

УДК 598.21.9-14

СОВРЕМЕННЫЙ ВЗГЛЯД НА ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАСШИРЕННОЙ МУСКУЛЬНОЙ ФОРМУЛЫ ГАРРОДА

© 2007 г. А. В. Зиновьев

Тверской государственной университет, Тверь 170002, Россия

e-mail: TverSU@tversu.ru

Поступила в редакцию 26.01.2006 г.

Сравнительно-анатомический материал по морфологии задних конечностей птиц позволил критически исследовать расширенную мускульную формулу Гаррода. Показана важность формулы для первичной оценки специфики локомоторного аппарата отрядов и семейств птиц, обсуждена функциональная значимость отдельных ее компонентов. Формула дополнена одной сухожильной веточкой, tendo cranialis m. fibularis longi (ей присвоена литера M_1), связывающей в функциональное целое m. fibularis longus и vinculum tendinum flexorum. Использование данных формулы в систематических целях без проверки конкретных описаний мускулатуры может привести к серьезным ошибкам.

Вот уже более 130 лет прошло с момента, когда Альфред Гаррод (Garrod, 1873, 1874) для удобства анализа полученных ранее данных ввел в употребление четыре буквенных обозначения и одно символическое обозначение пяти изменчивых мускулов бедренного отдела птиц. Musculus caudofemoralis был обозначен им литерой *A*, m. iliofemoralis – литерой *B*, pars pelvica m. flexoris cruris lateralis – литерой *X*, pars accessoria m. flexoris cruris lateralis – литерой *Y*, а присутствие или отсутствие m. ambiens закодировано знаками “+” и “–”, соответственно. Полученные таким образом формулы для исследованных видов Гаррод использовал в систематических целях, разбив птиц на два подкласса по наличию или отсутствию у них m. ambiens; на подклассы Homalognatae (типичноколенные) и Anomalognatae (нетипичноколенные).

В дальнейшем формула была расширена за счет других изменчивых мускулов бедра и голени, а также одной сухожильной структуры. Хадсон (Hudson, 1937) добавил к формуле m. iliotrochantericus medius (*C*), m. iliofemoralis externus (*D*) и vinculum tendinum flexorum (*V*), сухожильную перемычку, соединяющую конечные сухожилия m. flexor perforatus digiti III и m. flexor perforans et perforatus digiti III. Он также указал на то, что m. caudofemoralis вряд ли может использоваться в мускульной формуле, поскольку наличествует почти у всех исследованных на то время птиц и отсутствует только “у некоторых aberrантных родов и видов” (с. 60). Тем не менее, цитируемый автор предложил оставить указанный мускул в формуле, поскольку он уже широко был использован в предшествующих морфологических и таксономических работах (например, Gadow, Senlenka, 1891; Ridgway, 1919). Автор обратил также

внимание на ряд других мускулов, которые отсутствуют в отдельных группах (m. fibularis longus, m. fibularis brevis, m. plantaris и m. popliteus). Он, однако, воздержался от введения их в формулу.

Хадсон поставил под сомнение таксономическую ценность мускульной формулы, поскольку она может быть сходной у систематически далеких видов и без учета других морфологических особенностей приводит к искусственной классификации. Тем не менее, он отметил ценность формулы как показателя локомоторной специализации отдельных видов и лишь в ограниченных пределах – для характеристики таксономических группировок высокого ранга. M. ambiens, которому Гаррод придавал особое значение при классификации птиц, Хадсон справедливо низвел до рядового составляющего мускульной формулы, заменив символическое обозначение на буквенное *Am*. Берджер (Berger, 1959) также скептически отнесся к ценности формулы с точки зрения систематики и предположил, что ее техническую диагностичность можно повысить, добавив к ней еще несколько изменчивых мускулов: m. iliofemoralis internus (*E*), m. plantaris (*F*) и m. popliteus (*G*). В дополненном виде формула задает стандартизованную программу анатомирования мышц задней конечности; чем обширнее указанная формула, тем меньше вероятность пропуска особо значимых для оценки локомоторной специализации изучаемой группы мускулов.

Формула использовалась рядом исследователей в целях характеристики и сравнения изучаемых видов (Berger, 1960, 1960a; George, Berger, 1966; Fleming, 1966), но широкого распространения не получила. Последнее дополнение к формуле (Курочкин, 1982) – введение в нее m. fibularis longus (*M*) и m. fibularis brevis (*N*), чего предыду-

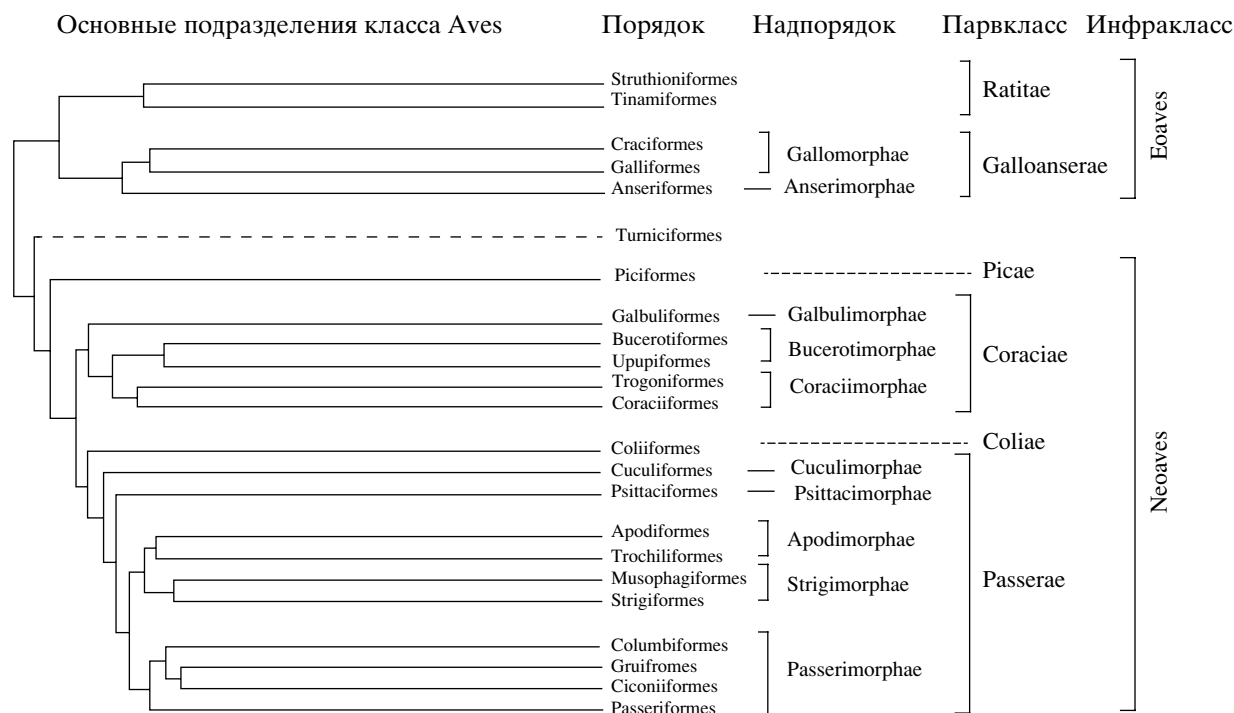


Рис. 1. Основные подразделения класса Aves по результатам ДНК-ДНК гибридизации (по: Sibley et al., 1988, с изменениями).

шие авторы (Hudson, 1937; Berger, 1959) не сделали из-за недостатка сравнительного материала. Курочкин (1965, 1968, 1982) отметил, что мускульная формула, прежде всего, отражает “функциональную специфику данного типа локомоции, уровень его совершенства и эволюционный уровень ... таксона” (Курочкин, 1982; с. 1029).

Со времени выхода в свет работы Курочкина 1982 года мускульная формула редко использовалась при описании мускулатуры задней конечности птиц, равно как и для целей систематики. Тем не менее, она не потеряла своего значения в качестве индикатора локомоторной специфики отрядов, семейств, родов и, в ряде случаев, видов.

На основе накопленного к настоящему времени обширного сравнительно-анатомического материала в настоящей работе мы попытались проанализировать функциональную значимость составляющих расширенной мускульной формулы Гаррода и их роль для понимания локомоторной специфики конкретных отрядов и семейств птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужили литературные и оригинальные сравнительно-анатомические данные по мускулатуре задних конечностей птиц. Из-за ограничения объема статьи мы не приводим здесь списка видов проанатомированных птиц; за ним, а также за ссыл-

ками на многочисленные литературные источники, мы отсылаем читателя к другой нашей работе (Зиновьев, 1999).

При составлении сравнительной таблицы мы использовали традиционную и широко признанную классификацию, изложенную в работе Морони с соавторами (Morony et al., 1975), а для оценки филогенетической судьбы рассматриваемых мускулов – кладограмму Сиблея с соавторами (Sibley et al., 1988) (рис. 1). Применение последней, хоть и не совпадающей с традиционной разбивкой класса Птицы на отряды, в настоящем исследовании оправдано; именно эта схема часто принимается во внимание при современных филогенетических построениях. В названиях мускулов и других структур мы следовали Nomina Anatomica Avium (Vanden Berge, Zweers, 1993) и правилам латинской грамматики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему моменту, со всеми дополнениями, расширенная формула Гаррода выглядит так – ABCDEFGMNX \overline{Y} AmV (рис. 2). Данные по состоянию каждого из составляющих ее мускулов и структур сведены нами в таблице. В ней мы не рассматриваем таксоны ниже семейства, соглашаясь с Курочкиным (1982) в том, что семейство – наименьшая таксономическая группировка, имеющая единую мускульную формулу. При внутри-

Состояние компонентов расширенной мускульной формулы Гаррода в отрядах и семействах класса птицы

Отряд, семейство	A	B	C	D	E	F	G	M	M1	N	X	Y	Am	V
Struthioniformes	+–	+	+	+	+	+–	+	+	+	–+	+	+	+	+
Struthionidae	+	+	+	+	+	+–	+	+	+	–	+	+	+	+
Rheidae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Casuariidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Dromaiidae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Apterygidae	+	+	+	+	+	+–	–+	+	+	–+	+	+	+	+
Tinamiformes	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	+	+	+
Tinamidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	+	+	+
Sphenisciformes	+	+–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–
Spheniscidae	+	+–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–
Gaviiformes	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–	+	+
Gaviidae	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–	+	+
Podicipediformes	–	–+	–	+	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–
Podicipedidae	–	–+	–	+	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–
Procellariiformes	+	–+	+–	+	+	+–	+	–+	+–	+	+–	+–	+–	–
Diomedidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Procellariidae	+	–+	+–	+	+	+	+	+–	+–	+	–+	–+	+–	–
Hydrobatidae	+	+	+	+	+	+–	+	–	–	+	–+	–+	+	–
Pelecanoididae	+	–	+–	–+	+	+	+	–	–	+	+	–+	–	–
Pelecaniformes	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+–	+–	+–	–+
Phaetonidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	?
Pelecanidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	+	?
Sulidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–	+	+
Phalacrocoracidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+–	–
Anhingidae	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–
Fregatidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	+	–
Ciconiiformes	+–	–+	+	+	+	+	+	+	+	–+	+	+	–+	+–
Ardeidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–
Scopidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–	?
Ciconiidae	+–	–	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–+	+
Balaenicipitidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Threskiornithidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phoenicopteriformes	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–+	+
Phoenicopteridae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–+	+
Anseriformes	+	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+
Anhimidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	+	?	+	?
Anatidae	+	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+
Falconiformes	+–	–+	–+	+	+	–+	+	+–	+–	+	–+	–+	+	–+
Cathartidae	+–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pandionidae	+	–	–	+	+	–	+	–	–	+	–	–	+	–
Accipitridae	+	–	–	+	+	–	+	+	+	+	–	–	+	–
Sagittariidae	–	+	–	+	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Falconidae	+	–	–	+	+	+	+	+	+	+	–	–	+	–
Galliformes	+–	+–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–
Megapodidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cracidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phasianidae	+–	+–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Opisthocomidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–

Продолжение

Отряд, семейство	A	B	C	D	E	F	G	M	M1	N	X	Y	Am	V
Gruiformes	+–	+–	+	+	+	+	+–	+	+	+–	+	+–	+–	+–
Mesitornithidae	+	+	?	?	?	?	?	?	?	?	+	+	+	?
Turnicidae	+	–	?	?	?	?	?	+	+	+	?	?	+	?
Pedionomidae	+	+	?	?	?	?	?	?	?	?	+	+	+	?
Gruidae	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–
Aramidae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	+	+	+
Psophiidae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Rallidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Heliornithidae	+	+	+	+	+	+	–+	+	+	+	+	–+	+	–
Rhynchotidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Eurypygidae	+	+–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cariamidae	–	–+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	+	+–	+
Otididae	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Charadriiformes	+	–+	+–	+	+	+–	+	+	+	+–	+	+–	+–	+–
Jacanidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Rostratulidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Dromadidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Haematopodidae	–	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ibidorhynchidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Recurvirostridae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–+	+	+	+	?
Burhinidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	?	?	?
Glareolidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Charadriidae	+	–+	+–	+	+	+	+	+	+	–+	+	+	+	+
Scolopacidae	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	+	+	+
Thinocoridae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Chioniidae	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Stercorariidae	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+	–
Laridae	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	–+	+	+–	+–	+
Rynchopidae	+	–+	+	+	+	+	+	+	+	–+	+	+	–	–+
Alcidae	+	–+	+	+	+	+–	+	+	+	+	+	–	–+	–+
Columbiformes	+	+	+	–+	+	+–	+	+	+	+–	+	+	+–	+
Pteroclididae	+	+	+	+	+	–	+	+	+	–	+	+	+	+
Columbidae	+	+	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+–	+
Psittaciformes	+	–	+	+	+	–	–	+–	–+	+	+	+	–+	–
Loriidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	+	?	?	–+	?
Cacatuidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	+	?	?	–	?
Psittacidae	+	–	+	+	+	–	–	–+	–+	+	+	+	+–	–
Cuculiformes	+	+–	–	+–	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	+–
Musophagidae	+	+	–	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cuculidae	+	+–	–	–	–+	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Strigiformes	+	–	+	+	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–
Tytonidae	+	–	+	+	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–
Strigidae	+	–	+	+	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–
Caprimulgiformes	+–	–	+–	+	+	+–	–+	+–	+–	+–	+	+	–	–+
Steatornithidae	–	–	+	+	+	+	+	–	–	+	+	+	–	+
Podargidae	+	–	–	+	+	+	–	+	+	+	+	+	–	–
Nyctibiidae	+	–	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+	–	–
Aegothelidae	+	–	+	+	+	+	–	–	–	+	+	+	–	–
Caprimulgidae	+	–	–	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–	–+

Окончание

Отряд, семейство	A	B	C	D	E	F	G	M	M1	N	X	Y	Am	V
Apodiformes	+	-	-+	-	-+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Apodidae	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Hemiprocnidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Trochilidae	+	-	-+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Coliiformes	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-
Coliidae	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-
Trogoniformes	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Trogonidae	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Coraciiformes	+	-	+	-	+—	+—	-+	+—	+—	+	+	+—	-	-
Alcedinidae	+	-	+	-	+—	+	-+	+—	+	+	+	-	-	-
Todidae	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-
Momotidae	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-
Meropidae	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-+	-	-
Coraciidae	+	-	+	-	+	+	+	+	+—	+	+	+	-	-
Brachypteraciidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Leptosomatidae	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Upupidae	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-
Phoeniculidae	+	-	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-
Bucerotidae	+	-	+	-	-+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Piciformes	+	-	+	-+	+—	+	+—	+—	-+	+	+	+—	-	-
Galbulidae	+	-	+	-	+—	+	+	-	-	+	+	+—	-	-
Bucconidae	+	-	+	-	+	+	-	+—	+—	+	+	+	-	-
Capitonidae	+	-	+	-	+—	+	-	+	+	+	+	+	-	-
Indicatoridae	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-
Rampastidae	+	-	+	-+	+—	+	-	+	+	+	+	+	-	-
Picidae	+	-	+	-	+	+	-	+	-+	+	+	+—	-	-
Passeriformes	+	-+	+—	-+	+—	+—	-	+	+—	+	+	+—	-	-

Примечание. Компонент мускульной формулы: “+” – присутствует, “-” – отсутствует, “+—” – присутствует у большинства представителей, “-+” – отсутствует у большинства представителей, “?” – данные отсутствуют.

семейственной изменчивости какого-либо компонента формулы мы использовали обозначения “+—” или “-+”, в зависимости от того, присутствует он чаще или отсутствует. Подобные же обозначения использованы и для отрядов. Для воробьинообразных мы не стали приводить семейства, поскольку это сильно увеличило бы объем таблицы. Анатомия задних конечностей самого многочисленного отряда птиц хуже всего изучена на семейственном уровне, и посему, большинство строк содержали бы вопросы, как в случае с некоторыми семействами других отрядов (Pelecanidae, Rostratulidae, Dromadidae, Ibidorhynchidae, Loriidae, Hemiprocnidae, Brachypteraciidae). Учитывая, что воробьинообразные показывают удивительное постоянство в количестве и положении мускулов задних конечностей, данные, приведенные на от-

рядном уровне, могут быть репрезентативными для большинства семейств.

Обратимся далее к составляющим мускульной формулы.

M. caudofemoralis

Эта мышца – мощный ретрактор бедра у рептилийных предков птиц, во многом утративший у последних эту функцию в связи со значительной редукцией хвоста. Принимая во внимание наличие более мощных ретракторов бедра (m. iliofemoralis, m. ischiofemoralis, mm. puboischiofemorales), причиной сохранения указанного мускула у птиц может, на первый взгляд, показаться его участие в опускании хвоста (в случае одновременного действия мышц на обеих сторонах тела) или в его боковых движениях (в случае сокращения какой-

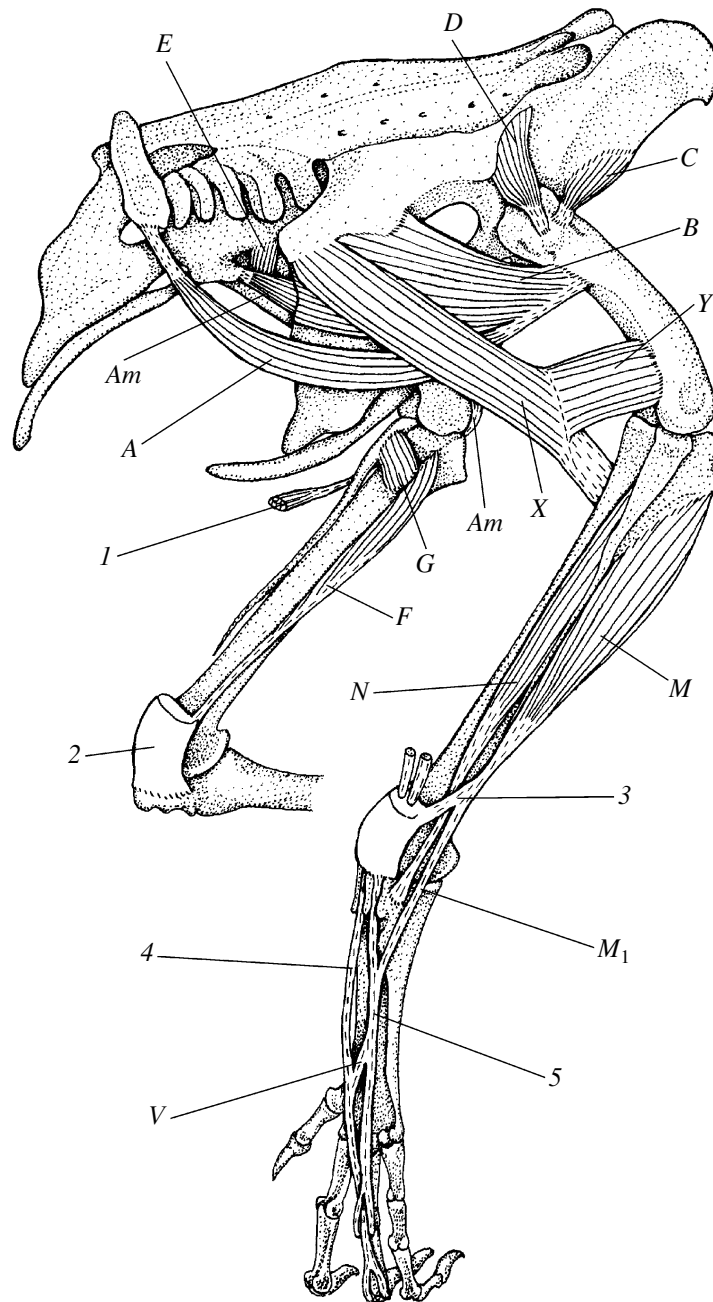


Рис. 2. Составляющие расширенной мускульной формулы Гаррода (с учетом дополнения, предложенного в настоящей работе); показано взаимодействие *m. fibularis longus* с конечными сухожилиями длинных сгибателей третьего пальца в момент толчка: *A* – *m. caudofemoralis*; *B* – *m. iliofemoralis*, *C* – *m. iliotrochantericus medius*, *D* – *m. iliofemoralis externus*, *E* – *m. iliofemoralis internus*, *F* – *m. Plantaris*, *G* – *m. popliteus*, *M* – *fibularis longus*, *M₁* – *tendo cranialis m. fibularis longi*, *N* – *m. fibularis brevis*; *X* – *m. flexor cruris lateralis pars pelvica*, *Y* – *m. flexor cruris lateralis pars accessoria*, *Am* – *m. ambiens*; *I* – конечное сухожилие охватывающего мускула, переходящее в фибулярный общий начальный апоневроз длинных сгибателей пальцев (sensu Зиновьев, 2003); 2 – тибиаальный хрящ; 3 – *tendo caudalis m. fibularis longi*; 4 – *tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforati digiti III*; 5 – *tendo terminalis m. flexoris perforati digiti III*.

либо одной из них). Фишер (Fisher, 1957) придавал подобной функции этого мускула малое значение, однако на важность ее указывает несравненно лучшее развитие *m. caudofemoralis* у длиннохвостых птиц (например, у Trogoniiformes: Зиновьев, 1999) или у птиц, у которых опускание

хвоста и удержание его в этом положении необходимо при некоторых локомоторных актах (например, ныряния с поверхности и взлета с воды у Phalacrocoracidae: Курочкин, 1968, Курочкин, Васильев, 1968; Держинский, личное сообщение). В то же время, *m. caudofemoralis* по-прежнему

продолжает принимать участие в ретракции бедра, поскольку в семействах, где этот мускул имеется, он лучше развит у родов, активно использующих задние конечности для передвижения.

В силу того, что хвостово-бедренный мускул имеет упомянутые выше более мощные синергисты, он неоднократно исчезает в разных отрядах птиц (*Struthioniformes*, *Podicipediformes*, *Phoenicopteriformes*, *Falconiformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Caprimulgiformes*), а в ряде случаев, его наличие или отсутствие подвержено индивидуальным вариациям, например у *Pavo cristatus* (Hudson et al., 1959) и *Grus americana* (Fisher, Goodman, 1955). Поэтому простое отсутствие или присутствие этого мускула в формуле Гаррода не несет систематической информации, равно как и намека на специфику какого-то конкретного типа локомоции, на который указывает степень развития мускула, не отражаемая в формуле. Он может отсутствовать как у хороших бегунов с коротким хвостом (*Rheidae*, *Dromaiidae*), так и у длиннохвостых птиц со слабыми задними конечностями (*Steatornithidae*). Некоторый свет на функциональную причину изменчивости *m. caudofemoralis* у птиц проливает следующий мускул формулы Гаррода.

M. iliofemoralis

Традиционно этот и предыдущие мускулы рассматривались как части одного грушевидного (*m. piriformis*). Действительно, в большинстве случаев обе головки крепятся вместе на заднелатеральной поверхности бедренной кости (рис. 2). Из таблицы видно, что отсутствие одной части компенсируется присутствием другой. Лишь иногда обе части могут отсутствовать, причем на уровне семейства только в одном случае (*Steatornithidae*); у *Podicipedidae*, *Ciconiidae*, *Cathartidae*, *Phasianidae* и *Cariamidae* совместное отсутствие отмечено только у отдельных видов. Кроме того, всегда сохраняются мощные ретракторы бедра – *mm. pubeoischiofemorales*. Подвздошнобедренный мускул также не имеет систематического значения. Однако с учетом состояния и степени развития *m. caudofemoralis* может указывать в самом общем виде на особенности локомоторной специализации; его отсутствие в большинстве случаев (но не во всех) указывает на переход к типам локомоции, при которых не требуется мощной ретракции бедра (например, в случаях исключения из локомоции одноопорных стадий).

M. ilioprochantericus medius

Мускул не только имеет минимальное систематическое значение, но и вряд ли может быть адекватно отражен в мускульной формуле. Будучи производным *m. pubeoischiofemoralis internus pars dorsalis* архозавровых предков (Rowe, 1986),

этот мускул у птиц в большинстве случаев слит со вторым производным указанной части – с *m. ilioprochantericus cranialis*. Поэтому нет уверенности в том, что в случаях, когда в таблице мы видим “–” в графе среднего подвздошновертельного мускула, тот не слит полностью с краниальным подвздошновертельным.

Таким образом, значком “С” в мускульной формуле отражается, по сути, степень дифференциации двух подвздошновертельных мускулов. Причина существования отдельного *m. ilioprochantericus medius* остается непонятной. Вместе с *m. ilioprochantericus cranialis* и более мощным *m. ilioprochantericus caudalis* он пронирует бедро, что необходимо для противостояния супинации, оказываемой мышцами-ретракторами на этот сегмент (Зиновьев, Держинский, 2000). Возможно также, что расщепление краниального и медиального подвздошновертельных мускулов объясняется растянутостью их мышечной массы по вертикали, что, при повороте бедра в парасагиттальной плоскости, неизбежно приводит к движению отдельных мышечных пучков друг относительно друга. В этом случае, без проведения электромиографических исследований можно лишь предположить, что наличие дифференцированного *m. ilioprochantericus medius* отражает более значительный угол парасагиттальных поворотов бедра при двуногой локомоции.

M. iliofemoralis externus

Как и предыдущий, этот мускул также не всегда адекватно может быть отражен мускульной формулой. Он нередко сливается с лежащим кпереди *m. ilioprochantericus caudalis*, вместе с которым является производным единого мускула, *m. iliofemoralis*, архозавровых предков птиц (Rowe, 1986). В дифференцированном виде наружный подвздошнобедренный мускул абдуцирует бедро, в то время как при полном слиянии с каудальным подвздошновертельным (когда направление его мускульных волокон практически совпадает с таковым *m. ilioprochantericus caudalis*) помогает тому в пронации бедра. Поэтому, обладая сомнительной систематической ценностью, степенью своей дифференцированности этот мускул может указывать на определенные аспекты локомоторной специализации.

Ранее нами было показано (Зиновьев, Держинский, 2000), что абдукция бедра необходима для противостояния силе тяжести, стремящейся аддуцировать бедро опорной ноги во время одноопорной стадии. Данные таблицы подтверждают подобную функцию мускула; он редуцирован или слабо дифференцирован в группах, в локомоции которых либо нет одноопорных стадий, либо таковые редки (*Gaviiformes*, *Procellariiformes*, *Pelecaniformes*, *Pandionidae*, *Accipitridae*, *Cuculinae*, *Strigi-*

formes, Apodiformes, Trogoniformes, Piciformes, Passeriformes). В этих случаях изредка требующиеся абдукционные движения бедра при переносе конечности могут быть обеспечены *mm. ilioltibiales*, в то время как противостояние пассивной аддукции бедра (т.е. абдукционное усилие) обеспечивается его ретракторами (Зиновьев, Держинский, 2000). Случай с *Columbidae*, у изученных представителей которых отсутствует дифференцированный *m. iliofemoralis externus*, может представлять особый интерес. Наземные представители голубиных, использующие в локомоции одноопорные стадии (например, *Columba livia*), произошли, по-видимому, от практически не использующих подобные стадии древесных форм, которыми к настоящему времени изобилует указанное семейство.

M. iliofemoralis internus

Несмотря на свою слабость у большинства птиц, полностью мускул отсутствует у изученных представителей лишь немногих групп (*Cuculiformes*, *Trochilidae*, *Upupidae* и *Indicatoridae*). Как видно из таблицы, мускул исчезает неоднократно; его присутствие или отсутствие подвержено индивидуальным, внутри- и межвидовым вариациям, поэтому он вряд ли имеет ощутимую систематическую ценность. То же касается и его значения для оценки локомоторной специализации. Он может исчезать как у неплохих бегунов по ветвям (*Musophagidae*), так и у тех, которые используют задние конечности главным образом для присады (*Cuculinae*, *Trochilidae*, *Alcedinidae*, *Bucerotidae*, *Galbulidae*, *Capitonidae*, *Rhamphastidae*). Его функция супинатора бедра с успехом дублируется несравнимо более мощным *m. ischiofemoralis*, поэтому удивительное постоянство, с которым мускул встречается у птиц, можно приписать его функции аддуктора бедра. В связи в переводом у птиц конечностей в парасагиттальную плоскость, необходимость в мощных аддукторах бедра исчезла, а таковые преобразовались в его ретракторы, *mm. puboischiofemorales*. По описанным выше причинам, при одноопорной стадии необходимость в аддукторах отпадает, но в момент переноса конечности такая необходимость появляется для тонкого контроля движения в тазобедренном суставе.

M. plantaris

Неоднократно исчезающий в разных группах птиц и подверженный индивидуальным вариациям, в рамках формулы Гаррода мускул также не указывает на какую-то конкретную деталь локомоторной адаптации. Он не всегда обнаруживается из-за сильной редукции (вплоть до сухожилия) и/или слияния с *pars medialis m. gastrocnemii* и может отсутствовать как у хороших бегунов (*Struthionidae*), так и у видов, почти не использую-

щих задние конечности для передвижения (например, *Apodidae*). Слабый синергист икроножного мускула в сгибании интертарзального сустава, он, по-видимому, сохраняется у многих птиц для контроля положения тиббиального хряща, через который проходят конечные сухожилия длинных сгибателей пальцев (Курочкин, 1982; Зиновьев, 1999). У других видов в этом его с успехом заменяет упомянутая выше медиальная часть икроножного мускула.

M. popliteus

В отличие от предыдущего мускула, указывает на особенности локомоторной адаптации отдельных групп птиц. Будучи пронатором тиббиотарзуса относительно малой берцовой кости, он важен при наземной локомоции с попеременной опорой на каждую конечность, поскольку обеспечивает поворот туловища на опорной ноге (Зиновьев, 1999). Из таблицы видно, что переход к исключительно использованию одновременной опоры на обе ноги, в том числе при передвижении в кронах и по земле, в подавляющем большинстве случаев сопровождается потерей подколенного мускула (*Podargidae*, *Nyctibiidae*, *Aegothelidae*, *Coliiformes*, *Trogoniformes*, большинство *Soraciiformes* и *Piciformes*, *Passeriformes*). Все воробьинообразные и, в особенности, так называемые бегающие воробьиные птицы (*Alaudidae*, *Motacillidae*), передвигающиеся по земле и/или в кронах с использованием одноопорных стадий, перешли к этому вторично, так и не восстановив подколенный мускул (Зиновьев, 1999).

M. fibularis longus

Подобно предыдущему мускулу, своим присутствием или отсутствием в формуле подчеркивает особенности локомоторной адаптации разных групп птиц. Мускул этот имеет двойное крепление: основное на конечном сухожилии *m. flexor perforatus digiti III (tendo cranialis m. fibularis longi: nomen novum)* и дополнительное (*tendo caudalis m. fibularis longi: nomen novum*) на латеральной стороне тиббиального хряща. Благодаря второму сухожилию он является действенным помощником икроножного мускула в вентральном разгибании интертарзального сустава, что хорошо подтверждается сравнительным материалом; он присутствует и наилучшим образом развит у бегающих птиц (*Struthioniformes*, *Tinamiformes*), а у ходящих по земле представителей *Falconiformes* (*Cathartidae*, *Sagittariidae*) развит лучше всех в отряде (Fisher, 1946; Hudson, 1948). И, наоборот, если птицы прекращают бегать или интенсивно ходить, длинный малоберцовый мускул либо проявляет тенденцию к уменьшению (*Procellariiformes*, большинство *Falconiformes*, *Psittaciformes*, некоторые *Cu-*

culiformes, Caprimulgiformes, Coliiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Piciformes), либо исчезает вовсе (*Pterodroma*, Hydrobatidae, Pelecanoididae, Pandionidae, Strigiformes, Steatornithidae, Aegothelidae, Apodiformes, Meropidae, Bucerotidae, Galbulidae, Phoeniculidae, Upupidae); представители последних двух семейств имели мало ходящих предков (Корзун Л.П., личное сообщение). Повысить информативность этого мускула в составе мускульной формулы может учет его основного крепления. Такое указывает на участие длинного малоберцового мускула в сгибании базальной фаланги третьего пальца. Упомянутая веточка натянута при вентрально разогнутом интертарзальном суставе и переразогнутом плюснофаланговом и первом межфаланговом суставах третьего пальца, что типично для конца фазы опоры (рис. 2).

Таким образом, связь длинного малоберцового мускула с конечным сухожилием прободенного сгибателя третьего пальца не столько направлена на содействие в сгибании первой и второй фаланг указанного пальца (специализированного прободенного сгибателя для этого вполне достаточно), сколько на помощь таковому в противостоянии высокой разгибающей нагрузке в фазе толчка. А если учесть, что конечное сухожилие *m. flexor perforatus digiti III* объединено посредством *vinculum tendinum flexorum* с таковым *m. flexor perforans et perforatus digiti III*, то длинный малоберцовый мускул получает возможность помогать в противостоянии разгибательной нагрузке, приходящейся и на второй межфаланговый сустав 3-го пальца (рис. 2). Подобное усиление упомянутого пальца не случайно – ведь именно на него, в силу его центрального положения, приходится основная толчковая нагрузка при ходьбе и беге. Сравнительный анализ показывает лучшее развитие длинной веточки у бегающих птиц и ее ослабление или полное исчезновение у сохранивших мускул небегущих и плохо ходящих (Podicipediformes, Gaviiformes, Procellariiformes, Coliiformes, Psittaciformes, Coraciiformes, Piciformes, Hirundinidae, Certhiidae). Принимая во внимание высокую информативность указанной веточки, мы предлагаем внести ее в мускульную формулу как “M₁”.

M. fibularis brevis

Мускул четко отражает характер использования задних конечностей птицами. Как нами было показано ранее (Зиновьев, 2000), пронирая цевку, короткий малоберцовый мускул вызывает натяжение суставных связок и тем самым стабилизирует интертарзальный сустав, т.е. делает безопасной его выгодную ротационную свободу (максимума развития он достигает у Strigiformes, Falconidae, Accipitridae, Pandionidae, Psittaciformes, *Loxia*). При переходе к формам локомоции, когда цевка движется однообразно относительно тибиятарзуса,

стабилизация интертарзального сустава достигается туго натянутыми коллатеральными связками, включающими ротацию стопы (Struthioniformes, Podicipediformes, Scopidae, Ciconiidae, Phoenicopteriformes, Otididae, Gruidae, Cariamidae, Charadriiformes). Как в этом случае, так и в случае минимального использования задних конечностей, при котором интертарзальный сустав не нуждается в стабилизации (Caprimulgidae, Sterninae, Rhynchopidae, Glareolidae и Pteroclididae), короткий малоберцовый мускул подвергается сильной редукции или исчезает.

Pars pelvica m. flexoris cruris lateralis

Мускул отсутствует у птиц реже всех других составляющих мускульной формулы. Это, по всей видимости, объясняется его ролью в предотвращении пассивной протракции бедра, о чем, помимо его расположения, свидетельствуют данные электромиографии (Jacobson, Hollyday, 1982; Сыч и др., 1985). Его отсутствие могут компенсировать *m. flexor cruris medialis*, *mm. puboischiofemorales*, *m. iliotibialis (pars postacetabularis)* и *m. iliofibularis*. В настоящий момент нельзя назвать единую причину исчезновения латерального сгибателя голени у многих Procellariiformes, а также Fregatidae, Pandionidae, Accipitridae, Falconidae, Strigiformes и Apodiformes без рассмотрения степени развития других мускулов в указанных семействах и отрядах. Можно лишь заметить, что мускул отсутствует в группах, представители которых ходят плохо либо вовсе не ходят.

Pars accessoria m. flexoris cruris lateralis

Мускул делает *pars pelvica m. flexoris cruris lateralis* ретрактором бедра. Помимо естественного отсутствия его у видов, утративших бедренную часть, он редуцируется или вовсе исчезает у птиц, которые, как и предыдущем случае, ходят плохо или совсем не ходят (Sphenisciformes, Gaviiformes, Podicipediformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Anatidae, Stercorariidae, Laridae, Alcidae, Trogoniformes, Alcedinidae, Meropidae, Galbulidae, Picidae). Именно редукция этой части предвещает полное исчезновение латерального сгибателя голени, поскольку без этой части латеральный сгибатель в своем действии становится идентичным медиальному. Таким образом, отсутствие в формуле добавочной головки может указывать на начальные стадии редукции *m. flexor cruris lateralis* в связи с отказом птиц от активного использования задних конечностей для локомоции, в первую очередь, наземной.

M. ambiens

Систематическая ценность мускула и его функция до сих пор неясны. Присутствуя у всех

изученных *Neoaves* (sensu Sibley et al., 1988) и объединяя своим отсутствием многие группы инфракласса *Neoaves* (рис. 1), он, тем не менее, в последнем подразделении исчезает не единожды и подвержен межвидовым вариациями, что делает его значение для классификации *Neoaves* сомнительным. Собранные нами к настоящему времени данные указывают на то, что этот мускул имеет тенденцию к исчезновению в группах, ушедших от активной наземной локомоции с одноопорными стадиями (см. таблицу). Некоторый свет на значение *m. ambiens* проливает работа Кузнецова (Kuznetsov, 1995), который показал энергетическую выгоду действия подобного многосуставного мускула при удержании позы в трехзвенной конечности в средней стадии фазы опоры.

Vinculum tendinum flexorum

Объединяющая конечные сухожилия *m. flexor perforatus digiti III* и *m. flexor perforans et perforatus digiti III*, сухожильная перемишка своим состоянием достаточно четко указывает на локомоторные предпочтения отдельных групп птиц. В составе уже описанного выше комплекса, *m. fibularis longus + tendo cranialis m. fibularis longi + tendo terminalis m. flexoris perforati digiti III + vinculum tendinum flexorum + tendo terminalis m. flexoris perforantis et perforati digiti III*, указанная сухожильная перемишка помогает третьему пальцу противостоять разгибающим нагрузкам, действующим на него в фазе толчка (рис. 2). Это подтверждается сравнительно-анатомическими данными; *vinculum* присутствует у специализированных бегунов (*Struthioniformes*, *Tinamiformes*, *Galliformes*, *Rallidae*, *Otididae*) и других ходящих по земле (многие *Ciconiiformes*, *Phoenicopteriformes*, *Anseriformes*, *Cathartidae*, *Sagittariidae*, многие *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*) или бегающих в кронах (*Cuculiformes*) птиц. Отсутствие перемишки в других группах связано не только с вышеозначенной причиной.

Исчезновение *vinculum* позволяет независимое движение второй и третьей фаланг третьего пальца, что важно для лучшей подстройки этого пальца под охватываемую поверхность. Таковой могут быть различные присады (от ветвей деревьев до вертикальной плоскости) и/или пищевые объекты (*Ardeidae*, *Falconiformes*, *Opisthocomidae*, *Psittaciformes*, *Cuculidae*, *Strigiformes*, *Caprimulgiformes*, *Apodiformes*, *Coliiformes*, *Trogoniformes*, *Coraciiformes*, *Piciformes*, *Passeriformes*). Отсутствие перемишки у поганок связано, по-видимому, с необходимостью независимого (в отличие от гагар) контроля фаланг третьего пальца во время высокоспециализированных гребных движений при нырянии, в то время как ее исчезновение у *Procellariiformes*, многих *Pelecaniformes* и ряда *Charadriiformes* (*Stercorariidae*, *Rhynchopidae*, *Alcidae*) мо-

жет быть объяснено общим ослаблением их задних конечностей. Присутствие *vinculum(-a)* у жираков может быть связано с адаптацией стопы к цеплянию за карнизы стен пещер.

Таким образом, использование данных мускульной формулы в систематических целях (например, McKitrick, 1991) без проверки конкретных описаний мускулатуры может привести к серьезным ошибкам. В этом мы убедились на примере *m. ilirotrochantericus medius*, *m. iliofemoralis externus* и *m. plantaris* которые попросту адекватно не могут быть отражены в формуле, поскольку, присутствуя, часто сливаются с лежащими рядом мускулами и не упоминаются исследователями. Наибольшую ценность формула имеет при **первичной** оценке функциональной специфики локомоторного аппарата исследуемых групп при условии знания функции мускулов и структур, ее составляющих. **Вторичная** и более точная оценка возможна лишь при детальном изучении морфологии локомоторного аппарата. Изменения формулы в группах с различными локомоторными адаптациями позволяют подтвердить или опровергнуть предположения о функциях ее составляющих. Это, как мы надеемся, было в полной мере показано в нашей статье. Не желая сильно увеличивать формулу другими изменчивыми мускулами и структурами, мы все же рекомендуем отразить в ней связь краниальной веточки длинного малоберцового мускула (*tendo cranialis m. fibularis longi*) с конечным сухожилием *m. flexor perforans et perforatus digiti 3*. Эта связь не только отражает специфику локомоторной адаптации, но и функционально объединяет два других компонента формулы, *m. fibularis longus* и *vinculum tendinum flexorum*. С учетом нашего дополнения мускульная формула задних конечностей птиц должна выглядеть как ABCDEFGMM₁NXYAmV.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своему учителю и научному консультанту проф. Ф.Я. Держинскому, а также проф. Л.П. Корзуну (кафедра зоологии позвоночных, МГУ), за создание благоприятной интеллектуальной атмосферы при проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зиновьев А.В., 1999. Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 19 с. 2000. Функция короткого малоберцового мускула (*m. fibularis brevis*) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава // Зоол. журн. Т. 79. № 11. С. 1337–1343. 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитол. Т. 30. С. 132–135.

- Зиновьев А.В., Держинский Ф.Я., 2000. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 105. № 10. С. 10–17.
- Курочкин Е.Н., 1965. Значение и функциональный смысл мускульной формулы Гаррода в систематике птиц // Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука. С. 202–204. 1968. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН АН СССР. 23 с. 1982. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. Т. 61. № 7. С. 1023–1029.
- Курочкин Е.Н., Васильев В.Г., 1966. Некоторые функциональные основы плавания и ныряния птиц // Зоол. журн. Т. 45. № 9. С. 1411–1420.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А., 1985. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоол. Т. 3. С. 79–81.
- Berger A.J., 1959. Leg-muscle formulae and systematics // Wils. Bul. V. 71. № 1. P. 93–94. 1960. The musculature // Biology and comparative physiology of birds. N.Y., L.: Acad. Press. V. 1. Ch. 8. P. 301–334. 1960a. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae // Wils. Bul. V. 72. № 1. P. 60–104.
- Fisher H.I., 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures // Amer. Midl. Nat. V. 35. № 3. P. 545–727. 1957. The function of m. depressor caudae and m. caudofemoralis in pigeons // Auk. V. 74. P. 479–486.
- Fisher H.I., Goodman D.C., 1955. The myology of the whooping crane, *Grus americana* // Ill. Biol. Monogr. V. 26. № 2. P. 1–135.
- Fleming T.H., 1966. The thigh musculature of three species of Scolopacidae // Condor. V. 68. № 3. P. 293–298.
- Gadow H.F., Selenka E., 1891. Vögel // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-reichs. Anatomischer Teil. Bd. 6. Leipzig: CF Winter. 1008 S.
- Garrod A.H., 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I // Proc. Zool. Soc. Lond. P. 626–644. 1874. Ibid. Part II // Idem. P. 111–123.
- George J.C., Berger A.J., 1966. Avian myology. N.Y.: Acad. Press. 500 p.
- Hudson G.E., 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // Amer. Midl. Nat. V. 18. № 1. P. 1–108. – 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: heterogenous order Falconiformes // Ibid. V. 39. № 1. P. 102–127.
- Hudson G.E., Lanzilotti P.J., Edwards G.D., 1959. Muscles of the pelvic limb in galliform birds // Amer. Midl. Nat. V. 61. № 1. P. 1–67.
- Jacobson R.D., Hollyday M., 1982. A behavioral and electromyographic study of walking in the chick // J. Neurophysiol. V. 48. № 1. P. 238–256.
- Kuznetsov A.N., 1995. Energetical profit of the third segment in parasagittal legs // J. Theor. Biol. V. 172. P. 95–105.
- McKittrick M.C., 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. V. 179. P. 1–85.
- Morony J.J., Bock W.J., Farrand J., 1975. Reference list of the birds of the World. N.Y.: Amer. Mus. Nat. Hist. 207 p.
- Ridgway R., 1919. The birds of North and Middle America, Part VIII // Bul. U. S. Natn. Mus. V. 50. 852 p.
- Rowe T., 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia // J. Morph. V. 189. № 3. P. 327–346.
- Sibley C.J., Ahlquist J.E., Monroe B.L., Jr., 1988. A classification of the living birds of the world bases on DNA-DNA hybridization studies // Auk. V. 105. № 3. P. 409–423.
- Vanden Berge J.C., Zweers G.A., 1993. Myologia // Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nutt. Orn. Club. P. 189–247.

A MODERN VIEW ON THE FUNCTIONAL CONTENT OF THE GARROD'S MUSCULAR FORMULA

A. V. Zinov'ev

Tver State University, Tver 170002, Russia

e-mail: TverSU@tversu.ru

A critical review of the Garrod's muscular formula was performed on the basis of the comparative anatomical data on avian hindlimb myology. The importance of this formula in the preliminary assessment of the locomotor apparatus in birds of different orders and families is shown, and the functional significance of its particular components is discussed. The formula is supplemented with one structure, tendo cranialis m. fibularis longi, which integrates m. fibularis longus and vinculum tendinum flexorum into a single whole. The use of this formula for systematic purposes without verification of particular descriptions of other hindlimb structures may cause serious errors.