

УДК 598.21.9-14

ФУНКЦИЯ КОРОТКОГО МАЛОБЕРЦОВОГО МУСКУЛА (M. FIBULARIS BREVIS) У ПТИЦ И МЕХАНИЗМ СТАБИЛИЗАЦИИ ИНТЕРТАРЗАЛЬНОГО СУСТАВА

©2000г. А.В.Зиновьев

Тверской государственный университет, Тверь 170002

Поступила в редакцию 27.07.99 г.

Критически рассмотрены предшествующие гипотезы о функциональной роли короткого малоберцового мускула у птиц. Обширные литературные данные, а также данные, полученные при анатомировании голени и интертарзального сустава эму, африканского ширококорота и клеста-еловика, позволили показать функциональную значимость короткого малоберцового мускула. Пронирая цевку, короткий малоберцовый мускул вызывает натяжение суставных связок и тем самым стабилизирует интертарзальный сустав, т.е. делает безопасной его выгодную ротационную свободу. При переходе к формам локомоции, когда цевка движется однообразно относительно тибиятарзуса, стабилизация интертарзального сустава достигается туго натянутыми коллатеральными связками, исключаящими ротацию стопы. Как в этом случае, так и в случае минимального использования задних конечностей, при котором интертарзальный сустав не нуждается в стабилизации, короткий малоберцовый мускул исчезает.

Благодаря своему необычному окончанию на латеральной поверхности проксимального конца цевки *m. fibularis brevis* вот уже на протяжении целого столетия привлекает внимание ученых, пытающихся объяснить его функцию и адаптивное значение происходящих с ним изменений. Митчелл (Mitchell, 1913) был одним из первых (см. также Beddard, 1898 и его полемику с Митчеллом: Beddard, 1914; Mitchell, 1914)), кто попытался на обширном материале проанализировать функцию и систематическую ценность разнообразия малоберцовых мускулов у птиц. Он пришел к заключению, что "...ротационная деятельность мускула зачастую крайне мала, и в сгибании интертарзального сустава он лишь помогает намного более мощному *tibialis anticus* (*m. tibialis cranialis*. - А.З.), находящемуся в выгодном для этого механическом положении. Если помнить о его (*m. fibularis brevis*. - А.З.) дегенерации или полном исчезновении, вообще удивителен факт присутствия мускула у птиц. В случаях, когда он усиливается и превосходит *longus* (*m. fibularis longus*. - А.З.), мне кажется, что его ротационная мощь выше...". Состояние неопределенности в трактовке функциональной значимости короткого малоберцового мускула сохранилось и во многих последующих работах (Hudson, 1937; Miller, 1937; Fisher, 1946; Stallcup, 1954; Owre, 1967; Klemm, 1969; Raikow, 1970; Cracraft, 1971).

В данной работе мы задались целью критически оценить предшествующие версии о функции малоберцового мускула и найти удовлетвори-

тельное функциональное объяснение его положению и разнообразию у птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Были проанатомированы фиксированные в 10% растворе формалина задние конечности эму (*Dromaius novaehollandiae* Lath.), африканского ширококорота (*Eurystomus glaucurus* Muller) и клеста-еловика (*Loxia curvirostra* L.). Использованы также сравнительно-анатомические данные, содержащиеся в литературе, список которой слишком обширен для данной статьи и будет опубликован нами позже.

Анатомирование мелких объектов проводили под бинокулярным МБС-1. Для определения перистости мышц использовали метод окрашивания вайгертовской разновидностью раствора Люголя (состав см. Vock, Shear, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Короткий малоберцовый мускул птиц лежит на латеральной стороне тибиятарзуса и прикрыт сверху длинным малоберцовым мускулом (*m. fibularis longus*). Он начинается непосредственно на малой берцовой кости, прилежащих к ней дорсолатеральной и, изредка, вентролатеральной частях тибиятарзуса, а также на межкостной мембране голени (*membrana interossea scuris*) и дорсомедиальной поверхности общего латерального начального апоневроза мышц голени (*aponeurosis communis originalis lateralis*). Округлое в сечении

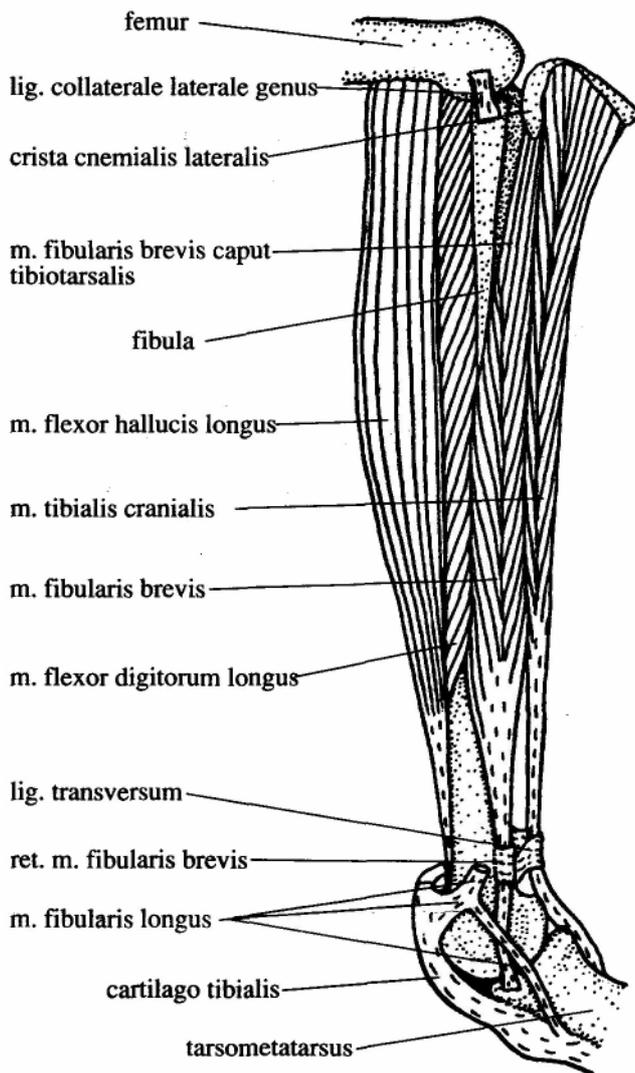


Рис. 1. Мускулатура правой голени клеста-еловика (*Loxia curvirostra*) латерально (m. gastrocnemius, m. fibularis longus, mm. perforantes et perforates digitorum 2 et 3, mm. perforates digitorum 2, 3, и 4 удалены, чтобы показать положение m. fibularis brevis).

конечное сухожилие, идущее по латеральной стороне тарзометатарзуса в борозде короткого малоберцового мускула (sulcus m. fibularis brevis) под длинной веточкой m. fibularis longus и над латеральной коллатеральной связкой (lig. collaterale laterale intertarsi), прихвачено над латеральным мышелком сухожильной петлей (retinaculum. m. fibularis). Сухожилие пересекает сбоку интертарзальный сустав и крепится к бугристости (tuberositas m. fibularis brevis) на вентролатеральной стороне проксимального конца цевки (рис. 1).

Имеющиеся в литературе версии относительно функции короткого малоберцового мускула могут быть распределены по 5 группам: 1. Абдукция цевки (Hudson, 1937; Fisher, 1946; Stallcup,

1954; Owre, 1967; Klemm, 1969). 2. Так называемая «экстензия цевки» (Coues, 1867; Kaupp, 1918; Miller, 1937; Fisher, 1946; Stallcup, 1954; Allen, 1962; Klemm, 1969; Cracraft, 1971; в действительности эти авторы имеют в виду распрямление конечности в интертарзальном суставе, т.е. флексию, или вентральную экстензию). 3. Противодействие другим мускулам (Coues, 1867; Mitchell, 1913; Miller, 1937; Wilcox, 1952; Cracraft, 1971). 4. Дорсальная флексия цевки (Gadow, 1882; Watson, 1883; Mitchell, 1913; Wilcox, 1952; Raikow, 1970; Vanden Berge, 1975; Moreno, 1990). 5. Пронация цевки (Coues, 1867; Gadow, 1882, 1891; Mitchell, 1913; Усенко, 1962; Курочкин, 1968; Raikow, 1970; Cracraft, 1971; Дзержинский, 1992).

Короткий малоберцовый мускул обслуживает интертарзальный сустав, а посему качественный критический анализ приведенных выше функциональных гипотез невозможен без краткого знакомства с некоторыми деталями связочного аппарата указанного сустава (рис. 2). По бокам сустава, покрытого капсулой, располагаются соответствующие коллатеральные связки (ligg. collaterales intertarsi mediale et laterale). Они предотвращают аддукцию и абдукцию, а также излишнюю ротацию цевки, придавая строгость сгибательно-разгибательным движениям в суставе. В то же время во многих случаях эти связки не исключают определенной свободы ротационной подвижности в суставе. При этом латеральный (meniscus lateralis) и медиальный (m. medialis) мениски поддерживают необходимое соответствие суставных поверхностей, а на оси ротации находится скрученная передняя связка (lig. anticum). Тесно связан с интертарзальным суставом тиббиальный хрящ (cartilage tibialis) (рис. 1).

Если принять во внимание указанные особенности строения интертарзального сустава, то станет ясна ошибочность версии об абдуцирующем действии m. fibularis brevis на цевку. Медиальная коллатеральная связка, а также соответствующая часть суставной капсулы делают невозможной даже малейшую абдукцию в суставе. Это верно подметил еще Крэкрафт (Cracraft, 1971).

Гипотеза о функции короткого малоберцового мускула как «экстензора» (вентрального разгибателя) цевки также вызывает сомнение. M. fibularis brevis действительно может вентрально разгибать интертарзальный сустав, но лишь тогда, когда точка его крепления на цевке располагается позади плоскости, в которой лежит ось вращения в интертарзальном суставе и которая параллельна продольной оси тиббиотарзуса. Такого положения упомянутая точка достигает при почти полностью вентрально разогнутом интертарзальном суставе (рис. 3) и вряд ли в этот момент икроножному и длинному малоберцовому мускулам, этим мощным и эффективным экстен-

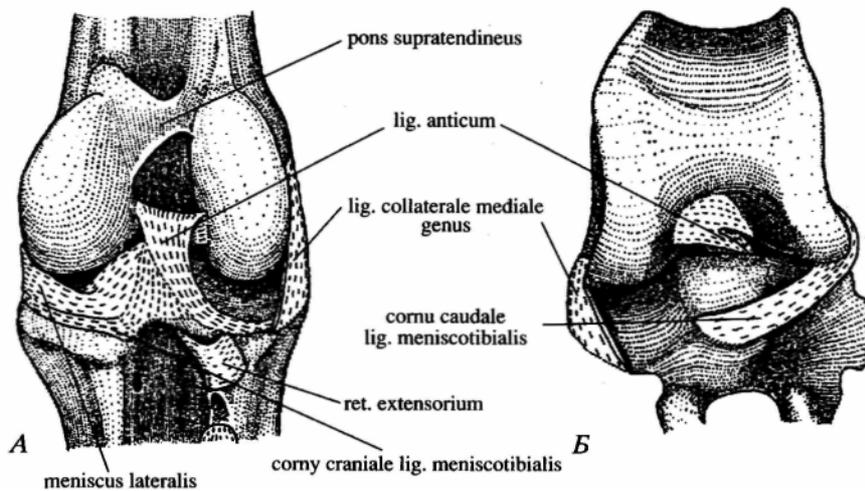


Рис. 2. Правый интертарзальный сустав африканского широкорота (*Eurystomus glaucurus*): *A* - дорсально (вентрально разогнут), *Б* - вентрально (дорсально согнут). Суставная сумка удалена.

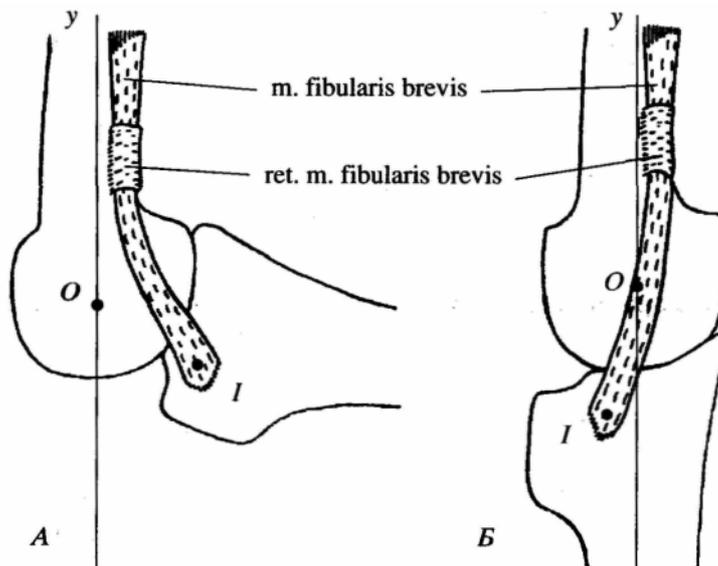


Рис. 3. Положение точки крепления *m. fibularis brevis* (*I*) относительно оси *y*, проходящей через центр вращения (*O*) интертарзального сустава и параллельной продольной оси тибіотарзуса при: *A* - дорсально согнутом и *Б* - вентрально разогнутом интертарзальном суставе.

зорам цевки, требуется помощь со стороны слабого и неэффективного *m. fibularis brevis*.

Версия Коуэса (Coates, 1867) о том, что *m. fibularis brevis* является антагонистом *m. tibialis posticus* (*t. plantaris*. - А.З.) беспочвенна. Подошвенный мускул может быть лишь слабым экстензором цевки, а скорее всего просто подтягивает тибиаальный хрящ, придавая ему таким образом оптимальное положение для прохождения через него конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. Трудно предположить, каким образом *m. fibularis brevis*, связь которого с тибиаальным хрящом в большинстве случаев отсутствует, мо-

жет быть антагонистом *m. plantaris*. Опровергает версию Коуэса еще и то, что подошвенный мускул зачастую отсутствует у птиц с хорошо развитым *m. fibularis brevis* (например, у *Loxia*).

Миллер (Miller, 1937) указал на возможную функцию *t. fibularis brevis* как контрагента ротационным силам, сообщаемым икроножным мускулом цевке. Данное утверждение ошибочно, поскольку икроножный мускул не обнаруживает каких-либо морфологических особенностей, которые позволили бы ожидать от него ротационного эффекта; он не может ротировать цевку, поскольку его конечное сухожилие располагается в

плоскости, перпендикулярной оси вращения в интертарзальном суставе.

Наличие более эффективного *m. tibialis cranialis*, который крепится к цевке с соблюдением тех же условий, ставит под сомнение гипотезу Митчелла (Mitchell, 1913) и Крэккрафта (Cracraft, 1971), указавших на то, что *m. fibularis brevis* может противодействовать силам «экстензии», создаваемым в отношении цевки длинными сгибателями пальцев, и тем самым помогать упомянутым мускулам в сгибании пальцев.

Замечание Уилкоккса (Wilcox, 1952) о функции *m. fibularis brevis* у гагар в качестве стабилизатора против медиального смещения в интертарзальном суставе будет обсуждено ниже.

Широко распространенная гипотеза о функции *m. fibularis brevis* как дорсального флексора цевки нашла поддержку в недавней работе Морено (Moreno, 1990). Автор указала на увеличение плеча силы, прилагаемой мускулом к цевке, относительно интертарзального сустава при изменении угла в этом суставе от 90° до 45°. Сделанное из этого заключение о роли короткого малоберцового мускула как дорсального флексора цевки Морено подкрепила анализом развития указанного мускула у некоторых подвешивающихся *Oscines*, у которых дорсальные сгибатели интертарзального сустава должны быть развиты лучше, чем таковые у не подвешивающихся (Stolpe, 1932). Проверка подтвердила связь появления увеличивающейся мускульной брюшки тибиальной головки (рис. 1) с присутствием в поведении подвешивания или карабкания. Однако статья Морено оставляет ряд вопросов без ответа. Для чего, например, упорно поддерживается столь странное латеральное крепление мускула на цевке, когда простое перенесение такового на ее тыльную поверхность, в плоскость, перпендикулярную оси вращения в интертарзальном суставе и проходящую через его центр, сделало бы мускул специализированным дорсальным флексором? Почему мускул не редуцируется совсем, ведь в этом случае он уступил бы место брюшке эффективного дорсального сгибателя цевки - краниального большеберцового мускула? И, наконец, почему мускул исчезает у многих бегающих птиц (эму, казуар, страус), которым для разгона цевки при беге необходимо хорошее развитие ее дорсальных флексоров?

То, что *m. fibularis brevis* способен пронировать цевку, отмечали практически все авторы. Именно отсутствие рационального объяснения этой способности мускула вынудило большинство из них предложить иные гипотезы относительно функции короткого малоберцового мускула. Однако упорное сохранение этим мускулом плеча ротации указывает на то, что основная его функция - все же пронация цевки, которой требуется

дать рациональное объяснение. Лишь в одной работе (Держинский, 1992) нам удалось найти намек на верное объяснение необходимости пронации цевки. Автор пишет, что "...сокращение мышцы (*m. fibularis brevis*. - А.З.) ведет к некоторой пронации стопы, способствуя натяжению связок интертарзального сустава и тем самым повышая строгость его движений" (курсив наш. - А.З.).

Механизм стабилизации интертарзального сустава

Еще Крэккрафт (Cracraft, 1971) обратил внимание на то, что суставная сумка, коллатеральные связки и *lig. anticum* натягиваются при пронации цевки. *Lig. anticum* скручена у большинства птиц (Baumel et al., 1979) (рис. 2). Будучи расположена на оси ротации цевки, она состоит из сухожильных волокон, идущих в двух направлениях и образующих Х-образную фигуру (рис. 44). Даже небольшая степень пронации заставляет волокна скручиваться друг относительно друга и укорачивать всю связку (рис. 45). Последняя, таким образом, получает способность вжимать мышелки тибiotарзуса в суставные ямки на цевке, формируемые при участии хрящевых менисков, которые, благодаря своей подвижности относительно цевки, сохраняют соответствие суставных поверхностей при пронации. Наличие подвижных менисков делает интертарзальный сустав достаточно свободным для ротационных движений. В то же время натяжение суставных связок, вызванное пронацией цевки посредством короткого малоберцового мускула, стабилизирует сустав, повышая строгость движений в нем.

Подобный механизм стабилизации интертарзального сустава с участием короткого малоберцового мускула можно считать исходным для птиц и связанным с адаптацией стопы к захвату добычи или передвижению по неоднородному субстрату, ибо ротационная подвижность стопы расширяет спектр ее возможностей. Интересно, что статья Морено (Moreno, 1990) не только не противоречит, но даже поддерживает гипотезу участия *m. fibularis brevis* в механизме стабилизации интертарзального сустава. Указанное ею усиление мускула у ряда *Oscines* вызвано не только увеличившейся амплитудой ротационных движений цевки, но и необходимостью сохранения строгости движений в суставе при увеличивающихся нагрузках на сустав во время подвешивания. Конвергентное усиление мускула за счет появления тибиальной головки наблюдается также у попугаев (Berman, 1984; наши данные), отличающихся большой ротационной свободой интертарзального сустава (отлично развиты оба мениска) и многофункциональностью конечности. Отлично развит мускул у сходных с попугаями птиц-мышей, у большинства древесных птиц, а

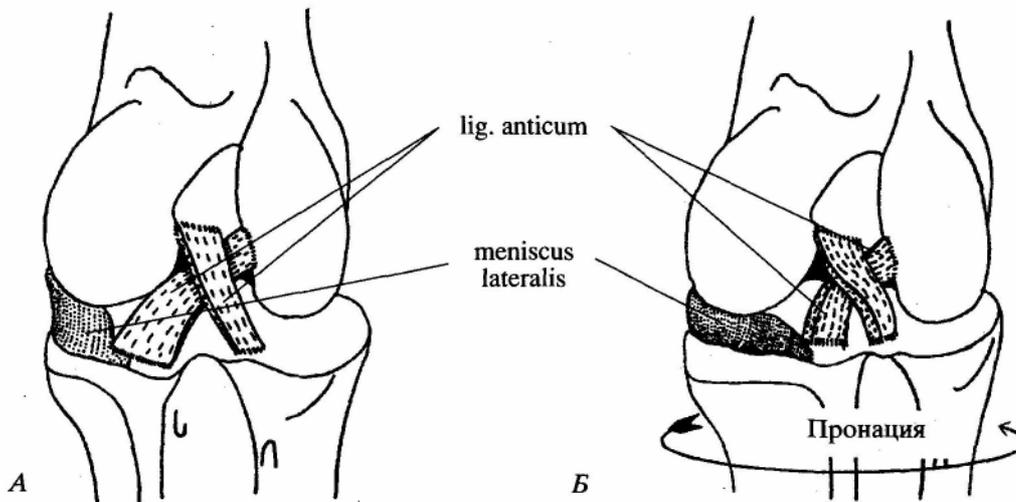


Рис. 4. Схема, иллюстрирующая участие суставных связок в механизме стабилизации интертарзального сустава: А — цевка неpronирована, Б - цевка pronирована. Комментарии в тексте.

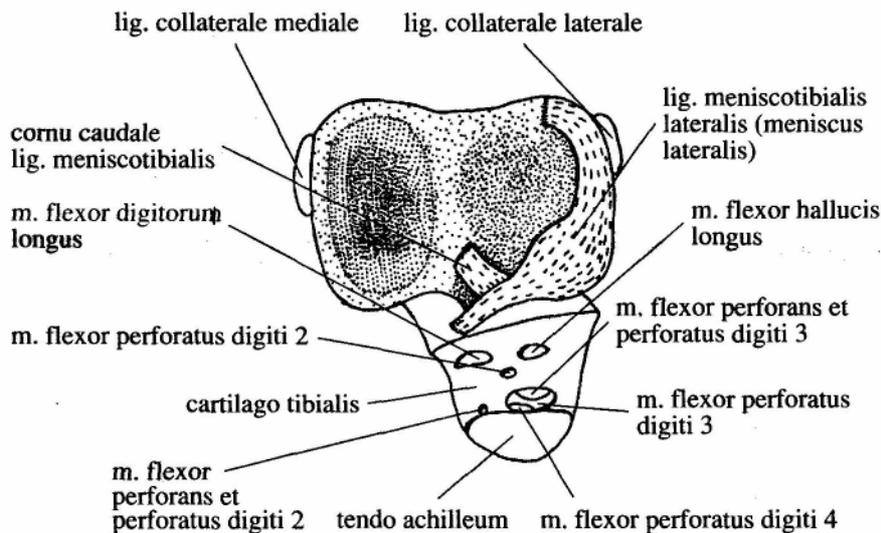


Рис. 5. Проксимальная суставная поверхность правой цевки эму (*Dromaius novaehollandiae*) с поперечным срезом через тибиаьный хрящ. Обратите внимание на полное отсутствие медиального и слабое развитие латерального мениска, а также на отсутствие lig. anticum.

также у Strigiformes, Accipitridae, Falconidae и Pandionidae. Упомянутым хищникам при подвижном интертарзальном суставе, обеспечивающем успешный захват добычи, особенно необходим страхующий механизм против нагрузок, создаваемых при поимке и удержании жертвы. Показательно, что Cathartidae, не пользующиеся задними конечностями для указанных выше целей, имеют сравнительно слабый m. fibularis brevis.

При переходе к формам локомоции, связанным с однообразным (маятникообразным) движением задних конечностей с сохранением или даже увеличением нагрузки на интертарзальный

сустав, когда ротация стопы не нужна и даже вредна, поскольку нарушала бы строгость движений, указанный сустав стабилизируется туго натянутыми коллатеральными связками, исключаяющими в нем всякую ротационную подвижность. В этом случае m. fibularis brevis теряет свою роль и исчезает. Это произошло у высокоспециализированных бегунов (Struthioniformes, Rheiformes, Casuariformes, Otididae), у которых на отсутствие ротации в суставе косвенно указывают сильная редукция единственного латерального мениска и отсутствие lig. anticum (рис. 5). Мускул исчезает также у птиц (Recurvirostridae, Haematopodidae,

Burhinidae, Scopidae, Phoenicopteridae, Ciconiidae), имеющих длинные ноги для хождения по мелководью или по суше и не использующих их ни для добывания и обработки пищи, ни для передвижения по ветвям. К ним можно также отнести представителей Charadriidae, Chionididae, Scolopacidae, Rostratulidae, Aramidae и Threskiornithidae, у которых мускул находится на разных стадиях исчезновения. Гребные движения стопы поганок также происходят в одной плоскости относительно голени (Курочкин, 1968) и утрата ротационной подвижности в интертарзальном суставе у них, как и у Ratitae, сопровождается потерей lig. anticum (к сожалению, нам не был доступен ни один из представителей Sulidae, также потерявших m. fibularis brevis). M. fibularis brevis теряется также тогда, когда использование задних конечностей столь незначительно, а нагрузка на интертарзальный сустав столь минимальна, что тот не нуждается в дополнительной стабилизации, как например в случаях с Caprimulgidae, Sterninae, Rhynchopidae, Glareolidae и Pterocletidae.

Обретает новый смысл и замечание Уилкокса о функции m. fibularis brevis у гагар как стабилизатора против медиального смещения в интертарзальном суставе. В отличие от такового поганок, интертарзальный сустав гагар имеет значительную ротационную свободу, поскольку при нырянии вынесение конечностей над телом у них обеспечивается не только вращением голени, как это происходит у поганок, но и абдукцией бедра и вращением цевки (Курочкин, 1968). Составляющая силы реакции воды, передаваемая при гребке на интертарзальный сустав через цевку, может нарушить строгость движения в нем. Этому препятствует описанный выше механизм стабилизации, приводимый в действие m. fibularis brevis.

ВЫВОДЫ

Основной функцией короткого малоберцового мускула является пронация цевки.

Пронируя цевку, короткий малоберцовый мускул стабилизирует интертарзальный сустав, т.е. делает безопасной его выгодную ротационную свободу.

При переходе к формам локомоции, когда цевка движется однообразно относительно тибитарзуса, стабилизация интертарзального сустава достигается туго натянутыми коллатеральными связками, исключаяющими ротацию стопы. Как в этом случае, так и в случае минимального использования задних конечностей, при котором интертарзальный сустав не нуждается в стабилизации, короткий малоберцовый мускул исчезает.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Ф.Я. Держинскому (кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ) за критические замечания по тексту статьи. Автор также благодарен Т.И. Гринцевичене (кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ) и др. Ричарду Пруму (Museum of Natural History, University of Kansas, US) за предоставление экземпляров африканского широкогорота и эму, соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Держинский Ф.Я., 1992. Мускулатура птиц/Н.Н. Гуртовой, Ф.Я. Держинский. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы. Млекопитающие. М.: Высшая школа. С. 98-144.
- Курочкин Е.Н., 1968. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц // Дис... канд. биол. наук. ПИН АН СССР. Москва. С. 1-256.
- Усенко В.П., 1962. Морфо-функціональний аналіз мускулатури тазової кінцівки деяких птахів // Праці / Інститут зоології. Т. XVIII. С. 77-86.
- Allen T.T., 1962. Myology of the Limpkin // Unpubl. Ph. D. Dissertation. Univ. Florida. Gainesville. P. 1-339.
- Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M., Breaux J.E., Evans H.E. (eds.), 1979. Nomina Anatomica Avium. L.: Academic Press. P. 1-637.
- Beddard F.E., 1898. The Structure and Classification of Birds. L.: Longmans, Green & Co. P. 1-548. - 1914. Peroneal muscles in birds // Ibis. Tenth Series. V. 2. P. 354-355.
- Berman S.J.L., 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes) // Auk. V. 101. P. 74-92.
- Bock W.J., Shear R., 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscle // Anat. Anz. V. 130. P. 222-227.
- Coues E., 1867. On the osteology and myology of *Colymbus torquatus* // Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. V. 1. P. 131-172.
- Cracraft J., 1971. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon *Columba livia* // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 144. № 3. P. 171-268.
- Fisher H.I., 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures // Am. Midl. Natur. V. 35. № 3. P. 545-727.
- Gadow H.F., 1882. Observations in comparative myology // J. Anat. Phys. V. 16. P. 493-514. - 1891. Vogel / Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Anatomischer Teil. Leipzig. Bd. 2. S. 1-1008.
- Hudson G.E., 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // Amer. Midl. Nat. V. 11. № 1. P. 1-108.
- Kaup B.F., 1918. The anatomy of the domestic fowl. Philadelphia-L.: W.B. Saunders Co. P. 1-310.
- Klemm R.D., 1969. Comparative myology of the hind limb of procellariiform birds // South. Illinois Univ. Monogr. in

- Sciences, Social Sciences and Humanities. Sci. Ser. V. 2. P. 1-269.
- Miller A.H.*, 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution // Univ. Calif. Publ. Zool. V. 42. № 1. P. 1-80.
- Mitchell P.C.*, 1913. The peroneal muscles in birds // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 1039-1072. - 1914. Reply on the Beddard's peroneal critique // Ibis. Tenth Series. V. 2. P. 355-356.
- Moreno E.*, 1990. Form and function of the fibularis brevis muscle in some passerine birds // Ann. Zool. Fennici. V. 27. №1. P. 3-9.
- Owre O.T.*, 1967. Adaptations for locomotion and feeding in the anhinga and double-crested cormorant // Ornithol. Monogr. № 6. P. 1-138.
- Raikow R.J.*, 1970. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks // Univ. Calif. Publ. Zool. № 94. P. 1-52.
- Stallcup W.B.*, 1954. Myology and serology of the avian family Fringillidae, a taxonomic study // Univ. Kans. Nat. Hist. Mus. Publ. V. 8. № 2. P. 157-211.
- Stolpe M.*, 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // J. Ornith. B. 2. S. 161-247.
- Vanden Berge J.C.*, 1975. Aves myology // Sisson and Grossman's The anatomy of the domestic animals / Ed. Getty. 5th edition. P. 1802-1848.
- Watson M.*, 1883. Report on the anatomy of Spheniscidae // Zoology of the voyage of HMS Challenger. № 18. P. 1-244.
- Wilcox H.H.*, 1952. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer* // Amer. Midi. Nat. V. 48. P. 513-573.

FUNCTION OF M. FIBULARIS BREVIS IN BIRDS AND MECHANISM OF STABILIZING INTERTARSAL JOINT

A. V. Zinov'ev

Tver State University, Tver 170002, Russia

There were disagreements on the form and function of m. fibularis brevis in birds. The critical analysis of the previous hypotheses based on the extensive anatomical data from various avian groups rejects all but one - inward rotation (pronation) of tarsometatarsus. Pronating tarsometatarsus, m. fibularis brevis causes tension of intertarsal ligaments that helps to stabilize the intertarsal joint and makes its rotation freedom safe. On the contrary, when tarsometatarsus moves monotonously regarding tibiotarsus, stabilization of the intertarsal joint is achieved by tense collateral ligaments which exclude the rotation freedom in the joint. M. fibularis brevis becomes extinct both in the mentioned case and in minimum use of hindlimbs. In the last case, the intertarsal joint does not need stabilization.