

П-58
215

ISSN 0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МОРФОЛОГИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
И ПРОБЛЕМЫ ЛОКОМОЦИИ



11-012
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 215

Выпускаются с 1932 года

МОРФОЛОГИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
И ПРОБЛЕМЫ ЛОКОМОЦИИ

Под редакцией А. А. Аристова

ЛЕНИНГРАД

1990

MORPHOLOGY OF THE MAMMALS
AND LOCOMOTION PROBLEMS

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолыхин

Рецензенты:

Н. Б. Ананьева, В. Б. Суханов

Сборник содержит статьи по морфологии мышц и скелета насекомоядных, грызунов, парнокопытных. Приводится биомеханический анализ кусания у грызунов. Разбирается связь морфологии среднего уха и слуховых характеристик у насекомоядных. Показано значение локомоции для становления типа хордовых. Рассматриваются общие проблемы движения низших тетрапод. Книга представляет интерес для морфологов, систематиков и специалистов по локомоции животных.

Рисунок на обложке — С. Л. Шмуйлович.

М 2002000000—05
055(02)3—90 Без объявления © Зоологический институт АН СССР, 1990

17-112376

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НАУЧНАЯ
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Кирг. ССР

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1990, vol. 215

УДК 592/599 Chordata: 591.17+591.5

П. П. Гамбарян

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

СПОСОБЫ ДВИЖЕНИЯ
КАК ОСНОВА СТАНОВЛЕНИЯ ТИПА ХОРДОВЫХ

Показана прямая связь совершенствования типов движения с историческими преобразованиями иглокожих, кишечнодышащих и хордовых. Первые 2 группы передвигаются с использованием нагнетения воды в первый и второй целом, что привело к постепенному развитию роющего аппарата у кишечнодышащих и амбулаторной системы у иглокожих. Хордовые использовали третий целом для постепенного совершенствования ундулирующего движения, что и привело, в конечном счете, к образованию миотом, хорды и трубчатого спинного мозга. Нотохорд и хорда служат опорой для мышечной системы производных первого целома (кишечнодышащие) и третьего целома (хордовые), поэтому они не могут считаться гомологичными.

На данный момент в палеонтологической летописи отсутствуют остатки хордовых, и поэтому в решении вопроса об их происхождении можно опираться только на сравнительно-эмбриологические и сравнительно-морфологические данные. Отсутствие точных фактических данных о предках хордовых привело к многообразию гипотез о происхождении этого типа животных. Хордовые, по мнению разных авторов, происходили или от аннелид (Dohrn, 1975), или сложенных пополам аннелид (Сепп, 1959), или от полухордовых (Федотов, 1923), или немертин (Ливанов, 1955), или гребневиков (Metschnikoff, 1974; Беклемишев, 1964), или же от гипотетического двухстороннесимметричного организма со сквозным кишечником и целомом, расчлененным на 3 части (Малахов, 1982).

Все вышеназванные исследователи признают, что у современных хордовых хорда служит опорой для двигательной мускулатуры. Несмотря на это, ее возникновение обычно не связывают с развитием определенного типа движения. Так, хорду считают производной либо слившихся стенок эктодермы сложенной пополам аннелиды (Сепп, 1959), либо органа закрепления на грунте сидя-

чей стадии в эволюции этого типа (Малахов, 1982). Кроме того, существует мнение, что хорда возникает у сидячих животных в связи с пассивным питанием (Ливанов, 1955).

Присоединяясь к гипотезе Мечникова, поддержанной Беклемишевым, считавших, что большинство типов животных происходит от гребневиков, я остановлюсь лишь на развитии органов движения у иглокожих, полухордовых и низших хордовых, чтобы обосновать прямую связь характера движения этих животных с ходом исторического изменения в их строении. Упомянутая гипотеза Мечникова обосновывается большим сходством эмбриональных стадий развития целомических впячиваний с гастроваскулярным аппаратом гребневиков; „у гребневика в щупальцевой плоскости отходят от кишечника три яруса каналов: на аборальном конце желудка отходит канал воронки, или акрогастрер; второй ярус образует пара мезогастрических, или щупальцевых каналов; третий ярус — метагастрические или глоточные каналы“ (Беклемишев, 1964, с. 334).

Целомы иглокожих, полухордовых и низших хордовых образуются в виде 3 пар впячиваний кишечника, и их гомология с гастроваскулярной системой гребневиков весьма вероятна. Такой гомологизации не противоречат и различия в ходе образования целомов у названных типов животных. У кишечножаберных* в первую очередь закладывается непарный первый целом; после того, как он значительно разовьется, начинают закладываться вторые и третьи целомы. У иглокожих же в первую очередь закладывается левый из вторых целомов и после этого развиваются остальные целомические мешки. У хордовых (ланцетник) третьи целомические мешки закладываются в виде продольных впячиваний кишки; они отчленяются от последней и делятся поперечными перегородками на ряд полых мешочков. Затем возникает продольная перегородка, разделяющая их на дорсальные и вентральные полости. В вентральных полостях поперечные перегородки редуцируются и образуется общая полость тела (спланхноцель). Только после этого появляется вторая и затем первая пары целомических впячиваний.

Такая неравномерность закладки целомов в эмбриогенезе полностью отражается в использовании их у взрослых животных для движения. Непарный первый целом у взрослых кишечножаберных превращается в головной целом, и из его стенок образуются продольные и кольцевые мышцы хоботка — основного орудия рытья в илистых донных отложениях. Второй левый целом у взрослых иглокожих развивается в сложную амбулакральную систему, с помощью которой многие свободноживущие иглокожие передвигаются. Производные третьих целомических впячиваний хордовых образуют сегментированную мускулатуру тела, обеспечиваю-

щую ундулирующие движения тела и хвостового плавника — основного движителя хордовых.

Отделение от кишечного тракта замкнутых полостей (целомов) может быть использовано разными способами. Один из них связан с нагнетанием в полость воды через специальные поры, при этом стенки полости становятся упругими. У кишечнодышащих упругость стенок с постепенно развивающимися в них продольными и кольцевыми мышечными массами позволяла создавать импульсные толчки, служившие для рытья в иле. Если же, как у иглокожих, в стенках целомической полости перемежались более и менее уплотненные участки, то распределение жидкости в ней приводило к выпячиванию истонченных зон, постепенно преобразующихся в амбулакральные ножки. Эти два типа использования целомов связаны с наполнением их полостей жидкостью. В третьем случае удлинённые полости, лежащие по бокам от кишки, за счет образования в их стенках мышечных масс могли поочередно сокращаться, изгибая тело то в одну, то в другую сторону. Эти изгибы придавали телу двигательный импульс. Первоначально изгибы тела в силу плохой координации не могли конкурировать с уже имевшимися ресничками. Дело в том, что ундулирующий способ движения требует специфического прохождения локомоторной волны по телу, а нерасчлененный целом это обеспечивал недостаточно оптимально. Удлинение тела и, особенно, расчленение длинного целомического мешка на сегменты постепенно приводили ко все большей роли ундуляции в локомоции. Сопровождалось это прогрессивным увеличением мощности мышц, развивавшихся в стенках третьих целомических мешков, и совершенствованием их сегментации. Одновременно к каждому сегменту начали подходить нервы, функционирование которых координировалось единым стволом, впоследствии образующим спинной мозг. Усиление мускулатуры требовало также усовершенствования системы опоры, что приводило к отчленению от спинной стороны кишечного тракта клеточного тяжа, постепенно преобразующегося в хорду.

Итак, перестройки основного плана строения гребневиков, ведущие к возникновению иглокожих, полухордовых и хордовых, прямо зависели от присущего им способа движения.

Для большей убедительности этих построений нужно пересмотреть и остальные гипотезы о происхождении этих типов животных. Критика аннелидной гипотезы о происхождении хордовых была столь успешной, что обсуждать стоит, пожалуй, только гипотезу о сложенных пополам аннелидах, сторонником которой был Е. К. Сепп (1959). По этой гипотезе, аннелиды, жившие в подковообразных ходах в донных илистых грунтах, постепенно оказывались сложенными пополам в едином вертикальном ходе из-за истончения промежуточной стенки „подковы“. У этих аннелид на месте соприкосновения срастались наружные покровы, образуя хорду. Дорсальная часть кишечного канала обрастала нервными

* Из типа полухордовых рассматриваются только кишечножаберные.

клетками, образуя спинной мозг. Прорыв кишки в месте сгиба образовал анус, а прорыв на противоположном конце — рот. В результате возникло типичное хордовое со сквозным кишечником, хордой, расположенной над ним, и лежащей еще выше нервной трубкой. Слабые стороны этой гипотезы можно показать как со стороны эмбриогенеза, так и с точки зрения постепенности адаптивных преобразований организмов. Например, трубчатость нервной системы по этой гипотезе первична, а известно, что в эмбриогенезе спинной мозг закладывается как пластинка, постепенно сворачивающаяся в трубку; даже у взрослых особей современных низших хордовых эта трубка еще не полностью срастается. Еще более слабым местом этой гипотезы я считаю полное пренебрежение к установлению постепенности адаптивных преобразований. Следуя этой же гипотезе, нужно считать, что хорда возникает ранее, чем мышечная система, для которой она служит опорой. Опорное образование, на которое ничего не опирается, по крайней мере бессмысленно, и оно должно было бы исчезнуть ранее, чем появилась сегментированная мускулатура, т. е. нужно объяснить, как вторично образовалась хорда, или признать, что хорда первоначально служила не как опора мышц, а как совершенно независимое от мышц образование. У последней точки зрения есть свои сторонники (Малахов, 1982). Он считает, что хорда возникла как специальное образование, служащее для закрепления на дне сидячих предков хордовых. Если принять эту гипотезу, то непонятно, почему у хордовых в эмбриогенезе хвост закладывается после развития туловищных миотомов. Ведь основным локомоторным органом у современных хордовых является хвостовой плавник, а у предков был функционально очень важным хвостовой конец, где развивалась хорда как орган закрепления на дне. Известны многочисленные примеры, когда развитие важных для взрослого состояния функциональных образований смещается на более ранние стадии эмбриогенеза; обратные же случаи неизвестны. Лучшее доказательство малой состоятельности всех гипотез, признающих происхождение хордовыми в эволюции сидячей стадии, — это оболочники, которые в онтогенезе при переходе к сидячему образу жизни полностью теряют хорду.

Предлагается также, что неподвижная стадия в эволюции хордовых имела место в связи с питанием взвешенными в воде пищевыми частицами (Ливанов, 1955). Сидячие формы должны сами создавать ток воды или обитать в местах с постоянным ее перемешиванием, однако такое питание вовсе не обязательно ведет к неподвижному образу жизни. Например, представители класса коралловых полипов приспособлены к неподвижному образу жизни, а весь класс гребневиков состоит из свободноподвижных животных; при этом и те, и другие питаются взвешенными в воде частичками. Среди полухордовых крыложаберные неподвижны, а кишечнодышащие не только подвижны, но и активно роют илистые грунты. Питаются же представители обоих классов взвешенными

пищевыми частицами. Именно подвижность позволяет хордовым выбирать более кормные места.

Наконец, следует разобраться, гомологичен ли нотохорд кишечножаберных хорде, а также связаны ли преемственностью трубчатые нервные системы полухордовых и хордовых? Нотохорд служит опорным образованием для мышечной системы хоботка кишечножаберных, и их трубчатый участок нервной системы иннервирует в основном мышцы хоботка. Хорда служит опорой для последовательно сокращающихся миотомов при прохождении локомоторной ундулирующей волны по телу хордовых. Спинной же мозг — важнейший орган координации действия миотомов. Одновременно хордовые и полухордовые со всеми своими образованиями независимо возникают от просто устроенных предков, близких по плану строения современным гребневикам. Их важнейшие внешне сходные образования являются производными: непарного первого целома (полухордовые) или третьей пары целома (хордовые), поэтому я считаю, что ни о какой гомологии выше названных образований и речи быть не может, тем самым и объединение этих групп животных в один тип (Ливанов, 1955) неправомерно.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. I.— М., 1964.— 432 с.
- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира.— М., 1955.— 400 с.
- Малахов В. В. Новый взгляд на происхождение хордовых. // Природа, 1982, № 5.— С. 12—19.
- Мечников И. И. (Metschnikoff E.) Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. // Mém. biol. Acad. Sc. St.-Petersbourg, 1874.— Т. 7.— Вып. 1.— С. 112—127.
- Сенн Е. К. История развития нервной системы позвоночных.— М., 1959.— 428 с.
- Федотов Д. М. К вопросу о гомологии целома иглокожих, кишечножаберных и хордовых. // Изв. Биол. научно-исслед. ин-та Пермского ун-та, 1923.— Т. 2.— Вып. 1.— С. 11—34.
- Dohrn A. Der Ursprung der Wirbelthiere und Prinzip Functionswechsels.— Leipzig, 1875.— 211 S.

P. P. Gambarjan

THE MOVEMENT PATTERNS AS THE BASIS OF THE CHORDATA TYPE FORMATION

Summary

The improvement of movement patterns is shown to be directly related to the evolution of the Echinodermata, Enteropneusta, and Chordata. The first two groups' representatives move with the aid of water pumped into the first and the second coelomes, and this has brought about the gradual development of the burrowing apparatus in the Enteropneusta and of the ambulacral system in the Echinodermata.

The Chordata used the third coelom for the gradual improvement of the undulation, and this has finally led to myotomes, chorda, and myelon formation. The notochord and the chorda, being support for the muscle system of the first coelom derivatives (Enteropneusta), and of the third coelom derivatives (Chordata), are not considered to be homologous.

УДК 591.17:592/599 Tetrapoda

И. С. Гамбарян

Московский государственный университет

ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ЛОКОМОТОРНОЙ СИСТЕМЫ НИЗШИХ ТЕТРАПОД

Показано, что перестройки локомоторного аппарата рыбообразных предков тетрапод при выходе на сушу происходили по пути оптимального решения двигательных задач. Оптимальность доказана на математических моделях, показывающих, при каких условиях движение совершается с наименьшими затратами энергии. Сравнение моделей с особенностями строения низших тетрапод позволило понять причины их возникновения. Оптимальное направление толчков передних и задних конечностей резко различно только из-за положения конечностей в фазе диагональной опоры. Это ведет к появлению подвижного соединения переднего пояса с туловищем и закрепленного заднего, а также обуславливает сохранение длинного хвоста. По этой же причине локтевой сустав направлен вперед, а коленный — назад, и задние конечности имеют большее значение для движения, по сравнению с передними.

Классической задачей функциональной морфологии является причинное объяснение анатомических структур, являющихся ее объектом. Условием удовлетворительности причинного объяснения является его соответствие принципу оптимального развития (Розен, 1969). Суть этого принципа заключается в том, что каждый шаг перестройки организации в процессе эволюции от исходного морфофункционального состояния предка к конечному результату развития должен быть наиболее приспособительным*. Если на каждом этапе эволюции переход морфофункциональной системы от предшествующего к последующему состоянию соответствует решению оптимизационной задачи, то причинное объяснение можно считать полным.

* Принцип оптимальности вовсе не противоречит принципу инадаптивного хода развития (Ковалевский, 1875). В линии развития любой группы животных может быть два и более оптимальных решений одной и той же задачи, однако каждое из них ведет к решению следующей задачи своим путем, и эти пути могут быть либо более, либо менее выгодны.

Главную задачу предлагаемой статьи составляет попытка вскрыть адаптивное значение общей конструкции локомоторного аппарата низших тетрапод. Мы попытаемся восстановить последовательность основных преобразований локомоторной системы в процессе освоения суши тетраподами и представить ее конструкцию как продукт этих преобразований.

Основной прием функционального анализа, который использован нами — построение моделей механической ситуации, которые позволяют сформулировать задачу на оптимизацию (одним из критериев оптимизации является энергетическая экономичность локомоторного аппарата). Для решения этой задачи, поскольку речь идет о довольно четких и определенных механических явлениях, вполне пригодны более или менее элементарные вычисления, в более сложных случаях — математические модели.

Соответствие предписываемых гипотетическими построениями конструктивных особенностей того или иного объекта реально наблюдаемым должно служить подтверждением как справедливости конкретных гипотез, так и правомочности используемого нами общего подхода. Таким образом, дополнительной задачей статьи является попытка дать иллюстрацию применения принципа оптимизации к решению морфофункциональных проблем.

В настоящее время можно считать вполне надежно установленным, что наземные позвоночные произошли от кистеперых рыб*. Известны основные этапы этого процесса (Шмальгаузен, 1964). Сопровождавшие его перестройки оказались весьма значительными. Так, у рыб передний пояс неподвижно связан с головой, а тазовый свободен. У тетрапод становится подвижным передний пояс, а задний закреплен на осевом скелете. У рыб передние плавники обычно более развиты, чем задние, а у тетрапод задние ноги длиннее и мощнее передних; кроме того, пары конечностей у тетрапод различаются ориентацией сегментов. У тетрапод из хвостового отдела образовался длинный и относительно тяжелый хвост**.

Кистеперые рыбы были хищниками, которые медленно приближались к жертве при помощи парных плавников с тем, чтобы мощным ударом хвостового плавника совершить последний бросок на добычу (Шмальгаузен, 1964), поэтому они имели мощные боковые мышцы тела, ундуляция которого и обеспечивала скоростной бросок. Кроме того, парные плавники служили также рулями глубины. Именно последняя работа и обеспечивалась соответственным развитием мышц — ретракторов и протракторов плавников. Мощности мышц плавника вполне хватало для крайне медленного сближения с жертвой, которое требовало минимальной силы (так

* Для предлагаемой работы не имеет значения, от одной или от двух групп кистеперых рыб произошли тетраподы. Обе группы в нашей общей задаче равноценны. Все особенности локомоторной системы у тетрапод в равной степени изменились по сравнению с таковой обеих групп кистеперых.

** Причины его исчезновения у некоторых тетрапод (бесхвостые амфибии), как и локомоция без ног, нами не рассматриваются.

как сила трения взвешенного в воде тела при начале движения равна нулю)*. Из-за сопротивления воды при быстром движении преимущественно развивались именно протракторы, а не ретракторы плавников.

При выходе на мелководье, где рыба могла быть погружена лишь частично, и затем на сушу неуклонно нарастает влияние веса, прижимающего брюхо к грунту и тем самым повышающего силу трения при скольжении по нему. В подобных условиях кистеперая рыба едва ли могла двигаться только при помощи парных плавников, скорее она пыталась использовать мощную туловищную мускулатуру, которая являлась основным двигателем в обычных условиях жизни этой рыбы. Вопрос состоял в том, как реализовать эту мощность для скольжения по грязи.

Гипотетически для того, чтобы двигаться вперед, а не бестолково изгибаться на месте, достаточно иметь конечности, сами по себе неспособные двигать тело по суше. От конечностей требуется только одно — уметь закрепляться дистальным концом на грунте.

При этом рыба, упираясь двумя задними и одним передним плавником, изгибает тело (рис. 1,а), а затем разогнувшись, переносит второй передний плавник (рис. 1,б), и, наконец, согнувшись в противоположную сторону, переносит задний плавник, противоположный ранее перенесенному переднему (рис. 1,в). Таким образом, происходит перемещение животного вперед исключительно за счет изгибов туловища. Длина шага при этом пропорциональна длине туловища и степени его изгиба. Максимальная длина шага, равная $2(L - \frac{L}{\gamma} \sin \frac{\gamma}{2})$, при разумной степени изгиба позвоночника ($\gamma < 180$) составляет не более $0.74L$. Ясно, что работа, необходимая для продвижения животного вперед, при столь малой длине шага гораздо меньше, чем работа, которую может совершить туловищная мускулатура. Для того, чтобы эффективно использовать последнюю, необходимо было увеличить длину шага.

Это могло быть достигнуто самым простым и естественным способом, а именно „закреплением“ конечности. Слабая ретракторная мускулатура парных конечностей, имевшаяся уже у кистеперых рыб, под влиянием адаптации к передвижению по суше первым способом неуклонно разрасталась и в определенный момент достигла силы, необходимой для удержания поперечно вытянутых конечностей от пассивной протракции (отклонения вперед) при изгибании туловища. При новом способе передвижения (назовем его вторым) величина шага определялась не только степенью изгибания туловища и его длиной, но и длиной проекции конечности на фронтальную плоскость (рис. 2). При этом, чем более будет уда-

* Нам кажется совершенно несостоятельным представление о возникновении ряда особенностей конечностей тетрапод в связи с приспособлением их предков (рыб) двигаться по дну водоемов (Peters, 1985). Только выход на сушу мог стать толчком для перестройки их конечностей.

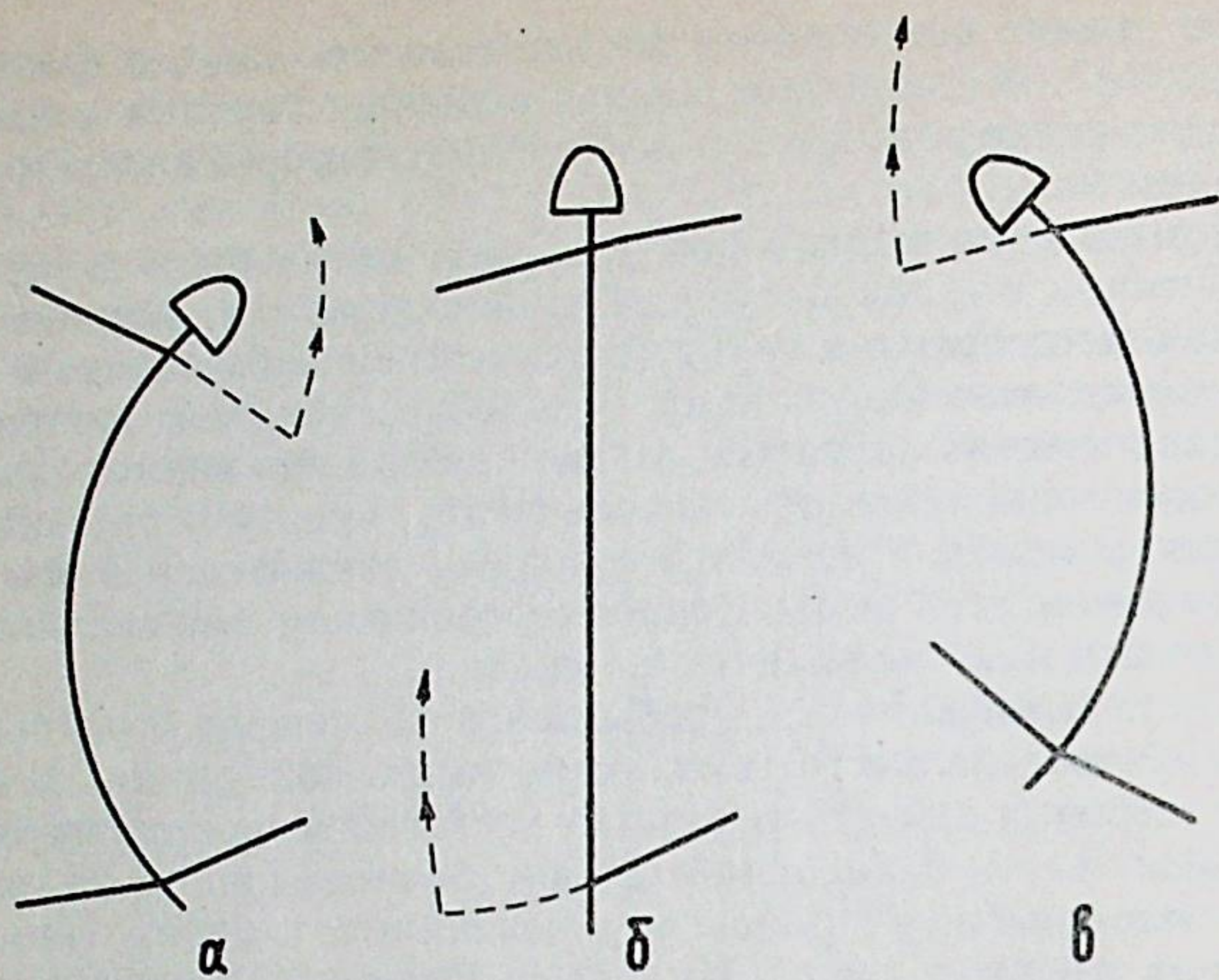


Рис. 1. Первый этап приспособления к наземному движению у низших тетрапод:

а, б, в — последовательные стадии движения. Пунктиром показана конечность в фазе переноса

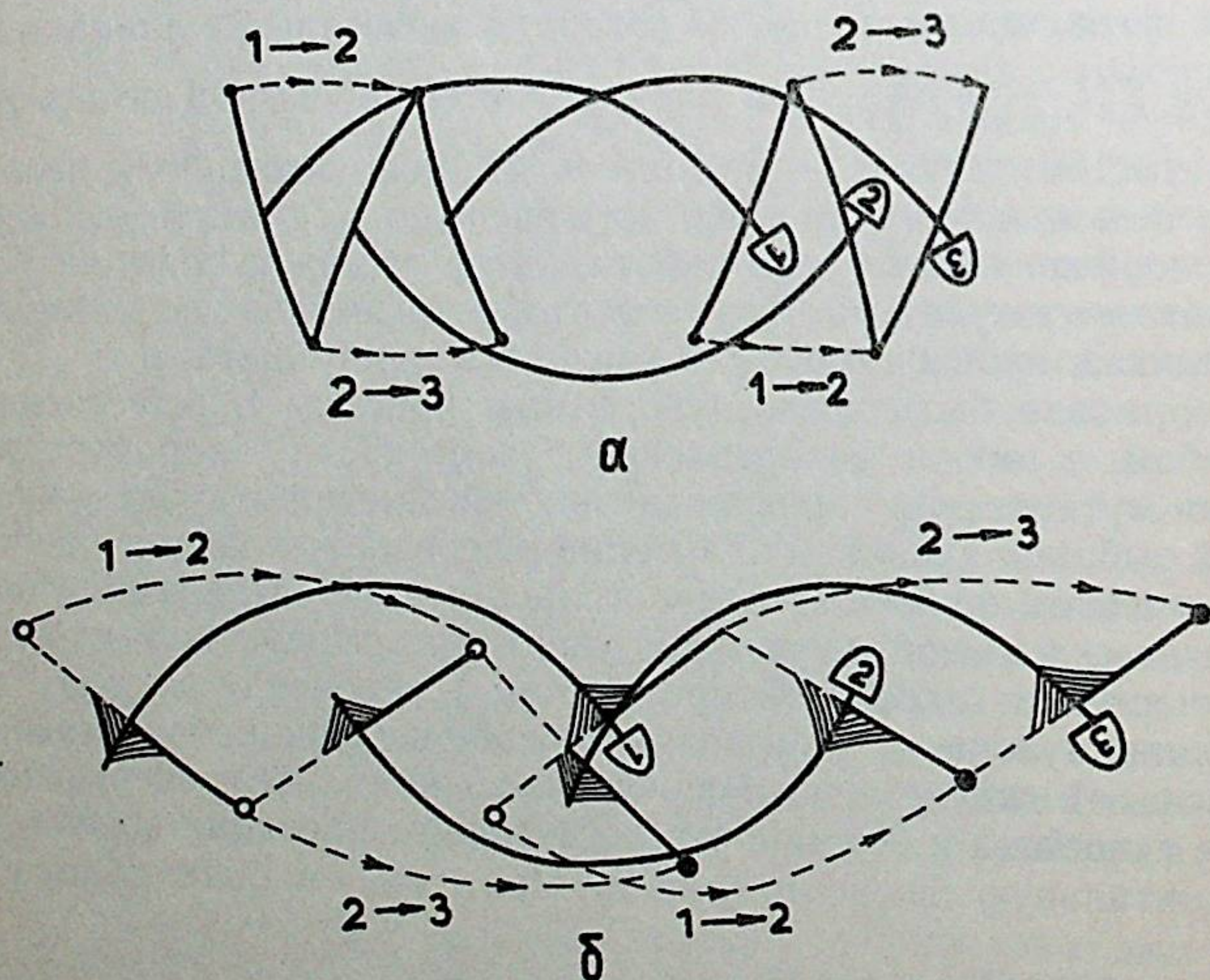


Рис. 2. Изменение длины шага в связи с переходом от первого ко второму этапу приспособления к наземному движению:

а — первая стадия перехода, б — второй этап в полном выражении. Пунктиром показана величина шага, цифрами — последовательные стадии опоры

лена от сагиттальной плоскости точка опоры конечности, тем больше будет длина шага при равной степени изгиба туловища, поэтому с самого начала выход на сушу тетрапод должен был сопровождаться удлинением конечностей и усилением их аддукторов и ретракторов. Однако удлинение конечностей связано с удалением опоры от центра тяжести в горизонтальной плоскости, что приводит к увеличению нагрузки на аддукторы и на мышцы, работающие в фазе переноса конечностей. Этим объясняется то, что конечности могли удлиняться лишь ограниченно.

Поскольку изгибы тела необходимо приводят к паразитным колебаниям значительной массы, то дальнейшее усовершенствование ходьбы должно было быть связано с относительным усилением конечностей и постепенным переносом мускульной массы в ретракторы ног, которые начинали совершать работу по передвижению животного вперед. Такой (третий) способ передвижения, когда в локомоции участвуют и туловище, и ноги, характерен для всех тетрапод, причем специализация в беге приводит ко все большему усилению ног.

Итак, на первом этапе развития наземной локомоции тетрапод конечности лишь препятствовали обратному движению тела, и локомоция совершалась только за счет изгибов туловища. При этом длина и ориентация конечностей не играли роли. В чистом виде такого этапа не существовало, так как слабая ретракторная мускулатура была уже у кистеперых рыб. На втором этапе развития наземной локомоции мощности мускулатуры было достаточно для удержания ретракторного момента, и величина шага зависела не только от длины туловища и степени его изгиба, но и от длины и ориентации конечностей. Необходимость большого шага при том, что движителем являлась боковая туловищная мускулатура, обусловило широкую постановку лап, несмотря на возникшую при этом трудность поддержания туловища. На третьем этапе развитие ретракторной мускулатуры способствовало увеличению шага даже при уменьшении изгиба туловища. Связь постепенного совершенствования конечностей с работой мышц тела уже освещалась в литературе (Grau, 1968), и нашей задачей будет исследование причин развития особенностей аппарата движения тетрапод. При этом будем считать, что, если некоторая перестройка могла идти плавно, и каждый следующий микрошаг сопровождался повышением экономичности локомоторной системы, то такая перестройка должна была иметь место. Кроме того, сам успех или неуспех „конструирования“ исключительно на основе фактора экономичности должен служить критерием верности предположения, что фактор экономичности системы является основным и руководящим в истории развития исследуемой группы животных.

При знакомстве с низшими тетраподами сразу же бросается в глаза, что задние ноги у них значительно мощнее передних. Создается впечатление, что именно задние ноги совершают основ-

ную работу при передвижении, т. е., что сила, приложенная к задней ноге, имеет бóльший компонент, направленный вперед, чем в передней.

Кинематика передвижения не зависит от того, какие ноги совершают работу, однако очевидно, что для морфологии небезразлично, в какой степени передние и задние ноги обеспечивают пропульсию. Каковы же могут быть преимущества задних конечностей перед передними в передаче направленного вперед усилия? Их удобно пояснить, используя аналогию четвероногого с гоночным мотоциклом (рис. 3). При разгоне пропульсивная сила есть результат трения, и потому она действует в плоскости грунта, а сопротивляющаяся разгону сила инерции приложена в центре тяжести, т. е. значительно выше. Эта пара сил создает вращательный момент, который стремится оторвать переднее колесо от земли, а заднее — наоборот — прижать сильнее. Пропорционально вертикальным силам реакции распределяется и максимальная сила трения, сцепление колес с грунтом, поэтому ясно, что у машин, развивающих большую пропульсивную силу, ведущими надо делать задние колеса. По этой же причине у резко стартующих четвероногих основным движителем должна стать задняя пара конечностей (Фокин, 1976).

Условия полной разгрузки передних конечностей определяются соотношением $mg \frac{L}{2} = mah$, где m — масса тела, L — расстояние между точками опоры, h — высота центра тяжести над землей, a — ускорение животного. Иначе, чем выше центр тяжести, чем

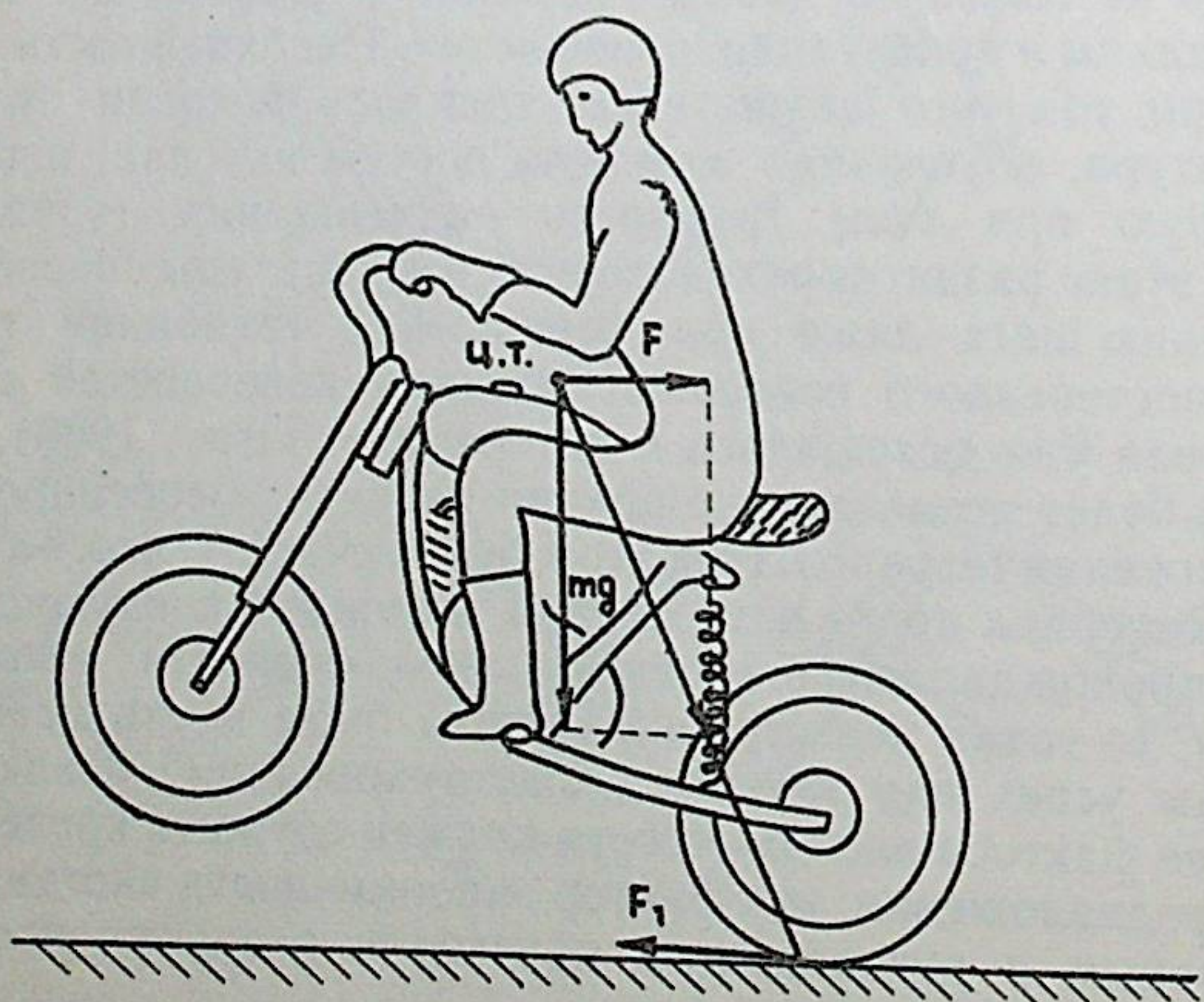


Рис. 3. Условия отрыва от грунта переднего колеса мотоцикла на старте:

F — сила инерции мотоцикла, F_1 — пропульсивная сила, mg — вес, ЦТ — центр тяжести

больше ускорение и меньше длина тела, тем важнее становится сцепление задних ног с землей. Так, для ушастой круглоголовки (при горизонтальной постановке стилоподий) отрыв передних ног от субстрата возникает при ускорении, близком к $1.5g$, а у гребенчатого тритона он наступит лишь при ускорениях выше $4g$. Очевидно, что если для лучших бегунов проблема сцепления становится актуальной, то для низших (медленных, низкорослых и вытянутых) тетрапод она практически отсутствует. Однако разница в мощности передних и задних ног характерна практически для всех низших тетрапод. Это говорит о том, что фактор, ответственный за большую мощность задних ног по сравнению с передними, должен носить чрезвычайно общий характер.

У всех четвероногих, конечности которых широко расставлены и аутоподии заметно удалены от сагиттальной плоскости, поддержание тела над землей требует значительных усилий мышц-аддукторов. Подобные усилия ретракторов привели бы животное в движение с ускорением g , на что способны лишь специализированные бегуны. Проблема же поднятия тела над землей должна была возникнуть уже у первых наземных позвоночных.

Можно ли уменьшить требуемый момент силы аддукторов, не приближая аутоподий к сагиттальной плоскости? Рассмотрим это на примере передней ноги. Допустим, суммарный момент, создаваемый в локте и плече вертикальной поддерживающей силой, равен 50 условным единицам (рис. 4,а). Пусть к поддерживающей силе добавилась горизонтальная составляющая, направленная к телу (рис. 4,б). Момент этого компонента в локтевом суставе направлен противоположно исходному, поэтому момент поддерживающей силы уменьшается. Если плечевой сустав расположен выше локтя, момент поддерживающей силы продолжает уменьшаться и после ее прохождения через локтевой сустав (см. рис. 4,б), в котором действие бицепса сменяется действием трицепса (рис. 4,в) и достигает минимума, когда поддерживающая сила пройдет через плечевой сустав (рис. 4,г). При дальнейшем отклонении силы к центру момент возрастает (рис. 4,д) и нагрузка переходит на дорсальную мускулатуру. Если плечевой сустав расположен ниже локтя (рис. 4,е), то минимальное значение момента достигается при прохождении поддерживающей силы через локтевой сустав, и это значение больше, чем в первом случае.

Таким образом, можно сформулировать условия оптимальной нагрузки передней конечности поддерживающей силой: сумма создаваемых мышцами моментов в ее суставах минимальна, если проекция поддерживающей силы проходит через плечевой сустав, а он располагается выше локтевого.

Теперь перейдем к рассмотрению главной задачи на поиск оптимального решения — к оценке распределения пропульсивной силы между передними и задними конечностями. Для этого рассмотрим проекцию на горизонтальную плоскость внешних сил, действующих на животное во время диагональной опоры (рис. 5,а). Чтобы

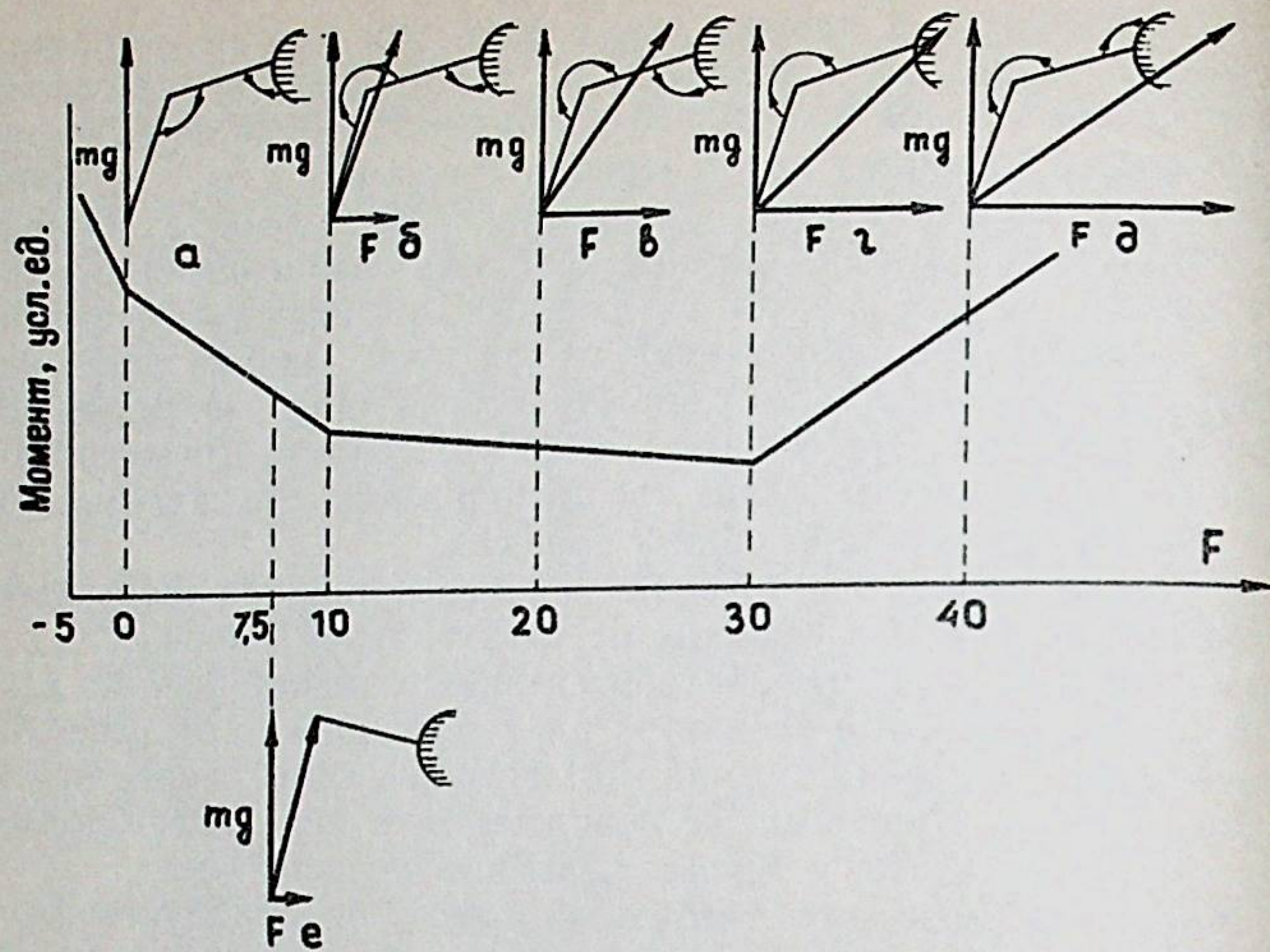


Рис. 4. Уменьшение требуемых моментов аддукторов при увеличении горизонтальной составляющей поддерживающей силы

По оси абсцисс отложена величина горизонтальной составляющей, по оси ординат — величина момента, усл. ед.; mg — сила реакции опоры, $a-d$ — варианты с различным направлением поддерживающей силы из-за возрастания ее горизонтальной составляющей (при условии, что плечевой сустав выше локтевого), e — условие минимальности момента поддерживающей силы при условии, что локтевой сустав выше плечевого. Дуги со стрелками символизируют мышцы, которые компенсируют возникающие в суставах моменты поддерживающей силы

поддерживать равномерное поступательное движение, животное должно усилиями опорных конечностей уравновесить внешнюю тормозящую силу 1 , условно приложенную к какой-либо точке тела на прямой N , обозначающей траекторию движения. Для этого левая передняя и правая задняя конечности должны передавать на тело усилия (соответственно силы 2 и 3), линии действия которых пересекаются на прямой N , а векторы дают в сумме силу $1'$, равную, но противоположно направленную силе 1 .

Возможные направления силы 2 ограничены полуплоскостью B выше прямой, соединяющей точки опоры конечностей (иначе сила $1'$ будет направлена назад). Оценим различные варианты распределения пропульсивной силы $1'$ между передней и задней конечностями, изменяя направление силы 2 и используя то обстоятельство, что это направление однозначно определяет как величину силы 2 , так и величину и направление силы 3 (в соответствии с условием уравнивания силы 1 суммой сил 2 и 3). Восстановим перпендикуляры на прямую N из точек опоры передней и задней конечностей (рис. 5, б). В секторах I и III, в которых линия действия силы 2 пересекает отрезок между основаниями перпендикуляров, сила 3 (сектор I) или сила 2 (сектор III) направлены назад, т. е. эти варианты характеризуются энергетически расточительным

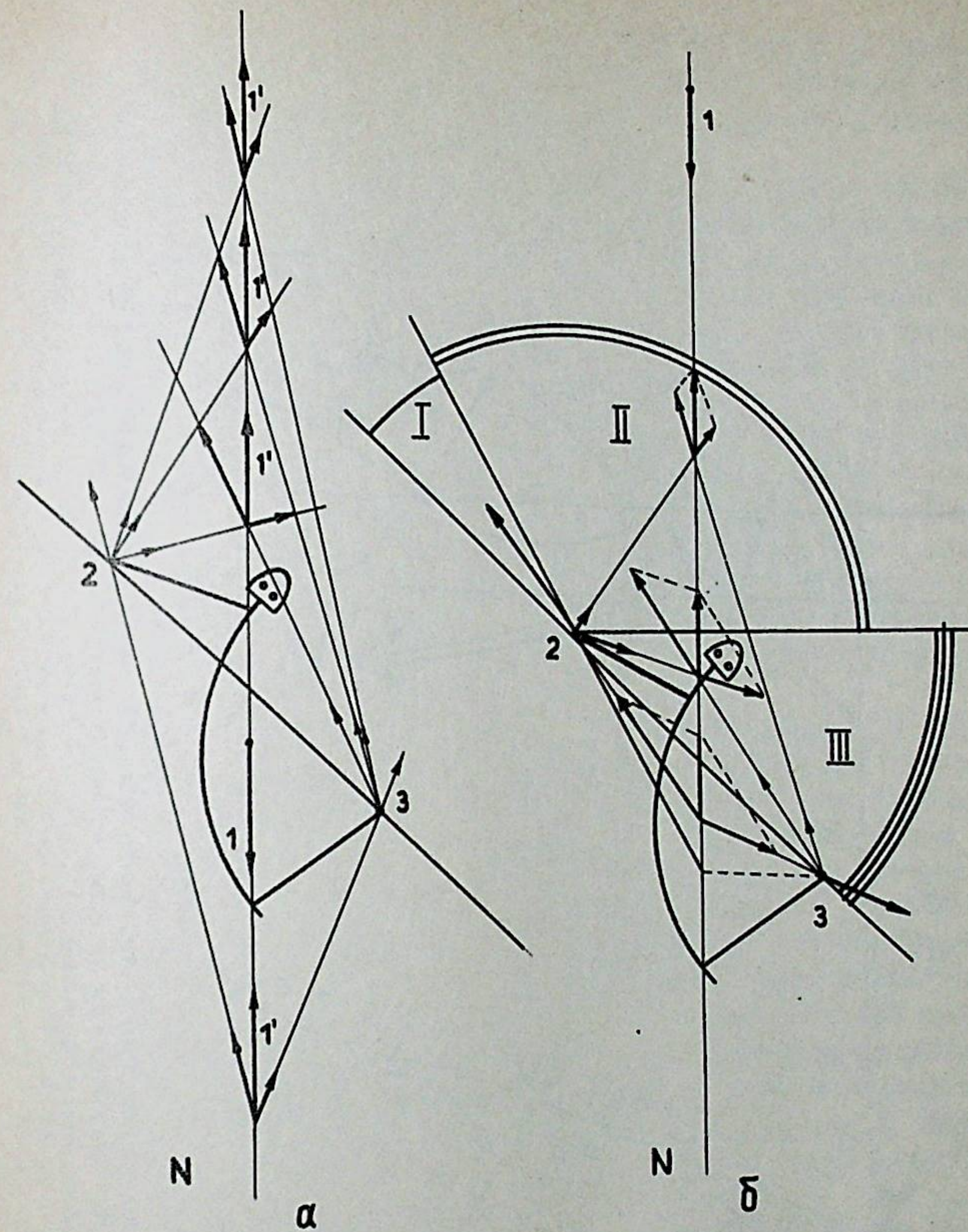


Рис. 5. Соотношение проекций поддерживающих сил на горизонтальную плоскость в стадии диагональной опоры:

a — общая схема, $б$ — схема выделения рабочих секторов. I, III — сектора невыгодного направления толчка передней конечности (сила 2); II — сектор выгодного направления силы 2 ; 1 — тормозящая сила; $1'$ — суммарная сила толчка передней (2) и задней конечностей (3), равная и противоположно направленная силе 1

„противоборством“ конечностей. В пределах сектора II силы обеих конечностей однонаправлены, и с этой точки зрения все варианты одинаково благоприятны.

Однако оказывается, что распределение сил существенно влияет на работу поднимателей тела. Действительно, проекция силы 2 на стилоподий (рис. 6, а; сила $2'$) и есть та горизонтальная составляющая, которая отклоняет поддерживаемую силу к плечевому суставу. Аналогично для задней конечности тормозящая

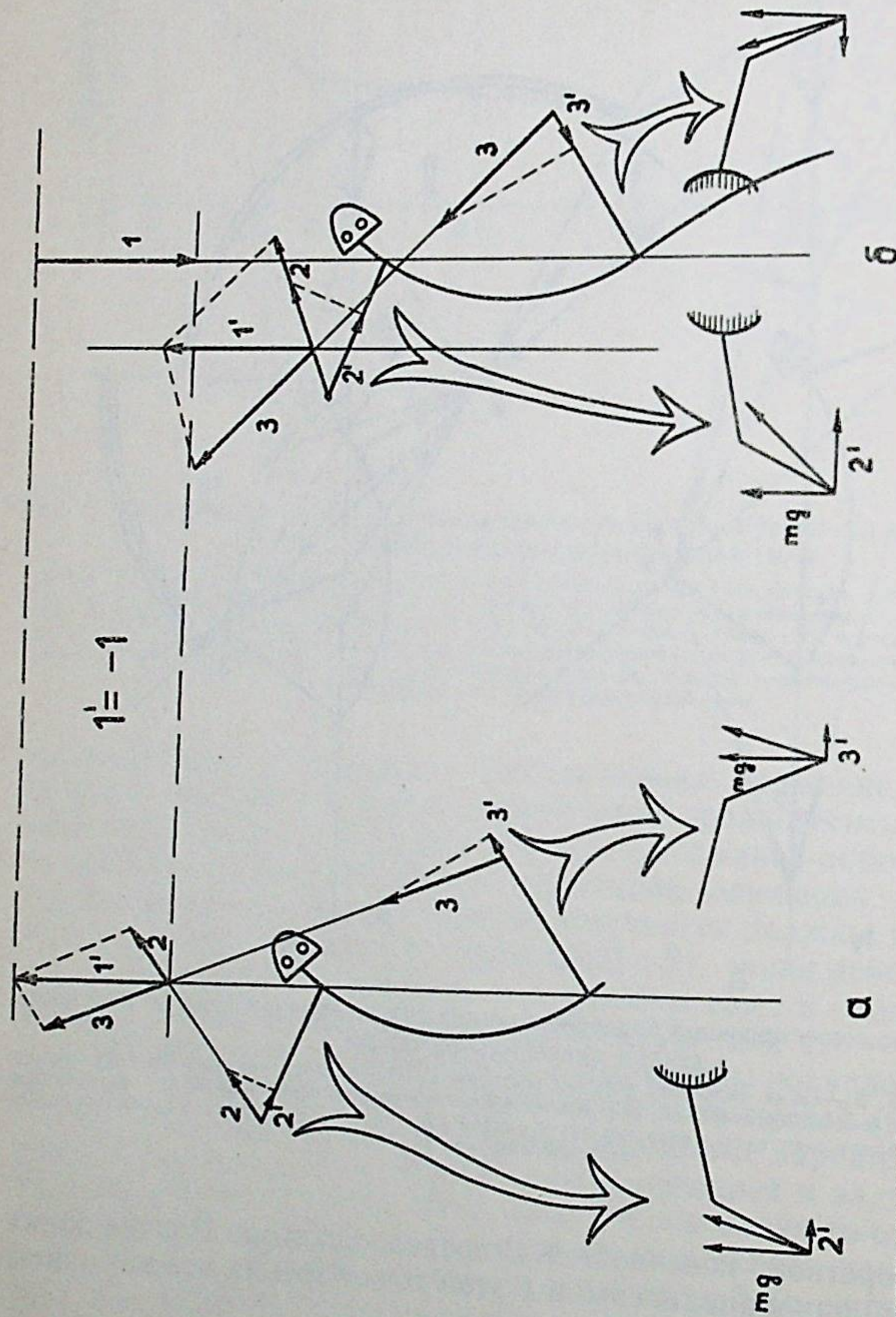


Рис. 6. Влияние ориентации силы толчка передней и задней конечностей в стадии диагональной опоры на направление проекции поддерживающих сил на плоскости конечностей (нижние схемы):
 а — случай приложения суммарной силы толчка поддерживающих сил на линии действия тормозящей силы; б — случай приложения суммарной силы толчка конечностей в стороне от линии действия тормозящей силы. 1 — тормозящая сила; 1' — суммарная сила толчка двух конечностей; mg — вес животного; 2 — горизонтальная составляющая проекции силы толчка передней конечности (сила 2) на плоскость конечности; 3' — то же для силы толчка задней конечности (3)

ставляющей будет проекция на стилоподий силы 3 (рис. 6,а; сила 3'). Выбор направления силы 2 определяет величину сил 2' и 3' и тем самым влияет на суммарный момент, который должны создавать мышцы-подниматели тела.

Наилучшее направление силы 2 во втором секторе мы определили с использованием математической модели, решив задачу на минимум суммарного момента поднимающих тел, выразив его как функцию направления силы 2. При этом мы учли еще один способ снижения суммарного момента поднимающих — за счет смещения точки пересечения сил 2 и 3 в сторону от прямой N (рис. 6,б). Правда, при этом векторы 1 и 1' образуют пару сил и сообщают телу вращательный момент, но, благодаря краткости его действия (при высокой частоте шагов) и значительному моменту инерции тела, эта пара сил не успевает вызвать существенного поворота тела. Повышению момента инерции тела способствует длинный хвост. Например, как показали наши измерения*, момент инерции кавказской агамы без хвоста в 4 раза меньше, чем с хвостом. Отсюда ясно, что длинный хвост — важный элемент локомоторной адаптации низших тетрапод.

Таким образом, в нашей задаче об оптимальном распределении пропульсивных сил мы не исходили из условий полного равновесия, а допускали существование вращательного момента в горизонтальной плоскости. По имеющимся у нас материалам киносъемки бегущей агамы мы приблизительно оценили для нее величину вращательного момента (по углу поворота туловища за время диагональной опоры), затем выразили его через произведение длины туловища (гленоацетобулярного расстояния) и веса тела и использовали при операциях с математической моделью. Чтобы придать более общий характер полученному решению задачи, мы изменяли в широких пределах существенные параметры, такие как соотношение длины туловища L и ног l , величину предельно допустимого вращательного момента, силу 1 (от 0,02 до 0,5 mg).

Результаты решения задачи показаны на рис. 7 для четырех последовательных положений тела на протяжении стадии диагональной опоры (на рисунке представлены результаты при $L/l = L/l = 5/3$, силе 1, равной 0,20 mg , вращательном моменте 0,06 mg).

Для всех рассмотренных случаев наиболее выгодной является перпендикулярная направлению движения ориентация силы 2, причем при достаточно большой силе 1 для третьей и четвертой стадий фазы опоры сила 2 может быть направлена немного вперед.

Итак, минимизация момента сил мышц-поднимателей тела приводит к тому, что горизонтальное усилие передней конечности

* Момент инерции измеряли путем подвески тушки агамы в горизонтальной позиции на закрученной нитке (время раскручивания пропорционально квадратному корню из момента инерции).

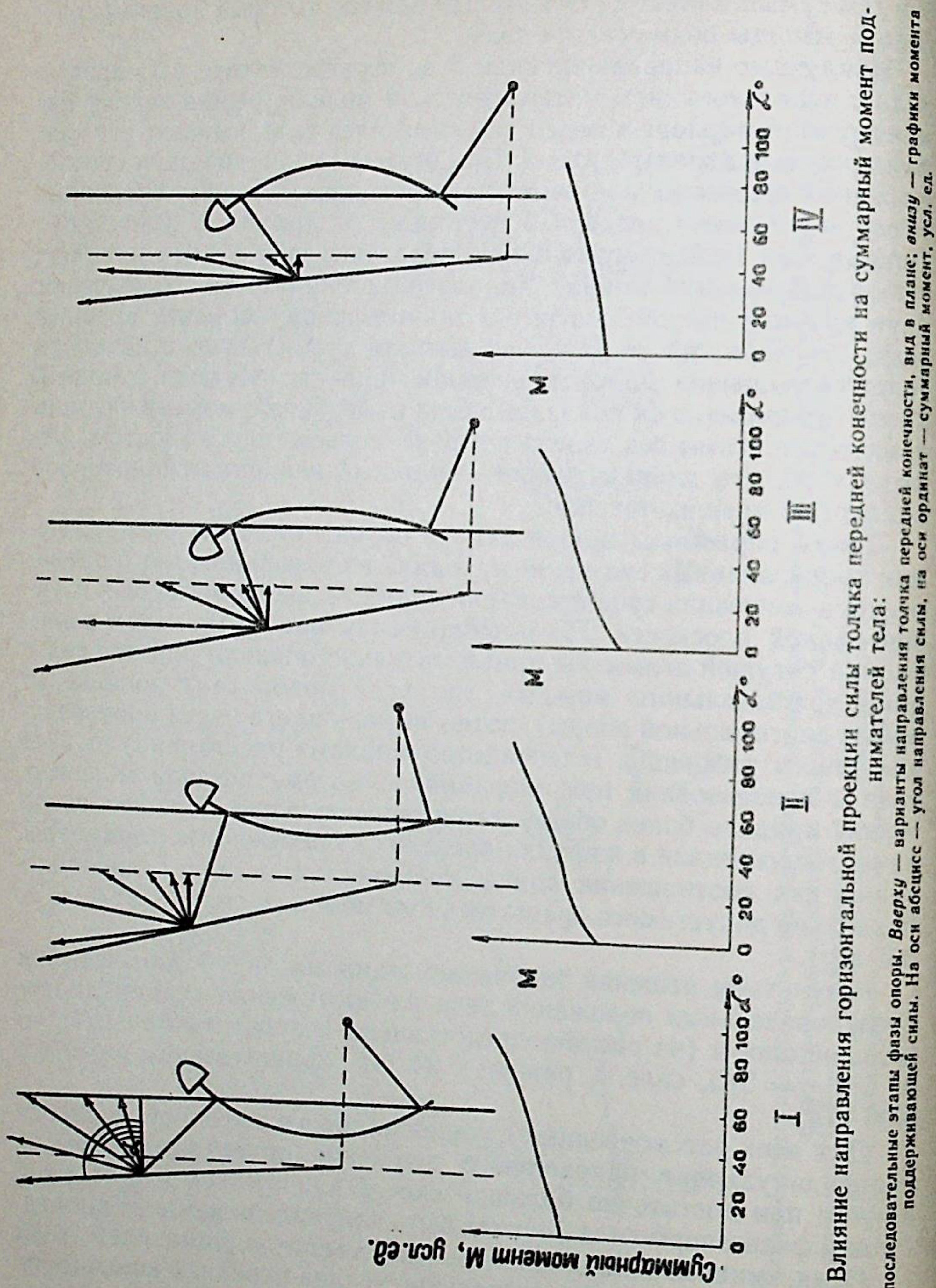


Рис. 7. Влияние направления горизонтальной проекции силы толчка тела на суммарный момент под-
нимателей тела:

I—IV — последовательные этапы фазы опоры. Вверху — варианты направления толчка передней конечности, вид в плане; внизу — графики момента поддерживающей силы. На оси абсцисс — угол направления силы, на оси ординат — суммарный момент, усл. ед.

ориентировано приблизительно перпендикулярно курсу движения животного, а усилие задней — ближе к параллельному, т. е. к тому, что у всех низших тетрапод основным движителем являются задние конечности. Это объясняет различие в массах ретракторов передних и задних конечностей и нарастание веса туловищной мускулатуры по направлению к тазовому поясу. А для наших дальнейших рассуждений имеем правило: в передней ноге внешняя сила направлена примерно перпендикулярно движению животного, а в задней ноге — параллельно.

Теперь следует объяснить причины освобождения плечевого пояса и закрепления тазового, подвижного сочленения коракоида и грудины, а также специфической ориентации сегментов конечностей. Перечисленные особенности свойственны всем низшим тетраподам. Это говорит об универсальности факторов, определяющих эти особенности.

Несомненно, наиболее выгодной является та локомоторная система, которая обеспечивает требуемую скорость при наименьших затратах энергии. Бегущее животное расходует энергию на преодоление тормозящей силы, на придание телу кинетической энергии во время разгона, на изгибание тела в горизонтальной и на колебания тела в вертикальной плоскостях, а также на разгон и торможение конечностей в фазе переноса и т. п.

Кинетическая энергия тела складывается из энергии, соответствующей поступательной скорости центра масс, и из энергии вращательного движения (Ландау, Лифшиц, 1958). Очевидно, что наиболее экономичной локомоции соответствует прямолинейное движение центра масс. Чтобы траектория центра масс тела в горизонтальной плоскости оставалась прямолинейной, пояса конечностей должны компенсировать его поперечные перемещения при изгибах туловища (рис. 8,а). При этом, чтобы свести к минимуму энергию вращения туловища, их траектории должны быть параллельны друг другу (рис. 8,б) и, по возможности, прямолинейны. Спрявление траектории поясов могло бы достигаться за счет удлинения конечностей, однако слишком длинная нога невыгодна животному по двум причинам: во-первых, чем дальше в сторону вынесен автоподий, тем большее усилие для поддержания тела придется развивать аддукторам; во-вторых, с увеличением длины конечности возрастает ее момент инерции и, следовательно, возрастают затраты энергии на разгон и торможение во время фазы переноса. Иными словами, требуется обеспечить прямолинейность траектории поясов при ограниченной длине конечностей.

Рассмотрим, как это достигается, на примере передней конечности. На первый взгляд, достаточно иметь два удлиненных сегмента конечности — стилоподий и зейгоподий — для того, чтобы проекция траектории плечевого сустава на горизонтальную плоскость была прямолинейной. Для этого надо в момент, когда пояс приближается к точке опоры, уменьшать расстояние между плечевым суставом и автоподием, а когда удаляется — увели-

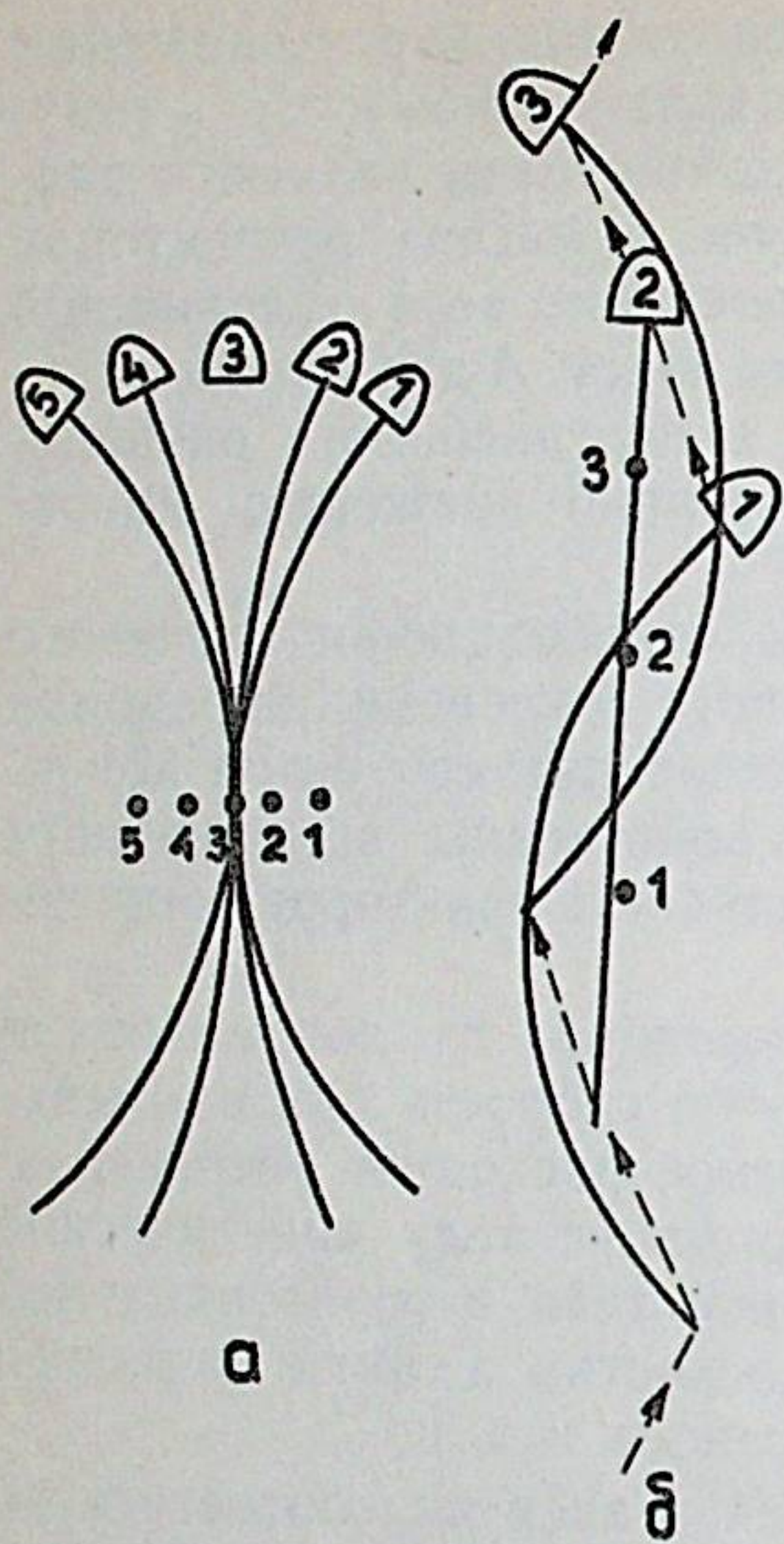


Рис. 8. Компенсация поперечных смещений центра тяжести при изгибании туловища движением поясов конечностей:

a — степень смещения центра тяжести при последовательных стадиях движения; *b* — траектория поясов (пунктир) на протяжении трех стадий движения

чивать. При этом возможны два крайних кинематических варианта. В первом случае плечевой сустав сначала опускается, а после прохождения кратчайшего расстояния до автоподия — поднимается (рис. 9, *a*). Во втором случае плечевой сустав движется по прямой, а локоть совершает поперечные движения (рис. 9, *г, д, e*). Первый вариант плох тем, что неминуемо приводит к вертикальным колебаниям тела; грудная мышца при этом совершает работу, никак не связанную с продвижением вперед. Во втором варианте вертикальных колебаний туловища нет, однако внешняя сила, приложенная к передней конечности, ориентирована почти перпендикулярно движению, и, следовательно, в локтевом суставе создается момент силы, компенсируемый трехглавой мышцей плеча, поэтому при сгибании локтевого сустава, обеспечивающем прямолинейность траектории, бесполезную работу совершает трицепс. С другой стороны, в первой половине фазы опоры бесполезную работу совершают ретракторы конечности, „выталкивая“ локоть, а во второй половине — протракторы, работающие в уступающем режиме.

Направленные на преодоление этих трудностей адаптивные преобразования наложили глубокий отпечаток на конструкцию плечевого пояса у хвостатых амфибий и ящериц. Реализованный механизм позволяет обеспечить прямолинейную траекторию тела в районе плечевого пояса при минимальных затратах энергии.

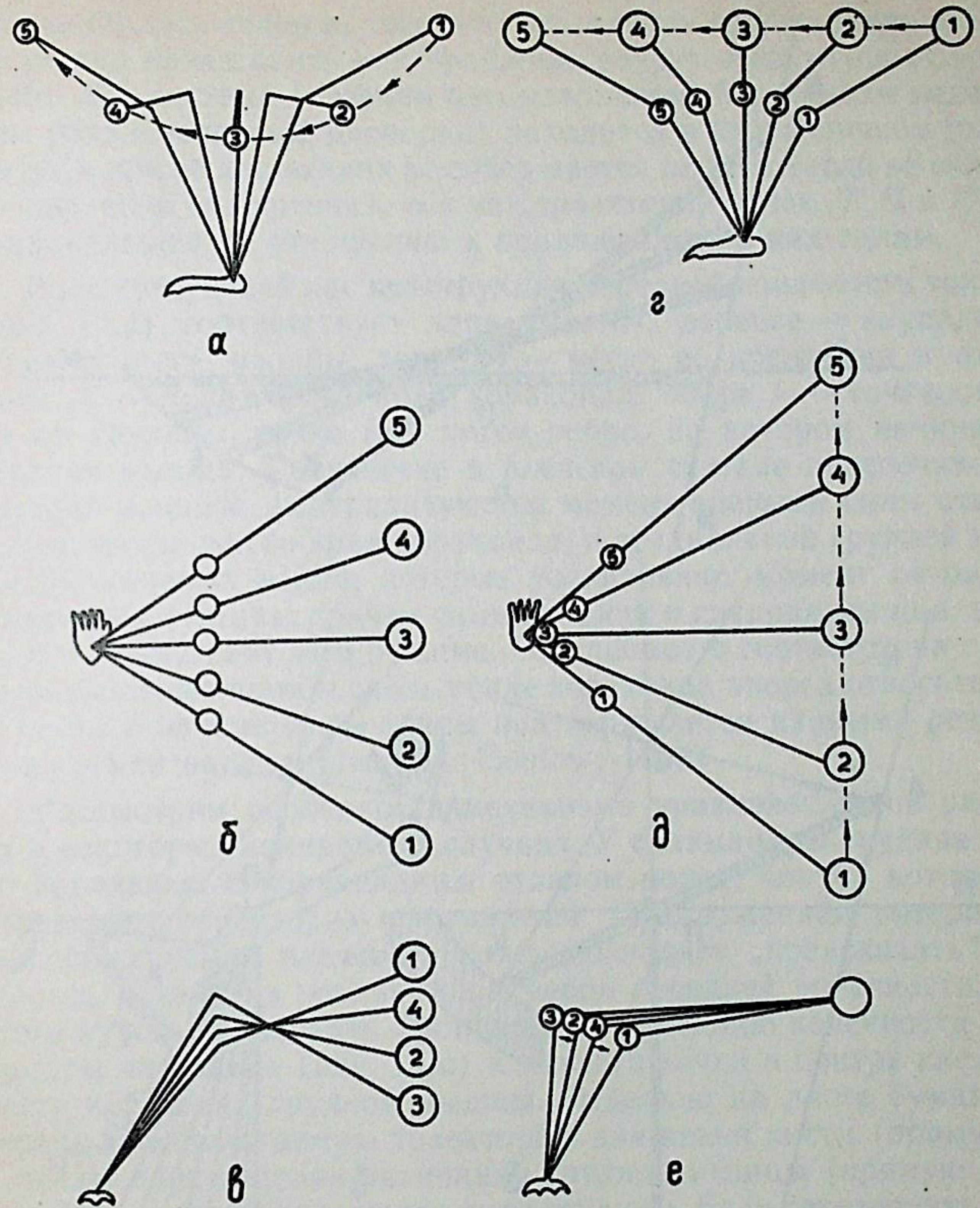


Рис. 9. Схема движения сегментов передней конечности при спрямленной траектории движения плечевого сустава в горизонтальной плоскости, достигаемой за счет компенсирующей переориентации плеча (*a, б, в*) или предплечья (*г, д, e*)

a, г — вид сбоку; *б, д* — сверху; *в, e* — сзади

Чтобы пояснить этот механизм, рассмотрим его сначала на упрощенной модели. Представим себе стержень (рис. 10, *a*), левый конец которого (*Л*) перемещается вдоль прямой *N*, а некоторая точка правее середины стержня (*П*) — вдоль прямой *M*. Правый конец стержня (*К*) описывает при этом вынужденную траекторию *k*. Этот стержень можно использовать в качестве распорки (рис. 10, *б*), к левому концу которой приложена сила *F*, перпендикулярная прямой *N*, в точке *П* прикреплена веревка, перпендикулярная прямой *M* и закрепленная позади в точке *P*, а правый

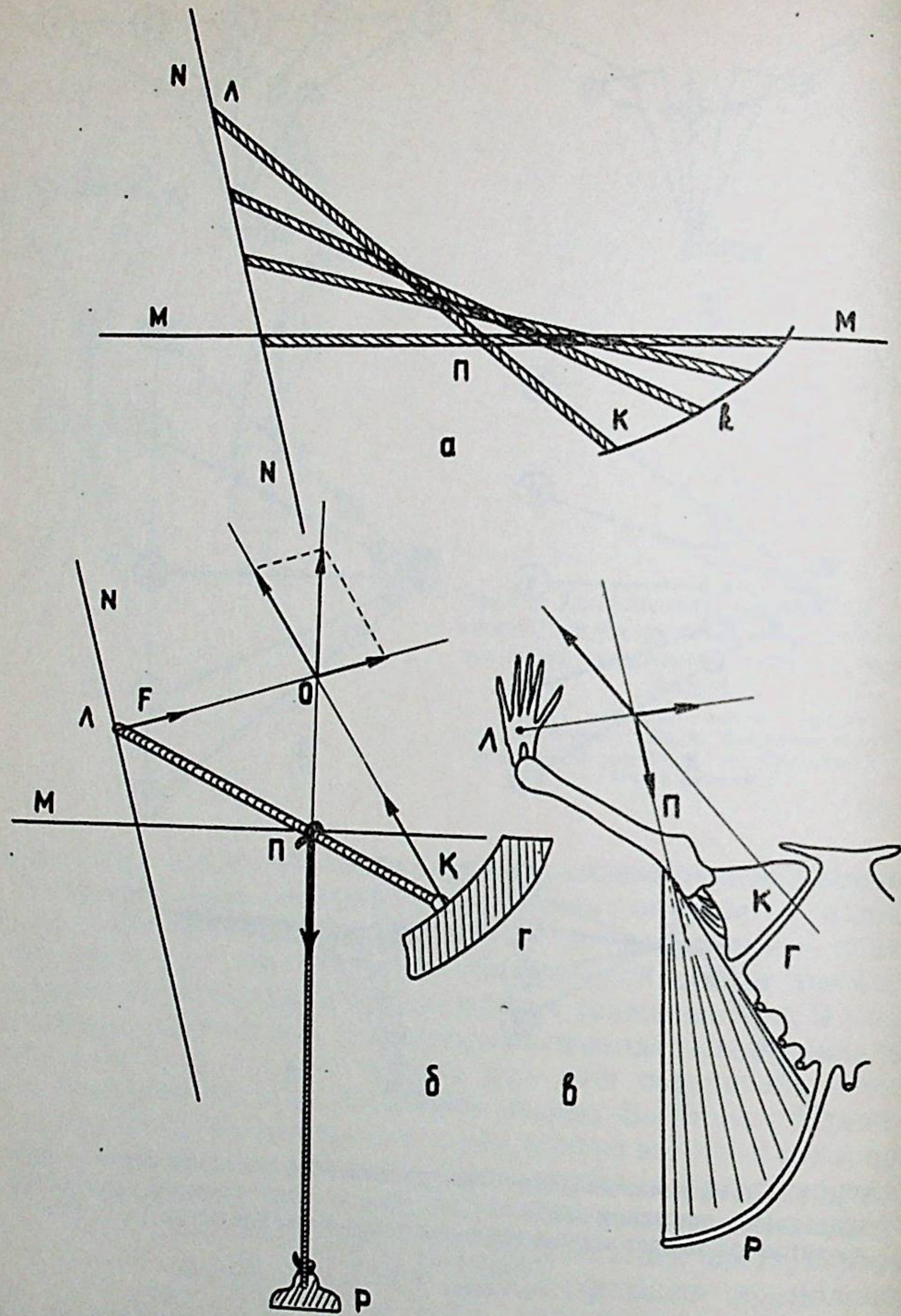


Рис. 10. Значение подвижности коракоида у ящериц:
a, б — принцип работы механизма уравновешенной распорки: *a* — кинематика механизма, *б* — взаимодействие сил в первой половине фазы опоры; *в* — то же на реальной конечности в горизонтальной проекции. *М* — линия, перпендикулярная продольной оси тела; *Н* — линия смещения точки опоры на грунт по отношению к туловищу. Остальные обозначения см. в тексте

(точка *O*). Это видно из того, что мгновенное перемещение распорки можно представить как вращение вокруг этой точки (Суслов, 1946). Вся система (назовем рассматриваемый механизм механизмом уравновешенной распорки) находится в безразличном равновесии, и при ее движениях не совершается работы (если не считать преодоления сил трения), так как траектории точек *Л*, *П* и *К* перпендикулярны по отношению к приложенным в них силам.

В интересующей нас конструкции передней конечности точке *Л* (рис. 10, *в*) соответствует лапа (кисть), веревке — каудальный отдел грудной мышцы, точке *П* — место ее крепления к плечу, точке *К* — медиальный край коракоида, опоре *k* — сочленовный желоб грудины, точке *Р* — пятое ребро, на котором начинается грудная мышца. Равновесие в плечевом суставе обеспечивается грудной мышцей, нейтрализующей момент внешней силы относительно медиального края коракоида, и специальной группой коракоидноплечевых мышц, которые увеличивают момент ретракции в плечевом суставе; причем сами они, как и грудная мышца, работают в изометрическом режиме. Ожидаемое в соответствии с приведенным механизмом скольжение коракоида вперед относительно грудины в начале фазы опоры подтверждается данными рентгенокосъемки варана (Jenkins, Goslow, 1983).

Рассмотрим особенности механизма уравновешенной распорки в некоторых конкретных случаях. У саламандры грудина мала по сравнению с коракоидным отделом пояса, контур которого и определяет траекторию скольжения. Предложенная интерпретация конструкции плечевого пояса позволяет „предсказать“ этот контур, исходя из реальных размеров передней конечности. Для этого нужно нарисовать фронтальную проекцию конечности саламандры на кальку (рис. 11, *a*) и нанести точки в центре кисти и в месте крепления грудной мышцы. Отдельно на листе бумаги нарисуем предполагаемую траекторию движения кисти (прямую *N*) и линию перемещения окончания грудной мышцы (прямую *M*) и, наконец, отметим положение края грудины. Если перемещать кальку в соответствии с проведенными линиями и отмечать на ней положение последней точки, то она оставит на кальке траекторию, достаточно точно соответствующую форме грудинного края коракоида (рис. 11, *б*).

У ящериц контакт между коракоидом и грудиной не точечный, а протяженный. Для того, чтобы при скольжении такой контакт сохранялся, кривизна контура должна быть одинакова на всем протяжении, т. е. это должна быть дуга окружности, а не более сложная кривая, как линия на рис. 10, *a*. В связи с этим при скольжении коракоида необходима некоторая корректировка его траектории относительно туловища за счет поворота грудины в горизонтальной плоскости. О существовании такой подвижности косвенно свидетельствует то обстоятельство, что грудинные концы ребер располагаются строго радиально, как бы пересекаясь своим про-

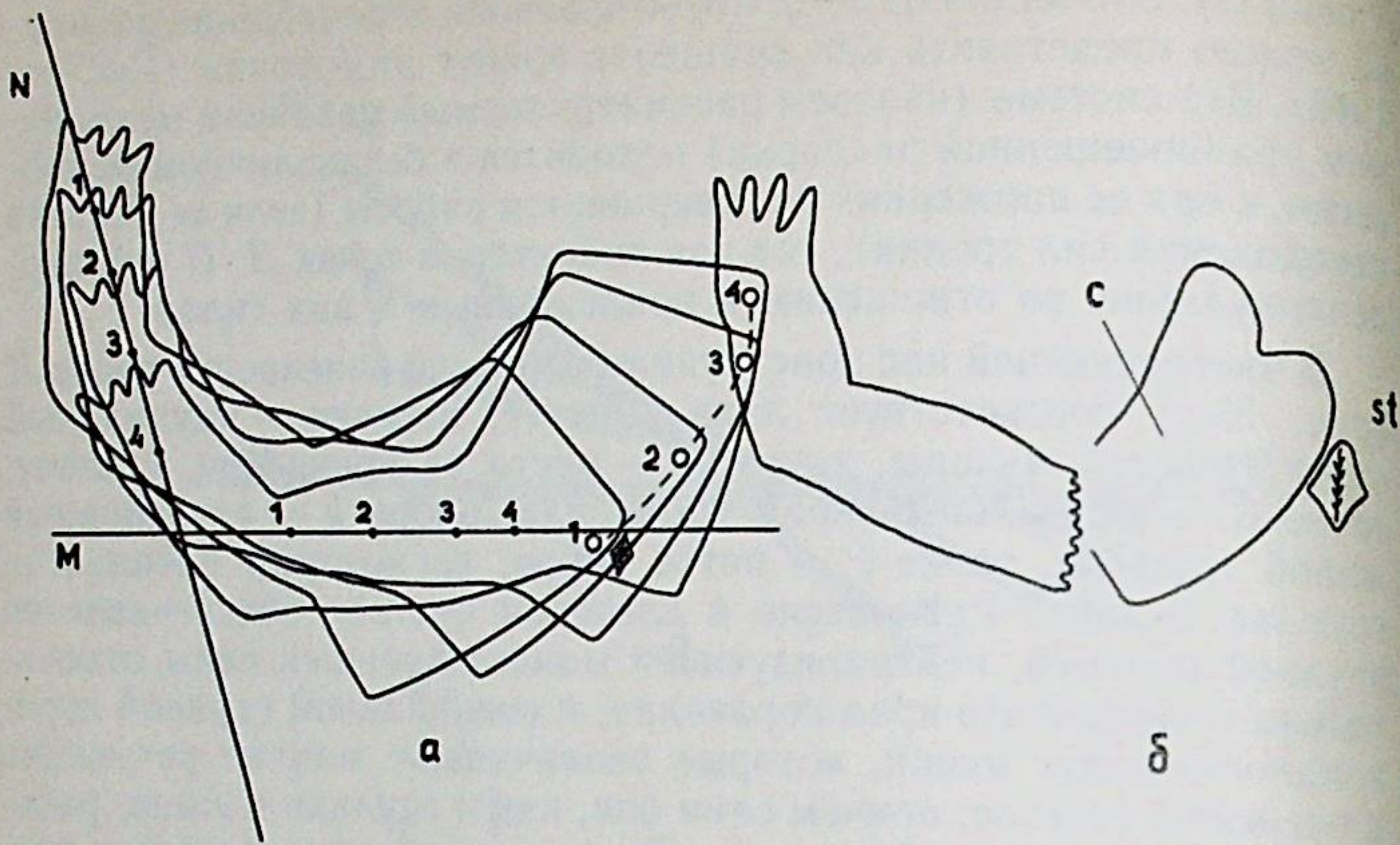


Рис. 11. Принцип работы коракоидно-грудного сочленения у хвостатых амфибий: а — схема движения контура передней конечности саламандры по отношению к туловищу в последовательных стадиях фазы опоры; б — форма коракоида саламандры и его расположение относительно грудины; М — линия, перпендикулярная продольной оси туловища; N — линия движения точки опоры по отношению к туловищу; 1—4 — последовательные стадии (точки на линиях М и N). Пунктир с кружками — «вынужденная траектория», подобная контуру грудного края коракоида; с — coracoideum; st — sternum

должением в ее центре (рис. 12,а). При таком расположении они в наименьшей степени могут препятствовать вращению грудины.

Теперь рассмотрим проекцию конечности животного на его сагиттальную плоскость. Здесь аналогом распорки является вся конечность с лопаткой. Составляющая внешней силы, перпендикулярная направлению движения, здесь представлена вертикалью. Грудная мышца продолжает играть свою роль, в роли же коракобрахиальных мышц выступает *m. subscapularis*, а аналогом коракогрудного сочленения является *m. serratus anterior*, кото-

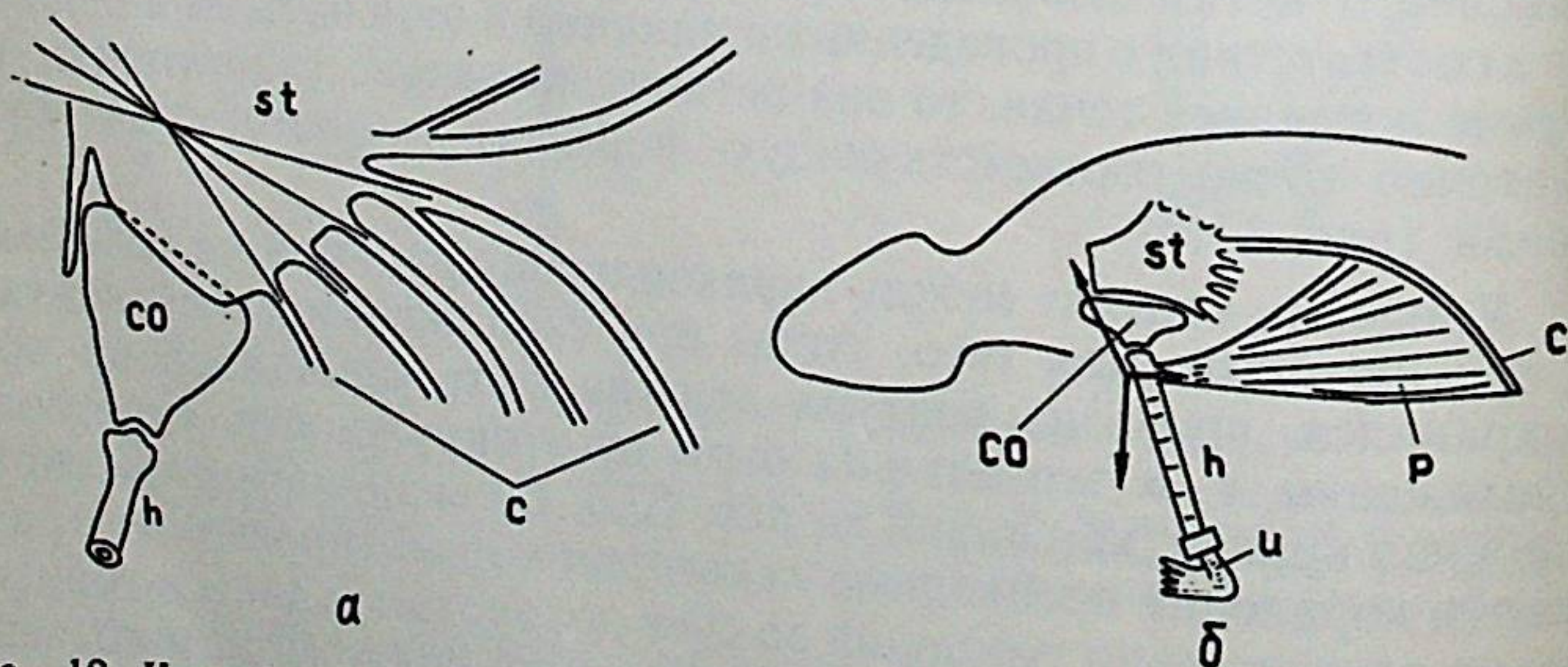


Рис. 12. К работе передней конечности во второй половине фазы опоры: а — радиальное расположение вентральных концов ребер, сходящихся своими продолжениями в одной точке в центре грудины; б — действие мышц в конце фазы опоры, проекция на горизонтальную плоскость; с — costae; co — coracoideum; h — humerus; p — *m. pectoralis*; st — sternum; u — ulna

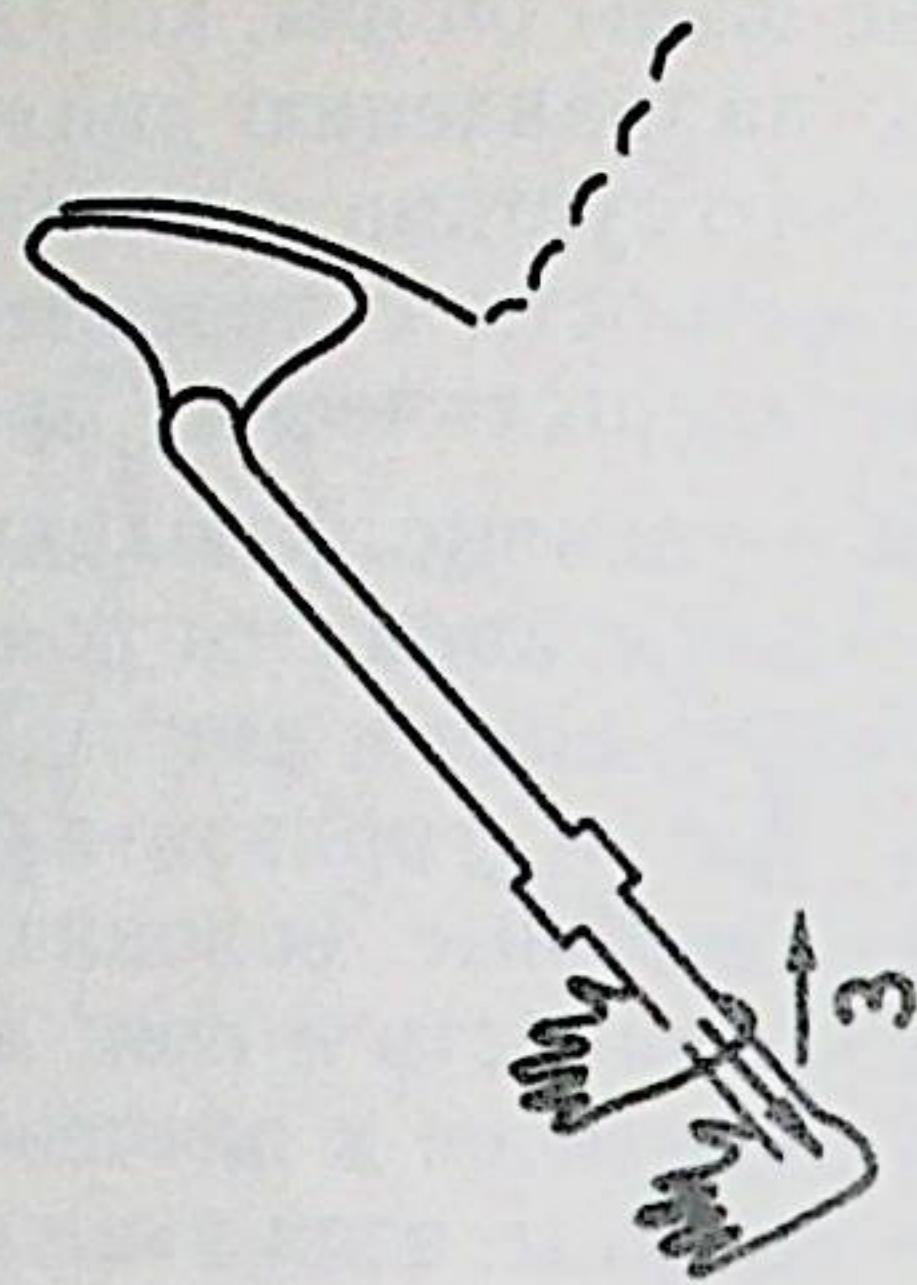
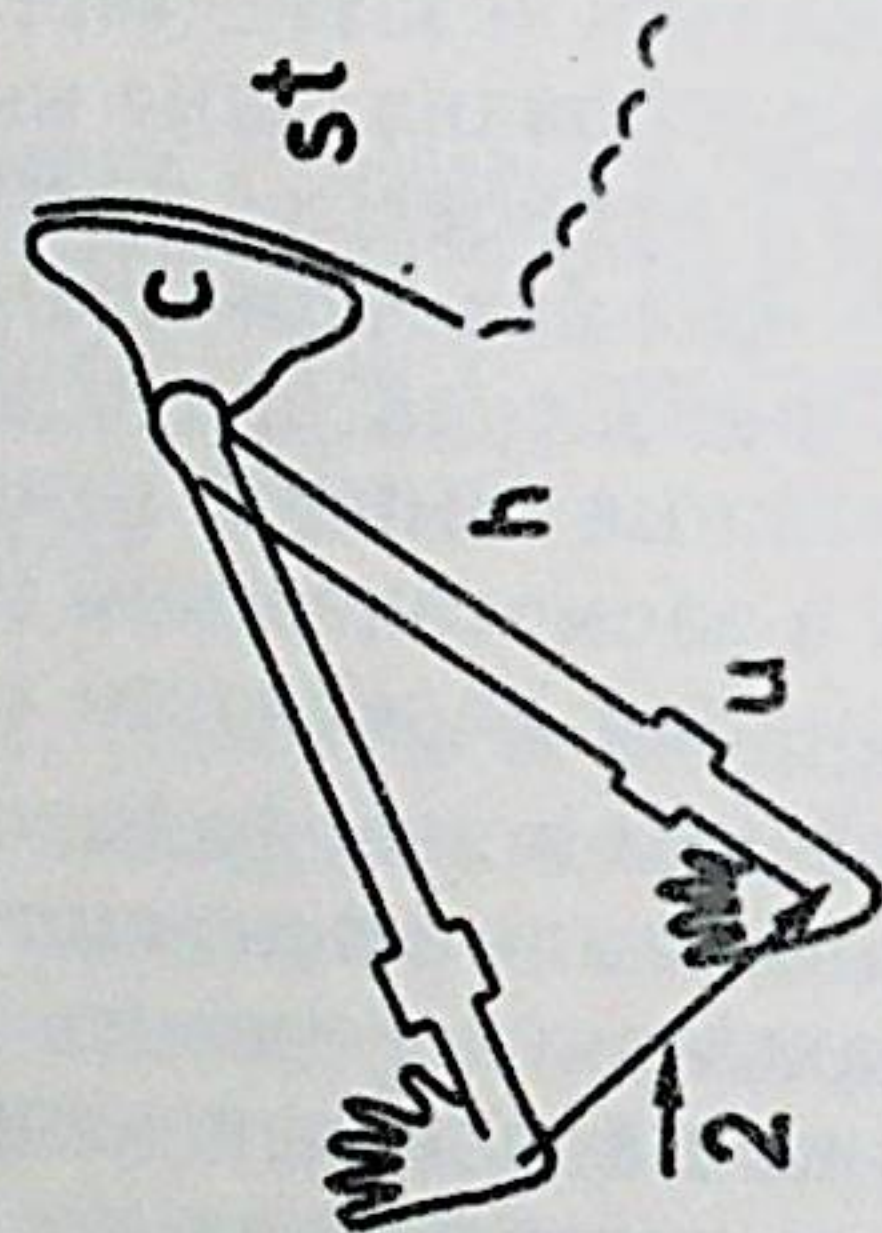
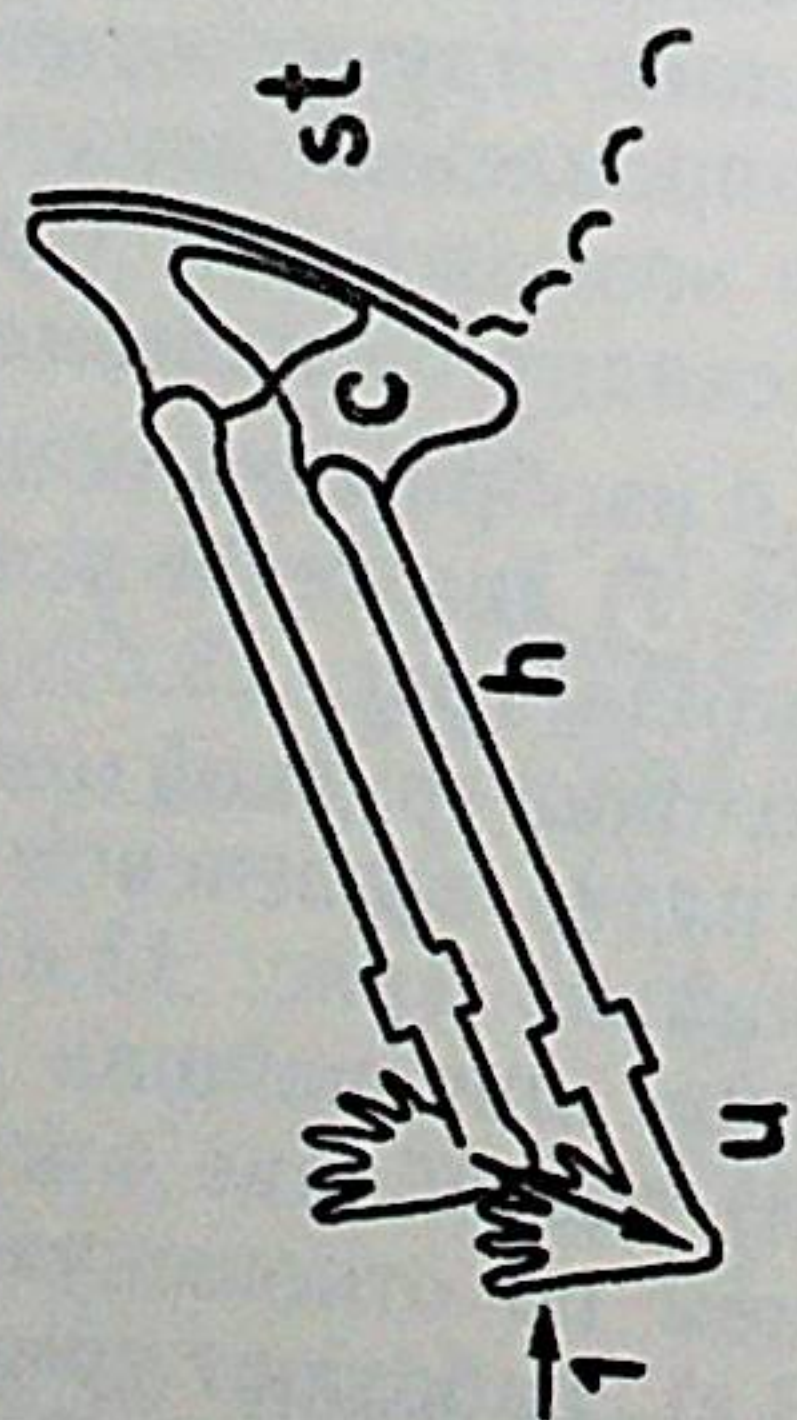
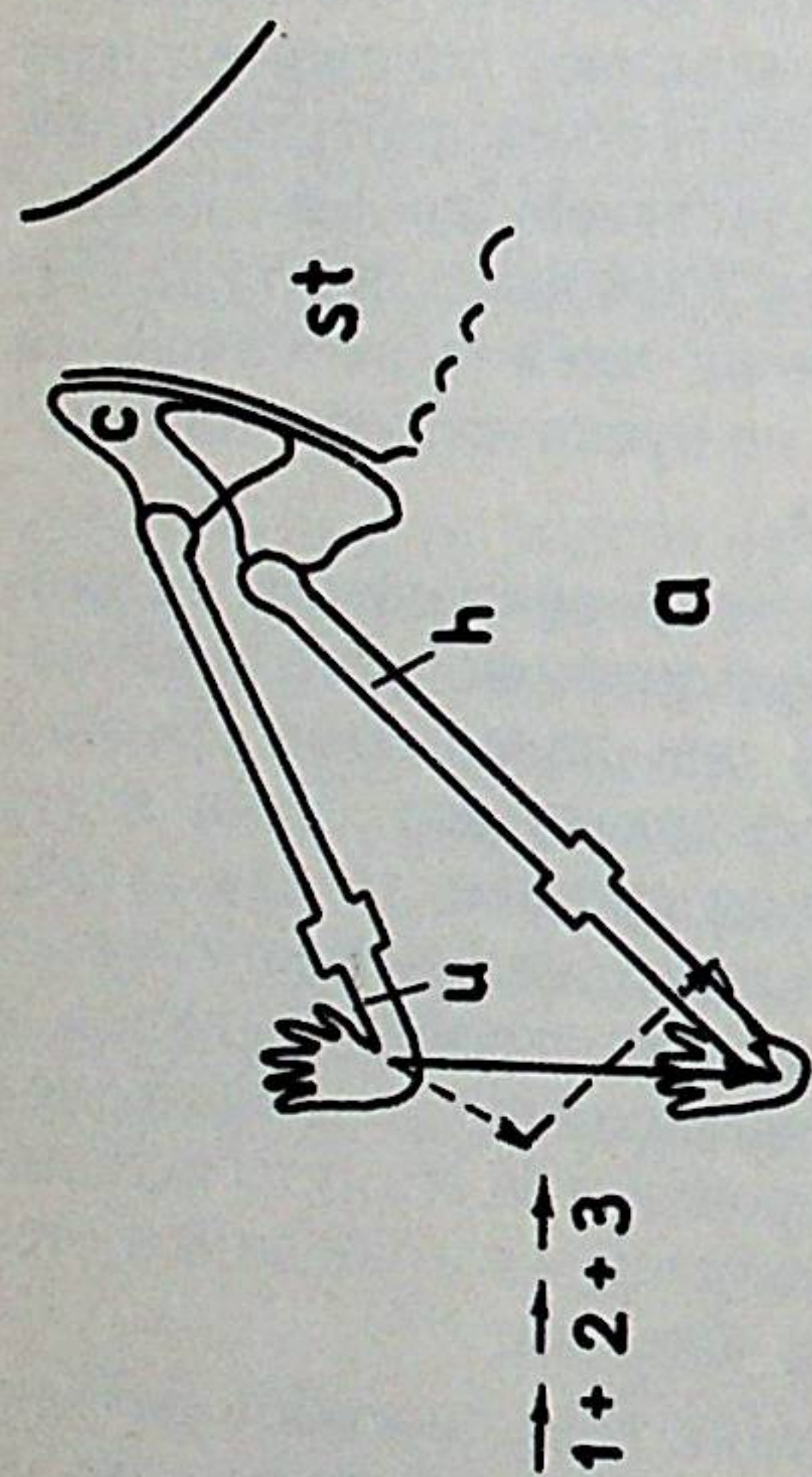
рый, работая в изометрическом режиме, обеспечивает требуемую траекторию движения верхнего края лопатки (рис. 12,б).

В середине фазы опоры, когда конечность ориентирована перпендикулярно направлению движения, а внешняя сила проходит вблизи плечевого сустава и имеет ничтожный по величине момент, ретракция конечности с перемещением по выгодной траектории не порождает энергетических проблем.

Во второй половине фазы опоры схема распределения сил в плечевом суставе становится понятной, если допустить, что внешняя сила, приложенная к автоподию, имеет пропульсивный компонент. Схема сил в горизонтальной плоскости изображена на рис. 12,в. Кaudальные волокна грудной мышцы сокращаются, сдвигая всю конечность и пояс назад относительно позвоночника и грудины. Равновесие в плечевом суставе обеспечивают коракобрахиальные мышцы, если внешняя сила проходит впереди плечевого сустава. При этом, наряду с поступательным движением пояса, наблюдается независимая ретракция конечности в плечевом суставе, и коракобрахиальные мышцы совершают положительную работу. Это же равновесие может обеспечиваться протракторной группой (*mm. deltoideus clavicularis, supracoracoideus*) в том случае, если внешняя сила проходит позади плечевого сустава. Поскольку указанные мышцы начинаются на элементах пояса, то они, работая в изометрическом режиме, не препятствуют поступательной ретракции конечности с поясом.

Во второй половине фазы опоры способ сохранения прямолинейности движения заключается в использовании чисто поступательного движения конечности и пояса при повернутой грудине (край грудины параллелен направлению движения). Если в это время продолжается ретракция в плечевом суставе, то для сохранения прямолинейности траектории тела либо должен разгибаться локтевой сустав, либо необходимо выдвигать коракоид назад и вбок; в последнем случае край грудины должен располагаться под углом к направлению движения. Вероятнее всего, что используются все эти возможности. Проанализируем их и убедимся, что нигде не происходит бесполезная трата энергии.

На рис. 13,а изображена общая картина трех способов ретракции конечности: 1) движение назад и вбок с одновременным скольжением коракоида (рис. 13,б), работают на смещение туловища каудальные волокна грудной мышцы и широчайшая мышца спины; 2) ретракция плеча в плечевом суставе со смещением автоподия назад и медиально (рис. 13,в), работают каудальные волокна грудной мышцы, широчайшая мышца спины и коракобрахиальные мышцы; 3) разгибание локтевого сустава и приведение плеча с перемещением по отношению к туловищу автоподия назад и вбок, (рис. 13,г), работают трехглавая мышца плеча и краниальные волокна грудной мышцы. Все указанные мышцы сокращаются; других мышц, совершающих работу, нет.



б

б

з

Рис. 13. Компоненты ретракции передней конечности во второй половине фазы опоры: а — совокупность действия всех трех компонентов (1+2+3); б — ретракция за счет поступательного движения (скользящая) коракоида (1); в — ретракция в плечевом суставе (2); з — ретракция за счет разгибания локтевого сустава (3); с — coracoideum; h — humerus; st — sternum; u — ulna

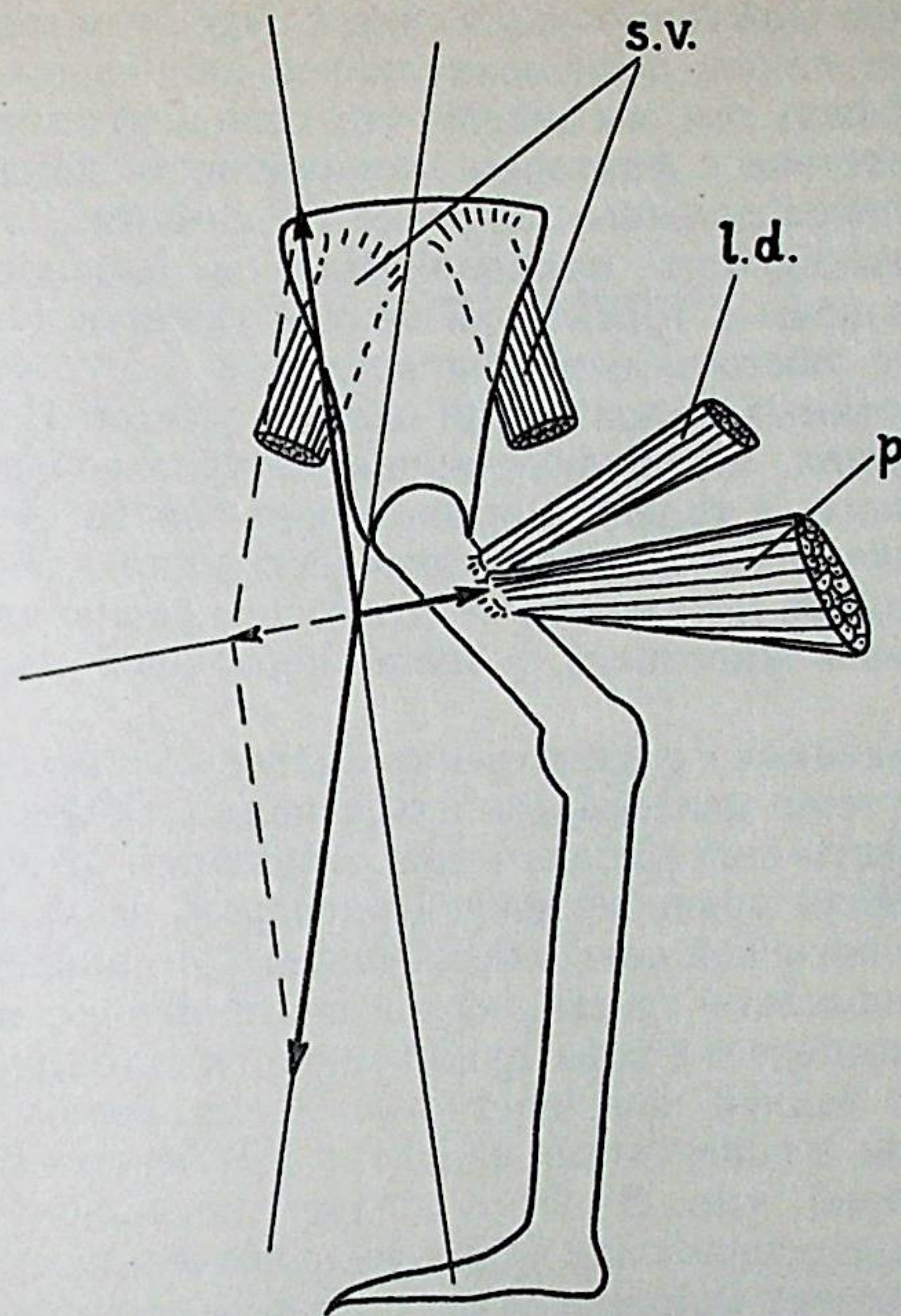


Рис. 14. Проекция на сагиттальную плоскость сил, действующих в передней конечности
s. v. — m. serratus ventralis; l. d. — m. latissimus dorsi; p — m. pectoralis

Проекция сил на сагиттальную плоскость (рис. 14) показывает, что вертикальные волокна зубчатой вентральной мышцы подвешивают тело, не мешая лопатке двигаться назад вдоль позвоночника. Грудная мышца и широчайшая мышца спины совершают работу, а равновесие в плечевом суставе обеспечивается либо лопаточной порцией дельтовидной мышцы, либо *m. subcoracoscapularis*, в зависимости от того, впереди или позади плечевого сустава проходит внешняя сила. Ротацию плечевой кости и связанное с нею увеличение длины шага обсудим позднее.

Как можно заметить, конструкция плечевого пояса функционально легко расшифровывается, если допустить, что и для передней конечности внешняя сила (сила 2 на рис. 5) имеет пропульсивный компонент. Ранее, решая задачу на минимум суммарного момента поднимателей при повороте силы 2 в пределах допустимого сектора II, мы получили, что сила 2 имеет пропульсивный компонент только во второй половине фазы опоры и только при условии

достаточно большой тормозящей силы 1. При этом границей сектора II служила линия, перпендикулярная направлению движения животного. Между тем, мы видели, что, если центр тяжести животного в соответствии с фактором экономичности движется прямолинейно, то пояса должны двигаться по ломаным, отрезки которых — по возможности прямолинейные и параллельные друг другу — наклонены к траектории центра тяжести (см. рис. 8.б).

Учет этого обстоятельства приводит к тому, что границей сектора допустимых направлений силы 2 (сектор II на рис. 5,б) становится линия, перпендикулярная не траектории центра тяжести животного, а траектории движения поясов. Этим и объясняется тот факт, что в передней конечности направленная поперек движения внешняя сила все же не строго перпендикулярна направлению движения животного, а имеет небольшой пропульсивный компонент.

Теперь обратимся к рассмотрению задней конечности. Крестцовые позвонки тоже должны двигаться прямолинейно, почему же строение тазового пояса столь резко отличается от строения плечевого? Механизм уравновешенной распорки, по принципу которого работает плечевой пояс, обеспечивает прямолинейную траекторию без бесполезной траты энергии при наличии значительного поперечного компонента силы, приложенной к автоподию передней конечности. В задней конечности все время велик продольный компонент силы, а поперечный, напротив (особенно в первой половине фазы опоры), мал. Из этого следует: поскольку поперечный компонент мал, внешняя сила направлена более или менее в коленный сустав, поэтому момент силы в колене невелик по сравнению с таковым в локтевом суставе. Именно по этой причине, на наш взгляд, в задней конечности нет аналога плечевых головок трехглавой мышцы плеча. Вместе с тем, поскольку момент в колене близок к нулю, то при сгибании коленного сустава, обеспечивающем прямолинейность движения тазового пояса, аддукторы не совершают бесполезной работы. Энергия не тратится бесполезно и ретракторами конечности, поскольку поперечная составляющая внешней силы в первой половине фазы опоры мала, и на „выталкивание“ колена в сторону не требуется силы (рис. 15,а).

Таким образом, в задней конечности нет необходимости в механизме уравновешенной подпорки. Подчеркнем, что это является следствием незначительности поперечной составляющей внешней силы, и все же, если бы тазовый пояс был подвижен, та же величина шага обеспечивалась бы при меньшей длине конечности (что, как отмечалось выше, выгодно) за счет ее скольжения. Однако оказывалось, что при значительной продольной составляющей поперечного компонента), обеспечить временным отсутствием поперечного антагонизма невозможно. Действительно, рассмотрим еще раз схему сил при поступательном движении передней конечности (см. рис. 5,б). Продольный

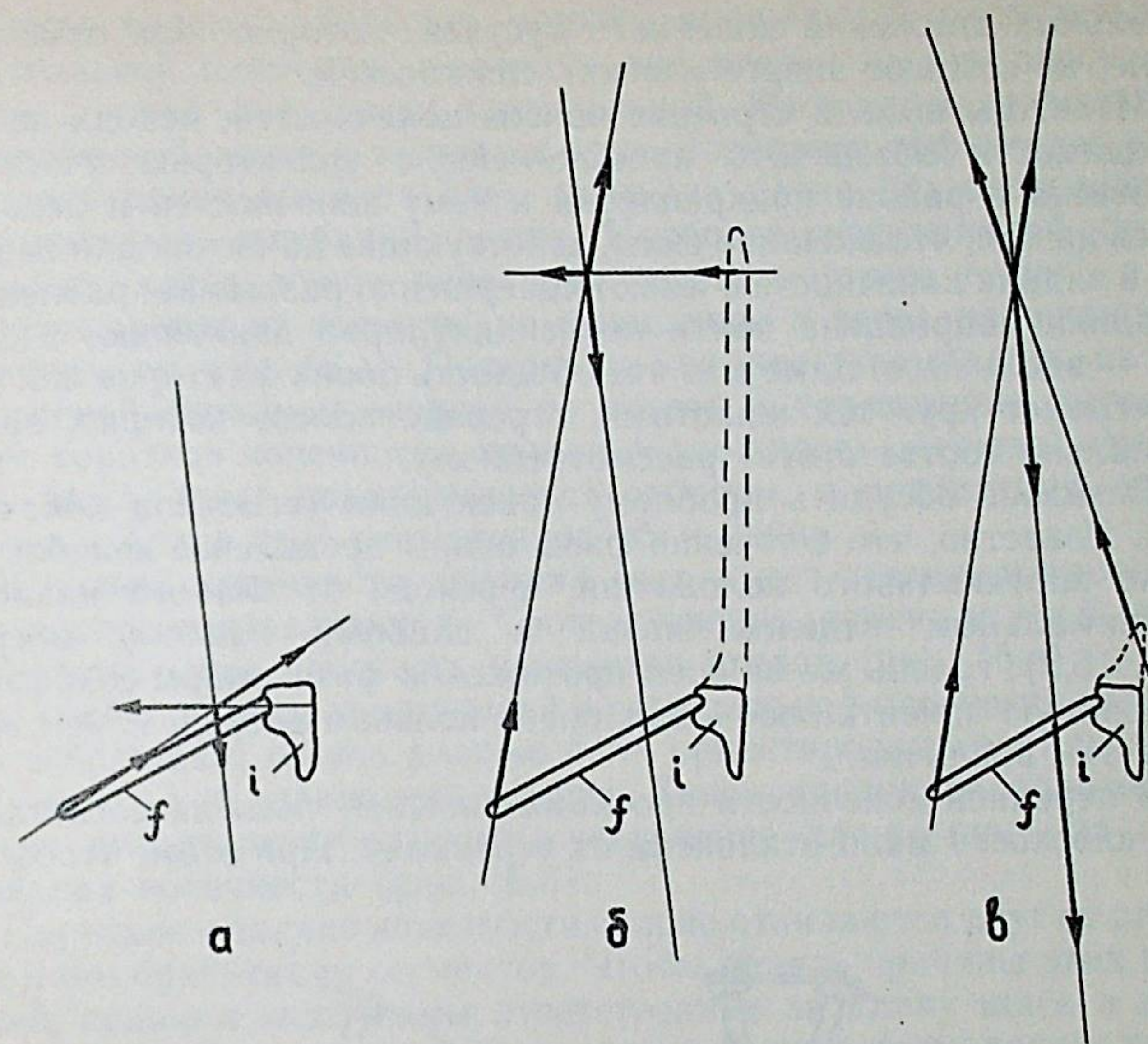


Рис. 15. Условия установления равновесия сил при толчке задней конечностью с искусственно модифицированным устройством пояса (при допущении возможности продольного скольжения таза относительно осевого скелета):

а — в случае поперечной ориентации проекции поддерживающей силы; б, в — в случае ее наклонной вперед ориентации (при доминировании пропульсивной составляющей): б — равновесие за счет реакции скользящего сочленения; в — равновесие за счет специальной мышцы-протрактора пояса; f — femur; i — ilium

компонент силы невелик, и линия его действия проходит через коракоид, поэтому достаточно обеспечить поперечный упор последнего в грудину, чтобы вся конечность находилась в равновесии. При значительном отклонении вектора силы вперед для обеспечения равновесия надо было бы продолжить коракоид очень далеко вперед (даже за пределы животного; рис. 15,б), или прикладывать к медиальному краю коракоида силу, направленную вперед (рис. 15,в), однако тогда мышца, обеспечивающая эту силу, будет работать против мышц ретракторов, т. е. налицо будет антагонизм в работе мышц.

Таким образом, направление внешней силы, действующей на стопу, и невозможность иметь слишком короткое бедро (вся локомоция базируется на движениях в горизонтальной плоскости) обуславливает жесткую связь тазового пояса с позвоночником. Только при этом можно обеспечить равновесие конечности и равенство работ внешней силы и ретракторов. Спряменение траектории тазового пояса достигается только за счет сгибательно-разги-

бательных движений коленного сустава, которые, как отмечено выше, не создают энергетических сложностей.

Итак, мы вывели строение поясов конечностей, исходя из необходимости обеспечить прямолинейную траекторию участков туловища в районе прикрепления к нему конечностей и основываясь на том, что внешние силы, действующие на автоподии передних и задних конечностей, имеют совершенно разные направления: передняя направлена почти перпендикулярно движению, а задняя — вдоль него. Заметим, что общность обоих факторов как раз охватывает круг тех животных, строение поясов которых принципиально соответствует рассмотренному.

Осталось обсудить проблему ориентации сегментов конечностей. Известно, что в течение фазы опоры предплечье колеблется около вертикального положения, переходя от слабого наклона проксимальным отделом назад к слабому наклону вперед (рис. 16,а), голень же на всем протяжении фазы опоры сохраняет постоянную ориентацию — наклонена коленом вперед. С чем связаны эти различия?

В передней конечности проекция внешней силы на сагиттальную плоскость мало отклонена от вертикали. При этом, чтобы не

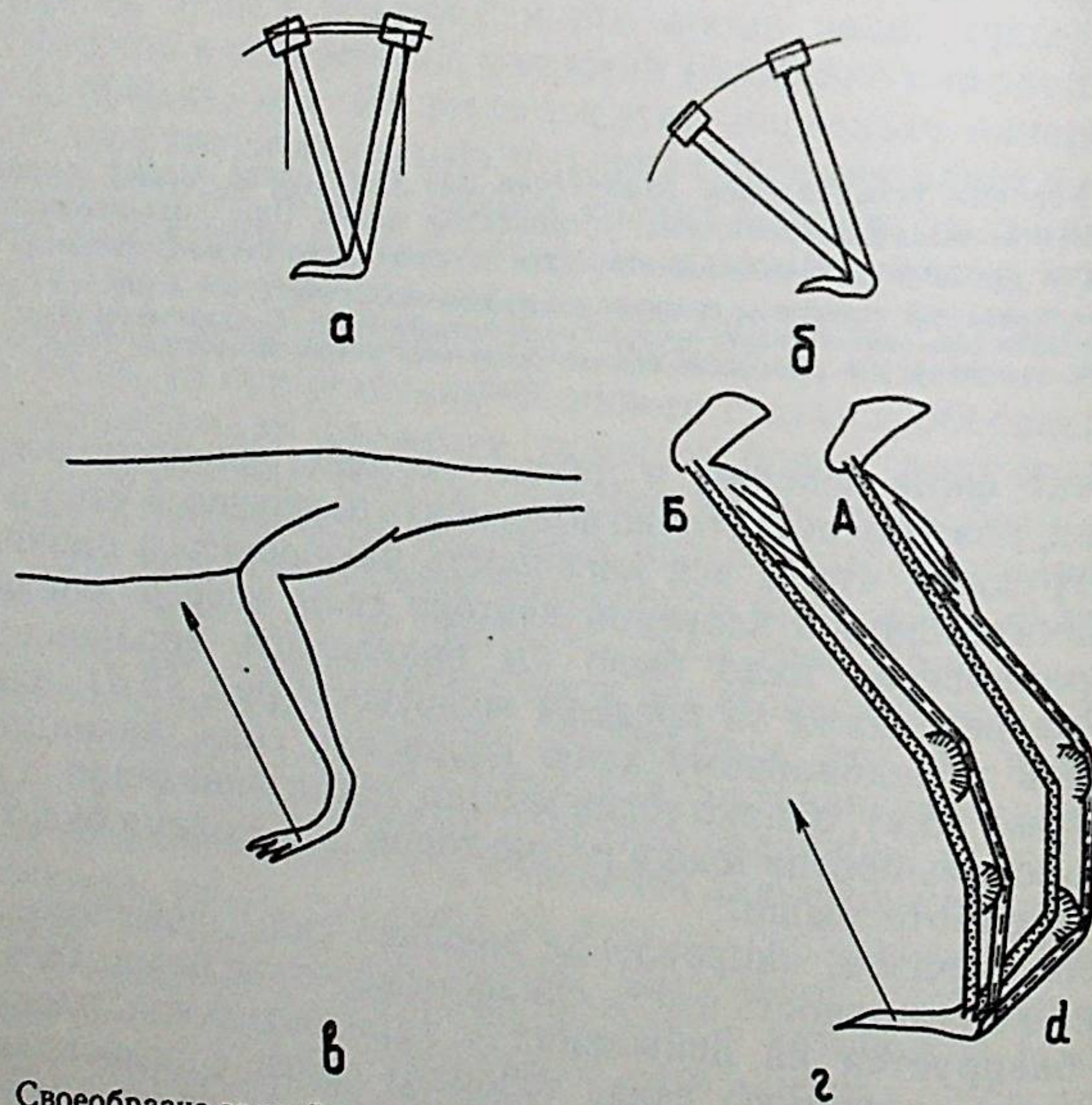


Рис. 16. Своеобразие задней конечности ящериц в сравнении с передней, вид сбоку
а — передняя конечность, б — задняя, а, б — схема поворота зейгоподия, удлиняющего шаг; в —
позиция конечности в сравнении с ориентацией проекции поддерживающей силы; г — механизм стопы;
А и Б — стадии «удлинения» голени за счет распрямления стопы; д — разгибаемый пальцевый сустав

возникал слишком большой момент, вращающий предплечье в сагиттальной плоскости, проекция предплечья на эту плоскость также должна быть почти вертикальной. Кроме того, положение предплечья, близкое к вертикальному, позволяет эффективно увеличивать длину шага за счет пронации плеча без бесполезных вертикальных колебаний локтя. Наиболее эффективной будет ситуация, когда локоть переходит через «мертвую точку», т. е. перекачивается из заднего (по отношению к лапе) положения в переднее (см. рис. 16,а). Поскольку, как уже указывалось, из соображений экономии энергии на разгон и торможение выгодно более короткая конечность, всякая возможность «дешево» увеличить длину шага подхватывается отбором, и ориентация предплечья находит свое естественное объяснение.

В задней конечности внешняя сила имеет значительную пропульсивную составляющую. Соответственно, проекция этой силы на сагиттальную плоскость наклонена вперед (рис. 16,б), и для того, чтобы момент, вращающий в сагиттальной плоскости голень, был небольшим, голень должна быть ориентирована параллельно этой силе, т. е. наклонена вперед. Такое наклонное положение голени делает неэффективным увеличение длины шага за счет пронации конечности (рис. 16,б).

Передние и задние конечности сильно отличаются друг от друга и помимо ориентации сегментов. Чтобы понять причины этих различий, сравним механизмы ответственные за длину шага в этих конечностях. Для передней: 1) поворот всей конечности вокруг точки пересечения силы реакции грудины на коракоид и внешней силы (механизм уравновешенной распорки), 2) ретракция ноги относительно плечевого сустава, 3) поступательное движение конечности вместе с поясом, 4) разгибание локтевого сустава, 5) пронация конечности. В задней же конечности это 1) ретракция конечности относительно тазобедренного сустава, 2) разгибание коленного сустава. Как видим, в задней ноге меньше возможностей увеличения длины шага. Поскольку длина шага для передней и задней конечностей во время диагональной опоры — основной пропульсивной опоры низших тетрапод — должна быть одинакова, то длина стило- и зейгоподия в задней конечности должна быть больше, чем в передней.

Кроме того, в задней конечности есть еще один механизм увеличения длины шага: это длинная многозвенная стопа. Принцип ее работы следующий. Колено в фазе опоры движется вперед параллельно земле. Расстояние между коленом и последними фалангами пальцев лапы увеличивается за счет отрыва от земли проксимальных сегментов стопы (рис. 16,г). При этом в суставах этих сегментов углы меняются и возникает опасность совершения бесполезной работы, поскольку в дистальных суставах происходит вращение, совпадающее по направлению с моментом внешних сил (сустав д на рис. 16,г). Как ее избежать? Бесполезная работа появилась бы в том случае, если бы какие-либо мышцы, обслуживающие

суставы стопы, работали в уступающем режиме. Однако, благодаря наличию многосуставных мышц, которые одновременно обслуживают сгибающие и разгибающие суставы стопы, возможен строго активный режим сокращения, поскольку „сравливание“ сухожилия в дистальном суставе можно компенсировать „выбранием“ его в проксимальном (см. рис. 16,2).

Кисть у ящеров заметно короче стопы, т. е. „механизм стопы“ в передней конечности не развит. Почему? Заметим, что увеличивать длину шага за счет дистального конца ноги невыгодно из-за увеличения момента инерции ноги. По-видимому, в общем балансе механизм стопы оказывается слишком „дорогим“. В задней же ноге увеличение длины шага только за счет ретракции бедра и разгибания коленного сустава связано с удлинением сегментов, т. е. с тем же увеличением момента инерции. Отсюда следует, что в этом случае механизм стопы оказывается приемлемым и, соответственно, развивается.

Чтобы проверить это предположение, мы выразили момент инерции задней конечности как функцию длины стило-, зейго- и автоподия и решили задачу на оптимальность длины этих сегментов, имея в виду минимальный момент инерции ноги при заданной длине шага. Оказалось, что условие минимальности момента инерции ноги действительно приводит к наличию стопы, соизмеримой с размерами бедра и голени.

В заключение представим логическую схему всех построений, приведенных в этой работе (рис. 17).

Выводы

1. Основные морфологические особенности локомоторной системы низших тетрапод выводятся из строения кистеперых рыб, преобразованного на пути решения двигательных задач при выходе на сушу.
2. Характерная для рыб мощная боковая мускулатура и слабые мышцы парных плавников позволили первоначально использовать эти плавники только для локального увеличения трения — против проскальзывания тела назад при изгибании туловища. При этом величина „шага“ зависела только от степени изгибания туловища и его длины, а длина конечностей не играла роли.
3. Усиление ретракторных мышц плавников на втором этапе освоения наземного передвижения позволило увеличить длину шага за счет удержания опорных конечностей в поперечно вытянутом положении при изгибании туловища. На этом этапе величина шага зависела не только от степени изгибания туловища, но и от длины конечностей. На третьем этапе мощность ретракторной мускулатуры стала недостаточной для того, чтобы длина шага могла возрастать независимо от степени изгибания туловища за счет собственной ретракции конечности.

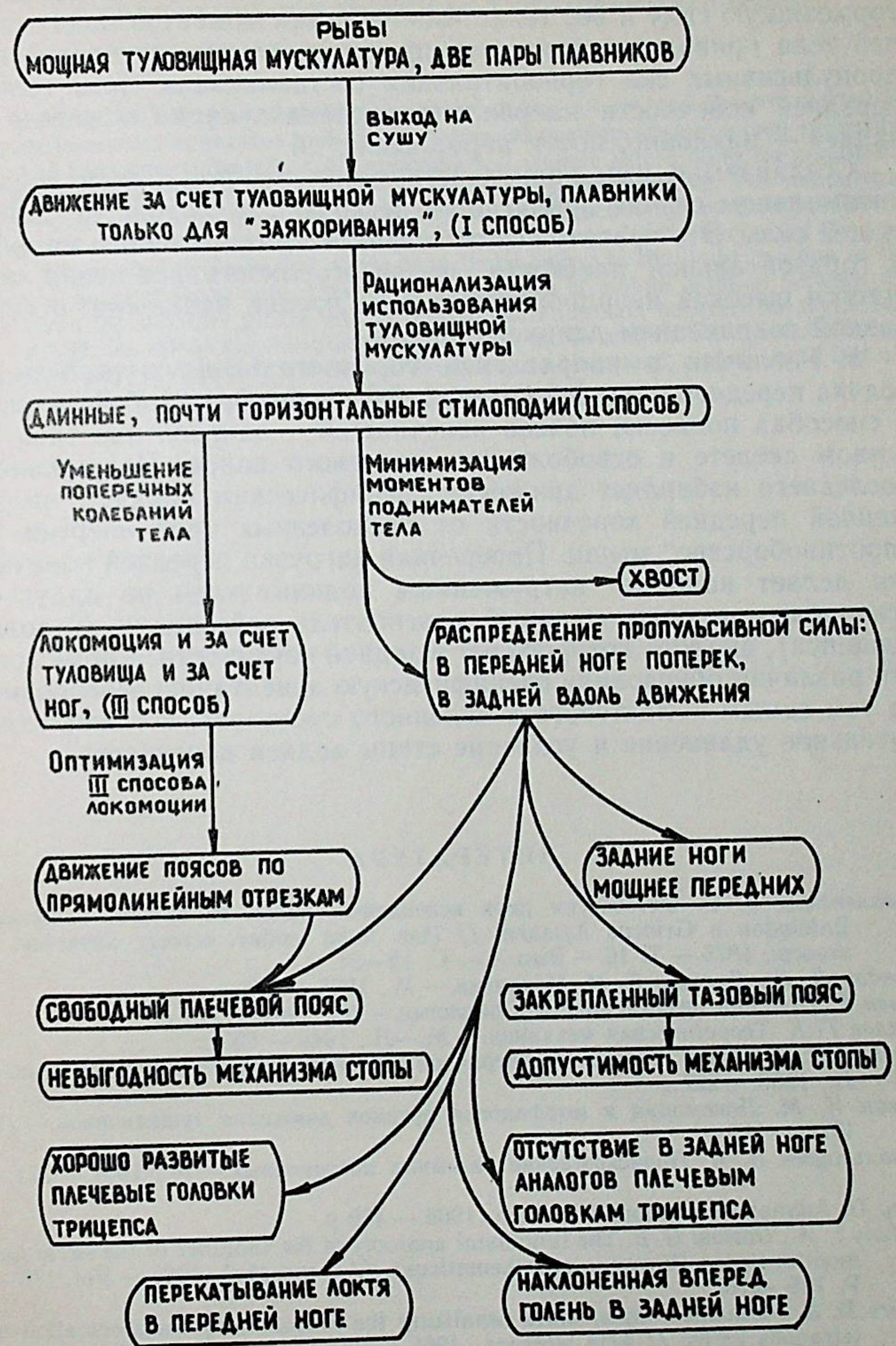


Рис. 17. Логическая схема эволюции локомоторной системы низших тетрапод

4. Действие конечностей на стадии диагональной опоры (основной стадии в локомоции низших тетрапод) нейтрализует тормозящую силу и вес тела. Минимизация моментов поднимателей тела приводит к тому, что при оптимальном распределении пропульсивных сил горизонтальная составляющая силы толчка передней конечности направлена перпендикулярно оси тела, а задней — наклонно, почти параллельно ей.

Создаваемая ими равнодействующая пропульсивная сила в оптимальном случае прилагается несколько в стороне от тормозящей силы. Это чревато возникновением вращательного момента в горизонтальной плоскости, но энергоемкость вращения снижается высокой инерционностью тела против вращения, обеспеченной сохранением длинного хвоста.

5. Различия в направлении горизонтальной составляющей толчка передней и задней конечностей повлекли за собой разницу в способах подвески поясов конечностей — закрепление таза на осевом скелете и освобождение плечевого пояса. Подвижность последнего избавляет движение специфическим образом нагруженной передней конечности от бесполезных трат энергии на „противоборство“ мышц. Поперечная нагрузка передней конечности делает наиболее нагруженным поднимателем не аддуктор стилоподия, а односуставный разгибатель зейгоподия (головки трицепса), аналога которого нет в задней конечности. Кроме того, эти различия обусловили специфическую ориентацию зейгоподиев (и тем самым — локтевого и коленного суставов), а также относительное удлинение и усиление стопы задней конечности.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалевский В. О. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus Aymardi* // Изв. О-ва любит. естест., антропол. и этногр., 1875.— Т. 16.— Вып. 1.— С. 12—54.
- Ландау Л. Д., Лившиц Е. М. Механика.— М., 1958.— 206 с.
- Розен Р. Принцип оптимальности в биологии.— М., 1969.— 215 с.
- Суслов Г. К. Теоретическая механика.— М.—Л., 1946.— 655 с.
- Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных.— Л., 1968.— 227 с.
- Фокин И. М. Локомоция и морфология органов движения тушканчиков.— Л., 1978.— 118 с.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных.— М., 1964.— 271 с.
- Gray G. Animal locomotion.— London, 1968.— 479 p.
- Jenkins F. A., Goslow G. E. The functional anatomy of the shoulder of the savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). // J. morphol., 1983.— Vol. 175.— P. 195—216.
- Peters D. S. Mechanical constraints canalizing the evolutionary transformation of tetrapods limbs. // Acta biotheor., 1985.— Vol. 34.— N 2—4.— P. 157—164.

I. S. Gambarjan

THE EVOLUTIONARY FACTORS OF THE LOCOMOTOR SYSTEM IN THE LOWER TETRAPODA

Summary

During the Tetrapoda fish-like ancestors' going out on land the reconstruction of their locomotor apparatus took place, the motive problems being solved optimally. This has been demonstrated on the mathematical models determining the conditions for the movement to take place with the least energy expenditures. The comparison of the models with the lower Tetrapoda structural characteristics made it possible to reveal the causes underlying their origin. The optimal push-off direction of the fore limbs differs sharply from that of the hind limbs owing to the limbs position in the diagonal support phase only. This led to appearance of mobile junction between the trunk and the shoulder girdle, and of the immobile junction between the trunk and the limb girdle; this is also the reason for the long tail to remain. For the same reason the elbow joint is directed forward and the knee one backward, and the hind feet are more important to moving forward than the fore feet.

УДК 599.365:591.473.3+591.5

О. В. Жеребцова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ЛИЦЕВАЯ МУСКУЛАТУРА ЕЖОВЫХ (ERINACEIDAE)

Проведен сравнительный морфофункциональный анализ лицевой мускулатуры, преимущественно предглазничного комплекса, 7 представителей семейств Erinaceidae: 2 видов Galericinae и 5 видов Erinaceinae. Для выяснения закономерностей адаптивной эволюции Erinaceidae предпринята попытка сопоставить особенности строения лицевых мышц ежевых с некоторыми характерными чертами их биологии. Если у Galericinae проявляются признаки специализации, обусловленные особенностями их кормодобывания, то у ежей в строении лицевых мышц находят отражение адаптации, связанные с появлением иглистого покрова и развитием пассивного способа защиты.

Лицевые мышцы ежей и гимнур, как и большинства других насекомоядных, изучены недостаточно полно. Наиболее ранние из известных работ (например, Nimly, 1801) дают лишь самое поверхностное представление об их строении и топографии. Более полные сведения можно найти у Хаксли (Huxly, 1871) и Добсона (Dobson, 1882), однако при этом допускаются существенные неточности, не рассматриваются многие важные детали строения. Вместе с тем в монографии Добсона (1882) особую ценность представляют сравнительно-морфологический подход к изучению мускулатуры ежевых, а также упоминания о функциональном значении некоторых мышц. К числу наиболее детальных исследований по этому разделу следует отнести работы Михельсона (Michelsson, 1922) и Майнерца (Meinertz, 1978), где подробный анализ строения подкожных и лицевых мышц осуществляется с учетом их иннервации. Но, к сожалению, среди рассмотренных форм в этом случае значится только 1 вид ежей *Erinaceus europaeus*. Кроме того, серьезным упущением можно считать и отсутствие функциональных характеристик большинства мышц. В публикациях Гупты (Gupta, 1962 a, b), напротив, приводятся результаты сравнительного изучения подкожной и части лицевой мускулатуры 2 видов ежей: *Hemiechinus auritus* и *Paraechinus micropus*, однако весьма по-

верхностные описания мышц и не всегда точные иллюстрации во многом снижают ценность проведенного исследования.

Основу данной работы составил сравнительный морфофункциональный анализ лицевой мускулатуры (преимущественно предглазничного комплекса) представителей двух родственных подсемейств: Erinaceinae и Galericinae. Материалом послужили фиксированные в 70° спирте или 5% растворе формалина экземпляры следующих видов: обыкновенный еж — *Erinaceus europaeus* L., белогрудый еж — *E. concolor* Mart., даурский еж — *E. dauuricus* Sund., ушастый еж — *Hemiechinus auritus* Gmel., длинноиглый еж — *H. hypomelas* Brandt, гимнура — *Echinosorex gymnurus* Raffl., малая гимнура — *Hylomys suillus* Müll. Изучение лицевых мышц проводили под бинокулярным микроскопом при шести- и двенадцатикратном увеличении с использованием красителя — крезилового прочного фиолетового.

Была предпринята попытка сопоставить выявленные особенности строения лицевых мышц ежевых с некоторыми характерными чертами их биологии. Полученные таким образом сведения представляют интерес для выяснения закономерностей адаптивной эволюции Erinaceidae, а также важны для дальнейшей разработки системы этой группы.

Морфофункциональные особенности лицевой мускулатуры, обеспечивающей подвижность носа, ушных раковин, век, вибрисс и губ

M. orbicularis oculi у гимнур и ежей представлен тонкими, очень слабыми волокнами, расходящимися веерообразно вверх и вниз от медиального и латерального углов глаза. Обычно более внутренняя часть волокон плавно и почти непрерывно огибает глазную щель, остальные оканчиваются в соединительной ткани век (рис. 1, I; 2, I).

У *H. suillus*, по сравнению с другими представителями Erinaceidae, мускулатура век развита сильнее. Самые наружные мышечные пучки от латерального угла глаза могут распространяться далеко вперед, достигая зоны вибрисс и частично переплетаясь в подглазничной области с волокнами, идущими от медиального угла глаза. В то же время самые передние и глубокие из этих последних проходят вверх и далеко назад, сливаясь с волокнами *m. frontalis*, и оканчиваются на внутренней фасции *m. sph. colli profundus p. intermedia dorsalis* в междушном пространстве. *M. orbicularis oculi* обеспечивает смыкание век.

M. vibromotoricus отмечен у всех рассмотренных представителей Erinaceidae, однако в описаниях других авторов не упоминается. Он образован тонкими поверхностными волокнами, берущими начало в соединительной ткани, окружающей верхнегубные вибриссы (см. рис. 1, I, 2, I). Направляясь назад и немного вниз, его волокна вскоре оканчиваются в подкожной фасции позади угла

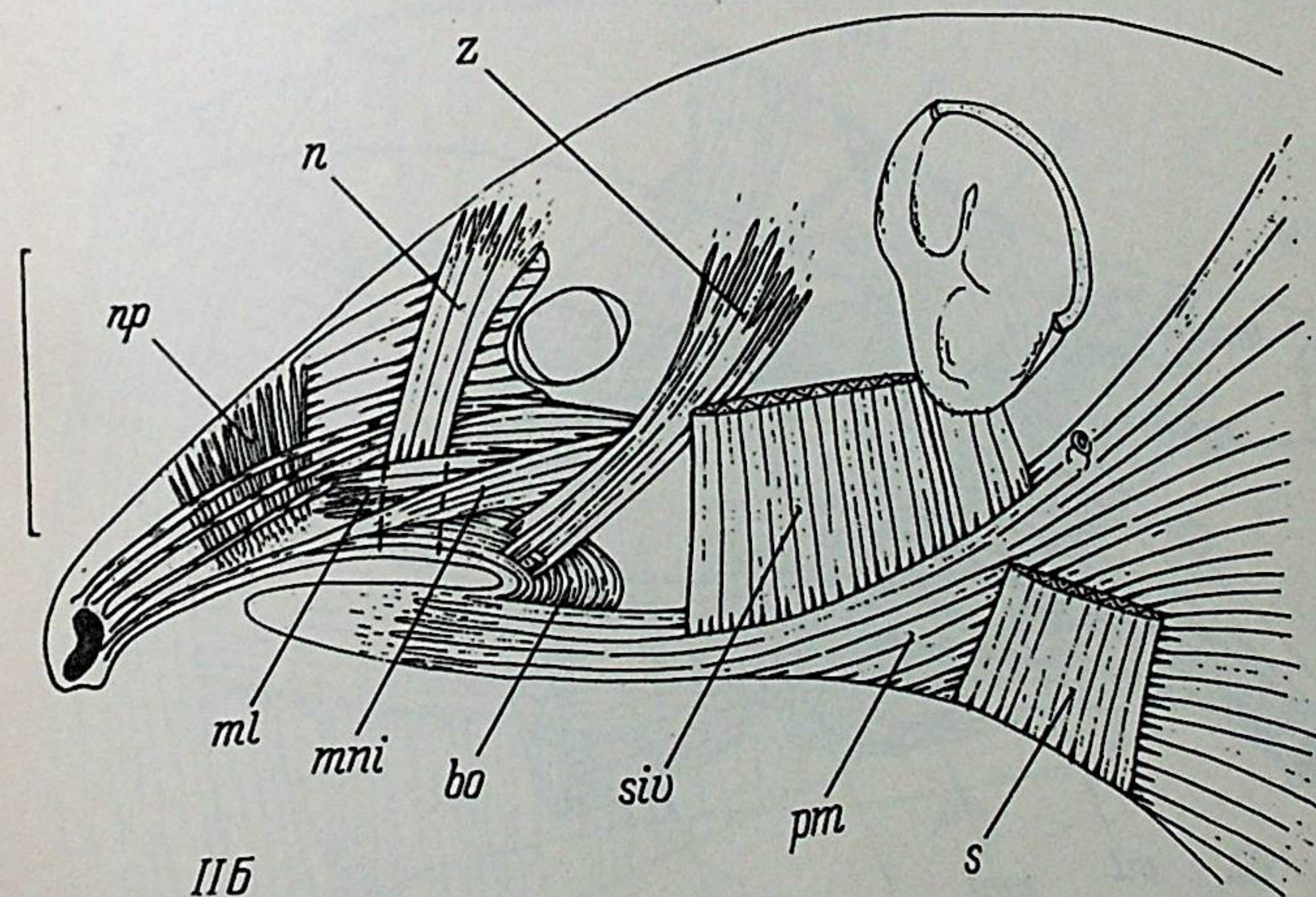
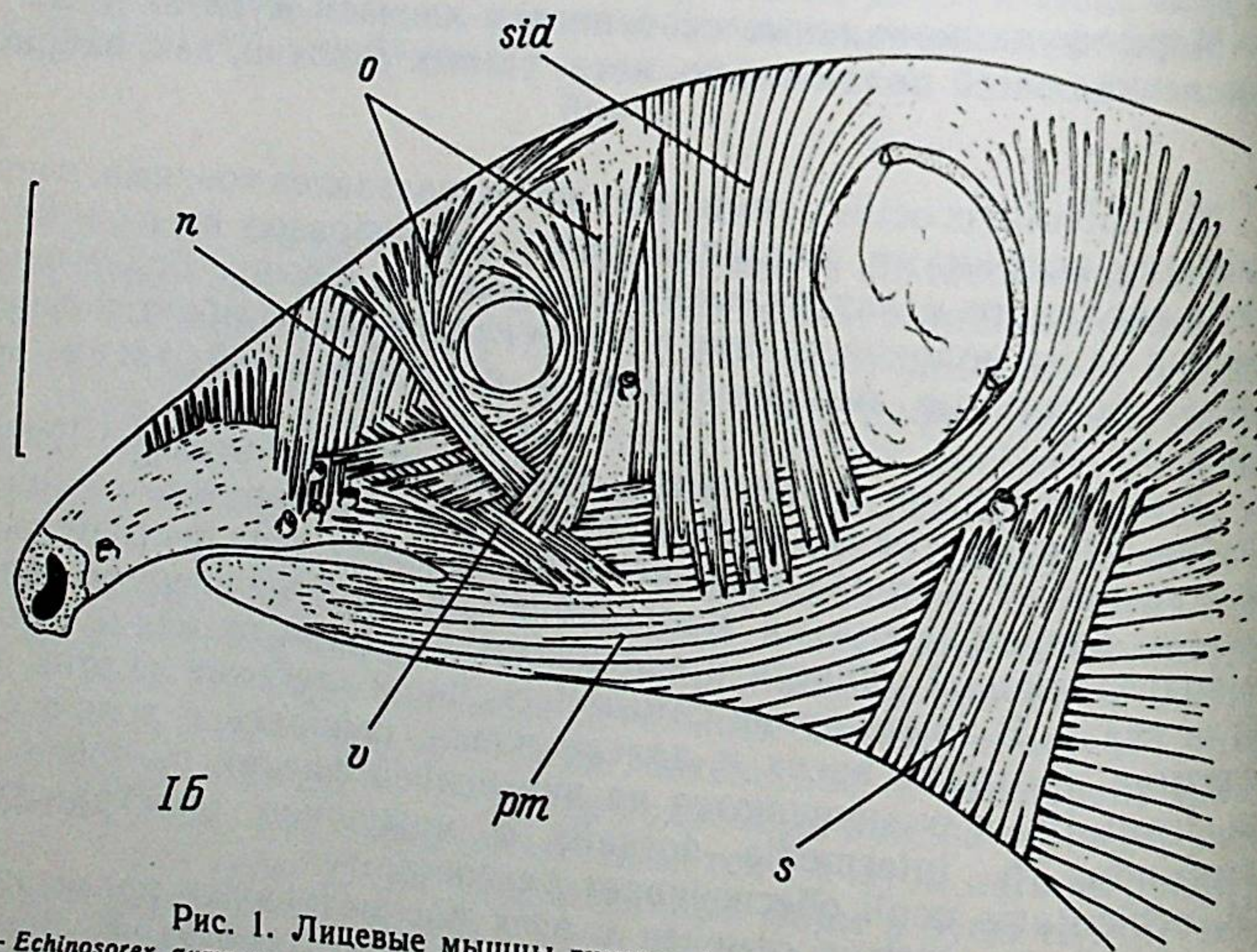
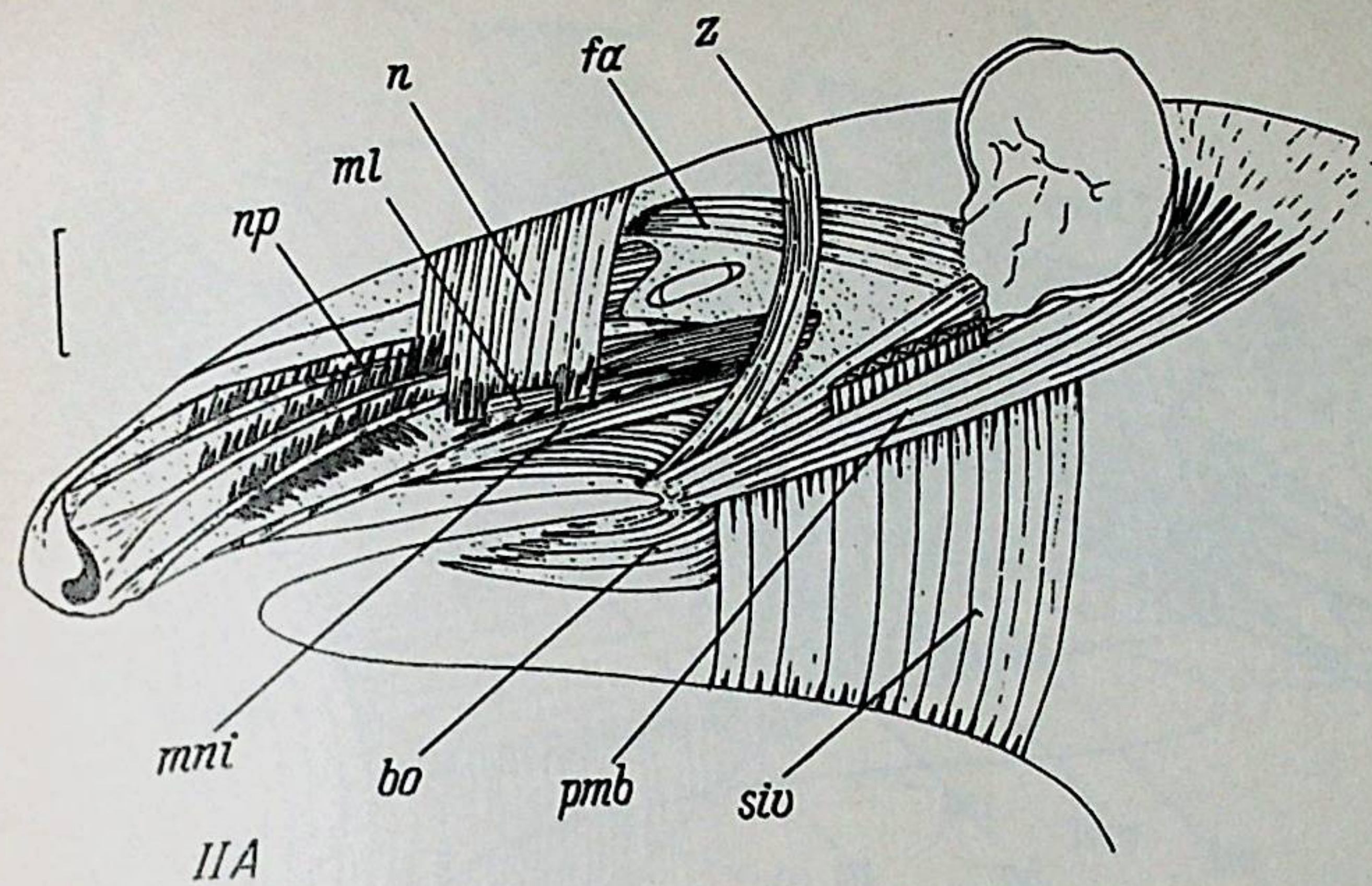
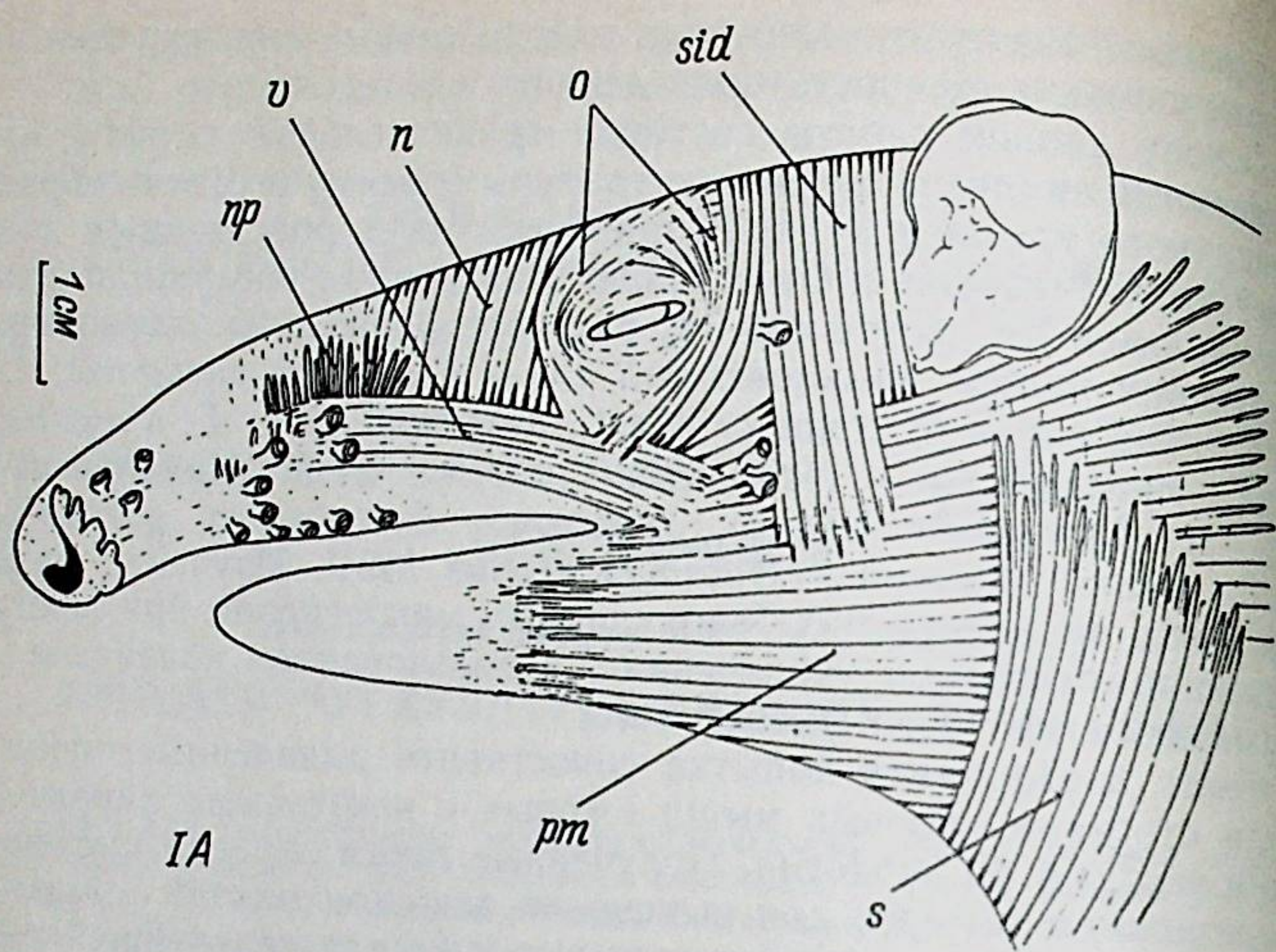
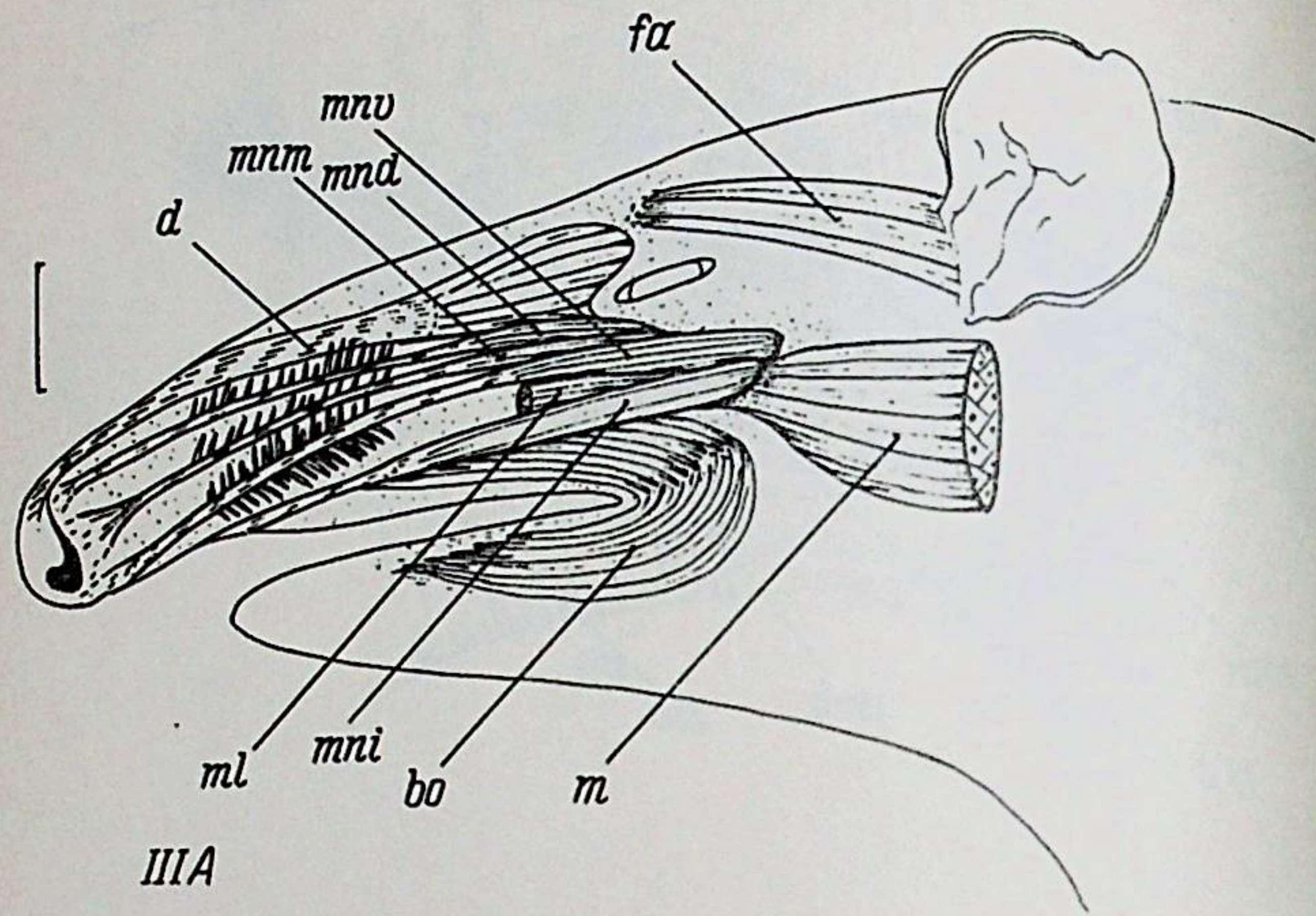
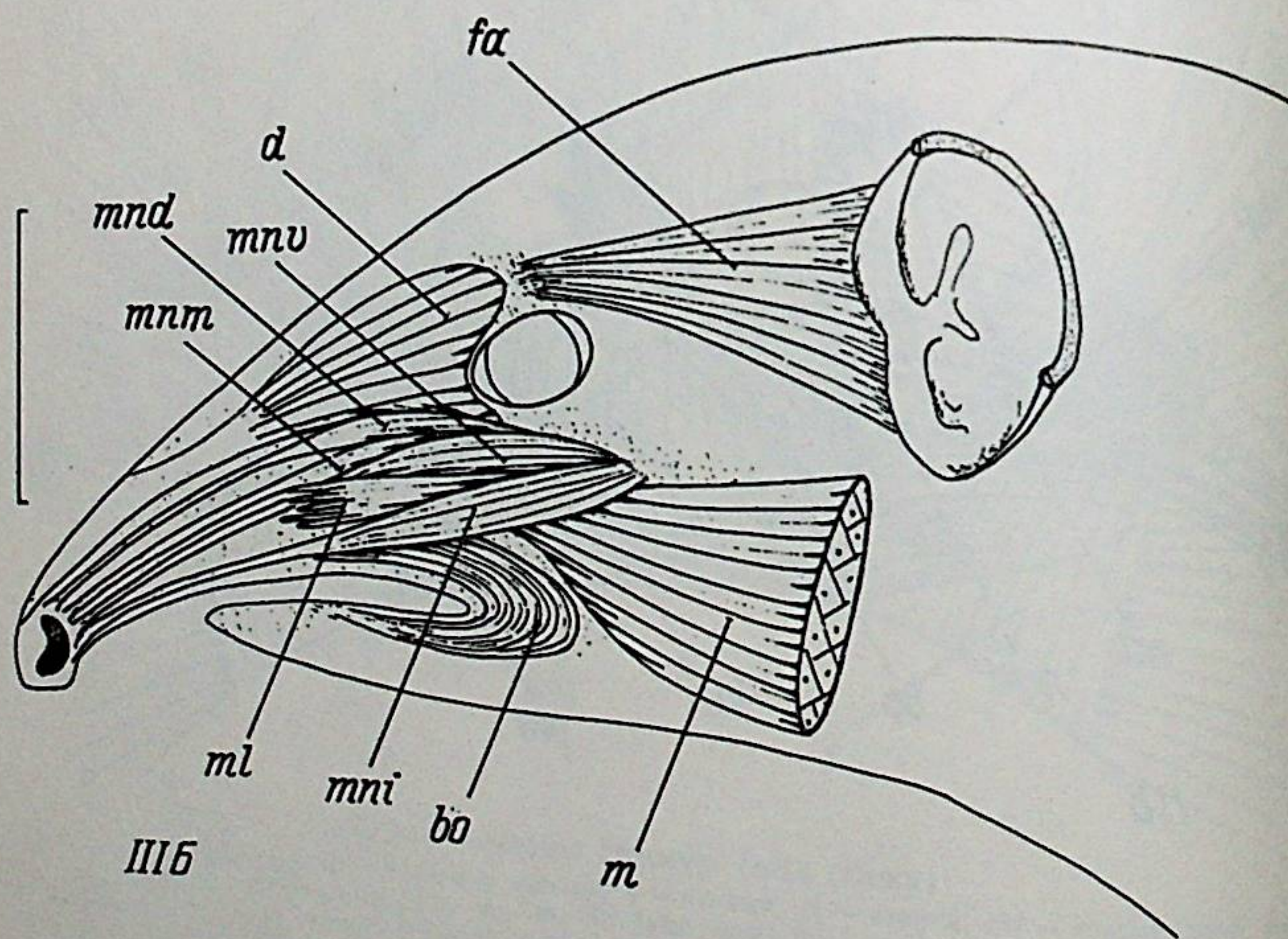


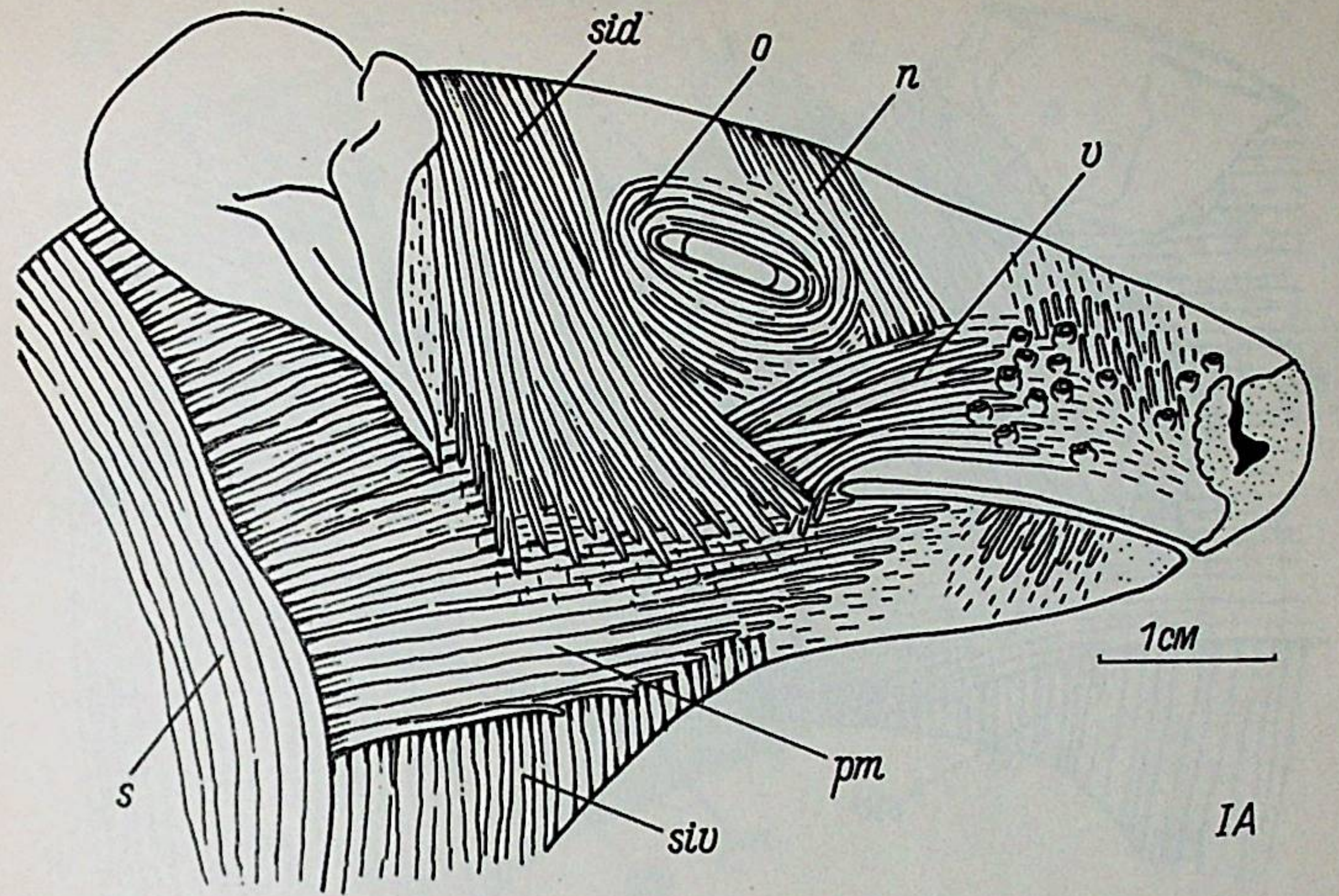
Рис. 1. Лицевые мышцы гимнур (вид сбоку):
 А — *Echinorex gumnurus*; Б — *Hylomys suillus*; I — первый, II — второй, III — третий слой мышц
 bo — m. buccinator p. orbicularis oris; d — m. dilatator nasi; fa — m. frontalis p. frontoauricularis;
 m — m. masseter; ml — m. maxillolabialis; mnd — m. maxillonasalis dorsalis; mni — m. maxillonasalis
 inferior; mni — m. maxillonasalis intermedius; mnd — m. maxillonasalis dorsalis; mni — m. maxillonasalis
 np — m. nasolabialis profundus; o — m. orbicularis oculi; pm — platysma myoides; pmb — platysma
 myoides p. buccalis; sid — m. sphincter colli profundus p. intermedia dorsalis; siv — m. sphincter colli
 profundus p. intermedia ventralis; s — m. sphincter colli superficialis; v — m. vibromotoricus; z —
 m. zygomaticolabialis



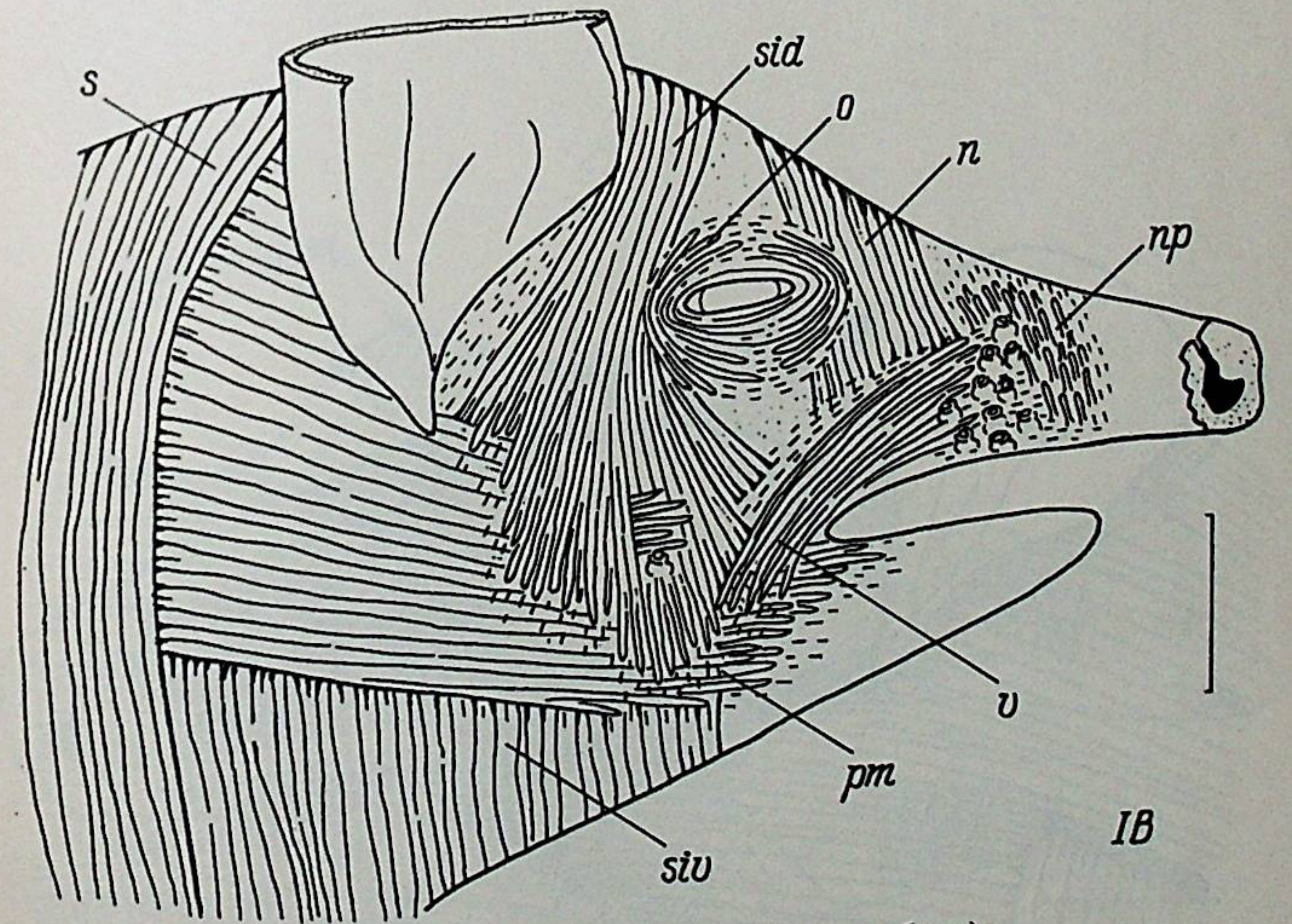
IIIA



IIIB



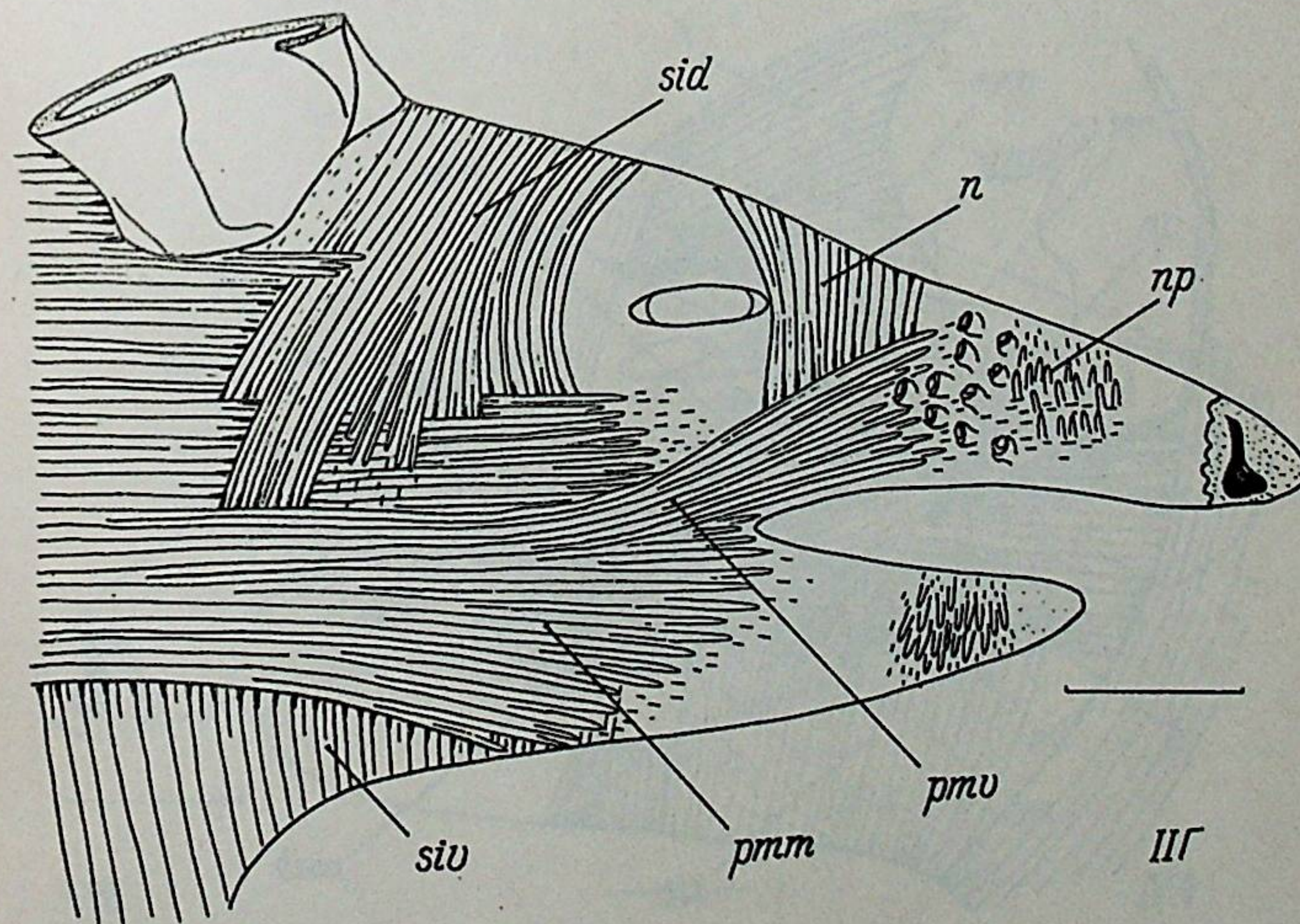
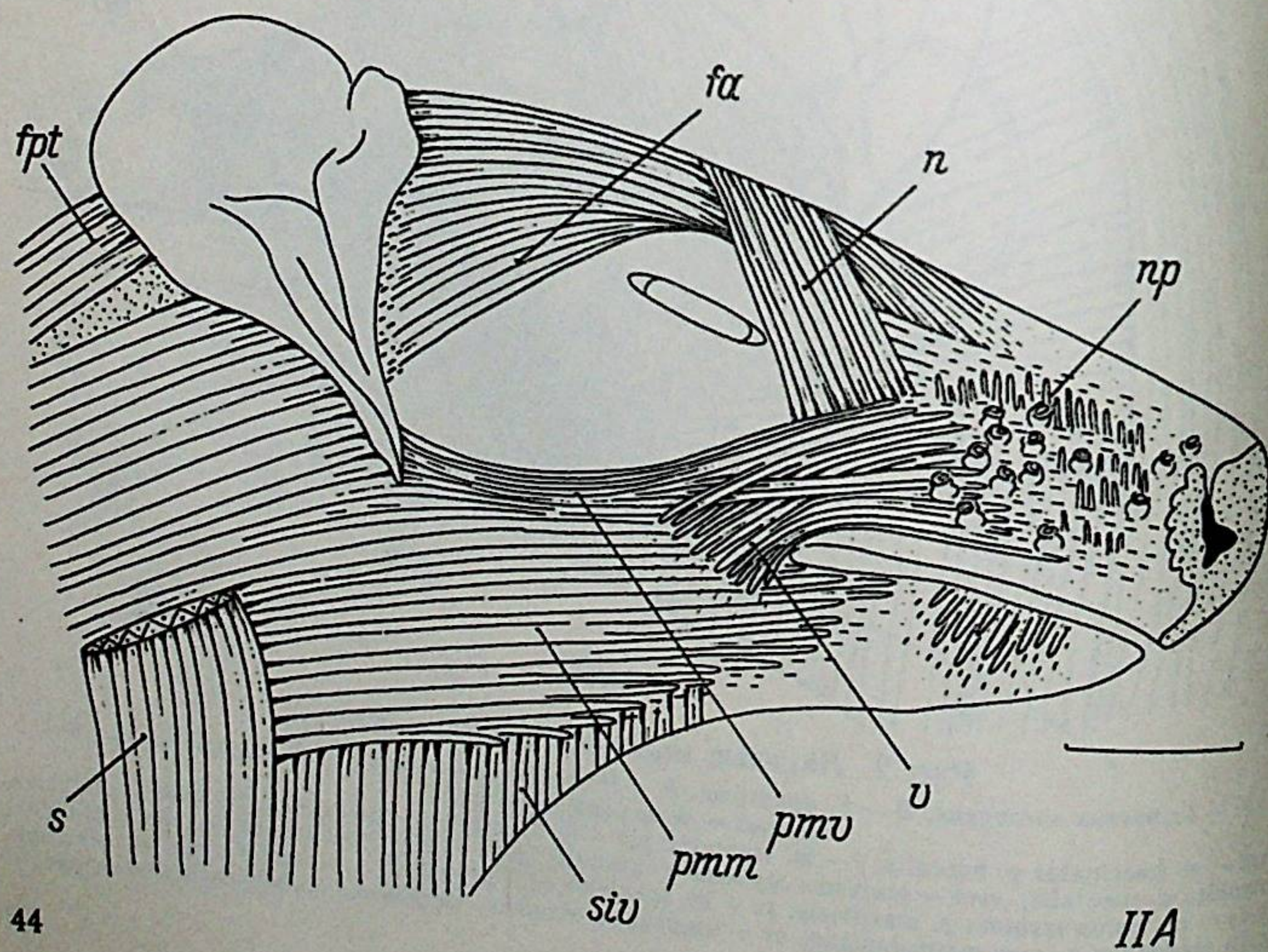
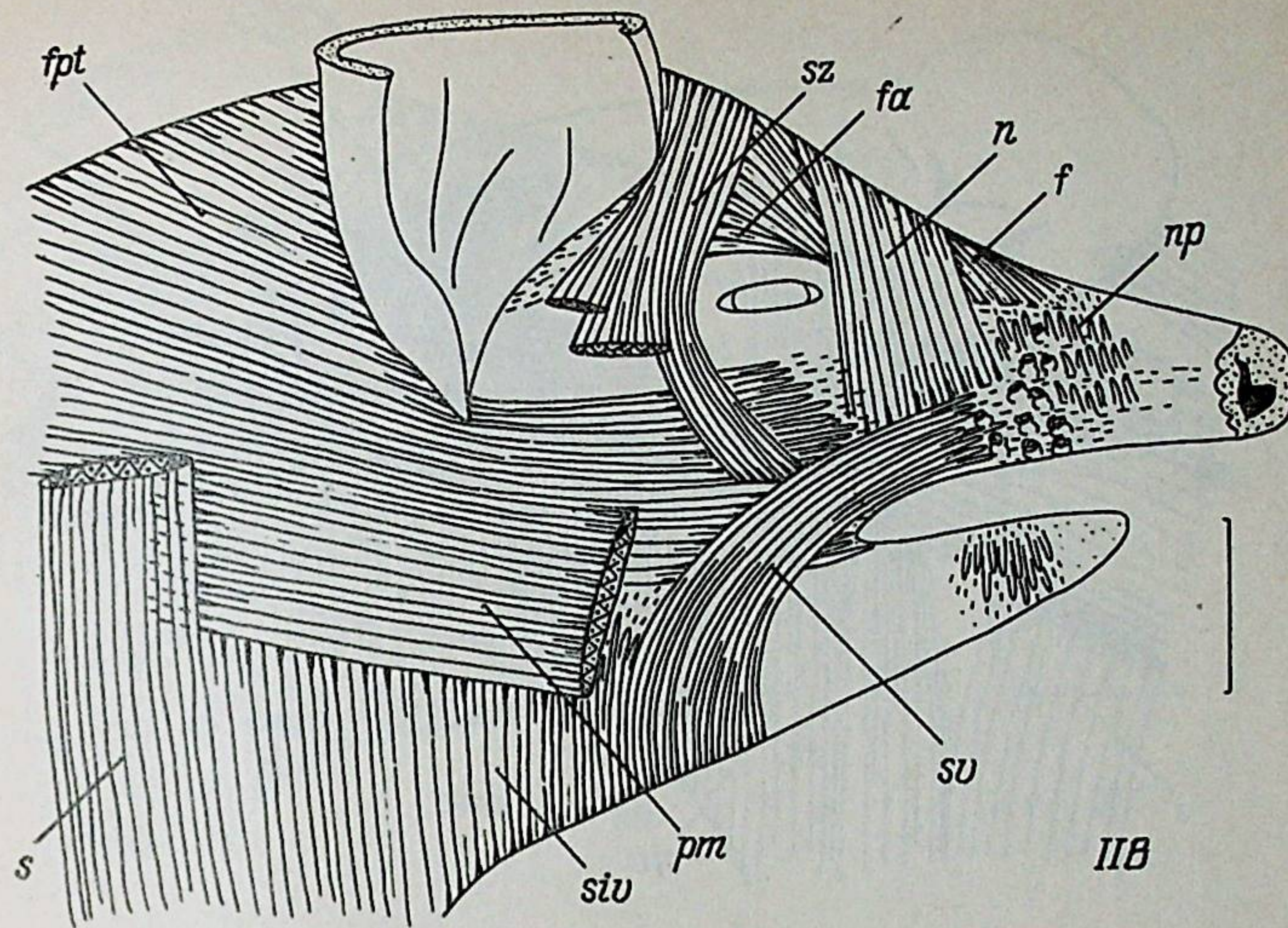
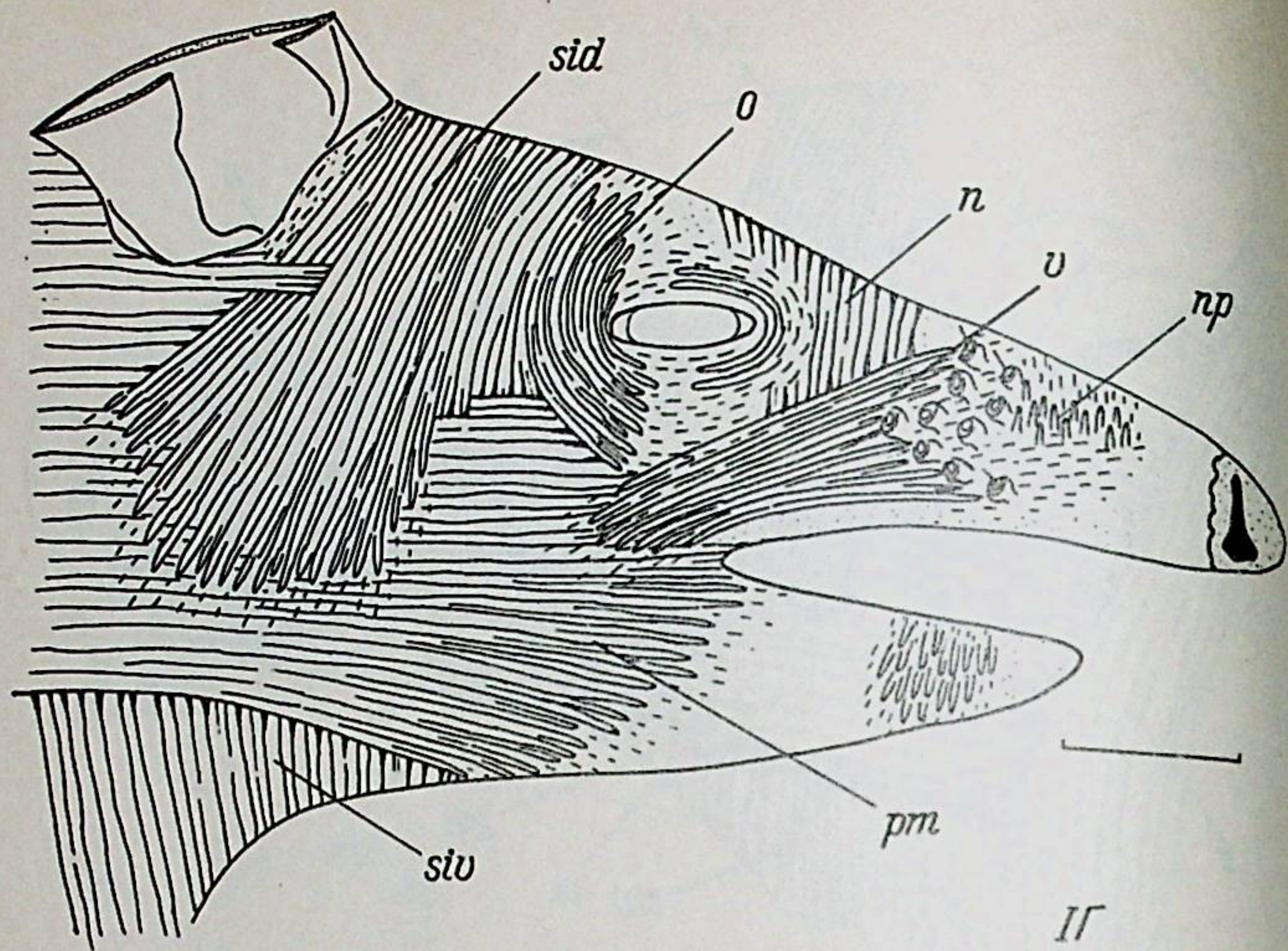
IA

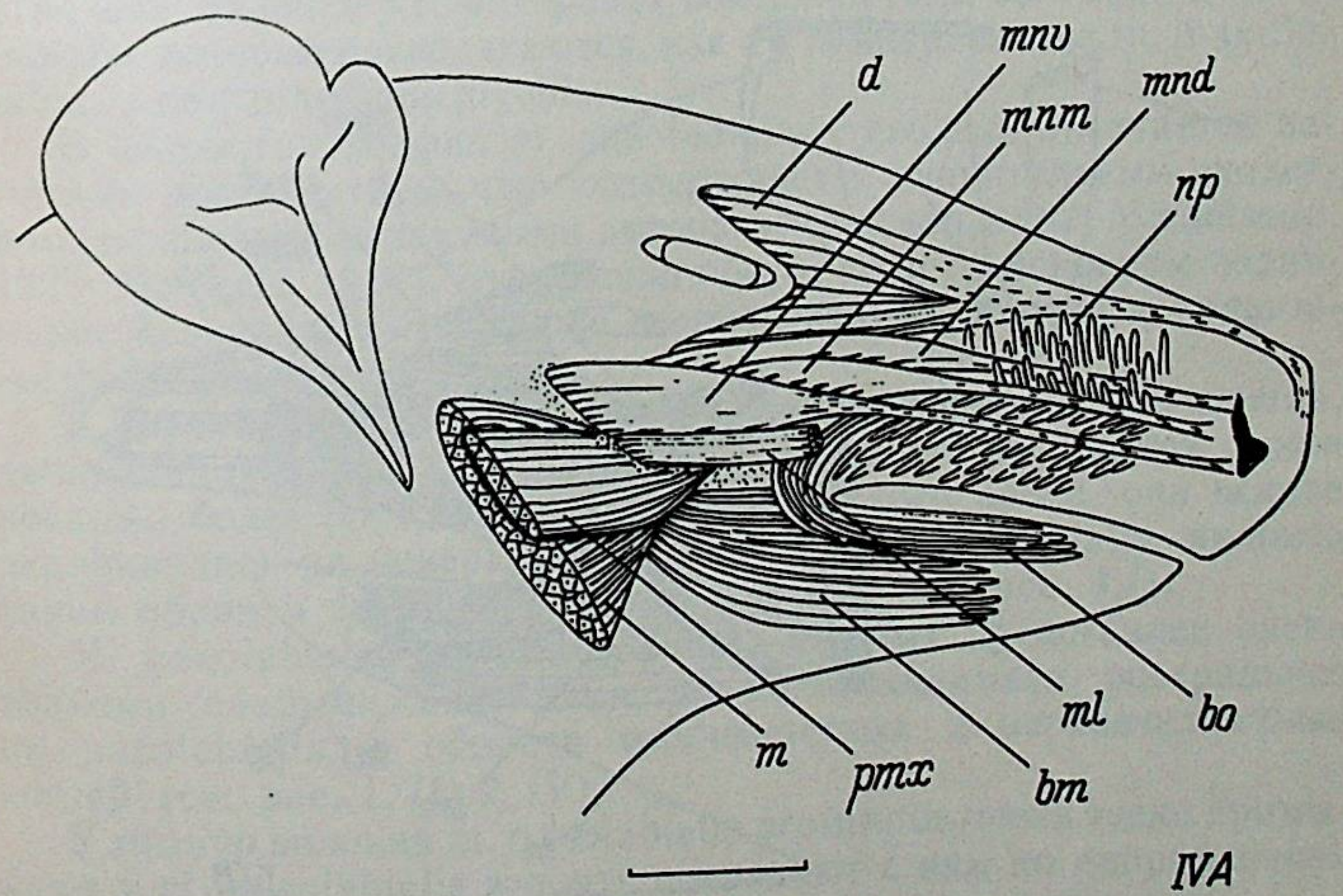
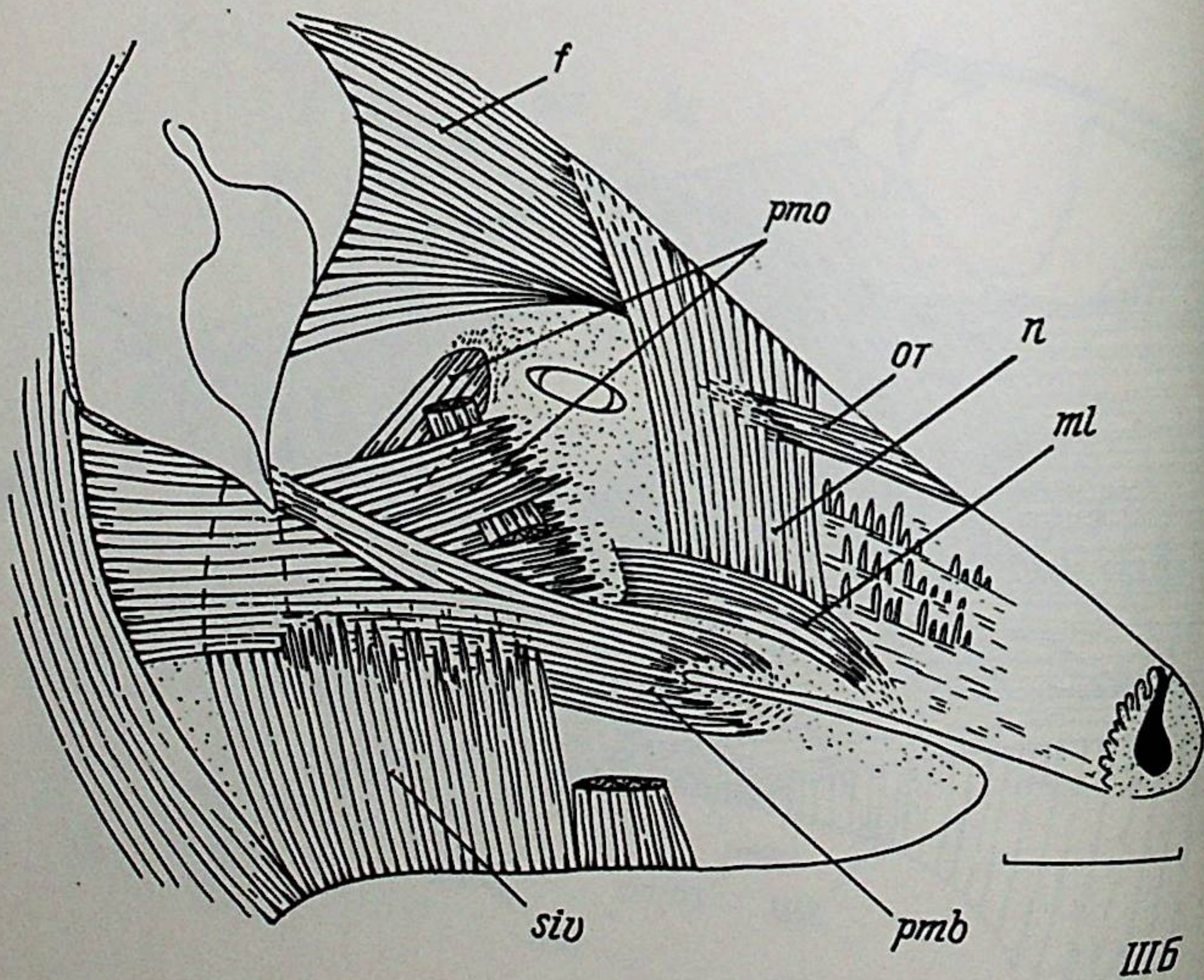
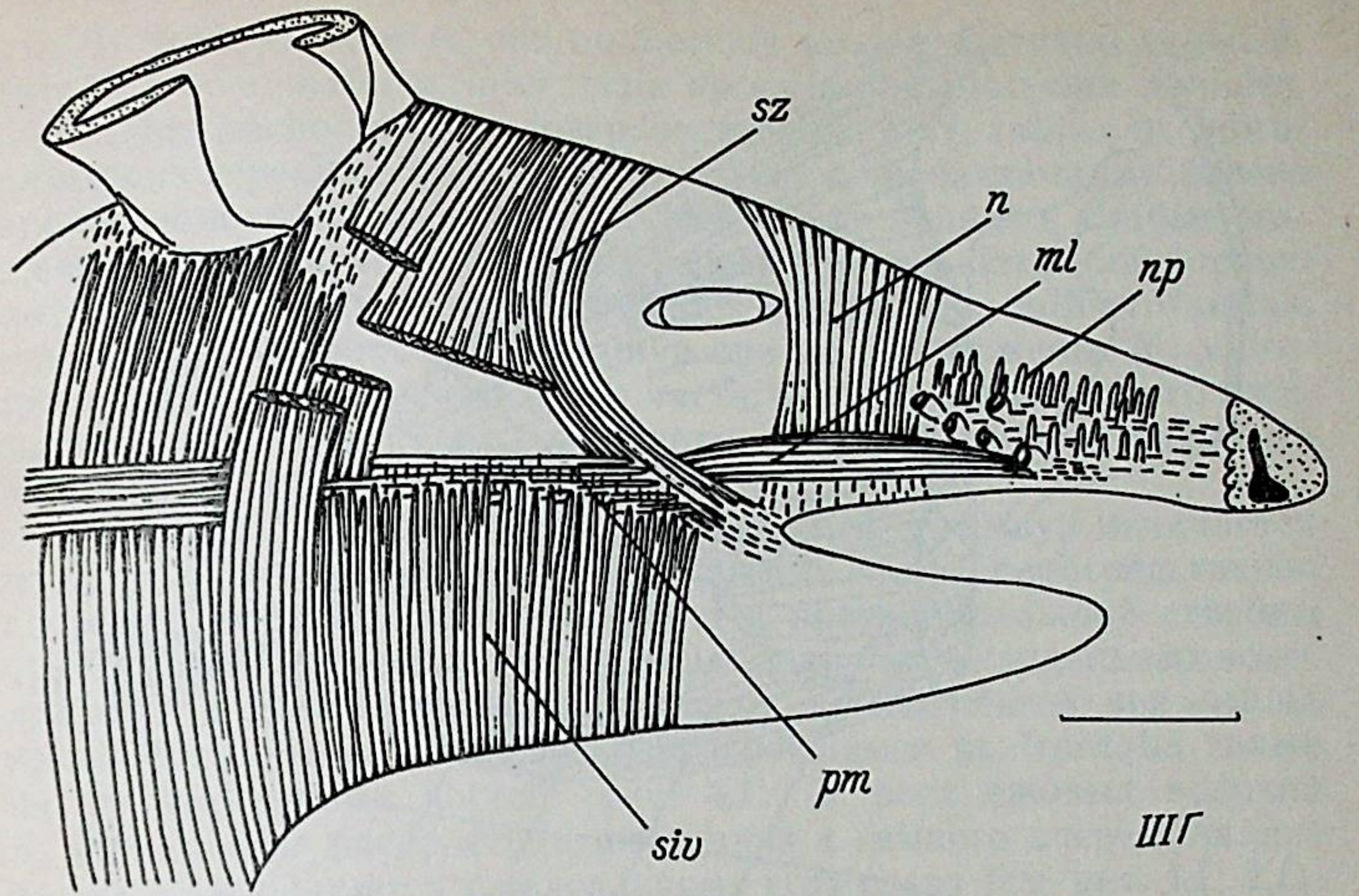
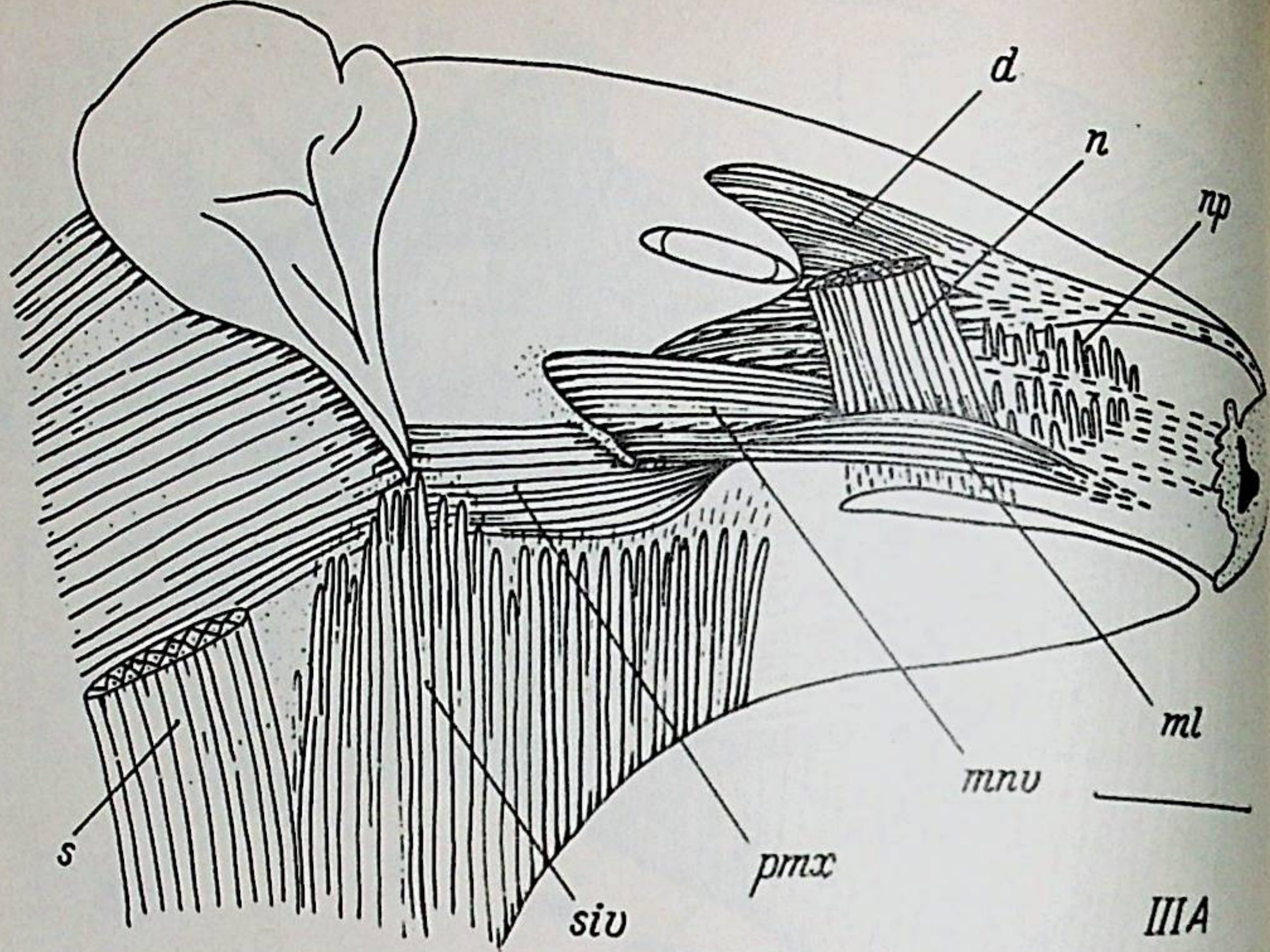


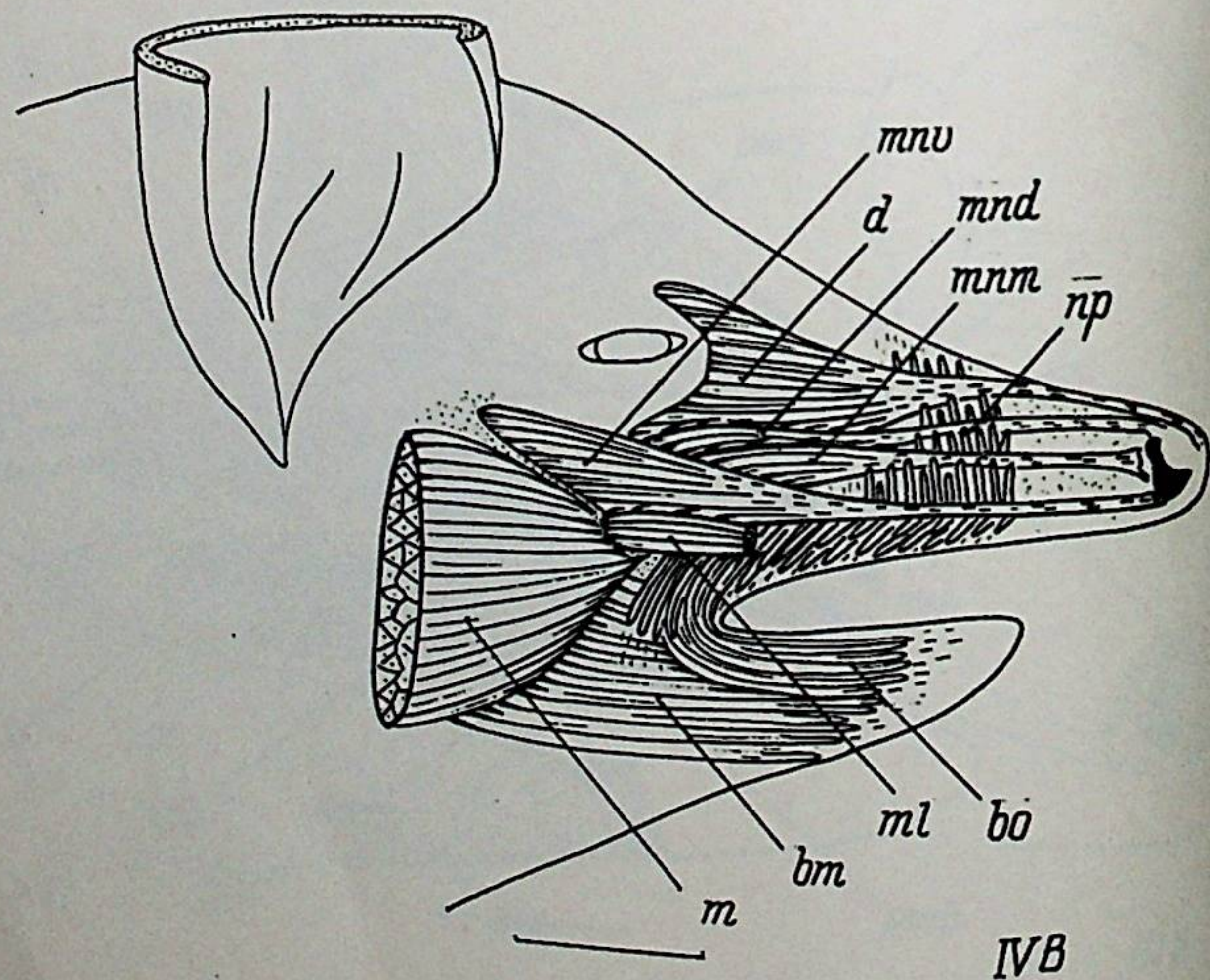
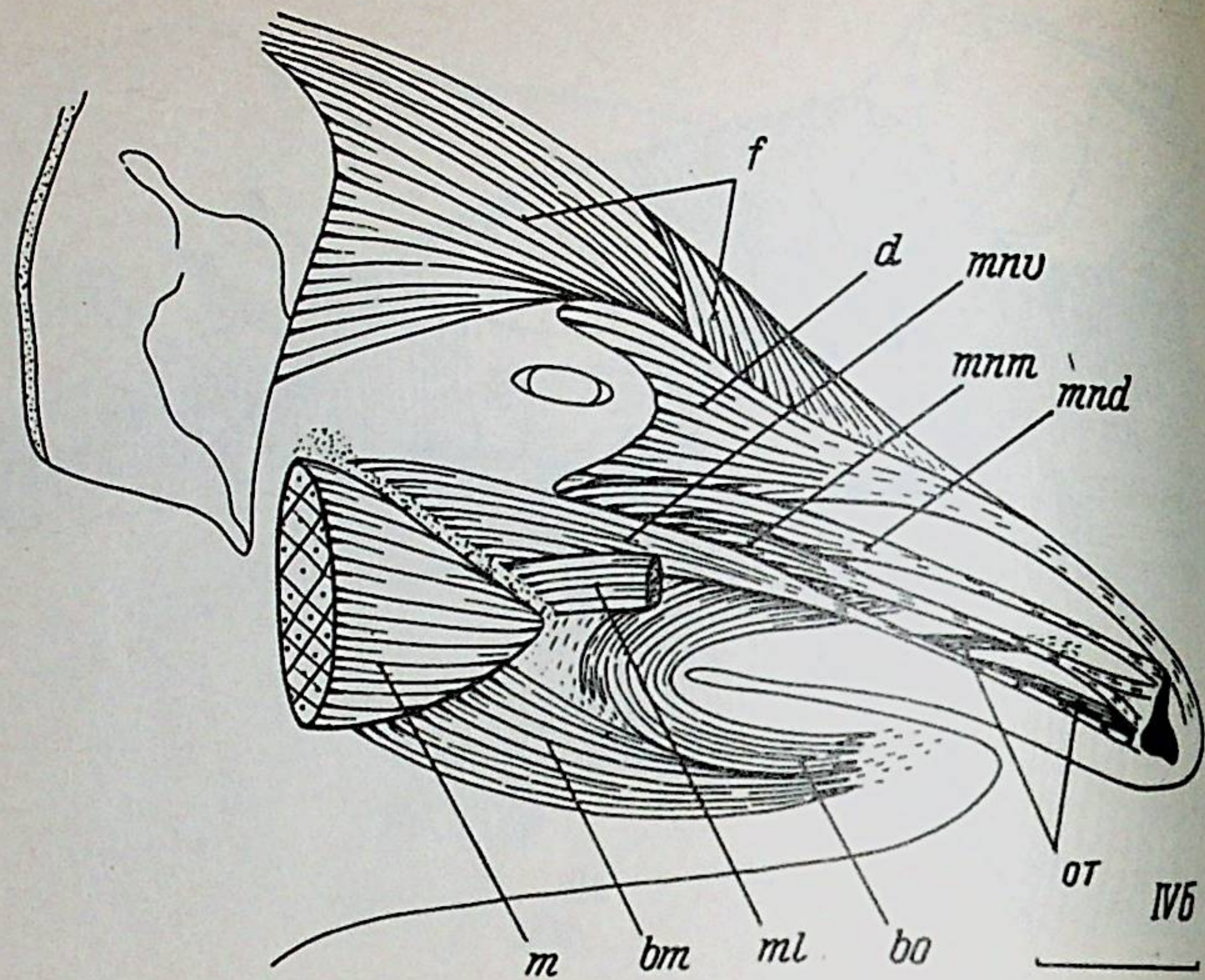
IB

Рис. 2. Лицевые мышцы ежей (вид сбоку):

A — *Erinaceus europaeus*; Б — *E. dauuricus*; В — *Hemicchinus auritus*; Г — *H. hypomelas*; I—IV — первый — четвертый слой мышц
 bm — m. buccinator p. buccalis; f — m. frontalis; fpt — m. frontalis p. postauricularis; pmm — platysma myoides p. mentalis; pmo — platysma myoides p. orbitalis; pmv — platysma myoides p. vibrato-motoricus; sz — m. sph. colli profundus p. zygomaticolabialis; sv — m. sphincter colli profundus p. maxillaris; su — m. sphincter colli profundus p. vibrato-motoricus. Остальные обозначения как на рис. 1.







рта. В этой области *m. vibromotoricus* может частично переплетаться с волокнами *p. intermedia dorsalis* или *platysma myoides*, но обычно располагается поверхностнее их. У *H. suillus* *m. vibromotoricus* нередко образует переплетение с проникающими далеко вперед волокнами *m. orbicularis oculi*. Как правило, слабые мышечные пучки *m. vibromotoricus* у ежей прикрывают собой хорошо выраженные части *platysma myoides* или *m. sph. colli profundus*, тянущиеся к вибриссам. У гимнур они не обнаружены. *M. vibromotoricus*, а также упомянутые части платизмы и глубокого сжимателя шеи действуют одинаково, обеспечивая подвижность вибрисс.

M. nasolabialis — плоский, лентовидный, у гимнур начинается на средней линии черепа в области лобных костей, непосредственно соприкасаясь с одноименной мышцей противоположной стороны (рис. 3). При этом часть растральных, а иногда и каудальных волокон берет начало от подкожной фасции. У ежей обычно вся мышца начинается фасцией над сильно разросшимся *m. frontalis* также на уровне лобных костей (рис. 4, I). У всех ежовых волокна *m. nasolabialis* распространяются вниз и немного вперед; задние из них приближаются к медиальному углу глаза (см. рис. 1, I; 2, I). Проникая под *m. maxillolabialis*, мышца оканчивается в основном в соединительной ткани верхней губы. У гимнур часть поверхностных волокон закрепляется в соединительной ткани вокруг вибрисс. Глубокая порция *m. nasolabialis* у *H. suillus* и *E. gymnurus* достаточно узкая, ее окончание не распространяется до угла рта. У ежей, как правило, все волокна *m. nasolabialis* прикрепляются на верхней губе (от зоны вибрисс до угла рта), однако Михельсон (Michelsson, 1922) и Майнерц (Meinertz, 1978) в своих описаниях отмечают наличие у *E. europaeus* поверхностных волокон *m. nasolabialis*, которые располагаются, как и у гимнур, поверх *m. maxillolabialis* или *platysma myoides*.

В целом топография *m. nasolabialis* у ежовых отличается заметным постоянством, что подтверждается значительным сходством ее описания различными авторами (Dobson, 1882; Michelsson, 1922; Meinertz, 1978). Эта мышца обеспечивает в основном поднятие верхней губы, а также в определенной степени и подвижность вибрисс.

У *E. dauricus* была обнаружена слабая поверхностная мышца, начинающаяся, как и *m. nasolabialis*, фасцией на средней линии носа, но более рostrально. Направляясь косо назад, она вскоре оканчивалась на поверхностной фасции *m. nasolabialis*, являясь таким образом ее своеобразной оттяжкой (см. рис. 4, I).

M. nasolabialis profundus у всех ежовых представлен очень тонкими слабыми волокнами, располагающимися рostrальнее *m. nasolabialis*, в области межчелюстных и верхнечелюстных костей (см. рис. 1, II; 2, IV).

У гимнур волокна *m. nasolabialis profundus* очень тесно примыкают к *m. nasolabialis* и почти совпадают с ним по направлению.

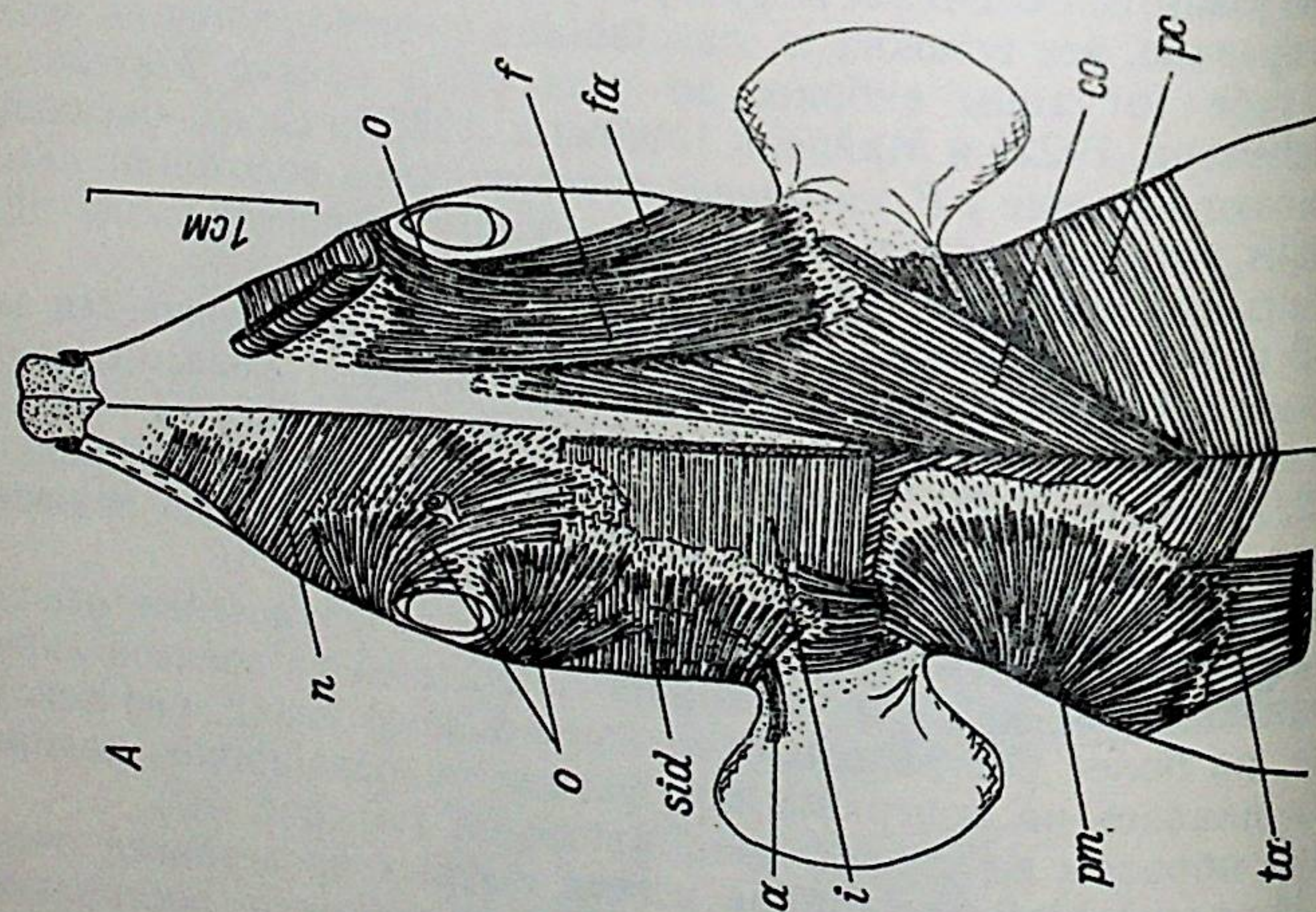
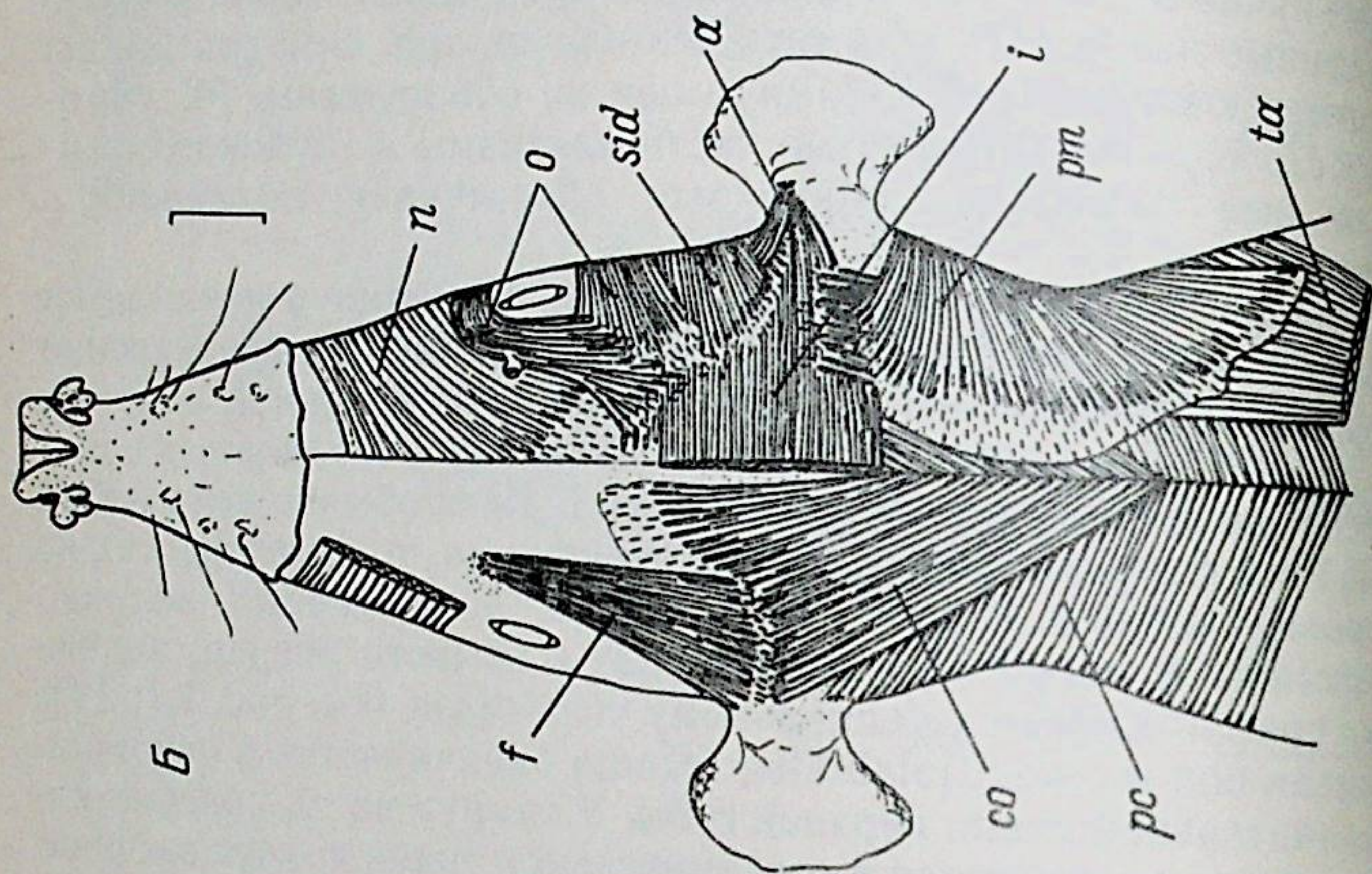


Рис. 3. Лицевые мышцы гимнура (вид сверху):

У *H. suillus* он берет начало от подкожной фасции на дорсальной стороне головы поверх *m. dilatator nasi* и, проходя под сухожилиями *mm. maxillonasales dorsalis, intermedius et ventralis*, оканчивается в соединительной ткани верхней губы. У *E. gymnurus* *m. nasolabialis profundus* развит сильнее. Его волокна закрепляются как в подкожной фасции на дорсальной поверхности головы, так и в соединительной ткани, окружающей вибриссы. Проникая вглубь между сухожилиями носовых мышц, нервами и кровеносными сосудами, они достигают поверхности верхнечелюстных и межчелюстных костей.

У ежей область прикрепления *m. nasolabialis profundus* на верхнечелюстной кости занимает участок между подглазничным отверстием и передним краем межчелюстной кости шириной 0,5—0,6 см. Мышечные волокна, закрепляющиеся вдоль верхней границы указанной области, идут сверху от подкожной фасции дорсальной поверхности головы, проходя как над сухожилием *m. dilatator nasi*, так и под ним. Основная часть волокон, начинающихся от кожи в зоне верхнегубных вибрисс, имеет различное направление (см. рис. 2, IV). В результате располагающиеся в носовой области сухожилия, нервы и сосуды оказываются погруженными в своеобразные желобки, стенки которых образованы волокнами *m. nasolabialis profundus*. Часть мышечных пучков последнего выходит из толщи соединительной ткани верхней губы, прикрепляясь на альвеолярном крае верхнечелюстной кости.

M. nasolabialis profundus, несомненно, является производным *m. nasolabialis*, что подтверждается значительным сходством их топографии у *H. suillus*. В этом случае обе мышцы обеспечивают главным образом подвижность верхней губы. *M. nasolabialis profundus* ежевых устроен достаточно примитивно, о чем свидетельствует отсутствие у него какой-либо дифференциации. В качестве начальной стадии ее проявления можно, очевидно, рассматривать приобретение различного направления и поверхностного закрепления волокон у *E. gymnurus* и ежей. Тем самым функциональные возможности *m. nasolabialis profundus* расширяются: участвуя в выворачивании верхней губы наружу, он вместе с тем обеспечивает и подвижность вибрисс.

Упоминания о *m. nasolabialis profundus* в литературе можно встретить только у Михельсона (Michelsson, 1922), но и они весьма неопределенны. Вероятно то, что автор описывает как *m. maxillolabialis*, соответствует нижней порции *m. nasolabialis profundus*, идущей от края верхней губы к альвеолярной части верхнечелюстной кости. Упоминаются также мышечные пучки, переплетающиеся с сухожилиями носовых мышц. По всей видимости, они относятся к той части волокон *m. nasolabialis profundus*, которые закрепляются в зоне вибрисс.

Узкое брюшко *m. maxillolabialis* у всех ежевых начинается от нижнего края скулового отростка верхнечелюстной кости непосредственно под областью прикрепления *m. maxillonasalis vent-*

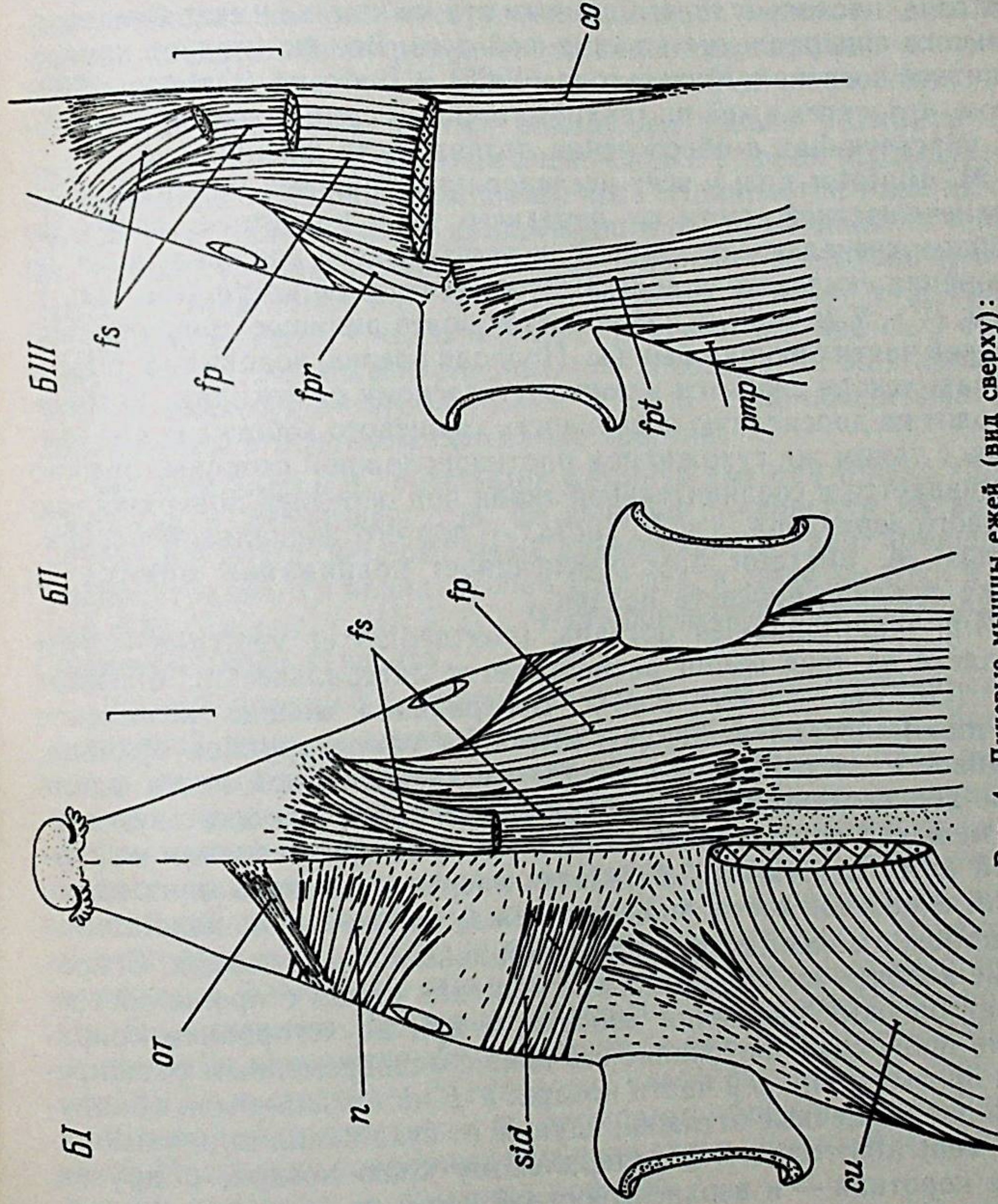
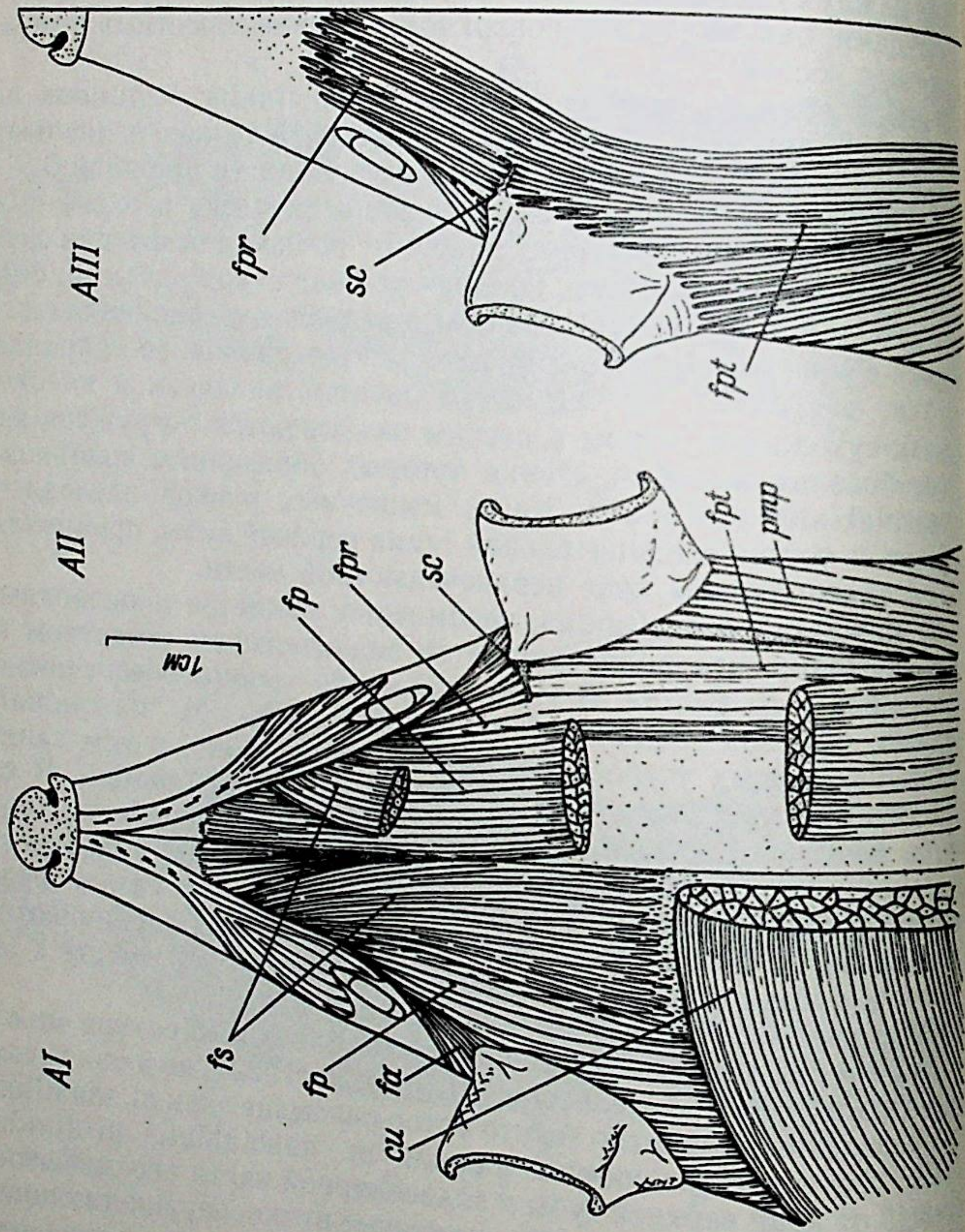


Рис. 4. Лицевые мышцы ежей (вид сверху):

А — *Hemiechinus auritus*; Б — *Erinaceus dauricus*; I — первый, II — второй, III — третий слой мышц
 А — *m. frontalis p. profunda*; *fp* — *m. frontalis p. praeauricularis*; *fpr* — *m. frontalis p. postauricularis*; *fs* — *m. frontalis p. superficialis*;
pmp — *platysma myoides p. postauricularis*; *sc* — *scutulum*; *ot* — мышечные оттяжки. Остальные обозначения как на рис. 3

galis (см. рис. 1, II; 2, III, IV). Его мышечные волокна тянутся вперед, проникая под глубокими порциями платизмы (pp. labialis superior et vibromotoricus) или m. sph. colli profundus p. vibromotoricus, прикрывая собой область прикрепления m. nasolabialis. Оканчиваются в соединительной ткани в зоне вибрисс верхней губы. Майнерц (Meinertz, 1978) рассматривает m. maxillolabialis у *E. europaeus* в качестве нижней части брюшка m. maxillonasalis ventralis, поскольку по его данным эта мышца не имеет самостоятельного прикрепления на скуловой дуге. Все же следует присоединиться к мнению Михельсона (1922) и Добсона (Dobson, 1880) о том, что у всех ежей m. maxillolabialis — самостоятельная мышца, участвующая в обеспечении подвижности верхних губ.

M. dilatator nasi у всех исследованных ежевых начинается в верхнечелюстной кости от переднего края глазницы: вверх до лобноверхнечелюстного шва и надглазничного гребня и вниз до основания скулового отростка верхнечелюстной кости (см. рис. 1, III; 2, IV). У *H. suillus* наблюдается более широкое прикрепление верхней части брюшка мышцы. Проходя вперед, волокна m. dilatator nasi вскоре сходятся к тонкому плоскому сухожилию, которое выходит на дорсальную поверхность хрящевого хоботка и, объединяясь с таким же сухожилием противоположной стороны, обычно оканчивается в соединительной ткани под передней поверхностью носового зеркальца, а у *H. suillus* — под его дорсальной поверхностью. M. dilatator nasi обеспечивает поднятие хоботка, а также сужение просвета ноздри.

Mm. maxillonasales dorsalis, intermedius et ventralis — этот комплекс из трех мышц располагается латеральнее m. dilatator nasi (см. рис. 1, III; 2, IV). Вентральная мышца комплекса (m. maxillonasalis ventralis), имеющая самое крупное брюшко, начинается на скуловом отростке верхнечелюстной кости вдоль скуло-верхнечелюстного шва, прикрывая собой брюшки двух других, меньших по размерам мышц и места их прикрепления на скуловой дуге. Ее сухожилие тянется вперед и немного вниз вдоль верхнечелюстной кости, проникая между волокнами m. nasolabialis profundus, и закрепляется под вентральным краем ноздри. Сокращение волокон m. maxillonasalis ventralis одной стороны обеспечивает боковые движения хоботка, а при двухстороннем сокращении происходит опускание его вниз с одновременным расширением просвета нижней части ноздри. У *E. dauuricus* были обнаружены две мышечные оттяжки, идущие от сухожилия m. maxillonasalis ventralis: одна — к латеральному краю ноздри, а другая, более короткая — к верхнечелюстной кости.

Брюшко средней мышцы комплекса (m. maxillonasalis intermedius) прикрывает собой брюшко m. maxillonasalis dorsalis, и оба они прикрепляются на скуловом отростке верхнечелюстной кости. Рострально сухожилие средней мышцы у ежей обычно несколько расширяется, прикрепляясь на латеральном крае ноздри. У *E. dauuricus* перед прикреплением намечается раздвоение основ-

ного сухожильного тяжа. При сокращении волокон m. maxillonasalis intermedius происходит расширение просвета ноздри, обеспечивается подвижность боковых фестончатых краев носового зеркальца, а также движения хоботка вбок.

Сухожилие m. maxillonasalis dorsalis проникает на дорсальную поверхность хрящевого хоботка и оканчивается обычно в верхней части латерального края ноздри. Эта мышца осуществляет боковые движения кончика носа, а также сужает верхнюю часть просвета ноздри. Одновременное сокращение правой и левой m. maxillonasalis dorsalis приводит к подниманию хоботка.

M. maxillonasalis inferior обнаружен только у гимнур (см. рис. 1, II, III). По строению он очень сходен с тремя предыдущими мышцами латерального комплекса носа. Начинается тоже на скуловой дуге, ниже области прикрепления m. maxillonasalis ventralis. Распространяясь вперед и вниз, его волокна несколько прикрывают m. maxillolabialis, затем сходятся к тонкому сухожилию, которое проникает к краю верхней губы и оканчивается в соединительной ткани под вентральным краем ноздри. M. maxillonasalis inferior является антагонистом m. dilatator nasi, обеспечивая при сокращении в основном опускание хоботка.

Из всех частей m. buccinator у гимнур имеется только хорошо развитая p. orbicularis oris. Ее волокна начинаются на верхнечелюстной кости, немного выше альвеолярного края. Отсюда они распространяются назад, огибая угол рта, и закрепляются в нижней губе (см. рис. 1, III; 2, IV). Часть поверхностных волокон оканчивается около угла рта.

У ежей, наряду с p. orbicularis oris, которая достаточно сходна с таковой гимнур, имеется также хорошо развитый m. buccinator p. mentalis. Он берет начало на альвеолярном крае верхнечелюстной кости на уровне коренных зубов и, проходя вперед, оканчивается в соединительной ткани около угла рта и на нижней челюсти (вплоть до симфиза), частично проникая в нижнюю губу. В этой области волокна p. orbicularis oris и p. mentalis обычно плотно сливаются и трудно отделимы друг от друга. Однако, как правило, p. orbicularis oris располагается поверхностнее p. mentalis. По описанию Майнерца (Meinertz, 1978), наоборот, волокна p. mentalis кончаются на p. orbicularis oris. Михельсон (Michelson, 1922) выделяет у *E. europaeus* слабо развитый m. orbicularis oris, который прирастает к m. buccinator, образуя его утолщенный край. Поскольку подробных рисунков автор не приводит, приведенное им описание не до конца понятно.

M. zygomaticolabialis у гимнур представлен самостоятельной узкой мышцей, которая начинается на внутренней фасции m. sph. colli profundus в области между ухом и глазом (см. рис. 1, II, III; 2, III, IV). Спускаясь косо вперед, его волокна оканчиваются на углу рта под platysma myoides, иногда переплетаясь с пучками m. buccinator p. orbicularis oris.

У ежей *m. zygomaticolabialis* отсутствует, но имеется *m. sph. colli profundus p. zygomaticolabialis*, который у всех ежей (за исключением *E. europaeus*) обычно обособляется от основного пласта и закрепляется в соединительной ткани около угла рта под *platysma myoides p. buccalis*. У *E. europaeus p. zygomaticolabialis* не обнаружена. В то же время у *E. dauuricus* она почти полностью отделяется от *m. sph. colli profundus*, и часть ее волокон начинается на внутренней фасции последнего.

Майнерц (Meinertz, 1978) описывает у *E. europaeus* сходную с *m. zygomaticolabialis* по топографии мышцу (*m. auriculolabialis*), которая так же оканчивается в соединительной ткани около угла рта. Однако, проходя под *m. sph. colli profundus*, она, в отличие от *m. zygomaticolabialis*, прикрепляется каудальным концом на ушной раковине. Автор подчеркивает, что *m. auriculolabialis* — довольно слабый мускульный тяж; он может варьировать по длине и толщине и не всегда достигает угла рта.

По всей видимости, *m. zygomaticolabialis* является производным *m. sph. colli profundus p. intermedia dorsalis*. У гимнур это — самостоятельная мышца, в то время как у ежей наблюдается различная степень обособления *p. zygomaticolabialis* от общего пласта *m. sph. colli profundus*. Функциональное значение как *m. zygomaticolabialis*, так и сходной с ним порции глубокого сжимателя шеи, по-видимому, заключается в обеспечении подвижности угла рта.

Очень тонкие поверхностные волокна *m. interscutularis* у гимнур располагаются поперек дорсальной части головы. Рострально этот мышечный пласт распространяется до уровня переднего края *m. cervicooccipitalis*, а каудально — до междушного пространства (см. рис. 3). Концы волокон закрепляются в основном на внутренней фасции глубокого сжимателя шеи по обеим сторонам головы, часть каудальных пучков — на переднем крае ушных раковин. Вероятно, эта мышца — производная *m. sph. colli profundus p. intermedia dorsalis*. Ее каудальная порция двигает передний край ушной раковины в медиальном направлении. Среди ежей *m. interscutularis* обнаружен только у *E. dauuricus* и представляется собой тонкую, достаточно слабую мышцу, начинающуюся фасцией в междушном пространстве поверхностнее *m. cervicooccipitalis* (рис. 5). Отсюда ее волокна распространяются латерально и немного вперед, проходя под *m. frontalis*, и оканчиваются на переднем крае ушной раковины. *M. interscutularis* у даурского ежа действует примерно так же, как каудальная порция этой мышцы у гимнур.

M. auricularis anterior superior имеется только у гимнур. Эта небольшая тонкая мышца начинается на внутренней поверхности *p. intermedia dorsalis*, частично переплетаясь с ней. Распространяясь каудально, ее волокна вскоре сходятся, закрепляясь на переднем крае ушной раковины (см. рис. 3). По направлению дей-

ствия *m. auricularis anterior superior* является, по-видимому, антагонистом *m. cervicoauricularis superficialis* (см. ниже).

У гимнур имеется хорошо развитый тонкий плоский *m. cervicooccipitalis*, который от средней линии шеи, веерообразно расширяясь, распространяется вперед и оканчивается тонким апоневрозом на лобных и теменных костях (см. рис. 3).

У ежей *m. cervicooccipitalis* претерпевает существенные изменения, превращаясь в узкую, длинную мышцу, начинающуюся на затылочном гребне, частью под волокнами *m. cervicoauricularis medius anterior* (см. рис. 4, III; 5). Проходя вперед вдоль средней линии черепа, его волокна достигают переднего края *m. temporalis*, где образуют тонкое сухожилие, которое постепенно объединяется фасцией с сухожилием шейнозатылочной мышцы другой стороны.

Mm. cervicoauriculares у всех ежовых образуют 3 слоя (см. рис. 5). Первый из них представлен *m. cervicoauricularis superficialis*, который начинается от средней линии шеи, проходит к переднему краю ушной раковины и, несколько суживаясь, прикрепляется на нем. Благодаря такому расположению волокна мышцы ставят ушную раковину перпендикулярно сагиттальной плоскости.

M. cervicoauricularis medius — второй слой — образован двумя порциями, которые начинаются одна около другой на средней линии шеи в междушном пространстве краниальнее начала первого слоя. Нередко одна из порций может немного налегать на соседнюю. Иногда начала *mm. cervicoauriculares medius posterior et superficialis* сливаются и с трудом делимы. Обе порции среднего слоя идут к ушной раковине, прикрепляясь на ее тыльной стороне: передняя — близ прикрепления *m. cervicoauricularis superficialis*, задняя — более каудально. При сокращении волокон среднего слоя ушная раковина прижимается тыльной стороной к боковой поверхности головы.

Третий слой представлен *m. cervicoauricularis profundus*, начинающимся также на средней линии шеи непосредственно под прикреплением *m. cervicoauricularis medius*. Проходя под ним, мышца несколько отклоняется назад, прикрепляясь в задней части тыльной поверхности ушной раковины. Такое направление волокон позволяет ей поворачивать ушную раковину в парасагиттальную плоскость. По сравнению с ежами *m. cervicoauricularis profundus* у гимнур развит слабее, значительно хуже отделяется от *m. cervicoauricularis medius posterior* и характеризуется очень сходным с ним направлением и прикреплением волокон.

Морфобиологический анализ особенностей строения лицевых мышц ежовых

Как известно, решающее значение при поиске пищи у ежей имеют обоняние и слух (Knight, 1962; Жеребцова, 1982). Обнару-

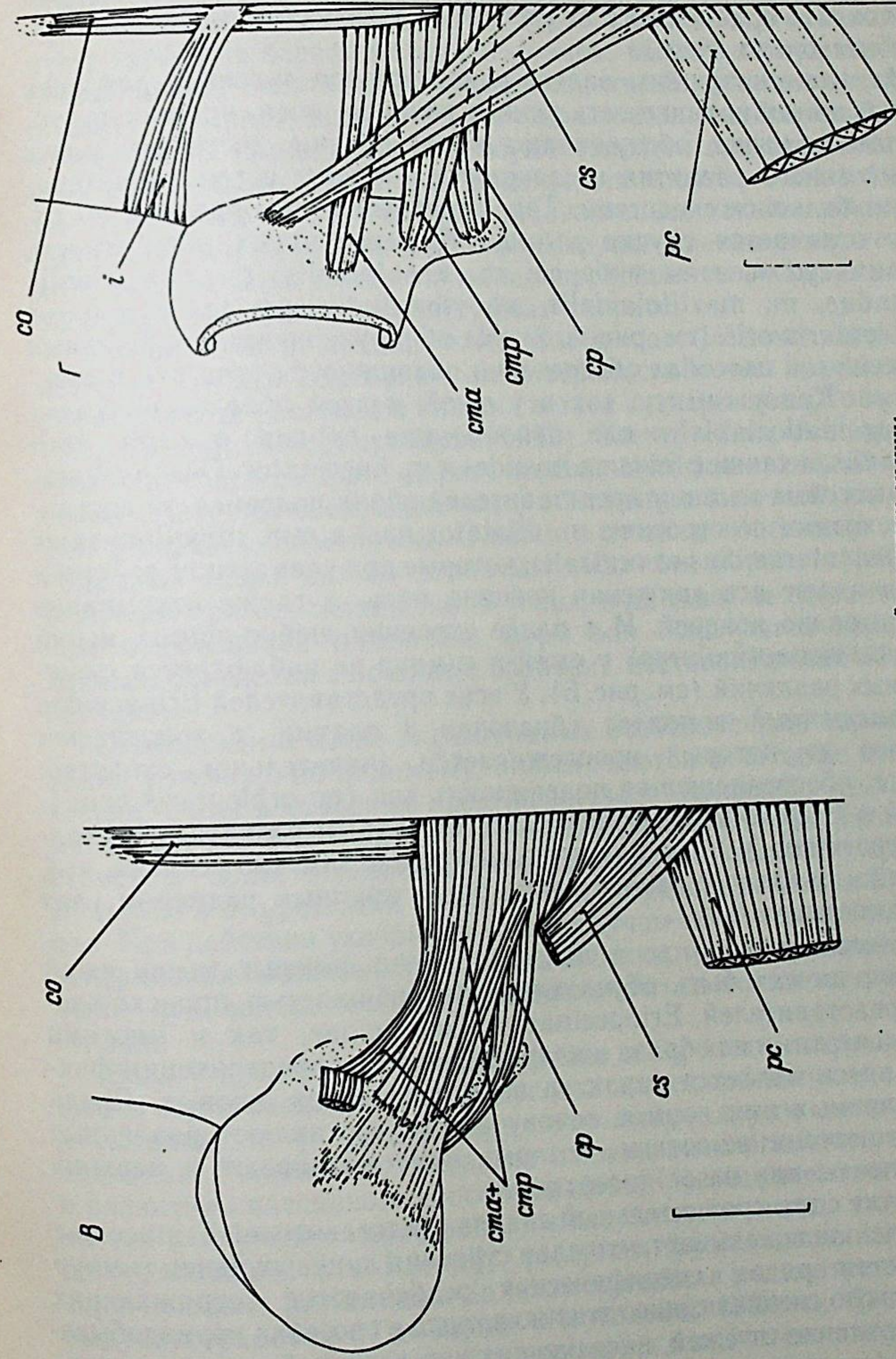
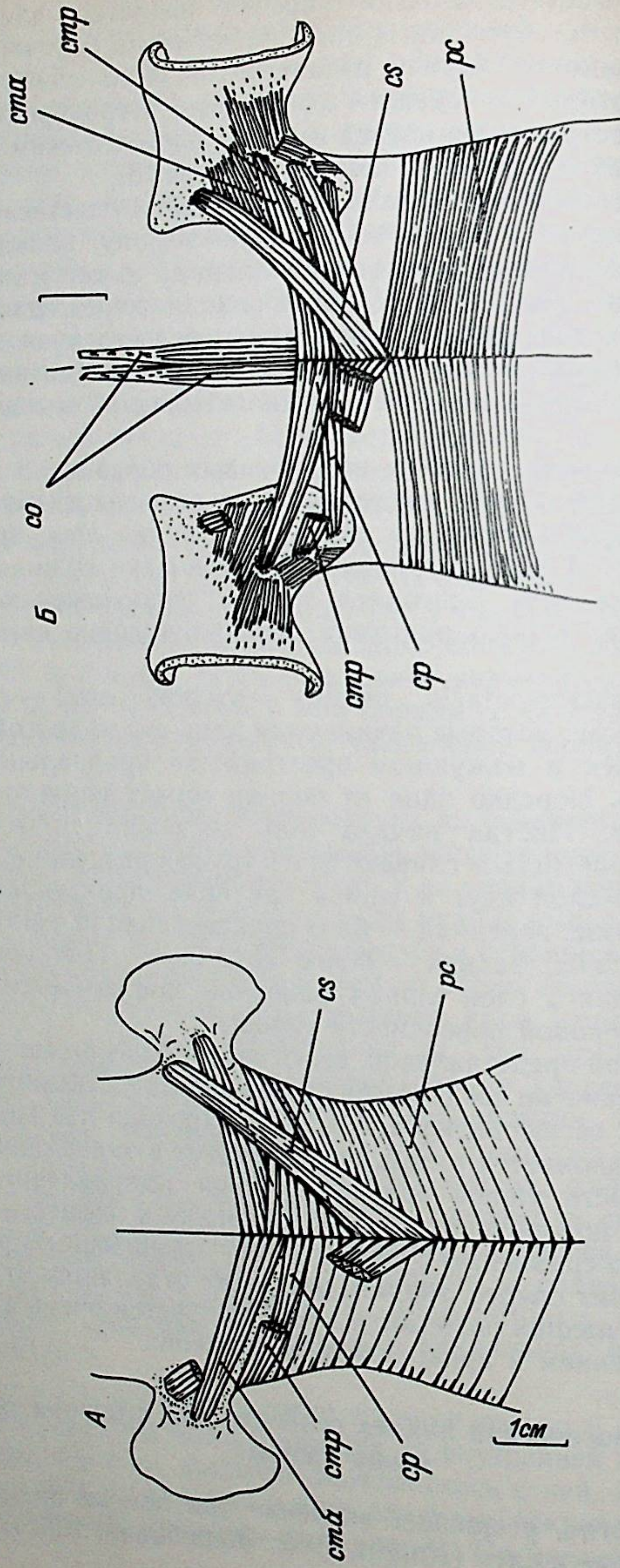


Рис. 5. Комплекс шейноушных мышц: А — *Echinorex gymnurus*; Б — *Hemiechinus auritus*; В — *Etinaceus egorovici*; Г — *E. dauricus* ста — м. *servicoauricularis medius anterior*; стп — м. *servicoauricularis posterior*; ср — м. *servicoauricularis profundus*; cs — м. *servicoauricularis superficialis*. Остальные обозначения как на рис. 3

жение опасности осуществляется в основном при помощи слуха (Herter, 1952). Зрение во всех случаях играет второстепенную роль. У *E. gymnurus* доминируют тактильная, зрительная и слуховая ориентация (Gould, 1978). Эти животные имеют очень крупные верхнегубные вибриссы и сильно выступающий вперед подвижный хоботок. По сравнению с *E. gymnurus* у *H. suillus* вибриссы развиты несколько хуже.

Из вышесказанного видно, какое важное значение для всех ежевых имеет подвижность ушных раковин, носа, вибрисс и губ. Комплексы мышц, обслуживающих эти органы, достигают у них значительного развития и сложности и вместе с тем характеризуются большим сходством. Так, заметным единообразием по составу отличается группа мышц, обеспечивающих подвижность верхних губ и зоны вибрисс: *m. nasolabialis*, *m. nasolabialis profundus*, *m. maxillolabialis*, *m. vibromotoricus*, *m. buccinator p. orbicularis oris* (см. рис. 1, 2). Не обнаружено принципиальных различий и в способах обеспечения подвижности угла рта и нижних губ. Как у гимнур, так и у ежей, к этой области подходят *m. zygomaticolabialis* или одноименная порция *m. sph. colli profundus*, а также *platysma myoides* и *m. buccinator*. Основу комплекса носовых мышц у представителей обоих подсемейств составляют сходные по строению *m. dilatator nasi* и *mm. maxillonasales dorsalis, intermedius et ventralis*, которые при совместном действии обеспечивают все движения кончика носа, а также открывание и закрывание ноздрей. И в плане строения шейно-ушных мышц (*mm. cervicoauriculares*) у ежей и гимнур не наблюдается существенных различий (см. рис. 5). У всех представителей *Eginaseidae* этот мышечный комплекс образован 3 слоями, в топографии каждого из которых прослеживается значительное сходство. Мышца, обеспечивающая подвижность век (*m. orbicularis oculi*), у ежей и *E. gymnurus* характеризуется слабым развитием и сходным строением. У *H. suillus* мускулатура век заметно усилена, что, очевидно, связано с относительно более крупным размером глаз этих животных.

Отмеченное сходство в плане строения лицевых мышц ежей и гимнур может быть обусловлено как общностью происхождения представителей *Eginaseinae* и *Galericinae*, так и многими общими чертами их образа жизни. Возможно, определяющим фактором здесь является характер кормодобывания ежевых. Среди потребляемых ими кормов основу всегда составляют различные беспозвоночные животные, которых они отыскивают в верхних слоях почвы или на ее поверхности.

Вместе с тем сравнительный анализ представителей *Eginaseinae* и *Galericinae* показывает, что план строения лицевых мышц гимнур отличается рядом специфических особенностей, отражающих более узкую специализацию этих животных в способах кормодобывания. В отличие от ежей, населяющих как лесные биотопы умеренной полосы, так и степные, пустынные ландшафты, представители

подсемейства *Galericinae* в настоящее время обитают лишь во влажных тропических лесах Юго-Восточной Азии. Среди объектов питания последних, как правило, преобладают дождевые черви, встречаются многоножки, тараканы, жуки, которых гимнуры могут отыскать в толстом слое лесной подстилки или в гниющей древесине поваленных деревьев (Davis, 1962). Помимо этого, они обследуют заросшие берега мелких водоемов, вблизи которых обычно предпочитают селиться. Есть сведения, что *E. gymnurus* неплохо плавает и ныряет, добывая в воде моллюсков, крабов, рыб (Lim, 1966). Поиск пищи, очевидно, осуществляется при активном участии удлиненного, достаточно подвижного хоботка. По всей видимости, зверьки пользуются им приблизительно так же, как кроты, выхухоли, землеройки и некоторые другие млекопитающие. При этом важную роль играет тактильная рецепция с помощью хорошо развитых подвижных верхнегубных вибрисс.

Среди объектов питания ежей обычно преобладают насекомые, которых зверьки подбирают на поверхности почвы или снимают с травянистых растений и нижних ветвей кустарников (Колоденко, 1974; Yalden, 1976; Жеребцова, 1982). Спектр их кормов расширяется и за счет поедания мелких позвоночных животных. Зверькам также доступны беспозвоночные, обитающие в лесной подстилке или в верхнем слое почвы. Однако в отличие от гимнур ежи не обладают таким сильно развитым хоботком, и роль тактильной рецепции при отыскании пищи у них, очевидно, не столь велика. При откапывании почвенных форм они пользуются передними лапами, определяя с помощью обоняния местоположение объектов питания.

Отмеченными выше характерными особенностями кормодобывания у гимнур, по-видимому, и объясняются некоторые специфические черты в строении предглазничного комплекса их лицевой мускулатуры. Так, наличие *m. maxillonasalis inferior* свидетельствует о более сложной дифференцировке носовых мышц у *H. suillus* и *E. gymnurus* по сравнению с представителями *Eginaseinae*. При действии указанной мышцы лучше обеспечивается дорсовентральная подвижность кончика хоботка, что имеет важное значение при поиске мелких беспозвоночных в толще лесной подстилки.

Если у представителей *Galericinae* в строении лицевых мышц видны черты специализации, обусловленные особенностями кормодобывания, то у ежей находит отражение другое направление адаптивной эволюции, связанное с появлением иглистого покрова и развитием пассивного способа защиты. Прежде всего это проявляется в глубоких перестройках ряда лицевых мышц заглазничного комплекса (*m. frontalis*, *platysma myoides*, *mm. sph. colli superficialis et profundus* и др.), которые были рассмотрены в предыдущих работах (Гамбарян, Жеребцова, 1988, а, б). Общий характер их преобразований заключается в значительном увеличении мышечной массы, усилении ее дифференциации, а также в

установлении тесного взаимодействия отдельных лицевых мышц с подкожной мышцей (*m. cutaneus maximus*) и непосредственно с покровами. Сильное разрастание *m. frontalis* у ежей одновременно сопровождается значительной редукцией *m. cervicooccipitalis*, который сохраняется лишь в виде очень узких мышечных лент, проходящих вдоль дорсальной средней линии черепа. Часть волокон *m. frontalis* у ежей закрепляется на переднем крае ушной раковины и на щитковом хряще, а другая порция — на тыльной поверхности ушной раковины вместе с *platysma myoides p. postauricularis* (см. рис. 4). Такие перестройки обеспечивают быстрое складывание ушной раковины и натягивание иглистого покрова на голову.

В связи с появлением иглистого панциря у ежей и захождением его передней границы в междушное пространство и в другие мышцы, двигающих ухо, происходят определенные преобразования. Так, *m. auricularis anterior superior* и *m. interscutularis*, найденные у гимнур, у большинства ежей отсутствуют. Только у *E. dauuricus* *m. interscutularis* обнаружен в виде очень слабой рудиментарной мышцы. Очевидно, вследствие разрастания и расчленения *m. frontalis* эта мышца оказалась в глубине, но в целом сохранила такую же, как у гимнур, топографию. Примечательно, что комплекс шейноушных мышц, располагающийся глубже *m. frontalis*, у ежей по сравнению с гимнурами остается практически без изменений (см. рис. 5).

Таким образом, у представителей каждого из подсемейств ежевых в строении лицевых мышц можно найти черты, свидетельствующие как об общности происхождения этих групп насекомоядных, так и о своеобразии путей их приспособительной эволюции. Следует также обратить внимание, что в пределах подсемейства *Erinaceinae E. dauuricus* выделяется рядом весьма специфических черт строения лицевых мышц, отличающих его от всех остальных видов (значительная степень обособления *p. zygomaticolabialis*, наличие рудиментарной *m. interscutularis*, а также специфических оттяжек, закрепляющихся на сухожилиях носовых мышц и на *m. nasolabialis*). Сохранение *m. interscutularis* у даурских ежей, вероятно, можно рассматривать и в качестве признака более древней их организации.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян П. П., Жеребцова О. В. О путях преобразования подкожной мускулатуры в связи с появлением иглистого покрова у насекомоядных (*Erinaceinae*, *Galericinae*, *Mammalia*). Сообщение 1. // Зоол. журн., 1988а.— Т. 67.— Вып. 1.— С. 79—89.
- Гамбарян П. П., Жеребцова О. В. О путях преобразования подкожной мускулатуры в связи с появлением иглистого покрова у насекомоядных (*Erinaceinae*, *Galericinae*, *Mammalia*). Сообщение 2. // Зоол. журн., 1988б.— Т. 67.— Вып. 2.— С. 189—199.
- Жеребцова О. В. Материалы по биологии ушастого ежа *Erinaceus (Hemiechinus) auritus* (*Insectivora*, *Erinaceidae*) в Заунгузских Каракумах. // Зоол. журн., 1982.— Т. 61.— Вып. 3.— С. 411—418.

- Колоденко А. И. Фауна и экология насекомоядных млекопитающих Туркмении: Автореф. канд. дис.— Ашхабад, 1974.— 20 с.
- Davis D. D. Mammals of the lowland rain-forest of North Borneo. // Bull. Natn. Mus. Singapore., 1962.— Vol. 31.— P. 1—129.
- Dobson G. E. A monograph of the Insectivora, systematic and anatomical. Pt. 1.— London, 1882.— 96 P.
- Gould E. The behavior of the moonrat *Echinosorex gymnurus* (*Erinaceidae*) and the pentail shrew *Ptilocercus lowi* (*Tupaiaidae*) with comments on the behavior of other Insectivora. // Z. Tierpsychol., 1978.— Bd. 48.— N 1.— S. 1—27.
- Gupta B. B. Studies on the morphology of the head region in the indian hedgehogs (*Paraechinus micropus micropus* and *Hemiechinus auritus collaris*). // Zool. Polon., 1962a.— Vol. 12.— Fs. 2.— P. 107—129.
- Gupta B. B. A study on the cutaneous muscles of the indian hedgehogs. // Zool. Polon., 1962b.— Vol. 12.— Fs. 4.— P. 423—430.
- Herter K. Igel.— Leipzig, 1952.— 58 S.— (Die neue Brehm—Bücherei. Hf. 71).
- Himly K. Über das Zusammenkugeln des Igels.— Braunschweig, 1801.— 36 S.
- Huxley T. H. The anatomy of vertebrated animals.— London, 1871.— 512 P.
- Knight M. Hedgehods. // Sunday Times., 1962.— N 3.— P. 1—24.
- Lim B. L. Note on the food habits of *Ptilocercus lowi* Gray and *Echinosorex gymnurus* Raffles in Malaya with remarks on „ecological labeling“ by parasite patterns. // J. Zool., 1967.— Vol. 152.— P. 375—379.
- Meinertz T. Die Facialmuskulatur der Insektenfresser (*Insectivora*). Teil 1: *Erinaceus europaeus* und *Talpa europaea*. // Gegenbaurs morph. Jb., 1978.— Bd. 124.— N 3.— S. 385—409.
- Michelsson G. Die Hautmuskulatur des Igels (*Erinaceus europaeus*). // Gegenbaurs morph. Jb., 1922.— Bd. 51.— S. 147—229.
- Yalden D. W. The food of the hedgehod in England. // Acta theriol., 1976.— Vol. 21.— N 30.— P. 401—424.

O. V. Zhrebtsova

THE FACIAL MUSCULATURE OF SOME ERINACEIDS

Summary

The representatives of the *Erinaceidae* family including 2 species of the *Galericinae* subfamily, and 5 species of the *Erinaceinae* subfamily were examined. The comparative morphofunctional analysis of the facial musculature, particularly of the preorbital muscles was carried out. The comparison was made of the structural peculiarities of the facial muscles with some distinctive biological features to ascertain the adaptive evolutionary patterns in the *Erinaceidae*. The *Galericinae* show the specialization features dependent on their feeding pattern, whereas in the facial muscles structure in the *Erinaceinae* the adaptations connected with the appearance of quill covering and the development of passive defence are reflected.

УДК 599.365:591.485:591.185.5

М. В. Зайцев, А. А. Шибков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Ленинградский государственный университет

СТРОЕНИЕ СРЕДНЕГО УХА И ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХА ЕЖЕЙ (INSECTIVORA, ERINACEIDAE)

Исследованы звуковые сигналы, частотные характеристики слуха и строение среднего уха 6 видов ежей фауны СССР: *E. europaeus* L., 1758; *E. concolor* Martin, 1838; *E. amurensis* Schrenck, 1858; *E. dauuricus* Sund., 1841; *H. auritus* Gmel., 1770; *H. hypomelas* Brandt, 1836.

Для исследованных видов характерны два основных типа строения среднего уха. Наиболее генерализованный наблюдается у обыкновенного, белогрудого, амурского и даурского ежей и характеризуется слабым развитием барабанных полостей, небольшой барабанной перепонкой, сравнительно массивными слуховыми косточками, свободной связью молоточка с барабанной костью. Второй тип, производный от первого, отмечен у ушастого и длинноиглого ежей. У них увеличен объем и степень замкнутости барабанных полостей, площадь барабанной перепонки; молоточек жестко связан с барабанной костью, уменьшен вес слуховых косточек. У ежей первой группы повышена чувствительность к частотам средней части звукового диапазона (4,2—9 кГц). Область максимальной чувствительности слуха у ежей второй группы значительно шире (4—30 кГц). Корреляция между частотными настройками слуха ежей и спектральными характеристиками их сигналов отсутствует. Предполагается, что изменение частотных настроек слуха и морфологии среднего уха у ушастого и длинноиглого ежей связано с изменением роли слуха в процессе кормодобывания и характере оборонительного поведения.

Современные виды ежей подсемейства *Eginaceinae* представляют собой немногочисленную, достаточно хорошо обособленную группу как внутри семейства *Eginaceidae*, так и внутри всего отряда насекомоядных (*Insectivora*). Разные виды этого подсемейства приспособились к существованию в различных климатических и экологических условиях. Это вызвало существенные изменения в морфологии этих животных, однако уровень дивергенции между отдельными видами и группами видов различен и по-разному трактуется разными исследователями, что, в конечном счете, приводит к расхождению во взглядах на систему подсемейства (Thomas,

1918; Ellerman, Morrison—Scott, 1951; Долгов, Юдин, 1975; Гурев, 1979).

Определенный прогресс в изучении систематики этой группы, на наш взгляд, может быть достигнут при комплексном систематическом подходе, ведущую роль в котором должен играть морфофункциональный анализ различных органов и систем органов.

Настоящая работа является лишь частью такого исследования и посвящена изучению слухового анализатора ежей. Основной целью является описание морфологии среднего уха современных видов, определение акустических характеристик их сигналов, а также попытка функциональной оценки обнаруженных различий и установление связи между особенностями слуха ежей, с одной стороны, и их образом жизни и систематическим положением отдельных видов, с другой.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили коллекции Зоологического института АН СССР, Зоологического музея МГУ, Института биологии СО АН СССР.

Морфологическое описание основано на изучении слуховых полостей *Eginaceus europaeus* L., 1758 (14 экз.), *E. concolor* Martin, 1838 (24 экз.), *E. amurensis* Schrenck, 1858 (12 экз.), *E. dauuricus* Sund., 1841 (20 экз.), *Hemiechinus auritus* Gmel., 1770 (20 экз.), *H. hypomelas* Brandt, 1836 (22 экз.). Описание проводили на сухих черепах. Это допустимо, поскольку слуховые косточки ежей и, особенно, барабанная кость достаточно крупны и не деформируются при аккуратной чистке черепа. Для контроля использовали также экземпляры, фиксированные в спирте или формалине.

Измерения слуховых барабанов проводили штангенциркулем с точностью 0,1 мм, измерения слуховых косточек — окуляр-микрометром микроскопа МБС—2 при увеличении 8×1 и 8×2 с точностью 0,1 и 0,05 мм. Площадь барабанной перепонки определяли по *sulcus tympanicus* барабанной кости и внутренним границам сосцевидного отростка. Плечи рычагов молоточка и наковальни рассчитывали как расстояния от конца рукоятки молоточка и центра чечевицеобразного отростка наковальни до оси качания. При этом под ось качания принималась прямая, проходящая через вершину короткого отростка наковальни и точку соединения переднего отростка молоточка с барабанной костью.

Определение среднего веса слуховых косточек проводили путем взвешивания серий слуховых косточек (10—15 экз. каждого вида) на торсионных весах с точностью до 0,05 мг.

Номенклатура структур барабанных полостей и слуховых косточек дана по Батлеру и Хенсону (Butler, 1956; Henson, 1961). Достоверность различий параметров определяли по критерию Стьюдента.

Частотно-пороговые кривые (ЧПК) ежей измеряли с помощью двух методик: условнорефлекторной и электрофизиологическим методом регистрации N_4 вызванного потенциала заднего двуххолмия среднего мозга (Мовчан, Шибков, 1983). Эксперименты проводили в звукоизолированной антиреверберационной камере. В электрофизиологической методике ЧПК измеряли на животных, находящихся под

нембуталовым наркозом, в диапазоне от 0.1 до 100 кГц. В опытах использовались одиночные акустические сигналы длительностью 30 мс со временем нарастания фронта 2 мс.

При использовании условнорефлекторной методики бодрствующих животных помещали в сетчатую клетку размером 25×20×20 см. В качестве условного акустического раздражителя использовали тональные импульсы частотой от 1 до 25 кГц длительностью 2 с и временем нарастания фронта 200 мс. Выработку условного рефлекса осуществляли путем сочетания подачи звукового сигнала и обдувания морды животного струей воздуха. Показателем реакции являлось подергивание иглами головы, обычно наблюдаемое при сворачивании ежей в шар. Звук предъявляли только в момент, когда голова ежей была ориентирована в сторону источника звука.

Записи акустических сигналов ежей проводили при помощи микрофона МД-74 и магнитофонов „Аврора-стерео“ и „Репротер-6“. Параметрический анализ магнитных записей сигналов животных осуществляли на динамическом 48-фильтровом спектрографе в диапазоне 0.1—10 кГц. В связи с ограниченными диапазоном частот анализирующей аппаратуры проводили понижение частоты сигнала путем двукратного замедления воспроизведения магнитных записей.

Структурные характеристики акустических сигналов ежей

У взрослых ежей акустические сигналы отмечали преимущественно при агонистическом поведении. Это были, как правило, не голосовые сигналы, а звуки, генерируемые с помощью воздушной струи на вдохе и выдохе. При встрече зверьки издавали серии однотипных фыркающих звуков, длительность которых у всех изученных видов варьировала в широких пределах (табл. 1). В каждом звуке можно выделить от двух (у обыкновенного и длинноиглого) до четырех (у белобрюхого, амурского и ушастого ежей) областей, в которых частотные составляющие выражены наиболее отчетливо (рис. 1 *вклейка*). Усиление агрессивности животных приводило к локализации сигналов у ушастого ежа в двух областях — 0.8 и 15 кГц (рис. 1, *ж*), а у ежей рода *Erinaceus* — к издаванию последовательностей звуков, различающихся по своим физическим параметрам. Последние издавали „фырканья“, вслед за которыми следовали сопящие звуки длительностью 1200—

Таблица 1

Частотные и временные характеристики „фырканий“ ежей

Вид	Длительность, мс	Области наиболее выраженных частот, кГц
<i>E. europaeus</i>	150—280	0—2.5; 4.5—18.0
<i>E. concolor</i>	75—500	0.3; 6.8; 9.2
<i>E. amurensis</i>	320—620	0.4; 3.0; 8.8; 18.0
<i>H. auritus</i>	180—340	0.9; 3.0; 8.2
<i>H. hypomelas</i>	100—300	0.3—6.0; 15.0

2100 мс. Спектр „сопений“ характеризуется наличием одного спектрального максимума в области 6.8 кГц. Заканчивалась последовательность серией коротких (25—35 мс) импульсов с наиболее выраженными частотами в областях 1.7 и 17.5 кГц (рис. 1, *б*).

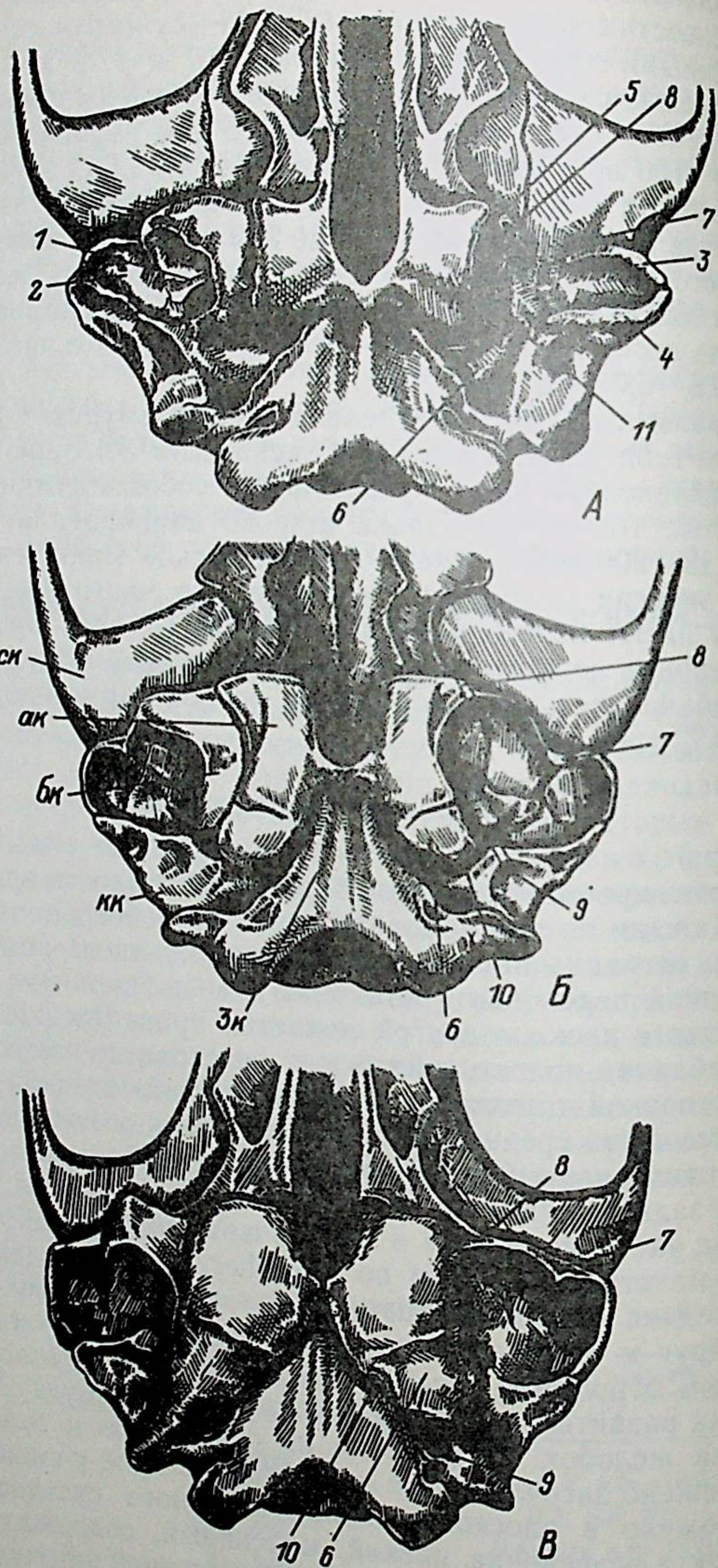
Голосовые сигналы взрослых ежей отмечены только в период размножения. Так, самец белобрюхого ежа издавал серии коротких (20—100 мс), низких по частоте (до 4.8 кГц) звуков. У самки ушастого ежа в момент ее преследования самцом зарегистрированы звуки длительностью от 84 до 256 мс, спектр которых состоял из одного энергетически хорошо выраженного максимума в области 13.2 кГц (рис. 1, *з*). В момент попытки к спариванию самка издавала серии коротких (18—25 мс) щелчков с частотой заполнения 0.8—6.0 кГц (рис. 1, *и*).

Сигналы детенышей изучены только у амурских ежей. Отмечены два типа звуков: щелчки и пiski. Щелчки, зарегистрированные у однодневных ежат, представляют собой короткие звуки длительностью 15—17 мс. Пiski широко варьировали по длительности (19—200 мс) и имели гармоническое заполнение с максимумом энергии в области 5—7 кГц. По частотно-временному рисунку пiski можно разделить на две группы: простые звуки, стационарные по частоте, и звуки с отчетливой модуляцией частоты. Глубина частотной модуляции первой гармоники составляет 23—104% (рис. 1, *л*).

Строение среднего уха

Барабанные полости. Все изученные виды ежей имеют достаточно просто устроенные барабанные полости однокамерного типа. Каждая из них подразделяется на собственно барабанную полость, отграниченную от наружного слухового прохода частью барабанной перепонки (*pars tensa*), и добавочную, отделенную от слухового прохода другой ее частью (*pars flaccida*). Собственно барабанная полость составляет пространство между барабанной перепонкой и медиальной (лабиринтной) стенкой; в ней находятся все части среднего уха, за исключением головки молоточка и тела наковальни. Стенки добавочной барабанной полости образованы заднеслуховым и засочленовым отростками; в ней находятся те части молоточка и наковальни, которые образуют наковальне-молоточковое (*J-M* по Fleischer, 1973) сочленение.

Передняя стенка барабанной полости составлена направленными друг к другу засочленовым отростком скуловой кости и слуховым отростком алисфеноида. У ежей р. *Erinaceus* оба эти отростка развиты слабо и не доходят друг до друга. Между ними остается желобок. Латерально по отношению к этому желобку расположено засочленовое отверстие, которое у ежей этого рода расположено в плоскости нижнечелюстного сустава. Скуловой отросток алисфеноида низкий, массивный, содержит в себе незамкнутый канал для прохождения внутренней веточки стремечковой артерии (рис. 2, *а*).



у ежей рода *Hemiechinus* засочленовный отросток скуловой кости и слуховой отросток алисфеноида развиты значительно сильнее; достигая друг друга, они срастаются и образуют сплошную костную стенку барабанной полости. При этом засочленовное отверстие оказывается приподнятым над уровнем нижнечелюстного сустава. В алисфеноидной части передней стенки барабанной полости имеется замкнутое отверстие для внутренней ветви стремечковой артерии (рис. 2, б, в).

Латеральная стенка барабанной полости у ежей образована засочленовным отростком скуловой и заднеслуховым отростком каменной кости. У обыкновенного, белогрудого, амурского и даурского ежей эти отростки массивные. Формируемая этими отростками добавочная барабанная полость невелика по объему. У ушастого и длинноиглого ежей латеральные стенки барабанной полости заметно истончаются. При этом увеличиваются размеры добавочной барабанной полости (см. рис. 2, б, в).

Задняя стенка барабанной полости у ежей рода *Erinaceus* несет крупное заднее рваное отверстие (for. lacertum posterius). У *H. hypomelas* задняя стенка барабанной полости имеет более обособленный вид за счет развития заднеслухового и слухового отростков каменной кости. В результате этого заднее рваное отверстие дифференцируется на наружное сонное отверстие (for. carotis externus), шило-сосцевидное (for. stylomastoideum) и for. lacertum posterius s. str. (см. рис. 2, в). У *H. auritus* полностью отделено только for. stylomastoideum, вместо наружного сонного отверстия имеется незамкнутое, хорошо выраженный желоб (см. рис. 2, б).

Медиальная стенка барабанной полости формируется слуховыми отростками алисфеноида и каменной кости. У ежей рода *Hemiechinus* особенно длинноиглого ежа, они заметно истончены и „вздуты“, по сравнению с таковыми у ежей рода *Erinaceus*.

Барабанная кость у всех исследованных видов свободно, посредством слоя соединительной ткани, присоединяется к костям черепа, формирующим барабанную полость. Она имеет вид незамкнутого кольца и состоит из передней и задней ножек. По внутренней поверхности барабанной кости тянется бороздка (sulcus tympanicus), к которой крепится pars tensa. Pars flaccida прикрепляется к внутренним границам засочленовного и заднеслухового отростков. У ежей рода *Erinaceus* обе ножки длинноиглого ежей развиты сравнительно хорошо, у ушастого и длинноиглого ежей намечается тенденция к редукции задней ножки (см. рис. 2).

Рис. 2. Строение барабанных полостей у обыкновенного (А), ушастого (Б) и длинноиглого (В) ежей:

1 — собственно барабанная полость, 2 — добавочная барабанная полость, 3 — засочленовный отросток, 4 — заднеслуховой отросток, 5 — слуховой отросток алисфеноида, 6 — слуховой отросток каменной кости, 7 — засочленовное отверстие, 8 — отверстие внутренней ветви стремечковой артерии, 9 — шило-сосцевидное отверстие, 10 — отверстие сонной артерии, 12 — яремное отверстие; ск — скуловая кость, кк — каменная кость, ак — крыловидные отростки основной клиновидной кости, зк — основная затылочная кость, бк — барабанная кость

В целом слуховые полости ушастого и длинноиглого ежей имеют более обособленный вид, по сравнению с таковыми у ежей рода *Erinaceus*. Как видно из таб. 2, для ежей этого рода характерно как абсолютное, так и относительное увеличение размеров барабанных полостей. При этом важно отметить, что увеличиваются в равной степени как собственно, так и добавочная слуховые полости.

Параллельно этому у ушастого и длинноиглого ежей наблюдается увеличение площади барабанной перепонки. Ее величина у *H. auritus* и *H. hypomellus* в среднем составляет соответственно 30.8 мм² и 37.8 мм², в то время как у всех видов рода *Erinaceus* аналогичный показатель изменяется в пределах от 20.7 до 24.0 мм² (см. табл. 2). Различия по площади барабанной перепонки между видами разных родов всегда высоко достоверны ($p < 0,01$).

Слуховые косточки. В молоточке (malleus) у ежей принято выделять головку, шейку, рукоятку, ламину, передний, шаровидный и латеральный отростки (рис. 3). Головка молоточка у ежей рода *Erinaceus* крупная, массивная. У обыкновенного и белогрудого ежей на ее передне-нижнем крае имеется бугорок с хорошо выраженным шипом. Форма шипа у этих двух видов специфична; у амурского и даурского ежей аналогичных шипов нет. Ежи рода *Hemiechinus* имеют более изящную, меньшую по размерам головку молоточка. Вследствие этого расположенные на ней поверхности наковальне-молоточкового сустава у этих видов более узкие (2.3—2.5 мм), чем у ежей рода *Erinaceus* (3.0—3.5 мм).

Шейка молоточка у обыкновенного, белогрудого и амурского ежей имеет округлое сечение; у ушастого и длинноиглого ежей она уплощена и скручена относительно своей оси. Плоскость шейки в ее проксимальном отделе перпендикулярна плоскости ламины, но параллельна в дистальном. У даурского ежа шейка молоточка уплощена, как у ушастых ежей, но не так сильно скручена. В дистальном отделе шейку молоточка пересекает желобок для прохождения веточки лицевого нерва (chorda tympani). Около нее расположен мышечный отросток (processus muscularis malleolaris), к которому прикрепляется сухожилие напрягателя барабанной перепонки (tendo m. tensor tympani). Как справедливо отмечал С. И. Огнев (1951), у всех видов ежей рода *Erinaceus* этот отросток хорошо развит, у ушастого же и длинноиглого ежей он выражен очень слабо (см. рис. 3).

Форма рукоятки молоточка у всех исследованных видов сходна, однако размеры ее различны. У ежей рода *Hemiechinus* рукоятка несколько более длинная, чем у видов рода *Erinaceus*. Средние размеры рукоятки *H. auritus* и *H. hypomellus* равны соответственно 3.49 и 3.50 мм, в то время как у обыкновенного, белогрудого и амурского ежей аналогичные величины составляют 3.01, 3.08 и 2.96 мм (табл. 3). Указанные различия статистически достоверны ($p < 0,001$). Даурский еж имеет несколько более крупную рукоятку (3.23 мм), которая по длине статистически достоверно отличается

Таблица 2

Размеры и пропорции барабанных полостей и барабанных перепонек ежей

Вид	n	Барабанная полость			Барабанная перепонка		
		длина, мм	ширина, мм	длина, % от максимальной ширины	площадь р. tensa, мм ²	площадь р. flaccida, мм ²	общая площадь, мм ²
<i>E. europaeus</i>	14	10.16* 9.1—11.0	5.31 4.8—5.9	0.38 0.34—0.46	14.55 13.0—15.5	5.85 5.0—7.5	20.7 18.0—23.0
<i>E. concolor</i>	12	10.07 8.8—11.4	5.96 5.2—7.3	0.36 0.33—0.42	17.08 15.5—18.5	6.92 6.0—8.0	24.0 21.5—26.0
<i>E. amurensis</i>	12	10.57 9.7—11.8	6.0 5.6—6.6	0.39 0.34—0.42	17.0	7.0 6.5—7.5	24.0 23.5—24.5
<i>E. dauuricus</i>	21	11.43 10.2—12.5	5.97 5.0—6.7	0.43 0.40—0.45	18.14 16.5—18.5	6.43 6.0—6.5	24.0 21.5—25.0
<i>H. auritus</i>	21	11.35 10.4—12.1	7.46 6.9—8.2	0.47 0.42—0.49	21.54 19.9—24.5	9.65 8.5—11.5	30.8 28.5—33.0
<i>H. hypomellus</i>	22	12.0 11.2—13.2	9.24 7.2—10.2	0.45 0.42—0.48	25.06 23.0—27.0	12.44 11.0—13.5	37.8 35.0—40.5

* Верхняя строка — среднее значение признака, нижняя — минимальное и максимальное значение признака.

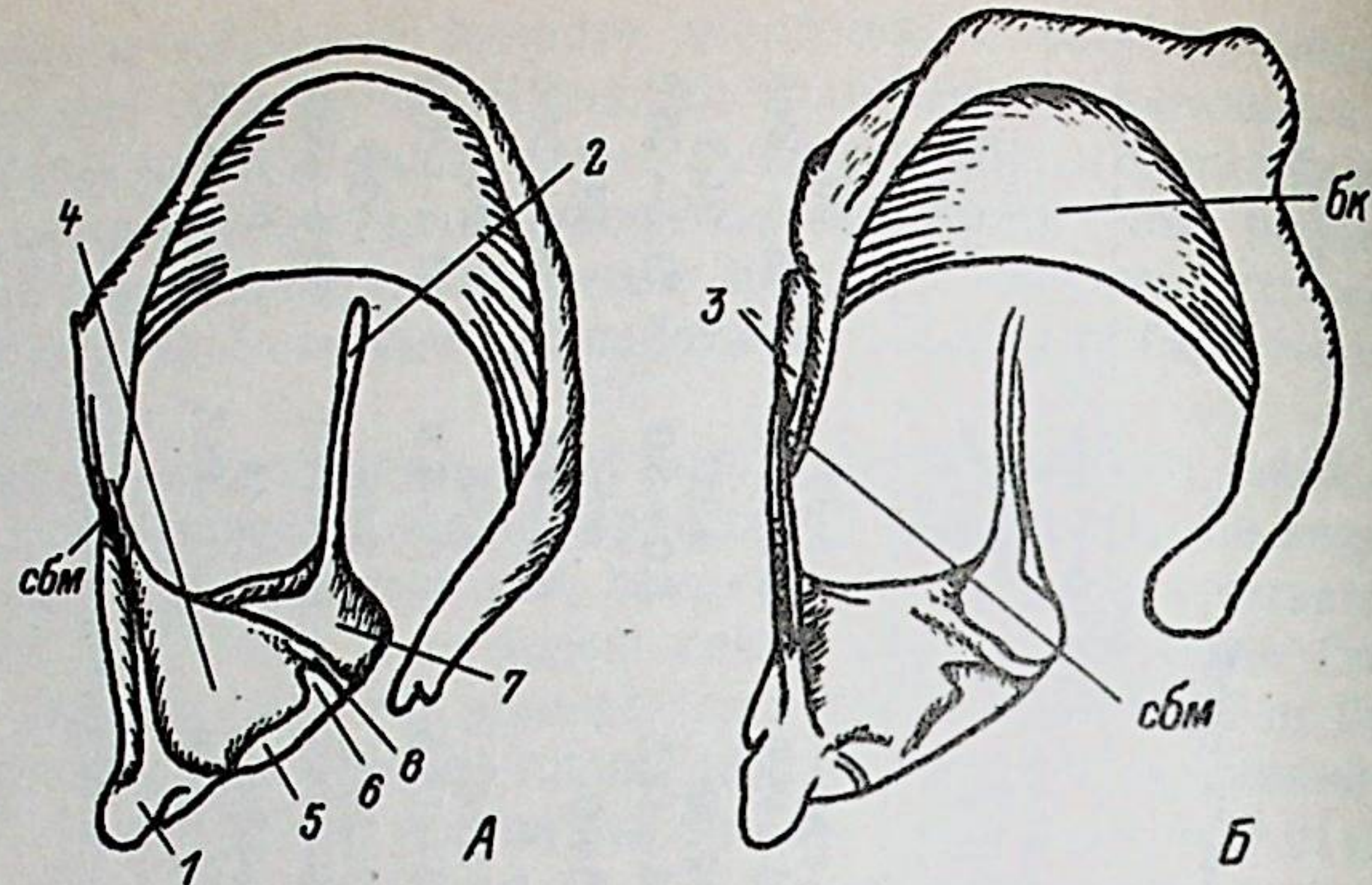


Рис. 3. Строение молоточка у ушастого (А) и обыкновенного (Б) ежей (вид с медиальной стороны):

1 — головка, 2 — рукоятка, 3 — передний отросток, 4 — ламина, 5 — шейка, 6 — мышечный отросток, 7 — шаровидный отросток, 8 — желобок веточки лицевого нерва; бк — барабанная кость, сбм — место соединения переднего отростка молоточка и барабанной кости

от таковой у ушастого, длинноиглого ($p < 0,01$) и амурского ($p < 0,05$) ежей.

Ежи родов *Erinaceus* и *Hemiechinus* существенно отличаются по строению переднего отростка молоточка. У первых он короткий (см. табл. 3), относительно свободно связан с барабанной костью. Эта связь осуществляется посредством слоя плотной соединительной ткани и в целом соответствует II типу J-M сочленения (Fleischer, 1973, 1978). Такой тип J-M сочленения считается сходным для всех плацентарных млекопитающих и характерным для форм, не использующих сигналы высокой частоты (Henson, 1961; Peterson et al., 1974). У ушастых и длинноиглых ежей передний отросток молоточка узкий и длинный (см. табл. 3), жестко связанный с барабанной костью. Жесткость связи у этих видов достигается за счет полного слияния этих костей. Такой тип сочленения слуховых косточек в большей степени соответствует I типу J-M соединения (Fleischer, 1973), который следует рассматривать как производный от II типа J-M сочленения и способный проводить высокочастотные сигналы (Peterson et al., 1974; Burda, 1973).

В строении ламины, латерального и шаровидного отростков существенных различий между исследованными видами не обнаружено.

Наковальня (incus) состоит из тела, несущего фасетки для соединения с головкой молоточка, короткой и длинной ножек наковальни, а также чечевицеобразного отростка (рис. 4). В строении этой косточки ни по размерам (см. табл. 3), ни по строению не удалось обнаружить каких-либо четких различий, которые можно было бы истолковать как функционально важные. Заслуживает

Таблица 3

Размеры и средний вес слуховых косточек ежей

Вид	Молоточек					Наковальня					Стремя			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	длина, мм	средн. вес, мг	л
	л	средн. вес, мг	длина рукоятки, мм	длина переднего отростка, мм	3/4	л	средн. вес, мг	длина, мм	л	средн. вес, мг	длина, мм			
<i>E. europaeus</i>	10	—	3.01	4.34	1.45	10	1.72	1.77	9	0.38	1.51	1.77	0.38	1.51
			2.8—3.2	4.1—4.5	1.28—1.61			1.7—1.8			1.45—1.55			
<i>E. concolor</i>	14	4.50	3.08	5.31	1.72	15	1.66	1.84	13	0.35	1.54	1.84	0.35	1.54
			2.9—3.3	4.9—6.1	1.55—1.90			1.7—2.0			1.40—1.70			
<i>E. amurensis</i>	4	—	2.96	4.53	1.51	6	—	2.20	6	—	1.55	2.20	—	1.55
			2.7—3.1	4.0—4.9	1.33—1.63			2.0—3.0			1.40—1.70			
<i>E. dauuricus</i>	17	—	3.23	5.64	1.67	15	1.58	1.94	14	0.36	1.58	1.94	0.36	1.58
			3.2—3.6	4.8—6.4	1.50—1.92			1.90—2.3			1.50—1.75			
<i>E. auritus</i>	21	4.25	3.49	6.62	1.91	20	1.07	1.89	20	0.27	1.31	1.89	0.27	1.31
			3.2—3.8	6.1—6.4	1.75—2.12			1.7—2.0			1.20—1.45			
<i>H. hypomelas</i>	12	—	3.50	7.20	2.07	12	1.18	2.01	11	0.25	1.47	2.01	0.25	1.47
			3.2—3.8	6.2—7.9	1.83—2.36			1.8—2.25			1.30—1.60			

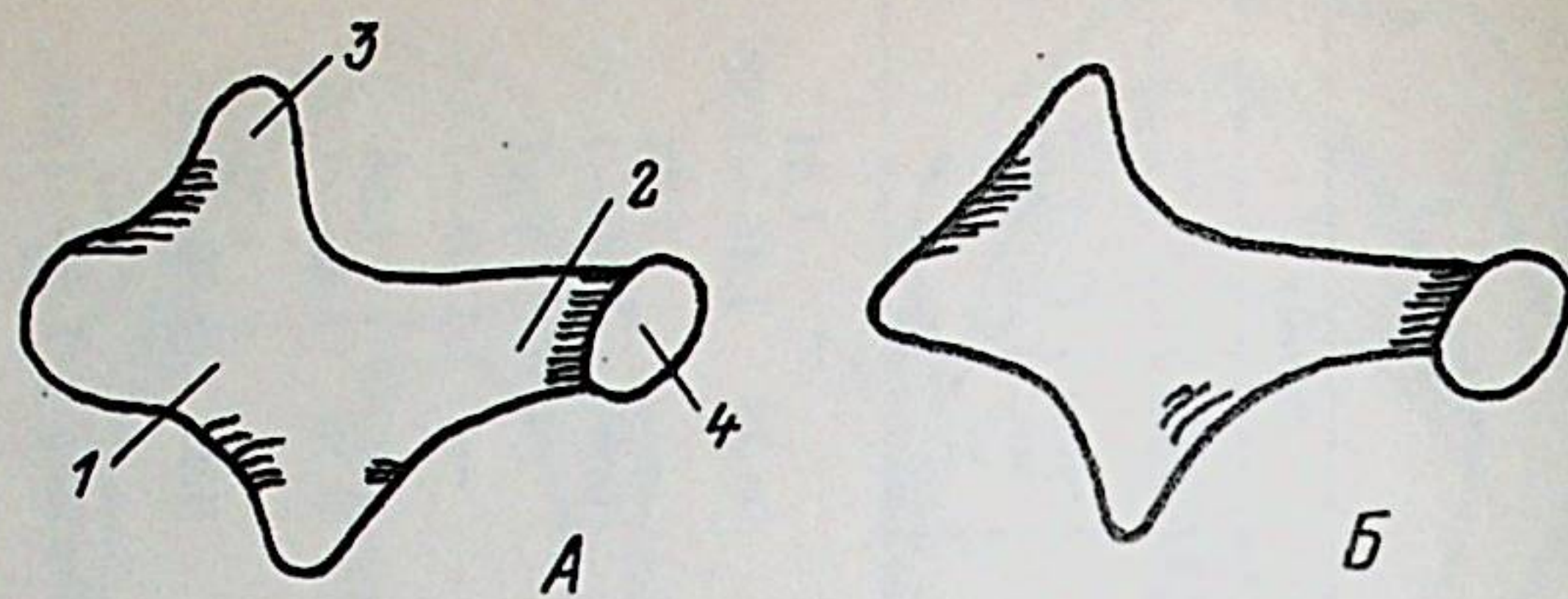


Рис. 4. Строение наковальни даурского (А) и ушастого (Б) ежей: 1 — тело, 2 — длинный отросток, 3 — короткий отросток, 4 — чечевицеобразный отросток

внимания лишь факт уменьшения среднего веса этой косточки у ежей рода *Hemiechinus* по сравнению с видами рода *Erinaceus*. Так, средний вес наковальни у *H. auritus* и *H. hypomelas* составляет соответственно 1.07 и 1.18 мг, в то время как у обыкновенного и белогрудого ежей он достигает 1.66 и 1.72 мг (см. табл. 3).

С. И. Огнев (1951) отмечал отсутствие чечевицеобразного отростка у даурского ежа и считал, что стремя присоединяется к наковальне у этого вида посредством особой выемки *sacculi apicalis*, расположенной на дистальном конце длинной ножки. В изученной нами серии этого вида не было обнаружено ни одного экземпляра, у которого наковальня была бы лишена чечевицеобразного отростка. Соединение *incus* и *stapes* у даурского ежа осуществляется, как и у других видов млекопитающих.

Стремя (*stapes*) состоит из головки, роstralной и каудальной ножек и основания (рис. 5). На каудальной ножке располагается небольшой мышечный отросток (*processus muscularis stapediale*), к которому прикрепляется стремени мышца. Наиболее сильно этот отросток развит у ежей рода *Erinaceus*, особенно у обыкновенного ежа. У *H. auritus* и *H. hypomelas* мышечный отросток стремени почти не выражен. В целом стремя у этих видов более изящное и легкое; его средний вес равен 0.25—0.27 мг, тогда как у ежей рода *Erinaceus* — 0.35—0.38 мг (см. табл. 3).

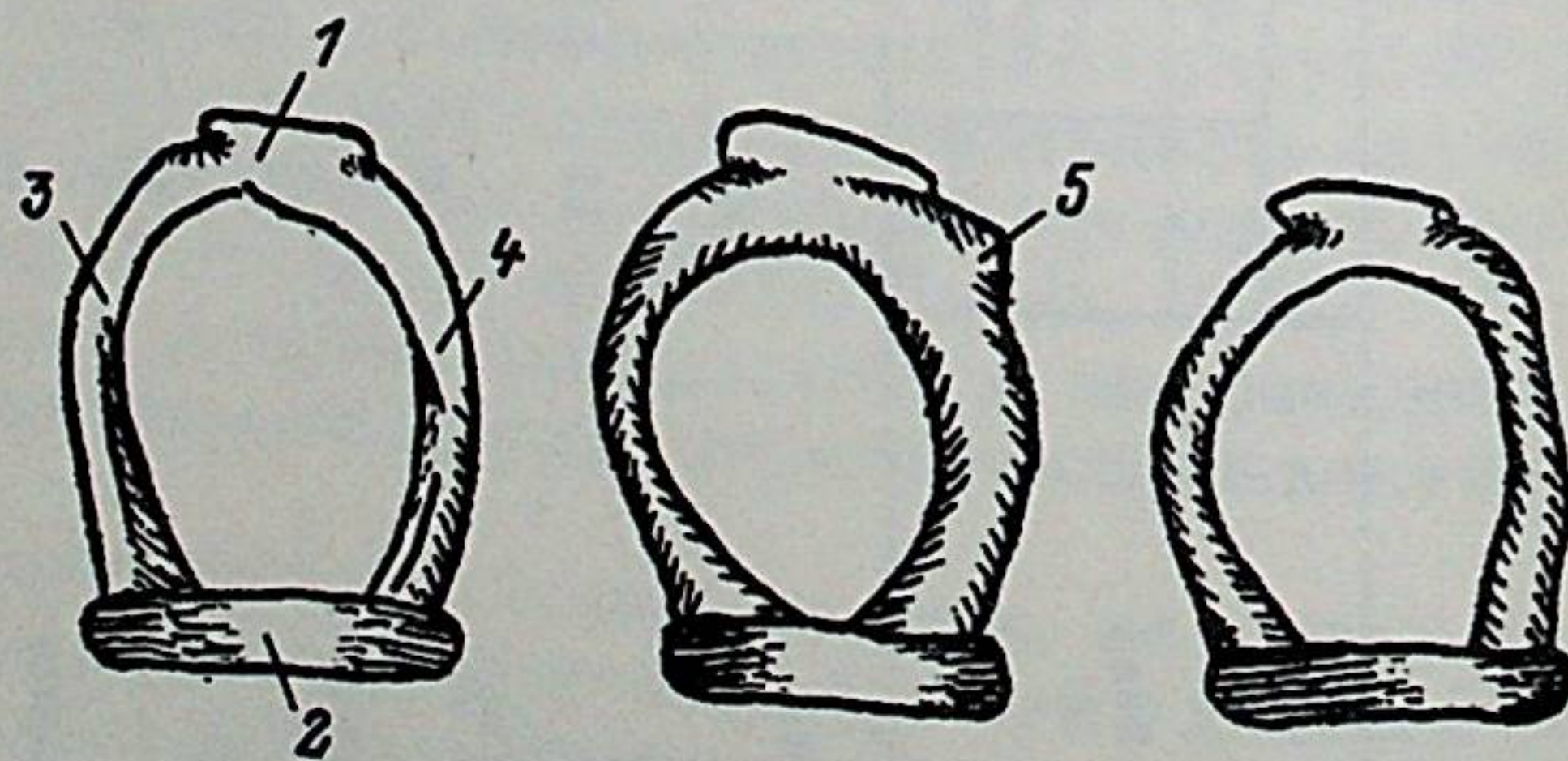


Рис. 5. Строение стремени у белогрудого (А), даурского (Б) и ушастого (В) ежей: 1 — головка, 2 — основание, 3 — роstralная ножка, 4 — каудальная ножка, 5 — мышечный отросток

Эффективность работы среднего уха принято определять на основании расчета конечного трансформационного отношения K_t , упрощенная формула расчета которого выглядит как $K_t = K_2 \times K_1$ (Henson, 1961; Burda, 1973), где K_2 — коэффициент отношения площадей, K_1 — коэффициент рычажного отношения. Первый из них определяет силу звукового давления, оказываемого на жидкость внутреннего уха, и рассчитывается как отношение площади барабанной перепонки к площади овального окна*. Коэффициент рычажного отношения рассчитывается как отношение плеча рычага молоточка к плечу рычага наковальни.

Как видно из табл. 4, величины всех этих коэффициентов значительно выше ($p < 0,001$) у *H. auritus* и *H. hypomelas*, чем у ежей рода *Erinaceus*. Так, значения K_t у ушастого и длинноухого ежей составляют в среднем 115.7 и 120.8, а у обыкновенного, белогрудого, амурского и даурского ежей — только 81.6—94.0 (см. табл. 4).

Функциональная характеристика слуха у ежей

Исследование частотных настроек слуха *E. euroraicus* в электрофизиологических экспериментах показало, что вызванные потенциалы задних холмов четверохолмия обнаруживаются в диапазоне частот от 0.8 до 20 кГц. Наименьшие пороги восприятия соответствуют частоте 6 кГц, а область максимальной чувствительности (измеренная на уровне 10 дБ над порогом восприятия тона 6 кГц) располагается в пределах 4.2—9 кГц (рис. 6,а). ЧПК характеризуется резким понижением, начиная с 2 кГц до оптимальной частоты (6 кГц), затем, по мере повышения частоты, кривая круто поднимается вверх. Так, перепад порогов для частот 2 кГц и 6 кГц в среднем составляет 33 дБ, а для 6 кГц и 20 кГц — 39 дБ.

Близкие по форме ЧПК получены и у амурских ежей. У этих животных область максимальной чувствительности слуха располагается в пределах 5—11 кГц, а наименьшие пороги восприятия отмечены на частоте 8 кГц (рис. 6,б).

Исследования частотных настроек слуха *E. concolor* в условно-рефлекторной методике показало, что диапазон воспринимаемых частот у этого вида располагается, в основном, в звуковой области, а область максимальной чувствительности приходится на частоты 2—11 кГц (рис. 6,в).

По литературным данным (Ravizza et al., 1969), полученным посредством условно-рефлекторной методики, у ушастого ежа наименьшие пороги чувствительности слуха расположены на частоте 8 кГц, однако область максимальной чувствительности гораздо

* В настоящей работе K рассчитывался как отношение площади барабанной перепонки к площади основания стремени, так как предполагается наличие прямо пропорциональной зависимости между последней величиной и площадью овального окна.

Акустические параметры среднего уха ежей

Вид	n	Длина рычага молоточка, мм	Длина рычага наковальни, мм	K ₁	n	Площадь барабанной перепонки, мм ²	Площадь основания стремени, мм ²	K ₂	n	K ₁
<i>E. europaeus</i>	10	2.06 1.9—2.3	1.14 1.0—1.2	1.82 1.7—2.0	9	20.7 17.0—23.0	0.44 0.42—0.48	46.7 42.4—50.0	9	85.0 81.0—89.0
<i>E. concolor</i>	13	2.41 2.2—2.7	1.22 1.1—1.4	1.99 1.8—2.2	10	24.0 21.5—25.0	0.50 0.45—0.54	47.2 40.0—52.2	10	94.0 86.2—106.0
<i>E. amurensis</i>	2	2.65 2.5—2.7	1.47 1.3—1.5	1.80 1.6—2.0	2	24.0 22.0—25.0	0.49 0.48—0.50	49.0 48.0—50.0	2	87.9 86.3—89.5
<i>E. dauricus</i>	11	2.59 2.3—3.1	1.45 1.4—1.5	1.94 1.8—2.0	15	24.0 21.5—25.0	0.56 0.52—0.62	42.1 39.5—49.1	15	81.6 73.1—96.1
<i>H. auritus</i>	20	2.96 2.8—3.2	1.38 1.2—1.5	2.13 2.0—2.4	15	30.8 28.5—32.5	0.57 0.53—0.62	54.3 50.0—57.7	15	115.7 103.0—128.0
<i>H. hypomelas</i>	11	3.01 2.8—3.2	1.36 1.3—1.5	2.25 2.1—2.4	9	37.8 35.0—40.5	0.67 0.59—0.77	57.3 51.6—60.6	9	129.8 121.1—135.1

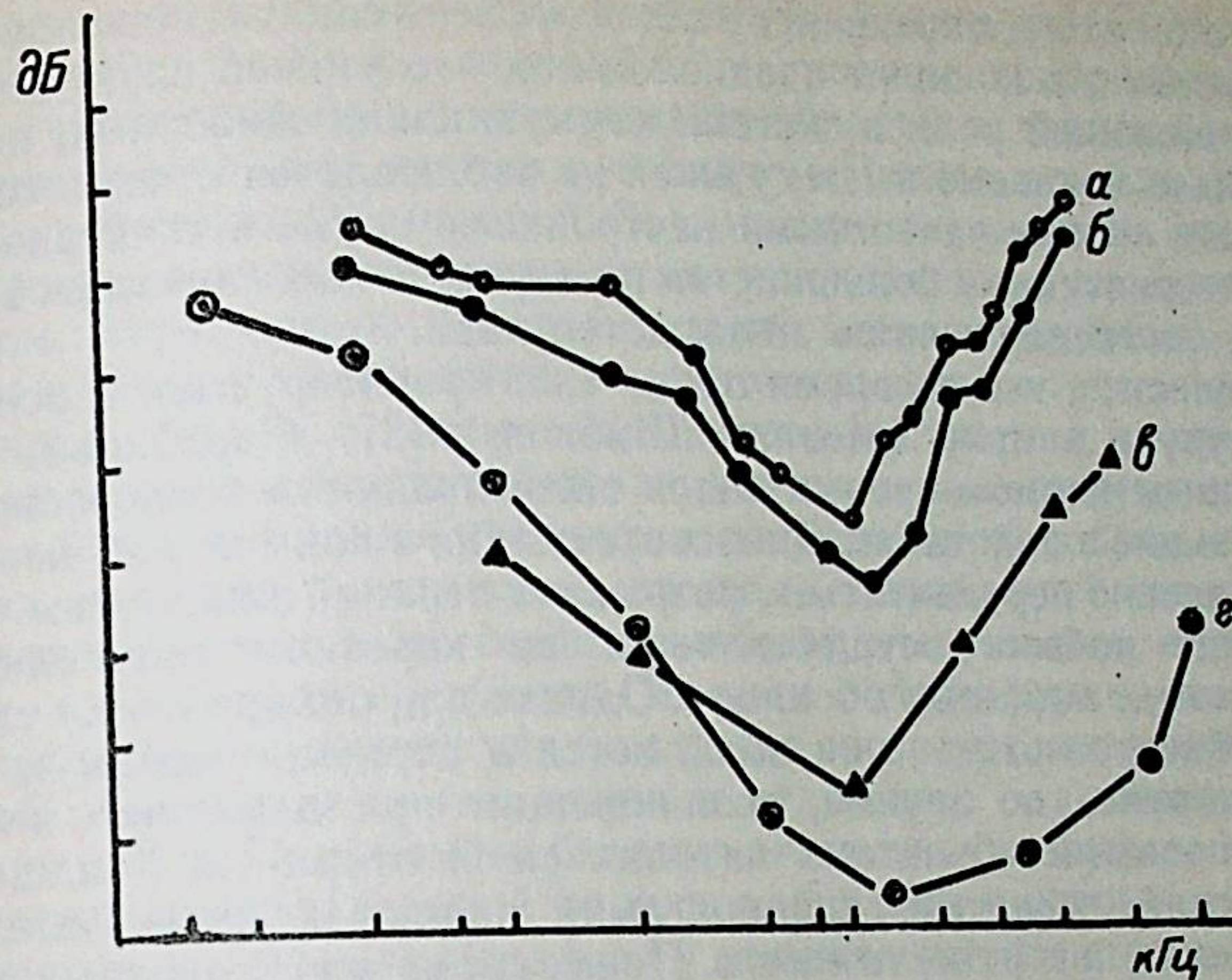


Рис. 6. Частотно-пороговые кривые обыкновенного (а), амурского (б), белогрудого (в) и ушастого (г)* ежей
* По Ravizza et al., 1969

шире (4—30 кГц), чем у исследованных видов *Erinaceus*. ЧПК у *H. auritus* в области высоких частот имеет более пологий вид, чем у *Erinaceus*. Так, перепад порогов для частот 2 кГц и 8 кГц составляет 21 дБ, а для частот 8 кГц и 20 кГц — только 10 дБ.

Обсуждение

Для исследованных видов ежей характерно наличие двух основных типов строения среднего уха. Первый из них, наиболее генерализованный, наблюдается у обыкновенного, белогрудого, амурского и даурского ежей. Второй тип, производный от первого, характерен для ушастого и длинноглого ежей (Зайцев, 1982). Известно, что развитие слуховой системы млекопитающих определяется звуковой средой, в которой основное значение имеют звуки биологического происхождения (Гершуни, 1968). В первую очередь это относится к звуковому общению животных. Результаты настоящего исследования, а также литературные данные (Poduschka, 1976) показывают, что ежи издают звуковые сигналы только во время непосредственных контактов при агонистическом и половом поведении. В этих ситуациях большое значение в общении животных, наряду со слухом, играют зрение и обоняние. Ограниченность акустического репертуара ежей можно также объяснить преимущественно одиночным образом жизни этих зверьков, сочетающимся с низкой плотностью поселения и высокой территориальной привязанностью (Кучерук, Карасева, 1980). Это, в

конечном итоге, определяет низкий уровень социального поведения животных и позволяет предположить, что у ежей слух не играет определяющей роли в системе коммуникации животных, поэтому как было показано выше, у ежей не наблюдается отчетливой корреляции между частотными настройками слуха и спектральными характеристиками большинства их акустических сигналов. Исключение составляют лишь звуки детенышей.

Известно, что во время охоты ежи ориентируются в основном по слуху и запаху (Мовчан, Шибков, 1981; Жеребцова, 1982). Основным кормом лесных видов ежей являются беспозвоночные, обитающие в подстилке. Для их отыскания и поимки ежи вынуждены медленно передвигаться, разрыхляя верхний слой почвы. Обнаружение добычи осуществляется на коротком расстоянии, в основном, с помощью обоняния. Однако при обнаружении удаленных объектов охоты ежи полагаются в первую очередь на слух, ориентируясь по звукам, возникающим при движении жертвы.

Основными объектами питания ежей открытых ландшафтов (даурский, ушастый, длинноиглый) являются насекомые, обитающие на поверхности почвы. Поиск корма для животных сопряжен с необходимостью точного определения его местоположения. Учитывая разреженность кормовой базы в аридных биотопах, обнаружение корма часто осуществляется на больших расстояниях, при этом роль слуха становится особенно важной.

Кроме того, у пустынных видов ежей, на наш взгляд, увеличивается значение слуха как средства предупреждения о приближающейся опасности. Это связано, прежде всего, с ослаблением реакции пассивной защиты у *H. auritus* и *H. hypomelas*. Из наблюдений в природе известно, что эти виды в меньшей степени, чем ежи рода *Erinaceus*, склонны сворачиваться в шар и предпочитают спасаться бегством или даже предпринимать контрнаступление (Гамбарян, Жеребцова, 1988). Изменение стратегии оборонительного поведения, вероятно, связано с меньшей эффективностью реакции свертывания в условиях открытых ландшафтов, так как одним из составляющих элементов этой реакции является затаивание, которое более целесообразно в закрытых лесных, чем в открытых местах. Частичный переход от реакции свертывания к реакции избегания хищника поставил перед этими ежами задачу обнаружения хищника на максимально возможном расстоянии. Учитывая относительно слабое зрение и обоняние этих зверьков, ведущую роль в обеспечении решения этой задачи, вероятно, должен играть слух.

Суммируя сказанное выше, можно заключить, что изменения в морфологии и частотных настройках слуховой системы ежей связаны с изменением роли слуха в их жизни. Так, слуховое восприятие ежей рода *Erinaceus* характеризуется повышенной чувствительностью к частотам, лежащим в средней части звукового диапазона (4.2—9 кГц), который в значительной степени соответствует спектру звуков, возникающих при движении объектов охоты ежей

по траве и сухим листьям (Ильичев, 1975). Ежи рода *Hemiechinus* характеризуются более широким диапазоном воспринимаемых частот, включающим ультразвуковую область, а также большей чувствительностью к высоким частотам. Последнее, как известно из литературы (Жантиев, 1981), может обеспечивать обостренное пространственное восприятие источников звука и, таким образом, более точную локализацию его местонахождения.

Возможно, высокая степень чувствительности слуха у пустынных видов связана с такими особенностями строения их среднего уха, как усиление жесткости связи, уменьшение веса цепочки слуховых косточек, а также увеличение размеров и обособление барабанных полостей, увеличение площади барабанной перепонки.

Приведенные данные свидетельствуют, что ушастые и длинноиглые ежи характеризуются единым морфофункциональным типом строения среднего уха, что более согласуется с точкой зрения об объединении этих видов в отдельный род *Hemiechinus* Fitzinger, 1866. При этом необходимо отметить, что глубина морфологических преобразований по пути адаптации к условиям жизни в открытых аридных ландшафтах у длинноиглого ежа значительно выше, чем у *H. auritus*, что позволяет говорить о необходимости выделения его в особый подрод *Paraechinus* Trouessart, 1879.

Обыкновенный, белогрудый, амурский и даурский ежи обладают иным, более примитивным, типом строения среднего уха, поэтому все эти виды можно объединить в род *Erinaceus* L., 1756.

Представленные данные дают возможность продолжить дискуссию и о родовой принадлежности даурского ежа. Как известно, этот вид в разное время относился либо к роду *Erinaceus*, либо к роду *Hemiechinus*. По морфологии среднего уха даурские ежи более близки к ежам рода *Erinaceus*, однако в строении их барабанных полостей и барабанной перепонки можно наблюдать изменения, аналогичные таковым у ушастого и длинноиглого ежей. Это относится к некоторому увеличению размеров барабанных полостей и барабанной перепонки. Указанные изменения, несомненно, можно рассматривать как параллельные, поскольку базируются они на иной основе (отсутствие жесткой связи цепочки слуховых косточек), поэтому мы более склонны поддержать точку зрения С. И. Огнева (1951) об отнесении даурского ежа к роду *Erinaceus* на правах особого подрода *Mesechinus* Ognev, 1951.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян П. П., Жеребцова О. В. О путях преобразования подкожной мускулатуры в связи с появлением иглистого покрова у насекомоядных (Insectivora: Erinaceidae, Tenrecidae). Сообщение 2. // Зоол. журн., 1988.— Т. 67.— Вып. 2.— С. 189—199.
- Гершуни Г. В. Слух и биологическое звукоизлучение. // Вестн. АН СССР, 1968.— № 7.— С. 69—77.
- Гуреев А. А. Насекомоядные (Mammalia, Insectivora).— Л., 1979.— 501 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2).

- Долгов В. А., Юдин Б. С. Состояние и задачи исследований насекомоядных млекопитающих (Mammalia, Insectivora) СССР. // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов.— Новосибирск, 1975.— С. 5—40 (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып. 23).
- Жантиев Р. Д. Биоакустика насекомых.— М., 1981.— 236 с.
- Жеребцова О. В. Материалы по биологии ушастого ежа *Erinaceus (Hemiechinus) auritus* Gmel., 1770 (Insectivora, Erinaceidae) в Заунгузских Каракумах. // Зоол. журн., 1982.— Т. 61.— Вып. 3.— С. 411—418.
- Зайцев М. В. Сравнительная морфология аппарата среднего уха некоторых ежей. // Млекопитающие СССР.— М., 1982.— Т. 2.— С. 35 (Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва).
- Ильичев В. Д. Локация птиц.— М., 1975.— 196 с.
- Кучерук В. В., Карасева Е. В. Ежи. // Итоги мечения млекопитающих.— М., 1980.— С. 47—57.
- Мовчан В. Н., Шибков А. А. О роли некоторых акустических сигналов в поведении насекомоядных. // Вестн. ЛГУ / Сер. биол., 1981.— № 9.— Вып. 2.— С. 73—77.
- Мовчан В. Н., Шибков А. А. Функциональные характеристики слуха некоторых видов млекопитающих. // Функциональная эволюция центральной нервной системы.— Л., 1983.— С. 31—36.
- Огнев С. И. Об ежах (Erinaceidae) Дальнего Востока. // Бюлл. моск. о-ва испытателей природы. / Отд. биол., 1951.— Вып. 1.— С. 8—14.
- Burda H. Morphology of the middle and inner ear in some species of shrews (Insectivora, Soricidae). // Period. prace ust. Cesk. Akad. Ved., 1978.— Т. 13.— Fasc. 4.— P. 1—46.
- Butler P. M. The Skull of Ictops and the classification of the Insectivora. // Proc. Zool. Soc. Lond., 1956.— Vol. 126.— Pt. 3.— P. 453—481.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. G. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals.— London, (Brit. Mus.), 1951.— 810 p.
- Fleischer G. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des Menschen. // Säugetierk. Mitt., 1973.— Bd. 21.— Hf. 2/3.— S. 131—239.
- Fleischer G. Evolutionary principles of the mammalian middle ear. // Adv. Anat. Embriol. Cell. Biol., 1978.— Vol. 55.— N 5.— P. 1—70.
- Henson O. W. Some morphological and functional aspect of certain structures of the middle ear in bats and insectivores. // Univ. Kansas. Sci. Bull., 1961.— Vol. 42.— N 3.— P. 151—255.
- Peterson E. A., Levinson M., Lovett S., Dunn S. H. The relation between morphology and preliminary auditory function in Rodent. I. Sciuridae. // J. Audit. Res., 1974.— Vol. 14.— N 4.— P. 227—242.
- Poduschka W. Die Bisher bekannte Verstandigung der Insectivoren.— Labor. die Zoolg. app. alla caccia. 1976.— Bd. 5.— N 7.— S. 595—648.
- Ravizza R. J., Heffner H. E., Masterton B. Nearing in primitive mammals. II: hedgehog (*Hemiechinus auritus*). // J. Audit. Res., 1969.— Vol. 9.— N 1.— P. 8—11.
- Thomas O. The generic division of the hedgehods. // Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 9., 1918.— Vol. 1.— N 2.— P. 193—196.

M. V. Zaitsev, A. A. Shibkov

THE STRUCTURE OF THE MIDDLE EAR
AND THE FREQUENCY CHARACTERISTICS
OF THE HEARING IN THE HEDGEHOGS (ERINACEIDAE)

Summary

The acoustic signals, frequency characteristics of hearing and structure of the middle ear in 6 species of hedgehogs from the USSR were studied. These species are characterized by the two fundamental types of the middle ear structure. The most

generalized type is found in *Erinaceus europeus*, *E. concolor*, *E. amurensis*, and *E. dauricus*; it has the drum cavity poorly developed, the small-sized ear-drum membrane, the relatively massive ear bones, and the malleus freely connected with the tympanicum. The second type being derivative from the first one is found in *Hemiechinus auritus* and *H. hypomelas*. These two last species have the increased drum cavity which is more closed, the relatively large ear-drum membrane, malleus still connected with tympanicum, and the decreased weight of the ear bones.

The hedgehogs of the first group show the raised frequency sensitivity in the middle part of the sound range (4.2—9 kcps). The hedgehogs of the second group have the more wide range of the maximum acoustical sensitivity (4—30 kcps). There is no correlation between frequency acoustic perception and the spectral characteristics of the most signals. Change of the frequency acoustic perception and of the middle ear morphology in *H. auritus* and *H. hypomelas* are supposed to be connected with change of the hearing significance for feeding and defence.

УДК 599.323.4:591.473.31:591.171+591.5

А. А. Аристов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

КОРОТКИЕ МЫШЦЫ СТОПЫ В СЕМЕЙСТВЕ MURIDAE (RODENTIA) И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ГОМОЛОГИИ И НОМЕНКЛАТУРЫ ЭТИХ МЫШЦ

Исследованы короткие сгибатели стопы 12 видов подсемейства Murinae. Проведена гомологизация ряда коротких мышц стопы, предложено употребление названий, отражающих их гомологию. Наибольшие различия были найдены в мышцах поверхностного слоя. Анализируя строение коротких мышц стопы и ее экстерьерные характеристики, удалось выявить несколько морфотипов дистальных отделов задних конечностей. Оказалось, что выработка определенного морфотипа, обеспечивающего тот или иной образ жизни, идет у исследованных форм разными путями. Также отмечена сравнительно узкая направленность в функционировании стопы, что делает различия между морфотипами нерезкими.

В многочисленных работах по анатомии мышц стопы млекопитающих практически не рассматривались представители семейства Muridae. По сути дела, мы располагаем двумя работами по анатомии крысы (Greene, 1935; Гамбарян, 1955), где имеются данные по короткой мускулатуре стопы *Rattus norvegicus*, и весьма поверхностной работой по анатомии *Hydromys chrysogaster* (Windle, 1887). При этом известно, что сравнительный морфологический анализ коротких мышц стопы дает интересный материал для выявления направлений адаптивной эволюции (Abel, 1930), для построения морфологических рядов мускулатурных перестроек (Levis, 1962), а при использовании родственных форм позволяет устанавливать их филогенетические отношения (Bryant, 1945). Проведенное ранее исследование и сравнение строения мышц стопы в роде *Rattus* (Аристов, 1986) показали, что даже среди близких видов удалось выявить ряд их специфических особенностей.

Более широкий сравнительно-морфологический анализ коротких мышц стопы в семействе Muridae был предпринят для обнару-

жения тенденций адаптивного развития семейства. Помимо того, предполагались проверка и уточнение имеющихся описаний коротких мышц стопы, что, в свою очередь, позволило сделать некоторые замечания к проблеме гомологии и номенклатуре этих мышц. Вопрос о номенклатуре и, следовательно, гомологии мышц стопы у млекопитающих до сих пор является сложным и запутанным (McMurrich, 1907; Glaesmer, 1910; Levis, 1962, 1963 и др.). В многочисленных описаниях мускулатуры млекопитающих, сделанных за период XIX—XX веков, приходится сталкиваться с весьма различными названиями одних и тех же мышц стопы. Этот разнобой в номенклатуре почти не затрагивает глубоких слоев мышц, вероятно, потому, что эти слои более однотипны у млекопитающих. Поверхностные же слои крайне изменчивы.

Материал и методика

Исследовались стопы 1—3 экз. следующих видов семейства Muridae: *Acomys cahirinus* Desmarest, *Apodemus agrarius* Pall., *A. flavicollis* Melch., *A. peninsulae* Thom., *Bandicota bengalensis* Gray, *Mastomys coucha* Smith, *Micromys minutus* Pall., *Mus musculus* L., *Nesokia indica* Gray, *Notomys* sp., *Praomys tullbergi* Thom., *Vandeleuria oleracea* Bennet и опоссума *Didelphis marsupialis* L., фиксированных в 70° спирте или 5%-ном формалине. При препаровке использовался специфический краситель миозина — крезиловый прочный фиолетовый (0.1%-ный р-р). Одновременно с препаровкой делались послойные рисунки с препаратов.

Стопы мышинных существенно различаются по экстерьеру. У большинства видов выражена противопоставленность I и V пальцев, достигая наибольшего развития у *V. oleracea*, у которой, кроме того, когти указанных пальцев преобразованы в ногти (рис. 1, а). Наименее развита противопоставленность крайних пальцев у *B. bengalensis*, *N. indica*, *Notomys* sp. (рис. 1, б, в, г). У последнего обращает на себя внимание сильное удлинение стопы, а в ней — относительное удлинение заплюсны и плюсны, а также укорочение пальцев (крайние пальцы редуцируются). Заметно суженная стопа наблюдается у большинства исследованных видов.

На плантарной поверхности стопы обычно располагаются 6 мозолей (бугорков), часто имеющих папиллярный рисунок: 2 метатарсальные — медиальная, как правило, более крупная, и латеральная, меньшая по размерам, — и 4 дистальные (интердигитальные) мозоли в области метатарсофалангиальных суставов. Такая структура плантарной поверхности характерна для *A. agrarius*, *B. bengalensis*, *N. indica* (рис. 1, б, в, д). У большинства видов обнаружено укрупнение, изменение конфигурации мозолей, а также появление дополнительных бугорков и рельефных структур на плантарной поверхности плюсны и пальцев. Это касается *A. cahirinus*, *A. flavicollis*, *A. peninsulae*, *M. minutus*, *M. musculus*, *V. oleracea* (рис. 1, а; 2). У *Notomys* sp. же происходит упрощение рельефа стопы. Оно выражается в редукции метатар-

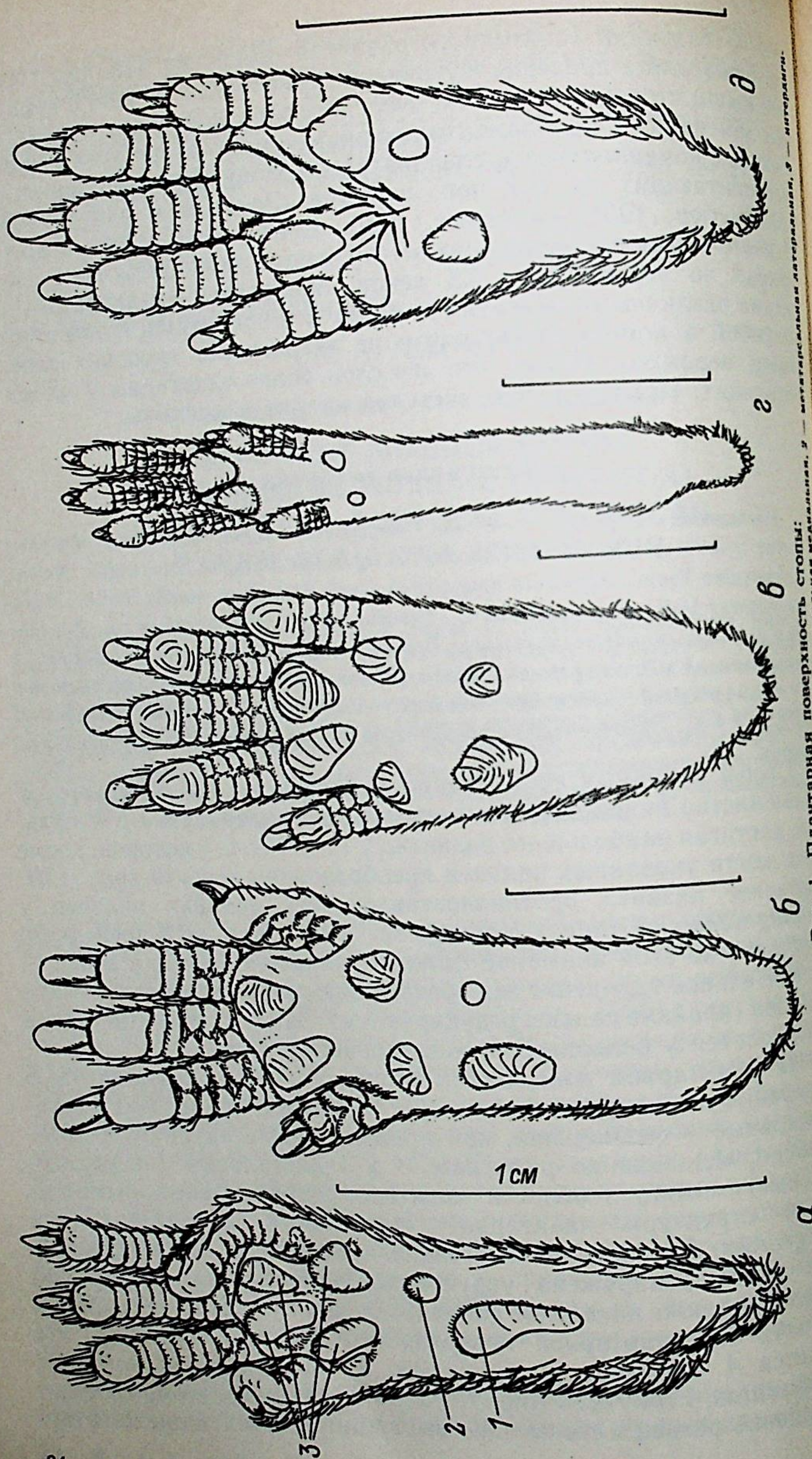


Рис. 1. Плантарная поверхность стопы: а — *V. oleracea*, б — *B. bengalensis*, в — *N. indicus*, г — *Capromys melanurus*.

сальных мозолей и интердигитальных в основании I и V пальцев; две другие интердигитальные мозоли, наоборот, разросшиеся, и волярная поверхность пальцев почти полностью покрыта волосками (рис. 1г).

При морфологическом анализе у *B. bengalensis* и *V. oleracea* была обнаружена мышца, ранее не описанная у млекопитающих. Ее волокна лежат поверхностнее плантарного апоневроза и локализованы внутри медиальной метатарсальной мозоли*. Идущие поперек мозоли волокна укомплектованы в хорошо различимую мышцу у *B. bengalensis*. У *V. oleracea* они расположены лишь в дистальной части мозоли. Волокна внутри мозоли, сокращаясь, вероятно, меняют ее выпуклость. Мышца по своему положению (внутри медиальной проксимальной подошвенной мозоли) и по своему действию (увеличивает выпуклость этой мозоли) напоминает поверхностную порцию *m. palmaris brevis* (Аристов, 1981), однако расположение мышцы над подошвенным апоневрозом указывает на то, что она является новообразованием у проанализированных видов.

Глубже подошвенного апоневроза в стопе располагается *m. fl. perforatus* — мышца, описываемая для представителей всех отрядов млекопитающих, имеющих задние конечности. Тем не менее, название и гомологизация ее неоднозначны до сих пор. Шульце (Schulze, 1867), описывая эту мышцу у *R. norvegicus*, называл ее „perforirte Zehenbeuger“. Добсон (Dobson, 1884) описал у *Capromys melanurus* под названием *m. fl. digitorum brevis* мышцу, начало которой он обнаружил на сухожилии *m. plantaris*, плантарной фасции и пяточной кости. Однако уже Парсонс (Parsons, 1896) описывал ту же мышцу под названием *m. fl. perforatus*, как продолжение *m. plantaris*, „несомненно соответствующую *m. fl. digitorum brevis* человека“. Впоследствии Парсонс (Parsons, 1896) именовал мышцу по номенклатуре, принятой в анатомии человека, и находил ее связь с *m. soleus*. Макмеррич (McMurrich, 1907) обнаружил мышцу у *M. musculus* и назвал ее *m. fl. brevis superficialis*. Он находил ее связь с длинными сгибателями. Лехе (Leche, 1900) именовал эту мышцу *m. fl. digitorum communis brevis*. В современной литературе мышцей закрепилось название *m. fl. digitorum brevis*. Встречаются случаи и иных названий: поверхностная головка *m. fl. brevis superficialis* (Glaesmer, 1910), *m. fl. brevis sublimis* (Abel, 1930), *m. plantaris* (Bryant, 1945), *m. fl. digitorum pedis superficialis* (Ноздрачев, 1973). Еще в конце прошлого века Барделебен (Bardeleben, 1890) пытался понять происхождение короткого сгибателя пальцев путем выяснения его гомодинамности с *m. fl. digitorum sublimis* в кисти. Считая их негомодинамными, он пришел к выводу о плантарном происхождении *m. fl. digitorum*

* Подобные мышечные волокна были обнаружены и у некоторых *Rattus* (Аристов, 1986).

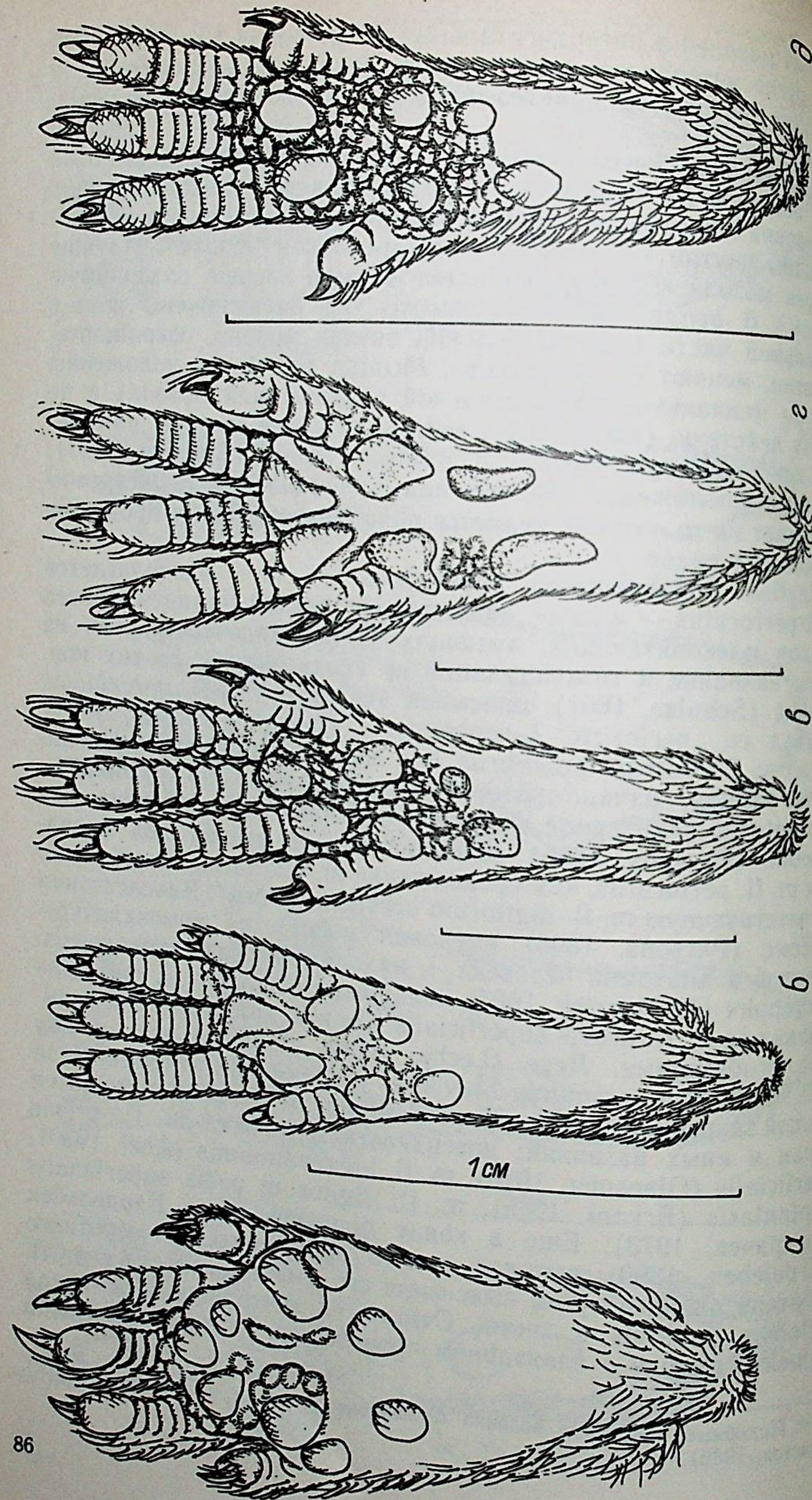


Рис. 2. Плантарная поверхность стопы: а — *A. sahirinus*, б — *A. flavicollis*, в — *A. pennsylvanicus*, г — *M. musculus*.

brevis. Глесмер (Glaesmer, 1910) утверждала первичность связи короткого сгибателя пальцев с *m. plantaris*, давая широкий обзор строения сгибателей стопы у млекопитающих. Левис (Levis, 1962, 1963) вернулся к латинизированному названию, предложенному Шульце (*m. fl. perforatus*), рассматривая гомологическую связь мышцы с длинными мускулами стопы. Он пришел к выводу о круральном происхождении этой мышцы и поэтому отказался называть ее коротким сгибателем пальцев. Такой вывод был сделан при рассмотрении некоторых сумчатых, среди которых *Trichosurus vulpecula* был предложен в качестве „примера примитивной организации“. У *T. vulpecula* мышца начинается в области голени, однако вряд ли можно считать представителей семейства кускусов самыми примитивными из сумчатых. У опоссумов короткий сгибатель пальцев, по мнению ряда авторов, или отсутствует, или является продолжением *m. plantaris* (Schulze, 1867; McMurrich, 1907; Glaesmer, 1910). При анализе стопы *Didelphis marsupialis* была обнаружена указанная мышца; начало ее круральное. Специфическая топография этой мышцы у однопроходных (Westling, 1899; Coues, 1871; Levis, 1963) и плацентарных указывает, вероятно, на независимость происхождения *m. fl. perforatus* в надклассах млекопитающих. На современном этапе, пожалуй, следует поддержать мнение Левиса (Levis, 1962) о круральном происхождении мышцы и именовать ее *m. fl. perforatus*.

У исследованных мышечных *m. fl. perforatus* (рис. 3, 4) начинается от сухожилия *m. plantaris*. На уровне метатарсофалангиальных суставов сухожилия мышцы ко II—IV пальцам распадается на веточки, которые охватывают с двух сторон сухожилия *m. fl. digitorum fibularis* и оканчиваются, сближаясь под последними, на проксимальных концах вторых фаланг с плантарной стороны. Обращает на себя внимание порция описываемой мышцы к V пальцу. У *A. sahirinus*, *N. indica* она едва ли отделима от основной мышечной массы *m. fl. perforatus* (рис. 3, а, б); у остальных она хорошо обособлена. Причем, если у *M. musculus* порция связана с основной частью мышцы широким основанием (рис. 3, в), то у *A. flavicollis*, *M. minutus*, *V. oleracea* связь осуществляется через сухожильную ножку (рис. 3, г, д). Кроме того, у *A. flavicollis* описываемая порция очень ослаблена, а у некоторых экземпляров отсутствует. Отсутствует она также у *A. agrius* и *A. repin-sulae* (рис. 4, а). Оканчивается порция на межсесамоидной связке пятого метатарсофалангиального сустава, как правило, мышечно, иногда (*A. flavicollis*, *N. indica*, *V. oleracea*) образует сухожилие, огибающее *tendo m. fl. digitorum fibularis* с латеральной стороны и оканчивающееся под ним на проксимальном конце второй фаланги V пальца.

У большинства исследованных видов *m. fl. perforatus* — мощная сложноперистая мышца, но у *Notomys* sp. (рис. 4, б) мышечные волокна ее утрачиваются совершенно, ничтожная их часть сохраняется в порции к V пальцу.

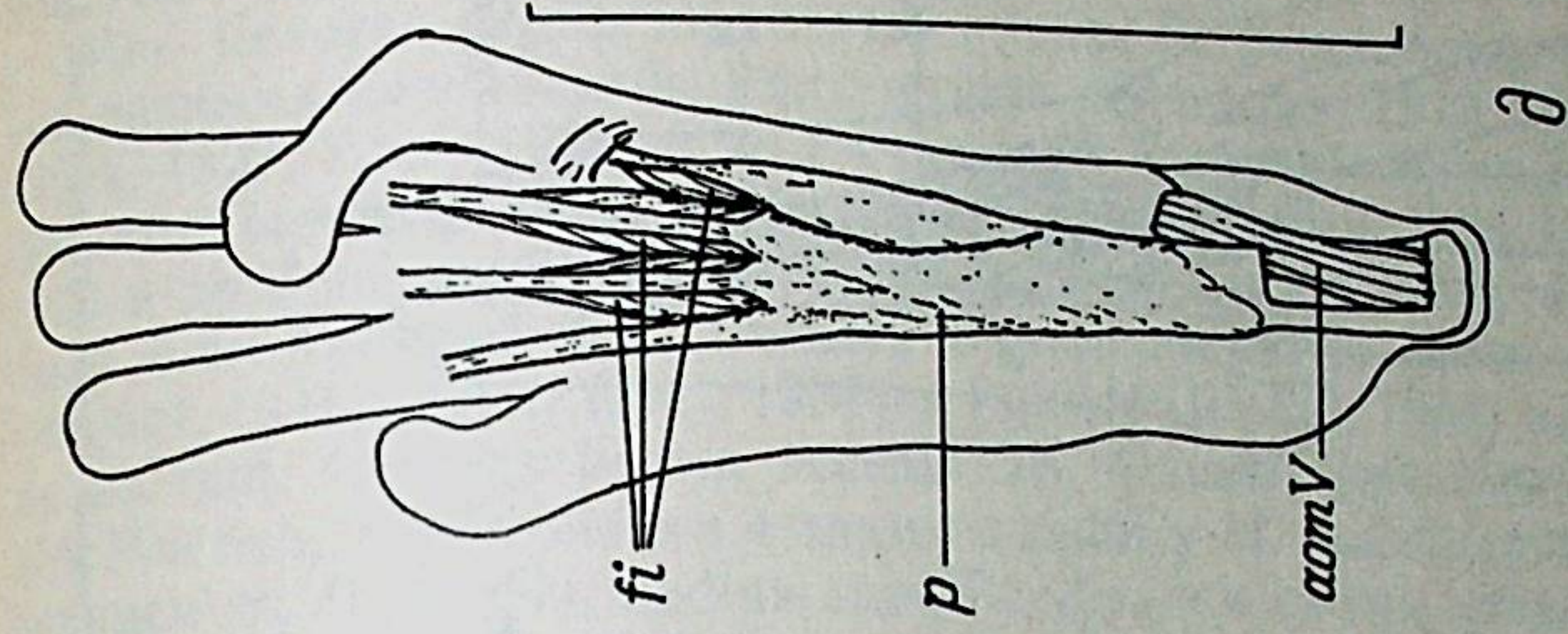
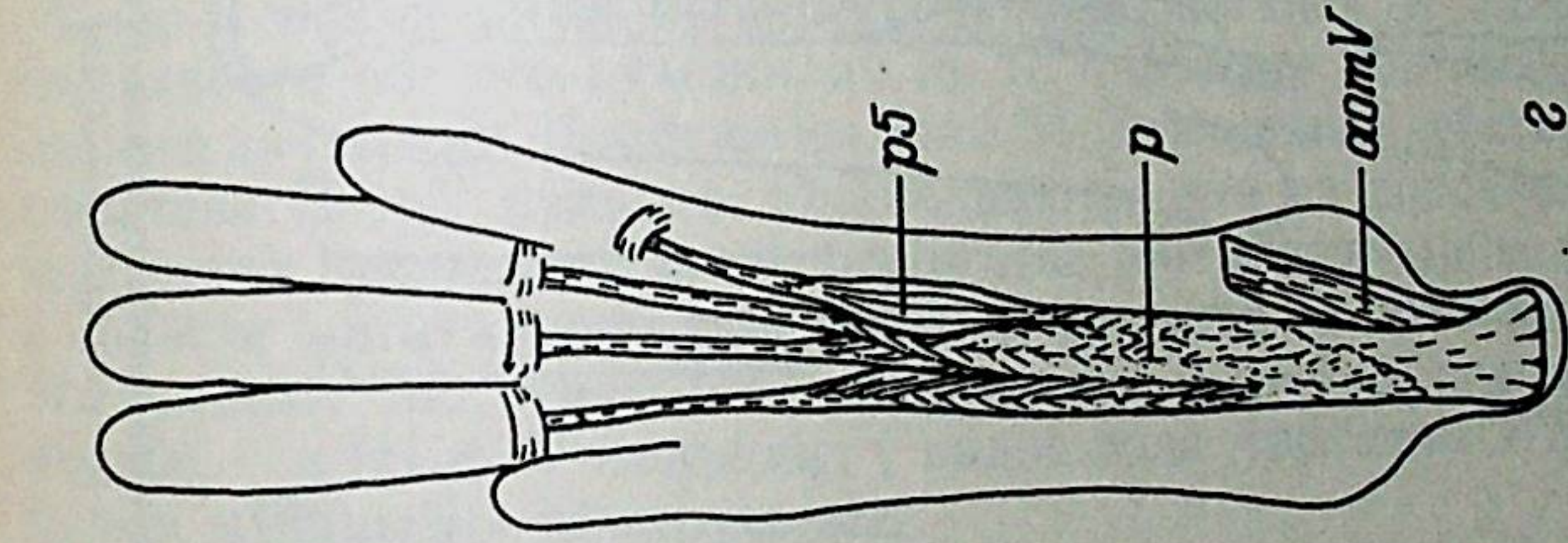
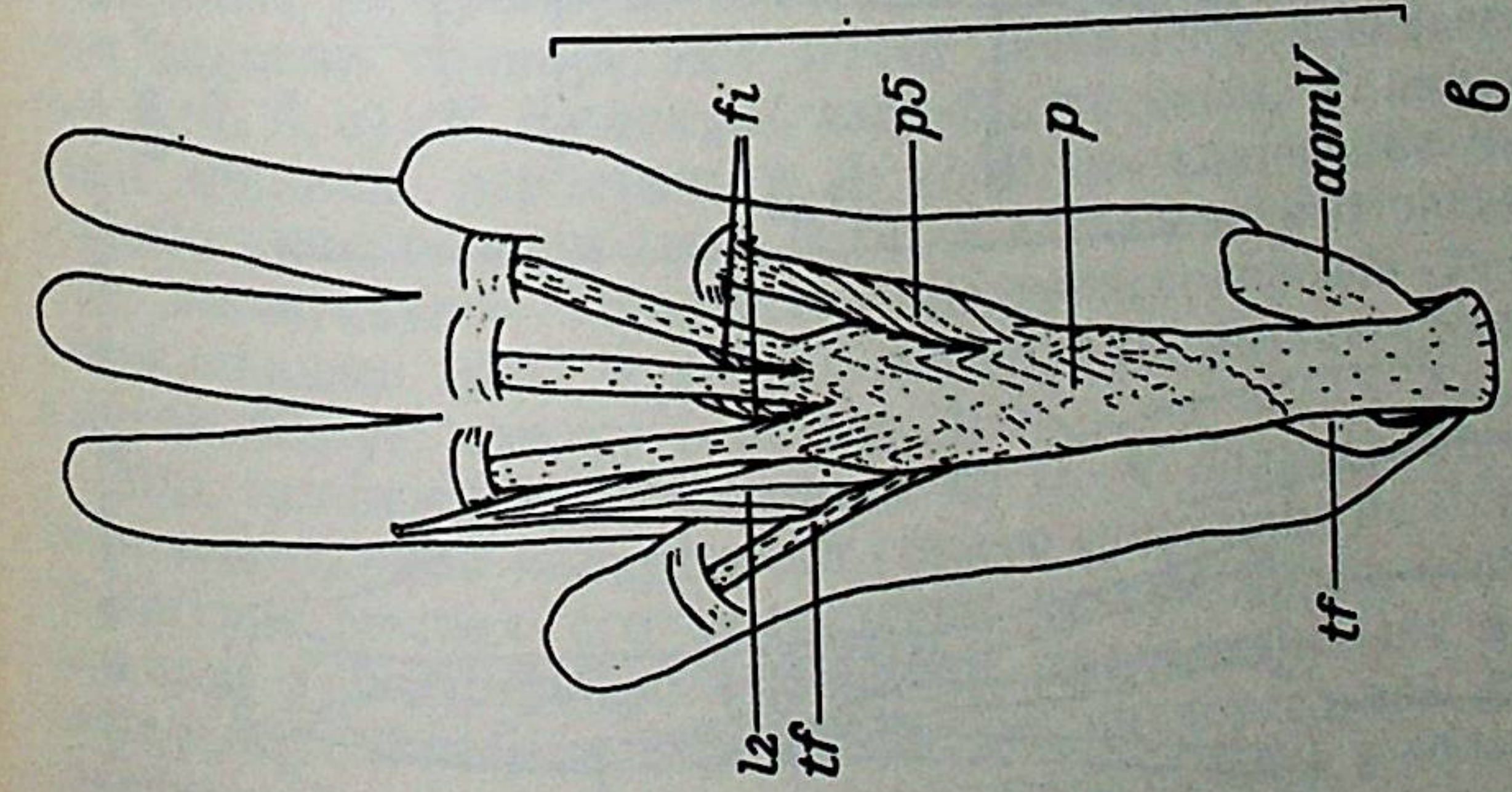
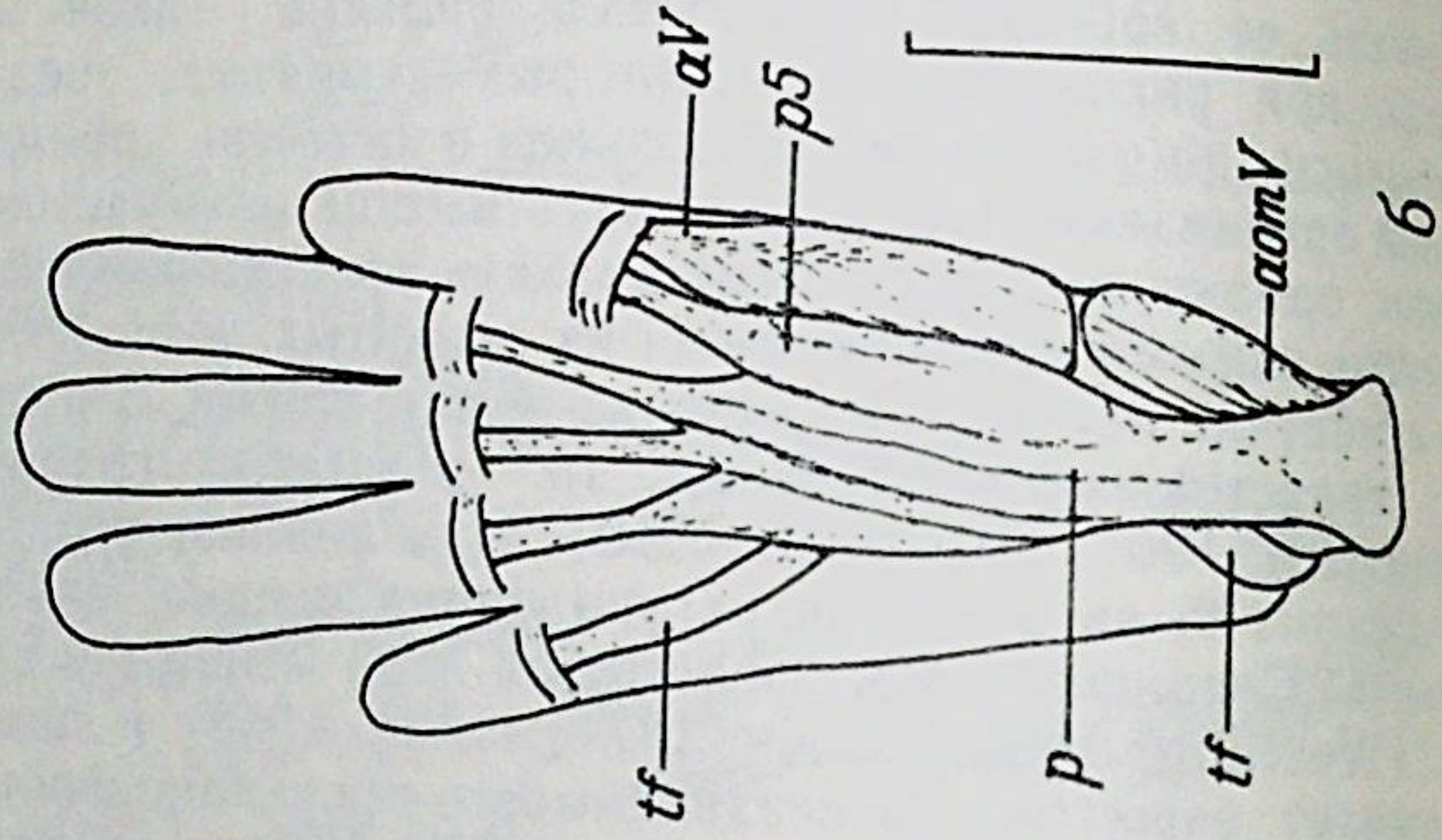
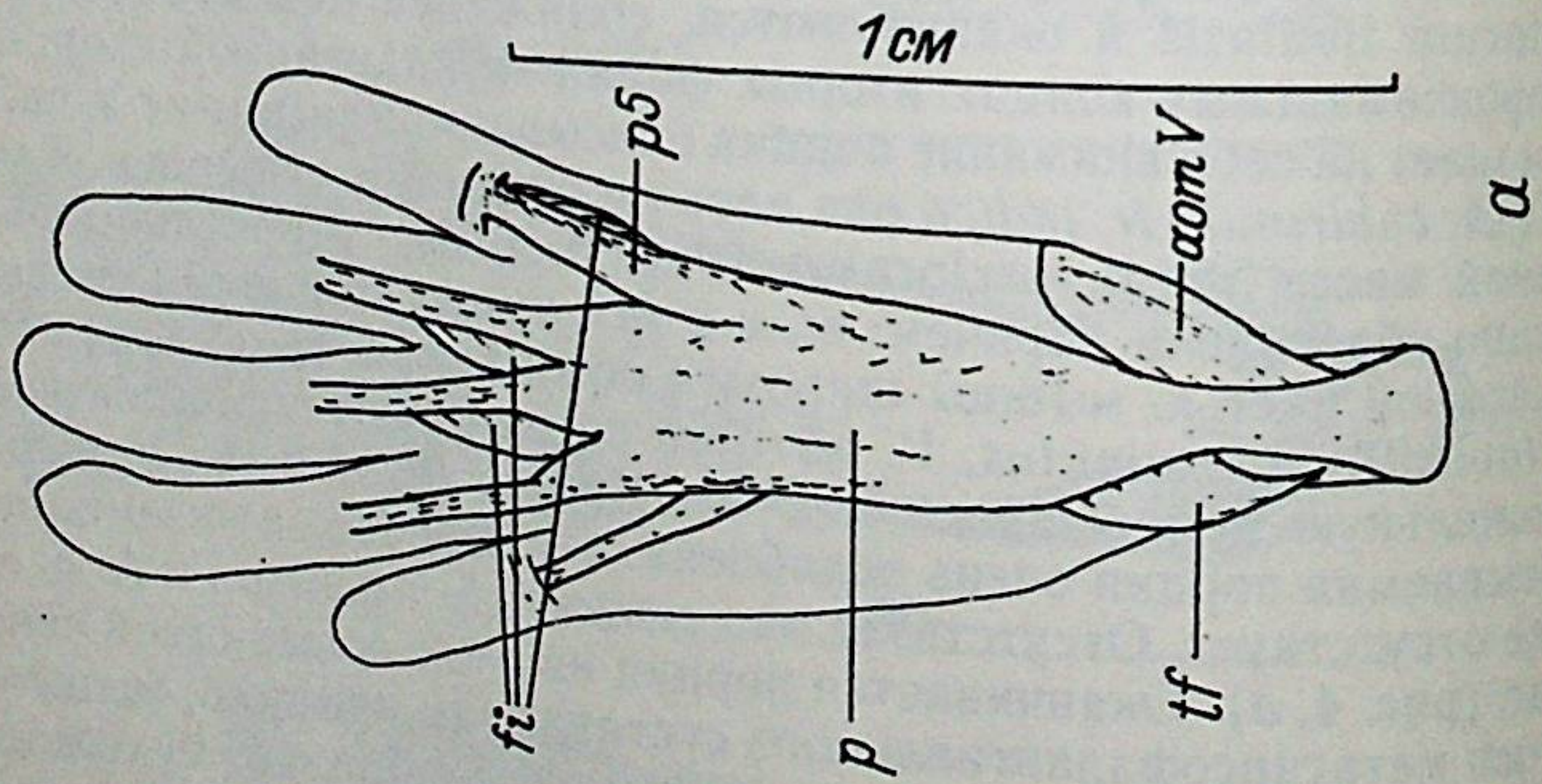


Рис. 3. Поверхностный слой коротких сгибателей стопы:

а — *A. cahirinus*, б — *N. indica*, в — *M. musculus*, г — *A. flavicollis*, д — *V. oleracea*, аомV — м. abd. ossis metatarsi V; av — м. abd. digiti V; fi — мм. fl. digitorum intermedii; l2 — м. lumbricalis 11, p — м. fl. perforatus к пятому пальцу, pf — порция м. fl. perforatus к пятому пальцу, pf — порция м. fl. digitorum fibularis

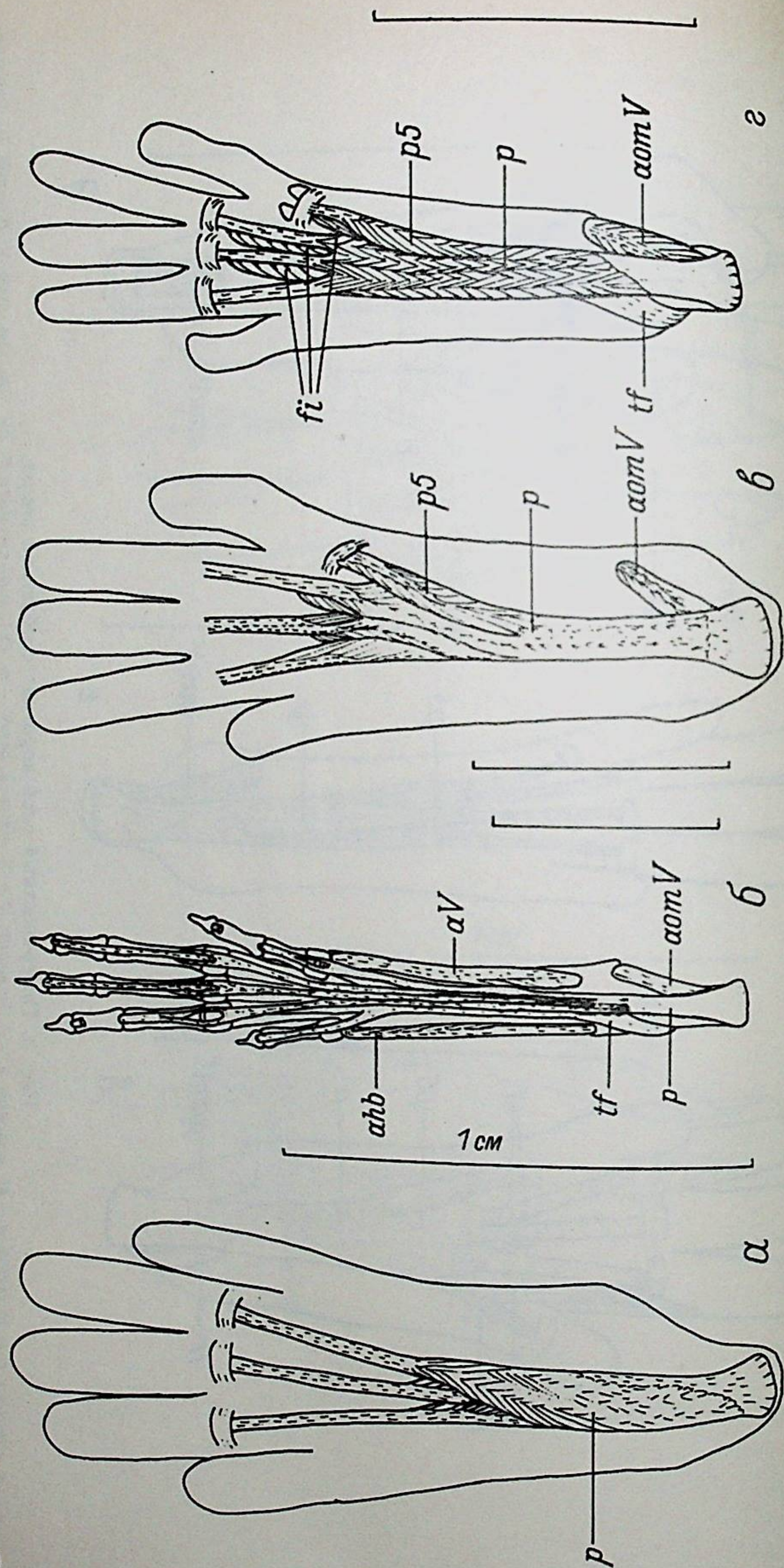


Рис. 4. Поверхностный слой коротких сгибателей стопы:

а — *A. agrarius*, б — *Notomys* sp., в — *B. bengalensis*, г — *P. tulbergi*. *ahb* — *m. abd. hallucis brevis*. Остальные обозначения как на рис. 3

M. fl. perforatus сгибает II—V пальцы в метатарсофалангиальных суставах. Пожалуй, можно предположить и некоторую автономию действий порции к V пальцу у видов с наиболее обособленной этой порцией.

Mm. flexores digitorum brevis intermedii ранее описывались под разными названиями. Ряд авторов (Glaesmer, 1910; Le Gros Clark, 1927; Abel, 1930; и др.) считал их глубокой порцией *m. fl. digitorum brevis* (= *m. fl. perforatus*), другие (Howell, 1926; Greene, 1935 и др.) называли их *mm. lumbricales*; для беличьих мышцы были описаны как *mm. flexores digitorum brevis sensu stricto* (Bryant, 1945). Хилл (Hill, 1937) и Ринкер (Rinker, 1954) называли их *mm. flexores brevis accessorius*. Однако уже Макмеррич (McMurrich, 1907) описал 4 таких мышцы у *M. musculus* под названием *m. fl. brevis medius superficialis*, тем самым отделяя их от остальных мышц на основании происхождения от других мышечных слоев анцестральной стопы. Представляется более правильным учесть мнение последнего автора и отразить в названии мышц их особое происхождение.

Mm. flexores digitorum intermedii у мышиных представлены обычно 3 небольшими мышцами, начинающимися от плантарной поверхности общего сухожилия *m. fl. digitorum fibularis* проксимальнее начал *mm. lumbricales* (рис. 5). Эти мышцы действуют как сгибатели II—IV пальцев. Оканчиваются они на дорсальных поверхностях сухожилий *m. fl. perforatus* соответствующих пальцев в области метатарсофалангиальных суставов. У *B. bengalensis*, *M. minutus*, *M. musculus* обнаружены только 2 описываемых мышцы — к III и IV пальцам; у видов рода *Apodemus* и *Notomys* sp. эти мышцы не обнаружены.

M. abd. ossis metatarsi V начинается на плантарной поверхности пяточного бугра, идет дистолатерально и оканчивается на проксимальном конце *os metatarsale V*. У *M. minutus* и *V. oleracea* происходит латеральное смещение начала мышцы, в результате чего волокна приобретают почти дистальное направление (см. рис. 3, д; 6, а). У *B. bengalensis*, *M. musculus*, *N. indica* мышца очень мощная, перистая; у *A. cahirinus* количество мышечных волокон уменьшается (рис. 6, б). У исследованных видов *Apodemus* значительное количество мышечных волокон замещается сухожильными (рис. 6, в), а у *Notomys* sp. мышца превращается в сухожильную связку (см. рис. 4, б).

Mm. lumbricales — 4 мышцы ко II—V пальцам. Начинаются они с плантарной поверхности общего сухожилия *m. fl. digitorum fibularis* в местах его разделения на сухожилия к отдельным пальцам. Сухожильные окончания мышц переходят в области дистальной четверти первых фаланг на дорсальную сторону и сливаются с сухожилиями разгибателей пальцев в области середины вторых фаланг II—IV пальцев. У *M. musculus* начало *m. lumbricalis II* расширяется и переходит на сухожилие *m. fl. digitorum fibularis* к I пальцу (см. рис. 3, в), а *mm. lumbricales IV et*

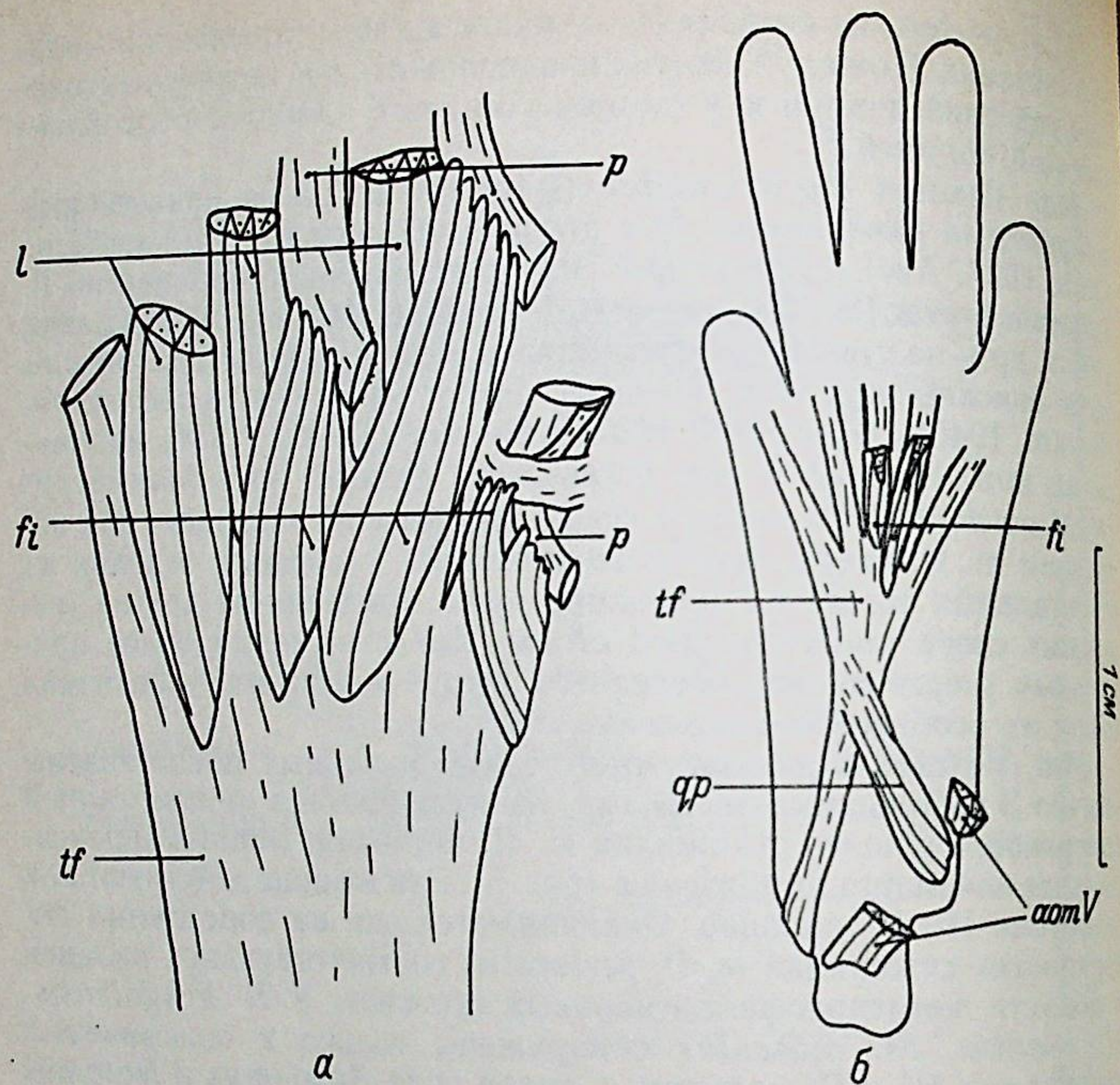


Рис. 5. Средний слой коротких сгибателей стопы:
 а — *P. tullbergi*, б — *B. bengalensis*, qp — *m. quadratus plantae*, l — *mm. lumbricales*. Остальные обозначения как на рис. 3.

V начинаются от дорсальной поверхности общего сухожилия малоберцового сгибателя. У *Notomys* sp. не обнаружена *m. lumbricalis* к V пальцу.

M. quadratus plantae впервые была описана для *R. norvegicus* под названием *safo quadrata* (Schulze, 1866). Затем она была названа частью *m. fl. digitorum pedis brevis* (Hoffman & Weyenberg, 1870). Весьма распространенным названием мышцы является *m. fl. accessorius* (Leche, 1900; Le Gros Clark, 1924; Howell, 1936). Абель (Abel, 1930) употреблял название *m. accessorius plantae*. Пожалуй, название *m. quadratus plantae* предпочтительнее, так как далеко не у всех млекопитающих квадратная мышца стопы работает дополнительным сгибателем для *m. fl. digitorum fibularis*.

У мышинных *m. quadratus plantae* начинается на специальном латеральном бугре *calcaneus*, идет в дистомедиальном направлении и оканчивается широкой фасцией на плантарной поверхности сухожилия *m. fl. digitorum fibularis*, ближе его разделения на 5 сухожилий. Степень развития и топография мышцы у исследованных мышинных неодинакова. У *B. bengalensis* и *N. indica* наблюда-

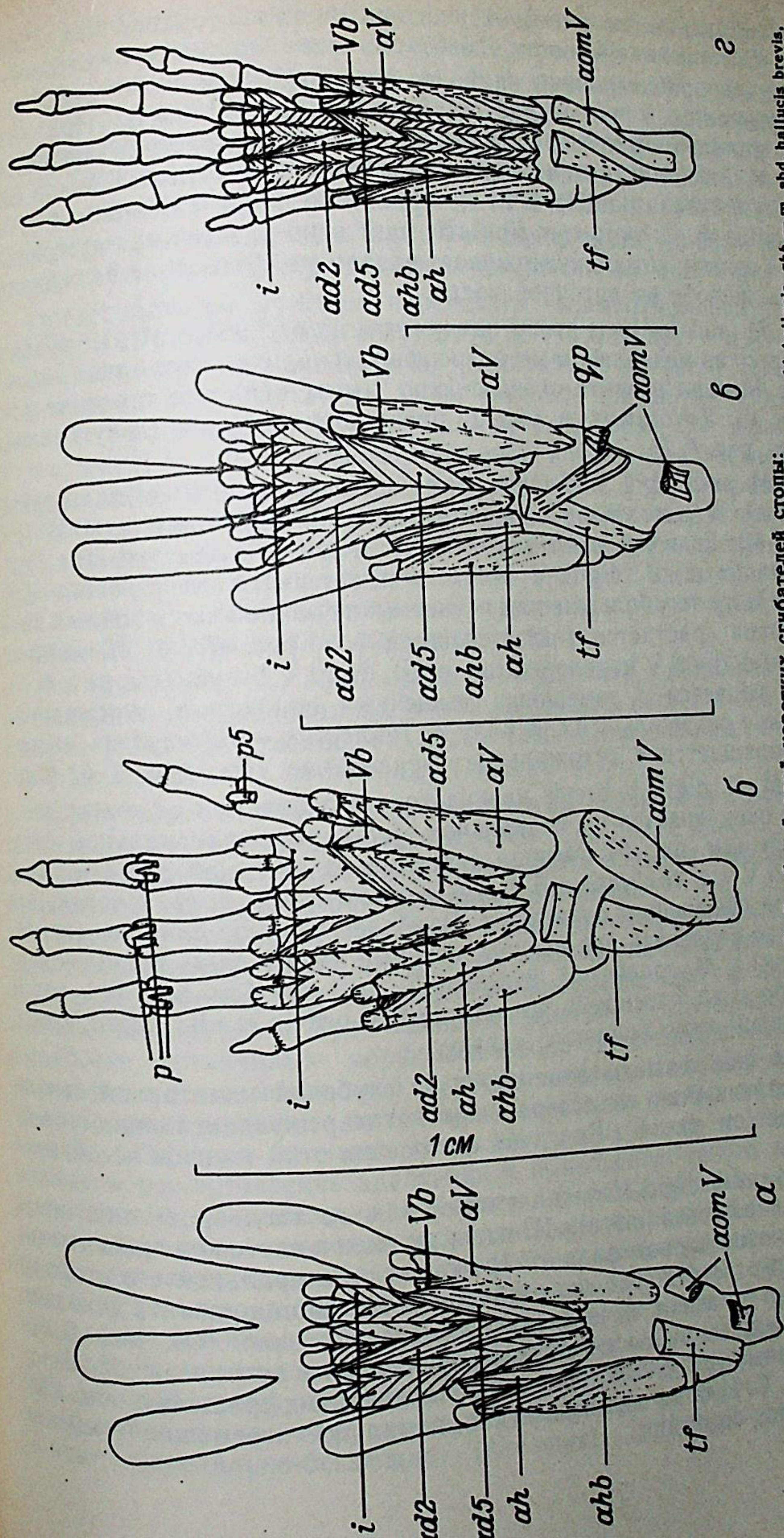


Рис. 6. Глубокий слой коротких сгибателей стопы:
 а — *M. minutus*, б — *A. cahirinus*, а — *A. laucicollis*, б — *M. coucha*, ad2 — *m. add. digiti II*, ad5 — *m. add. digiti V*, ah — *m. add. hallucis*, ahb — *m. abd. hallucis brevis*, aV — *m. fl. digiti V*, i — *mm. interossei*, Vb — *m. fl. digiti V brevis*. Остальные обозначения как на рис. 3.

лась картина (см. рис. 5, б), уже описанная ранее для *Rattus rattus* и *R. concolor* (Аристов, 1986). Во всех этих случаях волокна мышцы ориентированы наиболее дистально, так что ее окончание включается в сухожилие *m. fl. digitorum fibularis*. При этом *m. quadratus plantae*, сокращаясь, усиливает действие последней. У *M. musculus* мышца едва различима. У остальных видов она редуцирована нацело, а от латерального бугра *calcaneus* к сухожилию *m. fl. digitorum fibularis* идет ясно различимая сухожильная связка, которая удерживает названное сухожилие в специальном желобе на пяточной кости.

M. abd. hallucis brevis начинается на *os tarsi centrale*, оканчивается на медиальном метатарсофалангиальном сесамоиде I пальца. Мышца развита очень сильно, имеет перистое строение (см. рис. 6). У *Notomys* sp. мышца превращена в сухожильную связку (см. рис. 4, б).

M. abd. digiti V начинается от проксимального конца *os metatarsale V* дистальнее окончания *m. abd. ossis metatarsi V* (см. рис. 6). Если у *A. cahirinus*, *B. bengalensis*, *N. indica* мышца отделима от *m. fl. digiti V brevis* и имеет перистое строение (см. рис. 6, а), то у большинства изученных грызунов она в той или иной степени срастается с этой мышцей (см. рис. 6). У *M. minutus* *m. abd. digiti V* нацело слита с *m. fl. digiti V brevis* (см. рис. 6, а). Наблюдается и замещение мышечных волокон в описываемой мышце сухожильными. В ряду *A. flavicollis*—*Notomys* sp. мышца превращается в сухожильное образование (см. рис. 4, б; 6, а).

M. fl. digiti V brevis начинается от основания *os metatarsale V* и оканчивается на медиальном метатарсофалангиальном сесамоиде (см. рис. 6). Мышца отделима от соседней с ней *m. abd. digiti V* у *A. cahirinus* и *B. bengalensis* (см. рис. 6, в). У остальных видов обе мышцы сливаются. Наиболее сильное слияние (невозможно разделить две мышцы, которые имеют лишь разные окончания) у *M. coucha*, *M. minutus*, *P. tullbergi* (см. рис. 6, а, г). У *Notomys* sp. сросшиеся *m. fl. digiti V brevis* et *abd. digiti V* превращены в сухожильную связку.

M. add. hallucis начинается от глубокой плантарной связки и оканчивается на латеральном метатарсофалангиальном сесамоиде (см. рис. 6). Различия в строении этой мышцы не обнаружены.

M. add. digiti II начинается от общего апоневроза *m. interossei medialis et lateralis III* пальца и оканчивается на проксимальном конце первой фаланги II пальца с латеральной его стороны (см. рис. 6). У *A. cahirinus* и *Notomys* sp. мышца развита довольно сильно и имеет отчетливое перистое строение (см. рис. 6, б). У остальных видов имеет либо параллельные волокна, либо веерообразные (см. рис. 6). Она имеет тенденцию к сращению с *m. add. digiti V*. Иногда наблюдается и дистальное перемещение начала *m. add. digiti II*.

M. add. digiti V начинается от апоневроза межкостных мышц и оканчивается на проксимальном конце первой фаланги V пальца с медиальной стороны (см. рис. 6). У *A. cahirinus*, *M. musculus* и *V. oleracea* мышца развита чрезвычайно сильно; у первых двух она имеет перистое строение, у последней она широкая веерообразная. У *Notomys* sp. мышца испытывает сильную редукцию. Описываемая мышца имеет тенденцию к сращению с предыдущей.

У *B. bengalensis* *m. add. digiti V* не обнаружена, но была найдена *m. add. digiti IV*, сросшаяся основанием с *m. add. digiti II*.

Представляется важным проследить взаимоотношения *m. add. digiti II* et *V*. Мышцы могут быть не связаны друг с другом, начинаться на разных апоневрозах (*N. indica*, *V. oleracea*), только основаниями они срастаются у *M. minutus*, сливаются основаниями и брюшками у *A. cahirinus*, *B. bengalensis*, *M. coucha*, *M. musculus*, *P. tullbergi*. Помимо слияния начал и брюшек мышц, наблюдалось их дистальное перемещение. Так, у *B. bengalensis* это перемещение незначительно, несколько больше оно у *M. coucha* (см. рис. 6, г) и *M. musculus*. Самое значительное дистальное перемещение начал мышц отмечено у *A. flavicollis*; здесь приводящие мышцы II и V пальцев сильно укорочены и располагаются в дистальной половине плюсны (см. рис. 6, в).

M. interossei — 3 пары мышц (латеральные и медиальные), начинающиеся на основаниях II—IV плюсневых костей и оканчивающиеся, соответственно, на медиальных и латеральных метатарсофалангиальных сесамоидах (см. рис. 6).

В результате анализа были установлены различия в строении дистального отдела задних конечностей в пределах одного подсемейства *Murinae*. Также была предпринята попытка выяснения адаптивной значимости обнаруженных различий.

Известно, что задняя конечность у млекопитающих формировалась не как хватательный орган, а как пропульсивный (Гамбарян, 1972). Это обстоятельство существенно сузило круг функций, выполняемых стопой. Пропульсивное действие стопы привело к выработке устойчивых морфологических приспособлений для наилучшего выполнения этой функции, однако лазающий образ жизни у ряда мышиных потребовал выработки особых возможностей увеличения цепкости стопы. У разных видов появились разные морфологические адаптации к выполнению такого сложного способа локомоции, как лазание. В большой степени эти адаптации зависят не от того, может ли животное лазать или нет, а от того, по каким опорам лазает зверек, и от самого способа лазания. К сожалению, в литературе практически отсутствуют подробные данные о тонкостях способов лазания исследованных видов. Чтобы было легче вычленить морфологические адаптации именно к лазанию, при функциональном анализе применялось следующее деление видов на группы, характеризующие их способ локомоции: бипедально-бегающие (*Notomys*), подземно-роющие

(*B. bengalensis*, *N. indica*), лазающие (*A. cahirinus*, *Apodemus*, *M. coucha*, *M. minutus*, *M. musculus*, *P. tullbergi*, *V. oleracea*).

Стопа *Notomys* — бипедальных животных — выделяется среди изученных стоп *Murinae*. Главная функция такой стопы — пропульсия, и при анализе обнаружены четкие морфологические адаптации к наилучшему выполнению этой функции: стопа имеет удлиненные предплюсневую и плюсневую части, редуцированы подошвенные мозоли, кроме двух проксимальных, которые, наоборот, развиты сильно и представляют собой хороший амортизирующий аппарат. Подвижность пальцев и костей стопы относительно друга заметно уменьшена из-за замещения некоторых мышц связками. Повышенная жесткость сцепления костей стопы, их относительная неподвижность важны для бипедального бега (Фокин, 1978).

Стопы *B. bengalensis* и *N. indica* имеют общие черты, которые следует рассматривать как адаптивные к роющему образу жизни. К таковым относятся, прежде всего, общее увеличение мышечной массы сгибателей пальцев: *m. fl. perforatus*, *m. quadratus plantae*, *mm. interossei*. Эти особенности в строении мышц позволяют стопе выдерживать нагрузки при выбрасывании земли из подземных ходов на поверхность. При этом заметны и различия в мышцах у этих видов. У *B. bengalensis* отчетливое выделение порции *m. fl. perforatus* к V пальцу, лучшее развитие приводящих мышц повышают самостоятельную подвижность отдельных пальцев.

В выделенную здесь группу лазающих *Murinae* вошло подавляющее большинство видов, однако эти виды пользуются лазанием не в равной мере. Оценка лазательных способностей каждого вида затруднена из-за отсутствия данных по биологии многих экзотических форм, тем не менее морфология этих видов такова, что позволяет им вести в той или иной степени лазающий образ жизни.

Стопа *A. cahirinus* отличается от стоп остальных видов, включенных в группу лазающих, высокой степенью развития мышечной массы всех коротких сгибателей стопы, отсутствием *m. quadratus plantae*, сильным развитием приводящих мышц II и V пальцев. Обращает на себя внимание усложнение мозолей стопы. Вероятно, причиной такого строения следует считать то, что *A. cahirinus* населяет скалистые биотопы (Dieterlen, 1963), где, возможно, лазают, цепляясь за неровности скал и камней. Такой способ лазания требует значительной силы от сгибателей пальцев, а также достаточной подвижности пальцев друг относительно друга.

Интересны различия в морфологии стоп в роде *Apodemus*. Известно, что *A. flavicollis* часто встречали на деревьях, там же находили и гнезда желтогорлой мыши (Огнев, Воробьев, 1923; Снегиревская, 1952; Лихачев, 1963 и др.). Исходя из этого, принято считать *A. flavicollis* лазающим видом, однако при анализе было обнаружено, что цепкость стопы желтогорлой мыши очень невелика в связи с удлинением плюсневой и предплюсневой частей, отсутствием *mm. fl. digitorum intermedii*, *m. quadratus*

plantae и слабым развитием *m. fl. perforatus*, *m. abd. ossis metatarsi V*, *mm. add. digitorum II et V*. Такой характер морфологии стопы позволяет говорить о том, что, пожалуй, для желтогорлой мыши наиболее характерен бег по толстым ветвям, мало отличающийся от бега по земле. При этом для лучшего сцепления с корой деревьев на плантарной поверхности стопы развиваются сложные кожные структуры в виде бугорков разного размера.

Еще меньше адаптированы к лазанию стопы *A. agrarius* и *A. peninsulae*. У них идет дальнейшее ослабление *m. fl. perforatus* (утрата порции к V пальцу) и *mm. add. digitorum II et V*, отсутствует *m. quadratus plantae*.

Об африканских *M. coucha* и *P. tullbergi* известно, что это — лазающие формы (Hatt, 1940; Veenstra, 1958). Строение стоп указанных грызунов характеризуется хорошим развитием *m. fl. perforatus*. У *P. tullbergi* сильнее развиты *mm. fl. digitorum intermedii*, но утрачивается *m. lumbricalis V*, в то время как у *M. coucha*, наоборот, хорошо развиты *mm. lumbricales*, а утрачивается *m. fl. digiti V intermedius*. Также различно строение *mm. add. digitorum II et V*. У *M. coucha* срастание этих мышц основаниями делает приведение II и V пальцев более сильным, чем у *P. tullbergi*.

Усиленное развитие коротких сгибателей стопы у *M. musculus* и усложнение плантарной поверхности ее дает возможность домовой мыши взбираться по травам и веточкам. На развитые лазательные способности *M. musculus* уже указывалось в литературе (Тупикова, 1947). В стопе домовой мыши достаточно развита *m. fl. perforatus* (а в ней — порция к V пальцу), *mm. interossei*. Усиление приведения II и V пальцев достигается сращением основаниями приводящих их мышц. Исчезновение *m. fl. digiti V intermedius* сопровождается усилением *mm. lumbricales*. *M. quadratus plantae* в значительной степени ослаблена.

Прекрасно лазают и *M. minutus* (Piechocki, 1955). У мышималютки практически нет дополнительных образований на плантарной поверхности стопы, но постоянные 6 мозолей увеличены. В *m. fl. perforatus* ослаблена порция к V пальцу. Как и у *M. musculus*, исчезает *m. fl. digiti V intermedius*, но так же хорошо развиты *mm. lumbricales*. Полностью исчезает *m. quadratus plantae*. Строение *mm. add. digitorum II et V* таково, что они осуществляют не только приведение, но и противопоставление и сгибание пальцев.

V. oleracea ведет исключительно древесный образ жизни, строит гнезда из травы на ветках кустов, хорошо лазают по тонким веточкам, балансируя хвостом (Tate, 1947). Стопа этой мыши имеет сильно противопоставленные I и V пальцы, лишённые когтей, крупные подушкообразные мозоли. В морфологии стопы отмечено, что *m. fl. perforatus* развита чрезвычайно сильно, хорошо развита и порция мышцы к V пальцу. Помимо *mm. lumbricales*, очень усилены *mm. fl. digitorum intermedii*; *m. quadratus plantae* отсут-

ствуется; m. abd. metatarsi ossis V работает фактически как сгибатель V пальца. Расширение основания m. add. digiti V делает мышцу веерообразной, тем самым усиливается приведение и противопоставление V пальца.

Итак, анализируя строение коротких мышц стопы и ее экстерьерные характеристики, удалось выявить несколько морфотипов дистальных отделов задних конечностей. Оказалось, что выработка определенного морфотипа, обеспечивающего тот или иной образ жизни, идет у исследованных форм разными путями. Также отмечена сравнительно узкая направленность в функционировании стопы, что делает различия между морфотипами менее резкими, чем между морфотипами кисти (Аристов, 1981, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристов А. А. Короткие мышцы кисти Murinae (Rodentia, Muridae) фауны СССР. // Зоол. журн., 1981.— Т. 60.— Вып. 11.— С. 1675—1682.
- Аристов А. А. Анализ мышц кисти некоторых мышиных. // Млекопитающие СССР.— М., 1982.— Т. 2.— С. 9 (Тез. докл. III съезда Всесоюзн. териол. о-ва).
- Аристов А. А. Строение коротких сгибателей стопы у крыс рода *Rattus* (Muridae). // Тез. докл. IV съезда Всесоюзн. териол. о-ва.— М., 1986.— Т. 2.— С. 12.
- Гамбарян П. П. Анатомия. // Гамбарян П. П., Дукельская Н. М. Крыса.— М., 1955.— 254 с.
- Гамбарян П. П. Бег млекопитающих.— Л., 1972.— 334 с.
- Лихачев Г. Н. Использование желтогорлой мышью искусственных птичьих гнездовий на юге Московской области. // Зоол. журн., 1962.— Т. 41.— Вып. 8.— С. 1270—1271.
- Ноздрачев А. Д. Анатомия кошки.— Л., 1973.— 248 с.
- Огнев С. И., Воробьев К. А. Фауна наземных позвоночных Воронежской губернии.— М., 1923.— 254 с.
- Снегиревская Е. М. Роющая деятельность и убежища желтогорлой мыши. // Зоол. журн., 1952.— Т. 31.— Вып. 5.— С. 744—751.
- Тушикова Н. В. Экология домашней мыши средней полосы СССР. // Фауна и экология грызунов.— М., 1947.— С. 5—68 (Материалы по грызунам. Вып. 2).
- Фокин И. М. Локомоция и морфология органов движения тушканчиков.— Л., 1978.— 119 с.
- Abel W. Beiträge zur Kenntnis der Anpassungserscheinungen der distalen Hinterfussmuskulatur der Säugetiere bei einem Wechsel der Lebensweise. // Morph. Jhb., 1930.— Bd. 64.— S. 558—635.
- Bryant M. D. Phylogeny of the Nearctic Sciuridae. // Amer. Midl. Nat., 1945.— Vol. 33.— N 2.— P. 257—390.
- Coues E. On the myology of *Ornithorhynchus*. // Proc. Essex Inst., 1871.— Vol. 6.— P. 127—173.
- Dieterlen F. Von Lebensweise und Verhalten der Felsmaus, *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877), nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Apodemus*. // Säugetierk. Mitt., 1965.— Bd. 13.— Hf. 4.— S. 152—161.
- Dobson G. H. On the myology and visceral anatomy of *Capromys melanurus*, with a description of the species. // Proc. Zool. Soc. London., 1884.— P. 235—250.
- Glaesmer E. Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuss bei den Marsupialia, Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae. // Morph. Jhb., 1910.— Bd. 41.— S. 149—336.
- Greene E. C. Anatomy of the rat. // Trans. Amer. Philos. Soc., n. s., 1935.— N 27.— P. 1—370.
- Hatt R. T. Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo expedition. // Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 1940.— Vol. 76.— Art. 9.— P. 457—604.
- Hill J. E. Morphology of the pocket-gopher mammalian genus *Thomomys*. // Univ. Californ. Public. Zool., 1937.— Vol. 42.— N 2.— P. 81—172.
- Howell A. B. Anatomy of the wood rat.— Baltimore, 1926.— 225 p.
- Howell A. B. The phylogenetic arrangement of the muscular system. // Anat. Rec., 1936.— Vol. 66.— P. 295—316.
- Leche W. Muskulatur. // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Mammalia.— Leipzig., 1900.— Bd. 6.— Abt. 5.— S. 649—919.
- Le Gros Clark W. E. On the myology of the tree-shrew (*Tupaia minor*). // Proc. Zool. Soc. London., 1924.— P. 461—491.
- Levis O. J. The phylogeny of the crural and pedal flexor musculature. // Proc. Zool. Soc. London., 1962.— Vol. 138.— P. 77—109.
- Levis O. J. The monotreme cruro-pedal flexor musculature. // J. Anat. London., 1963.— Vol. 97.— N 1.— P. 55—63.
- McMurrich J. P. The phylogeny of the plantar musculature. // Amer. J. Anat., 1907.— Vol. 6.— P. 407—435.
- Parsons F. G. On the myology of the sciuriform and hystricomorphine rodents. // Proc. Zool. Soc. London., 1894.— P. 251—296.
- Parsons F. G. Myology of rodents. Pt. II. An account of the myology of the Myomorpha, together with a comparison of the muscles of the various suborders of rodents. // Proc. Zool. Soc. London., 1896.— P. 159—192.
- Piechocki R. Beobachtungen an Zwergmäusen, *Micromys minutus* Pall., in Gefangenschaft. // D. Zoolog. Garten (NF), 1955.— Bd. 22.— N 1/3.— S. 11—29.
- Rinker G. C. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma* and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. // Univ. of Michigan / Misc. Publ. Mus. Zool., 1954.— N 83.— P. 1—254.
- Schulze F. E. Myologische Untersuchungen. 1. Die Sehneverbindung in der Planta des Menschen und der Säugetiere. // Z. wissenschaft. Zool., 1866.— Bd. 17.— Abt. 1.— S. 1—22.
- Tate G. H. H. Mammals of Eastern Asia.— New York, 1947.— 365 p.
- Veenstra A. J. F. The behavior of the multimammate mouse, *Rattus (Mastomys) natalensis* (A. Smith). // Anim. Behav., 1958.— Vol. 6.— P. 195—206.
- Westling C. Anatomische Untersuchungen über Echidna. // Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handlingar., 1899.— Bd. 15.— Pt. 4.— N 3.— S. 1—71.
- Windle B. C. A. On the myology of *Hydromys chrysogaster*. // Proc. Zool. Soc. London., 1887.— P. 53—65.

A. A. Aristov

THE SHORT MUSCLES OF MURIDES FOOT AND SOME QUESTIONS OF HOMOLGY AND NOMENCLATURE OF THE MUSCLES

Summary

Short flexores of the foot of 12 species of murines were studied. Homologization of a number of samples of the short muscles of the foot has been done, and the usage of their names reflecting their homology is proposed. The most distinguished differences were found in the upper layer of the muscles. The analysis of the short foot flexores, its exterior structure has revealed several different morphotypes of distal back leg morphology. There appeared to be different in ways of formation of each morphotype, connected with the mode of life. A comparatively specialized functioning of the foot has been also found which makes differences between the morphotypes less sharp.

УДК 599.323:591.177:591.471.43

Г. Е. Зубцова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КУСАНИЯ НЕКОТОРЫХ РОЮЩИХ ГРЫЗУНОВ

С помощью геометрического анализа сил, действующих на нижнюю челюсть во время кусания, исследовались особенности разных типов конструкций жевательного аппарата ортодонтных и проодонтных роющих грызунов. Показано, что сочетание формы зубов, строения нижнечелюстной ямки, сочленовного отростка нижней челюсти, формы его мышелка с преимущественным развитием мышц-протракторов или ретракторов нижней челюсти обуславливает как способ обработки пищи коренными зубами, так и особенности кусания резцами при разрыхлении грунта.

Многие грызуны в той или иной степени используют резцы для разрыхления грунта в поисках корма и для рытья нор. Для некоторых представителей отряда резцы являются основным, если не единственным разрыхляющим инструментом. Это накладывает отпечаток на строение, в первую очередь, всего жевательного аппарата, влечет за собой усиление определенных групп жевательных мышц, изменение формы резцов.

Угол, под которым верхние резцы грызунов выходят из ростральной части черепа (резцово-ростральный угол), сильно варьирует в разных родах отряда (Thomas, 1916). Томас (Thomas, 1918) назвал проодонтными тех грызунов, чьи резцы выдаются из рострума под углом более 90°, ортодонтными — тех, у кого резцово-ростральный угол близок к 90°, и опистодонтными — у кого он менее 90°.

Был измерен резцово-ростральный угол у 79 видов грызунов, относящихся ко всем 3 подотрядам. Использовался материал из коллекций Зоологического института АН СССР. Методика измерений и данные по слепышам (роды *Spalax*, *Nannospalax*), слепушонкам (род *Ellobius*) и тушканчиковым (семейство *Dipodidae*) опубликованы ранее (Зубцова, 1978, 1980). Существует мнение, что проодонтность является главным признаком специализации

грызунов в рытье, тогда как опистодонтность исходна для грызунов вообще (Hinton, 1926; Agrawal, 1967). Действительно, проодонтность в той или иной степени выражена у большинства роющих резцами грызунов. Резцово-ростральный угол имеет величину более 100° в подотряде *Myomorph* у роющих резцами представителей подсемейства *Microtinae* (роды *Arvicola*, *Ellobius*), семейства *Rhizomyidae* (роды *Tachyoryctes*, *Cannomys*), подсемейства *Allactaginae* (роды *Allactaga*, *Alactagulus*, *Pygerethmus*); в подотряде *Huysticomorpha* у представителей семейства *Octodontidae* (роды *Octodon*, *Spalacopus*), семейства *Stenomyidae* (род *Stenomys*), достигая своего максимума (130°) у грызунов из надсемейства *Bathyergoidea* (роды *Bathyergus*, *Georychus*, *Heliophobius*, *Cryptomys*). Вместе с тем среди специализированных роющих резцами грызунов встречаются ортодонтные формы: это представители семейства *Geomysidae* (роды *Geomys*, *Thomomys*) из подотряда *Sciuromorpha*, семейства *Rhizomyidae* (род *Rhizomys*) и семейства *Spalacidae* (роды *Spalax*, *Nannospalax*) из подотряда *Myomorph*.

Нашей целью было понять в самых общих чертах специфику работы разных типов конструкций жевательного аппарата ортодонтных и проодонтных грызунов, разрыхляющих грунт резцами. Челюстной аппарат является удобным объектом для функционального анализа, так как выполняемая им механическая функция доступна непосредственному наблюдению и относительно проста для изучения и понимания. Держинским (1972) показано, что механические свойства жевательного аппарата определяются особенностями его пространственной структуры, поскольку речь идет о системе костей, связок и мышц.

Материал и методика

Для исследования были выбраны грызуны из подотряда *Myomorph*, адаптированные к подземному образу жизни, роющие с помощью резцов, т. е. те, у кого адаптации к рытью, несомненно, отразились на строении жевательного аппарата. Это ортодонтные формы: слепыши обыкновенный (*Spalax microphthalmus*), гигантский (*S. giganteus*) и Неринга (*Nannospalax nehringi*), а также проодонтные: слепушонки обыкновенная (*Ellobius talpinus*) и закавказская (*E. lutescens*) и пятипалые тушканчики рода *Allactaga* — большой, малый и малоазийский (*A. jaculus*, *A. elater*, *A. williamsi*). Все эти животные разрыхляют грунт, как правило, кусающими движениями (Виноградов, Гамбарян, 1952; Гамбарян, 1960; Топачевский, 1969; Фокин, 1978). Для уточнения способов кусания были получены отпечатки резцов, оставленные слепышами, слепушонками и тушканчиками на увлажненной глине консистенции пластилина. Кроме того, получены отпечатки резцов слепыша Неринга, грызущего твердую глиняную вертикальную перегородку в норе, и малоазийского тушканчика, прогрызавшего отверстие в глиняной пластинке, которой было закрыто отверстие фанерного домика. Методика получения и исследования отпечатков резцов слепышей подробно описана ранее (Зубцова, 1986). Совместив резцы с их отпечатками на глине (после умерщвления

ния зверька), можно было определить угол раскрытия рта и положение мышелка сочленовного отростка нижней челюсти в нижнечелюстной ямке в начале кусания. Угол раскрытия рта строили, соединяя точку опоры в суставе с кончиками верхних и нижних резцов.

Основным приемом геометрического анализа является определение условия равновесия, как принято при решении задач статики (Дзержинский, 1972). Верхняя челюсть млекопитающих акинетична; она вместе с черепом принимается за неподвижное, монолитное целое. Анализ проводился в начальный момент кусания, когда все жевательные мышцы максимально напряжены (Weijts, Dantuma, 1975); на этом допущении основано определение направления действия суммарной силы сжатия жевательных мышц — аддукторов нижней челюсти (F_{Σ}). Вектор суммарной силы жевательных мышц находили по правилу сложения векторов. Поскольку анализ проводился в сагиттальной плоскости, рассматривались лишь основные мышцы (жевательная и височная), вызывающие смещение нижней челюсти в вертикальной плоскости. Направление векторов силы тяги отдельных мышц определялось, исходя из направления основной массы их волокон и строения сухожильного каркаса. Величина каждого вектора пропорциональна массе соответствующей мышцы; правомочность такого подхода доказана Кузнецовым (1986). Описание строения жевательной мускулатуры исследованных здесь видов можно найти в литературе (Гамбарян, 1960; Топачевский, 1969; Гамбарян и др., 1980; Воронцов, 1982), поэтому здесь оно не приводится. Рисунки-схемы черепов сделаны по фотографиям и приведены к одному размеру по кондиллобазальной длине.

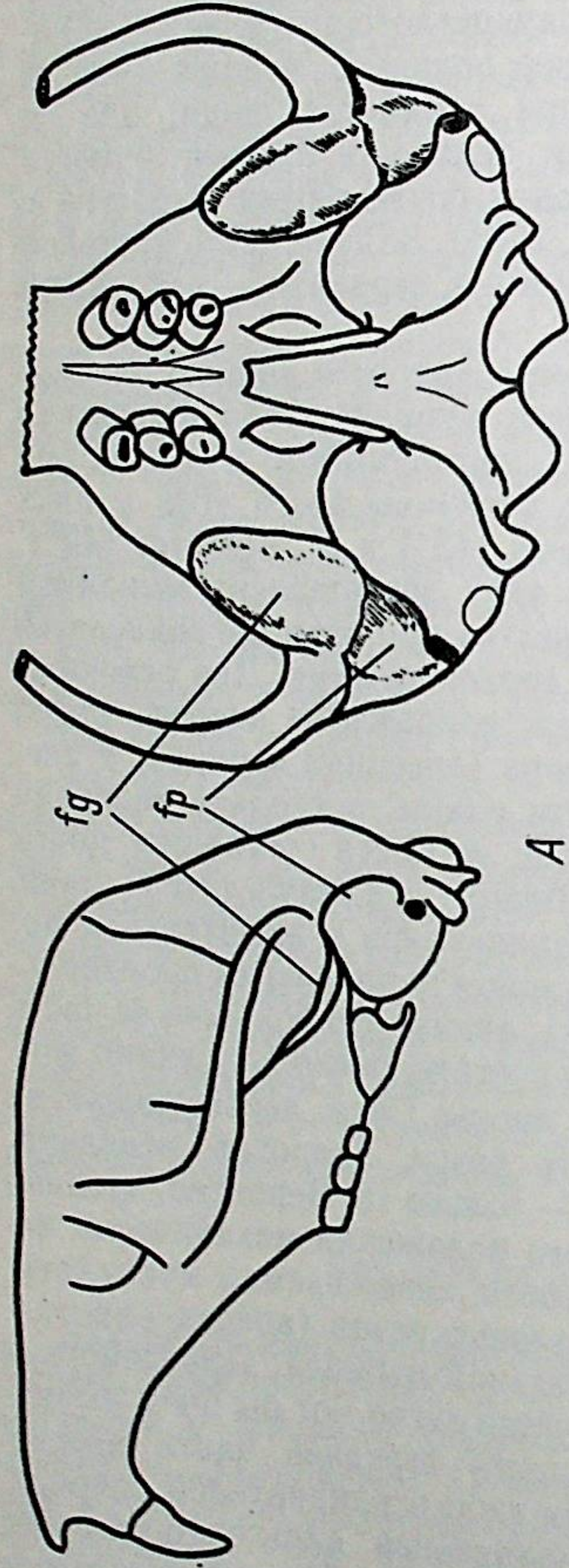
При анализе распределения сил во время кусания рассматривается система из трех сил, взаимодействующих на нижней челюсти при условии равновесия: суммарной силы челюстных мышц (F_{Σ}) и уравновешивающих ее сил реакции двух опор: 1) грунта ($F_{гр}$), равная и противоположно направленная силе, действующей на грунт со стороны кончика нижнего резца (F_p), и 2) сустава (F_o). Поскольку нам известна реальная траектория движения кончика нижнего резца, мы рассматриваем $F_{гр}$, направленную по касательной к этой траектории в точке, где находится кончик резца. Линия действия F_o проходит через точку соприкосновения мышелка с нижнечелюстной ямкой и пересечения линий действия F_{Σ} и $F_{гр}$. Отложив в направлении действия F_{Σ} ее произвольную величину и построив параллелограмм сил, определяли относительные величины F_o и $F_{гр}$.

Результаты и их обсуждение

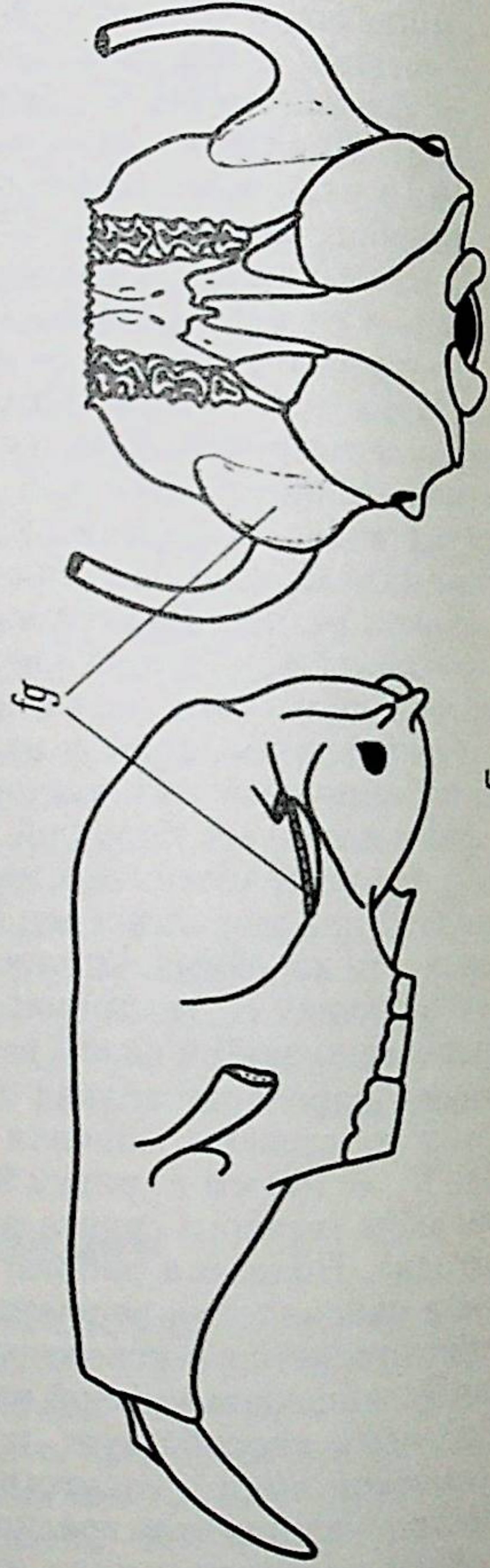
Для представителей семейства Spalacidae характерна высокая степень приспособленности к подземному образу жизни. Они питаются в основном подземными частями растений (корнями, клубнями, луковицами). Строение жевательного аппарата слепышей и способ разрыхления земли резцами освещены в литературе (Виноградов, 1926; Виноградов, Гамбарян, 1952; Топачевский, 1969; Зубцова, 1986), поэтому упомянем здесь вкратце самое основное. Резцово-ростральный угол слепышей равен 83—94° (Зубцова, 1978). Наклонное положение сочленовного отростка нижней челюсти, значительные линейные размеры его головки в сочетании с закругленной формой говорят о большой свободе движения нижней челюсти в сагиттальной плоскости. Ряды коренных

короткие; основные движения челюсти при обработке пищи — вертикальные давящие; возможны очень незначительные смещения мышелка в продольном и поперечном направлениях. Нижнечелюстная ямка двойная (рис. 1, А): истинная — в виде удлиненного желобка (длина ее превышает длину ряда коренных) с приподнятыми боковыми краями, ограничивающими боковые смещения мышелка, и ложная — в виде полукруглого углубления, лежащая позади первой. Как было недавно показано, ложная ямка не несет функциональной нагрузки при обработке пищи; дно ее служит, вероятно, для ограничения движения нижней челюсти назад; в этой ямке находится головка сочленовного отростка в положении полного покоя (Зубцова, 1986). Задняя часть истинной ямки имеет наклон в сторону ложной ямки, передняя — небольшой подъем в сторону глазницы.

Рассмотрим кусание из положения с наиболее широко раскрытым ртом (рис. 2, А). Максимальная величина угла раскрытия рта, зарегистрированная нами для *S. microphthalmus* в опытах при кусании глины, равна 46°. Близки величины этого угла у двух других видов слепышей: *S. giganteus* (43°) и *N. nehringi* (42°), причем в каждом из этих опытов укус завершался смыканием кончиков резцов. Задняя часть мышелка при этом соприкасается с точкой, лежащей чуть спереди от середины ямки. Два основных вектора силы тяги челюстных мышц направлены вперед—вверх (жевательная мышца) и назад—вверх (височная мышца). У слепыша величины этих векторов почти равны, поскольку височная мышца достигает большой мощности; ее масса составляет почти 50% от массы челюстных мышц (таблица), и в результате F_{Σ} лишь немного наклонена вперед от перпендикуляра к жевательной поверхности коренных. Отложив в заданном направлении произвольную величину F_{Σ} (например, 100 мм), видим, что большая ее часть уравновешивается силой реакции в суставе, поскольку линия действия F_{Σ} проходит вблизи от точки опоры. Сила, действующая на грунт со стороны кончика нижнего резца, напротив, невелика. При $F_{\Sigma} = 100$ мм F равна 96, а $F_{гр}$ — только 15. Вероятно, кусание слишком твердого грунта из данного положения механически невыгодно. Полезная работа, т. е. работа, совершаемая мускулатурой в направлении перемещения нижнего резца (вперед—вверх), осуществляется в основном жевательной мышцей. При действии одной лишь жевательной мышцы сустав легко мог бы быть вывихнут, чему способствует приподнятость передней части нижнечелюстной ямки и отсутствие каких-либо ограничителей спереди. Нейтрализацию этой вредной „вывихивающей“ силы осуществляет мощная височная мышца, имеющая значительную горизонтальную составляющую, направленную назад. Вертикальные составляющие жевательной и главным образом височной мышцы, суммируясь, прижимают головку сочленовного отростка к поверхности нижнечелюстной ямки. Полезная же работа, совершаемая височной мышцей при широко открытом рте, минимальна.



A

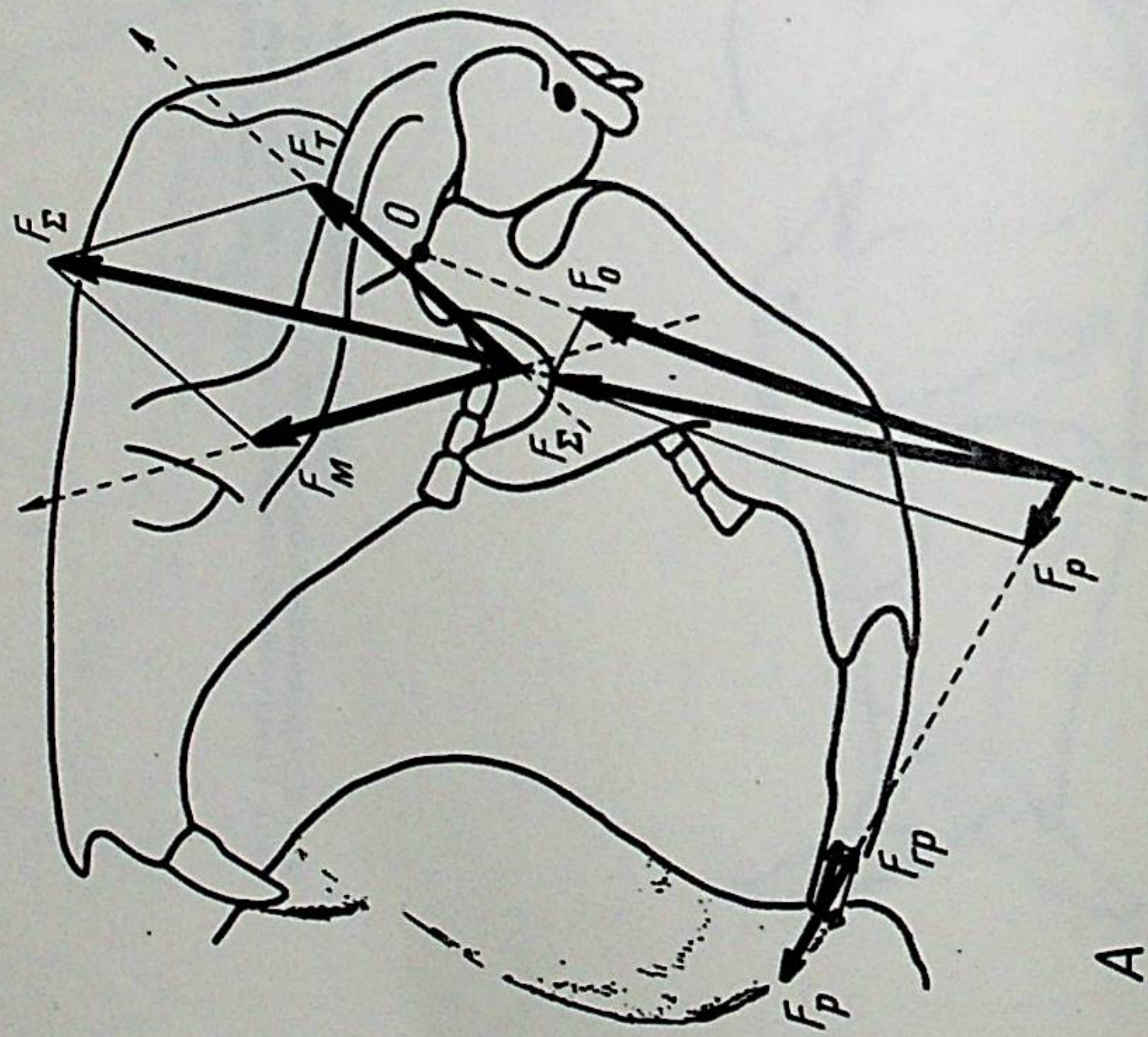
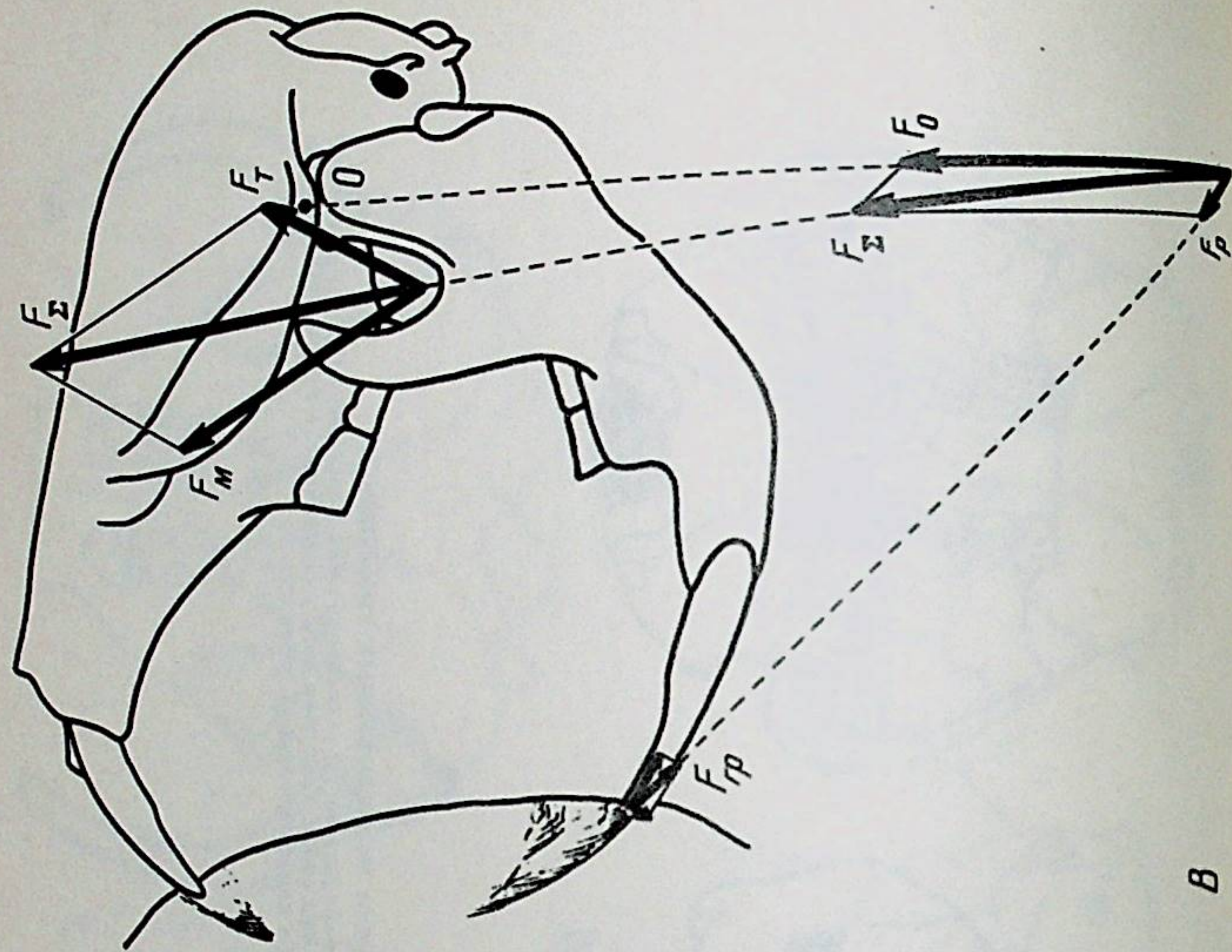


Б



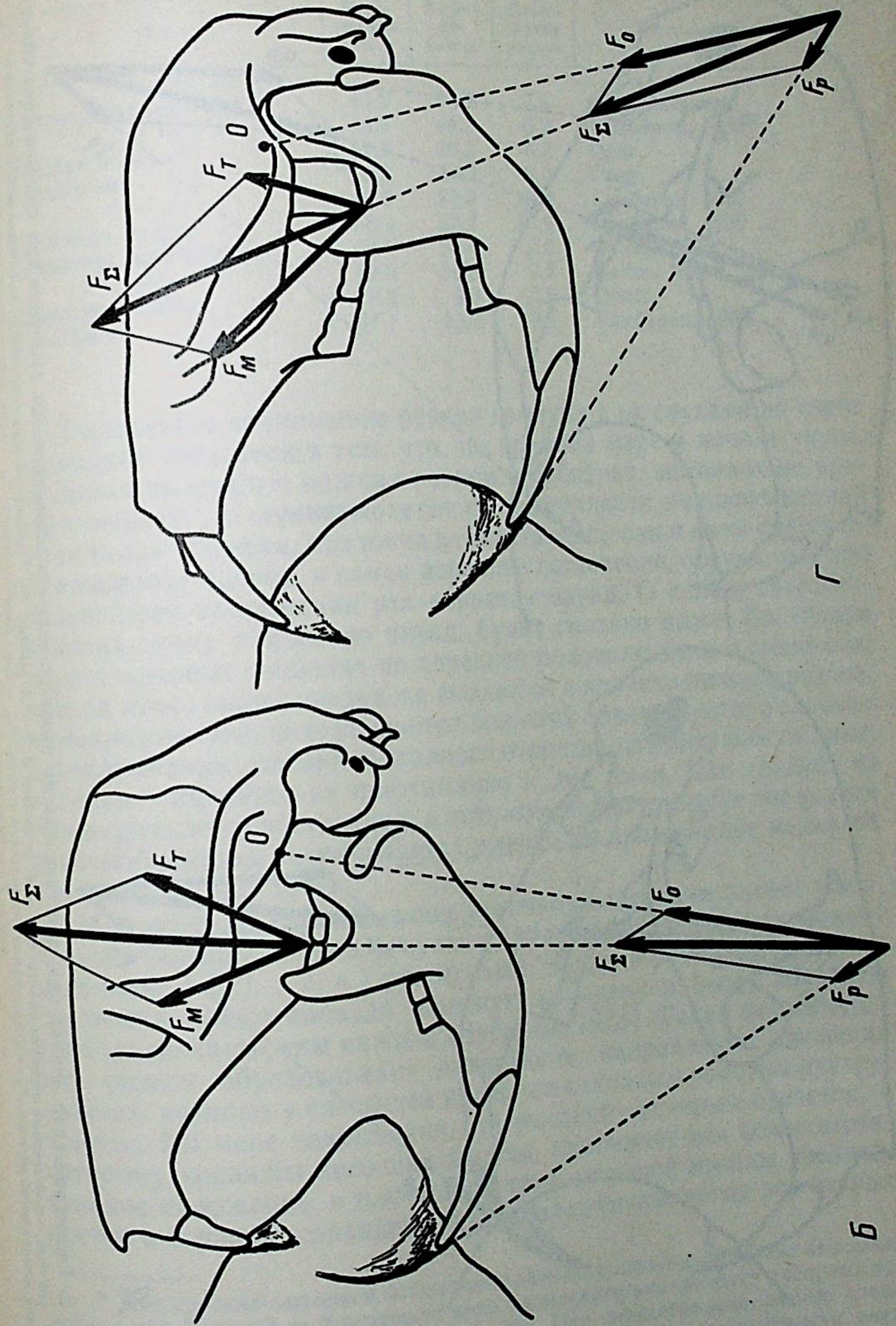
B

Рис. 1. Нижнечелюстная ямка исследованных грызунов:
 А — *Nannopratax nehringi*; Б — *Ellobius lutescens*; В — *Allactaga jaculus*; fg — истинная ямка (*fossa glepoida*); fp — ложная ямка (*fossa pseudoglepoida*) Слева — вид снизу, слева — вид сбоку. Скуловая дуга у слепушонки и тушканчика удалена, через ямку сделан распил в парасагиттальной плоскости



A

B



B

A

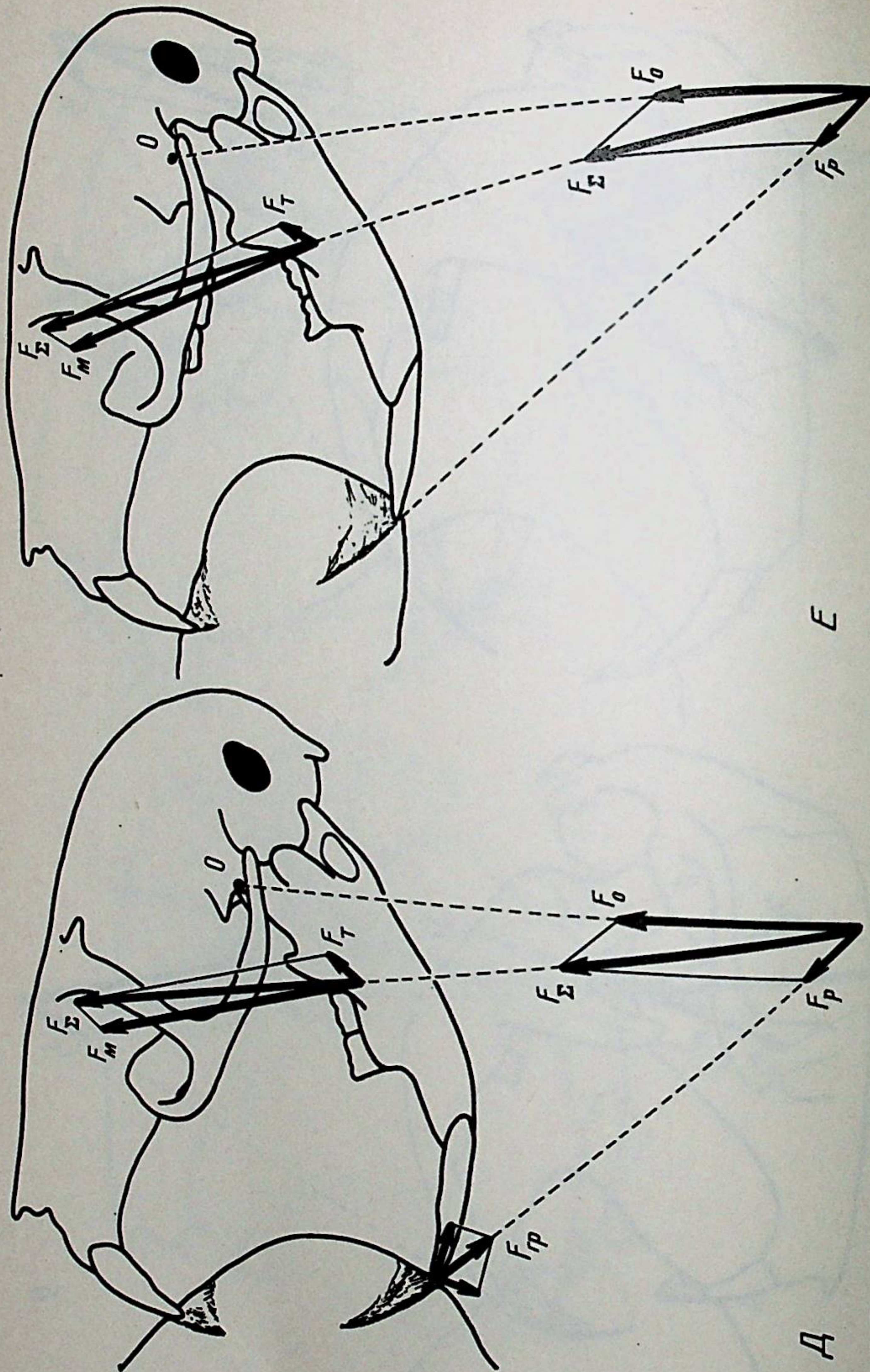


Рис. 2. Геометрический анализ сил, действующих на нижнюю челюсть исследованных грызунов при кусании (вид сбоку): А, Б — *N. neringi*, альвеолярный отросток удален; В, Г — *E. lutescens*; Д, Е — *A. jaculus*. F_M — суммарная сила сокращения челюстных мышц-аддукторов; F_T — сила сокращения жевательной мышцы; $F_Σ$ — сила сокращения височной мышцы; F_0 — сила реакции грунтовой массы; F_P — сила реакции сустава; O — точка опоры; F — сила, действующая на грунт со стороны кончика нижнего резца; F_0 — сила реакции сустава; F_P — сила реакции грунтовой массы.

Соотношение масс жевательных мышц у роющих резцами ортодонтных и про-
одонтных грызунов (%)

Вид	Жева- тельная мышца	Височ- ная мышца	Крыло- видные мышцы	Источник данных
<i>Nannospalax leucodon</i>	43.2	48.8	7.9	Оригинальные
—>—	43.9	49.1	6.9	Гамбарян, 1960
<i>Ellobius talpinus</i>	57.6	36.3	6.2	Ориг.
<i>E. lutescens</i>	55.2	34.8	9.0	Ориг.
—>—	49.3	32.8	18.0	Гамбарян, 1960
<i>Cannomys badius</i>	58.4	28.7	12.9	Гамбарян, 1960
<i>Cryptomys hottentotus</i>	68.1	25.4	7.0	Boller, 1970
—>—	59.0	30.8	9.2	Boller, 1970
<i>Allactaga jaculus</i>	78.3	9.0	12.9	Ориг.
<i>A. williamsi</i>	67.1	13.7	19.2	Гамбарян, 1960

Тщательное совмещение резцов грызуна с их следами на глине позволяет убедиться в том, что, по крайней мере в начале укуса, во время внедрения нижних резцов в субстрат, мышелок не проскальзывает*, а перекачивается по поверхности нижнечелюстной ямки таким образом, что точка контакта мышелка и ямки смещается еще далее вперед, в самое переднее положение, откуда уже при дальнейшем закрывании рта вернется назад. О силах, способствующих этому движению назад, будет сказано ниже. Благодаря перекачиванию мышелка по передней половине ямки и смещению вперед точки опоры вперед же выдаются и кончики нижних резцов, в результате чего захватывается больший объем грунта. Условием перекачивания головки суставного отростка по поверхности ямки, очевидно, является ее прижимание к дну ямки. Как следует из геометрического построения, в этот момент практически все усилие височной мышцы затрачивается именно на прижимание мышелка к ямке (см. рис. 2, А).

Момент силы (произведение величины силы на ее плечо) жевательной мышцы в начале кусания равен 1539, когда как момент височной — 220, т. е. в 7 раз меньше. Верхние резцы ортодонтных слепышей имеют гораздо меньшую кривизну и более короткую свободную часть, чем нижние (Зубцова, 1978). Такая форма верхних резцов обуславливает дальнейшее направление движения нижних, которые у слепышей являются основным рабочим инструментом. По мере закрывания рта высокий венечный отросток, к которому крепится височная мышца, принимает все более вертикальное положение, и плечо силы тяги височной мышцы увеличивается в 6 раз по сравнению с тем положением, когда рот открыт

* Под проскальзыванием понимается такое вращательное движение мышелка, когда с одной точкой на поверхности ямки последовательно приходят в соприкосновение разные точки поверхности мышелка. При перекачивании разные точки поверхности мышелка соприкасаются с разными же точками поверхности ямки так, что точка контакта смещается вперед или назад.

максимально широко (рис. 2, Б). Момент силы височной мышцы увеличивается почти в 6,5 раз (он становится равным 1416), тогда как момент жевательной остается почти неизменным (соответственно, 1539 и 1560). В результате суммарный момент F возрастает в 1,7 раза (с 1759 до 2976), а F_p — в 1,4 раза (с 15 до 21). Моменты сил жевательной и височной мышц в этом положении, при условии их одновременного максимального напряжения, примерно одинаковы (1560 и 1416).

На основании статического анализа нельзя сказать, какие группы мышц работают во время завершающей стадии кусания. Так, данные электромиографии показывают, что у крысы в процессе кусания группы мышц-антагонистов включаются попеременно, частично „перекрывая“ друг друга, что в результате обеспечивает плавное движение нижней челюсти (Weijs, Dantuma, 1975). На большинстве образцов глины со следами резцов слепышей видно, что траектория кончиков нижних резцов имеет более или менее выраженный загиб назад в направлении, близком к направлению силы тяги височной мышцы. Исходя из этого, можно предположить, что эта мышца, особенно в завершающей стадии кусания, должна играть главную роль. Если бы рот закрывался при переднем положении мышелка, нижние резцы не сомкнулись бы с верхними; для нормального завершения укуса требуется возврат мышелка назад.

Итак, резец слепыша сначала вонзается в грунт на длину своей свободной части в направлении, параллельном его длинной оси, встречая при этом наименьшее сопротивление, для преодоления которого достаточно усилия одной жевательной мышцы (имеется в виду — всех ее порций). Затем он двигается вверх, работая как клин, образующий с вертикальной частью траектории угол резания порядка 30° . Это, пожалуй, самый трудоемкий процесс, где требуется усилие всех групп мышц. В результате в грунте образуются начальные трещины, происходит скалывание подрезанного нижними резцами пласта грунта. На завершающей стадии кусания необходимым является лишь удержание и захват грунта в передней части рта; это действие осуществляется главным образом височной мышцей и сопровождается возвратом мышелка в заднюю половину нижнечелюстной ямки. Дно ложной ямки может ограничивать движение нижней челюсти назад. Интересно, что аналогичные ложной ямке структуры развиты у других роющих резцами ортодонтных грызунов (*Rhizomys*, *Geomys*, *Thomomys*), но отсутствуют у роющих проодонтных (*Cannomys*, *Ellobius*, *Bathyergidae*), что, на наш взгляд, связано с определенным типом строения резцов и жевательной мускулатуры, управляющей движением челюстей.

Силу сопротивления, действующую со стороны грунта на кончик нижнего резца, можно представить в виде двух составляющих: первая действует вдоль резца, вторая — перпендикулярно к ней. Благодаря искривленности резца, первая составляющая всегда,

во всех точках траектории намного превышает по величине вторую, которая „стремится“ переломить резец в месте его выхода из альвеолы (см. рис. 2, А—Г).

Наблюдения над животными показали, что твердую высохшую глину слепыши разрыхляют не кусающими, а скользящими движениями одних нижних резцов; при этом они упираются в грунт носом (Зубцова, 1986). Подобные сведения содержатся в работе Монтэгу (Montagu, 1924), где приведены фотография и описание стенки подземного хода, вырытого слепышом в твердом сухом глинистом грунте, несущей отпечатки одних лишь нижних резцов. Трудно с уверенностью сказать, где находится мышелок во время скользящих движений нижней челюсти, так как неизвестно точное положение головы. Ранее предполагалось (Зубцова, 1986), что мышелок двигается вперед от задней трети нижнечелюстной ямки или от ее середины в переднюю треть, на основании изменения расстояния между верхушками нижних резцов. Однако дополнительные опыты, а также тщательное изучение поверхности бороздок, оставляемых нижними резцами, и формы их поперечного сечения убеждают в том, что дело обстоит иначе. При рытье нижними резцами начальное расстояние между их медиальными поверхностями $3.5—3.9$ мм, в конце — $3.0—2.3$ мм, т. е. нижние резцы не расходятся, а сближаются. Мышелок движется назад, из задней части передней половины нижнечелюстной ямки в ее заднюю половину. Следовательно, характер движения нижней челюсти при кусании и скоблении грунта одними нижними резцами одинаков. Разница заключается, во-первых, в большей длине бороздок, оставленных нижними резцами при скоблении. Возможно, большая свобода движения достигается благодаря тому, что зверек упирается носом, а не верхними резцами; немалую роль здесь играет способность нижних резцов выдвигаться далеко вперед. Второй особенностью бороздок является то, что поверхность их не гладкая, а несет уступчики полулунной формы. Поперечное сечение кончика нижнего резца имеет как раз форму полумесяца. Становится ясно, что эти бороздки прочерчены не выпуклой, гладкой стороной резца, а его режущим краем, торцом, движущимся под некоторым углом к поверхности. „Уступчатость“ поверхности бороздок хорошо выражена в начале траектории и исчезает по мере закрывания рта и все более „крутой“ постановки резца, когда он скользит по поверхности грунта своей гладкой лицевой поверхностью.

Возможно, должен существовать некий оптимальный угол раскрытия рта перед началом укуса (рытья, скобления). С одной стороны, при широко открытом рте воткнуть резцы просто удобнее. С другой, — чем шире открывается рот, тем ниже опускается венечный отросток, уменьшается плечо F_2 и, соответственно, сила давления резца на грунт. При кусании умеренно твердой глины слепыши в 14 опытах из 43 открывали рот на $26—30^\circ$, в 11 опытах — на $31—35^\circ$, в 9 опытах — на $36—40^\circ$; в меньшую от 26° и в боль-

шую от 40° стороны случаи единичны. Вероятнее всего, способ грызения и „тактика“ подхода к грунту зависит от его твердости к консистенции, причем не только у слепышей, но и у других землероев.

Слепушонки (род *Ellobius*) также приспособлены к подземному образу жизни и к питанию подземными частями растений. Обработка пищи у них, как у полевок, совершается продольными перетирающими движениями коренных зубов. В связи с этим сочленовый отросток круто поставлен относительно оси нижней челюсти; мышцелок удлиннен и слабо закруглен; нижнечелюстная ямка имеет вид узкого удлиненного желобка, длина которого равна длине верхнего ряда коренных; спереди и сзади ямка открыта, т. е. не имеет видимых ограничителей движения; боковые стенки ямки ограничивают латеральные смещения мышцелка. На спице в парасагиттальной плоскости видно, что желобок нижнечелюстной ямки имеет приподнятый задний конец; такая особенность его строения представляется весьма существенной (см. рис. 1, Б). Когда мышцелок сочленовного отростка нижней челюсти находится в самой задней, высокой части ямки, коренные смыкаются и перетирают пищу; резцы же разобщены в вертикальной плоскости таким образом, что кончики нижних находятся на уровне середины свободной части верхних резцов. Для приведения кончиков верхних и нижних резцов в соприкосновение (положение грызения) мышцелок перемещается по желобку вперед и вниз, и тогда происходит разобщение в вертикальной плоскости коренных зубов.

Резцово-ростральный угол слепушонок равен $109-116^\circ$ (Зубцова, 1978). Строение жевательной мускулатуры у них таково, что жевательная мышца по массе преобладает: на ее долю приходится более половины ($55-57\%$) массы челюстных мышц, тогда как на долю височной — 34.8% , а остальное — на долю крыловидных (см. таблицу). Масса жевательной мышцы в 1,6 раза больше массы височной, поэтому при разных положениях нижней челюсти вектор F_Σ всегда направлен вперед—вверх, но более полого, чем аналогичный вектор у слепышей. Если у слепыша этот вектор отклонялся от перпендикуляра к жевательной поверхности на $7-16^\circ$ (см. рис. 2, А), то у слепушонки — на $25-36^\circ$ (см. рис. 2, В). Это совпадает с заключением Гамбаряна о том, что при кусании по большим дугам основное усилие жевательных мышц у слепыша направлено вертикально, а у слепушонки — горизонтально (Гамбарян, 1960). Графический анализ наглядно показывает, что увеличение наклона вектора F_Σ вперед ведет, при прочих равных условиях, к увеличению F_p и к уменьшению F_o (рис. 3).

При откусывании грунта кончики нижних резцов слепушонок двигаются по пологим дугам, близким к кривизне резцов, и смыкаются с кончиками верхних или с их скошенной лингвальной поверхностью, никогда не заходя вперед, в отличие от резцов слепыша. Следы верхних и нижних резцов настолько похожи, что

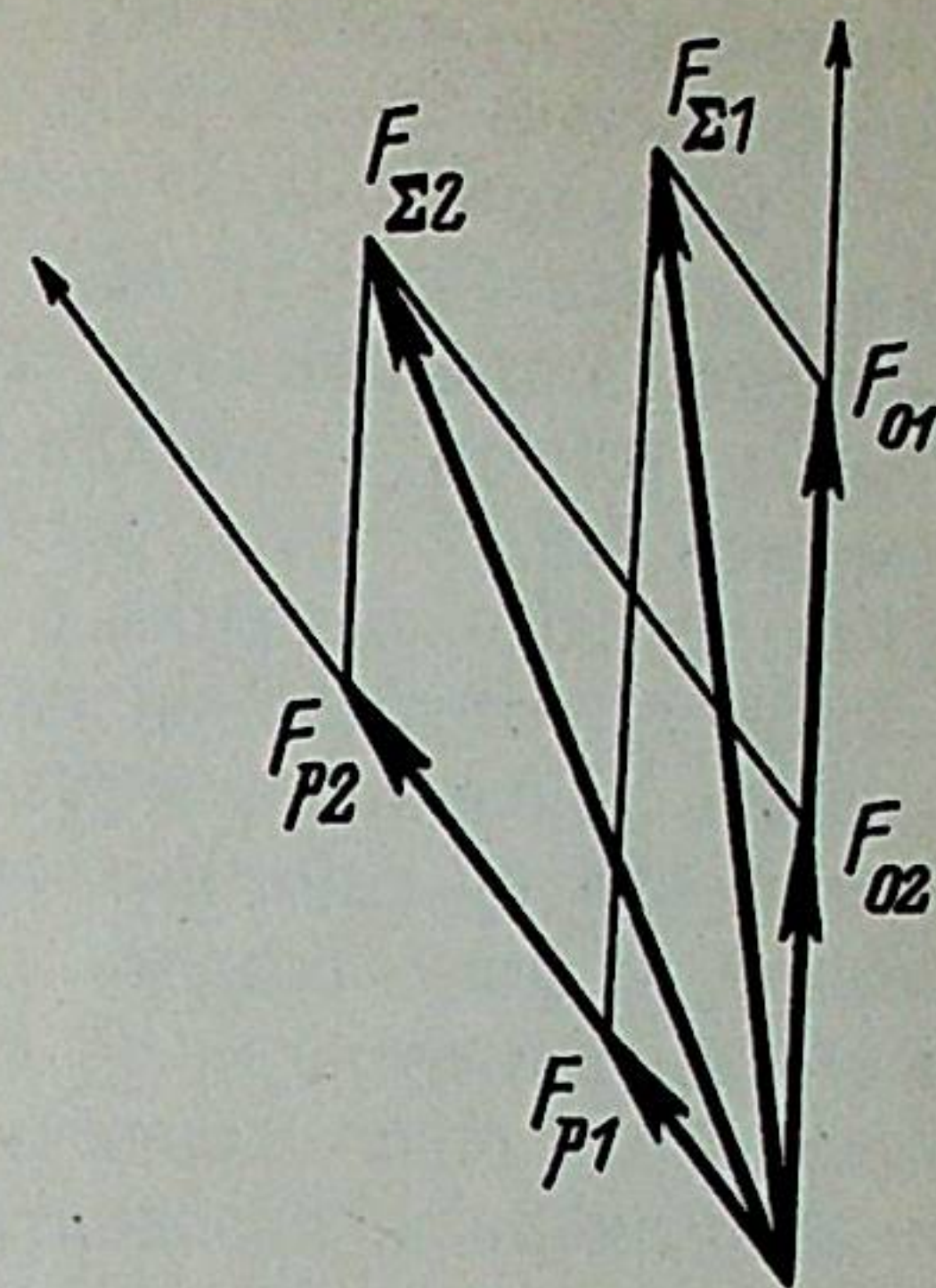


Рис. 3. Изменение величины составляющих F_o и F_p при изменении наклона вектора суммарной силы челюстных мышц (F_Σ)

Обозначения как на рис. 2

отличить их бывает можно только по бороздке между нижними резцами, тогда как верхние плотно сжаты. Движению кончика нижнего резца вперед—вверх соответствует перекатывание мышцелка по поверхности нижнечелюстной ямки по часовой стрелке. В тот момент, когда кончики верхних и нижних резцов смыкаются, передняя часть мышцелка находится в передней половине ямки, немного впереди от ее середины. Максимальный зафиксированный в опытах угол раскрытия рта 46° , но в этом и подобном ему опытах кончики резцов не смыкались; резцами были оставлены лишь небольшие засечки, как если бы при кусании с широко открытым ртом зверьку не хватило силы сомкнуть челюсти. Кусание обычно завершалось полным или почти полным смыканием резцов, если угол раскрытия рта равнялся $23-42^\circ$.

По нашим наблюдениям в неволе, слепушонки часто делают несколько укусов нижними резцами, при этом верхние остаются на месте, а каждый последующий укус нижними производится с меньшей амплитудой и — за счет поворота головы или всего туловища — сбоку от первого. Аналогичное поведение наблюдалось и при откусывании кусочков твердого корма — моркови: слепушонка кусала морковь несколько раз подряд, причем каждый последующий укус верхними и нижними резцами делала в стороне от предыдущего, в результате чего был „отрезан“ тонкий пласт моркови. Среди отпечатков резцов, оставленных во время кусания глины, есть немало следов таких „двойных“ или „тройных“ укусов. Для слепушонок характерны пинцетообразные движения резцами не только при кусании, но и при переносе камешков, комочков земли. Если камень тяжел, зверек предпочитает упереться в него лицевой поверхностью верхних резцов, а нижними толкает его вперед, в случае необходимости помогая лапами. При грызении твердого предмета слепушонка часто не вознает в него верхние резцы, а упирается их лицевой поверхностью или кончиками,

совершая нижними резцами быстрые скользящие движения по направлению к скошенной лингвальной поверхности верхних. Рассмотрим, какие принципиальные отличия имеет конструкция жевательного аппарата слепушонки от конструкции слепыша. Для этого откладываем на схеме вектор F_{Σ} , равный по величине тем же 100 мм, что и для слепыша (см. рис. 2, В). Угол раскрытия рта 40° . Сила F оказывается такой же, что и у слепыша (15 мм), хотя, казалось бы, она должна быть меньше из-за проодонтности слепушонки, ввиду большей удаленности ее линии действия от точки опоры в суставе. Еще Хинтон (Hinton, 1926) писал о том, что проодонтные грызуны, в силу особенности строения резцов, не могут создать на их кончиках значительную силу давления и поэтому не могут сравниться по грызущим способностям, например, с опистодонтными беличьими. Как видно из геометрического анализа, проодонтность с успехом компенсируется большим наклоном вектора F_{Σ} , благодаря чему эта конструкция не проигрывает ортодонтной. Не следует, однако, забывать, что реальная сила, создаваемая челюстными мышцами слепыша, например, *N. nehringi*, судя по абсолютной величине массы мышц, в 6.7—8.5 раз больше, чем у слепушонок *E. talpinus* и *E. lutescens*, чем можно объяснить вышеописанные особенности их кусания. Сила F у слепушонки меньше, чем у слепыша (88 и 96, соответственно), но она достаточна велика, и, без сомнения, головка сочленовного отростка хорошо прижата к поверхности сустава. Момент силы височной мышцы (при условии, что F_{Σ} слепушонки и слепыша равны) у слепушонки почти такой же величины, что и у слепыша (215 и 220), зато момент жевательной мышцы у нее в 1,5 раза больше; общий же момент F_{Σ} для конструкции слепушонки больше в 1,4 раза и равен 2450—3700. Момент силы жевательной мышцы у слепушонки больше момента височной в 10.4 раза.

Рассмотрим далее кусание из положения с полуоткрытым ртом (угол раскрытия рта 32°) (см. рис. 2, Г), которое окончилось смыканием кончиков верхних и нижних резцов. По сравнению с предыдущим опытом, суммарный вращательный момент силы F_{Σ} здесь возрастает незначительно — в 1.2 раза. Увеличивается вклад височной мышцы в создание силы F_p , поскольку по мере того, как высокий венечный отросток принимает все более вертикальное положение, растет плечо силы этой мышцы, но по-прежнему основная полезная работа совершается жевательной мышцей, чей момент силы возрастает также почти в 1.2 раза. Благодаря изменению положения нижней челюсти увеличивается наклон вперед вектора F_{Σ} относительно перпендикуляра к жевательной поверхности, за счет чего F_p возрастает в 1.5 раза. Очевидно, кусание из второго положения более выгодно.

Судя по следу кончиков нижних резцов, оставленному на глине, движение мышелка в суставе у слепушонки при закрывании рта — не проскальзывание, а перекатывание, как и у слепыша.

Перед началом кусания задняя часть мышелка соприкасается с поверхностью ямки; в конце, когда смыкаются кончики резцов, в соприкосновение с ямкой приходит его передняя часть. При этом движении рабочей является средняя треть суставного желобка, имеющего, как было сказано, небольшой наклон, что препятствует смещению головки сочленовного отростка вперед—вверх.

Конструкцией жевательного аппарата слепушонки обладают многие проодонтные грызуны из других систематических групп: *Rhizomyidae*, *Bathyergidae*. Для них, как и для слепушонок, характерно преимущественное развитие жевательной мышцы над височной. Так, у *Cryptomys hottentotus* (*Bathyergidae*) масса жевательной мышцы превышает массу височной в 1.9—2.6 раза (вычислено по данным Voller, 1970); у *Cannomys badius* (*Rhizomyidae*) — в 2.0 раза (вычислено по данным Гамбаряна, 1960). По нашим данным, у 2 видов слепушонок — *E. talpinus* и *E. lutescens* — это соотношение равно 1.6 (по данным Гамбаряна, 1960, для *E. lutescens* — 1.5). Возможно, большая мощность жевательной мышцы у этих грызунов, особенно у более проодонтного *C. hottentotus* способствует увеличению силы давления на кончиках резцов.

Пятипалые тушканчики (подсемейство *Allactaginae*) разрыхляют грунт резцами. Резцы у них проодонтны, резцово-ростральный угол равен $97—111^\circ$ (Зубцова, 1980). Нижнечелюстная ямка на черепе образована височной и крылоклиновидной костями. Ямка имеет вид широкого короткого желобка со скошенным передним краем; височная кость образует углубление, а крылоклиновидная — уступ с медиальной стороны, который ограничивает смещение мышелка в этом направлении. Возможно скольжение мышелка по латеральной стенке ямки. Ямка лежит, как и у слепушонок, не в горизонтальной плоскости: она наклонена в ростральном направлении под углом около 15° к поверхности коренных, что хорошо видно на парасагиттальном спиле (см. рис. 1, В). В задней части скуловой дуги находится очень плотная сухожильная перепонка, которая прикреплена с латеральной стороны к внутренней поверхности скулового отростка височной кости, а с медиальной — к выступу крылоклиновидной кости. Ямка таким образом удлиняется спереди за счет этой перепонки. Интересно, что суставная сумка сзади и с боков крепится к костным краям нижнечелюстной ямки, а спереди — к переднему краю сухожильной перепонки. Судя по форме поверхностей стачивания коренных и расстоянию между верхней и нижними их рядами, обработка пищи производится на правой и левой сторонах челюсти поочередно, причем, в отличие от вертикального давящего, продольный перетирающий компонент движения нижней челюсти невелик. Рабочими являются верхняя и латеральная поверхности мышелка.

Жевательная мускулатура тушканчиков, в отличие от других миоморфных грызунов, имеет гистрикоморфный тип строения: у них сильно увеличена передняя порция медиального массетера (*m. masseter medialis p. anterior*), масса которой составляет 35.4%

от всей массы жевательной мышцы. Эта порция начинается на боковой поверхности роострума и на внутренней поверхности вертикальной ветви скуловой дуги, проходит через увеличенное подглазничное отверстие и оканчивается мощным сухожилием на латеральной поверхности нижней челюсти, на расстоянии $2/3$ длины нижней челюсти от сустава. Передняя порция медиального массетера, по-видимому, играет важную роль при жевании. Движение этой мышцы под кожей хорошо заметно у кормящихся зверьков. Одностороннее ее сокращение приводит к ростолатеральному смещению нижней челюсти, особенно ее передней части, и к созданию вертикального давления; именно эти движения составляют часть жевательного цикла у тушканчиков. Смещение челюсти вперед при жевании чрезвычайно мало.

Для приведения кончиков верхних и нижних резцов в соприкосновение и разобщения коренных (положение грызения) достаточно небольшого выдвижения нижней челюсти вперед одновременно с отведением ее вниз. Мышелок сочленовного отростка при этом выходит за пределы костной части нижнечелюстной ямки примерно на $1/4$ своей длины и упирается средней частью в передний край ямки. Благодаря тому, что кончики верхних резцов расположены лишь немного ниже жевательной поверхности верхних коренных, амплитуда грызущих движений тушканчиков очень мала. Это происходит потому, что смыкание коренных препятствует дальнейшему движению нижних резцов вверх.

Тушканчики, вероятно, могут разрыхлять грунт по-разному: во-первых, кусающими движениями. Верхние резцы благодаря проодонтности легко внедряются в грунт или упираются в него. Для смыкания нижних резцов с верхними необходимо простое приведение нижней челюсти, которое сопровождается перекачиванием мышелка по поверхности ямки. Кончики нижних резцов процарапывают в твердом глинистом грунте почти вертикальные бороздки; F при этом направлена перпендикулярно длинной оси резцов. Сплюснутые с боков, они хорошо противостоят деформации, величина которой обратно пропорциональна квадрату линейных размеров резца в направлении изгиба. Важность подобной формы поперечного сечения становится особенно понятной, если учесть большую длину свободной части нижних резцов пятипалых тушканчиков и их большой радиус кривизны, относительную „выпрямленность“ (Зубцова, 1980).

Второй возможный способ — разрыхление грунта одними нижними резцами с открытым ртом. Небольшого смещения мышелка вперед достаточно для проникновения нижних резцов в грунт на длину их свободной части. Сила сопротивления грунта направлена при этом вдоль резца.

Цикл рытья пятипалых тушканчиков в тяжелом плотном глинистом грунте детально изучен и описан Фокиным (1978). Он отмечает, что у всех пятипалых тушканчиков верхние и нижние резцы

сходятся почти под прямым углом, и это позволяет им скусывать комочки грунта при смыкании челюстей.

Наблюдения в природе показали, что большой тушканчик (*Allactaga jaculus*) разрыхляет твердый глинистый галечник резцами, быстро производя несколько следующих друг за другом укусов. Роясь в более рыхлом грунте (сцементированная мелкая галька с песком), тушканчик не измельчает его предварительно, а откусывает за один прием, подобно слепушонке, часто переходя на рытье одними передними лапками. В эксперименте от тушканчиков трудно получить следы укусов, так как они очень миролюбивы и неохотно кусаются. Следы резцов при откусывании мягкой увлажненной глины получены лишь для *A. jaculus*. При совмещении зубов зверька с их следами на глине выяснилось следующее. Иногда тушканчик втыкал и убирал назад нижние резцы (рытье вторым способом). Некоторые образцы глины несли следы и верхних, и нижних резцов. Смыкание кончиков резцов в вязкой глине было явно затруднено и происходило лишь при скусывании комочка глины с поверхности. Максимальный зафиксированный угол раскрытия рта 27° . Верхние резцы входили в глину почти вертикально, затем иногда двигались назад по горизонтали (что могло быть результатом движений головы). Нижние же двигались по пологой траектории вперед и слегка вверх, входя в глину на длину всей свободной части резца. Чтобы получить следы резцов других видов тушканчиков (*A. elater* и *A. williamsi*), закрывали им выход из домика лепешками из глины. Вязкую глину эти тушканчики кусали так же, как и *A. jaculus*.

На сухой твердой глине, которой был закрыт выход из домика, тушканчики оставили многочисленные отпечатки верхних и нижних резцов, идущие в разных направлениях. Отличить следы верхних резцов от нижних можно без труда как по ширине бороздок, так и по расстоянию между ними: нижние резцы узенькие, они часто расходятся в стороны или параллельны друг другу. Бороздки, оставленные резцами, имеют хорошо выраженную уступчатую поверхность, что указывает на затруднение при рытье. Судя по следам резцов, тушканчики часто соскабливали грунт, работая одними верхними резцами.

Имеется образец глины, испещренный неглубокими „галочками“ — следами скользящих по поверхности и расходящихся в стороны нижних резцов. Верхние резцы при этом не принимали участия в рытье. Очевидно, это свидетельство так называемого „поискового“ поведения тушканчика. По устному сообщению Фокина, тушканчики часто, прежде чем вырыть убежище, исследуют почву таким образом. На данном образчике глины есть следы укусов, есть и длинные полосы, оставленные одними верхними резцами, особенно по краям углублений. Тушканчики перемещаются вокруг образующегося отверстия, обрабатывая со всех сторон края будущего входа в нору. В целом характер разрыхления грунта здесь неизменен. Итак, эксперимент показал, что характер разрых-

ления пятипальными тушканчиками грунтов различной твердости является комбинацией описанных выше двух способов.

Височная мышца, осуществляющая главным образом ретракцию нижней челюсти, развита у тушканчиков очень слабо (Гамбарян и др., 1980). По нашим данным, у *A. jaculus* ее масса составляет всего 9.0% от массы челюстных аддукторов (см. таблицу). У пятипалых тушканчиков она в 4.6—7.7 раза, а у трехпалых в 5.7—16.3 раза меньше по массе передней порции медиального массетера (вычислено по данным Гамбаряна и др., 1980).

Передняя порция медиального массетера заходит ротрально далее других порций жевательной мышцы; остальные челюстные аддукторы, создающие результирующую силу сжатия челюстей, находятся сзади. Линия действия F_{Σ} направлена вперед—вверх и проходит через нижнюю челюсть примерно на расстоянии задней 1/3 ее длины, измеренной по прямой от кончика резца до конца мышелка. Гривсом было показано, что результирующая сила мышц-аддукторов должна находиться в пределах задней трети длины нижней челюсти у большинства млекопитающих; при смещении F_{Σ} вперед, за пределы указанной области, при кусании и грызении возникают нежелательные силы, перекачивающие ветвь нижней челюсти вдоль ее длинной оси (Greaves, 1982). Таким образом, вектор F_{Σ} у пятипалых тушканчиков сдвинут вперед на максимально возможное расстояние, результатом чего является относительно большая сила F_{Σ} , чем у других миоморфных грызунов. Сила укуса и возможная ширина раскрытия рта не могут одновременно достичь каждая своего максимума; один из этих факторов должен иметь преимущество перед другим, либо должен быть достигнут некий компромисс.

Практически вся F_{Σ} создается жевательной мышцей, в основном — передней порцией медиального массетера. Момент силы височной мышцы равен нулю, либо ничтожно мал не только вследствие незначительной ее массы, но также из-за того, что направление ее силы тяги проходит через точку опоры или в непосредственной близости от нее (см. рис. 2, Д, Е). Момент F_{Σ} практически равен моменту жевательной мышцы и достигает 3700—3900; это в 1.3—1.5 раза больше, чем у слепушонки, при условии, что на эти конструкции действует одинаковая F_{Σ} , равная 100. У слепушонки может быть достигнута такая же величина момента F_{Σ} , как у пятипалого тушканчика, но для этого она должна кусать при почти закрытом рте. Сила, действующая со стороны кончика нижнего резца на грунт у тушканчика относительно больше, чем у слепыша, и сравнима с такой же силой у слепушонки (немного превышает ее). Таким образом, жевательный аппарат тушканчиков достаточно высокоэффективен и в силу своих конструктивных особенностей ничуть не проигрывает аппарату типа слепыша. Если учесть, что концы нижних резцов пятипалых тушканчиков сужены (Зубцова, 1980), то можно представить, что они могут развивать весьма большую силу давления на единицу площади. Становится понят-

ной та легкость и быстрота, с которой эти зверьки „при всей кажущейся слабости резцов и челюстного аппарата... роют норы в чрезвычайно твердом глинистом грунте „такыров“, при раскопке которого человек должен применять лом или топор“ (Виноградов, 1937, с. 15).

Сравнение работы жевательного аппарата разных типов во время разрыхления грунта резцами позволило определить основные различия между ними, которые заключаются в следующем.

Для ортодонтных форм (слепыши) характерно разрыхление грунта кусающими движениями с широко раскрытым ртом (до 46°). Выдвижение кончиков нижних резцов вперед по отношению к верхним имеет особое значение, поскольку позволяет значительно увеличить объем захваченного грунта. Широкое раскрытие рта возможно благодаря наклонному положению сочленовного отростка, закругленной форме его мышелка, а также креплению челюстных аддукторов в пределах задней трети нижней челюсти. Характер жевательных движений при обработке пищи, с использованием преимущественно приводящих движений нижней челюсти предполагает развитие височной мышцы в качестве одной из основных мышц-аддукторов. Мощная височная мышца в значительной мере обеспечивает прижатие суставной головки и перекачивание мышелка сочленовного отростка по поверхности нижнечелюстной ямки, выполняет основную работу по откусыванию грунта.

У проодонтных форм (слепушонки, пятипалые тушканчики) внедрение резцов в грунт и захват его большого объема облегчены изначально, благодаря направлению выхода резцов из ротовой полости, благодаря направлению выхода резцов из ротовой полости, благодаря направлению выхода резцов из ротовой полости. У слепушонок обработка пищи производится продольными перетирающими движениями, что находится в соответствии с формой сочленовного отростка и его мышелка и с перераспределением массы мышц в пользу жевательной. Большой наклон вперед вектора силы сокращения челюстных аддукторов „компенсирует“ удаленность кончиков резцов от точки опоры в суставе и позволяет создать на них относительно большую, чем у слепыша, силу давления. Полезная работа по преодолению сопротивления грунта совершается также в основном жевательной мышцей. Оптимальным является меньший угол раскрытия рта (23—38°).

У пятипалых тушканчиков гистрикоморфный тип строения жевательной мускулатуры, для которого характерно усиление передней порции медиального массетера и крайнее ослабление височной мышцы. При обработке пищи существенную роль играют приводящие движения нижней челюсти, обеспечиваемые здесь сокращением упомянутой порции. Горизонтальные смещения нижней челюсти незначительны. Смещение вектора суммарной силы сжатия челюстных мышц вперед позволяет развить значительную силу давления на кончиках резцов, но также ограничивает ширину раскрытия рта (до 27°). При кусании нижние резцы испытывают значительную деформацию изгиба, которой успешно противостоят благодаря оптимальной форме поперечного сечения.

Рельеф нижнечелюстной ямки имеет существенное значение и в сочетании с формой мышелка и действием той или иной группы мышц позволяет нижней челюсти двигаться в необходимом направлении и препятствует — в нежелательном.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов Б. С. (Vinogradov B.) Materials for the systematics and the morphology of the Rodents. IV. On the mechanism of gnawing and mastication in some fossorial Rodents. // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1926.— Т. 27.— Вып. 1.— С. 275—282.
- Виноградов Б. С. Тушканчики.— Л., 1937.— 197 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 4).
- Виноградов Б. С., Гамбарян П. П. Олигоценые цилиндродонты Монголии и Казахстана (Cylindrodontidae, Glires, Mammalia). // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1952.— Т. 11.— С. 13—42.
- Воронцов Н. Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть 1. Морфология и экология.— Л., 1982.— 451 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6).
- Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих.— Ереван, 1960.— 195 с.
- Гамбарян П. П., Потапова Е. Г., Фокин И. М. Морфофункциональные особенности мышечного аппарата головы тушканчиковых (к обоснованию естественной системы Dipodoidea, Rodentia, Mammalia). // Функциональная морфология млекопитающих (грызуны, водные млекопитающие).— Л., 1980.— С. 3—51. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 91).
- Дзержинский Ф. Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц.— М., 1972.— 155 с.
- Зубцова Г. Е. Морфологические особенности строения резцов роющих грызунов в связи с разными типами рытья. Сообщение 1. Слепыши (*Spalax*), слепушонки (*Ellobius*), пятипалые тушканчики (*Allactaginae*). // Функциональная морфология и систематика млекопитающих.— Л., 1978.— С. 105—108. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 79).
- Зубцова Г. Е. Особенности формы резцов роющих грызунов в связи с разными типами рытья. Сообщение II. Тушканчиковые (*Dipodoidea*). // Функциональная морфология млекопитающих (грызуны, водные млекопитающие).— Л., 1980.— С. 63—68. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 91).
- Зубцова Г. Е. Строение челюстного сустава слепышей (*Rodentia, Spalacidae*) и особенности его работы при кусании и рытье. // Зоол. журн., 1986.— Т. 65.— Вып. 1.— С. 110—122.
- Кузнецов А. Н. Критический анализ представлений об эффекте рычага в костно-мышечной системе. // Пробл. соврем. биол. / МГУ, биофак.— М., 1986.— С. 83—86.— Деп. в ВИНТИ, № 6661—В86.
- Топачевский В. А. Слепышовые (*Spalacidae*).— Л., 1969.— 247 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 3).
- Фокин И. М. Тушканчики.— Л., 1978.— 184 с.
- Agrawal V. C. Skull adaptations in fossorial rodents. // *Mammalia*, 1967.— Vol. 31.— N 2.— P. 300—312.
- Boller N. Untersuchungen an Schädel, Kaumuskulatur und äusserer Hirnform von *Cryptomys hottentotus* (*Rodentia, Bathyergidae*). // *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 1970.— Bd. 181.— Hf. 1—2.— S. 7—65.
- Greaves W. S. A mechanical limitation on the position of the jaw muscles of mammals: the one-third rule. // *J. Mammal.*, 1982.— Vol. 63.— N 2.— P. 261—266.
- Hinton M. A. C. Monograph of the voles and lemmings (*Microtinae*) living and extinct. Vol. 1.— London, 1926.— 488 p.

- Montagu I. On the burrow of the rodent, *Spalax (Mesospalax)*. // *Proc. Zool. Soc. London.*, 1924.— P. 1153—1160.
- Thomas O. On the classification of the cavies. // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8.*, 1916.— Vol. 18.— P. 301—303.
- Thomas O. On squirrels hitherto referred to the genus *Paraxerus*. // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 9.*, 1918.— Vol. 1.— P. 33—38.
- Weijs W. A., Dantuma R. Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat. // *J. Morphol.*, 1975.— Vol. 146.— N 1.— P. 1—34.

G. E. Zubitsova

THE FUNCTIONAL ANALYSIS OF BITING IN SOME FOSSORIAL RODENTS

Summary

The peculiarities of different patterns of the masticatory apparatus of some orthodont and proodont fossorial rodents were studied. The method of geometrical analysis of forces exerted to the mandible during biting was applied. Both the mode of mastication and the mode of biting during the loosening of the ground are considered to be dependent on the combination of the following factors: the cheek teeth and the incisors form, the glenoid fossa form, the articulating process form, and the predominant development of the protracting or the retracting masticatory musculature.

УДК 591.471.435.4+599.325.2

А. В. Сморгачева, А. А. Аристов, Т. Г. Аксенова

Ленинградский государственный университет
Зоологический институт АН СССР, Ленинград

СТРОЕНИЕ СЛУХОВЫХ КОСТОЧЕК ПИЩУХ

Исследовано строение молоточка и наковальни 17 видов пищух. На примере *O. pallasi* изучена внутривидовая изменчивость этих костей. На основании различий в строении слуховых косточек выделены и описаны 6 морфотипов. Направление эволюционных преобразований различны: в I и II морфотипах изменяется молоточек, в III—VI — наковальня. Построены морфологические ряды изменений слуховых косточек. По строению молоточка и наковальни исследованные виды пищух разбиты на следующие группы: 1) *O. pusilla*; 2) *O. koslovi*, *O. ladacensis*, *O. rutila*, *O. kamensis*, *O. macrotis*, *O. roylei*; 3) *rufescens*; 4) *O. thomasi*, *O. tibetana*, *O. daurica*, *O. curzoniae*, *O. alpina*, *O. hyperborea*, *O. pallasi*, *O. princeps*; 5) *O. collaris*.

В поисках новых систематических критериев исследователи давно обратили внимание на строение среднего уха, в том числе слуховых косточек (*ossicula auditus*). В 1879 г. Доран (Doran) дал классическое описание слуховых косточек всех отрядов млекопитающих; позднее оно было значительно дополнено исследованиями Денкера (Denker, 1901, 1902), Бонди (Bondy, 1907), Фрея (Freu, 1911) и др. Работы Фляйшера (Fleischer, 1973) содержат сравнительный анализ строения среднего уха и млекопитающих и касаются путей его эволюции. Хенсон (Henson, 1961) исследовал строение и функциональное значение этого органа у насекомых и рукокрылых. Лэй (Lay, 1972) подробно рассмотрел вопрос о тенденциях преобразования и функциональном значении среднего и внутреннего уха в подсемействе *Gerbillinae*.

По мнению ряда авторов, морфология слуховых косточек может служить дополнительным систематическим критерием. Так, Коккерель и др. (Cockerell et al., 1914), Туркевич (1939), Аргиропуло (1940), Огнев (1940, 1947, 1950) признавали важность этого критерия для систематики грызунов; Сегалл (Segall, 1943, 1947) использовал его для выявления родственных отношений в отрядах

Carnivora и Primates; Строганов (1941) — для разработки системы семейства *Talpidae*; Павлинов (1979, 1980а, б, 1981, 1984) проанализировал строение и таксономическое значение слуховых косточек у полевок, песчанок и мышевидных хомячков.

Систематика рода *Ochotona* не до конца ясна в связи с относительным однообразием составляющих его видов. Спорными остаются подродовое деление и родственные связи современных пищух, а также видовая самостоятельность некоторых форм.

Литературные данные о строении слуховых косточек зайцеобразных касаются лишь отдельных представителей отряда, главным образом из семейства *Leporidae* (Doran, 1879; Cockerell et al., 1914; Туркевич, 1939; Fleischer, 1973). В работе Коккереля и др. (Cockerell et al., 1914) дано описание слуховых косточек *Ochotona princeps*. Сравнительных исследований двух семейств отряда зайцеобразных или разных видов каждого из семейств не проводилось.

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу строения слуховых косточек в роде *Ochotona*.

Материал и методика

Изучено строение слуховых косточек у 49 экз 17 видов пищух из коллекций ЗИН АН СССР и кафедры зоологии позвоночных ЛГУ (список исследованных видов см. в табл. 1). Исследовали слуховые косточки только взрослых особей без учета полового диморфизма. При этом рассматривали лишь молоточек и наковальню, так как по литературным данным, касающимся других групп млекопитающих, стремечко в пределах семейства существенно не изменяется (Павлинов, 1984). Внутривидовая изменчивость этих косточек изучена на примере *O. pallasi* (табл. 2).

Номенклатура элементов слуховых косточек (рис. 1) дана по „Международной ветеринарной анатомической номенклатуре“ (1979) с некоторыми дополнениями, взятыми из работы Коккереля и др. (Cockerell et al., 1914). Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра при увеличении 2×8; некоторые углы определяли по фотографиям. Схема промеров дана на рис. 2; результаты измерений представлены в табл. 1.

Анатомическую ширину молоточко-наковальневого комплекса (*АШ*) измеряли по оси качания от кончика ламины до вершины короткой ножки наковальни. Анатомическую длину молоточко-наковальневого комплекса (*АД*), длины молоточка (*М*) и наковальни (*Н*), а также длинной ножки наковальни (*ДН*) измеряли по перпендикуляру к оси качания. Длину рукоятки (*Р*) измеряли по ее латеральному краю. За ширину рукоятки (*ШР*) принята наибольшая ширина spatula. Расстояние между осями молоточка и наковальни (*О*) — расстояние между перпендикулярами, опущенными на ось качания из дистального конца рукоятки молоточка и из вершины длинной ножки наковальни.

Углы между осью качания и касательной к телу наковальни через вершину короткой ножки (α)* и между плоскостью рукоятки молоточка и осью качания

* Поскольку длина короткой ножки у разных видов меняется незначительно, угол α характеризует форму тела наковальни.

Таблица 1

Промеры слуховых косточек (мм) и их индексы (\bar{x})

Вид	л	м	р	шр	к	дн	аш/ад	о/ад	р/м	шр/р	м/н	α°	β°	γ°
<i>O. pusilla</i>	3	3.50	2.30	0.60	2.25	1.15	0.54	0.19	0.66	0.27	1.56	65	90	150
<i>O. kostovi</i>	1	3.20	2.30	0.70	1.90	0.80	0.63	0.28	0.72	0.30	1.68	65	90	140
<i>O. ladacensis</i>	1	—	—	—	2.00	0.90	—	—	—	—	—	60	100	180
<i>O. rutila</i>	2	3.75	2.40	0.65	2.15	1.10	0.67	0.29	0.64	0.27	1.73	60	100	180
<i>O. kamensis</i>	1	3.70	2.80	0.80	2.20	1.10	0.66	0.37	0.76	0.29	1.68	60	100	150
<i>O. macrotis</i>	3	3.80	2.60	0.40	2.10	1.10	0.65	0.32	0.67	0.17	1.80	60	100	140
<i>O. roylei</i>	1	3.60	2.50	0.60	2.15	1.05	0.64	0.40	0.70	0.28	1.67	60	100	150
<i>O. rufescens</i>	1	4.00	2.90	0.60	2.20	1.00	0.47	0.31	0.73	0.21	1.82	60	110	150
<i>O. thomasi</i>	1	3.50	2.30	0.60	2.10	1.20	0.51	0.26	0.66	0.26	1.67	70	90	150
<i>O. thibetana</i>	1	3.15	2.00	0.70	1.95	1.15	0.56	0.24	0.60	0.33	1.66	60	90	150
<i>O. daurica</i>	3	3.65	2.30	0.70	2.10	1.20	0.53	0.26	0.63	0.30	1.62	70	90	160
<i>O. curzoniae</i>	1	3.60	2.50	0.70	2.00	1.00	0.50	0.29	0.69	0.28	1.80	80	90	155
<i>O. alpinae</i>	3	3.50	2.50	0.55	2.20	1.05	0.59	0.30	0.71	0.21	1.59	88	100	150
<i>O. hyperborea</i>	3	3.20	2.25	0.50	2.00	1.05	0.55	0.25	0.74	0.22	1.61	90	100	150
<i>O. pallasi</i>	20	3.80	2.50	0.50	2.35	1.15	0.55	0.29	0.68	0.21	1.64	85	100	140
<i>O. princeps</i>	2	3.80	2.80	0.50	2.25	1.05	0.50	0.33	0.74	0.18	1.69	85	100	150
<i>O. collaris</i>	2	4.00	2.80	0.60	2.55	1.10	0.55	0.28	0.70	0.20	1.57	70	95	135

Таблица 2

Промеры слуховых косточек *O. pallasi* (мм) и их индексы (n=20)

Промеры	ад	аш	о	р	шр	к	дн	м
lim	3.70—4.40	1.90—2.50	0.90—1.35	2.15—2.80	0.45—0.60	1.85—2.50	0.85—1.60	3.55—4.00
\bar{x}	4.05	2.30	1.10	2.50	0.50	2.35	1.15	3.80
Индексы	аш/ад	о/ад	шр/р	м/н	р/м	о/дн		
lim	0.50—0.66	0.23—0.32	0.16—0.25	1.52—1.72	0.60—0.72	0.31		
\bar{x}	0.57	0.27	0.21	1.64	0.64			

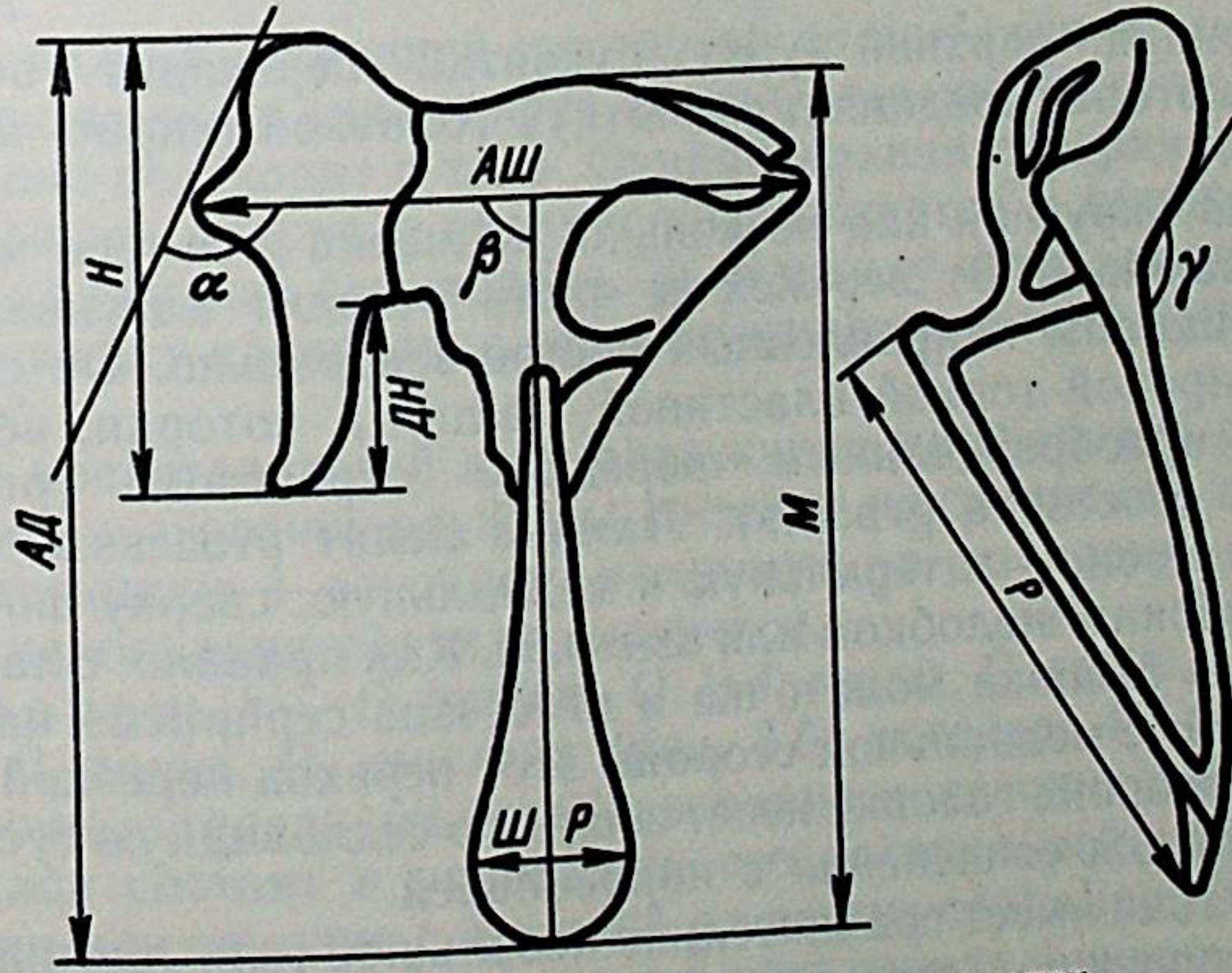


Рис. 2. Схема промеров слуховых косточек
Обозначения в тексте

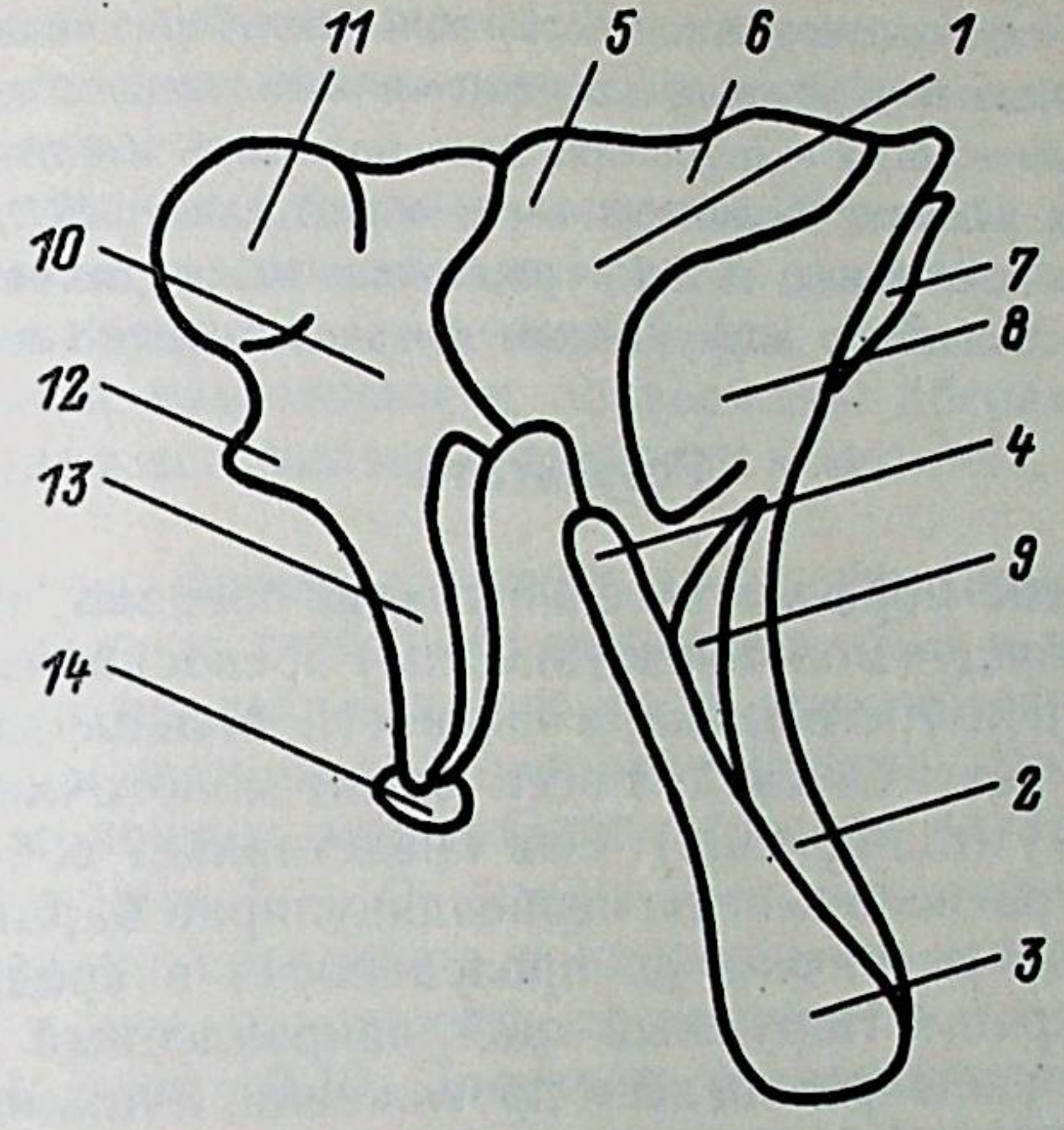


Рис. 1. Строение слуховых косточек:

1 — malleus, 2 — manubrium, 3 — spatula, 4 — processus lateralis, 5 — caput, 6 — processus cephalicus, латеральная ветвь; 7 — processus cephalicus, медиальная ветвь, 8 — lamina, 9 — ребро-контрфорс, 10 — Incus, 11 — corpus, 12 — crus breve, 13 — crus longum, 14 — os lenticularis

(β) измеряли в парасагиттальной плоскости по фотографическому изображению. Угол между плоскостью молоточко-наковальневого комплекса и медиальным краем рукоятки (γ) измеряли в плоскости рукоятки молоточка.

При описании слуховых косточек использованы следующие индексы: $AШ/AD$ — отношение анатомической ширины молоточко-наковальневого комплекса к его анатомической длине; M/H — отношение длин молоточка и наковальни; P/M — отношение длины рукоятки молоточка к его общей длине; $ШP/P$ — отношение ширины рукоятки к ее длине; O/AD — расстояние между осями двух косточек, деленное на анатомическую длину молоточко-наковальневого комплекса.

Результаты

Сравнительно-морфологический анализ показал, что у исследованных видов пищух молоточек (malleus) превосходит по величине наковальню (incus); его длина, в частности, больше длины последней в 1.5—1.8 раза. Около 2/3 всей длины молоточка приходится на его рукоятку (manubrium). Она представляет собой треугольную пластину, расположенную перпендикулярно барабанной перепонке. Рукоятка истончена до прозрачности в средней части и утолщена по краям. Наружный край, закрепленный на барабанной перепонке, расширен на всем протяжении, а нижний его конец ложкообразен (spatula). Наружный верхний угол рукоятки образован слившимся с ней латеральным отростком (processus lateralis); он заканчивается небольшим пяткообразным выступом. Медиальный край рукоятки у большинства изученных видов наклонен внутрь по отношению к плоскости молоточко-наковальневого комплекса. В верхней части медиального края расположен мускулярный отросток (processus muscularis), имеющий вид небольшого бугорка.

Внутренний верхний угол рукоятки переходит в шейку (collum), которая соединяет рукоятку с головкой (caput) молоточка.

Головка округлая или несколько уплощена в латеро-медиальном направлении. От верхней ее части отходит массивный processus cephalicus, направленный росто-вентрально. Он связан с шейкой широкой тонкой пластиной (lamina), которая, вероятно, является преобразованным передним отростком (processus rostralis = processus gracilis). Ламина делит processus cephalicus на две ветви — латеральную и медиальную; сверху они разделены неглубоким желобком или выемкой. Как правило, с латеральной стороны головка молоточка и processus cephalicus нависают над ламиной; с медиальной стороны этот переход нерезкий.

Задняя сторона головки несет сложную седловидную суставную поверхность для сочленения с наковальней.

Наковальня имеет сравнительно небольшое тело (corpus) и две ножки — короткую (crus breve) и длинную (crus longum). На длинную ножку приходится около половины всей длины косточки. Обычно она несколько изогнута окципитально, а конец ее загнут

медиально и соединяется с маленькой чечевицеобразной косточкой (os lenticularis), которая, в свою очередь, соединяется со стремением (stapes). По обращенной к молоточку стороне длинной ножки проходит глубокий желоб. У основания crus longum от тела наковальни отходит назад короткая ножка в виде маленького конического отростка.

Анализ строения слуховых косточек 20 экз. *O. pallasi* выявил значительные вариации абсолютных и относительных размеров молоточка, наковальни и их частей (см. табл. 2). Наибольшей индивидуальной изменчивости подвержены абсолютная и относительная длина наковальни и рукоятки молоточка, а также длина crus longum.

Вместе с тем, форма основных элементов (ламина, рукоятка, головка и processus cephalicus молоточка, тело и длинная ножка наковальни) в пределах одного вида практически не меняется.

Различия между исследованными видами пищух позволяют выделить 6 основных морфотипов строения слуховых косточек.

Морфотип I — *O. pusilla* (рис. 3, а, вклейка; 4, а)

Молоточек по сравнению с наковальней невелик; его длина превышает длину наковальни в среднем в 1.6 раза. Индекс $аш/ад = 0.54$; $о/ад = 0.19$. Плоскость рукоятки молоточка перпендикулярна оси качания молоточко-наковальневого комплекса. Spatula большая, округлой формы. Угол наклона медиального края рукоятки к плоскости молоточко-наковальневого комплекса 150° . Ламина (по фотографии) приблизительно равна по площади processus cephalicus; вместе они занимают около половины поверхности молоточка без рукоятки. Обе ветви processus cephalicus каплевидные; латеральная несколько уже медиальной, но более выпукла.

Наковальня с крупной, изогнутой по всей длине crus longum. Короткая ножка в виде конуса с очень широким основанием, которое плавно переходит в тело. Окципитальная поверхность последнего скошена вперед и вверх и продолжается в шишкообразный выступ на верхней его стороне. Угол между осью качания и касательной к телу наковальни через вершину короткой ножки составляет 65° .

Для представителей двух следующих морфотипов характерны изменения в строении слуховых косточек по сравнению с *O. pusilla*, затрагивающие в основном молоточек, в то время как общая форма наковальни почти не меняется.

Морфотип II — *O. koslovi*, *O. ladacensis*, *O. rutila*, *O. kamensis*, *O. roylei*, *O. macrotis* (рис. 3 б, вклейка; 4 б, в, г)

Основные тенденции преобразования молоточка в ряду указанных видов состоят в уплощении его ростральной части за счет редукции или слияния с ламиной processus cephalicus и в увеличении анатомической ширины молоточко-наковальневого комплекса (ламина вытягивается в ростральном направлении, а головка — в окципитальном), с которым связано удаление осей косточек друг от друга.

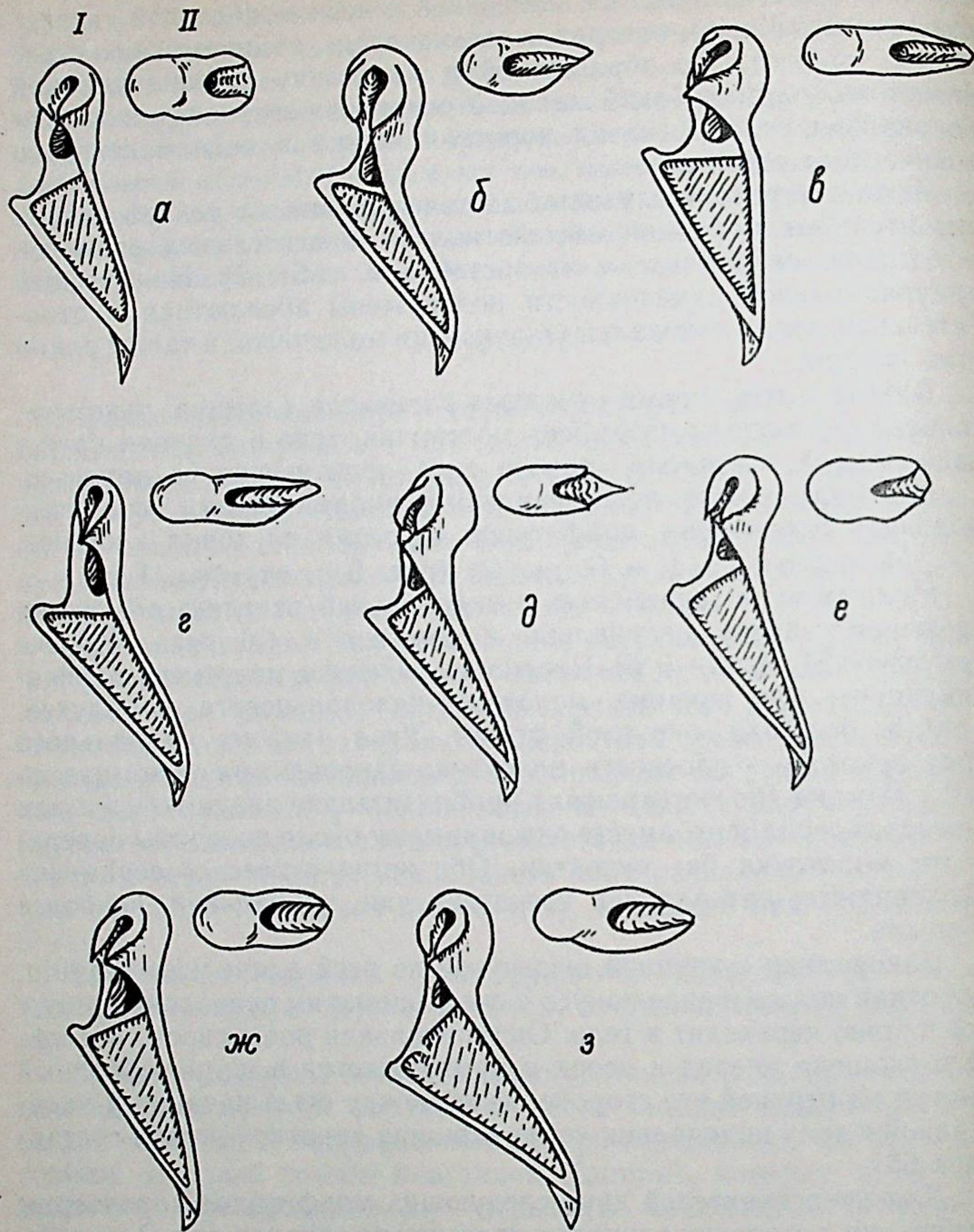


Рис. 4. Слуховые косточки сбоку (I) и сверху (II):

a — *O. pusilla*, б — *O. koslovi*, в — *O. rutila*, г — *O. kamensis*, д — *O. rufescens*, е — *O. thomasi*, ж — *O. pallasi*, з — *O. collaris*

Абсолютные и относительные размеры молоточка у большинства видов больше, чем у *O. pusilla*; молоточек превышает по длине наковальню в 1.7—1.8 раза; 64—76% его общей длины приходится на рукоятку. Последняя несколько наклонена вперед и составляет с осью качания угол 100°.

Общая форма наковальни близка к таковой *O. pusilla* ($\alpha=60^\circ$), однако длинная ножка менее изогнута, а короткая ножка — длиннее и тоньше. Дорсальный выступ отсутствует.

O. koslovi наиболее близок по строению слуховых косточек к *O. pusilla*. Размеры молоточка и наковальни у *O. koslovi* несколько меньше, чем у *O. pusilla*. Индекс $m/n=1.68$; $аш/ад=0.63$; $о/ад=0.28$. Плоскость рукоятки молоточка перпендикулярна оси качания. Рукоятка относительно длинная, spatula очень широкая, овальной формы. Медиальный край рукоятки наклонен внутрь под углом 140° к плоскости молоточко-наковальневого комплекса. Ламина по форме и размерам напоминает таковую *O. pusilla*. Латеральная ветвь processus cephalicus массивная, каплевидная; медиальная несколько уплощена и укорочена, конец ее не доходит до конца ламины. Головка молоточка несколько увеличена.

Наковальня с короткой, очень широкой в основании и почти не изогнутой длинной ножкой. Короткая ножка — в виде бугорка. Угол α составляет 65° .

Для остальных видов характерен молоточек с несколько наклоненной вперед рукояткой и сильно увеличенными головкой и ламинной. Индекс $аш/ад=0.64-0.67$; $о/ад=0.29-0.40$. Форма и размеры ламины и processus cephalicus, а также форма и положение рукоятки варьируют. Последняя у *O. ladacensis* и *O. rutila* имеет форму прямоугольного треугольника, гипотенузой которого является латеральный край; медиальный край лежит в одной плоскости со всем молоточко-наковальневым комплексом. У *O. kamensis*, *O. roylei* и *O. macrotis* рукоятка отклонена медиально под углом $140-150^\circ$ и ее верхний внутренний угол — тупой. Spatula варьирует от широкой у *O. kamensis* и *O. rutilus* до очень узкой у *O. macrotis*. Латеральная ветвь processus cephalicus у *O. ladacensis* короткая и довольно выпуклая, а медиальная — длинная, широкая, уплощенная. У *O. rutila* латеральная ветвь имеет вид узкого валика, нависающего над ламинной. Медиальная ветвь широкая, плавно переходящая в ламинну. У *O. roylei*, *O. macrotis* и *O. kamensis* обе ветви уплощены и имеют вид гребней, образующих стенки неглубокой дорсальной борозды. Они укорочены и сходятся, не достигая конца ламины.

Наковальня с относительно длинными и тонкими ножками, причем лишь конец crus longum несколько загнут назад и внутрь.

Морфотип III — *O. rufescens* (рис. 3 в, вклейка; 4 д)

У этого вида сравнительно крупный молоточек существенно отличается от описанных выше. Его длина превосходит длину наковальни в 1.8 раза. Индекс $аш/ад=0.47$, т. е. меньше, чем у морфотипов I и II. Индекс $о/ад=0.31$. Рукоятка относительно длинная и наклонена вперед под углом 110° к оси качания. Шейка хорошо выражена и несколько изогнута окципитально. Spatula хорошо выражена и несколько изогнута окципитально. Spatula овальной формы, средней ширины. Угол наклона медиального края рукоятки к плоскости всего молоточко-наковальневого комплекса 150° . Ламина небольшая по площади, она сужена в поперечном

направлении и вытянута в продольном. Ветви processus cephalicus короткие, слабо выпуклые; они не доходят до конца ламины и не смыкаются друг с другом. С медиальной стороны переход от головки и processus cephalicus к ламине сглаженный; с латеральной стороны этот переход резкий, но без нависания. Ламина укреплена мысообразным выступом головки, который направлен рострально и доходит примерно до середины ламины. Окципитальная часть головки незначительно увеличена.

Наковальня имеет окципитально изогнутую по всей длине *сгус longum* и очень маленькую *сгус breve*.

В противоположность пищухам, чьи слуховые косточки относятся к морфотипам II и III, следующие виды отличаются от *O. pusilla* главным образом формой наковальни. Ее тело увеличивается, становясь все более шлемовидным, и нависает над короткой ножкой. Угол α составляет от 65° до 90° . Изменения, затрагивающие молоточек, сводятся в основном к появлению и усилению дополнительного ребра—контрфорса, соединяющего латеральный край шейки с ламиной. Кроме того, у части видов рукоятка наклоняется вперед. Форма и размеры головки молоточка, а также ламины существенно не меняются. Индекс $am/ad=0.51-0.59$, т. е. остается близким к таковому у *O. pusilla*, в то время как расстояние между осями двух косточек постепенно увеличивается (индекс $o/ad=0.24-0.33$).

Морфотип IV — *O. thomasi*, *O. thibetana*, *O. daurica*,
O. curzoniae (рис. 3 г, вклейка; 4 е)

Слуховые косточки у *O. thomasi* и *O. thibetana* мелкие, несколько крупнее у *O. daurica* и *O. curzoniae*. Молоточек превышает по длине наковальню в 1.62—1.80 раза. Индекс $am/ad=0.51-0.56$; индекс o/ad составляет 0.24—0.26 у *O. thomasi* и *O. thibetana* и 0.26—0.29 у *O. daurica* и *O. curzoniae*. Рукоятка относительно короткая, ее плоскость перпендикулярна оси качания, а медиальный угол наклонен внутрь под углом $150-160^\circ$ к плоскости всего молоточко-наковальневого комплекса. *Spatula* широкая, округлой формы. Ламина небольшая и занимает примерно такую же площадь, как *processus cephalicus* или чуть меньшую. Край ламины выгнут. Обе ветви *processus cephalicus* массивные, вздутые и напоминают таковые *O. pusilla*, но немного шире их. Медиальная ветвь несколько приподнята над латеральной и направлена почти параллельно оси качания. Дополнительное ребро соединяет шейку с нижней частью ламины.

У *O. thomasi* и *O. thibetana* тело наковальни незначительно увеличено по сравнению с таковым *O. pusilla*; у *O. daurica* и *O. curzoniae* оно приобретает шлемовидную форму и может несколько нависать над короткой ножкой. У *O. thomasi* и *O. thibetana* угол α составляет $60-70^\circ$, у *O. daurica* и у *O. curzoniae* — $70-80^\circ$. У всех видов *сгус longum* относительно длинная, слабо изогнутая.

Морфотип V — *O. alpina*, *O. hyperborea*, *O. pallasi*, *O. princeps*
(рис. 3 д, вклейка; 4 ж)

у *O. hyperborea* слуховые косточки мельче, чем у остальных видов. Индекс $m/n=1.59-1.69$; $am/ad=0.50-0.59$; $o/ad=0.25-0.33$. Рукоятка относительно длинная, ее плоскость расположена под углом 100° к оси качания, а медиальный край наклонен внутрь под углом $140-150^\circ$. *Spatula* умеренной ширины. Ламина крупнее, чем у предыдущего морфотипа, превышает по площади как *processus cephalicus*, так и головку. Нижний край ламины вогнут. Дополнительное ребро направлено косо к концу ламины, но обычно не доходит до него. Обе ветви *processus cephalicus* массивные, каплевидные, латеральная несколько уже медиальной. Они направлены ростро-вентрально.

Тело наковальни сильно увеличено, шлемовидно и нависает над короткой ножкой ($\alpha=90^\circ$). *Сгус longum* относительно длинная и довольно сильно изогнута.

Морфотип VI — *O. collaris* (рис. 3 е, вклейка; 4 з)

Слуховые косточки крупные. Длина молоточка больше длины наковальни в 1.55—1.60 раза. Форма молоточка напоминает таковую предыдущего морфотипа. Индекс $am/ad=0.54-0.56$; $o/ad=0.23$. Рукоятка почти перпендикулярна оси качания. Угол между ее медиальным краем и плоскостью всего молоточко-наковальневого комплекса составляет $135-140^\circ$. Латеральный край рукоятки узкий и лишь на конце расширен. *Spatula* почти такая же, как у предыдущего морфотипа, но неправильной формы. Ламина, *processus cephalicus* и головка близки к таковым морфотипа V. Конец ламины истончен сильнее, чем остальная ее часть, за счет треугольной выемки на медиальной стороне, непосредственно под *processus cephalicus*. Обе ветви последнего вогнуты.

Тело наковальни сильно увеличено в дорсальном направлении и имеет шлемовидную форму. Его длина превышает длину *сгус longum*. Последняя почти не изогнута и несколько утолщена в средней части. Короткая ножка очень мала. Угол α составляет около 70° .

На наш взгляд, исходным среди описанных морфотипов является первый, характерный для *O. pusilla*. Существование переходных форм позволяет построить морфологические ряды, отражающие возможные пути и этапы эволюции слуховых косточек (рис. 5):

- 1) *O. pusilla*—*O. koslovi*—*O. ladacensis*, *O. rutila*, *O. macrotis*;
- 2) *O. pusilla*—*O. rufescens*;
- 3) *O. pusilla* — *O. thomasi*, *O. thibetana* — *O. daurica*, *O. curzoniae*—*O. alpina*, *O. hyperborea*, *O. pallasi*, *O. princeps*—*O. collaris*.

В первом и во втором морфологических рядах (морфотипы II и III) основной тенденцией является преобразование молоточка. Направления его изменений различны, однако их следствием в обоих случаях стало облегчение ростральной части и увеличение расстояния между осями двух косточек. В первом ряду и то, и другое вызвано главным образом увеличением ламины и головки молоточка. Во втором ряду ростральная часть облегчена за счет редукции ламины и *processus cephalicus*, а оси косточек удалены друг

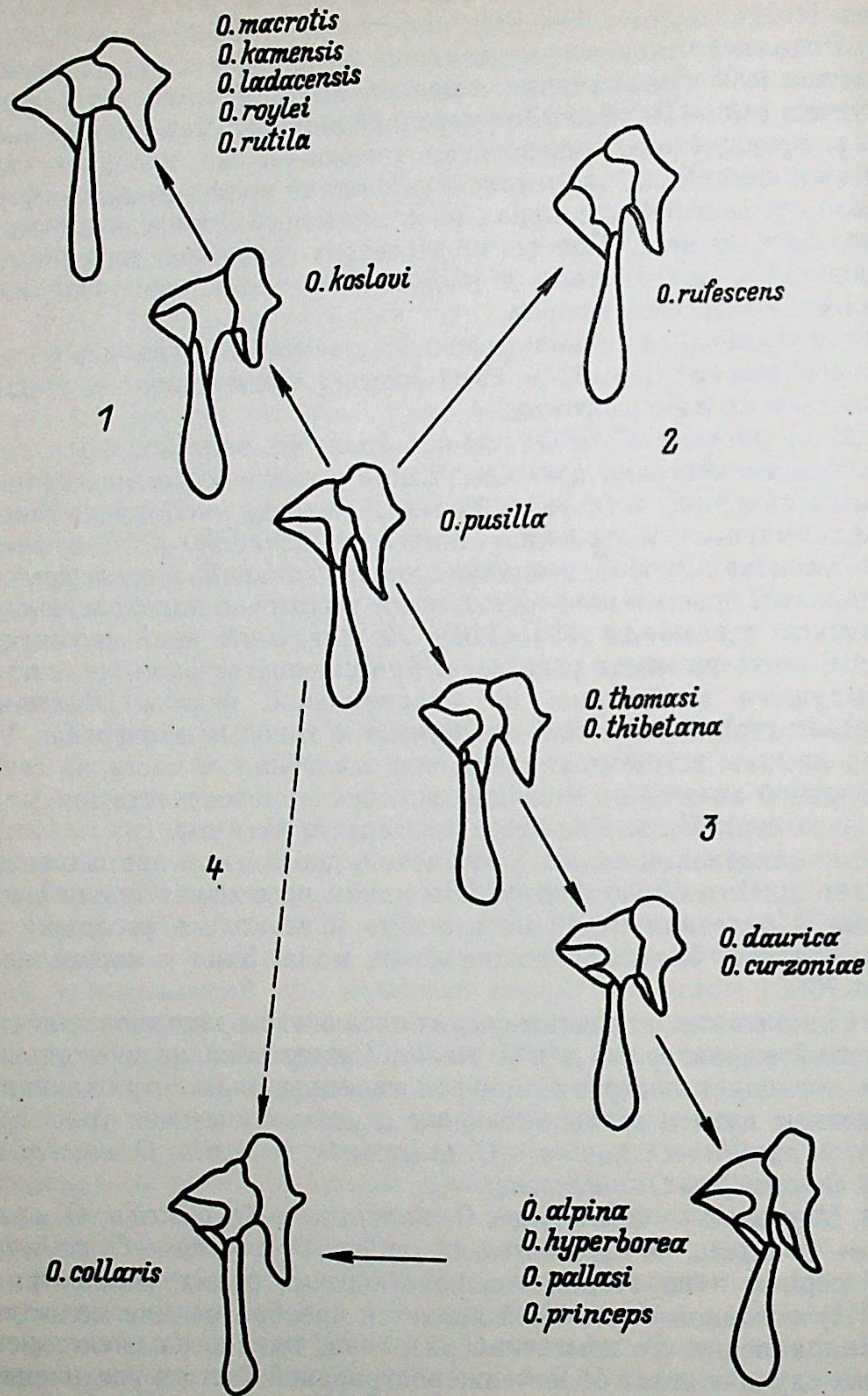


Рис. 5. Схема вероятных преобразований (морфологических рядов) слуховых косточек пищух:
1—3 — морфологические ряды, 4 — пунктиром показан возможный переход от *O. pusilla* к *O. collaris*

от друга в результате наклона рукоятки и некоторого увеличения головки.

В третьем морфологическом ряду происходит прогрессивное увеличение тела наковальни по сравнению с таковыми у *O. pusilla*. В морфотипах IV и V оно постепенно вытягивается в окципитальном направлении. В сочетании с появляющимся у части видов наклоном рукоятки это приводит, как и в первых двух морфологических рядах, к удалению осей молоточка и наковальни друг от друга. В морфотипе VI (*O. collaris*) сильно увеличенное тело наковальни вытянуто в дорсальном направлении. Относительное расстояние между осями косточек (o/ad) в этом случае лишь немногим больше, чем у *O. pusilla*. Помимо указанных изменений в строении наковальни, на молоточке морфотипов IV, V, VI развивается дополнительное ребро-контрфорс.

Несмотря на сходство молоточков морфотипов V и VI, возможно, что последний сформировался независимо и образует четвертый морфологический ряд.

Здесь не обсуждаются причины рассмотренных преобразований и их функциональное значение. Для решения такого вопроса необходимы данные по строению и межвидовой изменчивости других элементов органа слуха. Это может стать материалом для дальнейших исследований.

Систематические замечания

Попытки классификации современных пищух предпринимались с начала XX века (Lyon, 1904; Bonhote, 1904; Thomas, 1908). Первые системы рода *Ochotona* были основаны на отдельных краниологических признаках (например, структуре костного неба) и, как правило, являлись искусственными. Более поздние исследователи использовали не только анатомию черепа, но и окраску тела, ушей и ступней, длину вибрисс. Отечественными зоологами было принято деление пищух на группы, предложенное Аргиропуло (1948), причем Огнев (1940) и Гуреев (1964) придавали этим группам ранг подродов. Начатые с конца 60-х годов кариологические исследования предоставили новые данные для систематики рода *Ochotona* (Воронцов, Иваницкая, 1973; Иваницкая, 1985). Изучение материалов по вымершим и современным пищухам с учетом кариологических данных, особенностей экологии и поведения позволило Ербаевой (1986, 1988) провести дальнейшую разработку классификаций, предложенных ранее (Гуреев, 1964; Dawson, 1967).

Проведенный нами анализ строения слуховых косточек и построенные на основании его морфологические ряды делают возможным группирование исследованных видов пищух следующим образом:

- 1) *O. pusilla*;
- 2) *O. koslovi*, *O. ladacensis*, *O. rutila*, *O. kamensis*, *O. royleio*, *O. macrotis*;

- 3) *O. rufescens*;
 4) *O. thomasi*, *O. thibetana*, *O. daurica*, *O. curzoniae*, *O. alpina*,
O. hyperborea, *O. pallasii*, *O. princeps*;
 5) *O. collaris*.

Полученные группировки в основном укладываются в подро-
 вое деление, предложенное Ербаевой (1986, 1988), хотя менее
 подробны: каждая группа включает от 1 до 3 выделенных ею под-
 родов. Исключение составляют *O. rufescens* и *O. collaris*. Первый
 Ербаева объединяет в один подрод с *O. daurica* и *O. curzoniae*.
 Между тем по строению слуховых косточек он составляет само-
 стоятельную группу и более сходен с группой „*gutilla*“, чем с
 „*daurica*“. Это совпадает с кариологическими данными (Иваниц-
 кая, 1985). Американских пищух *O. princeps* и *O. collaris* все систе-
 матики сближали с *O. alpina* и *O. hyperborea*, причем многие
 объединяли эти 4 вида в один (Аргиропуло, 1948; Гуреев, 1964;
 Corbet, 1980). Вместе с тем кариотипически *O. princeps* сходен с
O. pusilla и очень далек от пищух группы „*alpina*“ (Иваницкая,
 1985). По строению слуховых косточек *O. princeps* близок к
O. alpina, *O. hyperborea* и *O. pallasii*, тогда как *O. collaris* стоит
 особняком.

Для видов, которые считаются близкородственными на основа-
 нии краниологических данных и других признаков (*O. thomasi*
 и *O. thibetana*; *O. daurica* и *O. curzoniae*; *O. alpina*, *O. hyperborea* и
O. pallasii), характерны практически идентичные слуховые косточ-
 ки. Вместе с тем слуховые косточки *O. roylei* и *O. macrotis*, объеди-
 няемых некоторыми авторами (Гуреев, 1964; Corbet, 1980), хотя и
 очень сходны, но все же различаются по ширине рукоятки молоточ-
 ка.

Таким образом, в сочетании с другими признаками строение
 слуховых косточек может быть использовано также для выявления
 родственных связей среди пищух.

ЛИТЕРАТУРА

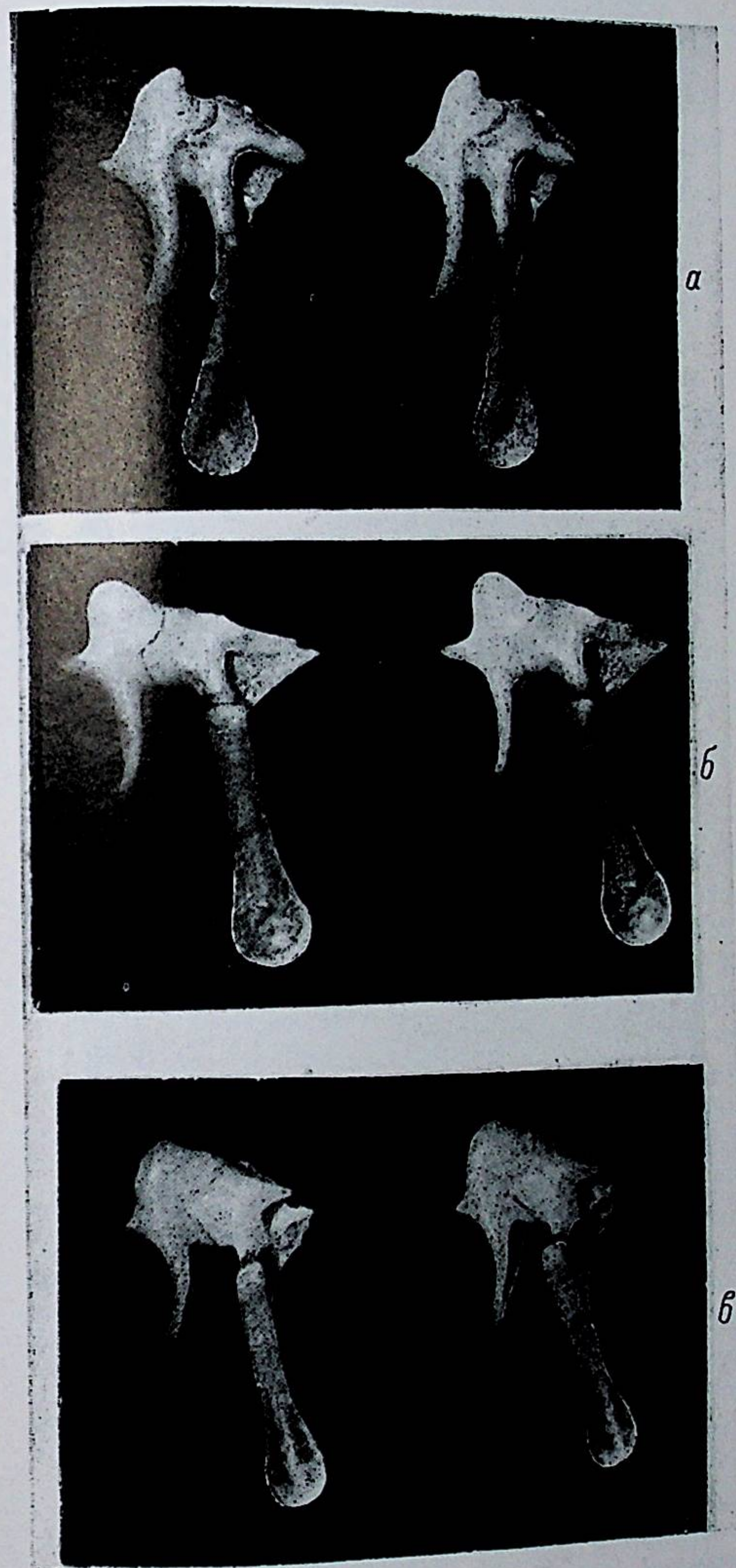
- Аргиропуло А. И. Сем. Muridae — Мыши. — М., 1940. — 169 с. (Фауна СССР.
 Млекопитающие. Т. 3. Вып. 5).
 Аргиропуло А. И. Обзор рецентных видов семейства Lagomyidae (Lagomorpha,
 Mammalia). // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948. — Т. 7. — Вып. 3. — С. 124—
 128.
 Воронцов Н. Н., Иваницкая Е. Ю. Сравнительная кариология шести видов пале-
 арктических пищух. // Млекопитающие (эволюция, кариология, фауни-
 стика). — Новосибирск, 1969. — С. 26—29.
 Гуреев А. А. Зайцеобразные (Lagomorpha). — М., 1964. — 276 с. (Фауна СССР.
 Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10).
 Ербаева М. А. К систематике рецентных пищух. // Тез. докл. IV съезда Всесоюзн.
 териол. о-ва, 1986. — Т. 1. — С. 14.
 Ербаева М. А. Пищухи кайнозоя. — М., 1988. — 224 с.
 Иваницкая Е. Ю. Таксономия и цитогенетический анализ трансберингийских
 связей землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) и пищух (*Ochotona*,
 Lagomorpha): Автореф. канд. дис. — М., 1985. — 24 с.

- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. — М.:Л., 1940. — Т. 4. — 615 с.;
 1947. — Т. 5. — 809 с.; 1950. — Т. 7. — 706 с.
 Павлинов И. Я. Строение и таксономическое значение слуховых костей у песчанок
 рода *Meriones* (Rodentia, Cricetidae). // Зоол. журн., 1979. — Т. 58. —
 Вып. 11. — С. 1703—1712.
 Павлинов И. Я. Систематическое положение мышевидных хомячков *Calomyscus*
 Thomas на основе строения слуховых костей. // Зоол. журн., 1980а. —
 Т. 59. — Вып. 2. — С. 312—316.
 Павлинов И. Я. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего
 уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia, Cricetidae). // Бюл. моск.
 о-ва испытателей природы. / Отд. биологии, 1980б. — Т. 85. — Вып. 4. —
 С. 20—33.
 Павлинов И. Я. Подродовая систематика песчанок рода *Tatera* в связи с особен-
 ностями строения их костного среднего уха. // Вестн. зоологии, 1981. —
 № 2. — С. 10—14.
 Павлинов И. Я. Эволюция и таксономическое значение слуховых косточек в под-
 семействе полевок Microtinae. // Проблемы изменчивости и филогении
 млекопитающих, 1984. — С. 191—212.
 Строганов С. У. Морфологические особенности слуховых косточек современных
 Talpidae. // Зоол. журн., 1941. — Т. 20. — Вып. 3. — С. 371—381.
 Туркевич В. Г. Костное внутреннее и среднее ухо грызунов Средней Азии. К анато-
 мии органа слуха млекопитающих. — Самарканд, 1939. — 115 с. (Тр. Узбекск.
 гос. ун-та. Сер. биол. — Т. 12. — Вып. 3).
 Bondy G. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans (Tympanicum,
 Membrana Shroppnelli und Chordaverlang). // Anat. Hefte. Abt. 1, 1907. —
 Hf. 106. — S. 293—408.
 Bonhote I. L. On the mouse hares of the genus *Ochotona*. // Proc. Zool. Soc. London,
 1904. — Vol. 2. — P. 205—220.
 Cockerell T., Miller L., Printz M. The auditory ossicles of american rodents. //
 Bull. Am. Mus. N. H., 1914. — Vol. 33. — P. 347—380.
 Corbet G. B. Mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. — London,
 Ithaca, 1980. — 314p. (British Mus, Publ. N 788).
 Dawson M. R. Lagomorpha history and the stratigraphic record. // Essays
 Paleontol. Stratigr., 1967. — Moore Comm. Vol. — P. 287—316.
 Denker A. Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. // Zoologische
 Forschungreisen in Australien und dem Malayischen Archipel., 1901. —
 Bd. 3. — Lief. 4. — S. 637—662.
 Denker A. Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea. // Anat. Hefte. Abt. 1.,
 1902. — Hf. 62. — S. 421—448.
 Doran A. H. G. Morphology of the mammalian ossicula auditus. // Trans. Linnean
 Soc. London., 1878. — Vol. 1. — P. 371—497.
 Fleischer G. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des
 Menschen. // Säugetierk. Mitt., 1973. — Bd. 21. — S. 131—239.
 Frey H. Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer—Amboss—Verbin-
 dung der Säuger. // Anat. Hefte. Abt. 1., 1911. — Hf. 133. — S. 363—437.
 Henson O. W. Some morphological and functional aspect of certain structures of
 the middle ear in bats and insectivores. // Univ. Kansas / Sci. Bull., 1961. —
 Vol. 42. — N 3. — P.
 Lay D. M. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of
 specialised hearing organs of gerbilline rodents. // J. morphol., 1972. —
 Vol. 138. — N 1. — P. 41—120.
 Lyon M. W. Classification of hares and their allies. // Smithsonian Misc. Coll.,
 1904. — Vol. 45. — P. 321—447.
 Segall W. The auditory region of the arctoid carnivora. // Field Mus. Nat. Hist.,
 Zool. Ser., 1943. — Vol. 29. — N 3. — P. 33—59.
 Segall W. The malleus (ossiculum auditus) of the anthropoid apes. // Field. Zoology.,
 1947. — Vol. 31. — N 41. — P. 113—120.
 Thomas O. The Duve of Bedfords zoological exploration in the eastern Asia. On
 mammals from the Provinces of Shan-so and Shen-so, North China. // Proc.
 Zool. Soc. London., 1908. — 982 p.

THE STRUCTURE OF EAR BONES IN PIKAS (OCHOTONA, LAGOMORPHA)

Summary

The structure of the malleus and incus in 17 species of pikas was studied. An intraspecific variability of the feature had been studied in *O. pallasii*. According to the differences in ossicula auditus structure of 6 main morphotypes were distinguished and described. Paths of evolutionary changes seemed to be different: in I or II morphotypes the malleus is being changed; in III up to VI — the incus. Morphological rows of structure enchanging had been built. Basing on structure studied, all the species investigated were divided into the following groups: 1 — *O. pusilla*; 2 — *O. koslovi*, *O. ladacensis*, *O. rutila*, *O. kamensis*, *O. macrotis*, *O. roylei*; 3 — *O. rufescens*; 4 — *O. thomasi*, *O. thibetana*, *O. daurica*, *O. curzoniae*, *O. alpina*, *O. hyperborea*, *O. pallasii*, *O. princeps*; 5 — *O. collaris*.



УДК 591.471.3:499.72+499.73

В. А. Сутула

Харьковский педагогический институт

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРОПОРЦИЙ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА КОПЫТНЫХ

Изучены скелеты 17 видов копытных. Выявлены устойчивые тенденции в изменении пропорций опорно-двигательного аппарата, связанные с различием в биомеханике локомоции, определяемой специфическими условиями обитания животных. Показано, что главные характеристики бега у копытных — скорость и траектория общего центра тяжести — задаются положением общего центра тяжести относительно вероятного места постановки на субстрат толчковых конечностей. С этим связано формирование основного функционального индекса, выражающего общие пропорции животного: отношение длины конечности к длине механической оси туловища.

Для характеристики степени специализации животных в скоростном беге обычно используется ряд индексов: отношение высоты груди над землей (или высоты в холке) к косо́й длине туловища (Витт, 1934; Верещагин, 1938; Цалкин, 1945; Громова, 1953; Соколов и др., 1964), отношение длины туловища к высоте в холке (Громова, 1949; Дюрст, 1936), отношение длины конечности к длине позвоночника (Соколов, 1971), отношение длины конечности к сумме длин грудного и поясничного отделов позвоночника (Гамбарян, 1972; Гамбарян, Суханов, 1979). Эти индексы коррелятивно связаны между собой, отражают в разной форме основную конституциональную особенность животных, и использование их сводится, преимущественно, лишь к констатации существующих различий в относительной высоконогости животных. В ряде случаев при исследовании локомоторных адаптаций копытных вычисляется величина отношения длины костей к весу тела (Alexander, 1977, 1979; Scott, 1985). В настоящей работе ставятся задачи, во-первых, изучить влияние длины позвоночного столба на механику бега животных, во-вторых, выяснить функциональную обусловленность величины отношения длины конечностей к длине грудного отдела позвоночника (далее в тексте — основной индекс), в-третьих, исследовать характер адаптивных преобразований в пропорциях сегментов конечностей.

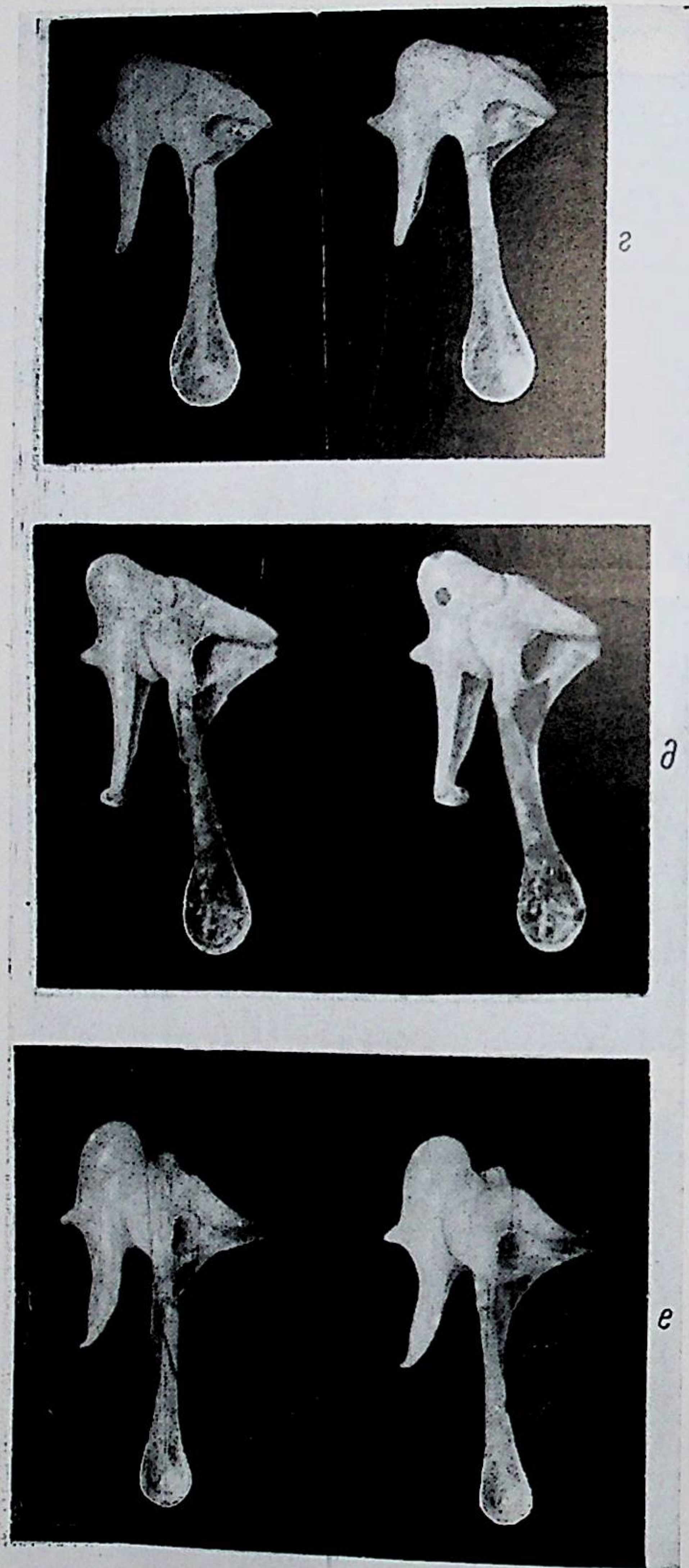


Рис. 3. Стереопары морфотипов слуховых косточек копытных (вид с латеральной стороны):

а — *O. pusilla* (морфотип I), б — *O. kamensis* (морфотип II), в — *O. rufescens* (морфотип III), г — *O. thomasi* (морфотип IV), д — *O. hyperborea* (морфотип V), е — *O. col-laris* (морфотип VI)

Материал и методика

Исследованный материал из коллекций ЗИН АН СССР представлен в табл. 1. Измерялись физиологические длины плечевой кости, предплечья, пястной кости в передней конечности и бедра, голени, основной плюсневой кости — в задней. Суммы этих промеров в большой степени приближаются к функциональной длине соответствующей конечности.

Результаты измерений и индексы представлены в форме схем, где по осям ординат откладывается величина основного индекса, а по осям абсцисс — длина

Таблица 1

Список исследованных видов

№ п/п	Вид	Коллекционный номер ЗИН АН СССР
1	Кабарга (<i>Moschus moschiferus</i> L.)	10836, 10837, 12536, 12910, 19451, 25172, 26216
2	Лань (<i>Cervus dama</i> L.)	18569, 24497
3	Пятнистый олень (<i>C. nippon</i> Temm.)	14699, 32456
4	Благородный олень (<i>C. elaphus</i> L.)	3106, 3159, 12853, 12855, 23605, 26737, 31157
5	Косуля (<i>Capreolus capreolus</i> L.)	2528, 12969, 14444, 14531, 15588, 26163, 26582, 26588, 26721, 29637, 29734
6	Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i> L.)	1, 2, 1990, 6400, 11934, 18266, 24565, 24566, 24836, 26100, 26101, 26439, 26454
7	Джейран (<i>Gazella subgutturosa</i> Guld.)	20887, 26387, 26493, 26526, 26538, 26555, 26564, 26565, 26567, 32137, 32138
8	Дзерен (<i>C. gutturosa</i> Pall.)	26948, 26949
9	Сайга (<i>Saiga tatarica</i> L.)	8453, 10858, 15587, 26215, 26388, 26408, 26598, 26649, 26684, 26685, 26687
10	Серна (<i>Rupicapra rupicapra</i> L.)	276, 278, 26723, 26736, 26956, 26957, 26963, 31309
11	Безоаровый козел (<i>Capra aegagrus</i> Erx.)	12469, 12471, 12477, 12893, 12896
12	Сибирский горный козел (<i>C. sibirica</i> Pall.)	1241, 12400, 12418, 12895, 24116, 24586, 24588, 26480
13	Тур (<i>C. caucasica</i> Guld.)	955, 956, 6965, 12295, 12889, 26733, 26737, 26958, 26959, 26960, 26965, 26966
14	Винторогий козел (<i>C. falconeri</i> Wagner)	26214, 26718
15	Азиатский муфлон (<i>Ovis orientalis</i> Gmel.)	8106, 11517, 11945, 11946, 11947, 11954, 11993, 12044, 12077, 12894, 24832)
16	Архар (<i>O. ammon</i> L.)	957, 8087, 12212, 23782, 26076, 26545, 27265, 29473
17	Снежный баран (<i>O. nivicola</i> Esch.)	11999, 12006, 12007, 12042, 14670, 27217

грудо-поясничного отдела позвоночного столба (рис. 1 и 3) или абсолютная длина конечности (рис. 2 и 4). Абсолютные размеры даны в сантиметрах, относительные — в процентах. При этом каждый из исследованных видов животных на схемах занимает определенную зону. В некоторых случаях на полученных схемах точки значительно удалены от зоны, соответствующей конкретному виду; они отмечены крестиком. Каждое из таких исключений требует специального рассмотрения, однако отсутствие информации о поле животного, его возрасте, месте добычи и т. п. во многих случаях не позволяет этого сделать.

Для изучения тенденций в изменении соотношений длин сегментов в скелете конечностей использовалось отношение длины соответствующего сегмента к длине конечности. Вычислялась также величина отношения длины сегмента конечности к длине грудо-поясничного отдела позвоночника.

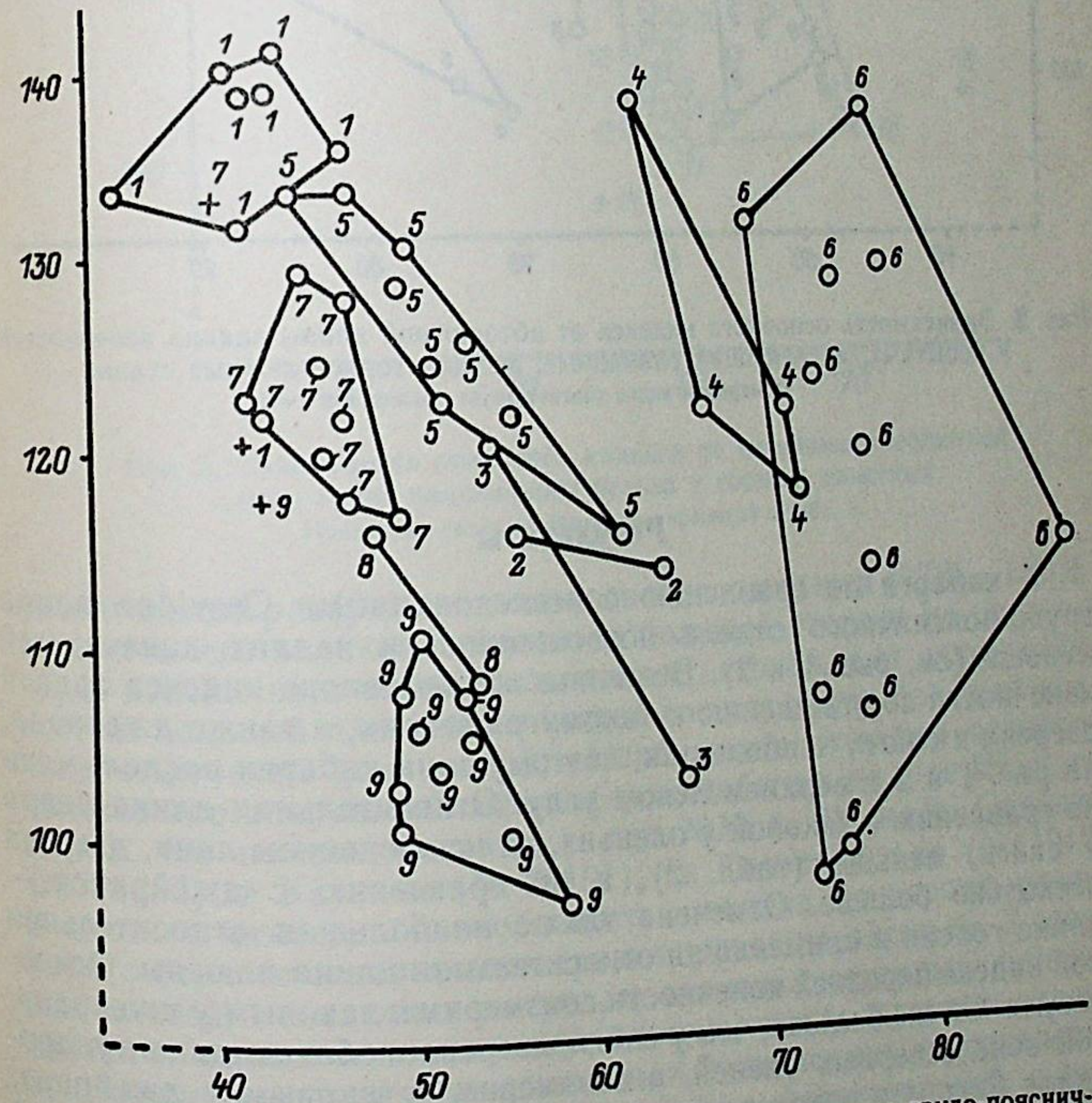


Рис. 1. Зависимость основного индекса от абсолютной длины грудо-поясничного отдела у копытных, населяющих равнинные, лесные, горно-таежные станции
Нумерация видов соответствует принятой в табл. 1

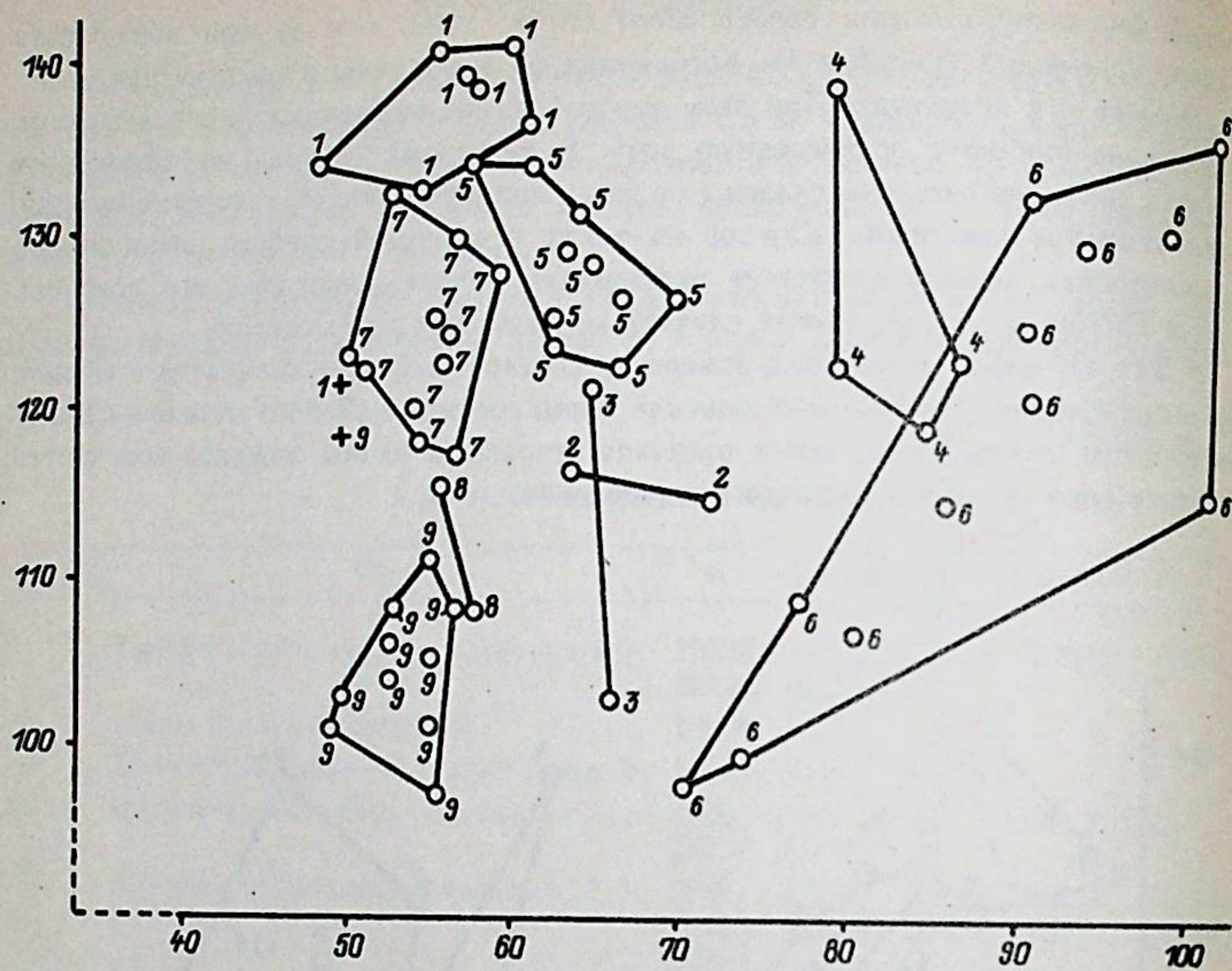


Рис. 2. Зависимость основного индекса от абсолютной длины задних конечностей у копытных, населяющих равнинные, лесные, горно-таежные станции
Нумерация видов соответствует принятой в табл. 1

Результаты

У кабарги по сравнению с исследованными *Cervidae* длина грудно-поясничного отдела позвоночника и задних конечностей меньше (см. рис. 1 и 2). Величина же основного индекса задней конечности по отношению к такому у оленых, а также джейрана, дзерена и сайги, наибольшая, поэтому зона кабарги расположена на рис. 1 и 2 в верхнем левом углу. Относительная длина бедра по сравнению с таковой у оленых, за исключением лани, дзерена и сайги, меньше (табл. 2), а по сравнению с джейраном — несколько больше. Отмечена также наибольшая относительная длина голени и наименьшая относительная длина плюсны. Основной индекс передней конечности соизмерим с таковым у джейрана, косули. Он же больше, чем у сайги, дзерена и обитающих в тундровой зоне северных оленей, и соизмерим с таковым у джейрана, видов *Cervus* и некоторых северных оленей, обитающих в лесной зоне.

Среди оленых наибольшая длина позвоночника у *R. tarandus*. На рис. 1 соответствующая зона занимает крайнее правое положение. Среди исследованных экземпляров *R. tarandus* наблюдается

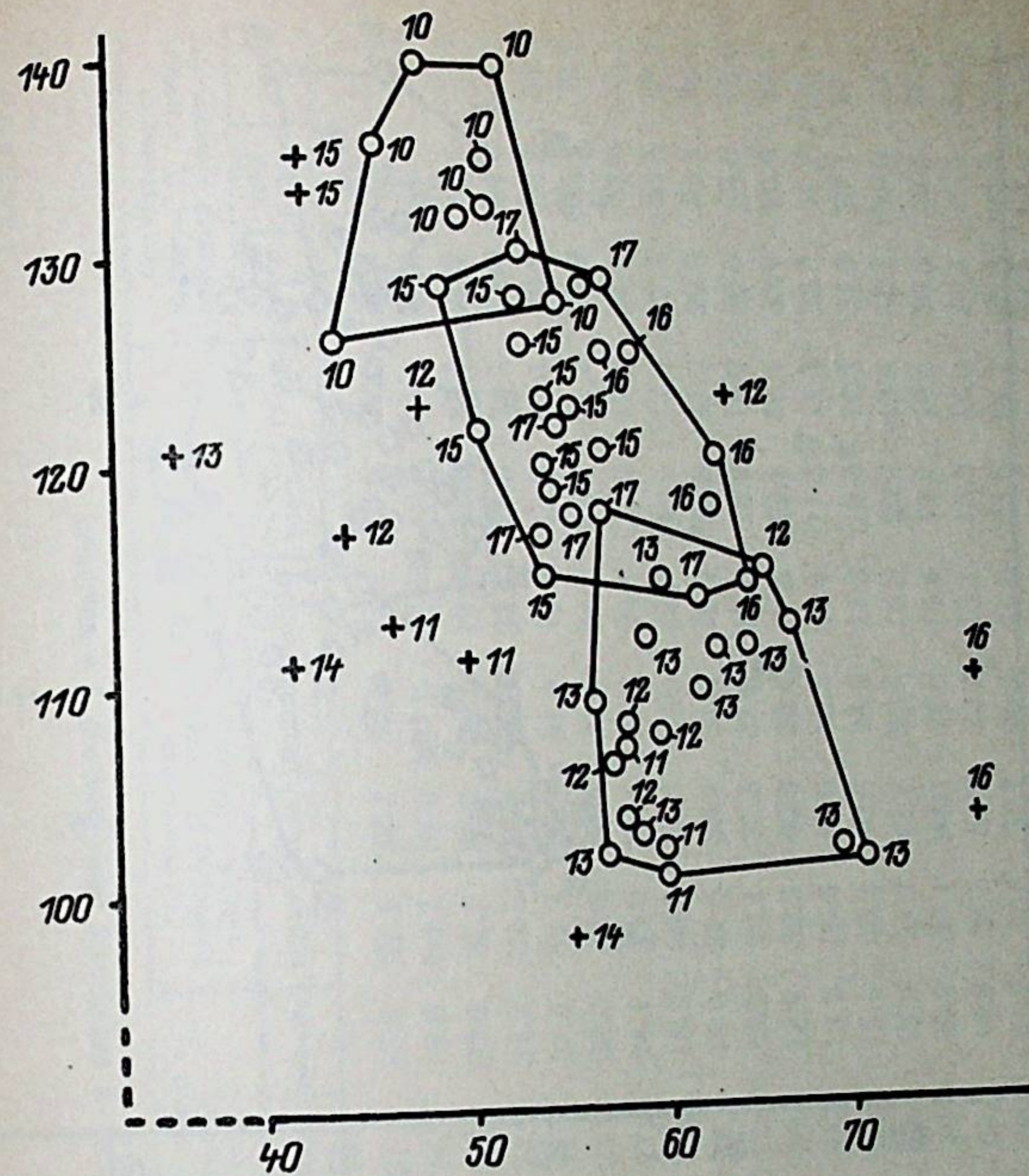


Рис. 3. Зависимость основного индекса от величины абсолютной длины грудно-поясничного отдела у горных копытных
Нумерация видов соответствует принятой в табл. 1

значительный разброс величины основного индекса (97%—136%). При этом его величина зависит в большей степени не от длины грудно-поясничного отдела позвоночника, а от длины конечностей: большей длине конечностей соответствует большая величина отношения (см. рис. 2). Наибольшие значения основного индекса характерны для экземпляров, добытых на п-ве Камчатка (2 экз. без номера, в статье — под №№ 1, 2), на о. Сахалине (№ 24836), в Карелии (№ 26101), на Кольском п-ве (№ 1910). В связи с отмеченной особенностью анализ пропорций разных форм северного оленя целесообразно проводить отдельно. У северных оленей, обитающих в тундре, величина основных индексов задних и передних конечностей, меньше, чем у северных оленей, обитающих в лесной и таежных зонах. У последних, по сравнению с тундровыми, происходит уменьшение относительной длины проксимальных отделов конечностей (плечо, бедро) и увеличение индекса дистальных отделов (пять, плюсна) (см. табл. 2). Зона, характеризующая пропорции скелета косули, представляется собой на схемах область, растянутую сверху вниз и несколько

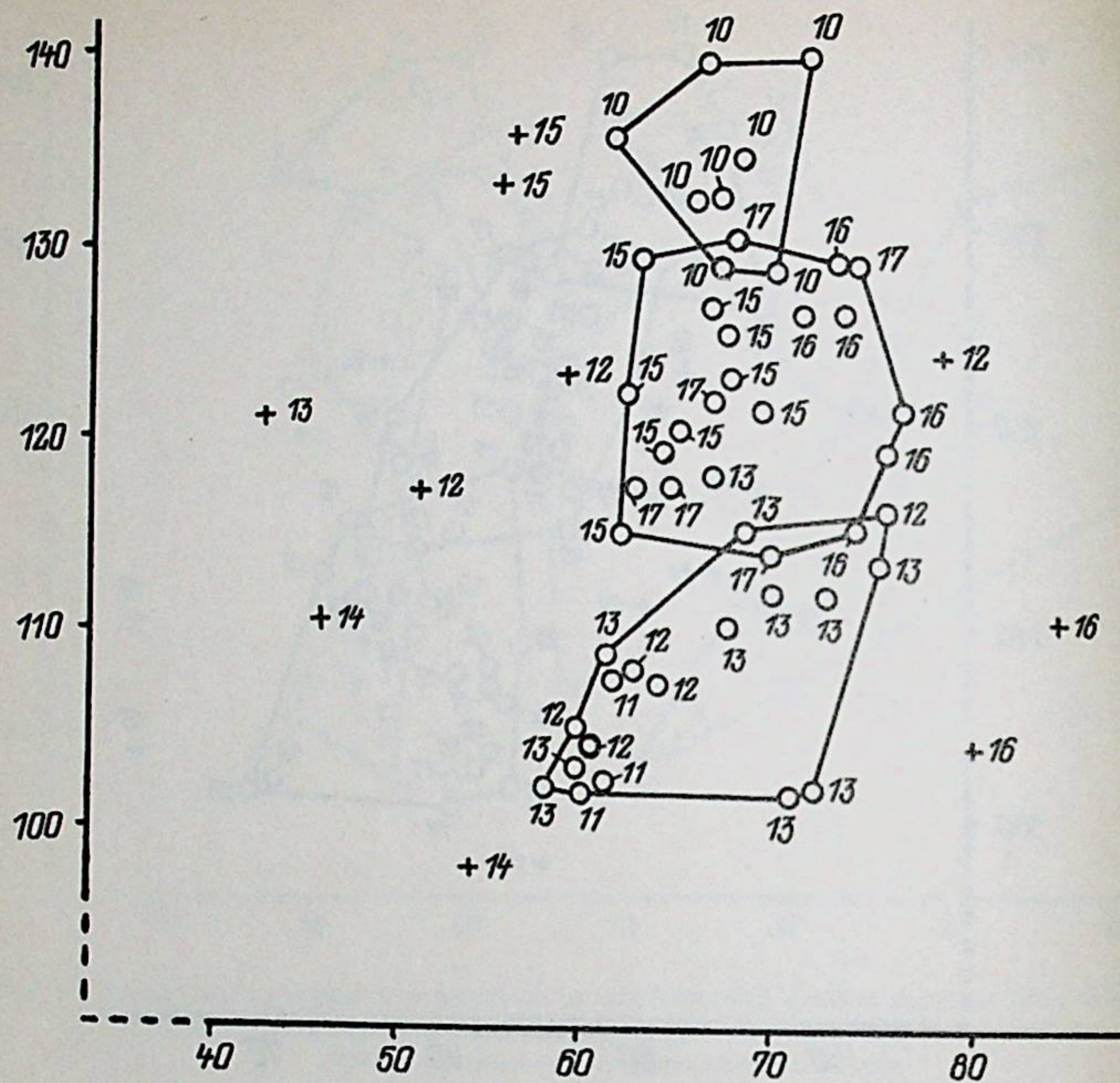


Рис. 4. Зависимость основного индекса от абсолютной длины задних конечностей у горных копытных
Нумерация видов соответствует принятой в табл. 1

вправо (см. рис. 1 и 2). Заметно, что у этих животных с увеличением их абсолютных размеров уменьшается величина основного индекса. Из-за небольшого количества данных аналогичная закономерность хуже прослеживается на примере лани, благородного и пятнистого оленей, однако общее направление все же заметно. Эта тенденция противоположна той, что наблюдается у *R. tarandus*, у которого с увеличением длины конечности возрастает и величина основного индекса.

У *C. elaphus* абсолютная длина грудно-поясничного отдела позвоночника в целом меньше, чем у *R. tarandus* (см. рис. 1). Абсолютная же длина конечностей у этого вида несколько больше, чем у тундровых, но меньше, чем у лесных северных оленей (см. рис. 2). Поэтому у благородного оленя основной индекс близок к таковому у лесных северных оленей; соответствующие зоны занимают, приблизительно, общий горизонтальный коридор (115%—138%). Этот же индекс больше, чем у тундровых северных оленей (см. рис. 1 и 2).

Таблица 2

Размеры сегментов скелета задних и передних конечностей у копытных

№№ пп	Вид	Абсолютные размеры, см			Относительные размеры, % к длине задней конечности			Абсолютные размеры, см			Относительные размеры, % к длине передней конечности		
		бедро	голень	плюсна	бедро	голень	плюсна	плечо	пред- плечье	пять	плечо	пред- плечье	пять
1	<i>Moschus moschiferus</i>	17.4	21.7	16.8	31.1	38.7	29.9	14.0	13.5	12.5	33.8	34.0	31.5
2	<i>Cervus dama</i>	19.6	24.2	19.8	30.7	37.9	31.0	16.6	19.0	18.3	30.8	35.1	33.9
3	<i>C. nippon</i>	21.7	24.4	20.0	32.7	36.9	30.1	19.0	18.0	18.6	34.8	32.4	33.4
4	<i>C. elaphus</i>	22.2	24.9	21.2	32.5	36.4	30.9	22.4	25.0	24.7	31.0	34.6	34.2
5	<i>Capreolus capreolus</i>	28.3	31.7	27.4	32.3	36.2	31.3	15.4	17.5	17.1	30.6	34.8	34.3
6	<i>Rangifer tarandus</i> (лесные)	30.8	34.0	30.0	32.4	35.8	31.6	24.5	28.4	21.3	32.9	38.1	28.7
7	<i>R. tarandus</i> (тундровые)	25.5	27.8	24.1	33.0	35.8	31.0	20.4	23.0	17.0	33.9	38.0	28.1
8	<i>Gasella subgutturosa</i>	16.7	20.2	18.2	30.2	36.6	33.0	12.3	15.1	17.4	27.4	33.6	38.7
9	<i>G. gutturosa</i>	17.8	20.7	18.0	31.5	36.5	31.8	13.5	15.8	17.2	29.0	33.8	36.9
10	<i>Saiga tatarica</i>	17.2	19.4	15.2	32.1	36.3	31.3	13.6	15.9	15.0	30.5	35.6	33.6
11	<i>Rupicapra rupicapra</i>	21.2	26.7	17.2	32.5	40.8	26.4	17.5	19.1	15.4	33.7	36.6	29.5
12	<i>Capra aegagrus</i>	20.8	24.3	13.2	35.5	41.6	22.7	16.4	17.8	12.3	36.0	37.7	26.5
13	<i>Capra sibirica</i>	22.8	26.3	15.4	35.2	40.6	24.0	17.8	19.0	14.3	34.9	37.1	27.7
14	<i>C. caucasica</i>	23.7	27.9	15.0	34.2	41.7	22.5	18.8	20.9	13.8	35.1	38.9	26.0
15	<i>C. falconeri</i>	17.3	19.6	10.8	36.1	39.2	22.6	14.6	12.2	10.5	39.3	32.6	27.9
16	<i>Ovis orientalis</i>	20.5	24.7	17.8	32.5	39.2	28.2	15.1	18.2	16.3	30.4	36.5	32.8
17	<i>O. ammon</i>	25.1	29.7	21.5	32.8	38.7	28.2	19.0	23.5	21.1	29.8	36.8	33.1
18	<i>O. nivicola</i>	23.5	27.0	17.6	34.2	39.7	25.9	17.6	19.6	16.4	32.8	36.5	30.5

Относительные длины бедра у косули, лани и пятнистого оленя меньше, чем у тундровых северных оленей, а соответствующие индексы для голени больше. Индекс основной плюсневой кости у косули почти такой же, как у тундровых северных оленей, у лани — несколько меньше, а у пятнистого оленя — больше (см. табл. 2). У благородного оленя индекс бедра — меньше, индексы основной плюсневой кости и голени — больше таковых для тундровых северных оленей.

Сравнивая пропорции передней конечности, отметим, что у оленей рода *Cervus* и лесных северных оленей основной индекс больше, чем у тундровых северных оленей. У них же, кроме *C. nippon*, наблюдается уменьшение относительных длин проксимального (плечо) и удлинение дистального (пять) звеньев конечности.

У джейрана, дзерена и сайги абсолютные длины конечностей почти равные (см. рис. 2), а абсолютная длина грудно-поясничного отдела позвоночника наименьшая у джейранов (см. рис. 1), поэтому основной индекс у джейранов больше, чем у сайги или дзерена, и зона, охватывающая индексы джейранов, расположена на схеме (см. рис. 1) левее и несколько выше, чем зоны, соответствующие дзерену и сайге. Следовательно, результат сравнения величины основного индекса в данном случае определяется длиной грудно-поясничного отдела позвоночного столба. У сайги отчетливо выражен половой диморфизм: из 11 изученных экземпляров (6 самок, 5 самцов) наибольшие абсолютные длины грудно-поясничного отдела и конечностей зафиксированы у самцов, однако эта особенность не сказывается на величине основного индекса.

Относительная длина бедра у джейранов меньше, чем у сайги и дзерена (см. табл. 2), а голени и плюсневой кости — больше. Сходные тенденции прослеживаются и для передних конечностей. Так, величина основного индекса передней конечности наибольшая у джейранов. Индексы плечевой кости и предплечья у этих животных несколько меньше, а пальцы больше, чем у сайги и дзерена.

Представленные на рис. 3 и 4 схемы отражают различия, существующие в пропорциях опорно-двигательного аппарата у некоторых видов родов *Rupicapra*, *Capra*, *Ovis*. Здесь отчетливо выделяется расположенная сверху зона, характеризующая пропорции локомоторного аппарата серн. Абсолютная длина конечностей у серн в основном соответствует таковой у козлов и баранов. Абсолютная длина грудно-поясничного отдела позвоночника у серн в целом меньше, чем у баранов или козлов, и поэтому зона серн лежит выше зон остальных горных копытных.

У серн, по сравнению с другими горными копытными, относительная длина бедра наименьшая, относительная же длина голени больше, чем у баранов, но меньше, чем у козлов. Индекс плюсневой кости у серн в совокупности меньше, чем у баранов, и явно больше, чем у козлов (табл. 3).

Таблица 3

Процентное отношение длины сегментов конечности к суммарной длине поясничного и грудного отделов позвоночного столба у копытных

№№ пп	Вид	Относительная длина							
		Абсолютная длина грудно-поясничного отдела	передняя конечность	бедро	голень	плюсна	плечо	предплечье	пять
1	<i>Moschus moschiferus</i>	41.0	99.8	42.4	52.9	40.9	32.9	33.6	30.8
2	<i>Cervus dama</i>	59.5	90.7	37.9	41.8	35.6	28.0	31.9	30.8
3	<i>C. nippon</i>	59.5	94.4	36.4	41.0	33.6	32.5	30.4	31.5
4	<i>C. elaphus</i>	73.7	98.9	38.3	43.0	37.1	30.6	34.2	33.9
5	<i>Capreolus capreolus</i>	50.0	100.3	39.2	48.4	39.6	30.7	34.9	34.4
6	<i>Rangifer tarandus</i> (лесные)	74.3	97.5	40.4	44.6	39.4	32.1	37.2	31.6
7	<i>R. tarandus</i> (тундровые)	74.1	80.4	34.5	37.5	32.6	27.2	30.6	27.1
8	<i>Gasella subgutturosa</i>	44.7	100.7	37.9	45.1	40.7	27.6	34.0	39.1
9	<i>G. gutturosa</i>	50.2	92.4	35.4	38.6	35.8	26.8	31.3	34.2
10	<i>Saiga tatarica</i>	50.7	87.9	33.9	38.2	29.9	26.9	31.4	29.7
11	<i>Rupicapra rupicapra</i>	49.6	103.9	42.7	53.8	34.6	35.4	38.5	31.0
12	<i>Capra aegagrus</i>	54.9	89.5	37.8	44.2	24.0	30.1	31.9	22.5
13	<i>C. sibirica</i>	57.4	89.3	39.6	45.8	26.8	31.1	33.2	24.9
14	<i>C. caucasica</i>	62.6	86.0	37.9	44.6	24.0	30.1	33.0	22.1
15	<i>C. falconeri</i>	44.1	79.2	39.2	44.4	24.4	30.7	26.3	22.0
16	<i>Ovic orientalis</i>	50.4	98.9	40.7	49.0	35.3	30.1	36.1	32.5
17	<i>O. ammon</i>	64.8	98.9	38.7	45.8	33.1	29.6	36.4	32.7
18	<i>O. nivicola</i>	56.0	96.5	41.9	48.2	31.4	31.5	35.1	29.3

У козлов абсолютная длина грудно-поясничного отдела позвоночника несколько больше, чем у баранов (см. рис. 3). Пределы изменений абсолютных длин конечностей у горных копытных различаются незначительно (см. рис. 4), поэтому основной индекс определяется в наибольшей степени длиной грудно-поясничного отдела позвоночного столба. У некоторых видов горных копытных наблюдается значительный разброс значений индексов и промеров, что затрудняет выделение границ зон. Вероятно, при расширении выборки по каждому виду имеющийся разброс несколько уменьшится. Различия в индексах сегментов конечностей между родами *Capra* и *Ovis* проявляются весьма отчетливо. Так, относительные длины плеча, бедра и голени у козлов больше, чем у баранов, а индекс пясти и плюсны — меньше.

Обсуждение

Проведенное исследование показывает, что существуют устойчивые тенденции в изменении пропорций опорно-двигательного аппарата у копытных, связанные с различиями в биомеханике их локомоции, определяемой специфическими условиями обитания животных. Так, сайга населяет равнинную местность с низкорослой разреженной растительностью. Сходные местообитания предпочитает и дзерен (Гептнер и др., 1961). Джейран же населяет более пересеченную местность, кустарниковые и полукустарниковые пустыни (Слудский, 1977).

Очевидны различия в условиях обитания у тундровых северных оленей, с одной стороны, и оленей рода *Sevius*, лесных северных оленей, с другой. Первые обитают преимущественно в открытых пространствах, вторые населяют разнообразные лесные, таежные, горно-таежные станции (Флеров, 1952; Гептнер и др., 1961).

Проведенные исследования показали, что у обитателей открытых станций проявляется тенденция к увеличению абсолютной длины грудно-поясничного отдела позвоночного столба. Поскольку данный промер в наибольшей степени соответствует расстоянию от тазобедренного сустава до общего центра тяжести — *ОЦТ* (Суханов, Гамбарян, 1979), то полученный результат свидетельствует, что у обитателей открытых равнинных станций *ОЦТ* смещен больше вперед. Следовательно, во время бега у равнинных животных увеличивается вероятность постановки конечностей далее позади проекции *ОЦТ* на субстрат. При таком способе скоростного бега в фазе интенсивной пропульсии задними конечностями большая часть пропульсивной энергии расходуется на создание горизонтальной составляющей движения. Угол вылета *ОЦТ* уменьшается, что обеспечивает уменьшение затрат энергии. Это позволяет животным поддерживать высокую скорость бега длительное время — необходимое условие при защите от хищников в открытых ландшафтах.

У обитателей кустарниковых, горно-таежных и лесных станций (джейран, кабарга, настоящие олени) заметна тенденция к уменьшению абсолютной длины грудно-поясничного отдела позвоночника. Следовательно, у этих животных *ОЦТ* смещен ближе к тазобедренному суставу. Отмеченная особенность в строении опорно-двигательного аппарата повышает при беге вероятность постановки толчковых конечностей на субстрат в область проекции *ОЦТ*. Это способствует увеличению вертикального компонента толчка, что приводит к повышению общих энергетических затрат животных, однако позволяет им с ходу легко преодолевать встречающиеся на пути препятствия, так как увеличивается угол вылета *ОЦТ*. Из животных, использующих прыжково-скоростной способ бега, кабарга наиболее специализирована в прыжках, и зона расположения ее индексов заметно выделяется (см. рис. 1 и 2).

Особый интерес для понимания значения основного индекса, величина которого зависит в большей степени от способа локомоции животных, представляет анализ пропорций опорно-двигательного аппарата горных копытных.

Серны являются обитателями горно-лесных ландшафтов. Они населяют лесные участки гор вблизи скал (Гептнер и др., 1961). У них основной индекс — наибольший среди горных копытных. Это совпадает с соответствующими изменениями, наблюдаемыми у животных, специализирующихся в прыжково-скоростном способе локомоции.

Представители рода *Ovis*, хотя и обитают в горных районах, но их специфические местообитания — открытые высокогорные пространства, а ущелья или скалы используются ими как убежища. Естественно ожидать, что у них адаптация к передвижению в горных условиях менее выражена, чем у представителей рода *Capra*, являющихся типичными обитателями труднодоступных участков гор и ущелий (Цалкин, 1951; Громова, 1953; Егоров, 1955). Действительно, у козлов величина основного индекса меньше, чем у баранов, причем уменьшение его величины получается в целом за счет более длинного, чем у баранов, грудно-поясничного отдела позвоночника. Эту особенность в пропорции опорно-двигательного аппарата козлов необходимо рассматривать как тенденцию к смещению положения *ОЦТ* относительно возможного места отталкивания задними конечностями вперед. При передвижении вверх по склону животные совершают весьма значительную дополнительную работу (Шмидт-Ниельсон, 1987). При таком передвижении проекция на субстрат *ОЦТ* тела смещается (в силу наклона опорной поверхности) в направлении возможного места опоры задними конечностями. Уменьшение у козлов величины основного индекса приводит к улучшению биомеханических условий передвижения, так как при этом *ОЦТ* смещается больше вперед. В результате увеличивается поступательная составляющая движения.

Значительный интерес для исследования адаптивного использования особенностей разных видов копытных представляет использование отно-

шения длины сегмента конечности к длине всей конечности. Сравнение этого отношения с использовавшимся ранее в литературе отношением длины сегмента конечности к длине грудно-поясничного отдела (Гамбарян, 1972) показало, что тенденции изменений, выявленных при анализе индексов, вычисленных двумя способами, одинаковы только для дистальных сегментов (пясть, плюсна), но не для проксимальных (плечо, бедро).

При использовании отношения длины сегмента к длине всей конечности (см. табл. 2) оказывается, что у животных, специализирующихся в прыжково-скоростном способе локомоции, индексы бедра и плеча меньше, чем у форм, специализирующихся в выноско-скоростном способе бега. При использовании отношения длины сегмента конечности к длине грудно-поясничного отдела (см. табл. 3) индексы бедра и плеча больше у прыжково-скоростных форм. Такое же противоречие выявляется и при анализе горных копытных. В первом случае (см. табл. 2) наибольшие относительные длины бедра и плеча, наблюдаются у козлов, во втором (см. табл. 3) наибольшие индексы бедра и плеча — у серн. Обнаруженные различия требуют выяснения, какой же из полученных результатов наиболее соответствует действительности.

Соотношения длин конечностей и грудно-поясничного отдела позвоночного столба как эквивалента длины механической оси туловища зависят от вполне определенных биомеханических условий бега. При этом ведущим фактором является не длина конечности, а в основном длина грудно-поясничного отдела позвоночника. Тот факт, что тенденции в изменении относительных длин пясти и плюсны, а также (в большинстве случаев) голени не зависят от выбора первого или второго способа их получения, свидетельствует, вероятно, о существовании связи между длиной механической оси туловища и длиной дистальных звеньев конечностей. В большинстве случаев удлинение механической оси туловища сопровождается укорочением пясти, плюсны, а укорочение туловища — их удлинением, т. е. основные тенденции в изменении длины дистальных звеньев конечностей у копытных совпадают с двумя выделенными направлениями в развитии скоростного способа бега. Сходные результаты были получены Скоттом (Scott, 1985) для полорогих и Гириным (1983) для грызунов.

Как было показано выше, у разных форм северных оленей, несмотря на существующие различия в условиях их обитания, интервалы изменчивости длин грудно-поясничного отдела позвоночника практически совпадают. Средняя абсолютная длина грудно-поясничного отдела позвоночника у тундровых северных оленей составляет 74.1 см, а у лесных — 74.3 см.*. Адаптация животных к лесным, таежным местообитаниям сопровождается удлинением

* При вычислении среднего значения для лесных северных оленей не учитывался экземпляр № 26100, так как он по абсолютным размерам значительно превышал всех остальных.

у них конечностей, при этом удлиняются все звенья. У лесных северных оленей отношение длины голени к длине плюсны равно 113.3%, а у тундровых — 115.0%. Следовательно, у лесных форм происходит удлинение плюсны. Отношение же длины бедра к длине плюсны у лесных северных оленей равняется 102.6%, а у тундровых — 105.9%. Этот результат свидетельствует о том, что у лесных северных оленей, несмотря на увеличение абсолютной длины бедра, его длина уменьшается по отношению к дистальным элементам конечности.

У копытных, специализирующихся в прыжково-скоростном способе бега, происходит удлинение конечностей. У джейранов длина задних конечностей в среднем равна 55.3 см, передних — 45.0 см, а у сайгаков соответственно 53.4 см и 44.6 см; бедро по абсолютной длине (16.7 см) меньше, чем у сайги (17.2 см), хотя абсолютная длина голени и стопы у первых больше. Эти же особенности можно обнаружить, если длину конкретного звена соотносить с общей длиной конечности. Если для составления соответствующего отношения использовать длину грудно-поясничного отдела позвоночника (Гамбарян, 1972) или длину туловища (Громова, 1953 и др.), то действительный результат будет искажен.

Некоторое укорочение проксимальных отделов конечностей у видов, специализирующихся в прыжково-скоростном способе локомоции, связано с тем, что, когда животным приходится многократно и с ходу преодолевать встречающиеся на пути преграды, важно улучшить режим работы конечностей (размах, скорость сгибательно-разгибательных движений)*. Момент инерции конечности равен произведению ее массы на квадрат расстояния от частного центра масс до проксимального сустава. Естественно, что уменьшение длины бедра приводит к значительному уменьшению инерционности всей конечности, а это способствует улучшению ее работы.

Исследование представителей родов *Capra* и *Ovis* показывает, что у них нет особых различий в абсолютных длинах бедра и голени на уровне родов (см. табл. 2). В относительных же показателях такие различия заметны. Они обусловлены главным образом самой методикой вычисления индексов. Дело в том, что абсолютные длины плюсны и пясти у козлов явно меньше, чем у баранов, поэтому суммарная длина конечностей у козлов будет несколько меньше. При незначительных в целом различиях в абсолютных длинах бедра и голени отношение длины бедра или голени к длине конечности возрастает у козлов. В данном случае правильнее будет вычислять значения индексов звеньев конечностей как отношение длины звена к длине грудно-поясничного отдела позвоночника (см. табл. 3).

* Укорочение бедра приводит к уменьшению рычага приложения результирующей силы. Однако этот же процесс сопровождается и увеличением угла приложения этой силы, что, в принципе, может перекрыть потерю, возникающую за счет укорочения рычага.

ADAPTATION SIGNIFICANCE OF PROPORTIONS OF THE UNGULATES

Summary

Skeletons of 17 species of the ungulates were studied. Stable tendencies in proportion changes ungulate skeletons, related to differences in biomechanics of their locomotion shows their specific way of habitation. Main running characteristics — speed and trajectory of gravity centre — are determined by orientation of gravity centre in relation to possible point of meeting of propulsion extremities with the ground. Thus, the main functional index, determining general proportion of the animal: relation of the length of extremity to that of mechanical axis of body, is formed.

Итак, выбор индекса, используемого для анализа адаптивного значения пропорций скелета у копытных, следует осуществлять с учетом биомеханической специфики способа передвижения животных, тесно связанного с их образом жизни.

Как показало проведенное исследование, главные характеристики бега у копытных — скорость и траектория *ОЦТ* — задаются положением *ОЦТ* относительно вероятного места постановки на субстрат толчковых конечностей. С этим связано формирование основного функционального индекса, выражающего общие пропорции животного: отношения длины конечности к длине механической оси туловища. Определяющей в этой функциональной связи являются, пожалуй, длина механической оси туловища, вычисленная как длина грудно-поясничного отдела позвоночника. При этом существует тесная связь между длиной грудно-поясничного отдела и длиной дистальных звеньев конечностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Верецагин Н. К. Дагестанский тур (*Capra cylindricornis* Blyth) в Азербайджане. // Тр. Зоол. ин-та АзССР, 1938.— Т. 9.— С. 1—70.
- Витт В. О. Морфологические показатели конституционных типов и система классификации конских пород.— М.:Л., 1934.— 67 с.
- Гамбарян П. П. Бег млекопитающих.— Л., 1972.— 334 с.
- Гамбарян П. П., Суханов В. Б. К биомеханике двигательного аппарата зубра. // Зубр.— М., 1979.— С. 292—327.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза.— М., 1961.— Т. 1.— 777 с.
- Гирин В. К. О зависимости длины свободного отдела тазовых конечностей и длинниковых пропорций их звеньев от среды обитания и образа жизни грызунов. // Вестн. зоол., 1982.— № 4.— С. 39—42.
- Громова Вера. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1949.— Т. 17.— Вып. 1.— 374 с.; Вып. 2.— 163 с.
- Громова В. И. Остеологические отличия родов *Capra* (козлы) и *Ovis* (бараны). // Тр. Комис. по изуч. четвертичн. периода, 1953.— Т. 10.— Вып. 1.— С. 1—124.
- Дюрст И. Экстерьер лошади.— М.:Л., 1936.— 344 с.
- Егоров О. В. Экология сибирского горного козла (*Capra sibirica* Meyer). // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955.— Т. 17.— С. 7—134.
- Слудский А. А. Джейран. // Копытные звери.— М., 1977.— С. 67—83.
- Соколов И. И., Клебанова Е. А., Соколов А. С. Морфофункциональные особенности органов движения сайги и джейрана. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964.— Т. 33.— С. 319—348.
- Соколов И. И. Посткраниальный скелет представителей рода *Bison*. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971.— Т. 48.— С. 198—219.
- Цалкин В. И. О вертикальном распределении диких баранов. // Бюл. моск. о-ва испытателей природы, 1945.— Т. 50.— Вып. 1—2.— С. 39—51.
- Цалкин В. И. Горные бараны Европы и Азии.— М., 1951.— 344 с. (Материалы к позн. фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. зоол. Вып. 27 (42)).
- Флеров К. К. Кабарги и олени.— М.:Л., 1952.— 256 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып.2).
- Alexander R. McN. Allometry of the limbs of antelopes (Bovidae). // J. Zool., 1977.— Vol. 183.— P. 125—146.
- Alexander R. McN., Jayes A. S., Malaiy G. M. O., Wathuta E. M. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). // J. Zool., 1979.— Vol. 189.— P. 305—314.
- Scott K. M. Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1985.— Vol. 179.— N 2.— P. 199—288.

УДК 591.171:499.72+499.73

В. А. Сутула

Харьковский педагогический институт

ОБОБЩЕННАЯ СИСТЕМА ПОХОДОК

Изучены следовые дорожки, оставляемые на субстрате животными при переходе с асимметричных походок на симметричные. Установлено различие в переходах, наблюдаемых у животных, использующих латеральные и диагональные галопы. Возможны 2 типа переходов с асимметричных аллюров на симметричные: с покрытым и с перекрытым следом. На основе полученных результатов построена обобщенная система походок, объединяющая классы симметричных и асимметричных аллюров.

Существуют два класса походок (аллюров): симметричный и асимметричный. К первому относятся походки, характеризующиеся тем, что за движением какой-либо передней конечности обязательно следует движение одной из задних, затем перемещаются вторая передняя и вторая задняя. Ко второму относятся походки, в процессе которых вначале перемещаются две передние, затем две задние конечности.

Сложившиеся в настоящее время представления предусматривают в целом независимое рассмотрение симметричных и асимметричных классов походок (Суханов, 1968; Гамбарян, 1972; Hildebrand, 1976, 1977). Доказано, что локомоция амфибий и рептилий осуществляется в узком диапазоне симметрично-диагональных походок: очень медленный шаг, медленный рысееобразный шаг, медленная рысь (Суханов, 1968; Гамбарян, 1972, 1978). Млекопитающие же смогли освоить все многообразие симметричных и асимметричных походок, из чего следует необходимость синтетического подхода к анализу этих классов походок.

В настоящей работе, во-первых, анализируются следовые дорожки при смене животными асимметричных аллюров на симметричные и симметричных на асимметричные, во-вторых, на основании полученного материала создается обобщенная система походок.

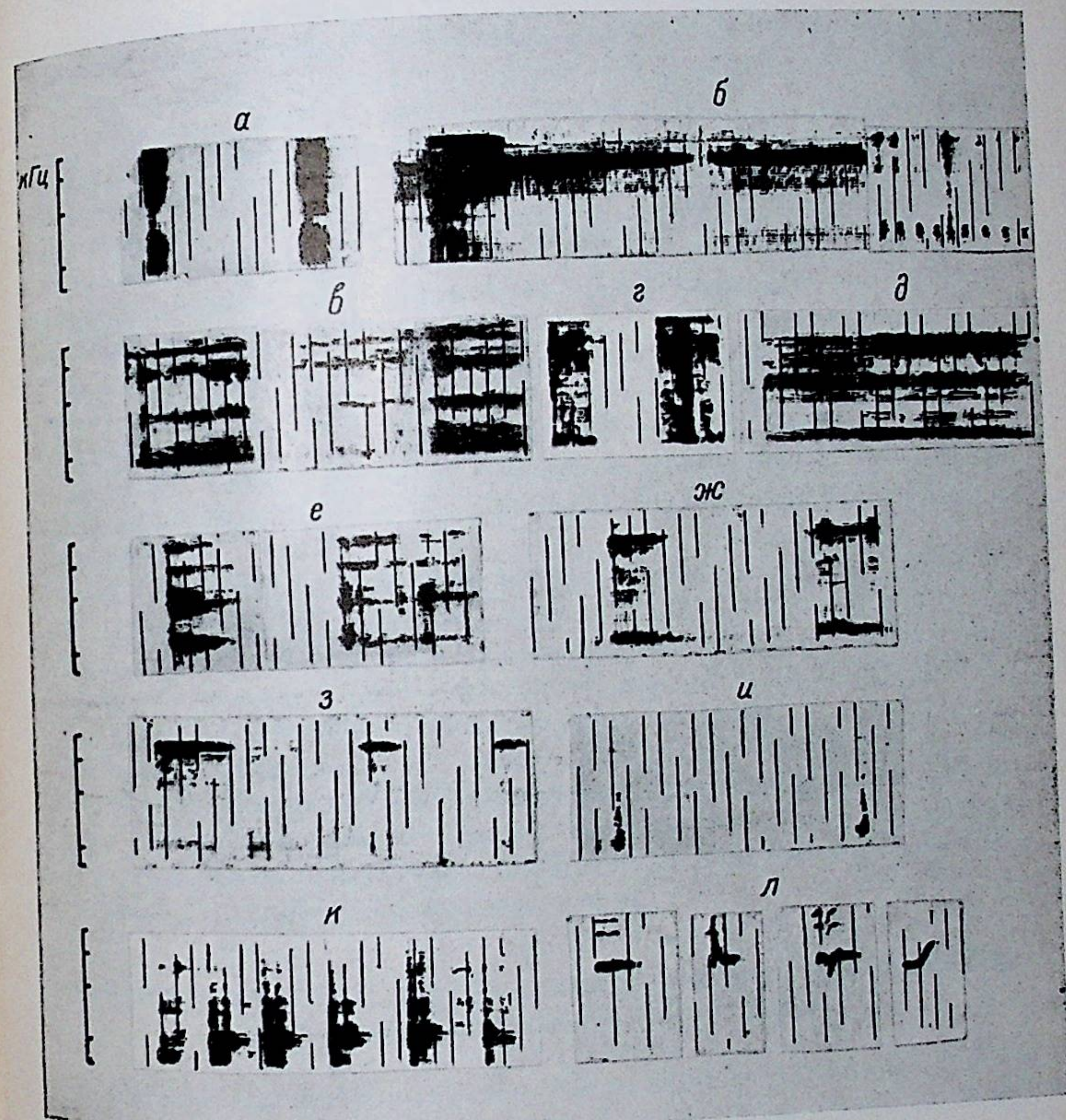


Рис. 1. Динамические спектрограммы фрагментов сигналов при агонистическом поведении обыкновенного (а, б), амурского (в), длинноухого (г), белогрудого (д) и ушастого (е, ж) ежей; а также звуков, издаваемых в период размножения самкой ушастого (з, и) и самцом белогрудого (к) ежей; писків детенышей амурского (л) ежа

В течение летних сезонов 1985 и 1986 гг. на базе Харьковского педагогического института проводились исследования локомоции копытных. Для этой цели был сооружен вольер из металлической сетки высотой 3 м. Внутри вольера выделены несколько небольших загонов, в которых содержали животных. На хорошо освещаемой стороне площадки был построен прогонный коридор длиной 10 м и шириной 1.5 м. Через всю его длину на уровне субстрата натягивали веревку (ось прогонного коридора). Замеры элементов следовой дорожки проводили следующим образом: из каждого следового отпечатка на ось опускали перпендикуляр, измеряли расстояние между двумя последовательными перпендикулярами (расстояние между следами), длину каждого перпендикуляра (расстояние от оси до следа). Такая методика позволяет при анализе записей полностью восстановить структуру следовой дорожки.

Скорость бега животных регистрировали с помощью измерителя скорости и временных интервалов (ИСВИ-1). Точность отсчета 0.001 с. В ходе исследований проводили фото и киносъемку. Использовали фотоаппарат „Зенит—Е“, скоростную кинокамеру СКС—1. Скорость киносъемки устанавливалась стандартная, приблизительно 600 кадров в секунду. Обработку киноплёнок проводили под бинокляром МБС—9.

Изучали бег таких животных: *Moschus moschiferus* L. ($n=3$), *Cervus dama* L. (2), *C. nippon* Temm. (1), *Capreolus capreolus* L. (3), *Capra aegagrus* Erx. (1), *Ammotragus lervia* Pall. (1). Две самки косули, самец и 2 самки кабарги получены из Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, остальные — из Харьковского зоопарка.

Эксперимент показал, что у исследованной группы животных переход из асимметричных походок на симметричные происходит в целом при скоростях порядка 4—5 м/с. Анализ же собственно переходов свидетельствует, что в этом процессе существует ряд заметных различий, с одной стороны, у животных использующих латеральные, а с другой — диагональные галопы.

Особенности следовых дорожек при переходе с асимметрично-латеральных аллюров на симметричные

Асимметрично-латеральные походки используют косуля, кабарга, лань, пятнистый олень. На рис. 1 а показана схема следовой дорожки, оставляемой на субстрате животными, движущимися асимметрично-латеральным галопом, а на рис. 1, б — при использовании симметричных аллюров. Рассмотрим процесс перехода с асимметричных походок на симметричные на примере следовой дорожки косули (рис. 1, в). Как видно из рис. 1, в, первый локомоторный цикл является типичным для походок, основанных на асимметрично-латеральной последовательности в движениях конечностей. Он характеризуется тем, что следовой отпечаток правой задней (ПЗ) конечности расположен с той же стороны, с которой находится след от шагающей последней передней. Второй цикл (выделен на рисунке пунктиром) сохраняет эти же особенности, но на него как бы накладывается третий, за счет уменьшения в

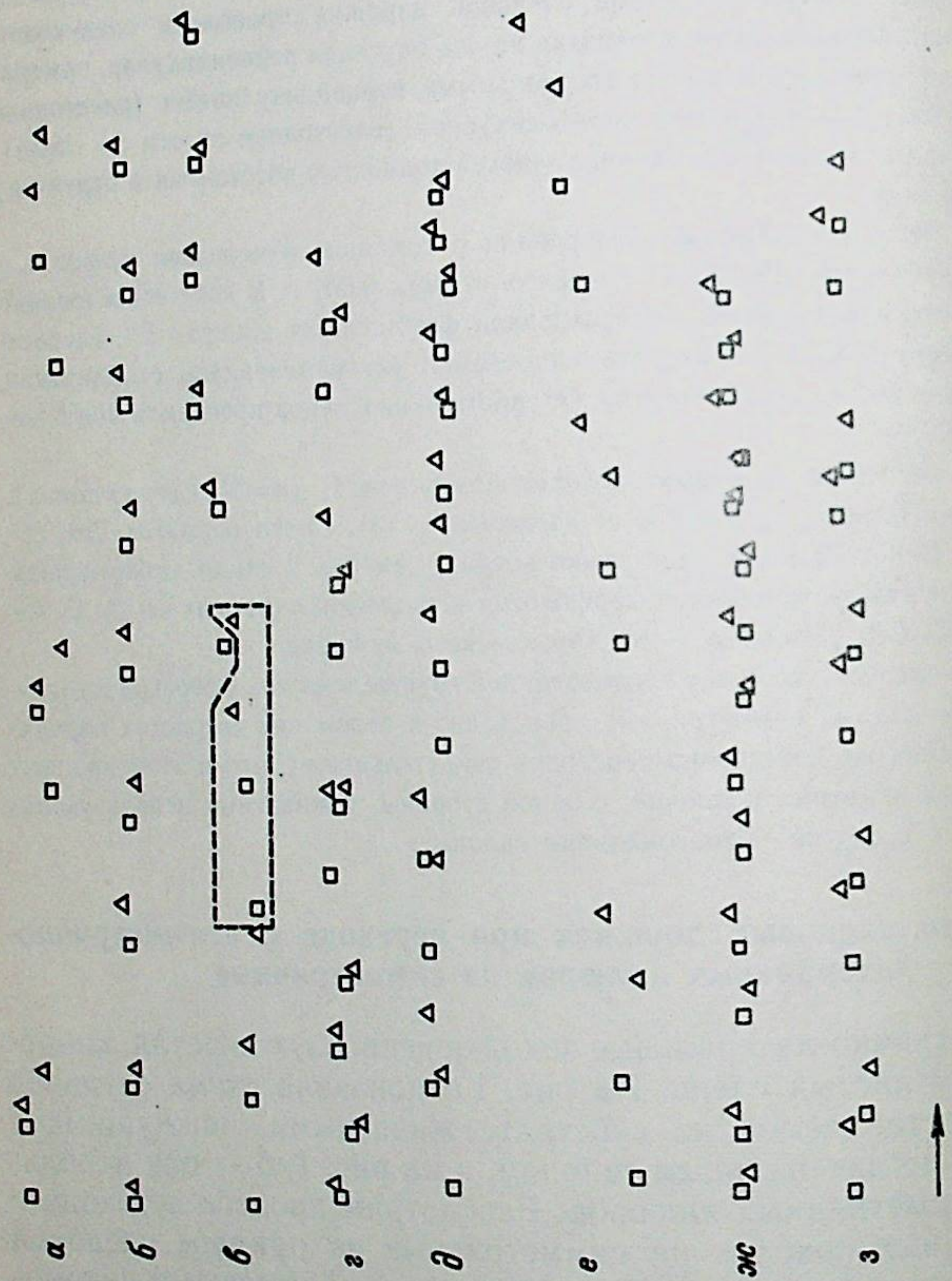


Рис. 1. Следовые дорожки копытных при разных аллюрах (масштаб 1:30):

а — лань: переход с асимметрично-латеральной походки на симметричную (скорость 4.71 м/с); б, в, г — косуля, б — симметричная походка (3.55 м/с), в — переход с асимметрично-латеральной походки на симметричную (2.67 м/с), г — переход с симметричной походки на асимметрично-латеральную (2.59 м/с); д, е, ж — гривистый баран: д — переход с асимметрично-диагональной походки на симметричную (2.67 м/с), е — асимметрично-диагональный галоп (7.7 м/с), ж — симметричная походка (1.4 м/с); з — безоарового козла: переход с симметричной походки на асимметрично-диагональную (4.62 м/с). Треугольники — следы передних, квадраты — задних конечностей; стрелка — указывает направление движения.

первую очередь безопорной фазы. Величины остальных промеров следовой дорожки в целом не выходят за пределы вариации таковых для асимметричных аллюров (см. рис. 1, а). След от правой передней (ПП) конечности, участвующей в третьем локомоторном цикле, расположен перед следом от ПЗ, выполняющей движения, относящиеся ко второму циклу. На этом этапе аллюр является все еще асимметричным, хотя последовательность следовых отпечатков становится симметричной. Четвертый локомоторный цикл и последующие относятся к типично симметричным. Левая передняя (ЛП) и левая задняя (ЛЗ) конечности почти не меняют характера совместной работы. Основные изменения происходят за счет перестройки в совместной работе конечностей правой латерали (ПЗ, ПП). Аналогичные особенности выявлены при анализе всех зарегистрированных переходов. Смена симметричных походок на асимметричные происходит в обратном (по отношению к описанному выше) порядке (рис. 1, з)*.

Полученные результаты показывают, что переход асимметричных походок на симметричные бывает двух типов. Первый отличается тем, что след от задней конечности перекрывает след передней той же стороны. Для второго характерно, что след задней конечности „кроет“ след передней той же стороны**.

Особенности следовых дорожек при переходе с асимметрично-диагональных аллюров на симметричные

Диагональный галоп в качестве скоростной формы движения используют гривистый баран и безоаровый козел. У этих копытных переход с асимметрично-диагональных походок на симметричные происходит за счет изменений в стадии перекрещенного полета (расстояние между последовательными отпечатками передней конечности, шагнувшей последней, и задней противоположной конечности, шагнувшей первой). Рассмотрим, например, схему перехода с аллюра на аллюр при беге гривистого барана (рис. 1, д). Относительное расположение на субстрате следовых отпечатков в первом локомоторном цикле является типичным для диагонального галопа (рис. 1, е). В этом случае след от задней конечности, шагнувшей первой, располагается с противоположной стороны по отношению к следу от передней конечности, шагнувшей последней. Во втором цикле длина перекрещенного полета равна нулю. Следы

* Переход с симметричных аллюров на асимметричные диктуется конкретной экстремальной ситуацией. В этих случаях переходный процесс сводится к одному или нескольким прыжкам („стартовый режим локомоции“ — Фокин, 1978). Гораздо реже он осуществляется постепенно. Переход с асимметричных походок на симметричные, как показали эксперименты, в большинстве случаев постепенный.

** Принято выделять также третью скоростную градацию симметричных походок, характеризующуюся тем, что след задней конечности не доходит до следа передней той же стороны (Howell, 1944; Суханов, 1968; Гамбарян, 1972 и др.).

от ЛП, ПЗ конечностей расположены на одной линии, перпендикулярной оси прогонного коридора. В третьем локомоторном цикле след от ПЗ конечности покрывает след от ЛП, что связано с некоторым изменением общего направления движения. Четвертый и пятый циклы представляют собой асимметричный аллюр с симметричной последовательностью следов. Об асимметрии свидетельствует относительное расположение следовых отпечатков конечностей правой латерали. Так, след от ПЗ конечности расположен несколько левее от следа ПП. При быстрых симметричных походках, т. е. с перекрытым шагом, следы от постановки задних конечностей расположены несколько шире, чем соответствующие следы от передних (рис. 1, ж). Начиная с шестого цикла, походка является типично симметричной. Отметим, что в описанном процессе конечности одной диагонали (ЛП, ПЗ) практически не меняют характера работы. Вся перестройка происходит за счет изменений в совместной работе конечностей другой диагонали (ПП, ЛЗ). Аналогичные особенности заметны при анализе смены аллюра у безоарового козла.

Переход с симметричных на асимметричные походки происходит в обратном (по отношению к описанному выше) порядке (рис. 1, з).

Итак, у копытных, использующих в качестве скоростной формы передвижения асимметрично-латеральные походки, переход с этих аллюров на симметричные происходит в целом за счет уменьшения (вплоть до исчезновения) безпорной фазы, что приводит к перекрытию предыдущего цикла последующим. Такая перестройка в известной мере интерциклична. У животных, использующих асимметрично-диагональные аллюры, переход на симметричные происходит в результате изменений в фазе перекрещенного полета, т. е. перестройка интрациклична.

Переход как с асимметрично-латеральных, так и с асимметрично-диагональных на симметрично-диагональные аллюры бывает двух типов: с перекрытым или с покрытым следом. Наиболее вероятно, что это нормальный или быстрый шаг, так как очень медленный шаг, медленный рысеобразный шаг, медленная рысь могут быть только с недокрытым следом (Суханов, 1968).

Обобщенная система походок

Правильная интерпретация полученных в ходе эксперимента результатов возможна лишь через призму обобщенной системы, объединяющей классы симметричных и асимметричных походок. Для построения такой системы выделим параметры, которые могут быть применимы для описания не только симметричных, но и асимметричных походок. Анализ существующих систем показывает, что для решения поставленной задачи можно использовать (сделав при этом некоторые уточнения) показатели, аналогичные

тем, что применялись ранее (Hildebrand, 1963; Суханов, 1968) для анализа симметричных походок.

Необходимость использования показателя, называемого ритмом работы конечности, диктуется тем, что на его основе можно ввести разграничение походок по относительной скорости. Как известно, чем короче фаза опоры конечности, тем быстрее движется животное. Под ритмом работы конечности будем понимать выраженное в процентах отношение опорного периода в работе конечности к длительности локомоторного цикла (Hildebrand, 1963, 1976). В такой форме ритм работы конечности может быть использован и для характеристики работы конечности в условиях асимметричных походок. Из этого определения вытекает, что существует четыре, вообще говоря, разных значения показателя в зависимости от того, с какой конечностью связан отсчет интервала (табл. 1; Суханов, 1968, табл. 2, 5—8). Отметим, что этот же показатель нельзя использовать в форме, предложенной В. Б. Сухановым (1968) (отношение опорного периода в работе конечности к переносному), по следующей причине. Фаза переноса конечности (т. е. интервал с момента отрыва ее от субстрата и до последующей постановки на субстрат) в целом соответствует действительному ее движению лишь при медленных симметричных походках. В условиях асимметричных походок, а также при быстрых симметричных (т. е. имеющих в локомоторном цикле безпорную стадию) время переноса конечности состоит из суммы собственно переноса и возможной добавки за счет наличия безпорной стадии.

Под ритмом локомоции понимается временной порядок чередования одноименных движений всех конечностей (Суханов, 1968). Как показали исследования (см. табл. 1), даже для симметричных походок не существует единого ритма всего цикла; ритм первой половины отличается от ритма второй половины. Эта особенность скорее является общим правилом, чем исключением. В этом убеждают итоги собственных исследований, а также результаты второй части работы В. Б. Суханова (1968, табл. 2, 5—8). Учитывая сказанное, под ритмом локомоции будем понимать выраженное в процентах отношение интервала между движением диагонально расположенных конечностей к сумме этого же интервала и интервала между движениями конечностей одной стороны. Начало отсчета совмещаем с задней конечностью. Из этого определения следует, что если начало отсчета связывать с ЛЗ конечностью, то получим одно значение ритма локомоции (левый ритм локомоции — ЛРЛ). Если же отсчет производить от ПЗ конечности, то получим иное цифровое выражение ритма локомоции (правый ритм локомоции — ПРЛ). Другими словами, все сводится к вычислению по методике, предложенной В. Б. Сухановым, ритма локомоции первой половины цикла (ЛРЛ) и второй половины этого же цикла (ПРЛ).

На отрезке горизонтальной прямой будем откладывать значение ритма локомоции, а по вертикали — значение ритма работы

Характеристика движения некоторых копытных

Таблица 1

Серия, номер цикла	Вид	Длительность цикла, количество кадров	Ритм работы конечностей				Ритм локомоции в половинах цикла, %		Форма движения (номер на рис. 3)
			ЛЗ	ПЗ	ЛП	ПП	I	II	
MI-1	<i>Moschus moschiferus</i>	210	0.34	0.34	0.25	0.17	40.0	38.1	18
DI-1	<i>Cervus dama</i>	382	0.28	0.46	0.35	0.29	31.7	6.3	6
DI-2	—>—	352	0.26	0.42	0.42	0.32	2.4	33.6	6
DI-3	—>—	150	0.38	0.40	0.32	0.18	68.5	60.0	17
DI-4	—>—	141	0.32	0.25	0.13	0.19	44.8	54.3	18
NI-1	<i>C. nippon</i>	171	0.31	0.30	0.27	0.22	78.3	53.7	17
NI-2	—>—	130	0.16	0.18	0.20	0.16	59.3	45.0	18
KI-1	<i>Capreolus capreolus</i>	625	0.80	0.40	0.52	0.75	20.3	14.1	5
KI-2	—>—	265	0.40	0.45	0.45	0.41	2.3	5.0	6
KI-3	—>—	115	0.34	0.24	0.32	0.37	67.5	43.2	17
KI-4	—>—	143	0.28	0.27	0.38	0.13	65.2	55.1	17
AmI-1	<i>Ammotragus lervia</i>	346	0.73	0.78	0.63	0.70	3.8	6.2	5
AmI-2	—>—	203	0.42	0.45	0.39	0.39	81.8	57.3	13
AeI-1	<i>Capra aegagrus</i>	137	0.18	0.31	0.18	0.27	34.8	57.2	15
AeI-2	—>—	93	0.40	0.47	0.22	0.36	67.1	76.1	13/14

конечностей (рис. 2). В такой системе каждая конкретная походка представляется отрезком прямой, проходящим через две точки. Одна из них имеет координаты ЛРЛ, ритм работы ЛЗ конечности, вторая — ПРЛ, ритм работы ПЗ конечности. Стрелка указывает точку с координатами ЛРЛ, ритм работы ЛЗ конечности. На рис. 2 схематично представлены все походки из табл. 1. Асимметричные аллюры на схеме отображаются в области ниже линии ЕЕ, что соответствует результату, полученному в первой части настоящей работы. Такое расположение на обобщенной схеме асимметричных походок имеет определенный смысл. Реальная ситуация такова, что данная область системы оказывается, по существу, свободной от симметричных походок, поскольку быстрый шаг (а тем более очень быстрый) встречаются в природе редко. Быстрый рысью образный шаг, как правило, более близок к рыси, чем к шагу; статус же быстрого иноходеобразного шага подвергается в литературе сомнению (Суханов, 1968). Полученная система является полной, и отрезок, соединяющий любые две точки из схемы, будет характеризовать какую-то конкретную походку. При условии, что равны ЛРЛ и ПРЛ, а также ритмы работы соответствующих конечностей, получаем систему В. Б. Суханова (1968). Таким образом, последняя является частным случаем обобщенной системы. Вертикальные отрезки на схеме показывают, что для соответствующей походки равны ПРЛ и ЛРЛ, а горизонтальные свидетель-

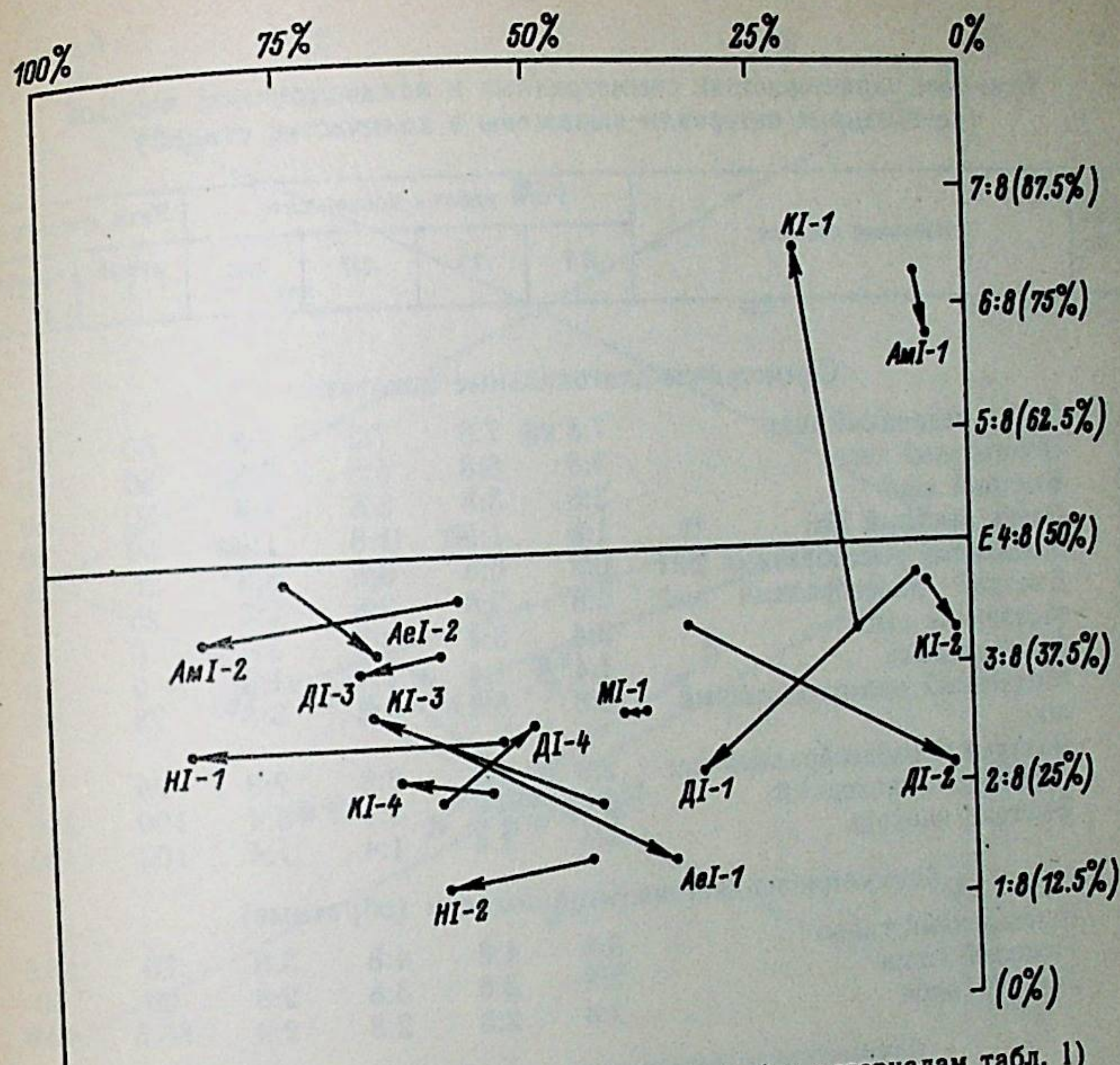


Рис. 2. Графическое представление походок (по материалам табл. 1)

ствуют о равенстве ритмов работы ПЗ и ЛЗ конечностей. Итак, обобщенная система позволяет представить графически практически каждую симметричную или асимметричную походку. Как известно, план опоры и опорная формула лежат в основе определения походки (Суханов, 1968; Гамбарян, 1972; Howell, 1944; Hildebrand, 1967, 1977). Следовательно, для теоретических расчетов не обязательно предполагать, что все стадии цикла равны; необходимые показатели можно оценивать в количестве стадий. В этом случае при вычислении ритма работы конечностей необходимо составлять отношение количества стадий, в которых конечность касается субстрата, к количеству стадий в полном цикле, т. е. к восьми. Ритм локомоции вычисляется по описанному выше способу. Результаты вычисления отмеченных показателей основных симметричных и асимметричных походок представлены в табл. 2. По этим результатам построена обобщенная система походок (рис. 3). На схеме симметричные аллюры отображаются точками, границы между ними установлены по Суханову, 1968. Векторы характеризуют асимметричные походки. Графическое различие прямых и обратных асимметричных аллюров заключается в изменении направленности конкретного вектора. По аналогии

Таблица 2
Основные характеристики симметричных и асимметричных походок
(необходимые интервалы выражены в количестве стадий)

№№ пп	Название походки	Ритм работы конечностей				Ритм локомоции	
		ЛЗ	ПЗ	ЛП	ПП	левый I	правый II
Симметрично-диагональные походки							
1	Очень медленный шаг	7:8	7:8	7:8	7:8	50	50
2	Нормальный шаг	5:8	5:8	5:8	5:8	50	50
3	Быстрый шаг	3:8	3:8	3:8	3:8	50	50
4	Очень быстрый шаг	1:8	1:8	1:8	1:8	50	50
5	Медленный рысеобразный шаг	6:8	6:8	6:8	6:8	25	25
6	Быстрый рысеобразный шаг	2:8	2:8	2:8	2:8	25	25
7	Медленная рысь	3:4	3:4	3:4	3:4	0	0
8	Быстрая рысь	1:4	1:4	1:4	1:4	0	0
9	Медленный иноходеобразный шаг	6:8	6:8	6:8	6:8	75	75
10	Быстрый иноходеобразный шаг	2:8	2:8	2:8	2:8	75	75
11	Медленная иноходь	3:4	3:4	3:4	3:4	100	100
12	Быстрая иноходь	1:4	1:4	1:4	1:4	100	100
Асимметрично-диагональные походки (обратные)							
13	Замедленный галоп	3:8	4:8	4:8	3:8	70	66.6
14	Тяжелый галоп	2:8	3:8	3:8	2:8	60	50
15	Легкий галоп	2:8	2:8	2:8	2:8	55.5	42.8
Асимметрично-латеральные походки (прямые)							
16	Замедленный галоп	3:8	4:8	3:8	4:8	60	83.3
17	Тяжелый галоп	2:8	3:8	2:8	3:8	50	66.6
18	Легкий галоп	2:8	2:8	2:8	2:8	44.4	57.1
Дополнение							
19	Медленный кентер	4:8	4:8	4:8	4:8	33.3	60
20	Быстрый кентер	4:8	3:8	3:8	4:8	33.3	80
21	Примитивный рикошет	3:8	2:8	3:8	2:8	33.3	57.1
22	Замедленный примитивный рикошет	3:8	4:8	3:8	4:8	60	16.6
23	Парный галоп	1:4	1:4	1:4	1:4	50	50

с симметричными походками можно сказать, что векторы из схемы представляют собой норму соответствующей асимметричной походки. Заметно, что форма области, ограничивающей асимметричные походки (см. рис. 3), сходна с таковой, полученной экспериментально (см. рис. 2).

Анализ данных из табл. 2 и обобщенной схемы (см. рис. 3) показывает, что, во-первых, для системы симметричных походок сохраняются все характерные особенности, уже описанные В. Б. Сухановым. Во-вторых, асимметрично-латеральные походки характеризуются равенством ритма работы латерально расположенных конечностей. Переход с одной асимметричной походки

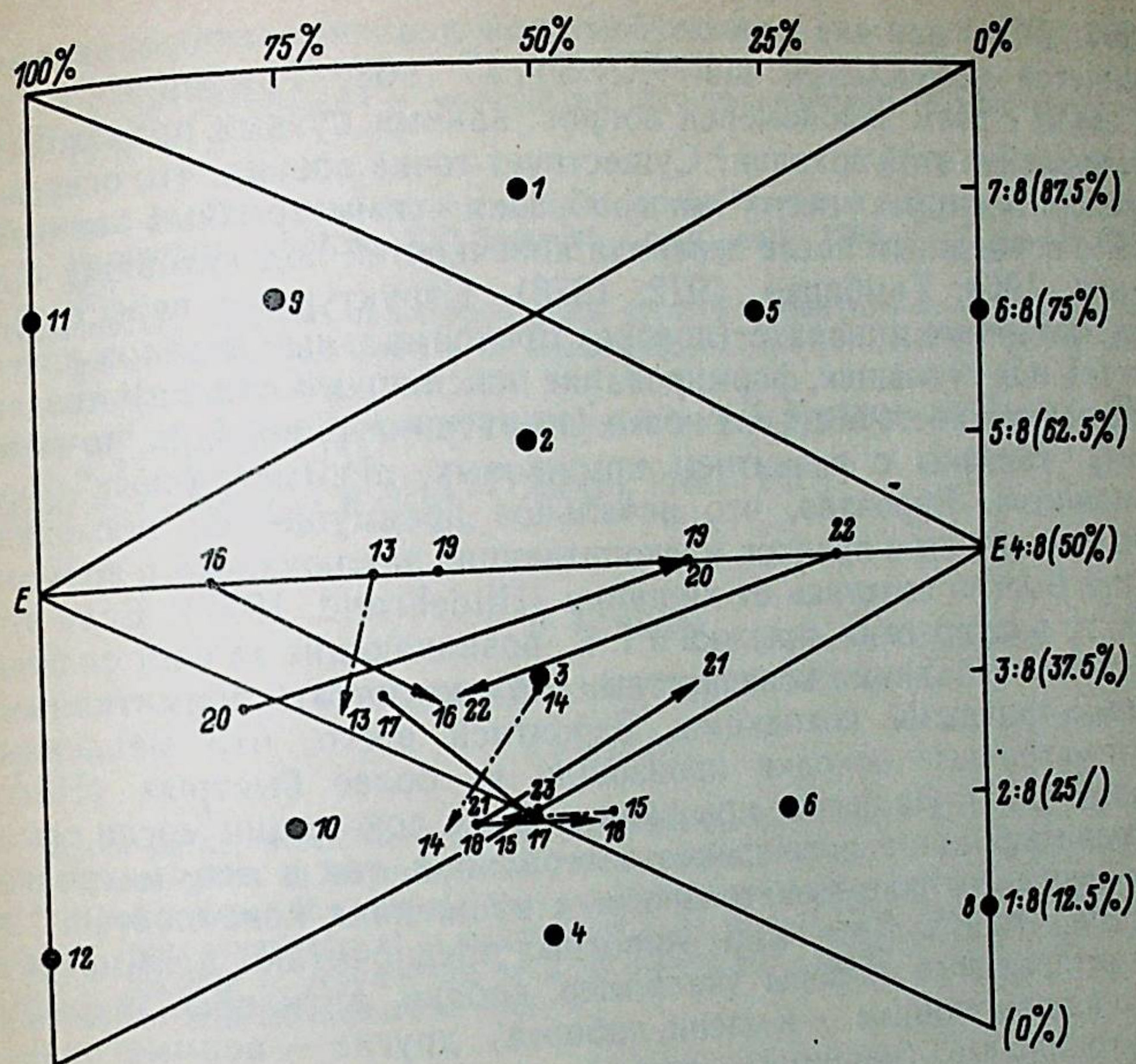


Рис. 3. Схема обобщенной системы походок
Нумерация походок соответствует принятой в табл. 2

на другую происходит в результате изменения ритма работы латерально расположенных конечностей. Эти же особенности проявились при экспериментальном изучении переходов с асимметричных аллюров на симметричные. В-третьих, для асимметрично-диагональных походок свойственно равенство ритма работы диагональных конечностей. Заметно, что переход с быстрых асимметрично-диагональных походок на медленные происходит за счет изменений в ритме работы конечностей, расположенных по диагонали. Это же свойство выявлено эмпирически при изучении переходов с асимметрично-диагональных походок на симметричные.

Филогенез походок

Локомоция амфибийно-завропсидной линии низших тетрапод осуществляется в рамках очень медленного шага, медленного рысеобразного шага, рыси (Суханов, 1968). По-видимому, эти формы передвижения являлись основными у рептилиеподобных предков млекопитающих, однако названные походки довольно редко используются современными млекопитающими (Hildebrand,

1963, 1976): для них основной формой медленного передвижения является нормальный шаг (Суханов, 1968; Гамбарян, 1972). В связи с этим закономерен вопрос: какими путями происходило становление этой походки? Существует точка зрения, что освоение млекопитающими всего многообразия симметричных походок стало возможным после перевода конечностей под туловище (Суханов, 1968; Гамбарян, 1972, 1978). Структурные перестройки локомоторного аппарата (поворот проксимальных отделов конечностей под туловище, формирование поясничного отдела), создавшие возможность освоения новых симметричных походок, по-видимому, связаны с развитием прыжковых, асимметричных форм локомоции. Вероятно, что начальное преимущество последних для большинства предков млекопитающих заключалось в возможности быстро спастись от хищника (Hildebrand, 1977). Если это, так, то полупрыжки, прыжки и т. п., возникающие за счет сильной пропульсии задними конечностями, можно считать примитивными асимметричными походками. Вероятней всего, что медленные асимметричные походки произошли из более быстрых (Hildebrand, 1977). На основе прыжковых форм локомоции могли сформироваться как асимметрично-латеральная, так и асимметрично-диагональная последовательность в движениях конечностей. Известно, что отдельные виды животных предпочитают асимметрично-латеральные аллюры (например, собаки, антилопы, жирафы, а по нашим данным — и олени, кабарга); другие — асимметрично-диагональные (например, лошади, носороги, верблюды, а по нашим наблюдениям — и козлы, бараны).

Не вызывает сомнения, что любая асимметричная походка завершается в конечном итоге переходом на одну из симметрично-диагональных. Итоги эксперимента, а также полученная обобщенная система походок свидетельствуют, что наиболее вероятен переход на нормальный или быстрый шаг. По-видимому, это и есть путь, по которому шло освоение новых симметричных походок.

Итак, процесс освоения млекопитающими существующего многообразия форм передвижения можно представить следующей схемой. Локомоция исходных групп осуществлялась на основе очень медленного шага, медленного рысеобразного шага и рыси. Следующий этап связан с освоением асимметричных походок, используемых первоначально, вероятно, для убегания от хищников. Прыжковые формы передвижения завершались переходом на одну из симметричных походок, что привело к формированию последних. Это и был, вероятно, нормальный быстрый шаг.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамбарян П. П. Бег млекопитающих.— Л., 1972.— 334 с.
 Гамбарян П. П., Печенюк А. Д., Карташева Т. М., Крастс И. В., Зыкова Л. Ю., Рухкян Р. Г., Топоркова Т. М. Эволюция асимметричной локомоции у млекопитающих. // Систематика и морфология млекопитающих.— Л., 1978.— С. 78—105. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 75).

Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции и особенности передвижения низших тетрапод.— Л., 1968.— 228 с.

Фокин И. М. Локомоция и морфология органов движения тушканчиков.— Л., 1978.— 120 с.

Hildebrand M. The use of motion pictures for the functional analysis of vertebrate locomotion. // Proc. XVI Internat. Congr. Zool., 1963.— Vol. 3.— P. 263—268.

Hildebrand M. Analysis of tetrapod gaits: general considerations, and symmetrical gaits. // Neural Control of Locomotion.— New York, 1976.— P. 203—236. (Adv. Behav. Biol., vol. 18).

Hildebrand M. Analysis of asymmetrical gaits. // J. Mammal., 1977.— Vol. 58.— N 2.— P. 131—156.

Howell A. B. Speed in animals.— Chicago, 1944.— 270 p.

V. A. Sutula

GENERALIZED SYSTEM OF GAITS

Summary

Spoor-paths, which were left on the substrate by animals when they changed symmetrical gaits to asymmetrical, were studied. Differences in changes were established between the animals, that used lateral or diagonal gallops. Two types of changes from asymmetrical to symmetrical gaits were possible. The results obtained made it possible to resume the basis of generalized system of gaits which unite symmetrical and asymmetrical ones.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Гамбарян П. П.</i> Способы движения как основа становления типа хордовых	3
<i>Гамбарян И. С.</i> Факторы эволюции локомоторной системы низших тетрапод	9
<i>Жеребцова О. В.</i> Лицевая мускулатура ежевых (Erinaceidae)	38
<i>Зайцев М. В., Шибков А. А.</i> Строение среднего уха и частотные характеристики слуха ежей (Insectivora, Erinaceidae)	64
<i>Аристов А. А.</i> Короткие мышцы стопы в семействе Muridae (Rodentia) и некоторые вопросы гомологии и номенклатуры этих мышц	82
<i>Зубцова Г. Е.</i> Функциональный анализ кусания некоторых роющих грызунов	100
<i>Сморкачева А. В., Аристов А. А., Аксенова Т. Г.</i> Строение слуховых косточек пищух	122
<i>Сутула В. А.</i> Адаптивное значение пропорций опорно-двигательного аппарата копытных	137
<i>Сутула В. А.</i> Обобщенная система походок	152

CONTENTS

<i>Gambarjan P. P.</i> The movement patterns as the basis of chordata type formation	3
<i>Gambarjan I. S.</i> The evolutionary factors of the locomotor system in the lower Tetrapoda	9
<i>Zherebtsova O. V.</i> The facial musculature of some erinaceids	38
<i>Zaitsev M. V., Shibkov A. A.</i> The structure of the middle ear and the frequency characteristics of the hearing in the hedgehogs (Erinaceidae)	64
<i>Aristov A. A.</i> The short muscles of murides foot and some questions of homology and nomenclature of the muscles	82
<i>Zubtsova G. E.</i> The functional analysis of biting in some fossorial rodents	100
<i>Smorkatscheva A. V., Aristov A. A., Aksenova T. G.</i> The structure of ear bones in pikas (Ochotona, Lagomorpha)	122
<i>Sutula V. A.</i> Adaptation significance of proportions of the ungulates	137
<i>Sutula V. A.</i> Generalized system of gaits	152

МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПРОБЛЕМЫ ЛОКОМОЦИИ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 215

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1990 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *Д. А. Грозный*
Технический редактор *Г. С. Шаповалова*

Подписано к печати 28.03.90. М-34040. Формат 60×90/16. Печать офсетная.
Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 10,25+0,25 вкл. Уч.-изд. л. 9. Тираж 600 экз.
Заказ № 572. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55