С. 85—87.
- Богданович И.А. Некоторые моррофункциональные адаптации у птиц семейства тетеревиных: Тез. докл. IX Всесоюзн. орнитол. конф. — ч.1. — Л., 1986. — С. 86—87.
- Богданович И.А. О возможных причинах исчезновения приводящего мускула второго пальца у тетеревиных птиц — Киев, 1988. — С. 21—26. (Препр. АН УССР. 88.6. Ин-т зоологии).
- Богданович И.А. Адаптивные черты в строении аппарата наземной локомоции белых куропаток (*Lagopus, Tetraonidae*) // Вестн. зоологии — 1991. — N4. — С. 70—77.
- Бородулина Т.Л. К экологии и морфологии лысухи (*Fulica atra*) // Функциональная морфология птиц. — М.: Наука, 1964. — С. 58—93.
- Борщевский В.Г. О растительных кормах глухаря // Вопр. охот. орнитол. — М., 1986. — С. 102—128.
- Быков Н.М., Котикова Е.А. Влияние мышечной деятельности на форму таза и его конечностей // Апр. АГЭ. — 1932. — 11, Вып.2. — С. 337—360.
- Васнецов Н.А., Юдичев Ю.Ф., Жеребцов Н.А. К классификации мышц конечностей домашних животных // Уч.зап/Казан.вет.ин-т — 1961. — 80. — С. 97—109.
- Воинственский М.А. Птицы степной полосы европейской части. — Киев: Изд—во АН УССР, 1960. — 288С.
- Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауна прошлого. — Киев: Наук. думка, 1967. — Вып.3. — С. 3—76.
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 336 с.
- Воробьев К.А. Записки орнитолога. — М.: Наука, 1978. — 255 с.
- Воронин Р.Н. Белая куропатка большеземельской тунды. — Л.: Наука, 1978. — 168 с.
- Воронин Р.Н. Особенности питания тетеревиных птиц Тиманской тайги в снежный период // Фауна Урала и прилегающих территорий. — Свердловск, 1982. — С. 3—9.
- Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. — Новосибирск: Наука, 1967. — 235 с.
- Гамбарян П.П. К вопросу о функции перистых мышц // Докл. АН Арм. ССР. — 1957. — 25, N2. — С. 87—91.
- Гамбарян П.П. Бег млекопитающих. — Л.: Наука, 1972. — 334 с.
- Гамбарян П.П. Роль функциональной морфологии в систематике // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 374—375.
- Гайдар А.А. Эколого-морфологическая характеристика рябчика Вятской тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Свердловск, 1974. — 19 с.
- Гизенко А.И. Птицы Сахалинской области. — М.: Изд-во АН СССР, 1955. — 328 с.
- Гладков Н.А. Птицы Тиманской тунды. // Сб. трудов Зоомузея МГУ. — М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1951. — Т.7. — С. 15—89.
- Городков Б.Н., Короткевич С. С. Питание белой куропатки в зоне арктических пустынь // Зоол. журн. — 1957. — 36, N9. — С. 1382—1384.
- Гурфинкель В.С. , Левик Ю.С. Скелетная мышца. Структура и функция. — М.: Наука, 1985. — 141 с.
- Дементьев Г.П. Отряд рябки // Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т.2. — С. 71—91.
- Дементьев Г.П. Систематика птиц. Современное состояние и некоторые проблемы // Современные проблемы орнитологии. — Фрунзе, 1965. — С. 11—64.
- Дементьев Г.П., Шимбарева И.П. Птицы и зима 1939/1940г. // Зоол.журн. — 1941. — 20, N2. — С. 277—289.
- Дзержинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. — М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1972. — 155 с.
- Дзержинский Ф.Я. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря. // Орнитология.—

1974. — N11. — С. 54—68.
- Дзержинский Ф.Я. О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц // Адаптивные особенности и эволюция птиц. — М.: Наука, 1977. — С. 53—60.
- Дзержинский Ф.Я. Использование данных о функциональных свойствах конструкции при изучении филогении морфологическим методом // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 52—53.
- Дзержинский Ф.Я. Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 148—158.
- Дзержинский Ф.Я. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. — 1982. — 61, N7. — С. 1030—1041.
- Долго-Сабуров Б.А. Анализ функциональных взаимоотношений между мышцей и костью // Тр. IV Всесоюзн. съезда зоологов, анатомов и гистологов. — Киев — Харьков, 1931. — С. 231—232.
- Жежерин В.П. Орнитофауна украинского полесья и ее зависимость от ландшафтных условий и антропических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1970. — 22 с.
- Ильичев В.Д. Остеологические различия овсянок // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1962. — N2. — С. 49—54.
- Ильичев В.Д. Функциональная морфология и "неморфологические" критерии современной систематики // Современные проблемы орнитологии. — Фрунзе, 1965. — С. 87—108.
- Ильичев В.Д. Адаптации — экологические параллелизмы — мозаичная эволюция // Журн. общ. биол. — 1973. — 34, N1. — С. 66—80.
- Иорданский Н.Н. Функциональный анализ в эволюционной морфологии // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 49—51.
- Иорданский Н.Н. Форма, функция и биологическая роль органов и структур. К методологии морфофункционального анализа // Проблемы развития морфологии животных. — М.: Наука, 1982. — С. 112—121.
- Карташев Н.Н. Систематика птиц. — М.: Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Карташев Н.Н., Гладков Н.А. Семейство фазановые // Птицы Советского Союза. — М., 1952. — Т.4. — С. 133—246.
- Кафтановский Ю.М. Материалы по биологической анатомии ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* L.) // Зоол. журн. — 1938. — 17, N1. — С. 1071—1079.
- Кесслер К.Ф. О ногах птиц в отношении к систематическому делению этого класса. — СПб, 1840. — 104 с.
- Кириков С. В. Род глухари // Птицы Советского Союза. — М., 1952. — Т.4. — С. 84—132.
- Кириков С. В. /ред./ Тетеревиные птицы. — М.: Наука, 1975. — 370 с.
- Клыков В.И. Морфофункциональный анализ локтевого сустава некоторых копытных // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1978. — 20 с.
- Ковешникова А.К., Комикова Е.А. Влияние измененной статики на развитие мышц и скелета // Изв. научн. Ин-та им. П.Ф.Лесгасфта. — 1934. — 17-18. — С. 45—64.
- Козлова Е.В. Птицы высокогорного Хангая // Тр. Монгольск. комис. — Л., 1932. — N3 — С. 1—93.
- Козлова Е.В. Связь между образом жизни птиц и направлением развития летательного аппарата // Изв. АН СССР. Отд-ние биол. наук. — 1946. — N4. — С. 403—412.
- Козлова Е.В. Ржанкообразные. Подотряд Кулики. — М.; Л.: Наука, 1961. — 500 с.; 1962. — 433 с. — (Фауна СССР. Нов. сер.; № 81, 82).
- Кокшайский Н.В. Функциональная морфология и ее затянувшиеся "болезни роста" // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 44—49.
- Кокшайский Н.В. О соотношении между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологический аспект эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 37—52.
- Колосов А.Н., Лавров Н.П., Михеев А.В. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. — М.: Высшая школа, 1983. — 310 с.
- Котов А.А. Материалы по экологии и поведению вяхиря // Бюлл. Моск.о-ва испытателей природы. Отд-ние биол. — 1976. — 81. — N3. — С. 23—30.
- Кузьмина М.А. Материалы по экологии и морфологии темнобрюхого улара и кеклика // Зоол. журн. — 1955. — 34. — N1. — С. 175—190.
- Кузьмина М.А. Приспособление тетеревиных и фазановых к особенностям климатических условий // Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1961. — 15. — С. 104—114.
- Кузьмина М.А. Экологоморфологические особенности рыбчика // Орнитология. — 1962. — Вып.4 — С. 411—415.
- Кузьмина М.А. Морфофункциональные особенности задних конечностей куриных // Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР. — 1964. — 24. — С. 90—120.
- Кузьмина М.А. Тетеревиные и фазановые СССР. — Алма-Ата: Наука Каз. ССР, 1977. — 294 с.
- Курочкин Е.Н. Локомоция и морфология тазовых конечностей плавающих и ныряющих птиц // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1968. — 17 с.
- Курочкин Е.Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных 1969. — М.: ВИНИТИ, 1971. — С. 94—135.
- Лесгафт П.Ф. Основы теоретической анатомии. — СПб, 1905. — Ч. I. — 351 с.
- Манзий С. Ф., Мороз В.Ф. Морфофункциональный анализ грудных конечностей млекопитающих. — Киев:

- Наук. думка, 1978. — 133 с.
- Матвеев В.С.* О преобразовании функций в индивидуальном развитии животных // Зоол. журн. — 1957. — 36, №1. — С. 4—25.
- Мекленбургев Р.Н.* Отряд Голуби // Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т.2. — С. 3—69.
- Мензбир М.А.* Птицы России. — М., 1895. — Т.1. — 836 с.
- Мензбир М.А.* Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа. — М., 1902. — Т.2. — 498 с.
- Михеев А.В., Кириков С. В.* Семейство Тетеревиные // Птицы Советского Союза. — М., 1952. — Т.4 — С. 10—83.
- Мишин И.П.* О питании диких на Сахалине // Орнитология. — 1959. — Вып. 2. — С. 197.
- Мишин И.П.* К биологии тетеревиных птиц на Сахалине // Там же. — 1960. — Вып. 3. — С. 251—258.
- Некрасов Б.В.* Морфологические особенности челюстного аппарата выорковых (Fringillidae), связанные с зернодлостью // Систематика, морфология и биология птиц. — Л.: Наука, 1978. — С. 35—175.
- Павлов Б.М.* Белая и тундряная куропатка Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1974. — 19 с.
- Пиминов В.Н.* Стационарное размещение белой куропатки // Птицы Сибири. Тез. докл. ко 2 орнитол. конф. — Горно-Алтайск, 1983. — С. 92—93.
- Познанин Л.Р.* О значении различных способов передвижения в эволюции птиц // Экология и миграции птиц. — Рига: Изд-во АН Латв ССР, 1961. — С. 345—351.
- Потапов Р.Л.* О функциональном значении роговой бахромы на пальцах тетеревиных птиц // Зоол. журн. — 1969. — 48, №9. — С. 1379—1382.
- Потапов Р.Л.* Сравнительный обзор диких (роды *Falcipennis* и *Canachites*, *Tetraonidae*) Азии и Северной Америки // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. — 1970. — 47. — С. 205—235.
- Потапов Р.Л.* Адаптация семейства *Tetraonidae* к зимнему сезону // Там же. — 1974. — 55. — С. 207—251.
- Потапов Р.Л.* Новые сведения о кавказском тетереве (*Lyrurus mlokosiewiczi*) // Там же. — 1978. — Т.76. — С. 24—35.
- Потапов Р.Л.* Семейство тетеревиных птиц, *Tetraonidae*, мировой фауны (Экологический—морфологический анализ, систематика, филогения, эволюция): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1981. — 35 с.
- Потапов Р.Л.* Биоэнергетика тетеревиных птиц, *Tetraonidae*, в зимний период // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. — 1982. — 113. — С. 57—67.
- Потапов Р.Л.* Отряд курообразные (Galliformes). Часть 2. Семейство тетеревиные (*Tetraonidae*). — Л.: Наука, 1985. — 637 с. — (Фауна СССР; Птицы. Т.3. — Вып.1).
- Радионова Т.В.* Морфо-биологический анализ мышечной системы ноги куриных (Galliformes) // Тр. Научно-исслед. зool.-биол. Ин-та Харьк. Ун-та. — 1940. — 8-9. — С. 213—233.
- Родионов М.А.* К биологии рыбчика (*Tetrastes bonasia*) В Ленинградской области // Уч. зап. Ленингр. пед. Ин-та им. А.И.Герцена. — 1963. — 230. — С. 139—165.
- Руминский Л.З.* Математическая обработка результатов эксперимента. — М.: Наука, 1971. — 192 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
- Северцов А.С.* Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга // Журн. общ. биол. — 1984. — 45, №5. — С. 586—595.
- Седалищев В.Т.* К экологии некоторых тетеревиных птиц центральной Якутии // Птицы Сибири. Тез. докл. ко 2 Сиб. орнитол. конф. — Горно-Алтайск, 1983. — С. 153—154.
- Семенов-Тян-Шанский О.И.* Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландского гос. заповедника. — М., 1960. — 318 с.
- Симпсон Дж.* Темпы и формы эволюции. — М.: ИЛ, 1948. — 369 с.
- Скрипчинский К.К.* К вопросу акклиматизации бородатой куропатки на среднем и южном Урале // Материалы 3 Всесоюз. орнитол. конф. — Львов, 1962. — Кн.2. — С. 186—188.
- Снигиревский С. И.* Тетеревиные СССР: Дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1946. — Машинопись.
- Соколов В.Е., Воробьев Э.И.* Задачи эволюционной морфологии позвоночных // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 6—11.
- Соколов В.Е., Воробьев Э.И.* Эволюционная морфология позвоночных и ее задачи // Проблемы развития морфологии животных. — М.: Наука, 1982. — С. 4—19.
- Стангенберг Е.П.* Отряд Пастушки // Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т.3. — С. 604—677.
- Станчинский В.В.* Эволюция в связи с приспособлением к различным средам обитания // Тр. 2 съезда анатомов и гистологов в Москве, 1925. — М.: Главнаука, 1927. — С. 237—246.
- Степанян Л.С.* Систематические взаимоотношения диких и канадского рыбчика // Орнитология. — 1962. — Вып.5. — С. 368—371.
- Строганов С. У.* Фазан в Таджикистане // Охота и охот. хоз-во. — 1957. — N4. — С. 21—22.
- Судиловская А.М.* Сравнительно-анатомическое изучение мускулатуры и иннервации тазовой области и задних конечностей *Ratitae* (*Struthio*, *Rhea*, *Dromaeus*). — Л.: Изд-во АН СССР, 1931. — 84 с.
- Суханов В.Б.* Некоторые методологические вопросы функциональной морфологии опорно-двигательного аппарата наземных позвоночных и изучение их аллюров // Локомоция животных и биомеханика опорно-двигательного аппарата. — Киев: Наукова думка, 1979. — 190 с.
- Суханов В.Б., Гамбарян П.П.* Состояние и задачи морфологии позвоночных и роль эволюционного, экологического и функционального подходов в их решении // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 27—33.

- Сушкин П.П. К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (*Accipitres*) и вопросы классификации // Уч. зап. Моск. Ун-та. Отд-ние ест. ист. — 1902. — 17. — 415 с.
- Сыч В.Ф., Богданович И.А. Сравнительная морфология мышц—ретракторов бедра некоторых куриных и голубеобразных // Вестн. зоологии. — 1983. — N5. — С. 54—62.
- Сыч В.Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. — Киев: Наук. думка, 1985. — 171 с.
- Сыч В.Ф., Богданович И.А. Строение и функциональное значение метатарзальных мякишей у птиц отряда Курообразные // Вестн. зоологии. — 1989. — N3. — С. 46—52.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Там же. — 1985. — N3. — С. 79—81.
- Сыч В.Ф. Морфологические особенности мускулатуры тазовой конечности гоацина *Opisthocomus hoazin* (Galliformes) // Зоол. журн. — 1988. — 67, N 12. — С. 1854—1864.
- Сыч В.Ф. Морфология локомоторного аппарата куриных птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Казань, 1990. — 33 с.
- Татаринов Л.П. Морфология, палеонтология и филогенетика // Состояние и перспективы развития морфологии. — М.: Наука, 1979. — С. 38—42.
- Татаринов Л.П. Классический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. — 1984. — N3. — С. 3—16.
- Тугаринов А.Я., Козлова Е.В. Таджикский фазан // Изв. Тадж. фил. АН СССР. — 1945. — N6. — С. 7—35.
- Ульянин Н.С. К экологии тетерева, белой и серой куропаток северного Казахстана // Тр. Наурзум. гос. заповедника. — М., 1949. — II. — С. 108—139.
- Усенко В.П. Морфо-функциональный анализ тазовой кинесики деяющих птиц // Пр. Ін-ту зоол. АН УРСР. — 1962. — 18. — С. 77—87.
- Усенко В.П. Морфо-функциональные особенности скелета и мускулатуры тазовой конечности дневных хищных и голенастых птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1964. — 23 с.
- Усенко В.П. Морфо-функциональный анализ скелета тазовой конечности дневных хищных и голенастых птиц // Адаптивные особенности кровеносной и других систем органов у млекопитающих и птиц. — Киев: Наукова думка, — 1965. — С. 110—122.
- Федюшин А.В., Долбик М.М. Птицы Белоруссии. — Минск, 1967. — 518 с.
- Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. — М., 1935. — 108 с.
- Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Нов. сер. Отд-ние зоол. — 1946. — 20. — N5. — 152 с.
- Формозов А.Н. Спутник следопыта. — М., 1952. — 359 с.
- Формозов А.Н. Снежный покров и куриные птицы // Охота и охот. хоз-во. — 1970. — N5. — С. 18—22.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. — М.: Наука, 1976. — 310 с.
- Формозов А.Н. Среди природы. — М.: Изд-во МГУ, 1983. — 285 с.
- Францевич Л.И. Обработка результатов биологических экспериментов на микро-ЭВМ "Б3—21". — Киев: Наук. думка, 1980. — 87 с.
- Шапошников Л.К. О классификации птиц на основе их питания (на примере отряда куликов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1951. — 12 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 144 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 232 с.
- Штегман Б.К. Центр тяжести у птиц и его значение для положения крыльев при полете // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1949. — N2. — С. 208—217.
- Штегман Б.К. Исследование о полете птиц // Сб. памяти акад. П.П.Сушкина. — М.; Л.: Наука, 1950. — С. 237—265.
- Штегман Б.К. О летных качествах пастушковых птиц // Зоол. журн. — 1952. — N5. — С. 714—721.
- Штегман Б.К. Особенности летных качеств врановых птиц // Там же. — 1954. — 33. — N3. — С. 653—668.
- Штегман Б.К. О некоторых особенностях строения скелета голубей и рябков // Орнитология. — 1958. — Вып. 197. — С. 189—207.
- Штегман Б.К. Особенности строения задних конечностей у голубей и рябков и некоторые черты приспособления птиц к передвижению по земле // Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. — 1960. — Вып. 9. — С. 304—316.
- Шульгин Л.М. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. — Владивосток, 1936. — 436 с.
- Юдин К.А. Морфологические адаптации семейства Falconidae // Сб. памяти акад. П.П.Сушкина. — М.; Л.: Наука, 1950. — С. 135—208.
- Юдин К.А. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоол. журн. — 1957. — 36, N1. — С. 113—121.
- Юдин К.А. Филогения и классификация ржанкообразных. — М.; Л.: Наука. — 1965. — 261 с. (Фауна СССР. Птицы, Нов. сер., N91).
- Юдин К.А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. — 1970. — 47. — С. 32—66.
- Юдин К.А. О понятии "признак" и уровнях развития систематики животных // Там же. — 1974. — 53. — С. 5—29.

- Юдин К.А.* Классические морфологические признаки и современная систематика птиц // Там же. — 1978. — 76. — С. 3—8.
- Юдин К.А.* Морфологические системы класса птиц и возможности их дальнейшего усовершенствования // Там же. — 1983. — 116. — С. 3—11.
- Юрлов К.Т.* К экологии тетеревиных (Tetraonidae) лесостепи Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1956. — 21 с.
- Якоби В.Э.* Экологоморфологическое исследование полета диких и домашних голубей. Функциональная морфология птиц. — М.: Наука, 1964. — С. 15—32.
- Alexander R.McN.* Allometry of the limbs of antelopes (Bovidae) // J. Zool. — 1977. — 183, N1. — P. 125—146.
- Alexander R.McN.* Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds // Ibid. — 1983. — 200, N2. — P. 215—231.
- Alexander R.McN., Bennet M.B., Ker R.F.* Mechanical properties and function of the paw pads of some mammals // Ibid. — 1986. — A209, N3. — P. 405—419.
- Alexander R.McN., Maloij G.M.O., Njau R., Jayes A.S.* Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*) // Ibid. — 1979. — 187, N2. — P. 169—178.
- Bellairs A.d'A., Jenkin C.R.* The skeleton of the birds // Biology and comparative physiology of birds. — New York, London: Acad. Press, 1960. — Vol. I. — P. 241—300.
- Bent A.C.* Life histories of North American Gallinaceous Birds // U.S. Nat. Mus. Bull. — 1932. — N162. — 490 p.
- Berge J.V.* Notes on the myology of the pelvic limb in Kiwi (*Apteryx*) and in other birds // Auk. — 1982. — 99, N2. — P. 309—315.
- Berger A.G.* The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae // Amer. Midl. Nat. — 1952. — 47, N3. — P. 513—605.
- Berger A.G.* Anatomical variation and avian anatomy // Condor. — 1956. — 58, N6. — P. 433—441.
- Berlin O.G.* A comparative study of the birds limb musculature and the toes of four local representatives of Falconiformes // J. Anim. Morphol. and Physiol. — 1962. — 9, N1. — P. 1—17.
- Berlin O.G.* A comparison of hind limb musculature of the House Sparrow, *Passer domesticus* (Linnaeus) with that of the Blue Rock, *Columba livia* Gmelin. // Pavo. — 1963. — N1. — P. 48—51.
- Berndt R., Meise W.* Naturgeschichte der Vogel. — Stuttgart: Kosmos, 1959. — Bd. 1. — 389 s.
- Berndt R., Meise W.* Naturgeschichte der Vogel. — Stuttgart: Kosmos, 1962. — Bd. 2. — 679 s.
- Bock W.J.* The systematic position of the Australian Dotterel, *Peltohyas australis* // Emu. — 1964. — 63, N5. — P. 384—404.
- Bock W.J.* Mechanics of one— and two—joint muscles // Amer. Mus. Nov. — 1968. — N2319. — P. 1—45.
- Bock W.J.* The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organisation // System. Zool. — 1965. — 14, N4. — P. 272—287.
- Bock W.J.* From biologische anatomie to ecomorphology // Neth. J. Zool. — 1990. — 40, N1/2. — P. 254—277.
- Bock W.J., Miller W. de W.* The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // Amer. Mus. Nov. — 1959. — N1931. — P. 1—45.
- Cavagna G.A., Heglund N.C., Taylor C.R.* Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure // Amer. J. Physiol. — 1977. — 233. — P. 243—261.
- Cavagna G.A., Saibene F.R., Margaria R.* Mechanical work in running // J. appl. Physiol. — 1964. — 19. — P. 249—256.
- Cavanagh P.R., Lafontaine M.A.* Ground reaction forces in distance running // J. Biomech. — 1980. — 13. — P. 397—406.
- Clark J., Alexander R.McN.* Mechanics of running by quail (*Coturnix*) // J. Zool. — 1975. — 176. — P. 87—113.
- Coues E.* The osteology of the *Colymbus torquatus* // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. — 1866. — 1, N 2. — P. 131—172.
- Cracraft J.* The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia* // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1971, N 144. — P. 171—268.
- Cracraft J.* Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiforms birds, with comments on the early history of birds // Syst. Zool. — 1982. — 31. — P. 35—56.
- Cracraft J.* Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: a numerical cladistic analysis // Auk. — 1985. — N 102. — P. 834—853.
- Crawford J.A., Lutz R.S.* Sage Grouse population trends in Oregon, 1941—1983 // Murrelet, 1985. — 66, N3. — P. 69—74.
- Crichton V.* Autumn and winter foods of the Spruce Grouse in central Ontario // J. Wildl. Manag. — 1963. — 27, N4. — P. 597—598.
- Davis W.E.* Spruce grouse, *Canachites canadensis*, feeds on needles of red pin, *Pinus resinosa* // Can. Field-Natur. — 1987. — 101, N 2. — P. 155.
- Dejonghe J.—F.* Modes d'alimentation et régimes alimentaires des gallinaces // Connais. Chasse. — 1979. — N33. — P. 44—46, 48—49.
- Delacour J.* The phasants of the world. — London: Country life; New York: Scribner, 1951. — 347 p.
- Duncker H.R.* The significance of morphology in the biological sciences: the necessity for pictorial illustrations of the complexity of morphological structures // Trends. Vertebr. Morphol.: Proc. 2 nd Int. Symp. Vertebr. Morphol., Vienna, 1986. — Stuttgart; New York, 1989. — P. 619—630.
- Eftman H.* The function of muscles in locomotion // Amer. J. Physiol. — 1939. — 125. — P. 357—366.

- Elfman H.* Skeletal and muscular systems: structure and function // *Medical Physics*. — Chicago: Year Book Publ., 1944. — P. 1420—1430.
- Elfman H.* Biomechanics of muscles with particular application to studies of gait // *J. Bone Joint Surg.* — 1966. — 48. — A. — P. 363—377.
- Engels W.T.* Variation in bone length and limb proportions in the coot (*Fulica americana*) // *J. Morphol.* — 1938 a. — 62. — P. 599—607.
- Engels W.T.* Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx* // *Ibid.* — 1938 b. — 63. — P. 207—217.
- Fisher H.J.* Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World Vultures // *Amer. Midl. Nat.* — 1946. — 35. — N3. — P. 545—727.
- Fung G.C.* Biomechanics. Mechanical properties of living tissues. — New York, 1981. — 433 p.
- Furbringer M.* Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel. — Amsterdam, Jena, 1888. — Bd.1/2. — 1751 s.
- Gadow H.* Über das Verdauungssystem der Vogel // *J. f. Ornithol.* — 1876. — 24, N4. — S. 163—173.
- Gadow H.* Vogel (Aves) // *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*. — 1890. — Bd.6, Abt.4. — 1. — Anatomischer Theil. — 1000 s.
- Gadow H.* Vogel (Aves) // *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*. — 1893. — Bd.6, Abt.4. — 2. — Systematischer Theil. — 303 s.
- Gadow H.*, *Zelenka E.* Aves // *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, in Wort und Bild. — Leipzig, 1891. — Bd.2. Anatomischer Theil. — 1008 s.
- Gans C.* Functional analysis of muscular system — theory and example // *Vertebrata Hungarica*. — 1982. — 21. — P. 131—140.
- Gans C.*, *Bock W.J.* The functional significans of muscle architecture. A theoretical analysis // *Ergeb. Anat. Entwick.* — 1965. — 38. — P. 115—142.
- Garrod A.H.* On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification. Part I. // *Proc. Zool. Soc. London*. — 1873. — P. 626—644.
- Garrod A.H.* On certain muscles of birds and their value in classification. Part 2 // *Ibid.* — 1874. — P. 111—123.
- Garrod A.H.* On the desposition of the deep plantar tendons in different birds // *Ibid.* — 1875. — P. 339—348.
- George J.C.*, *Berger A.J.* Avian myology. — New York: Acad. Press, 1966. — 500 p.
- Geroudet P.* Grands Echassiers, Gallinaces, Ralles D'europe. — Delachaux: Niestle, 1978. — 429 p.
- Gregory W.K.* Notes on the principles of quadrupodal locomotion // *Ann. New York Acad. Sci.* — 1912. — 22. — P. 267—294.
- Hamerstrom F.N.*, *Hamerstrom F.* Mobility of the sharp-tailed grouse in relation to its ecology and distribution // *Amer. Midl. Nat.* — 1951. — 46, N1. — P. 174—226.
- Harris S.W.* Fall foods of sharptailed grouse in Minnesota // *J. Wildl. Manag.* — 1967. — 31, N3. — P. 585—587.
- Hartman F.A.* Locomotor mechanisms of birds // *Smith. Inst. Misc. Coll.* — 1961. — 143, N1. — P. 1—91.
- Haughton S.* On the muscular mechanism of the leg of the ostrich // *Ann. and Mag. Nat. Hist.* — 1865. — 15. — P. 610—624.
- Haughton S.* Muscular anatomy of the emu (*Dromaeus novahollandia*) // *Ibid.* — 1867. — 17. — P. 136—138.
- Hayes G.*, *Alexander R.McN.* The hopping gaits of the crows (*Corvidae*) and other bipeds // *J. Zool.* — 1983. — 200, N2. — P. 205—213.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. — Urbana, 1966. — 263 p.
- Heppner F.H.*, *Anderson J.G.T.* Leg trust important in flight takeoff in the pigeon // *J. Exp. Biol.* — 1985. — 114. — P. 285—288.
- Holman J.A.* Osteology of gallinaceous birds // *Quart. J. Florida Acad. Sci.* — 1964. — 27, N3. — P. 230—252.
- Holmes E.B.* Variation of the muscle and nerves of the leg in two genera of Grouse // *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* — 1963. — 12, N9. — P. 363—474.
- Howard R.*, *Moore A.* A complete check-list of the Birds of the world. — New York, Toronto, Melbourne: Oxford U.P., 1980. — 701 p.
- Hudson G.E.* Studies of the muscles of the pelvic appendage in birds // *Amer. Midl. Nat.* — 1937. — 18. — P. 1—108.
- Hudson G.E.* Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds, 2. The heterogeneous order Falconiformes // *Ibid.* — 1948. — 39. — P. 102—127.
- Hudson G.E.*, *Lanzillotti P.J.*, *Edwards G.D.* Muscles of the pelvic limbs in Galliform birds // *Ibid.* — 1959. — 61. — P. 1—67.
- Hudson G.E.*, *Parker R.A.*, *Berge J.V.*, *Lanzillotti P.J.* A numerical analysis of the modifications of the appendicular muscles in various genera of Gallinaceous birds // *Ibid.* — 1966. — 76. — N1. — P. 1—73.
- Huxley T.H.* On the classification and distribution of the Alectornomorphae and Heteromorphae // *Proc. Zool. Soc. London* — 1868. — P. 294—319.
- Jacques D.* La Gelinotte huppée // *Carnets zool.* — 1987. — 47, N3. — P. 87—92.
- Jonkel C.L.*, *Greer K.R.* Fall foods habits of spruce Grouse in Montana Northwest // *J. Wildl. Manag.* — 1963. — 27, N 4. — P. 593—596.
- Kaiser C.E.*, *George J.C.* Interrelationship amongst the avian orders Galliformes, Columbiformes and Anseriformes as evinced by the fiber types in the pectoralis muscle // *Can. J. Zool.* — 1973. — 51, N 8. — P. 887—892.
- Kummer B.* Bauprinzipien der Saugersceletes. — Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 1959. — 236 s.

- Kummer B.* Biomechanische Konsequenzen der tetrapoden Locomotion // Zool. Ib., Anat. Abt. — 99, N 2. — S. 117—128.
- Langer K.* Über die fußgelenke der Vogel // Denksch. Kaiserlichen Acad. Wiss., Math.— Naturwiss. — 1859. — 16. — S. 93—130.
- Lennart S.* The ecology of wood pigeon (*Columba palumbus* L.) and stock doves (*C. oenas* L.) in Finland // Rustatieteell. Julk. — 1984. — N43. — P. 3—11.
- Leo S.* Mechanick und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle (*Rallus aquaticus*), Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) // J. Ornithol. — 1959. — 100, N 1. — P. 3—24.
- Leopold S.A.* Intestinal morphology of Gallinaceous birds in relation to food habits // J. Wildl. Manag. — 1954. — 17. — P. 197—203.
- Maloiy G.M.O., Alexander R.McN., Njau P., Jayes A.S.* Allometry of the legs of running birds // J. Zool. — 1979. — 187, N2. — P. 161—167.
- Mauri N., Timo H.* Variations in body measurements of wild and semi—domestic reindeer (*Rangifer tarandus*) in Fennoscandia // Ann. Zool. Fenn. — 1980. — 17. — P. 275—283.
- May T.A., Braun C.E.* Seasonal foods of adult white—tailed ptarmigan in Colorado // J. Wildl. Manag. — 1972. — 36, N 4. — P. 1180—1186.
- Mayr E.* Future challenges of systematic ornithology // J. Yamashina Inst. Ornithol. — 1989. — 21, N2. — P. 154—164.
- Mayr E., Amadon D.* A classification of recent birds // Amer. Mus. Nov. — 1951. — N 1496. — P. 1—42.
- Mendez J., Keys A.* Density and composition of mammalian muscle // Metabolism. — 1960. — N 9. — P. 184—188.
- McConaill M.A.* Some anatomical factors affecting the stabilizing function of muscle // Irish J. Med. Sci. — 1946. — 115. — P. 160—164.
- McConaill M.A.* The movement of bones and joints. 2. Function of musculature // J. Bone and Joint Surg. — 1949. — 31B. — P. 100—104.
- Miller A.H.* Structural modification in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution // Univ. California Publ. Zool. — 42. — P. 1—80.
- Mitchel P.C.* The birds foot // Nat. Sci. — 1894. — 5. — N38. — P. 208—213.
- Mitchel P.C.* The peroneal muscles in birds // Proc. Zool. Soc. London. — 1913. — P. 1039—1072.
- Moss R.* Gut size, body weight and digestion of winter foods by grouse and ptarmigan // Condor. — 1983. — 85, N2. — P. 185—193.
- Muller F.* Rauhfußhuhner — Forschung // Allg. Forstzeitschrift. — 1982. — 37. — N 51/52. — S. 1575—1577.
- Murton R.K., Isaacson A.J.* The functional basis of some behaviour in the wood pigeon *Columba palumbus* // Ibis. — 1962. — 104. — P. 503—521.
- Nomina Anatomica Avium.* — London: Acad. Press, 1979. — 637 p.
- Noska M.* Das Kaukasische Birkhuhn, *Tetrao mlokosiewiczi* Tacz. // Ornithol. Jahrb. — 1895. — 6. — S. 209—243.
- Pulliainen E.* Winter nutrition on the rock ptarmigan, *Lagopus mutus* (Mont.) in Northeastern Finland // Ann. Zool. Fenn. — 1970. — 7, N3. — P. 295—302.
- Pulliainen E.* Small intestine and caeca length in the willow grouse (*lagopus lagopus*) in Finnish Lapland // Ibid. — 1976. — 13. — P. 195—199.
- Pulliainen E.* Weights of the crop contents of *Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrix*, *Tetrastes bonasia* and *Lagopus lagopus* in Finnish Lapland in autumn and winter // Ornis. Fenn. — 1981. — P. 64—71.
- Raikow R.J.* Evolution of diving adaptations in the stifftail ducks // Univ. Calif. Publ. Zool. — 1970. — 94. — P. 1—52.
- Ridgway R., Friedmann H.* Birds of North and Middle America // Bull. U.S. Nat. Mus. — 1946. — 50, N10. — 484 p.
- Rosser B.W.C., Secoy D.M., Piepert P.W.* The leg muscles of the American coot (*Fulica americana* Gmelin) // Can. J. Zool. — 1982. — 60, N6. — P. 1236—1256.
- Schulin R.* Vergleichend — morphologische Untersuchungen zur Struktur und Function der Beinmusculatur von Anatidae (Aves). — Diss. Univ. Zurich, 1981. — 103 p.
- Schulin R.* Zur adaptiven Bedeutung des "mechanischen Vorteils" der *M.gastrocnemius* bei Anatiden // Rev. suisse zool. — 1982. — 89, N 4. — P. 829—836.
- Schulin R.* Hind limb Myology and Phylogenetic Relationships of the Australian Magpie Goose *Anseranas semipalmata* (Latham) // Zool. Ib. Anat. Abt. — 1987. — 116, N 2. — P. 217—243.
- Schreiweis D.O.* A comparative study of the appendicular musculature of penguins (Aves: Sphenisciformes) // Smith. Contrib. Zool. — 1982. — 341. — 46 p.
- Schumacher S.* Die Blinddärme der Waldhühner mit besonderer Berücksichtigung eigentümlicher Secretion — sescheinungen in denselben // Z. Anal. und Entwick. — 1922. — 64. — P. 76—95.
- Scott K.M.* Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1985. — 179, N 2. — P. 197—288.
- Shaffer J.* Ueber die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vogel // Z. Wiss. Zool. — 1903. — 73. — P. 377—428.
- Short G.G.* A review of the genera of Grouse (Aves, Tetraonidae) // Amer. Mus. Novit. — 1967. — N 2289. — P. 1—39.
- Shufeldt R.W.* Osteology of the north American Tetraonidae // 12 th Ann. Rept. U.S. Geol. and Geogr. Surv. —

1882. — P. 643—718.
- Shufeldt R.W.* The osteology of the Cuckoos // Proc. Amer. Phil. Soc. — 1901. — 40, N 165. — P. 4—51.
- Shufeldt R.W.* Osteology of birds // Bull. N.Y. State Mus. — 1909. — N130. — P. 5—381.
- Sibley G.G.* The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters // Ibis. — 1960. — 102, N2. — P. 215—259.
- Simpson S., Cracraft J.* The phylogenetic relationships of the Piciformes // Auk. — 1981. — 98, N 3. — P.481—494.
- Smith J.W., Savage J.G.* Some locomotory adaptations in Mammals // J. Linn. Soc. London. — 1956. — 42, N288. — P. 603—622.
- Socal R.R., Sneath P.H.* The principles of numerical taxonomy. — San Francisko, 1963. — 359 p.
- Stolpe M.* Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vogel // J.Ornithol. — 1932. — 80, N 2. — S. 161—247.
- Storer R.W.* Adaptive radiation in birds // Biology and comparative Physiology of birds. — New York: Acad. Press, 1960. — Vol.1. — P. 15—55.
- Stresemann E.* Aves // Kükenthal Handbuch der Zoologie. — Berlin, Leipzig, 1934. — Bd.7. — 897 s.
- Stresemann E.* The status of avian systematics and its unsolved problems // Auk. — 1959. — 76. — N 3. — P. 268—280.
- Swierczewski E., Raikow R.J.* Hind limb morphology, phylogeny and classification of the Piciformes // Ibid. — 1981. — 98, N 3. — P. 466—480.
- Taylor C.R.* Force development during sustained locomotion: a determinant of gait, speed and metabolic power // J. Exp. Biol. — 1985. — 115. — P. 253—262.
- Vanden Berge J.C.* Aves myology // The anatomy of the domestic animals. — Philadelphia. — R.Getty W.B.Saunders Co., 1975. — Vol.2. — P. 1802—1848.
- Vanden Berge J.C.* Notes on the myology of the pelvic limb in Kiwi (*Apteryx*) and in other birds // Auk. — 1982. — 99, N 2. — P. 309—315.
- Vaurie C.* The birds of Palearctic fauna. Non-Passeriformes. — London: H.F. and G.Witherby, 1965. — 763 p.
- Verheyen R.* Contribution a l'anatomie a la systématique des Galliformes // Bull. Inst. roy.sci. natur. Belg. — 1956. — 42. — 42 p.
- Veselovsky Z.* Die Schwimmbewegungen der Tauchenten (Gatt. *Aythya*) // Mem. Soc. Zool. Tchecosl. — 1952. — 16. — P. 354—376.
- Vuilleumier F.* Relationships and evolution within the Cracidae (Aves, Galliformes) // Bull. Mus. Comp. Zool. — 1965. — 134. — N1. — P. 1—27.
- Walker A.D.* Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs // Problems in Vertebrate Evolution. — London: Acad. Press, 1977. — P. 319—358.
- Watson A., Jenkins D.* Notes on the behaviour of the red grouse // British Birds. — 1964. — 57. — P. 137—170.
- Weeden R.B.* Seasonal and geographic variation on the foods of adult white-tailed ptarmigan // Condor. — 1967. — 69. — P. 303—309.
- Weinstein G.N., Anderson C., Steeves J.D.* Functional characterisation of limb muscles involved in locomotion in the Canada Goose, *Branta canadensis* // Can.J.Zool. — 1984. — 62, N8. — P. 1596—1604.
- Wetmore A.* A classification for the birds of the world // Smith. Misc. Coll. — 1960. — 139, N 11. — P. 1—37.
- Wolters H.E.* Die Vogelarten der Erde. — Hamburg, Berlin: Parey, 1982. — 745 s.
- Yamashina Y.* Note sur le Tetras falcipenne de Siberia // L'oiseau et la Rev. Franc. ornithol., Now.ser. — 1939. — N9. — P. 3—9.

УКАЗАТЕЛЬ ОБОЗНАЧЕНИЙ, ПРИНЯТЫХ В ТЕКСТЕ

ОБОЗНАЧЕНИЯ ИНДЕКСОВ¹ (табл. 2—5):

Т а з (os coxae):

Lc. — длина таза по отношению к длине truncus (%);

Lpr. — длина преацетабулярного отдела подвздошной кости по отношению к длине постацетабулярного (%);

Bd. — дорсальная ширина (расстояние между ангиотрохантерами по отношению к длине таза);

Bv. — вентральная ширина (наибольшее расстояние между вентральными краями лобковых костей по отношению к длине таза);

hc. — максимальная высота таза по отношению к его длине;

Длина конечности — суммарная длина скелетных элементов (без пальцев) по отношению к длине truncus (%);

Б е д р е н н а я к о с т ь (os femoris):

Lf. — длина кости по отношению к длине truncus (%);

hd. — высота изгиба диафиза по отношению к длине кости;

a1 — угол скрученности кости (угол между прямой проходящей через задние поверхности мыщелков и продольной осью шейки и головки бедра);

a2 — угол шейки бедра (угол между продольной осью шейки бедренной кости и продольной осью ее диафиза).

Tibiotarsus:

Lt. — длина кости по отношению к длине truncus (%);

n1 — показатель массивности (окружность середины диафиза по отношению к длине кости);

n2 — показатель прочности (найменьшая окружность диафиза по отношению к длине кости).

Ц е в к а (tarsometatarsus):

Lmt. — длина кости по отношению к длине truncus (%);

hh. — высота гипотарзуса по отношению к длине цевки;

n1 — показатель массивности;

n2 — показатель прочности;

a1 — угол между продольными осями III и II метатарзальных блоков;

a2 — угол между продольными осями III и IV метатарзальных блоков;

a3 — угол скрученности цевки (угол между линией проходящей через середины суставных чашечек и осью вращения III блока).

П а л ь ц ы (digiti):

L1 — LIV — длина I—IV пальцев по отношению к длине truncus.

ОБОЗНАЧЕНИЯ МЫШЦ (рис. 50—119):

- 1 — *m.iliotibialis cranialis*; 2 — *m.iliotibialis lateralis*; 3 — *m.iliosibularis*; 4 — *ansa m.iliosibularis*; 5 — *m.iliotrochantericus caudalis*; 6 — *m.iliotrochantericus cranialis*; 7 — *m.iliotrochantericus medius*; 8 — *m.caudo-ilio-femoralis*: а — *m.iliofemoralis*, б — *m.caudofemoralis*; 9 — *m.ischiofemoralis*; 10 — *m.flexor cruris medialis*; 11 — *m.flexor cruris lateralis*: а — *pars pelvica*, б — *pars accessoria*; 12 — *m.obturatorius medialis*; 13 — *m.obturatorius lateralis*; 14 — *m.femorotibialis medius*; 15 — *m.femorotibialis externus*; 16 — *m.femorotibialis internus*; 17 — *m.pubo-ischio-femoralis*: а — *pars medialis*, б — *pars lateralis*; 18 — *m.ambiens*; 19 — *m.iliosemoralis internus*; 20 — *m.iliosemoralis externus*; 21 — *m.gastrocnemius*: а — *pars medialis*, б — *pars intermedia*, в — *pars lateralis*; 22 — *m.peroneus longus*; 23 — *m.tibialis cranialis*: а — *caput femorale*, б — *caput tibiae*; 24 — *m.flexor perforatus digiti IV*: а — медиальная головка², б — каудолатеральная головка, в — крациолатеральная головка; 25 — *m.flexor perforatus digiti III*: а — медиальная головка, б — крациолатеральная головка; 26 — *m.flexor perforans et perforatus digiti III*; 27 — *m.flexor perforatus digiti II*; 28 — *m.flexor perforans et perforatus digiti II*: а — медиальная головка; б — латеральная головка; 29 — *m.flexor hallucis longus*; 30 — *m.plantaris*; 31 — *m.flexor digitorum longus*: а — каудальная головка; б — латеральная головка, в — медиальная головка; 32 — *m.popliteus*; 33 — *m.extensor digitorum longus*; 34 — *m.peroneus brevis*; 35 — *m.flexor hallucis brevis*; 36 — *m.extensor hallucis longus*: а — *pars proximalis*, б — *pars distalis*; 37 — *m.extensor brevis digiti IV*; 38 — *m.abductor digiti IV*; 39 — *m.extensor proprius digiti III*; 40 — *m.abductor digiti II*; 41 — *m.adductor digiti II*; т — *tendo* (дистальное сухожилие мускула); ct — *cartilago tibialis* (тибиальный хрящ); V — *vinculum tendinum* (сухожильное соединение): V 1 — между сухожилиями *m.flexor per.dig.III* и *m.flexor per.et per.dig.III*, V 2 — между сухожилиями *m.flexor hallucis longus* и *m.flexor dig.longus*.

¹ Часть индексов вычислена на основании традиционных промеров скелета (Юдин, 1950; Штегман, 1958; Кузьмина, 1977 и др.). Некоторые другие использованы согласно методике остеометрических измерений (Алексеев, 1966).

² На русском языке приведены названия головок, не обозначенных в NAA.

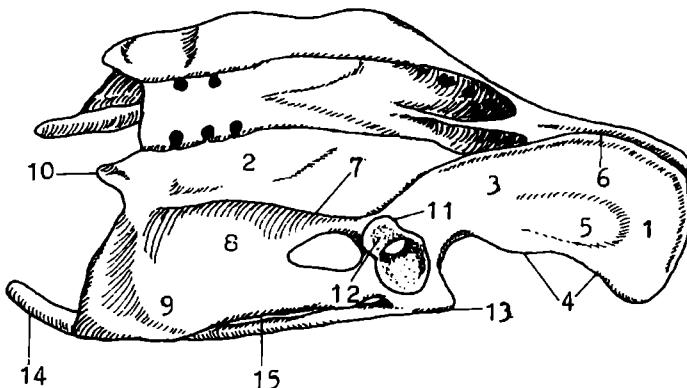


Рис.1. Основные структуры¹ таза (рис. 5—25): 1 — *pars preacetabularis ilii*; 2 — *pars postacetabularis ilii*; 3 — *facies dorsalis ilii*; 4 — *margo lateralis ilii*; 5 — *fossa iliaca dorsalis*; 6 — *crista iliaca dorsalis*; 7 — *crista iliaca dorsolateralis*; 8 — *concavitas infracristalis*; 9 — *ala ischii*; 10 — *processus dorsolateralis*; 11 — *antitrochanter*; 12 — *facies articularis femoralis*; 13 — *processus pectinealis*; 14 — *os pubis*; 15 — *fenestra ischio-pubica*.

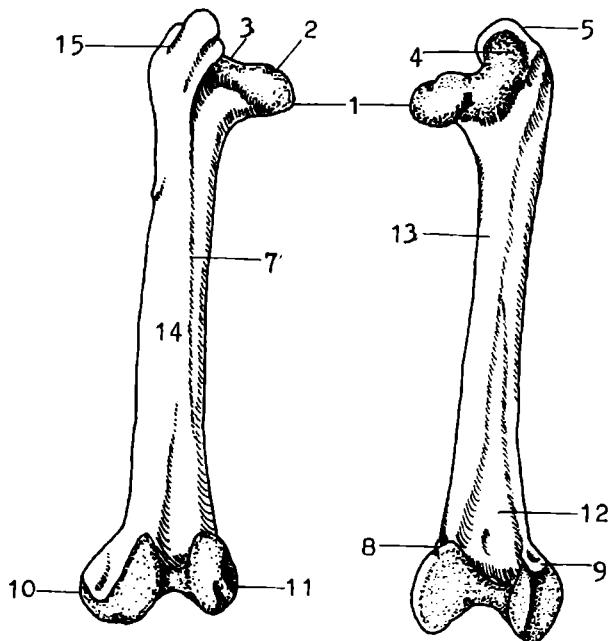


Рис.2. Основные структуры бедренной кости (рис. 26—33): 1 — *caput femoris*; 2 — *fovea ligamenti capituli*; 3 — *collum femoris*; 4 — *facies articularis antitrochanterica*; 5 — *crista trochanteris*; 6 — *linea intermuscularis cranialis*; 7 — *linea intermuscularis caudalis*; 8 — *tuberculum m.gastrocnemius medialis*; 9 — *tuberculum m.gastrocnemius lateralis*; 10 — *condylus lateralis*; 11 — *condylus medialis*; 12 — *sulcus patellaris*; 13 — *facies cranialis*; 14 — *facies caudalis*; 15 — *impressions iliotrochantericae*.

¹ — Названия структур даны по *Nomina Anatomica Avium* (1979).

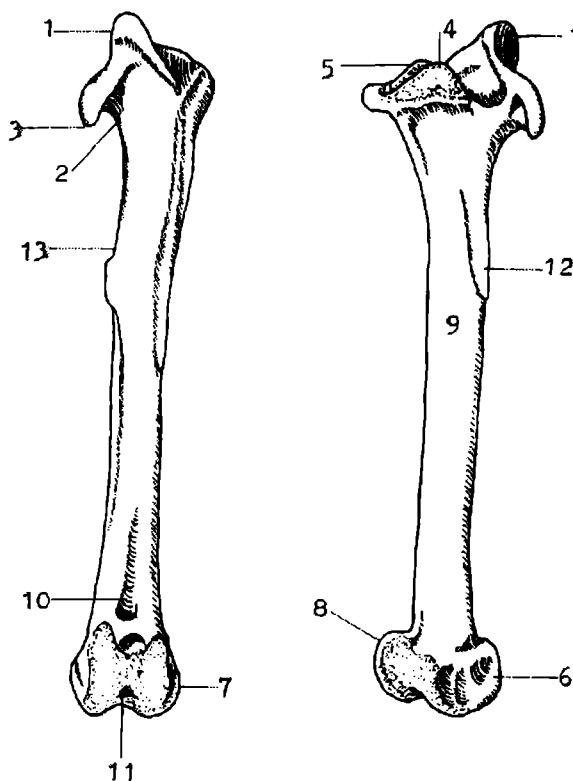


Рис.3. Основные структуры скелета голени (рис. 34—39): 1 — *crista cnemialis cranialis*; 2 — *crista cnemialis lateralis*; 3 — *crista patellaris*; 4 — *facies articularis lateralis*; 5 — *facies articularis medialis*; 6 — *condylus lateralis*; 7 — *condylus medialis*; 8 — *cristae sulci*; 9 — *facies caudalis*; 10 — *sulcus extensorius*; 11 — *area intercondylaris*; 12 — *crista fibularis*; 13 — *margo lateralis*.

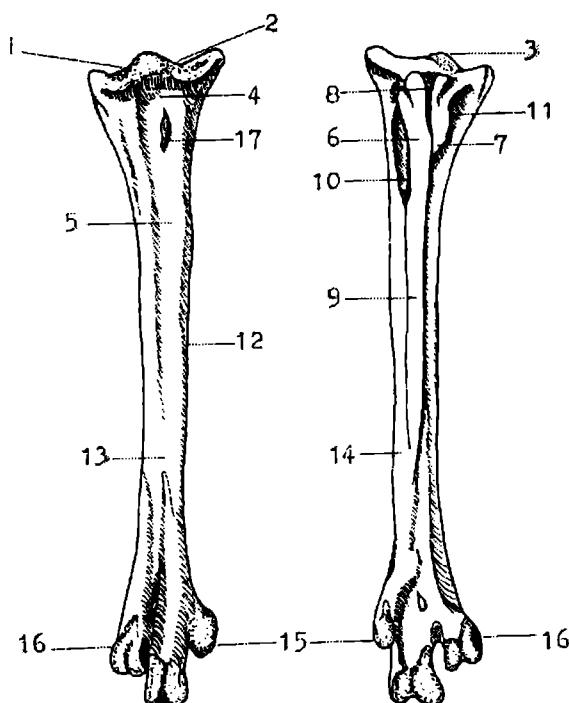


Рис.4. Основные структуры скелета цевки (рис. 40—49): 1 — *cotyla lateralis*; 2 — *cotyla medialis*; 3 — *eminentia intercotylaris*; 4 — *fossa infracotylaris dorsalis*; 5 — *sulcus extensorius*; 6 — *crista hypotarsi medialis*; 7 — *crista hypotarsi lateralis*; 8 — *sulcus hypotarsi*; 9 — *crista medioplantaris*; 10 — *fossa parahypotarsalis medialis*; 11 — *fossa parahypotarsalis lateralis*; 12 — *facies medialis*; 13 — *facies dorsalis*; 14 — *facies plantaris*; 15 — *trochlea metatarsi secundi*; 16 — *trochlea metatarsi quarti*; 17 — *tuberositas m.tibialis cranialis*.

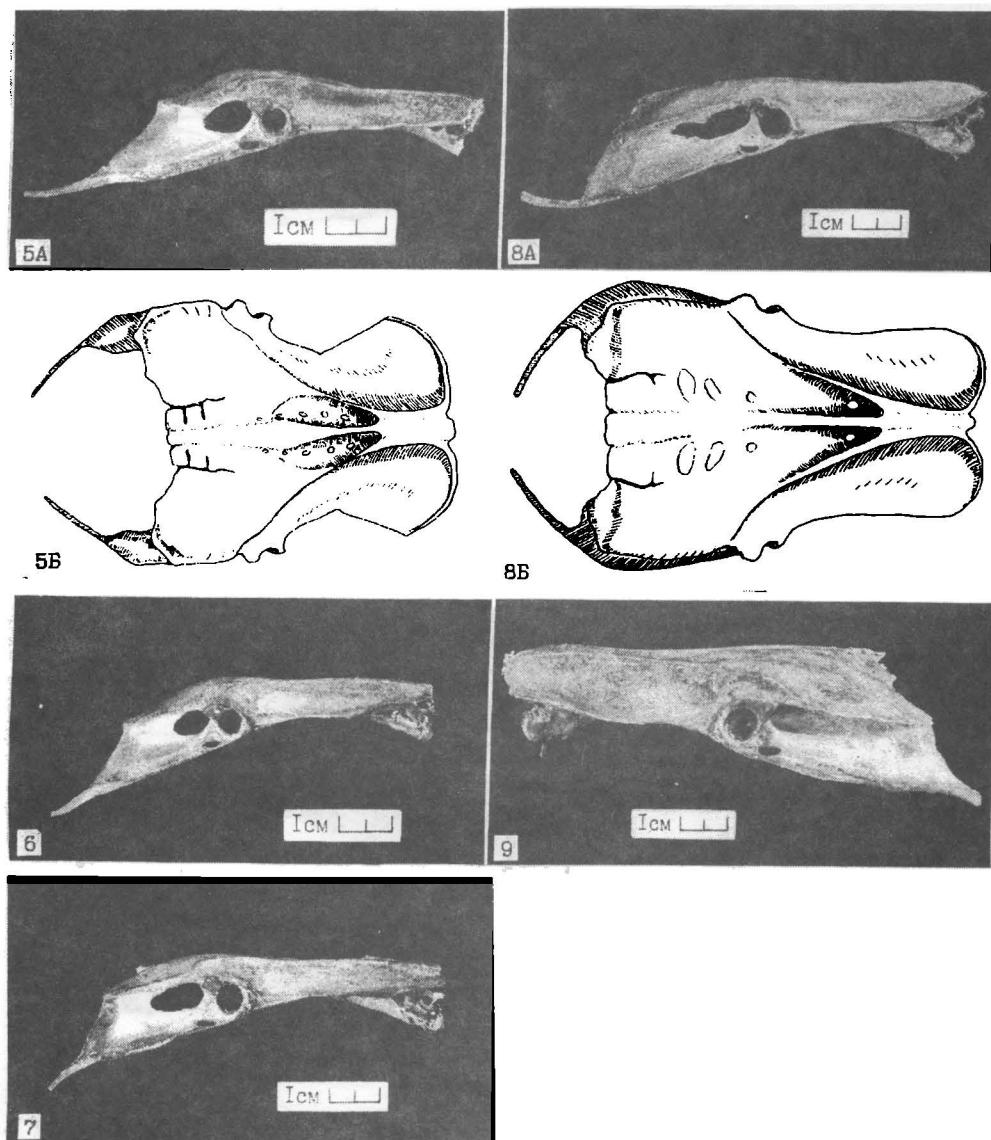


Рис.5. Таз *Lagopus lagopus*: А — сбоку; Б — сверху. Названия структурных скелетных элементов приведены выше.

Рис.6. Таз *L.mutus* сбоку.

Рис.7. Таз *Lyrurus mlokosiewiczi* сбоку.

Рис.8. Таз *L.tetrix*: А — сбоку; Б — сверху.

Рис.9. Таз *Tetrao parvirostris* сбоку.

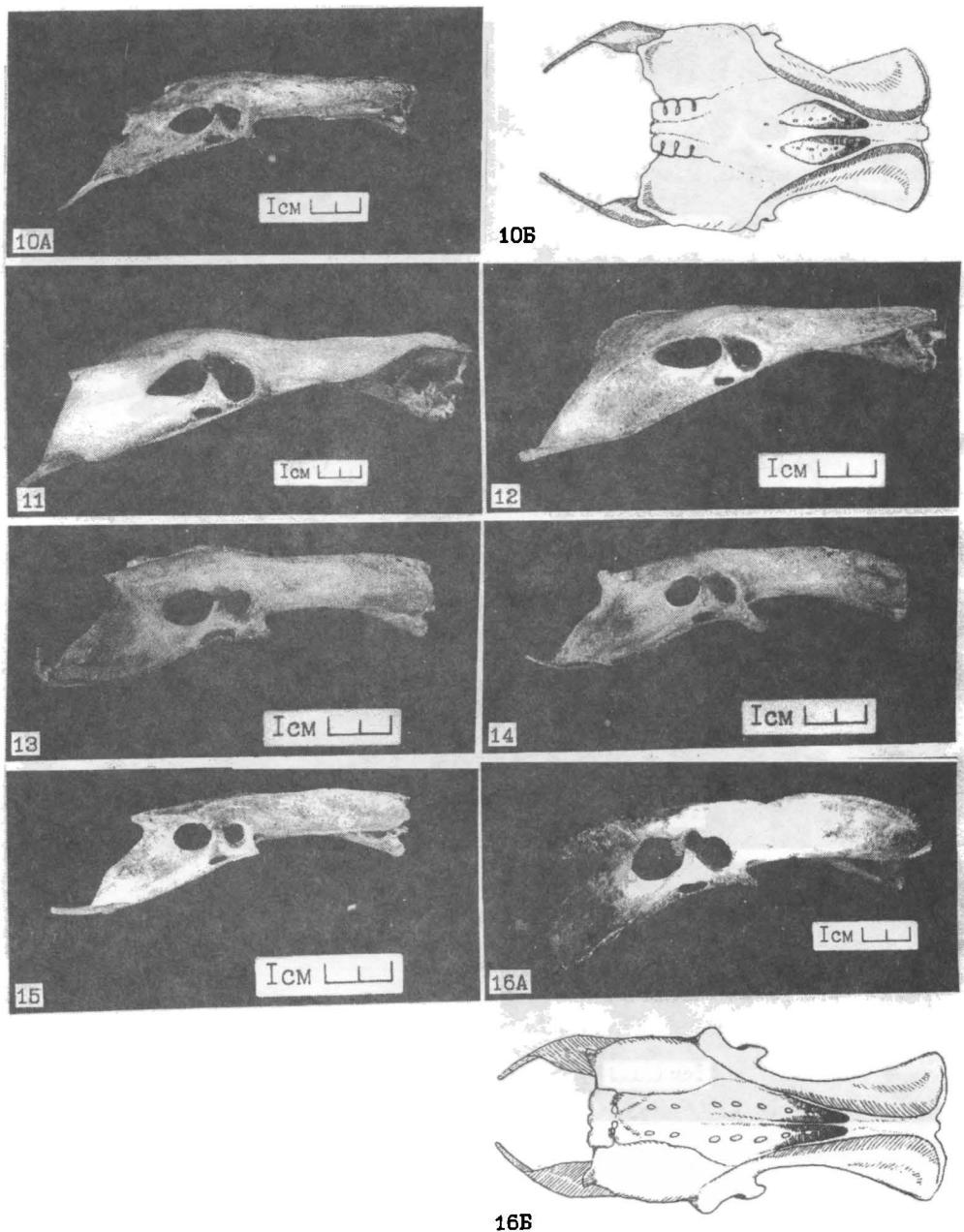


Рис.10. Таз *Bonasa umbellus*: А—сбоку; Б—сверху.

Рис.11. Таз *Centrocercus urophasianus* сбоку.

Рис.12. Таз *Pedioecetes phasianellus* сбоку.

Рис.13. Таз *Alectoris kakelik* сбоку.

Рис.14. Таз *Francolinus francolinus* сбоку.

Рис.15. Таз *Perdix daurica* сбоку.

Рис.16. Таз *Phasianus colchicus*: А—сбоку; Б—сверху.

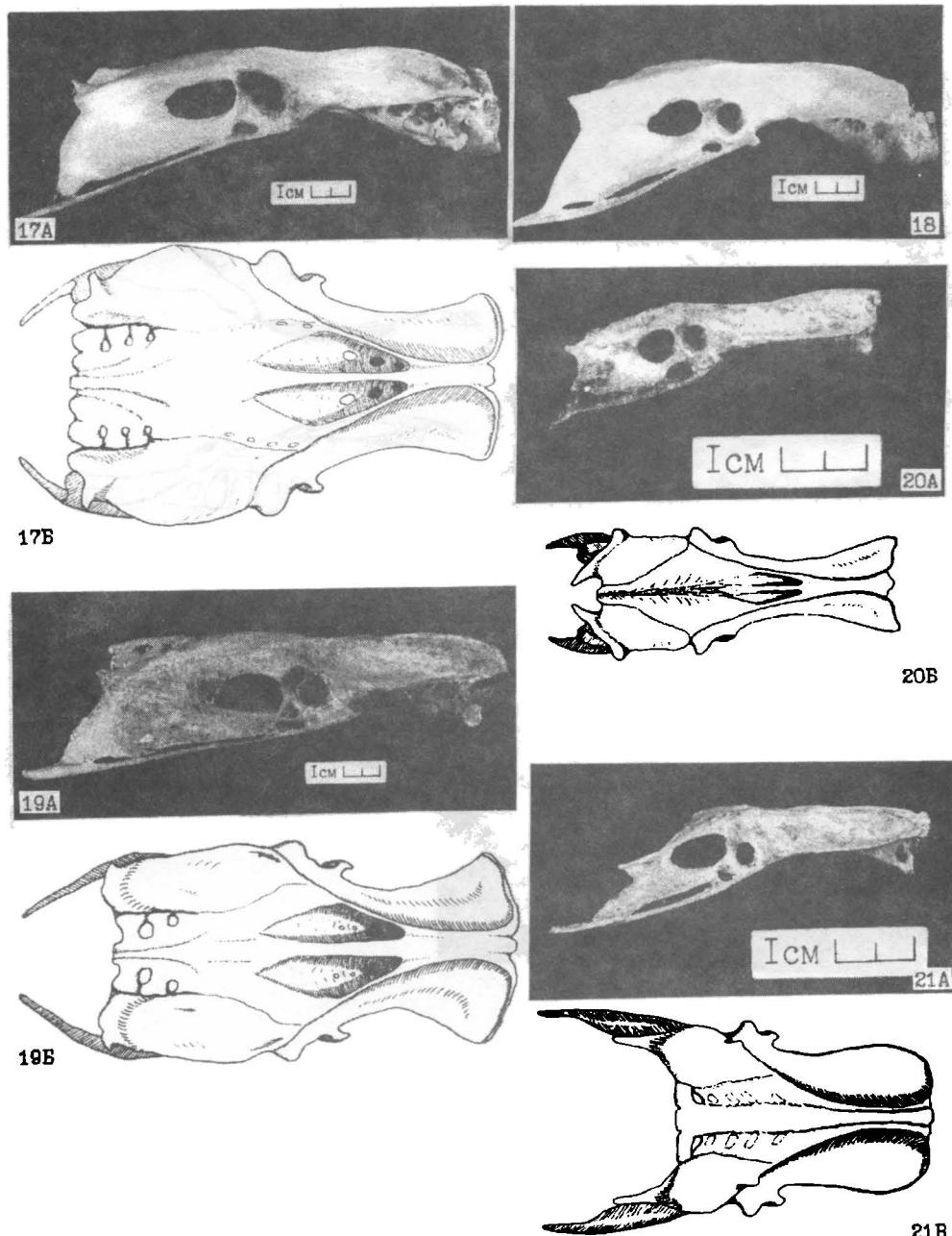


Рис.17. Таz *Crax fasciolata*: А — сбоку; Б — сверху.

Рис.18. Таz *Numida meleagris* сбоку.

Рис.19. Таz *Meleagris gallopavo*: А — сбоку; Б — сверху.

Рис.20. Таz *Crex crex*: А — сбоку; Б — сверху.

Рис.21. Таz *Vanellus vanellus*: А — сбоку; Б — сверху.

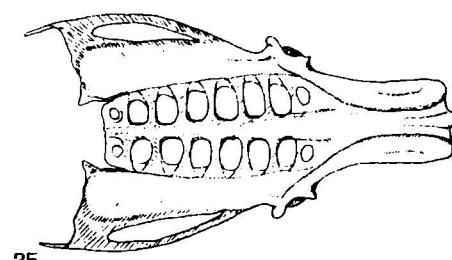
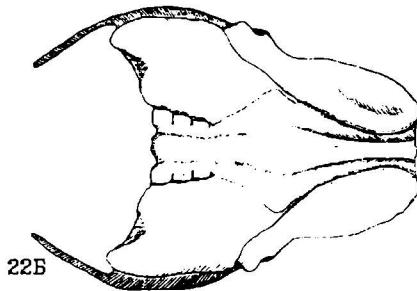


Рис.22. Таз *Columba palumbus*: А— сбоку; Б— сверху.

Рис.23. Таз *Syrrhaptes paradoxus* сбоку.

Рис.24. Таз *Anser anser* сбоку.

Рис.25. Таз *Anas querquedula* сверху.

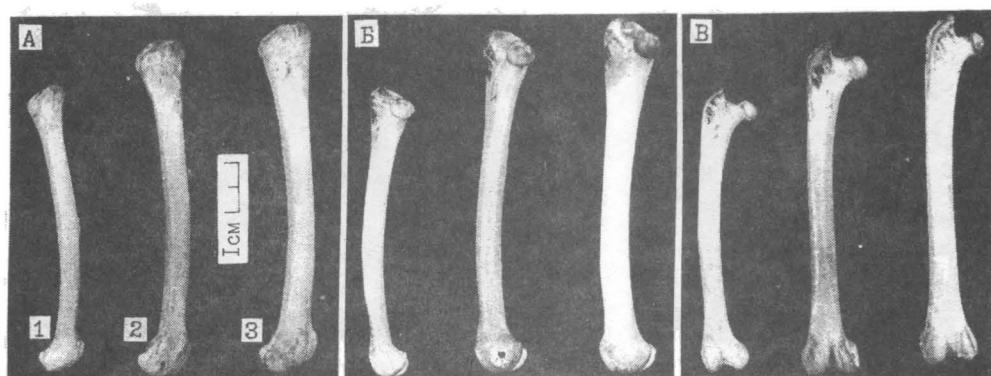


Рис.26. Латеральная (А), медиальная (Б) и крациальная (В) поверхности бедренной кости: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *Lyrurus mlokosiewiczi*; 3 — *Lyrurus tetrix*.

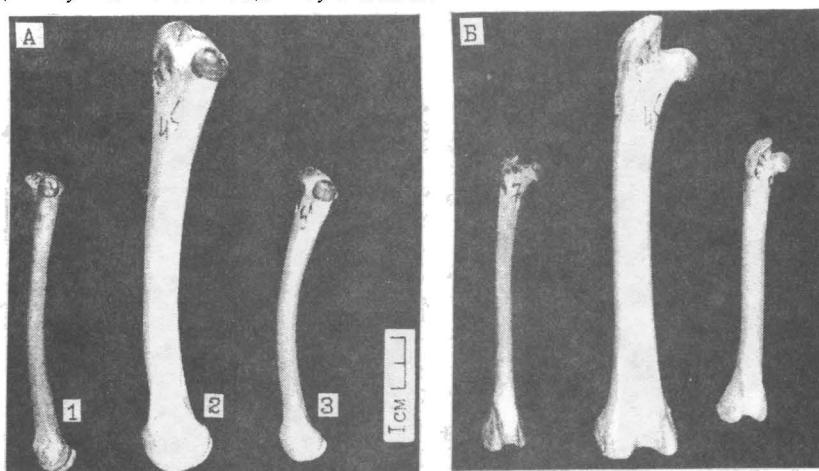


Рис.27. Медиальная (А) и крациальная (Б) поверхности бедренной кости: 1 — *Bonasa umbellus*; 2 — *Centrocercus urophasianus*; 3 — *Pedioecetes phasianellus*.

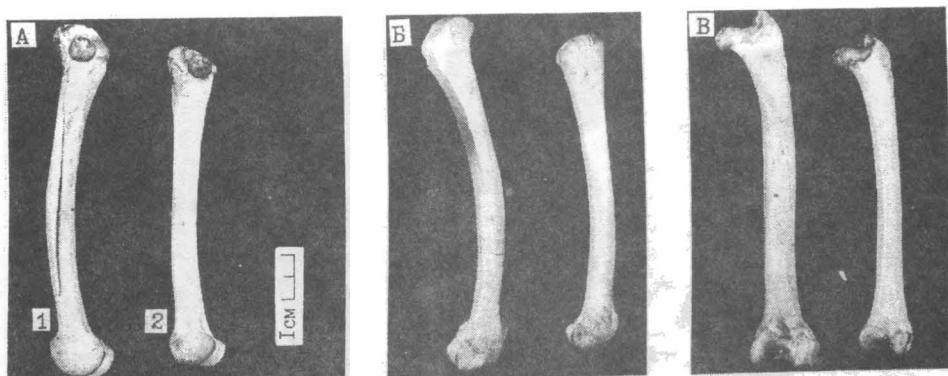


Рис.28. Медиальная (А), латеральная (Б) и каудальная (В) поверхности бедренной кости: 1 — *Phasianus colchicus*; 2 — *Lyrurus tetrix*.

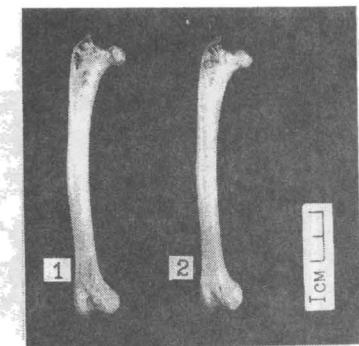


Рис.29. Крациальная поверхность бедренной кости: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *Lagopus mutus*.

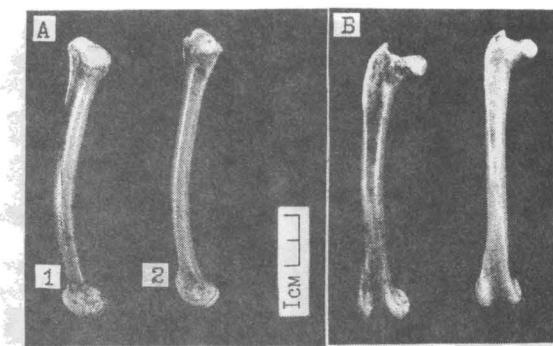


Рис.30. Медиальная (А) и крациальная (Б) поверхности бедренной кости: 1 — *Alectoris kakelik*; 2 — *Francolinus francolinus*.

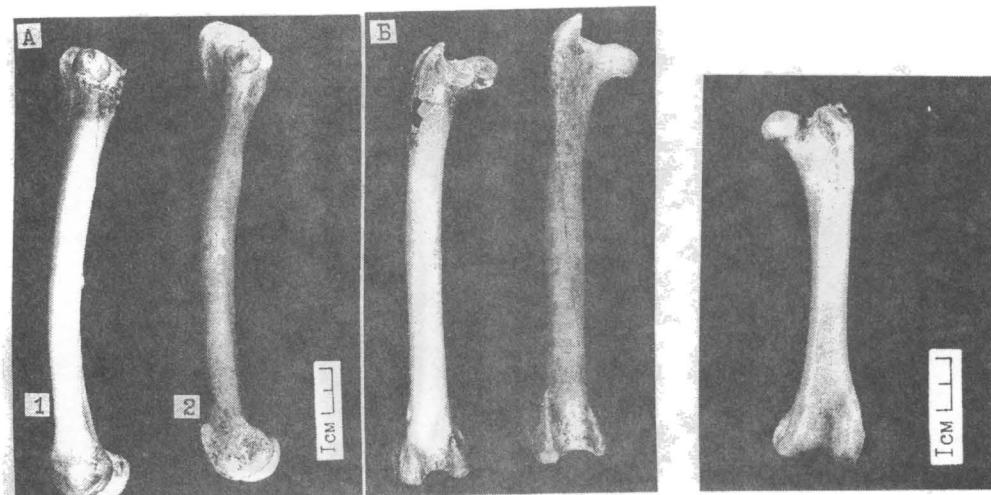


Рис.31. Медиальная (А) и крациальная (Б) поверхности бедренной кости: 1 — *Crax fasciolata*; 2 — *Meleagris gallopavo*.

Рис.32. Крациальная поверхность бедренной кости *Anser anser*.

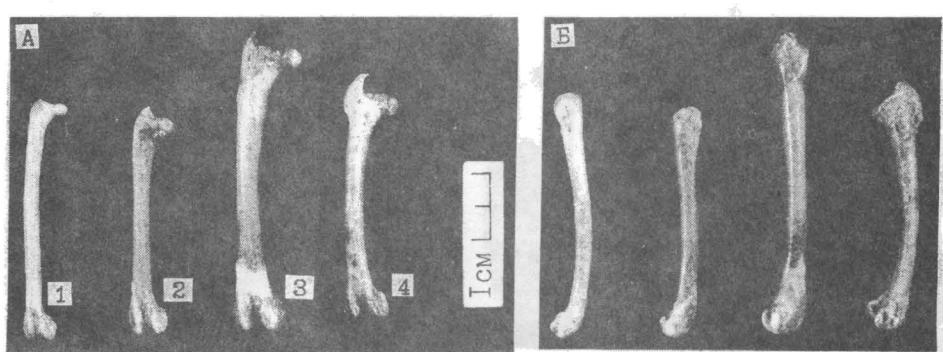


Рис.33. Крациальная (А) и латеральная (Б) поверхности бедренной кости: 1 — *Rallus aquaticus*; 2 — *Vanellus vanellus*; 3 — *Columba palumbus*; 4 — *Syrrhaptes paradoxus*.

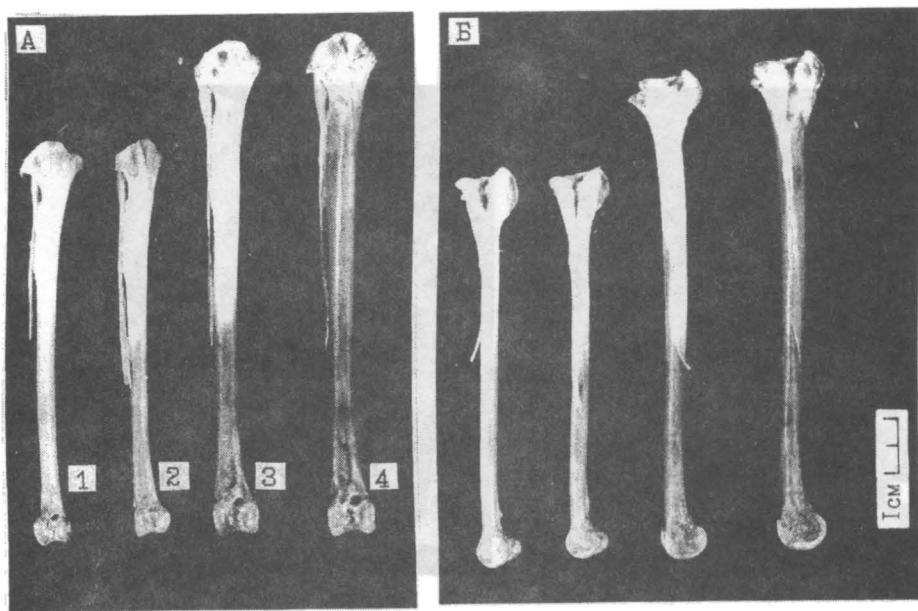


Рис.34. Краинальная (А) и латеральная (Б) поверхности голени: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *L.mutus*; 3 — *Lyrrurus mlokosiewiczi*; 4 — *L.tetrix*.

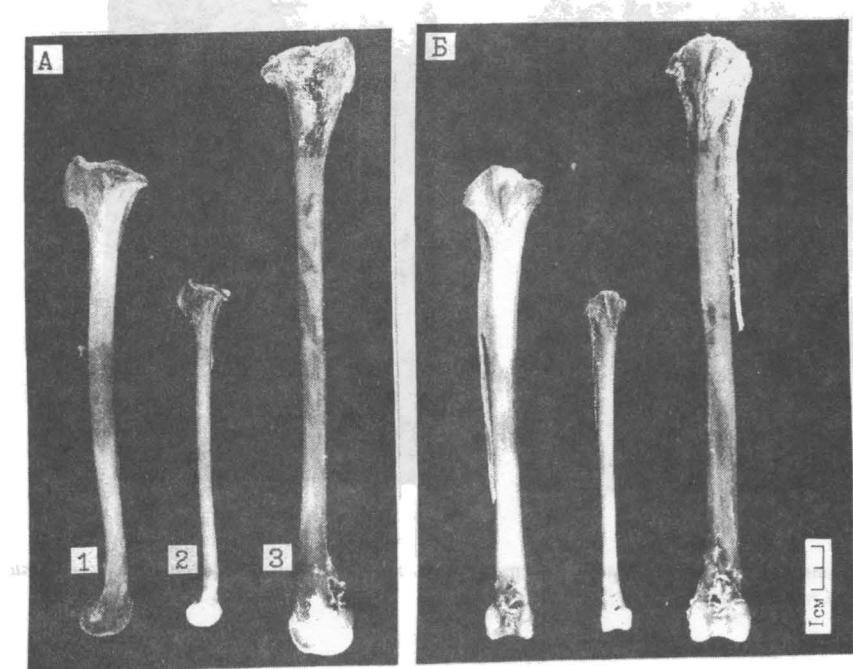


Рис.35. Медиальная (А) и краинальная (Б) поверхности голени: 1 — *Centrocercus urophasianus*; 2 — *Bonasa umbellus*; 3 — *Tetrao urogallus*.

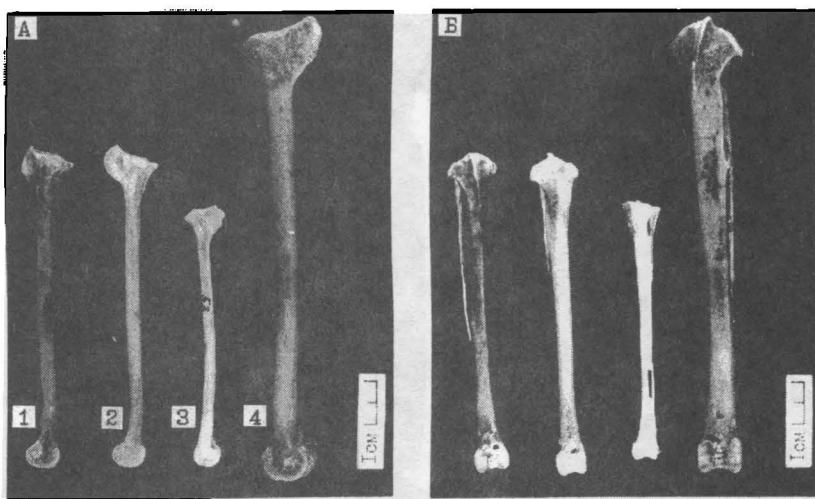


Рис.36. Латеральная (А) и краиальная (Б) поверхности голени: 1 — *Alectoris kakelik*; 2 — *Francolinus francolinus*; 3 — *Perdix perdix*; 4 — *Phasianus colchicus*.

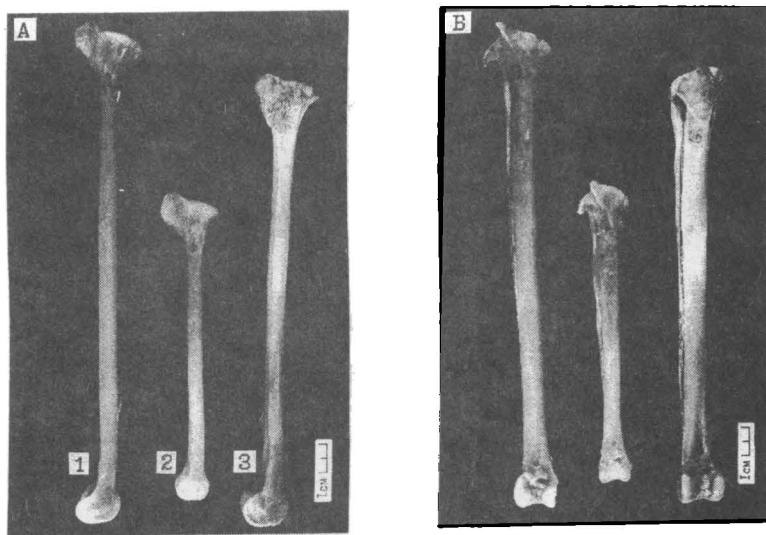


Рис.37. Медиальная (А) и краиальная (Б) поверхности голени: 1 — *Meleagris gallopavo*; 2 — *Numida meleagris*; 3 — *Crax fasciolata*.



Рис.38. Краинальная (А) и Латеральная (Б) поверхности голени: 1 — *Crex crex*; 2 — *Vanellus vanellus*; 3 — *Columba palumbus*; 4 — *Syrrhaptes paradoxus*.

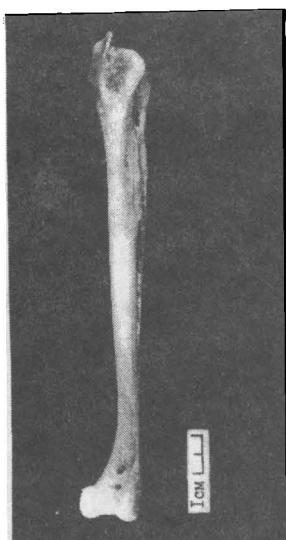


Рис.39. Краинальная поверхность голени *Anser anser*.

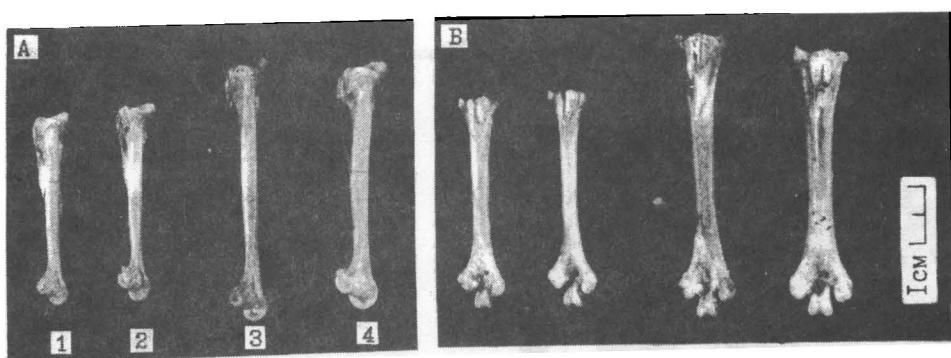


Рис.40. Латеральная (А) и плантарная (Б) поверхности цевки: 1 — *Lagopus lagopus*; 2 — *L. mutus*; 3 — *Lyrurus mlokosiewiczi*; 4 — *L. tetrix*.

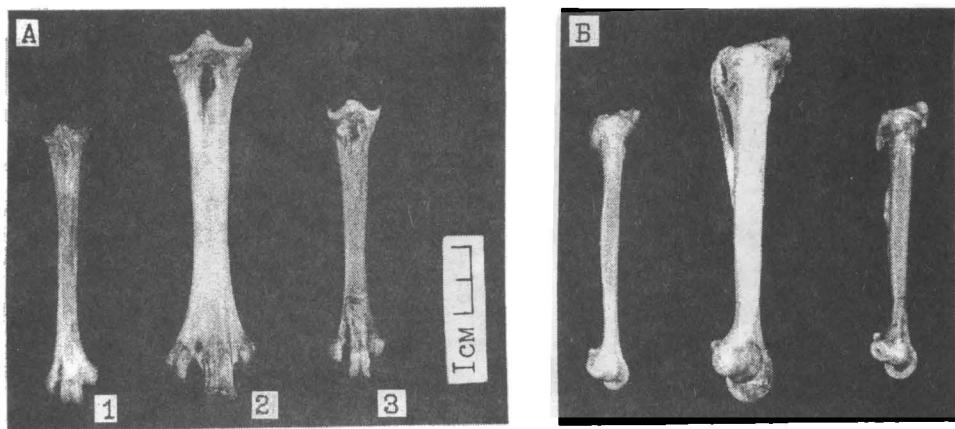


Рис.41. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки: 1 — *Bonasa umbellus*; 2 — *Centrocercus urophasianus*; 3 — *Pedioecetes phasianellus*.

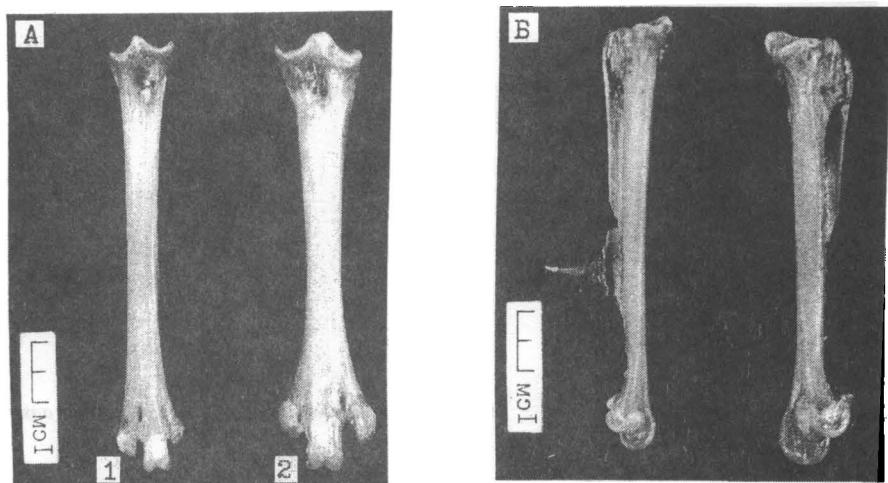


Рис.42. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки: 1 — *Tetrao urogallus*; 2 — *Phasianus colchicus*.

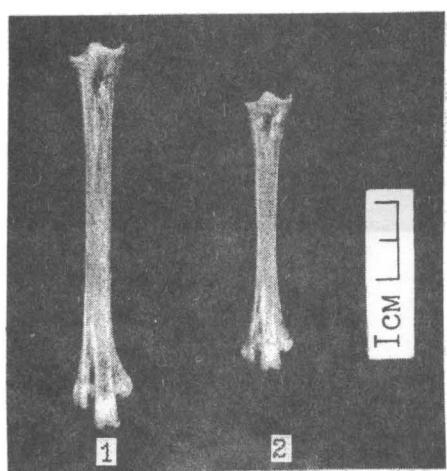


Рис.43. Дорсальная поверхность цевки: 1 — *Francolinus francolinus*; 2 — *Perdix daurica*.

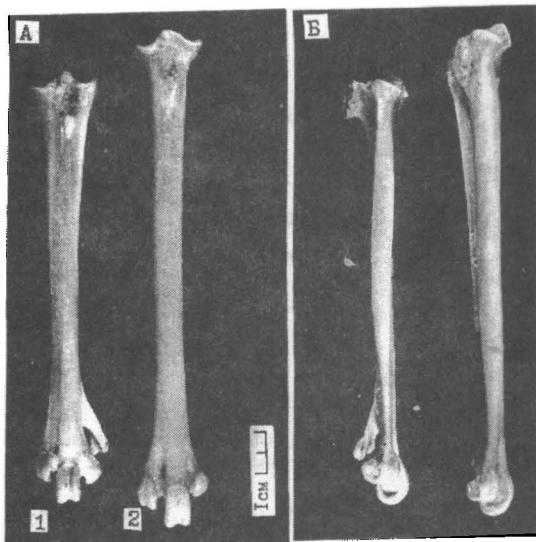


Рис.44. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки: 1 — *Crax fasciolata*; 2 — *Meleagris gallopavo*.

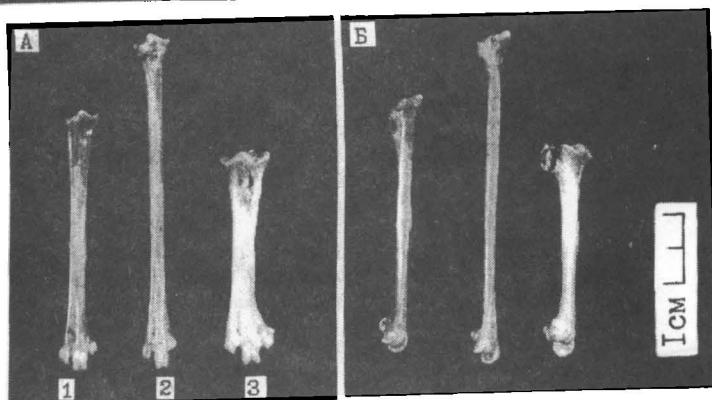


Рис.45. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки: 1 — *Crex crex*; 2 — *Philomachus pugnax*; 3 — *Columba palumbus*.

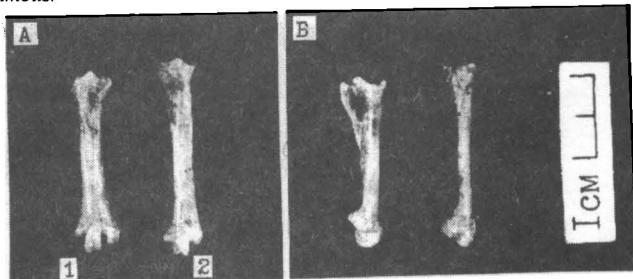


Рис.46. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки: 1 — *Syrrhaptes paradoxus*; 2 — *Streptopelia turtur*.



Рис.47. Дорсальная (А) и латеральная (Б) поверхности цевки *Anser anser*.

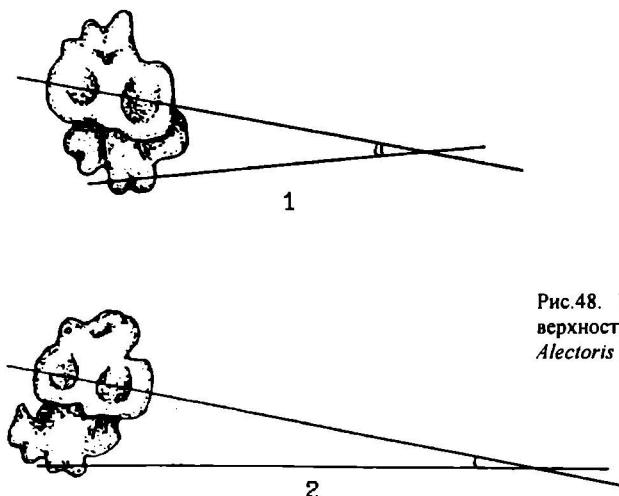


Рис.48. Угол скрученности (дорсальная поверхность цевки): 1 — *Lyrurus tetrix*; 2 — *Alectoris kakelik*.

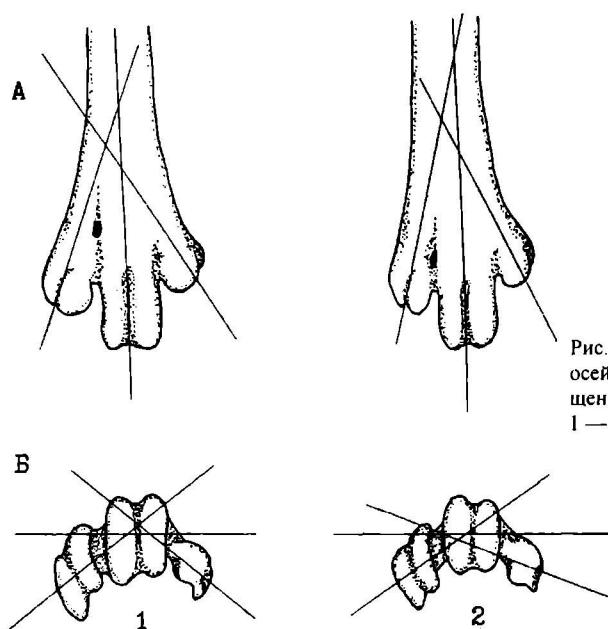


Рис.49. Степень расхождения продольных осей метатарзальных блоков (А) и осей вращения в метатарзо-фаланговых суставах (Б): 1 — *Lyrurus tetrix*; 2 — *Phasianus colchicus*.

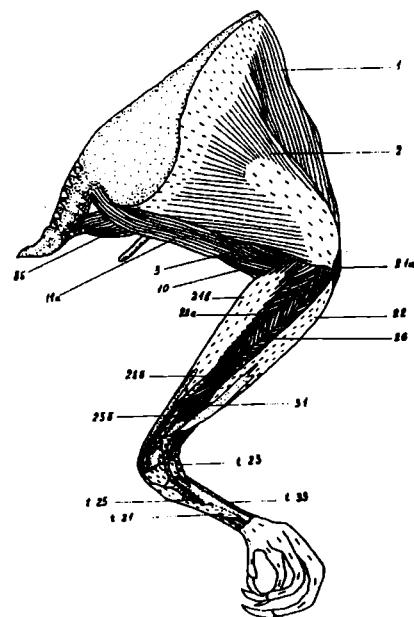


Рис.50. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Tetrao urogallus* (список обозначений мышц приведен в "Приложении").

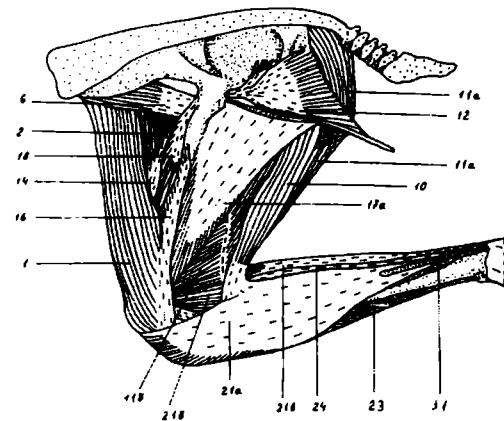


Рис.51. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Tetrao urogallus*.

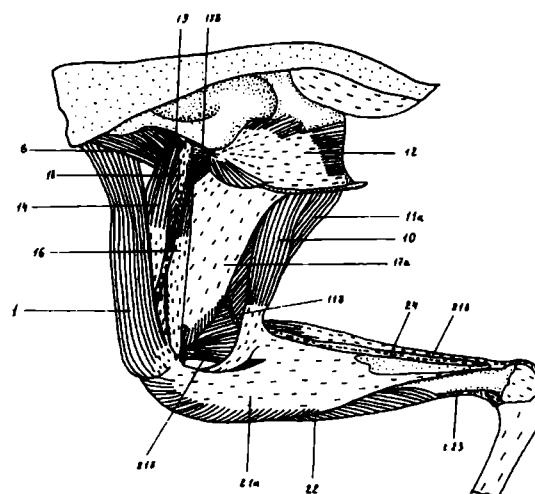


Рис.52. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Bonasa umbellus*.

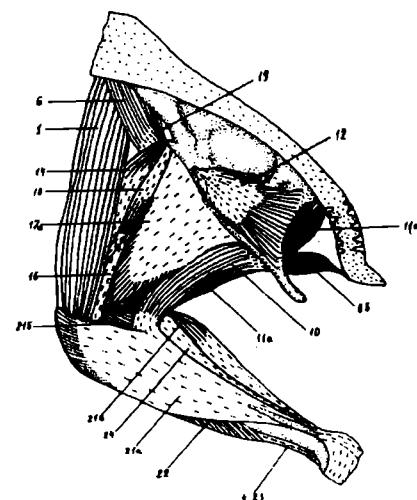


Рис.53. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Centrocerus urophasianus*.

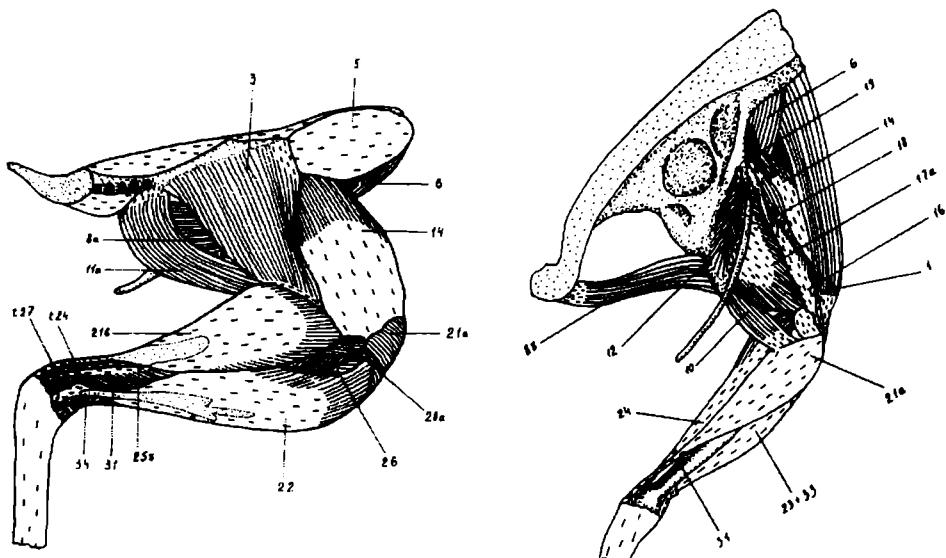


Рис.54. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Meleagris gallopavo*.

Рис.55. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Streptopelia turtur*.

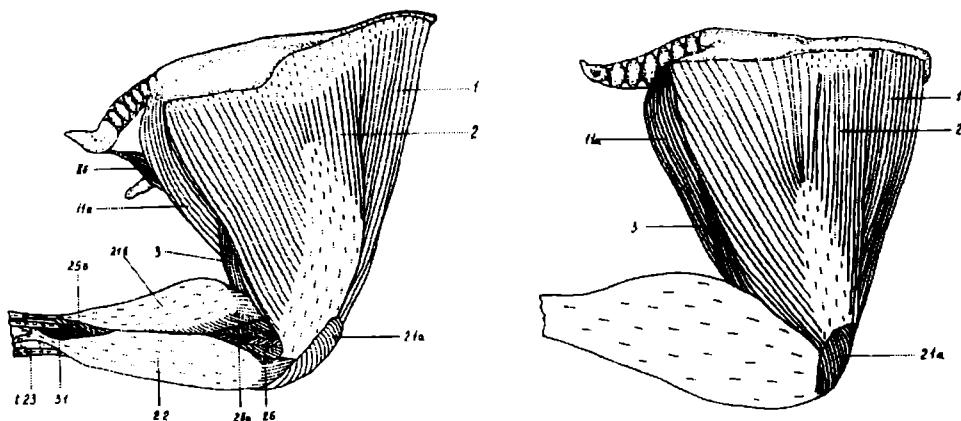


Рис.56. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Centrocercus urophasianus*.

Рис.57. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Rallus aquaticus*.

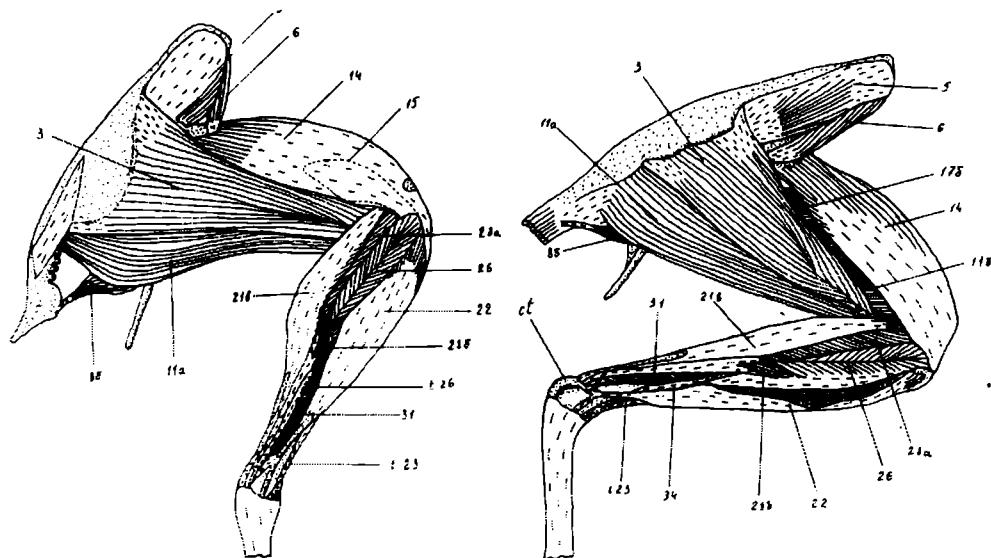


Рис.58. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Lagopus lagopus*.

Рис.59. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Bonasa umbellus*.

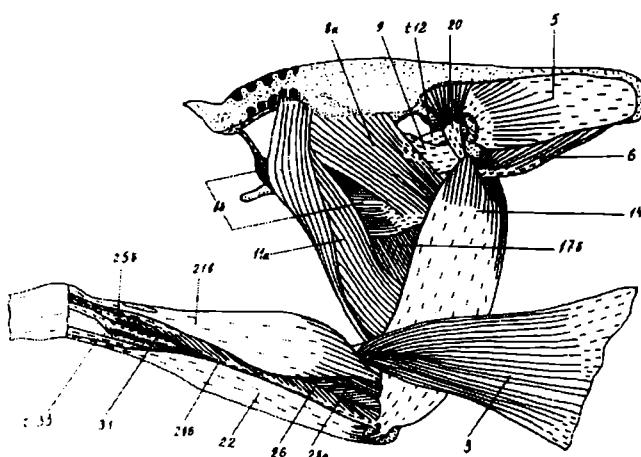


Рис.60. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Centrocercus urophasianus*. Проксимально отделен *m. iliofibularis*.

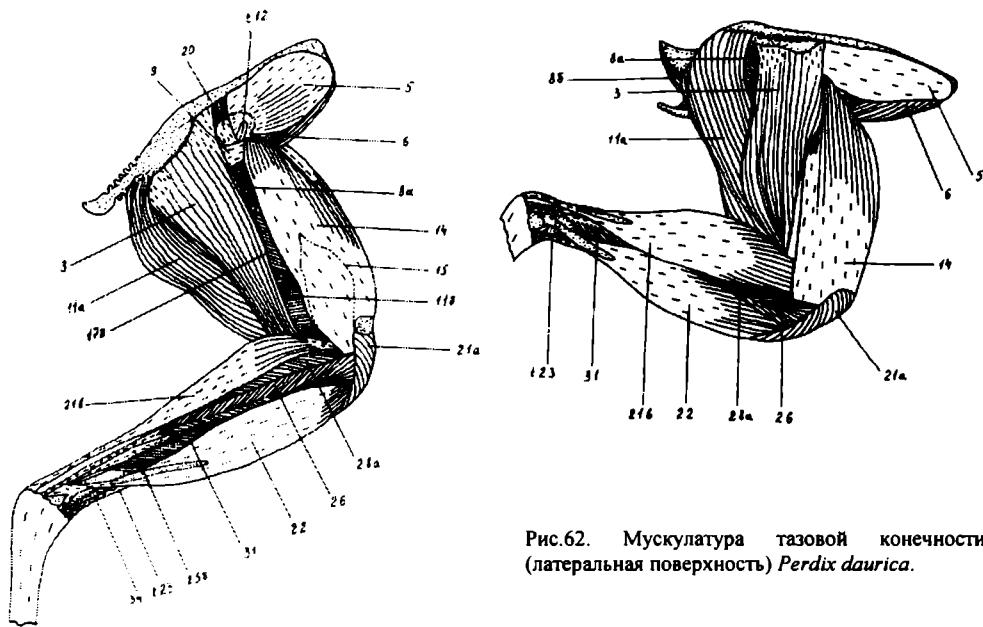


Рис.62. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Perdix daurica*.

Рис.61. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Phasianus colchicus*.

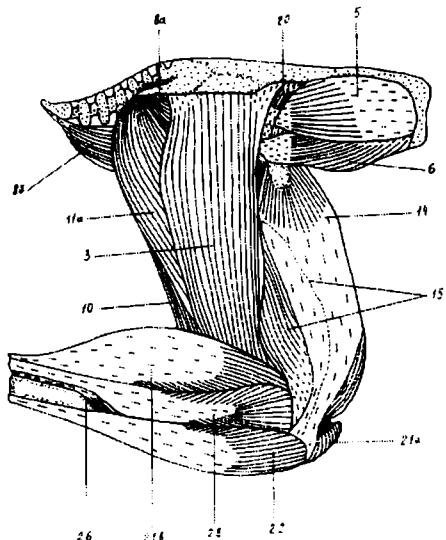


Рис.63. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Rallus aquaticus*.

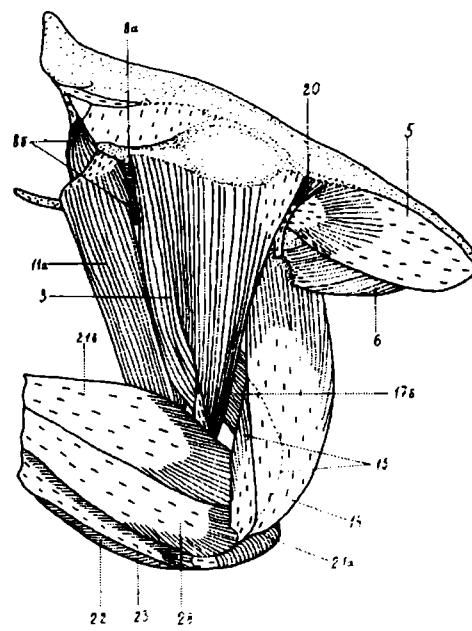


Рис.64. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Limosa limosa*.

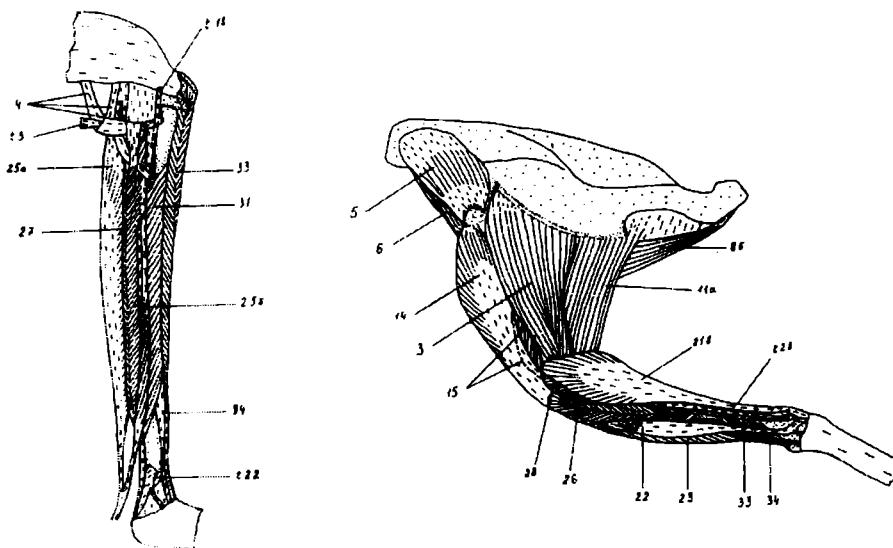


Рис.65. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Pedioecetes phasianellus*.

Рис.66. Мускулатура тазовой конечности (латеральная поверхность) *Streptopelia turtur*.

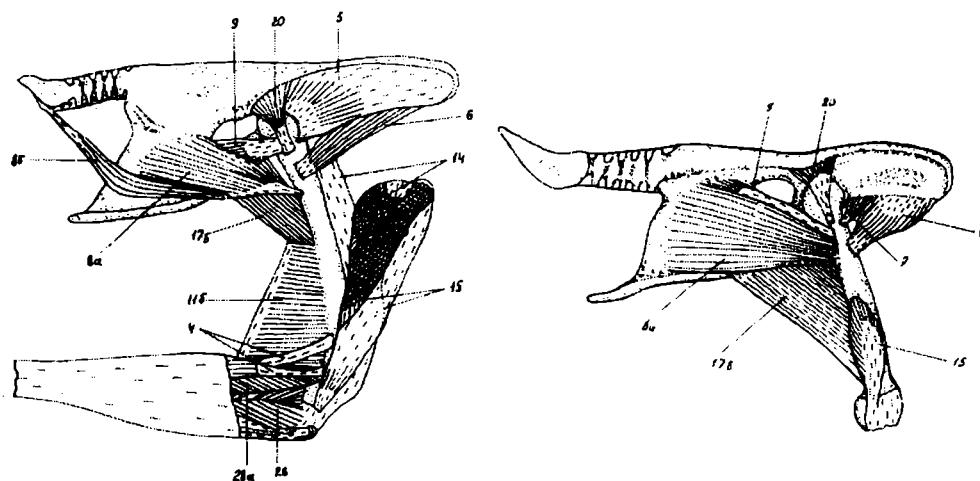


Рис.67. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Pedioecetes phasianellus*.

Рис.68. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Meleagris gallopavo*.

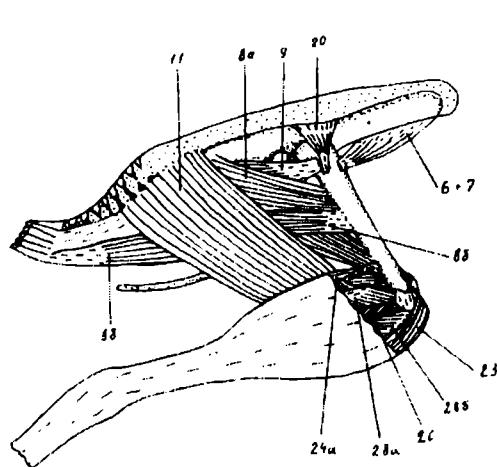


Рис.69. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Anas querquedula*.

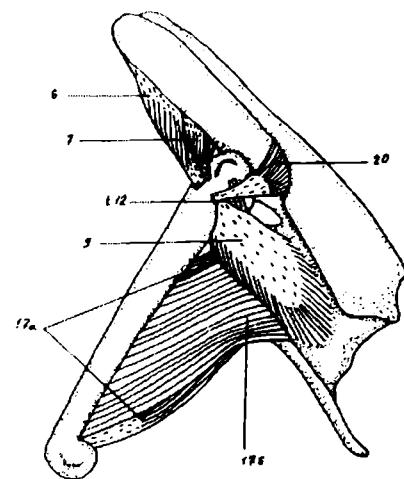


Рис.70. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Lyrurus tetrix*.

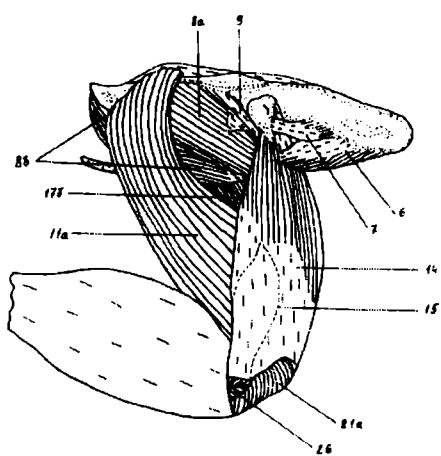


Рис.71. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Perdix daurica*.

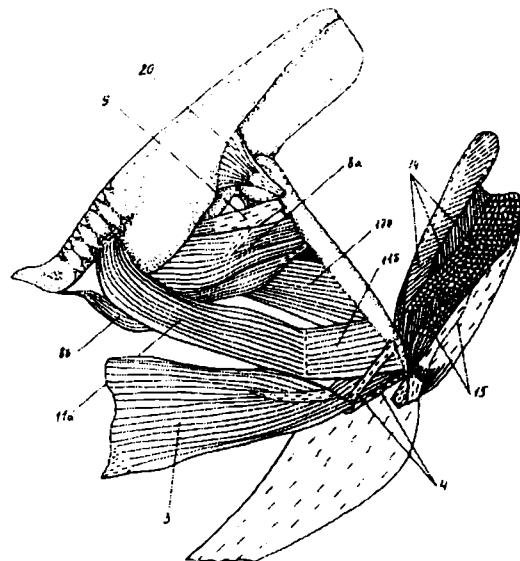


Рис.72. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Lyrurus tetrix*. Проксимально отделены *m.iliofibularis* и *mm.femorotibiales medius et externus*.

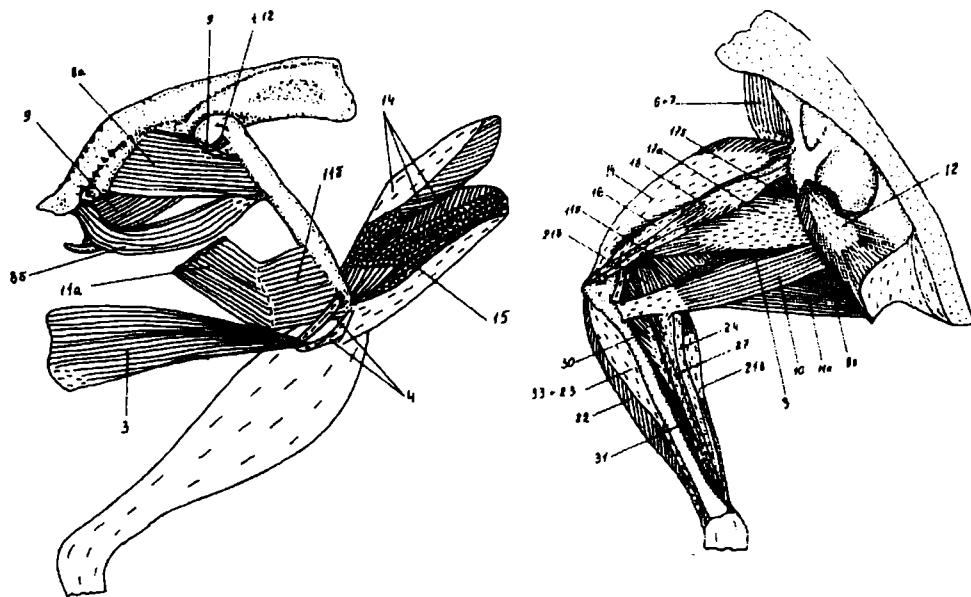


Рис.73. Мускулатура области таза и бедра (латеральная поверхность) *Francolinus francolinus*.

Рис.74. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Lyrurus mlokosiewiczi*.

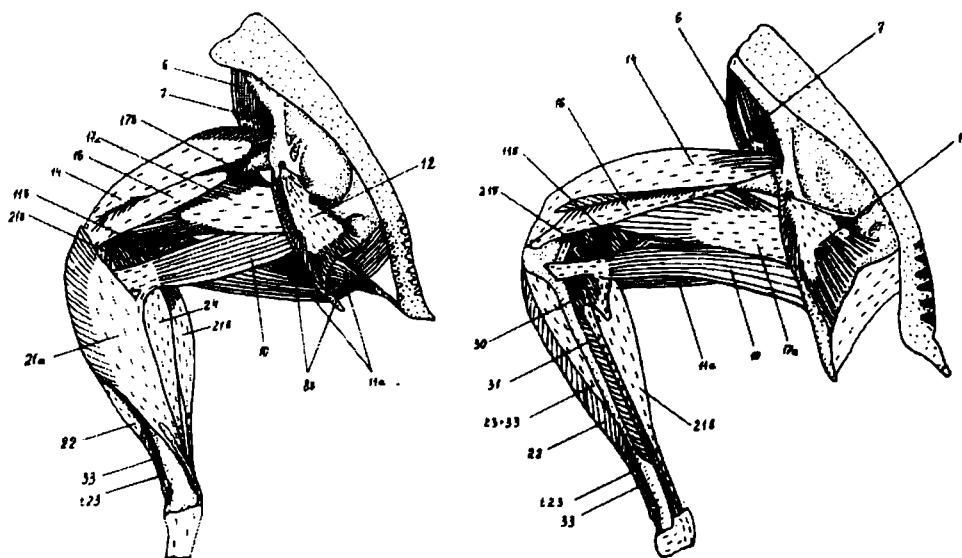


Рис.75. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Lyrurus tetrix*.

Рис.76. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Lagopus lagopus*.

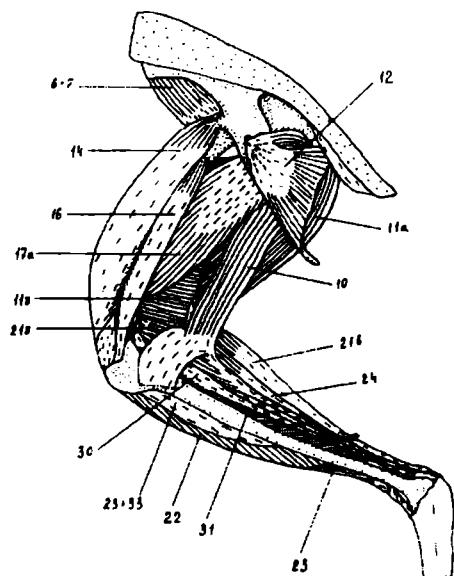


Рис.77. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Phasianus colchicus*.

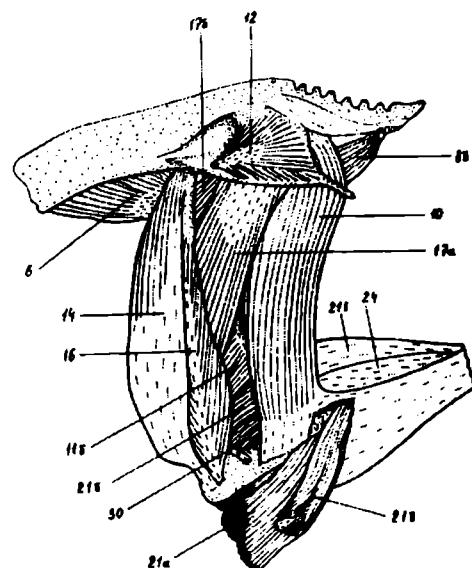


Рис.78. Мускулатура области таза и бедра (медиальная поверхность) *Rallus aquaticus*.

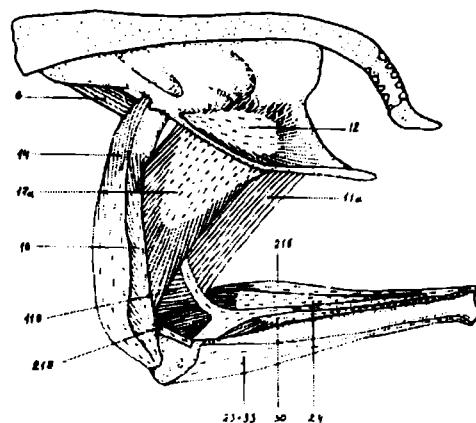


Рис.79. Мускулатура тазовой конечности (медиальная поверхность) *Pedioecetes phasianellus*.

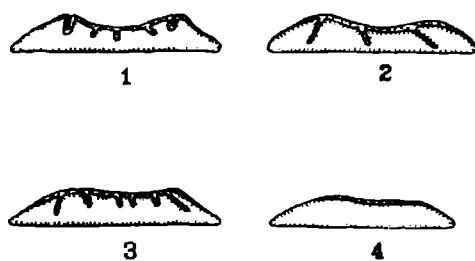


Рис.80. Поперечный срез *m.obturatorius medialis*:
1 — *Lyrurus tetrix*; 2 — *Tetrao urogallus*; 3 — *Phasianus colchicus*; 4 — *Anas querquedula*.

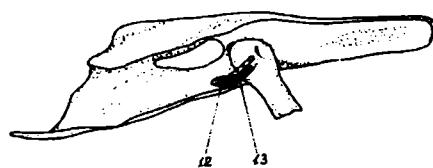


Рис.81. Медиальный и латеральный запирательные мускулы *Lyrurus tetrix*.

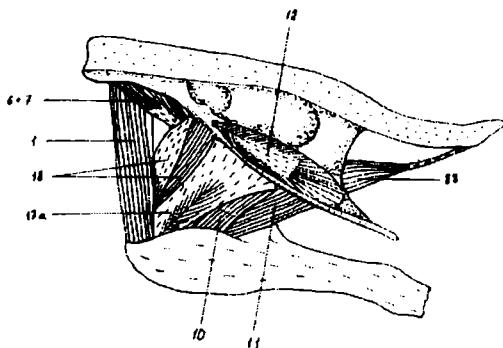


Рис.82. Мускулатура области таза и бедра (медиальная поверхность) *Anas querquedula*.

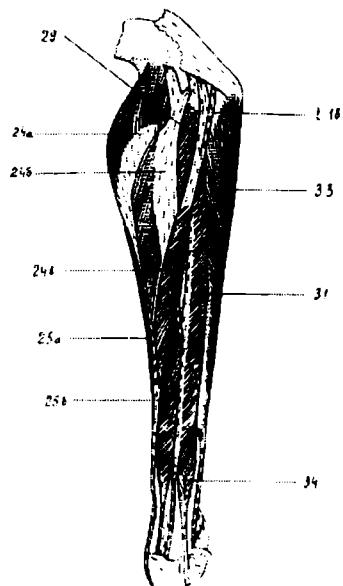
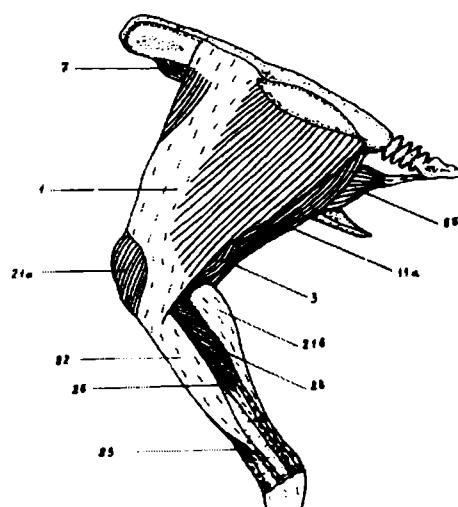


Рис.83. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Lyrurus tetrix*.



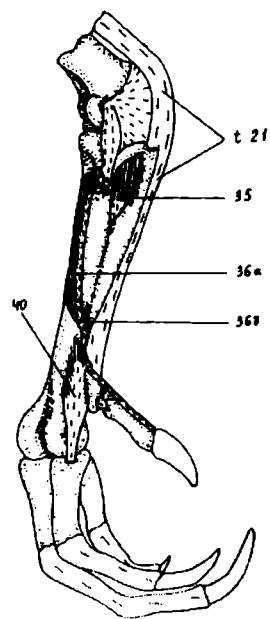


Рис.85. Мускулатура цевки (медиальная поверхность) *Tetrao urogallus*.

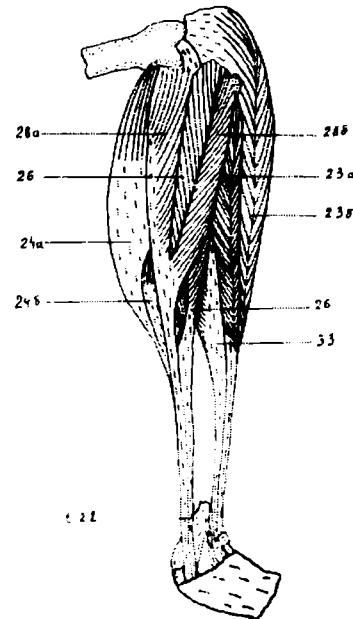


Рис.87. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Anas querquedula*.

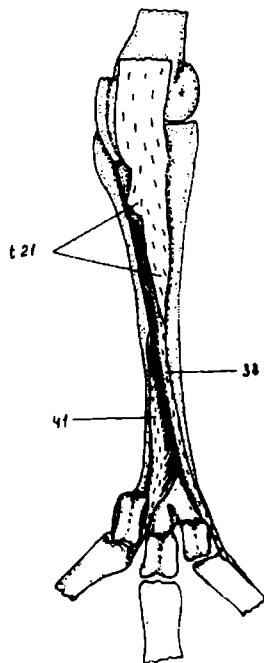


Рис.86. Мускулатура цевки (плантарная поверхность) *Anser anser*.

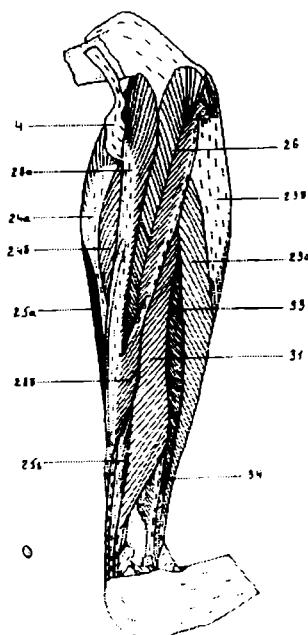


Рис.88. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Tetrao urogallus*.

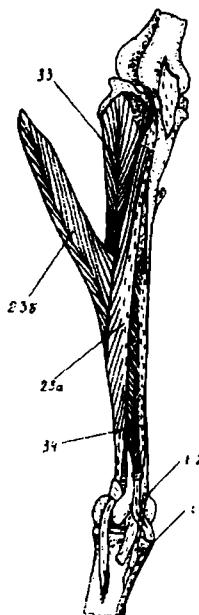


Рис.89. Мускулатура голени (круниолатеральная поверхность) *Lyrurus tetrix*. Тибиональная головка *m.tibialis cranialis* отделена проксимально.

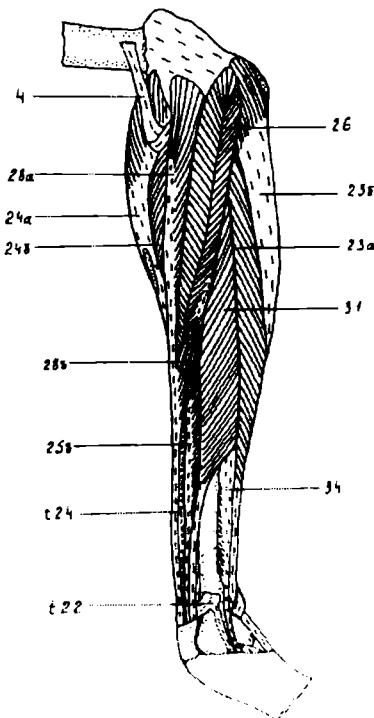


Рис.90. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Phasianus colchicus*.

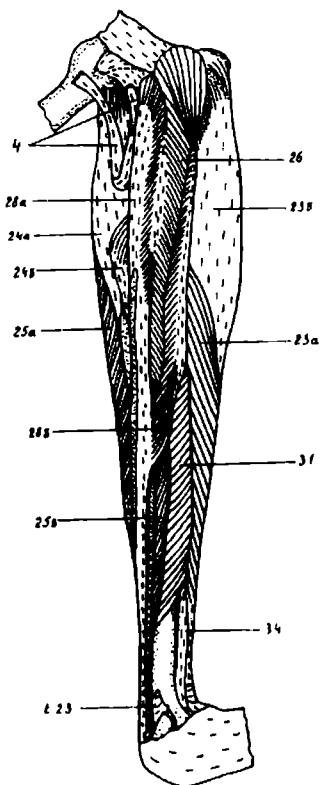


Рис.91. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Meleagris gallopavo*.

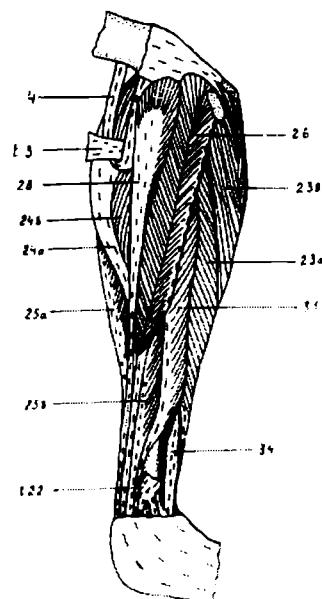


Рис.92. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Numida meleagratis*.

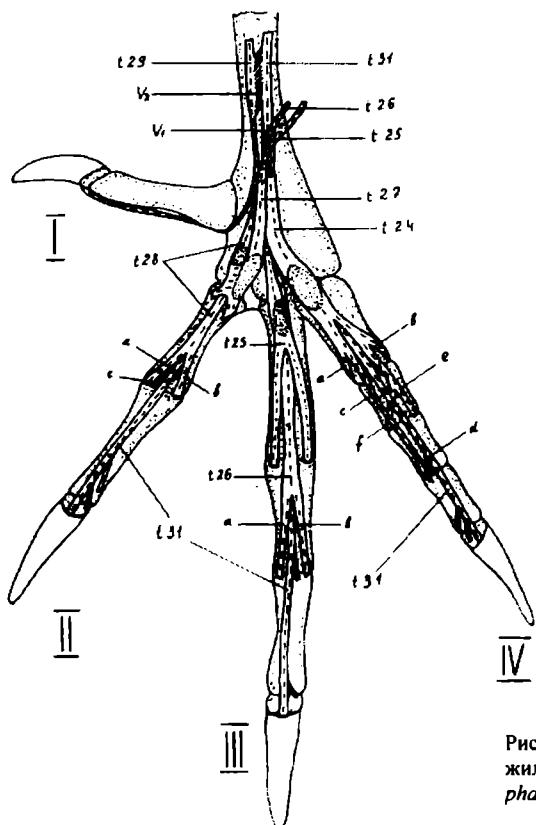


Рис.93. Схема дистального прикрепления сухожилий мышц—сгибателей пальцев *Pedioecetes phasianellus* (описание ветвей в тексте).

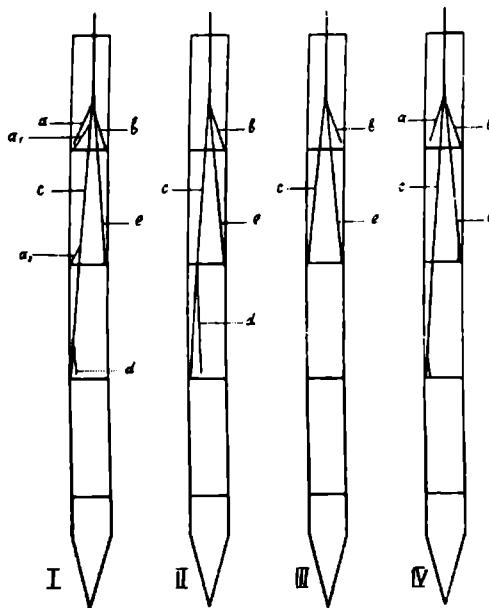


Рис.94. Схема дистального прикрепления сухожилия *flexor perforatus dig. IV*: 1 — *Crax fasciolata*; 2 — *Crex crex*; 3 — *Columba palumbus*; 4 — *Anser anser*. Описание ветвей в тексте.

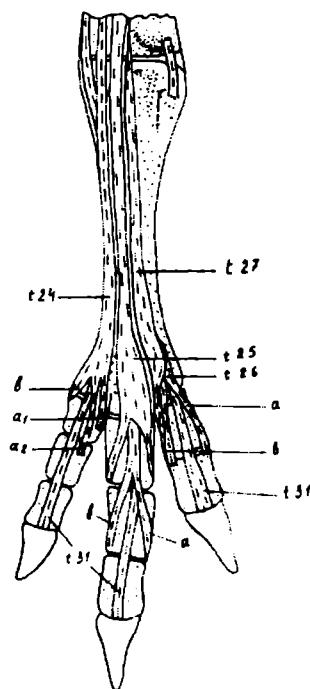


Рис.95. Дистальное прикрепление сухожилий сгибателей пальцев у *Syrrhaptes paradoxus* (плантарная поверхность).

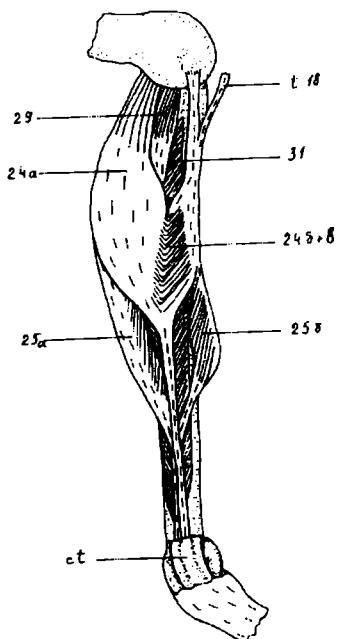


Рис.96. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Anser anser*.

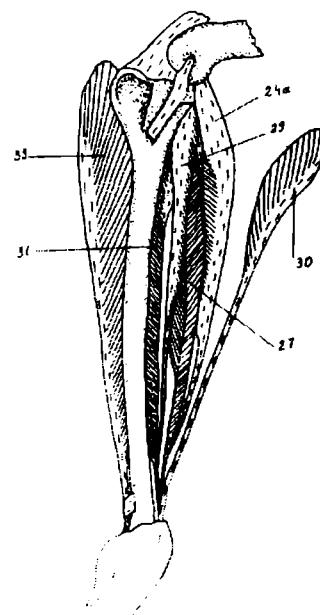


Рис.96. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Anser anser*.

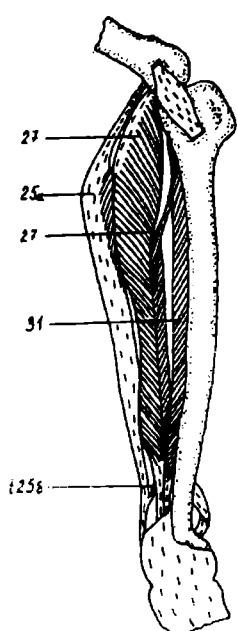


Рис.98. Мускулатура голени (медиальная поверхность) *Columba palumbus*.

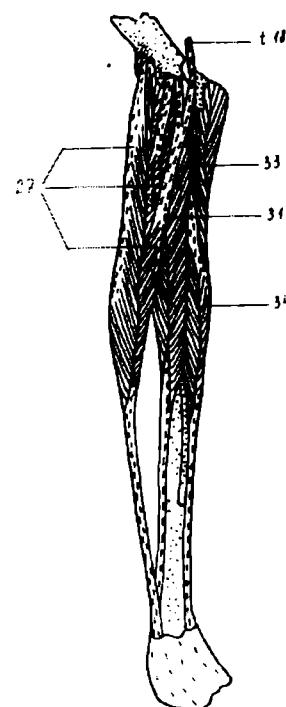


Рис.99. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Rallus aquaticus*.

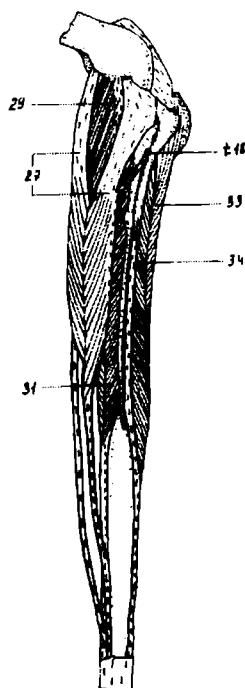


Рис.100. Мускулатура голени (каудолатеральная поверхность) *Limosa limosa*.

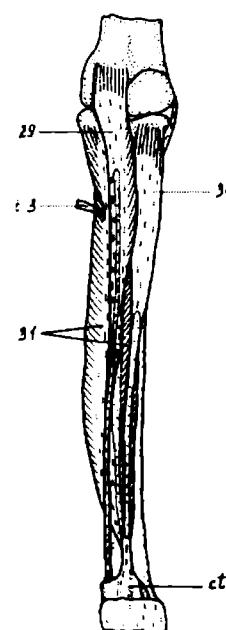


Рис.101. Мускулатура голени (каудальная поверхность) *Gallinula chloropus*.

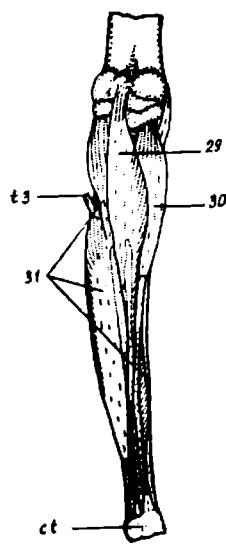


Рис.102. Мускулатура голени (каудальная поверхность) *Lagopus mutus*.

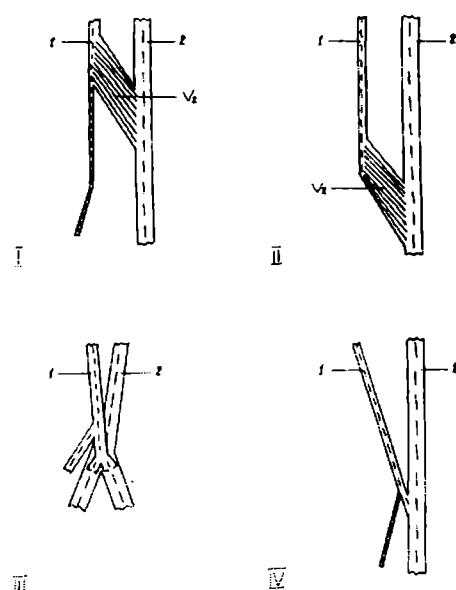


Рис.103. Схема взаимосвязи дистальных сухожилий *m.hallucis longus* (1) и *m.digitorum longus* (2): I — *Rallidae*; II — *Vanellus vanellus*; III — *Streptopelia turtur*; IV — *Anas querquedula*.

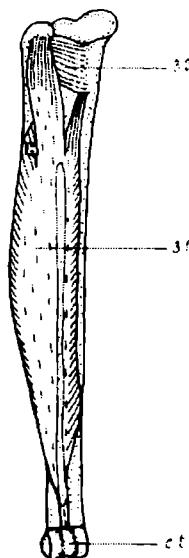


Рис.104. Мускулатура голени (каудальная поверхность) *Lagopus mutus*.

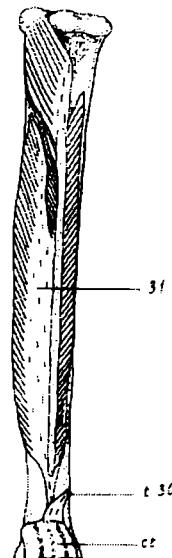


Рис.108. Подколенный мускул *Lyrurus tetrix*.

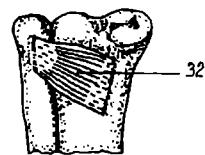


Рис.105. Длинный сгибатель пальцев *Lyrurus mlokosiewiczi*.

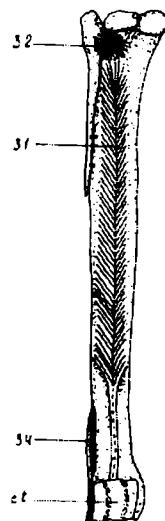


Рис.106. Мускулатура голени (каудальная поверхность) *Streptopelia turtur*.

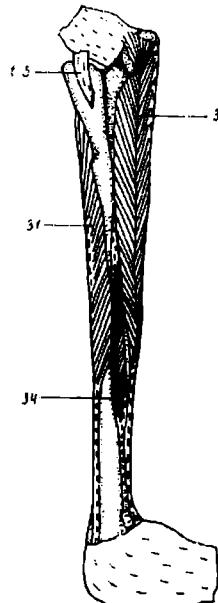


Рис.107. Мускулатура голени (латеральная поверхность) *Anser anser*.

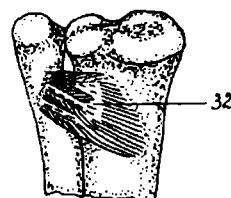


Рис.109. Подколенный мускул *Numida meleagris*.

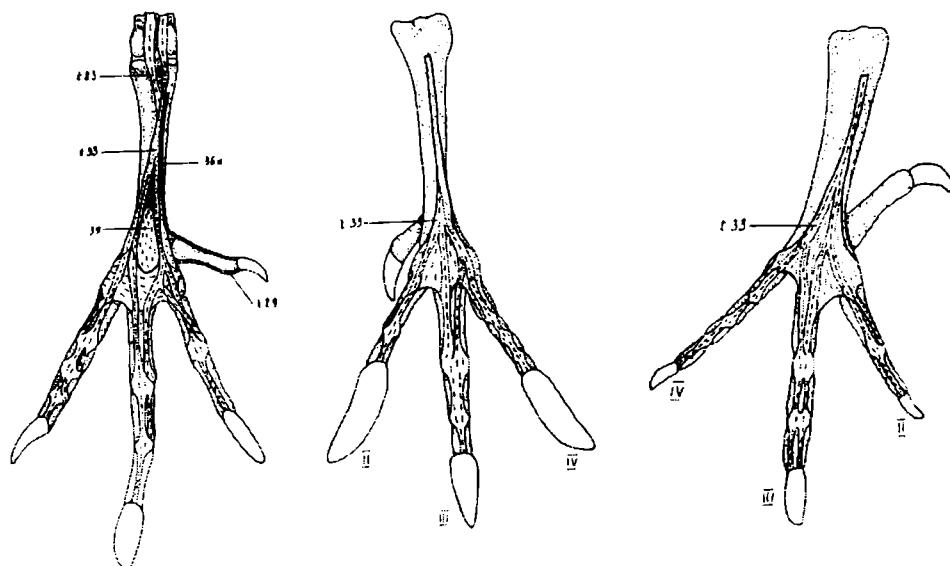


Рис.110. Дистальное прикрепление сухожилия *m.ext.digitorum longus* у *Lyrurus tetrix*.

Рис.111. Дистальное прикрепление сухожилия *m.ext.digitorum longus* у *Lagopus mutus*.

Рис.112. Дистальное прикрепление сухожилия *m.ext.digitorum longus* у *Columba palumbus*.

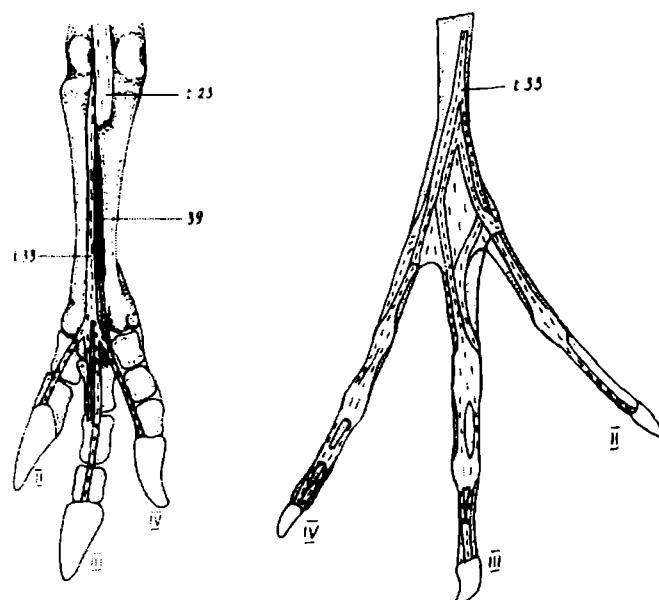


Рис.113. Дистальное прикрепление сухожилия *m.ext.digitorum longus* у *Syrrhaptes paradoxus*.

Рис.114. Дистальное прикрепление сухожилия *m.ext.digitorum longus* у *Anser anser*.

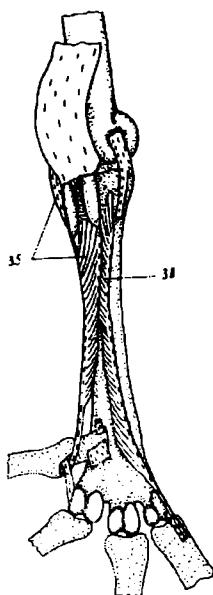


Рис.115. Мускулатура цевки (плантарная поверхность) *Tetraites bonasia*.

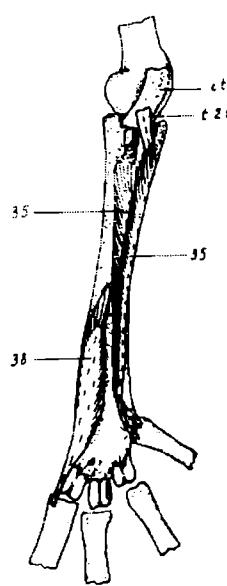


Рис.116. Мускулатура цевки (плантарная поверхность) *Crex crex*.

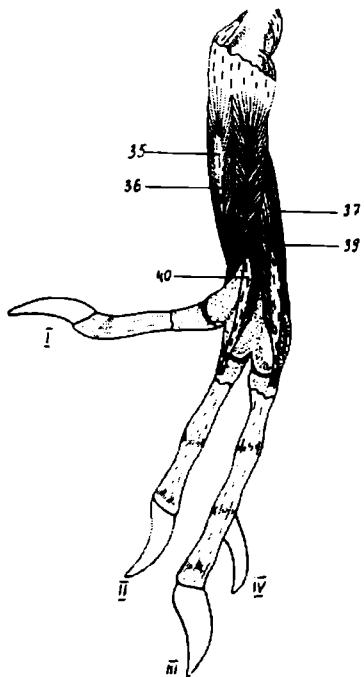


Рис.117. Мускулатура цевки (дорсолатеральная и дорсальная поверхности) *Streptopelia turtur*

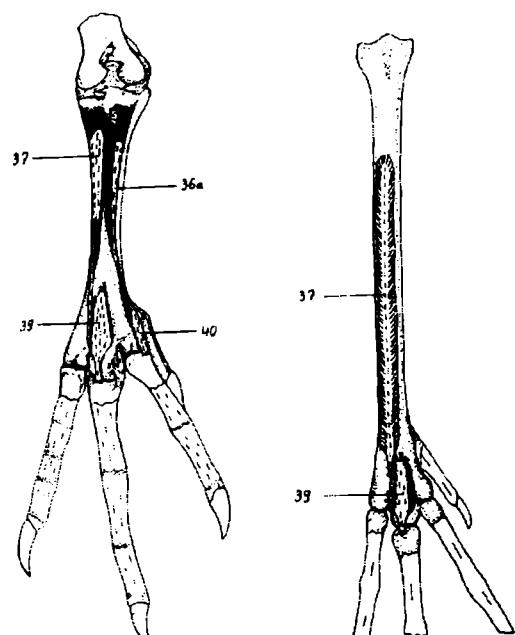


Рис.118. Мускулатура цевки (дорсолатеральная и дорсальная поверхности) *Lyrurus tetrix*.

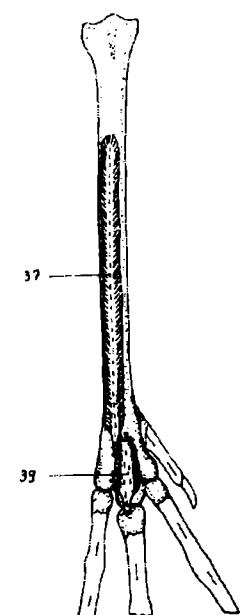


Рис.119. Мускулатура цевки (дорсолатеральная и дорсальная поверхности) *Philomachus pugnax*.

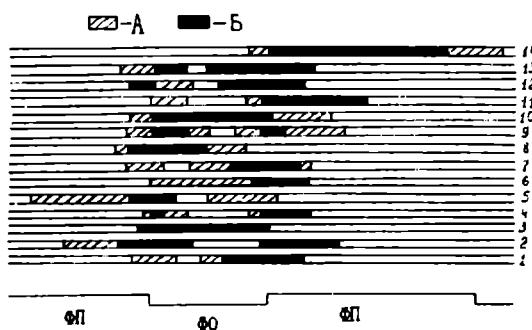


Рис.120. Схема биоэлектрической активности мышц тазовой конечности индейки во время бега на третбане со скоростью 2,5 км/час: ФО — фаза опоры; ФП — фаза переноса; а — незначительная, б — максимальная регистрируемая активность для данной мышцы:
1 — *m.iliofibularis*; 2 — *m.pubo—ischiofemoralis*; 3 — *m.ischiofemoralis*; 4 — *m.fl.curvis lateralis p.pelvica*; 5 — *m.fl.curvis medialis*; 6 — *m.iliotibialis lateralis*; 7 — *m.iliotibialis cranialis*; 8 — *m.femorotibialis medius*; 9 — *m.peroneus longus*; 10 — *m.gastrocnemius medialis*; 11 — *m.tibialis cranialis*; 12 — *m.fl.digitorum longus*; 13 — *m.fl.perforatus digiti III*; 14 — *m.ext.digitorum longus*.

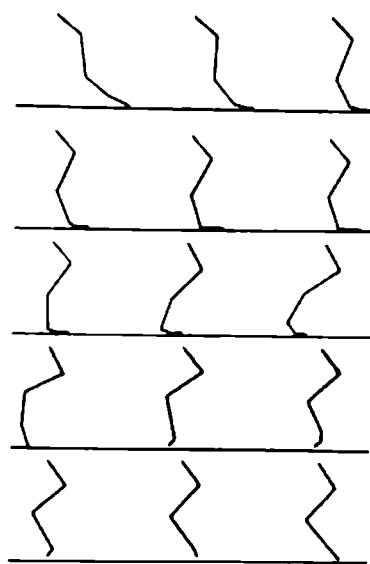


Рис.121. Схема движения элементов тазовой конечности бегущей индейки. По данным киносъемки.

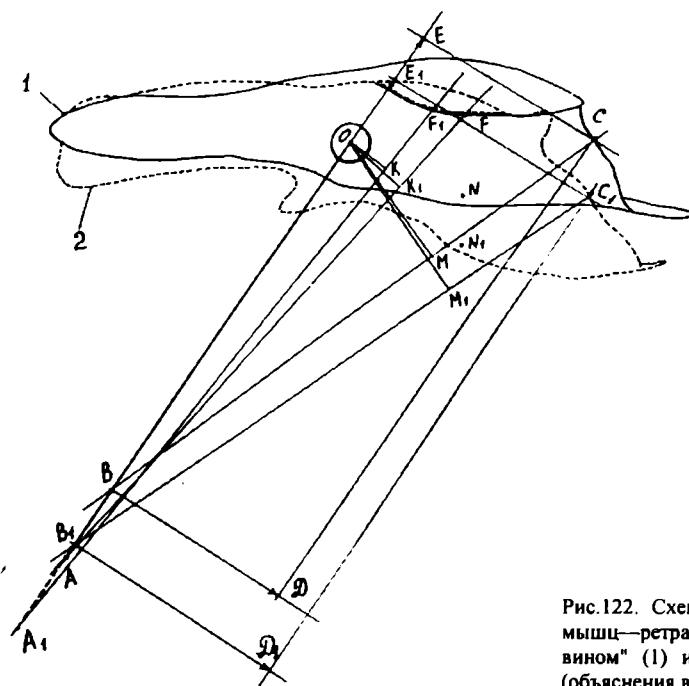


Рис.122. Схема приложения сил основных мышц—ретракторов бедра при "тетеревином" (1) и "фазановом" (2) типах таза (объяснения в тексте).

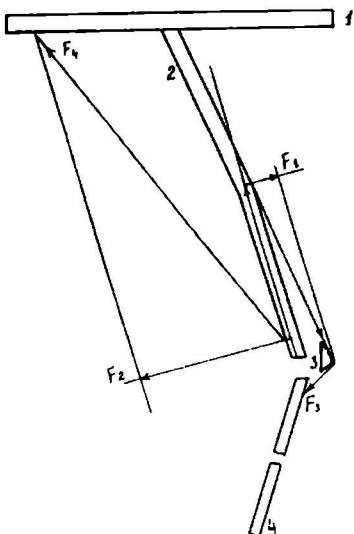
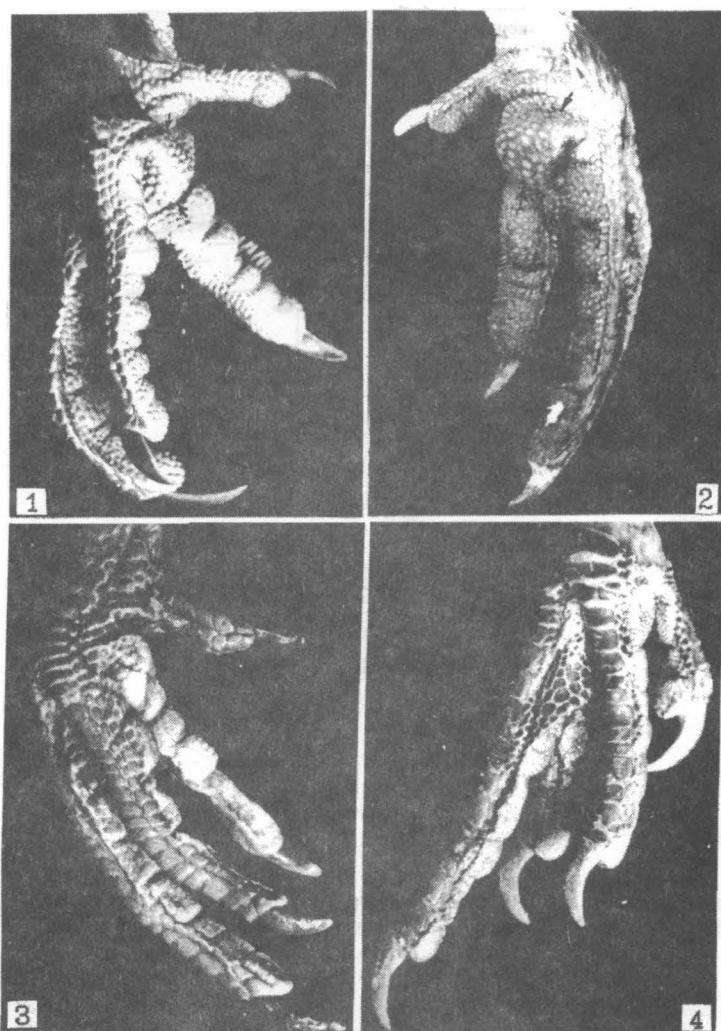


Рис.123. Схема приложения сил мышц на бедренную кость (объяснения в тексте).

Рис.124. Метатарзальные мякиши *Lyturus tetrix* (1), *Centrocercus urophasianus* (2), *Phasianus colchicus* (3), *Crax fasciolata* (4).



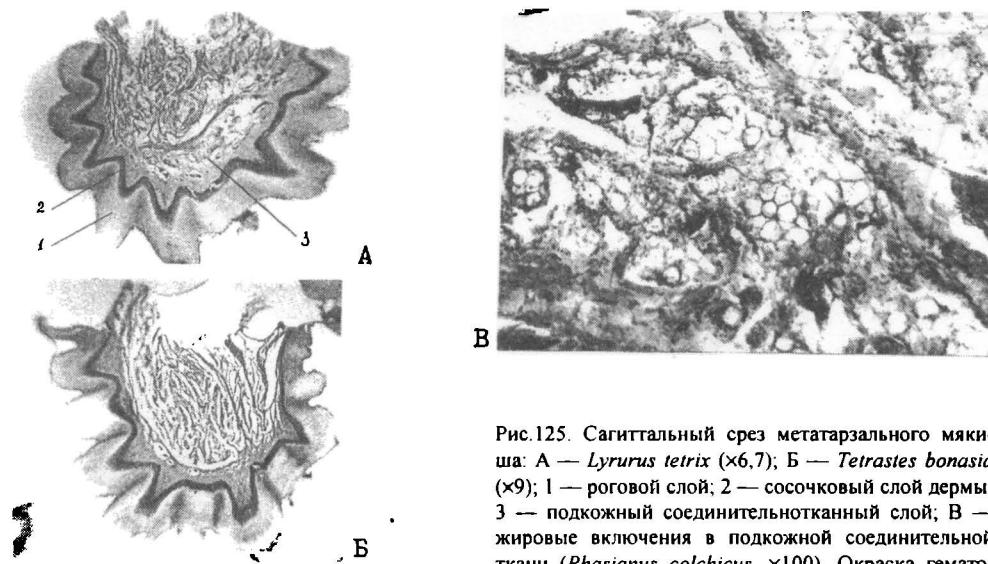


Рис.125. Сагиттальный срез метатарзального мякиша: А — *Lyrurus tetrix* ($\times 6,7$); Б — *Tetraastes bonasia* ($\times 9$); 1 — роговой слой; 2 — сосочковый слой дермы; 3 — подкожный соединительно-тканый слой; В — жировые включения в подкожной соединительной ткани (*Phasianus colchicus*, $\times 100$). Окраска гематоксилином по Майеру.

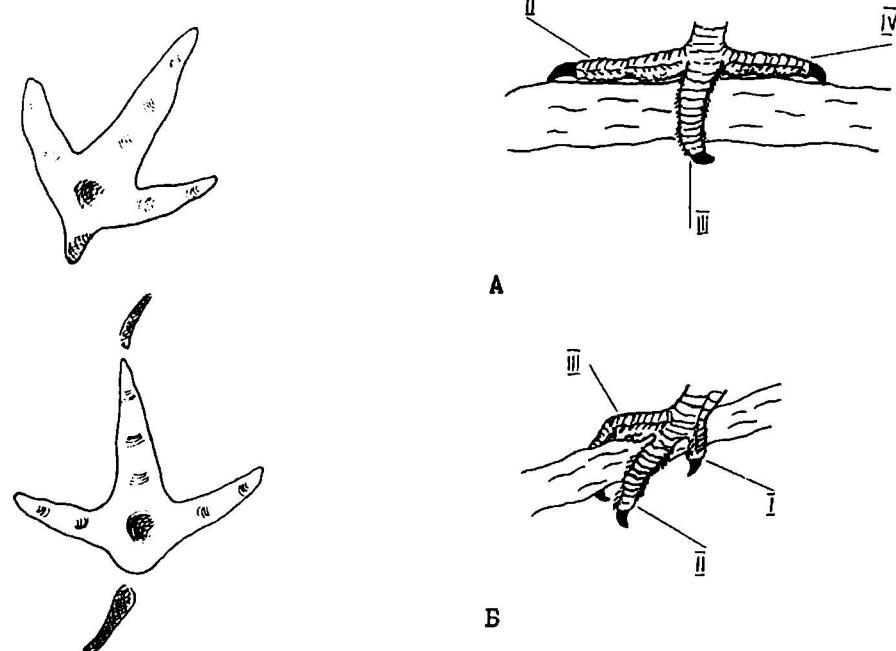


Рис.126. Расположение следов *Tetraastes bonasia* (по А.Н.Формозову, 1952).

Рис.127. Расположение пальцев глухаря при обхвате толстой (А) и тонкой (Б) ветвей. По данным киносъемки.

SUPPLEMENTS OF VESTNIK ZOOLOGII

The vertebrate animals of Black See Reservation (annotated list of species) / Kotenko T. I., Ardamatckaja T. B., Pinchuk V. I., Rudenko A. G., Selunina Z. V., Tkachenko P. V. Eds. dr. Akimov I. A. — Vestnik zoologii. — 1996. Suppl. N 1. — 48pp. — Bibl. 86

The keys for identification of tentaculous infusoria (*Ciliophora, Suctoria*) of the Ukrainian fauna / Dovgal I. V. — Vestnik zoologii. — 1996. — Suppl. N 2. — 42 pp. — Bibl. 35.

Terrestrial locomotion apparatus of Tetraonidae and other Galliformes. Morpho-ecologic character / Bogdanovich I. A. — Vestnik zoologii. — 1997. — Suppl. N 3. — 152 pp. — Pict. 127 — Tabl. 14 — Bibl. 284.