

## МОРФОЛОГИЯ / MORPHOLOGY

О ТЕРМИНОЛОГИИ КОРОТКИХ РАЗГИБАТЕЛЕЙ  
ПЕРЕДНИХ ПАЛЬЦЕВ СТОПЫ ПТИЦ

А.В. Зиновьев

Кафедра зоологии Тверского государственного университета, просп. Чайковского, д. 70а, Тверь, 170002, Россия  
e-mail: Andrei.Zinoviev@tversu.ru

К производным коротких разгибателей пальцев рептилий у птиц традиционно относят 8 мышц: *m. extensor hallucis longus*, *m. extensor hallucis brevis*, *m. abductor digiti 2*, *m. adductor digiti 2* (часть), *m. extensor brevis digiti 3*, *m. extensor proprius digiti 3*, *m. extensor brevis digiti 4* и *m. abductor digiti 4* (рис. 1). Если *m. extensor hallucis longus*, *m. extensor hallucis brevis*, *m. abductor digiti 2*, *m. adductor digiti 2* и *m. abductor digiti 4* легко сопоставимы у большинства птиц, то идентификация *m. extensor brevis digiti 3* и *m. extensor proprius digiti 3* подчас представляет определенные трудности. Исходно отмечали лишь один короткий разгибатель III пальца (Giebel, 1857; Брандт, 1875). Гадов (Gadow, 1880) впервые различает два коротких разгибателя у Ratitae — *m. extensor longus digiti 3* и *m. extensor brevis digiti 3* (рис. 2). Позднее этот автор описывает оба мускула у некоторых других отрядов птиц, заменяя название *m. extensor longus digiti 3* на *m. extensor proprius digiti 3*. Данные Гадовым описания оказались столь неопределенными, а изменчивость соответствующих мускулов столь большой, что последующие авторы столкнулись с проблемой их гомологизации. Так, например, Гадов указывает на возможность крепления *m. extensor proprius digiti 3* на дорсальной поверхности основания базальной фаланги III пальца совместно с *m. extensor brevis digiti 3*, а также на случаи ограничения его брюшка дистальной частью цевки. Легко заметить, что в такой форме *m. extensor proprius digiti 3* становится неотличим от *m. extensor brevis digiti 3*, что, собственно, и вызвало последующую путаницу. Хадсон (Hudson, 1937), основываясь на большом числе изученных им видов птиц, указал на наличие лишь

одного разгибателя III пальца и предложил убрать название *m. extensor brevis digiti 3* как синонима *m. extensor proprius digiti 3*. Холмс (Holmes, 1962), базируясь на исследованиях **кустарникового тинаму** (*Crypturellus cinnameus*), вновь обратил внимание на наличие двух коротких экстензоров III пальца в их изначальной интерпретации Гадовым для Ratitae. Позднее, при рассмотрении мускулатуры задних конечностей Tinamiformes, к классификации Гадова вернулся и сам Хадсон (Hudson *et al.*, 1972). Однако и по сей день единственному в большинстве слу-

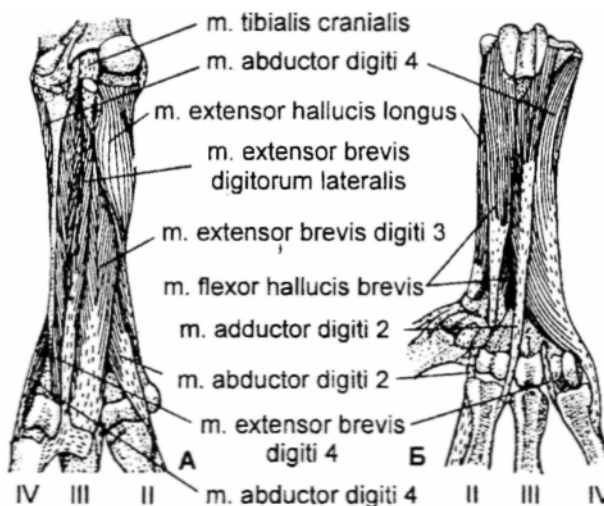
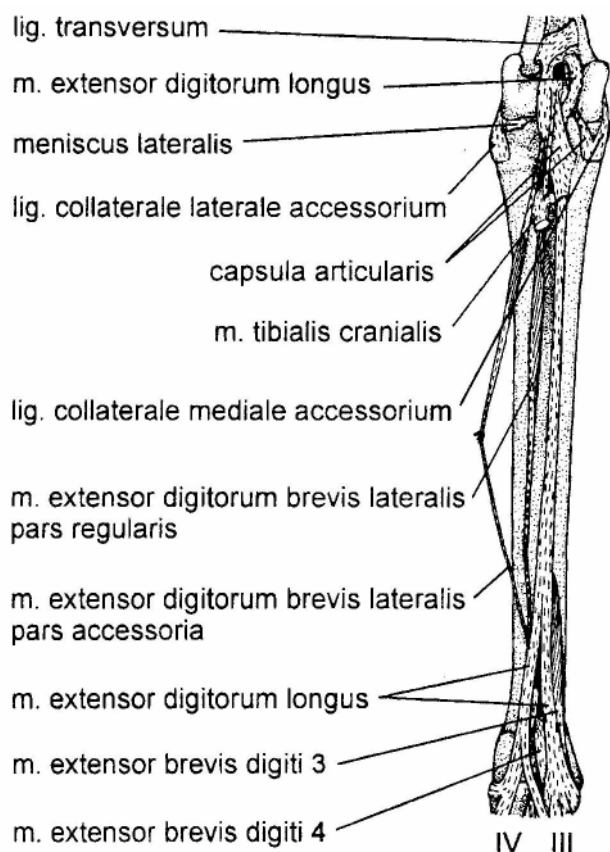


Рис. 1

Мускулатура правой цевки африканского ширококорота (*Eurystomus glaucurus*) тыльно (А) и плантарно (Б) Fig. 1

Muscles of the right tarsometatarsus of African Roller (*Eurystomus glaucurus*): А — dorsal view; Б — ventral view



**Рис. 2**

Правая цевка африканского страуса (*Struthio camelus*) с тыльной стороны (суставная сумка интертарзально-го сустава удалена за исключением наиболее толстых участков). *M. extensor digitorum brevis pars regularis* соответствует *m. extensor proprius digiti 3* Гадова (Gadow, 1891). Важно отметить добавочное брюшко этого мускула (*m. ext. dig. br. pars accessoria*) у препарированного нами экземпляра

**Fig. 2**

The dorsal view on the right tarsometatarsus of Ostrich (*Struthio camelus*) (the joint capsule is removed except for its most thick parts). *M. extensor digitorum brevis pars regularis* matches Gadow's (1891) *m. extensor proprius digiti 3*. Note the accessory belly of this muscle (*m. ext. dig. br. pars accessoria*) as a sign of variation in this particular specimen

чаев экстензору III пальца присваивается то имя *m. extensor proprius digiti 3* (Wilcox, 1952; Hudson et al, 1959, 1969; Berlin, 1963; Raikow, 1970; Kuroda, 1971; Morioka, 1975; Nagamura et al., 1976; Swierczewski, 1977; Zusi, Bentz, 1978; Держинский, 1992; McKittrick, 1993; Богданович, 1997), то *m. extensor brevis digiti 3* (Miller, 1937; Hoff, 1966), поэтому существует настоятельная необходимость в номинативном упорядочении ассоциированных преимущественно с III пальцем коротких разгибателей.

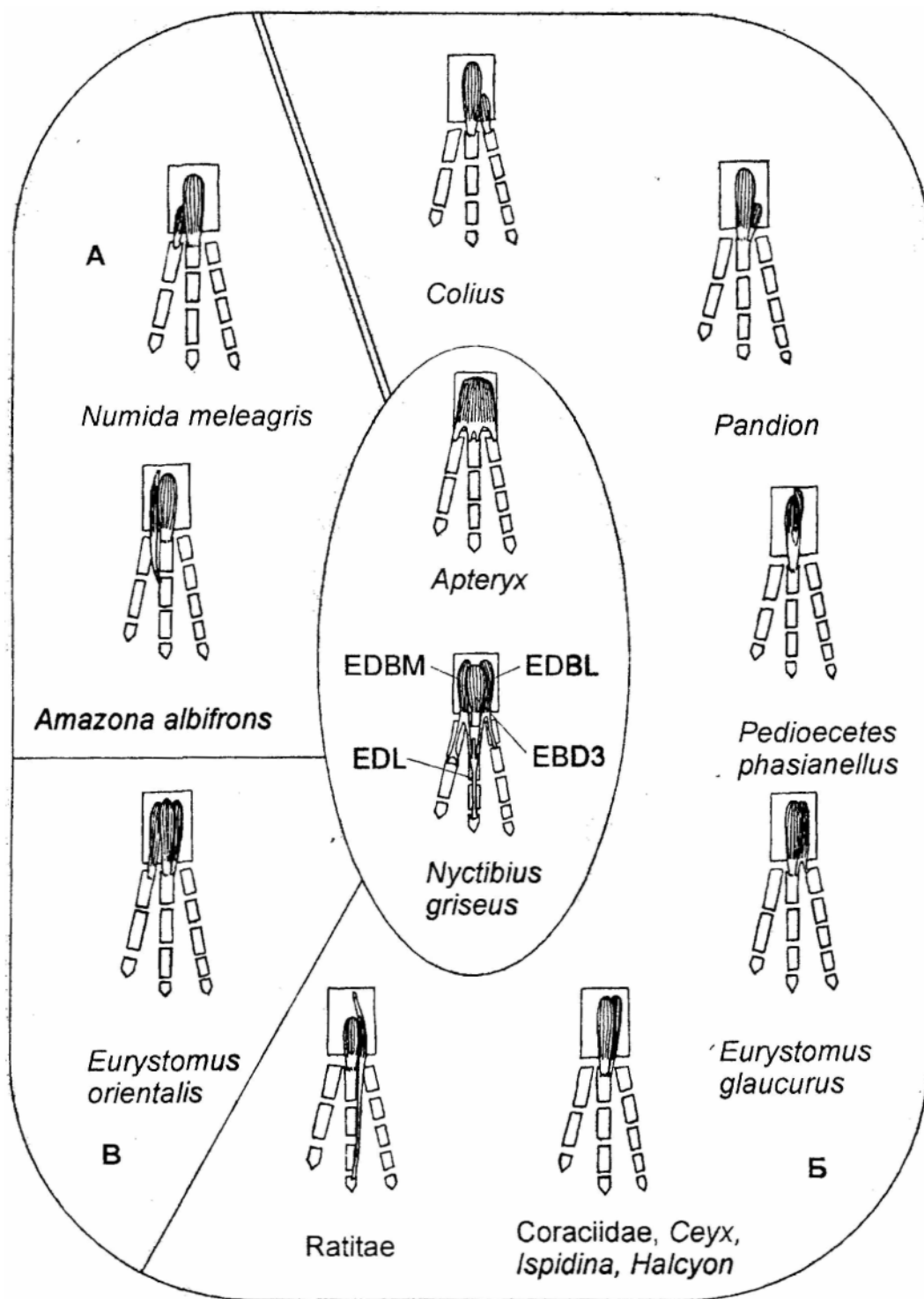
## Материал и методика

Нами были анатомированы под бинокляром МБС-1 фиксированные в 10% растворе формалина стопы африканского страуса (*Struthio camelus*) и африканского широкогорота (*Eurystomus glaucurus*). Также были использованы сравнительно-анатомические данные, содержащиеся в литературе, список которой слишком обширен для данной статьи и будет опубликован нами позже. Для выявления мелких мышц цевки их окрашивали вайгертовской разновидностью раствора Люголя (состав см. Vock, Shear, 1972).

## Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ показывает, что за исключением случаев полной редукции коротких разгибателей III пальца (Arodiformes, Passeriformes) с соответствующим пальцем всегда ассоциирован мускул, крепящийся на дорсальной поверхности основания базальной фаланги и распространяющийся проксимально по цевке на различное расстояние. Морфологические черты этого мускула согласуются с описанием, данным Гадовым (Gadow, 1891) для *m. extensor brevis digiti 3*. Если указанный мускул не имеет пары, то независимо от степени распространения по цевке мы предлагаем называть его *m. extensor brevis digiti 3*.

Что касается отмечаемых для отдельных видов дополнительных разгибателей передних пальцев, то нам представляется рациональным путь их интерпретации, отраженный на рис. 3. МакГован (McGowan, 1979) сообщает, что у южного киви *Apteryx australis* брюшки коротких разгибателей передних пальцев слиты в единый мускульный листок, посылающий сухожилия, соответствующие таковым *m. abductor digiti 2*, *m. extensor brevis digiti 3* к *m. extensor brevis digiti 4*. Стадия дифференциации упомянутого мускульного листка выявлена у серого лесного козодоя *Nyctibius griseus* (Caprimulgiformes). Помимо типичных *m. abductor digiti 2*, *m. extensor brevis digiti 3* и *m. extensor brevis digiti 4*, у него имеются еще два мускула (Hoff, 1966). Первый, лежащий латеральнее *m. extensor brevis digiti 3* и обозначенный Хоффом как *m. extensor proprius digiti 3*, имеет двойное крепление: медиальная веточка конечного сухожилия сливается с веточкой *m. extensor digitorum longus* к III пальцу, а латеральная крепится на дорсальной поверхности основания второй фаланги IV пальца. Вторым мускул, лежащий медиальнее *m. extensor brevis digiti 3* и названный Хоффом *m. extensor brevis digiti 2*, также имеет двойное крепление: латеральная веточка конечного сухожилия сливается с веточкой



**Рис. 3**

Схема взаимоотношений некоторых коротких разгибателей передних пальцев стопы птиц. Производные: А — медиального короткого разгибателя пальцев; Б — латерального короткого разгибателя пальцев; В — обоих разгибателей.

Сокращения: EDBM— *m. extensor digitorum brevis medialis*, EDBL— *m. extensor digitorum brevis lateralis*, EBD3— *m. extensor brevis digiti 3*, EDL— веточка к III пальцу *m. extensor digitorum longus*

**Fig. 3**

Mutual relations of some short extensor muscles of the avian foretoes. Derivates of: A— medial short extensor of foretoes; Б— lateral short extensor of foretoes; В— both extensors of foretoes.

Abbreviations: EDBM— *m. extensor digitorum brevis medialis*; EDBL— *m. extensor digitorum brevis lateralis*; EBD3— *m. extensor brevis digiti 3*; EDL— branch of *m. extensor digitorum longus* to the third toe

*m. extensor digitorum longus* к III пальцу, а медиальная крепится на дорсальной стороне основания второй фаланги II пальца и прободена веточкой сухожилия *m. extensor digitorum longus* к II пальцу. Нетрудно заметить, что изредка появляющиеся дополнительные короткие разгибатели передних пальцев могут быть производными этих двух мускулов у *Nyctibius*, один из которых предлагается назвать латеральным коротким разгибателем пальцев (*m. extensor digitorum brevis lateralis*; nomen novum) (рис. 3, EDBL), а второй — медиальным коротким разгибателем пальцев (*m. extensor digitorum brevis medialis*; nomen novum) (рис. 3, EDBM). Производными латерального короткого разгибателя пальцев (рис. 3, сектор Б и В) тогда являются:

1. *M. extensor proprius digiti 3*. Этот мускул может крепиться на когтевой и предкогтевой фалангах III пальца (*Struthioniformes*, *Casuariiformes*, *Tinamiformes*), на веточке *m. extensor digitorum longus* к III пальцу (*Rheiformes*), на поверхностном апоневрозе *m. extensor brevis digiti 3* (*Pedioecetes*; *Tyrpanuchus phasianellus*) (Holmes, 1963), на дорсолатеральной поверхности основания базальной фаланги III пальца у *Pandion haliaetus* (Hudson, 1948), *Coraciidae*, *Ceyx*, *Ispidina*, *Halcyon* (Maurer, 1977).

2. *M. extensor proprius digiti 4*. Это название было предложено Берман и Рэйкау (Berman, Raikow, 1982) для обозначения мускула, лежащего у *Coliiformes* латеральнее *m. extensor brevis digiti 3* и крепящегося на дорсальной поверхности основания базальной фаланги IV пальца. Он соответствует латеральному короткому сгибателю пальцев с редуцированной веточкой к III пальцу. Примечательно, что у исследованного нами экземпляра **африканского широкогорота** (*Eurystomus glaucurus*) конечное сухожилие мускула, обозначенного выше как особый разгибатель III пальца, разделяется и дает более сильную веточку к основанию базальной фаланги IV пальца.

Производными медиального короткого разгибателя пальцев (рис. 3, сектор А и В) являются:

1. *M. proprius digiti 3 accessorius*. Это название предложено Берман (Berman, 1984) для обозначения мускула, лежащего у **белолобого амазона** (*Amazona albifrons*) медиальнее *m. extensor brevis digiti 3* и крепящегося на дорсомедиальной поверхности основания второй фаланги III пальца. Гадов (Gadow, 1891) называет этот мускул у попугаев *m. extensor proprius digiti 3*. Указанный мускул легко получается из медиального короткого разгибателя пальцев путем редукции его веточки к II пальцу.

2. *M. extensor brevis digiti 2*. Данное название предложено Хадсоном с соавторами (Hudson

*et al.*, 1959) для обозначения мускула, найденного на одной ноге у каждого из двух проверенных ими экземпляров **обыкновенной цесарки** (*Numida meleagris*) медиальнее *m. extensor brevis digiti 3* и крепящегося на дорсальной поверхности основания базальной фаланги II пальца. Сходный мускул МакКитрик (McKitrick, 1993) отметила у **восточного широкогорота** (*Eurystomus orientalis*). Эти мускулы получаются из медиального короткого разгибателя пальцев путем редукции веточки к III пальцу.

Поскольку производные медиального и латерального коротких разгибателей пальцев проявляют большую изменчивость, особенно в креплении, предлагается называть их указанными именами предковых мускулов. Это значительно облегчает номинацию коротких разгибателей передних пальцев, хотя и не во всех случаях может отражать их гомологию.

## Благодарности

Автор благодарен Ф.Я. Держинскому (кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ) за критические замечания по тексту статьи.

## Литература

- Богданович И.А. 1997. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (*Tetraonidae*, *Galliformes*) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика. — Вестник зоол. Отд. вып. № 3. С. 152.
- Брандт Э.К. 1875. Анатомия домашних птиц. СПб.: Тип. Якова Третьякова. 112с.
- Держинский Ф.Я. 1992. Мускулатура птиц. — Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы. Млекопитающие. М.: Высшая школа. С. 98-144.
- Зиновьев А.В. 1999. Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции. — Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 19с.
- Berlin O.J.W. 1963. A comparative study of the hindlimb musculature and the toes of four local representatives of *Falconiformes*. — *J. Anim. Morph. Phys.* Vol. 9. P. 1-17.
- Berman S.L. 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, *Psittaciformes*). — *Auk*. Vol. 101. P. 74-92.
- Berman S.L., Raikow R.G. 1982. The hindlimb musculature of the mousebirds (*Coliiformes*). — *Auk*. Vol. 99. No. 1. P. 41-57.
- Bock W.J., Shear R. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscle. — *Anat. Anz.* Vol. 130. P. 222-227.
- Gadow H.F. 1880. Zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Beckens und der hinteren Gliedmasse der Ratiten. Jena: Gustav Fischer Verl. 56 p.
- Gadow H.F. 1891. Vögel. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. — *Anatomischer Teil*. Leipzig. Bd. 2. S.199-200.
- Giebel C.G. 1857. Beiträge zur Anatomie der Möven nach Chr. Nitzsch's Beobachtungen. — *Zeitschr. ges. Naturwiss.* Bd. 10. S. 20-32.
- Hoff K.M. 1966. A comparative study of the appendicular muscles of *Strigiformes* and *Caprimulgiformes*. Unpublished Ph. D. dissertation. Wash. St. Univ. 183 p.

## О ТЕРМИНОЛОГИИ КОРОТКИХ РАЗГИБАТЕЛЕЙ ПАЛЬЦЕВ СТОПЫ

- Holmes E.B. 1962. The terminology of the short extensor muscles of the third toe in birds. — *Auk*. Vol. 79. P. 485-488.
- Holmes E.B. 1963. Variation in the muscles and nerves of the leg in two genera of grouse (*Tympanuchus* and *Pedioecea*). — *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Publ.* Vol. 12. No. 9. P. 363-474.
- Hudson G.E. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. — *Amer. Midl. Nat.* Vol. 11. No. 1. 108 p.
- Hudson G.E. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: heterogenous order Falconiformes. — *Amer. Midi. Nat.* Vol. 39. No. 1. P. 102-127.
- Hudson O.E., Lanzilotti P.J., Edwards G.D. 1959. Muscles of the pelvic limb in galliform birds. — *Amer. Midi. Nat.* Vol. 61. No. 1. P. 1-67.
- Hudson O.E., Hoff K.M., Vanden Berge J., Trivette E.G. 1969. A numerical study of the wing and leg of Lari and Alcae. — *Ibis*. Vol. 111. No. 4. P. 459-524.
- Hudson G.E., Schreiweis D.O., Wang S.Y.C. 1972. A numerical study of the wing and leg muscles of tinamous (Tinamidae). — *Northwest Science*. Vol. 46. P. 207-255.
- Kuroda N. 1971. A myological illustration of *Columba livia* (appendicular and caudal muscles). — *Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornith.* Vol. 6. No. 36. P. 321-355 (in Japanese).
- Maurer D.R. 1977. The appendicular myology and relationships of the avian order Coraciiformes. Unpubl. Ph. D. dissertation. Univ. Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania. 347 p.
- McGowan C. 1979. The hindlimb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. — *J. Morph.* Vol. 160. No. 1. P. 33-74.
- McKittrick M.C. 1993. Trends in the evolution of hindlimbmusculature in aerial-foraging birds. — *Auk*. Vol. 110. No 2. P. 189-206.
- Miller A.H. 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution. — *Univ. Calif. Publ. Zool.* Vol. 42. No. 1. P. 1-80.
- Morioka H. 1975. The extensors and flexors of Tibetan Snowcock. — *Bull. Natn. Sei. Mus. Ser. A (Zool.)*. Vol. 1. No 2. P. 123-135.
- Nagamura T., Nishida T., Shinichi Nomura. 1976. The origin and insertion of pelvic limb muscles in the pigeon (*Columba livia*). — *Jap. J. Vet. Sei.* Vol. 38. P. 355-368 (in Japanese).
- Raikow R.J. 1970. Evolution of diving adaptations in the stifftail ducks. - *Univ. Calif. Publ. Zool.* No. 94. P. 1-52.
- Swierczewski E.V. 1977. The hindlimb myology and phylogenetic relationships of the avian order Piciformes. Unpublished. Ph. D. dissertation. Univ. Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania. 275 p.
- Wilcox H.H. 1952. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer*. - *Amer. Midi. Nat.* Vol. 48. P. 513-573.
- Zusi R.L., G.D. Bentz. 1978. The appendicular myology of the labrador duck (*Camptorhynchus labradorius*). — *Condor*. Vol. 80. No. 4. P. 407-418.

## ABOUT TERMINOLOGY OF THE SHORT EXTENSOR MUSCLES OF THE AVIAN FORETOES

A.V. Zinoviev

Zoology Dept, Tver State University, Chaikovskogo Pr., 70a, Tver, 170002, Russia e-mail: Andrei.Zinoviev@tversu.ru

### Summary

There has long been an uncertainty in terminology of the short extensor muscles of the third toe in birds. The comparative analysis shows that in most cases there is only one muscle associated with the third toe. It is suggested to retain its name, given by Gadow (1891) — *m. extensor brevis digiti 3*. All other short extensors, entering the third or other foretoes in some species, they can be traced connected with two initial muscles — *m. extensor digitorum brevis lateralis* and *m. extensor digitorum brevis medialis* (nomina nova). Both these muscles present in *Nyctibius griseus*. We suggest to substitute various earlier names used for these muscles by the mentioned names of the initial muscles.