

П. П. ГАМБАРЯН

Адаптивные особенности передних конечностей слепца (*Spalax leucodon nehringi* Satunin)

(Приспособление передних конечностей к активной опоре)

Дорогому учителю, профессору Семену Михайловичу СМИРЕНСКОМУ в знак глубокой благодарности.

Настоящая работа является частично переработанной кандидатской диссертацией. Наибольшим изменениям подверглись рассуждения о путях эволюции землероев. Частично изменен и общий план изложения.

Считаю своим долгом выразить самую сердечную благодарность моему руководителю С. М. Смиренскому. За ряд ценных советов и всестороннюю помощь выражаю также свою глубокую признательность Б. С. Виноградову, Б. С. Матвееву, В. Я. Бровару, С. К. Далю, М. Е. Тер-Минасян, А. А. Рихтеру, А. Т. Бабаян, А. С. Аветян и А. Р. Погосян.

Автор

Введение

Грызуны составляют один из наиболее интересных и хозяйственно важных отрядов млекопитающих. Огромное хозяйственное значение этого отряда обусловило то большое внимание, которое уделяется их изучению. В Зоологическом институте АН Армянской ССР давно велись исследования по фауне и биологии грызунов. Наибольший пробел наблюдался в изучении сравнительной анатомии грызунов, хотя как раз изучение этой группы млекопитающих может облегчить решение многих теоретических вопросов анатомии, в частности вопросов о возникновении и эволюции адаптивных особенностей организма, зависимости развития морфологических признаков от условий существования и образа жизни. Изучение указанных вопросов облегчается тем, что среди современных форм грызу-

нов можно проследить возникновение адаптаций от примитивного состояния до резко выраженных форм специализации.

В этой работе, на основе сравнительно-анатомического и сравнительно-биомеханического анализа, будет сделана попытка рассмотреть вопрос о влиянии роющей деятельности на строение передних конечностей роющих грызунов, в частности слепца (*Spalax*).

Методика

Методика заключалась в следующем: 1) наблюдения за живыми животными; 2) рентгенография; 3) морфологические исследования. Наблюдения за живыми животными ограничили выпуском слепцов и подробным наблюдением за процессом их рытья в природе. Кроме того, для исследования подробностей роющих движений был использован ящик с одной застекленной стороной, который давал возможность изучать рытье слепца не только на поверхности, но и под землей. Ящик высотой в 50 см, шириной 16 см, длиной 50 см, заполнялся землей и туда выпускался слепец. Этот метод был предложен Б. С. Виноградовым и очень оправдал себя. Кроме того, для непосредственного определения грузоподъемности слепца, был сконструирован небольшой прибор. Прибор (рис. 1) состоит из деревянного

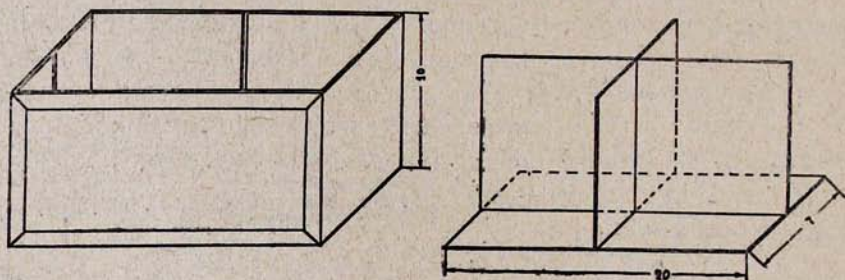


Рис. 1. Чертеж ящика для определения грузоподъемности слепца.

ящика $7 \times 10 \times 20$ см, одна сторона которого застеклена (20×10). Крышка сделана из фанеры (20×7) так, чтобы она свободно спускалась до дна ящика. На крышке прикреплены две взаимноперпендикулярные полосы фанеры ($10,5 \text{ см} \times 10 \text{ см}$ и $7,5 \text{ см} \times 10 \text{ см}$) так, чтобы они выступали с четырех сторон крышки на 0,25 см. Эти выступающие края фанеры входят в четыре прорези на всех стенках ящика. Слепец помещается в ящик. На крышку накладывается груз, который вместе с крышкой спускается по направлению ко дну ящика. Таким образом определяется грузоподъемность слепца.

В природе велись наблюдения за величиной куч, количеством земли, выбрасываемой в сутки и др. Что касается морфологического изучения, то при нем мы пользовались самым обычным методом препаровки скальпелем и пинцетом зафиксированных, а иногда и

свежезабитых животных, с зарисовкой подробностей. Почти вся работа проводилась с помощью бинокулярной лупы. Фиксация производилась в 3—5% формалине и 70—75° спирте. Кроме того, при морфологическом исследовании использовались цифровые данные взвешивания костей и мышц. Порядок взвешивания костей взят по Бровару (1940—42), но из-за мелких размеров животного нужны были особые предосторожности против высыхания, и поэтому при взвешивании все отпрепарированные кости складывались в бокс с сырой тряпочкой, затем бокс со всеми костями взвешивался на аналитических весах. Кости вынимались одна за другой с последующим взвешиванием. Вес каждой кости определялся путем вычитания последующего веса из предыдущего. Для мышц приходилось придерживаться несколько иной методики, а именно, отделялись и складывались в бокс 5—6 мышц, а не все мышцы сразу, чтобы не спутать их при вынимании. В остальном методика не менялась. Неизбежная ошибка при взвешивании из-за высыхания тряпочки определялась после всего взвешивания.

Материалом для работы послужили скелеты и фиксированные в спирту и формалине: 61 слепец (*Spalax leucodon*), 23 слепушенки (*Ellobius lutescens*), два цокора (*Myospalax myospalax* и *Myospalax epsilanus*), 15 крыс (*Rattus norvegicus*), а также песчанка (*Meriones persicus*), водяная крыса (*Arvicola terrestris*) и некоторые другие.

Пути эволюции землероев

Задачей этой главы будет попытка дать представление о многообразии путей эволюции землероев. Так как автором, в основном, была охвачена лишь одна группа высокоспециализированных землероев, а остальные рассматривались более поверхностно, часто только по литературным данным, то конечно нельзя говорить о разборе всех возможных путей специализации к роющей деятельности. В просмотренной литературе наиболее полный анализ эволюции землероев был сделан Тодоровой (Todorowa, 1927) и Бекером (Böker, 1935). Оба приведенных автора пользовались принципами биологической анатомии, т. е. изучали строение животного с точки зрения влияния образа жизни на него. Тодорова вначале приводит биологический ряд животных. Она делит всех роющих животных на следующие группы: 1) скребущие (Scharrer), которые роют лишь временные убежища (заяц, еж и др.), 2) скребущие роющие (Scharrgraber)—это наиболее искусственная группа, в которой объединены биологически неоднородные животные. По Тодоровой, в нее входят животные, по крайней мере половину жизни проводящие на поверхности земли и роющие норы лишь для воспитания детенышей и для сбора запасов. В нее входят, с одной стороны, хомяк (*Cricetus*), барсук (*Meles*), с другой—слепушенка (*Ellobius*), цокор (*Siphneus=Myospalax*) и, как

отдельная подгруппа роющих резцами, слепец (*Spalax*), *Myodes* и отчасти *Geomys*. Все эти животные объединены в несоответствующую им группу лишь по той причине, что они не похожи по строению на крота (*Talpa*), который вместе с *Notoryctes*, *Chrysochloris* объединяется в третью группу, 3) плавающие роющие (*Schwimmgraber*)—животные, всю жизнь проводящие в земле и крайне редко появляющиеся на поверхности. Затем Тодорова биологический ряд доказывает таким же анатомическим рядом и в конце концов приходит к выводу, что все роющие животные „стремятся к идеалу“ (кроту). Такое подчинение биологии теоретическим пожеланиям авторов никак не может отразить действительную эволюцию роющих животных. Все вышеизложенное заставляет подробнее остановиться на вопросе о причинах и путях эволюции роющих млекопитающих. Понимание эволюции, как процесса прямолинейного, вообще неприемлемо ни для одного из типов специализации, а тем более для приспособления к роющей деятельности. Приспособление к полету, плаванию, бегу и другим видам движения обычно идет разными путями, зависящими от способов движения.

Рытье—сложный процесс разрыхления и выбрасывания земли, и, конечно, нужно ожидать, что приспособление к рытью может идти еще более различными путями, чем приспособление к другим видам движения.

Роющая деятельность очень распространена среди млекопитающих. Большинство наземных млекопитающих в той или иной степени прибегают к рытью. Но глубокая специализация к рытью встречается реже.

Для того, чтобы правильнее представить себе процесс приспособления к рытью, приходится прибегать к несколько искусственным приемам и делить всех млекопитающих на группы по степени приспособления к рытью.

1-я группа—животные, изредка прибегающие к рытью, иногда для приготовления более или менее удобной лежки, иногда для добывания корма. К этим животным можно отнести ежа, зайцев и др.

2-я группа—животные, роющие более или менее глубокие норы, где выкармливают детенышей и проводят часть жизни. К этой группе нужно отнести также животных, начавших переходить на добычу корма при помощи рытья земли. Характерной чертой этой группы нужно считать то, что они все же часть времени проводят на поверхности земли и часть корма добывают без рытья. К этой группе нужно отнести как таких животных, как хомяк (*Cricetus*), суслики (*Citellus*), роющих глубокие норы, так и таких как *Uropsilus*, *Urotrochus*, *Microtus*, отчасти переходящих на питание под землей.

3-я группа—животные, добывающие пищу исключительно при помощи рытья. К этой группе относятся все высокоспециализированные землерои, постоянно живущие под землей и исключительно редко появляющиеся на поверхности, как слепец (*Spalax*), цокор

(Myospalax), крот (Talpa) и др. Но, кроме подземных землероев, в эту же группу нужно отнести наземных землероев, как муравьеды (Mugtesorhaga), броненосцы (Dasypus) и др.

Объединяя в третью группу таких разнообразных по способу рытья животных как слепец, крот и муравьеды, мы тем самым приходим к основному положению этой главы—эволюция землероев зависит от способа рытья. Путь эволюции землероев в основном определяется приспособлением к добыванию корма. Среди землероев можно отметить две группы по питанию: 1) питающиеся животной пищей (плотоядные), 2) растительноядные. Разница в пище может отразиться на образе жизни. Беспозвоночные (основной объект питания плотоядных землероев) обычно обитают в верхних ярусах почвы, особенно в сырых местах. В сухих же местах в почвах бывает обычно относительно мало беспозвоночных. Это позволяет ожидать приспособления плотоядных землероев к рытью в поверхностных слоях почвы. Растительноядные землерои должны приспосабливаться к рытью в тех почвах, где произрастают растения с утолщениями, богатыми питательными веществами (корнеплоды, клубни, луковицы и т. п.). Такие растения растут в местах с более суровыми климатическими условиями, где необходимо сохранение питательных запасов на неблагоприятное время года. Утолщения на подземных стеблях или корнях растений обычно залегают на довольно большой глубине—15—20 см. Из этого можно вывести, что растительноядные землерои должны приспосабливаться к рытью в более глубоких ярусах земли, чем плотоядные. По Фолитареку (1932), кроты очень неприхотливы к почвенным условиям, и распространение их связано лишь с количеством беспозвоночных в земле, которых может быть много в самых различных по структуре почвах. Растительноядные землерои должны распространяться там, где больше растений с подземными утолщениями, богатыми питательными веществами. По описанию разных авторов (Беме, 1930, Анисимов, 1938, Дукельская, 1932 и др.), растительноядные землерои тоже неприхотливы в выборе почв. Все сказанное говорит за то, что оба типа землероев в основном изменялись независимо от структуры почвы. Главной причиной разницы путей их изменения было приспособление к рытью в разных ярусах почвы. Плотоядные землерои в основном роют ходы на небольшой глубине—2—3 см (Фолитарек, 1932). Такие же данные можно привести для *Notoryctes*, *Chrysochloris* (Брэм, 1940), *Scalops*, *Eoscalops* (Строганов, 1948) и т. д. Приспособление к рытью в верхних ярусах почвы приводит к возможности объединения двух процессов—разрыхления и выбрасывания земли—в один процесс вклинивания в землю и приводит к возникновению однофазного типа рытья. За то, что у них процесс рытья изменяется именно таким образом, говорит описание рытья у крота (Фолитарек, 1932) и других плотоядных землероев. При рытье поверхностных ходов земля над роющим животным часто приподымается в виде валика, т. е. отбрасывать ее не приходится. При ры-

тье более глубоких ходов на глубине 10—12 см земля над ходом „пучится и трескается“, и крот лишь часть земли вынужден выкидывать в виде кротовин (куч земли). т. е. и в этом случае крот стремится раздвинуть землю, не выкидывая ее на поверхность, чтобы не быть вынужденным выполнять обе фазы рытья последовательно. Такое приспособление очень облегчает быстроту продвижения плотоядных землероев в толще земли при рытье в поверхностных ярусах. Все вышесказанное позволяет представить основное направление изменения плотоядных землероев. В основном животные этого типа должны изменяться так, чтобы приспособиться к наилучшему вклиниванию в землю, т. е. они должны уметь вдавливать лишнюю землю в стенки хода. Этот тип особенно хорошо выражен у животных, подобных кроту.

Как говорилось выше, растительноядные землерои приспосабливаются к рытью в более глубоких горизонтах земли—15—20 см. Обычно они обитают в плотных почвах. Это приводит к тому, что становится необходимым разделение процессов разрыхления и отбрасывания [земли, т. е. возникновение „двухфазного“ типа рытья, так как лишняя земля ходов не может быть вдавлена в их стенки. Растительноядные землерои для создания системы кормовых ходов должны всю землю из ходов выбрасывать на поверхность. Выбрасывание земли становится особенно трудоемким процессом, так как землерои приспособляются к выкидыванию возможно больших порций земли в один прием. Приспособление должно было идти именно этим путем, потому что выбрасывание земли из хода сопровождается обязательным появлением добавочного выходного отнорка, через который выбрасывается почва. На рытье этого отнорка несомненно затрачивается энергия, что приводит к стремлению уменьшить их количество. В то же время уменьшение количества отверстий для выбрасывания земли удлиняет расстояние до очередного места разрыхления ее. Лишь в том случае, когда животное приспосабливается к выкидыванию сразу большой порции земли, уменьшается затрата энергии, вызываемая увеличением количества экскурсий за следующей порцией земли. Выбрасывание сразу большого количества земли—очень трудоемкий процесс, и он может накладывать основной отпечаток на строение растительноядных землероев.

Все сказанное выше заставило нас наметить классификацию роющих животных по способу рытья, независимо от родственных отношений.

Первая группа объединяет животных с „однофазным“ типом рытья, т. е. такого рытья, когда разрыхление и отбрасывание объединяются в один процесс¹. Органы, выполняющие их, локализируют-

¹ Объединение в один процесс двух процессов вовсе не означает, что животные с однофазным типом рытья не могут попеременно разрыхлять и отбрасы-

ся в одной части, обычно в передних конечностях (*Scalops*, *Talpa*, *Chrysochloris*, *Dasyurus*, *Myrmecophaga*).

Вторая группа объединяет животных с „двухфазным“ типом рытья, т. е. таким типом рытья, когда разрыхление и отбрасывание земли происходит поочередно, и органы, выполняющие их, локализируются в разных частях тела (*Spalax*, *Myospalax*, *Ellobius*, *Geomys*). В обеих группах могут быть свои подразделения по способу рытья. Мы выделяем шесть типов специализации. Нужно заранее сказать, что эти шесть типов никак не могут охватить все пути специализации к рытью, но данная работа и не рассчитывает на полный разбор эволюции землероев. Эти рассуждения приводятся для доказательства различия путей специализации землероев. Для животных однофазного типа рытья отмечаются две группы: 1) животные с „откалывающим“ типом рытья, живущие на поверхности, но пищу добывающие при помощи рытья. Основной процесс—разрыхление земли (*Dasyurus*, *Myrmecophaga* и др.), 2) животные с „вклинивающим“ типом рытья—животные исключительно подземные—обычно вклиниваются в землю. Основной процесс—раздвижение земли (*Talpa*, *Chrysochloris*, *Notoryctes* и др.).

Для двухфазного типа рытья приводятся четыре группы: 1) разрыхление земли резцами, выбрасывание головой (*Spalax*), 2) разрыхление земли резцами, отбрасывание грудью (*Ellobius*), 3) разрыхление земли передними конечностями, выбрасывание головой (*Myospalax*), 4) разрыхление земли передними конечностями, выбрасывание грудью (*Geomys*). Для всех этих групп рассматривается основная функция; так, например, цокор (*Myospalax*) может разрыхлять землю и резцами, но в основном функцию разрыхления несут передние конечности, и т. д.

В этой работе рассматриваются адаптивные особенности передних конечностей только одной группы животных двухфазного типа рытья, а именно, группы, разрыхляющей землю резцами, выкидывающей головой (*Spalax*), но для понимания эволюции органов передней конечности одного животного необходимо провести сравнения с другими видами животных.

Биомеханический анализ способов рытья слепца, цокора и слепушенки

Автором были проведены наблюдения за слепцом и слепушкой. К сожалению, цокора в природе и даже просто живого видеть не удалось, и поэтому все данные о его способе рытья взяты из литературных источников. Чтобы охарактеризовать значение рытья в жизни слепца приводятся некоторые цифры: „Слепыш, выпущенный на

вать землю. Однако, так как обычно эти процессы объединяются, то эволюция представителей этой группы шла по пути приспособления к однофазному типу рытья.

свободу на опытный участок, выбросил с 9 мая по 12 сентября 284 кучи земли на площади 69,9 га¹ (Дукельская, 1932). Если принять во внимание, что кучи средних размеров имеют в диаметре 50—60 см, а в высоту 10—15 см (данные Дукельской), то минимальный объем будет равен 19600 см³, удельный вес земли 2,7¹, и значит вес каждой кучи составит 50—55 кг. Куч было 284; если перемножим эти цифры, получим, что слепец выбросил 14200 кг земли и это в промежуток 125 дней, то-есть на каждый день работы слепцу приходится выбросить 113,6 кг земли. В среднем за сутки слепец, выбрасывая 0,2—0,3 м³, образует 4—6 куч (Анисимов, 1938), т. е. 540 или 810 кг в сутки.

Нас, главным образом, интересовала спокойная работа слепца, что было возможно наблюдать в природе. Для этой цели раскапывался ход слепца, и затем отсчитывалась работа за определенное время. За 133 минуты один слепец выбросил из хода 21,66 кг земли. На одну минуту приходится 162 г земли. Выловленный слепец весил 193 г. Нужно принять во внимание, что в этом случае слепец рыл плотную каменистую почву, которая с трудом пробивалась ударами лопаты. В 21,66 кг земли на долю камней приходилось 10,42 кг. В этом же месте были произведены наблюдения за другим слепцом. Наблюдения велись в течение 38 минут, после чего слепец был выловлен. За это время было выброшено 4,75 кг земли, т. е. на минуту приходится 125 г. Процент камней приблизительно тот же. Пойманный и тут же выпущенный слепец обычно работает особенно интенсивно.

Данные Дукельской о выбрасывании слепцом за 29 минут 12—15 кг говорят за то, что в одну минуту им выброшено 400—500 г, то-есть еще больше, чем вес выброшенной земли, который нам удалось наблюдать.

Весною, когда земля сырая, проводились наблюдения над высотой столбиков сырой земли, выбрасываемых слепцами. К сожалению, из-за отсутствия под руками весов производился приблизительный подсчет веса столбика. Столбик высотой в 42 см, диаметром в 6,5 см. Взвешивание приблизительно такого же столбика земли дало вес 2,2—2,4 кг.

Кроме наблюдений в природе, для лучшей характеристики силы, с которой слепец может поднимать груз, сконструирован прибор (описание приведено выше). В этот прибор помещались пять слепцов, которые должны были поднимать груз. Слепцы весили от 118 до 200 г (таблица 1). Наибольшую выдержку и силу показал слепец, приведенный в таблице под № 5, поднявший 8 раз подряд груз в 3300 г. В приборе он сидел 14 мин. 25 сек.; за это время им был поднят вообще груз 27 раз, наименьший вес груза был 1500 г.

¹ Цифра 2,7 взята по М. В. Иванову (1933) и является средним удельным весом земли.

№ 5 лишь первые три раза груз в 3300 г поднял на 5,5—6,0—5,8 см, затем остальные три раза он поднял на 4,6 см, на 3,5 и, наконец в шестой раз на 2,5 см. После этого подъема он 4 минуты 45 секунд держал груз на указанной высоте (2,5 см). Остальные слепцы вели себя по-разному. Так, № 1 под грузом 3300 г просто лег на землю и лишь изредка пытался вырвать голову. № 2 лишь один раз поднял груз 3300 г на 3 см, а затем ему удалось вырваться из-под опускающейся площадки. № 3 и № 4 вели себя как и № 5, только еще дольше оставались неподвижно под грузом, до 8 минут 6 секунд (№ 4). При этом все три слепца, поддерживая неподвижно груз, вели себя более или менее одинаково. У них был сильно согнут локтевой сустав, и голова поддерживалась на определенном уровне. Вероятно такое положение позволяет с наименьшей затратой энергии поддерживать тяжесть.

Таблица 1

Поднятие груза в искусственных условиях

№ № живот.	Вес животного в граммах	Поднятый максимальный груз в граммах	Максимальная высота подъема груза в см	Число подъемов максимального груза	Число подъемов груза меньше максимального	Вес грузов меньше максимального в граммах
1	118	1500	3,5	4	8	500—1200
2	155	3300	3,0	1	9	1500—3000
3	170	3300	4,0	3	5	1500—3000
4	190	3300	3,5	4	13	1500—3000
5	200	3300	6,0	8	19	1500—3000

Для цокора, к сожалению, не приходится приводить точные цифровые данные, но, по описаниям Скалона и Некипелова (1936) и Некипелова (1946), можно считать, что в количественном отношении цокор вряд ли роет меньше, чем слепец.

Изучение роющей деятельности слепушенки проводилось нами над видом *Ellobius lutescens*. Слепушенка менее специализированный землерой, но все же количества земли, выбрасываемые ею, не многим меньше, чем у слепца. В среднем за одну минуту слепушенка весом 67 г выкинула 58 г земли; другая слепушенка за тот же отрезок времени в среднем выкидывала 64 г земли (выдвленная после, она весила 65 г). Глубина нор, количество перерытой земли, также мало отличаются от слепца. Все приведенные данные показывают, что все три вида являются высокоспециализированными землероями. Для того, чтобы выяснить причины и путь изменения органов системы движения передних конечностей, нами был проведен биомеханический анализ отдельных этапов рытья.

Описание процесса рытья для слепца, цокора и слепушенки

„Выпущенные на свободу слепыши сейчас же стараются закопаться в землю. Найдя подходящий участок, слепыш подгрызает дерн и *лбом приподнимает его*¹. Затем разрыхляет зубами землю, подгребают ее под себя и выбрасывает при помощи задних лап, а часть отбрасывает головой. В результате получается продолговатая выемка с двумя валиками нарытой земли, расположенными перпендикулярно к телу роющего слепца. Продолжая разрыхлять землю зубами и выталкивая ее головою и задними лапами наружу, слепыш прокладывает ход, равный длине его тела, поворачивается в нем и забивает отверстие, через которое он до этого выбрасывал землю“ (Дукельская, 1932). „Сначала он [слепыш] разгребают землю своей лопатообразной головой и лапами, затем кусает землю нижними резцами и срезает ими слой земли, после чего откалывает край его верхними резцами. Повторив этот прием несколько раз, грызун своими передними лапами отбрасывает *под себя*² вырытую землю, когда земли накапливается таким образом довольно много, слепыш сгибается, подбирает задние лапы под грудь и выгребая ими землю, резким движением—рывком—откидывает землю назад. Прорыв таким образом земляную траншею, слепок подворачивает под брюхо свою уплощенную голову и быстрым движением переворачивается. Теперь зверек оказывается головой к выходу траншеи. *Слепыш пригибает голову*³ и толкает землю к выходу, *действуя отдельными рывками*⁴“ (Анисимов, 1939).

Нужно сказать, что поведение слепца в разных почвах меняется. Насчет зарывания слепца в землю нам остается добавить лишь немного, и то не насчет внешнего вида производимой работы, а лишь только о нескольких моментах ее. Для этой работы особый интерес представляет изучение функций разных органов при рытье. При наблюдениях выяснилось, что при отгребании земли передними конечностями они не расходятся из сагиттальной плоскости. Лишь немного движения идет в латеральную сторону, при этом поворачивается вся конечность с лопаткой. В рытье слепца можно установить последовательность стадий. Наиболее существенные следующие: 1) разгребание земли передними конечностями, 2) разрыхление ее резцами, 3) отбрасывание земли передними конечностями, 4) отбрасывание задними конечностями, 5) выкидывание земли головой.

Для цокора есть наблюдения Скалона и Некипелова (1936): „Зверек изнутри подталкивал головой к отверстию кучки земли небольшими порциями. Его широкий плоский лоб действовал, как хорошая лопата. Дотолкав землю до отверстия, он резким рывком головы бросил ее вперед“. Для цокора можно установить те же стадии рытья, которые выше приведены для слепца. Разрыхляет

¹ Курсив мой. П. Г.

² То же.

³ То же.

⁴ То же.

землю цокор обычно передними конечностями, а не резцами, при этом он их сильно отводит в сторону. Иногда цокор выкидывает землю, широко расставив передние конечности.

Для изучения процесса рытья слепушенки особую ценность представляет произведенная Б. С. Виноградовым съемка киноаппаратом процесса зарывания *Ellobius talpinus*. Слепушенка: 1) разрыхляет землю резцами, 2) отбрасывает землю передними конечностями, 3) отбрасывает землю задними конечностями, 4) выбрасывает землю грудью, широко расставив передние конечности.

В результате можно сказать, что установлены основные моменты процесса рытья слепца, цокора и слепушенки. Остается установить, так сказать, удельный вес влияния этих факторов на строение передних конечностей.

При разборе специализации к рытью необходимо учитывать влияние опоры, так как опора у роющих животных обычно откладывает свой специфический отпечаток на их строение. Опора—это отталкивание от земли. Если вес тела не изменяется из-за дополнительной нагрузки и оно неподвижно, то сила отталкивания постоянна; такую опору можно назвать пассивной и приспособление к ней можно назвать приспособлением к „пассивной“ опоре. Примерами такого приспособления могут служить: отдых стоя лошадей (Касьяненко, 1947), слона (Дружинин, 1941). Приспособление к пассивной опоре вызывает такие изменения органов движения, при которых без затраты дополнительной энергии тело поддерживается в определенном положении. Если тело выводится из состояния покоя и начинает двигаться ускоренно или замедленно, то опора должна увеличиваться прямо пропорционально ускорению. То же самое происходит при поднятии тяжестей—опора увеличивается прямо пропорционально дополнительной нагрузке. Такую опору можно назвать „активной“, и приспособление к ней нужно называть приспособлением к „активной“ опоре. Обычно приспособление к „активной“ опоре просто не рассматривается, и это вполне понятно. Дело в том, что при изучении приспособлений к бегу, переноске тяжестей и т. д., сами эти процессы являются процессами отталкивания. Процесс рытья одним органом (т. е. разрыхления и выбрасывания земли) всегда сопровождается опорой—именно „активной“ опорой—в другом органе. Примеры наличия „активной“ опоры можно привести для любой стадии рытья. Разрыхление резцами связано с наличием „активной“ опоры на передних и задних конечностях и т. п. Блестящим примером наличия активной опоры может служить серия снимков тонкопалого суслика, роющего нору (рис. 2). На рисунке, в виде отдельных контуров, воспроизведены последовательные стадии одного движения—разрыхления земли передними конечностями. К сожалению, из-за несовершенной конструкции съемочного аппарата, Б. С. Виноградов не мог произвести съемку быстрее, чем 16 кадрами в секунду, поэтому моменты быстрых движений не

уловлены, но тем не менее функция активной опоры задними конечностями очень хорошо видна. Фактически цикл одного движения разрыхления протекал в продолжение 10 кадров, т. е. за 0,6 секунды. Смазанные быстрые движения приведены пунктиром.

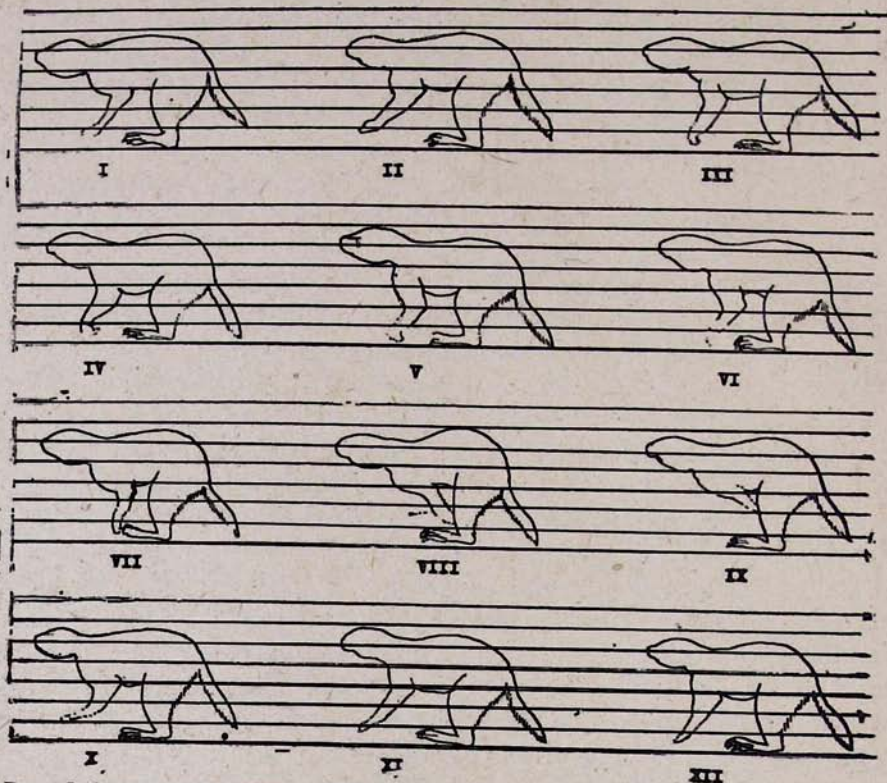


Рис. 2. Двенадцать последовательных кадров роющего тонкопалого суслика.

Из этого цикла приведем лишь одно наблюдение, иллюстрирующее понятие активной опоры. С третьего кадра суслик начинает движение разрыхления, на четвертом, пятом и шестом кадрах движение это связано с наибольшим напряжением. В это время спина суслика, как видно на кадрах, наиболее выпрямлена. На седьмом кадре напряжение уменьшается, на восьмом — конечности отрываются от земли, в это время спина наиболее сгорблена. Момент большого напряжения при разрыхлении передними конечностями совпадает с наибольшим напряжением задних конечностей. Отрывание передних конечностей от земли приводит к рывку назад всего туловища и должно сопровождаться уменьшением напряжения задних конечностей. Приспособление задних конечностей к смене напряжений во время рытья мы называем приспособлением к „активной“ опоре.

Слепец в основном выкидывает землю головой. Это наиболее тяжелый процесс в роющей деятельности слепца, и поэтому он более всего влияет на строение животного. Процесс выбрасывания

земли головою изображен на схеме (рис. 3). На этой схеме изображено движение слепца за один цикл выбрасывания земли головою, начиная от положения покоя (1) до максимального поднятия головы (8). Из схемы видно, что до (5) протекает подготовительная

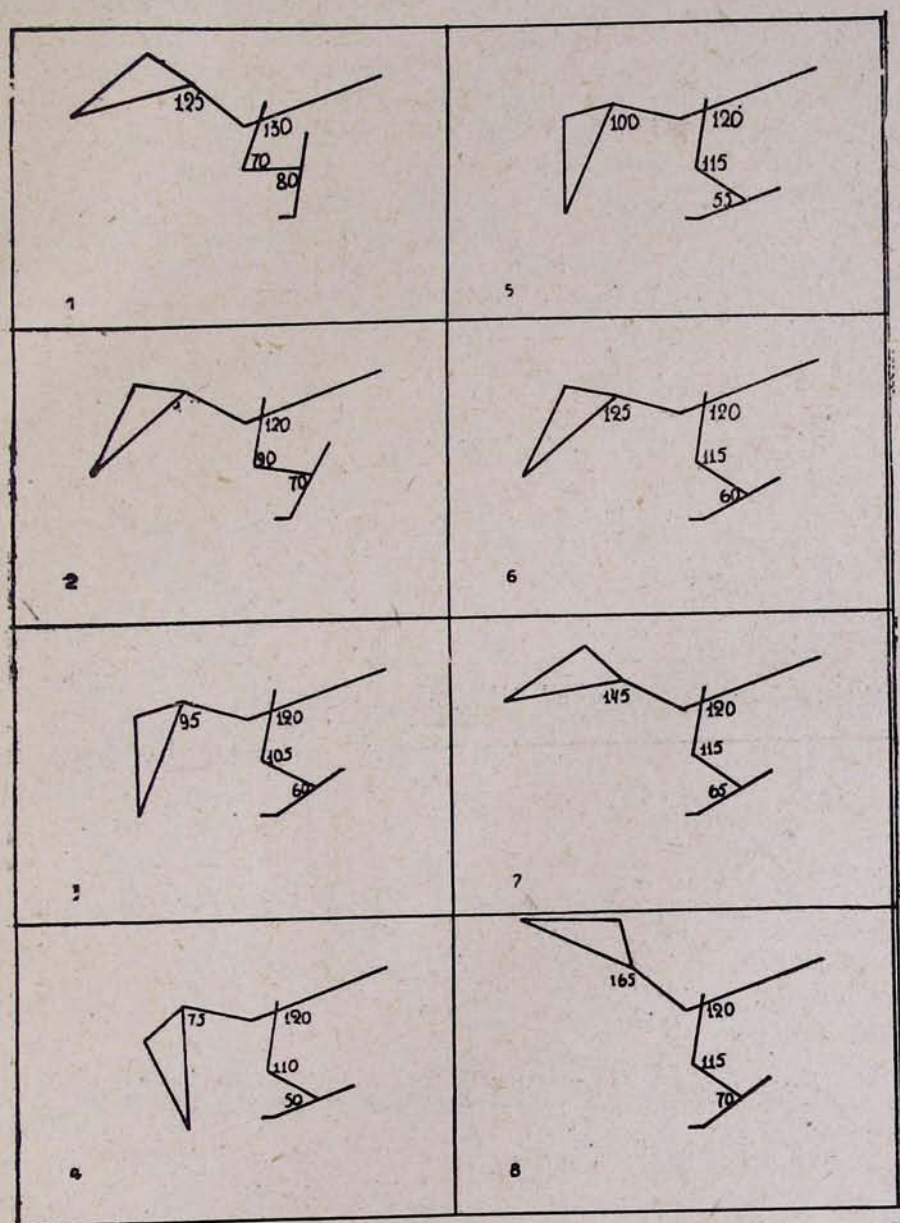


Рис. 3. Схема поднятия земли головой.

стадия. Эта стадия заключается в том, что происходит постепенное опускание головы. Увеличивается угол плечевого сустава до 110° (4). Оттягивается конечность в [каудальную сторону. Уменьшается угол

локтевого сустава до 50° (4). Начиная с (5), наступает наиболее тяжелая стадия подъема земли головой. В самом начале этой стадии плечевой сустав еще увеличивается до 115° (5). Одновременно начинается увеличение локтевого сустава и подъем головы. В дальнейшем (6—8) продолжается увеличение локтевого сустава и подъем головы при неподвижности переднего пояса и плечевой кости, то-есть происходит одновременное поднятие туловища из-за увеличения локтевого сустава и поднятие головы. Это совокупное действие позволяет приподнять землю на 6—7 см. Как указывалось выше, слепец весом 200 г может поднять груз в 3300 г на 6 см 8 раз подряд. В одном цикле поднятия земли наиболее тяжелая работа начинается с момента (6) когда начинается стадия поднимания груза. При подъеме тяжести головой центр тяжести перемещается краниально (рис. 4). Поднятие груза может совершиться лишь в том

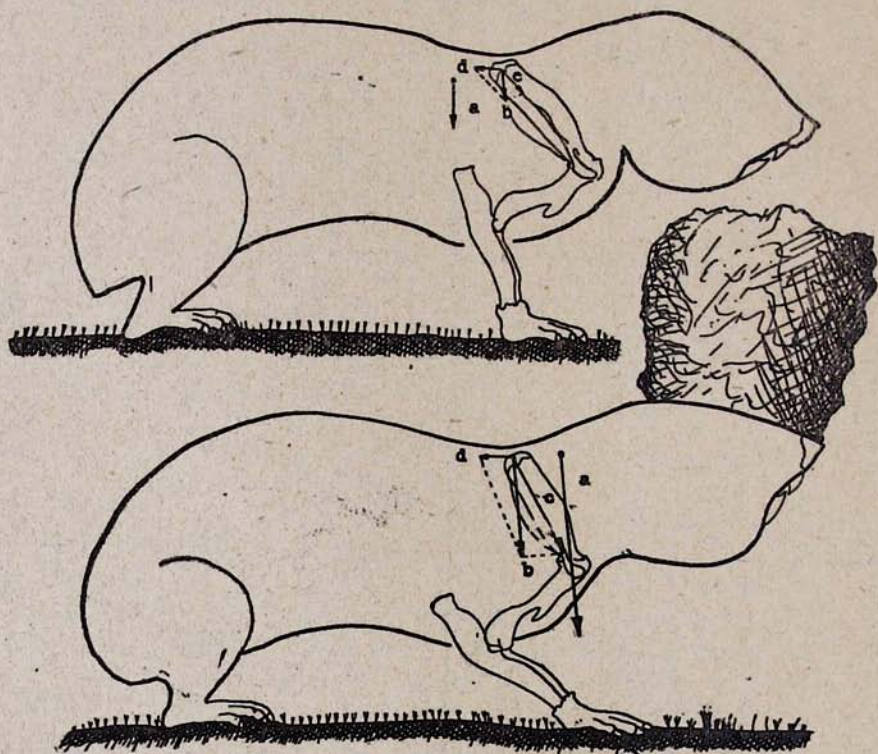


Рис. 4. Схема перемещения центра тяжести у слепца при поднятии земли головой.

случае, если центр тяжести не передвинется краниальнее упора передними конечностями в землю, так как в противном случае животное должно потерять равновесие и перевернуться. Малое оттягивание конечностей каудально в подготовительной стадии указывает на то, что центр тяжести находится на уровне упора кистями в землю.

Отвесная линия, проходящая из центра тяжести, проходит почти через середину плечевого сустава (рис. 4), тем самым уменьшает значение мускулатуры плечевого сустава для подъема тяжести, так как момент силы этого сустава на подъем тяжести оказывается минимальным. В то же время удаленность от центра тяжести локтевого сустава очень усиливает его значение для поднятия туловища и тяжести. Тем самым развитие разгибателей локтевого сустава оказывается обязательным следствием приспособления к подъему тяжести.

У цокора выкидывание земли также в основном производится головой, и поэтому изменения, связанные с выбрасыванием земли, у цокора и слепца должны быть аналогичны.

Слепушенка выбрасывает землю грудью, широко расставив передние конечности; тем самым выбрасывание земли слепушенкой больше отражается на строении задних конечностей.

Второй из разбираемых стадий рытья будет разрыхление и отбрасывание земли передними конечностями. Они обычно совершаются одновременно и поэтому рассматриваются нами вместе.

У слепца разрыхление и отбрасывание земли передними конечностями — второстепенные процессы, мало влияющие на строение передних конечностей. Для характеристики этих движений можно, по аналогии с рытьем тонкопалого суслика (рис. 2), судить о влиянии этого процесса на строение передних и задних конечностей.

К такому же выводу можно придти и для слепушенки, которая также в основном разрыхляет землю резцами. Совсем другая картина должна наблюдаться у цокора. Цокор в основном разрыхляет землю передними конечностями. При разрыхлении земли передними конечностями выгодно, чтобы они были сильно отведены так, чтобы каждое движение разрыхления захватывало наибольшую площадь, и если у слепца отведение наблюдается лишь всей конечностью в целом и очень небольшое, то для цокора нужно считать характерным сильное отведение конечности в плечевом суставе. На схеме (рис. 5) изображены три последовательные стадии разрыхления земли конечностью для слепца и цокора (вид сверху). На стадии (1) оба животных стояли в одинаковом положении. Стадия (2) — начало процесса разрыхления. Стадия (3) — последний момент разрыхления. При разрыхлении земли конечностями наибольшее значение имеет разгибание локтевого сустава и сгибание кисти; так как у цокора этот процесс имеет первостепенное значение, то можно ожидать сильного развития органов, обслуживающих эти движения.

Из процессов рытья осталось рассмотреть еще два: процесс разрыхления земли резцами и процесс выбрасывания земли задними конечностями. В обоих случаях на передние конечности падает функция „активной“ опоры. Но эти процессы не особенно влияют на передние конечности, так как первый, благодаря малой поверх-

ности режущего края резцов, не требует затраты большой энергии, второй является процессом второстепенным и также мало влияет на строение передних конечностей.

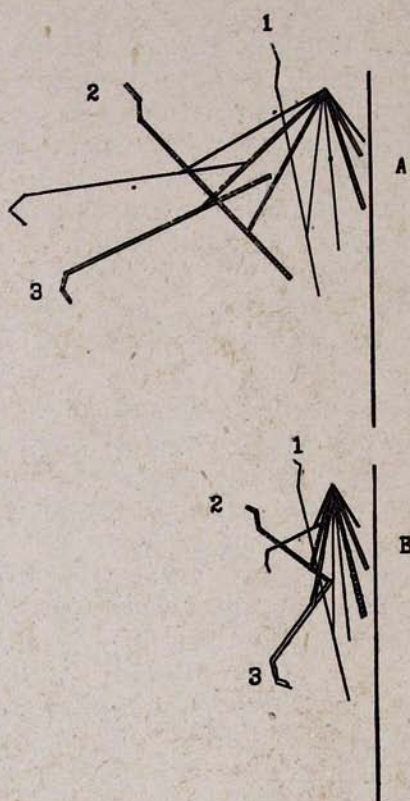


Рис. 5. Схема разрыхления земли конечностями для: А—цокора и В—слеппа. Вид сверху.

Суммируя биомеханический анализ процесса рытья слеппа, цокора и слепушенки нужно ожидать, в основном, следующих изменений в строении органов системы движения передних конечностей слеппа, цокора и слепушенки.

Для слеппа идет в основном приспособление к „активной“ опоре при поднятии тяжестей головой. Опора должна влиять на все звенья передней конечности. Выбрасывание земли задними конечностями, разрыхление и отбрасывание земли передними конечностями и разрыхление земли резцами менее сильно влияют на строение передних конечностей. У цокора разрыхление земли передними конечностями и приспособление к поднятию земли головой оказывают одинаковое влияние на их строение. Для слепушенки все эти процессы влияют почти одинаково, и ни к разрыхлению, ни к выбрасыванию земли передние конечности специально не приспособляются.

Морфология передних конечностей

Описание слеппа

Слепец—высокоспециализированный землерой и поэтому весь его облик изменен под влиянием приспособления к подземному образу жизни. Цилиндрическое туловище, которое кажется длинным из-за сильно укороченных конечностей, переходит без всякого шейного сужения в широкую уплощенную голову. Большой широкий нос одет совсем голой ороговевшей грубой кожей, спускающейся до основания верхних резцов. Верхние губы срастаются складкой на нёбе, а нижние—заворочены вглубь рта, так что при разрыхлении земли резцами частицы ее не попадают в полость рта. Огромные верхние и особенно нижние резцы выступают изо рта наружу. По бокам головы расположена от носа вплоть до затылка уплощенная

кожная складка с рядом толстых щетинкообразных волосков. Глаза и ушная раковина отсутствуют. Хвост сильно редуцирован и не выдается из меха. Волосы шелковистые, без ясного разделения на ость и подшерсток и без определенного направления ворса. Волосы густые, к ним не прилипают даже очень сырые частицы почвы.

Конечности у слепца по сравнению с другими не роющими формами грызунов относительно укорочены. У слепца передние конечности до локтевого сустава расположены в кожном мешке туловища. Предплечье, постепенно сужаясь, спускается к широкой кисти.

Ладонь голая, имеет несколько мозолей, из которых особенно мощной является задняя внешняя. По Огневу (1947), задняя внешняя мозоль "...имеет переднюю приподнятость, срединную впадину и тыльный, также приподнятый, край. В результате получается как бы совок для отбрасывания земли. В этом отношении для подобной специфической функции замечательно приспособлены обе конечности, причем адаптация передней ступни может считаться особенно совершенной". По бокам кисти расположена плотная щетка из волос, которую Огнев также относит к приспособлениям для отбрасывания земли.

Для того, чтобы выяснить, можно ли считать мозоль на кисти у слепца приспособленной к специфической функции отбрасывания земли, проделаны следующие опыты. Отрезанной лапкой слепца, по возможности, воспроизводились движения, которые совершает своей конечностью слепец во время отбрасывания земли. Эти опыты производились на песке с разным объемом частиц. Мелкозернистый и крупнозернистый песок отбрасывался совершенно одинаково. Крупинки песка действительно отбрасывались боковой щеточкой волос, но мозоль при отбрасывании играла лишь отрицательную роль. Это удалось установить следующим образом. Лапка с отрезанной мозолью выкидывала за один раз песку почти вдвое больше, чем с мозолью. Этот опыт говорит за то, что для мозоли слепца нужно искать другое объяснение. Она во всяком случае не является органом, приспособленным для отбрасывания земли.

Скелет

Грудной пояс

Скелет грудного пояса у грызунов, как и у большинства плацентарных млекопитающих, состоит из лопатки и ключицы.

Лопатка—scapula (рис. 6) у слепца вытянутая пластинка, чуть расширенная в середине и слабо суженная у позвоночного края, сильнее суженная у суставной ямки. Несет с латеральной стороны два гребня: 1) мощно развитый, высокий—ость лопатки, которая на

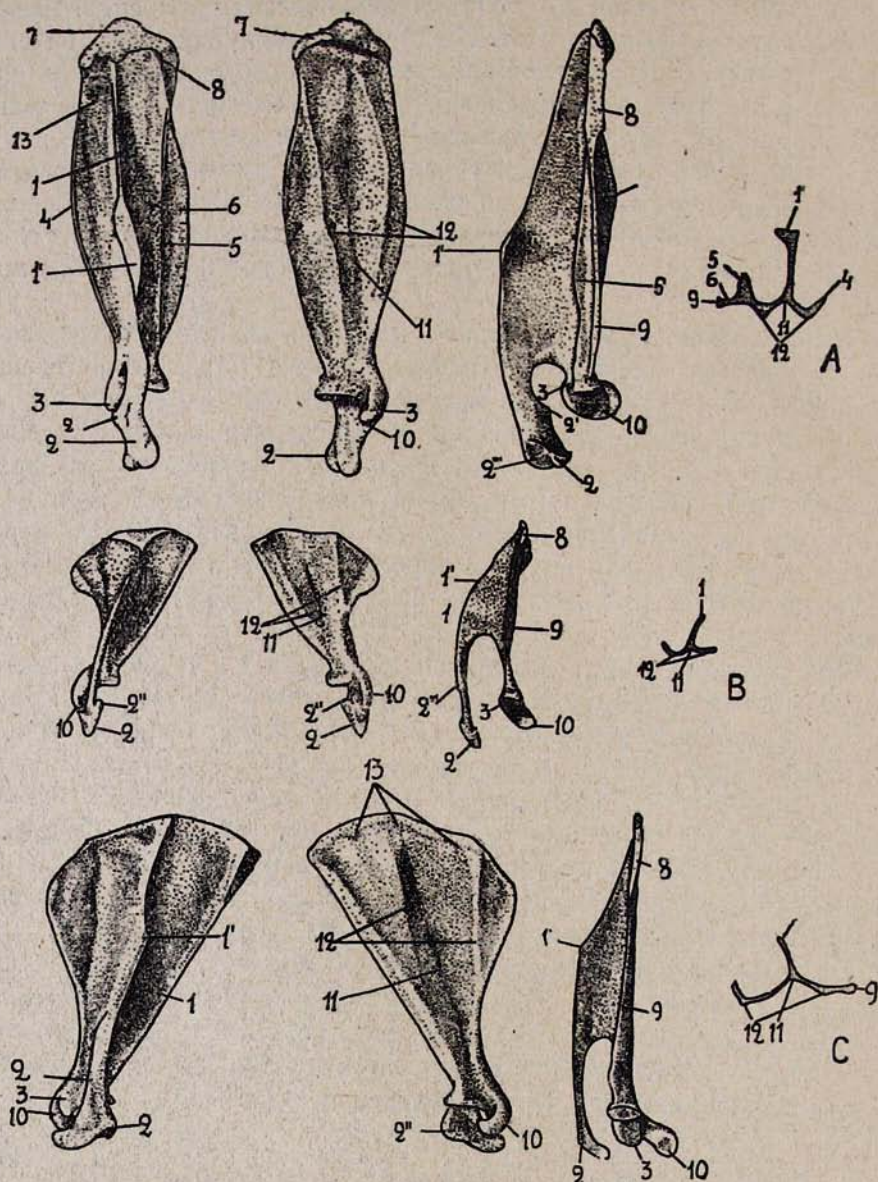


Рис. 6. Лопатки—вид с латеральной, медиальной, каудальной сторон и поперечный разрез в области *tuber spinae*: A—*Spalax leucodon*; B—*Ellobius lutescens*; C—*Rattus norvegicus*; 1—*spinae scapulae*; 1'—*tuber spinae*; 2—*acromion*; 2'—*angulus cranialis*; 2''—*angulus caudalis*; 2'''—*tuberositas deltoidea*; 2''''—*fossa m. deltoideus pars acromialis*; 3—*tuber scapulae*; 4—*crista cranialis*; 5—*crista caudalis*; 6—*facies m. triceps brachii* (*caput longum*); 7—*cartilago scapulae*; 8—*facies m. teres major*; 9—*margo caudalis*; 10—*processus coracoideus*; 11—*fossa subscapularis*; 12—*linea muscularis m. subscapularis*; 13—*linea muscularis m. serratus ventralis*.

всем протяжении расположена перпендикулярно к основной пластинке и только при переходе в акромиальный отросток она перегибается, а сам отросток уже идет в плоскости, параллельной основной пластинке. Средняя треть несет расширение—бугор ости; 2) слабее, ниже—каудальный гребень. Он начинается от каудального края в области середины специальной площадки *m. teres major*, которая расположена на четверти всей длины каудального края. Гребень идет к суставному углу лопатки. Самая высокая его часть—средняя. Предостная ямка—*fossa supraspinata*—слабо сужена у позвоночного края, сходит на нет у суставного угла, наиболее широка в середине.

Заостренная ямка—*fossa infraspinata*—почти прямоугольной формы, гребнями прямоугольника служат ость и каудальный гребень. За каудальным гребнем расположена каудальная площадка—выступ округлой формы, с наибольшей шириной в середине, расположенный в плоскости основной пластинки.

Акромиальный отросток почти округлый, толстый; дистальная часть его несет с краниальной стороны сочленовную поверхность для сложного ключично-акромиального сустава; с каудальной стороны—шероховатость для *m. deltoideus*.

С медиальной поверхности лопатка несет две *lineae muscularis* подлопаточного мускула.

Для грызунов вообще вытянутая форма лопатки является исключением (таблица 2). Обычно она у них треугольной формы с более или менее широким основанием треугольника—позвоночным краем. Из просмотренных скелетов только у цокора она также вытянута (рис. 7), что некоторыми систематиками приводится в подтверждение родства со слепцом. Из различий между ними можно указать следующие у цокора: 1) каудальный край с углом, направленным в каудальную сторону, 2) ость изогнута каудально, 3) акромиальный отросток плоский, широкий, похож по форме на акромион крысы, слепушенки, полевки и некоторых других грызунов, 4) нет сочленовных поверхностей для сложного ключично-акромиального сустава на ключице и акромионе, 5) отсутствие каудального гребня и каудальной площадки лопатки. Все эти различия приводят к тому выводу, что сходство в форме лопатки *Myospalax* и *Spalax* наблюдается лишь в вытянутости ее. Как видно, эта вытянутость и дала основание считать их лопатки схожими. Нужно признать, что признак этот (вероятно) действительно общий только для *Spalax* и *Myospalax* и отсутствует у других форм грызунов, даже роющих *Geomys* (Хилл—Hill, 1937).

Форма лопатки у млекопитающих очень разнообразна. Ковешникова (1928) сделала попытку найти закономерности процесса изменения формы лопатки. Она считает, что „элементы хрящевой прослойки между эпифизом и телом лопатки, будучи поставлены в ус-

ловия попеременного сдавливания и растяжения, более продолжительное время не окостеневают и, продолжая размножаться, удлиняют период роста лопатки в продольном направлении". На лопатку попеременное сдавливание и растяжение действует при выполнении ею опорной функции. При уменьшении опорной функции происходит разрастание лопатки в поперечном направлении. Ковешникова приводит ряд

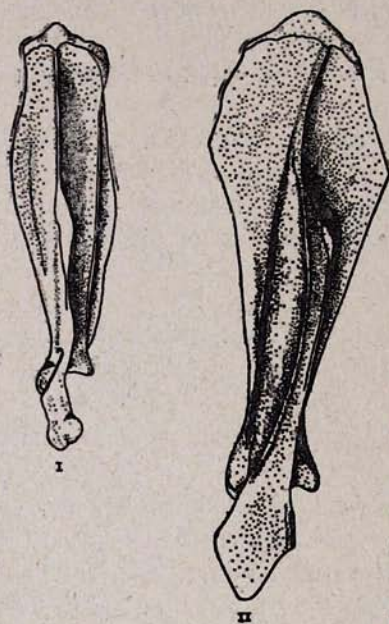


Рис. 7. Лопатки: I—*Spalax leucodop*; II—*Myospalax myospalax*.

примеров: копытные—опора основная функция—лопатка удлинённая; хищные—уже часто при сидении отсутствует влияние опоры—лопатка четырехугольная; человек и особенно летучая мышь—почти полное отсутствие опорной функции—лопатка чрезвычайно расширена. Ость лопатки совпадает с равнодействующей силы толчка при наступании на землю и силы сдавливания при стоянии. Кроме того, на форму лопатки оказывает влияние натяжение основных мышечных пучков. Все эти положения могут служить при объяснении многообразия форм лопаток у млекопитающих. У слепца и цокора при выбрасывании земли головою наблюдается сжатие лопатки из-за увеличения часто в 15—20 раз веса поддерживаемого передними конечностями груза. Такое сильное сдавливание лопатки не только обуславливает рост лопатки в продольном направлении, но и служит причиной раннего окостенения лопаточного хряща, а также мощного развития ости лопатки.

Ключица—*clavicula* (рис. 8)—у слепца длинная, тонкая, в поперечнике цилиндрическая, с некоторым расширением на грудном и акромиальном концах. Ключица относительно удлинена (табл. 2). Акромиальный конец сложным суставом соединяется с акромионом. Этот сложный акромиально-ключичный сустав представляет особый интерес. Поверхность ключичной (рис. 8) части этого сустава очень правильна и допускает движение лишь в одной плоскости. Ключичная часть допускает движения лишь вращающие (конечность), т. е. отведение локтевого сустава от туловища и приведение его. Поверхность акромиона также правильна, но уже допускает некоторые добавочные движения (позволяет еще движение во фронтальной плоскости), т. е. приведение и отведение лопатки, а тем самым соответственно отведение и приведение свободной конечности, так как в плечевом суставе нет продольных движений.

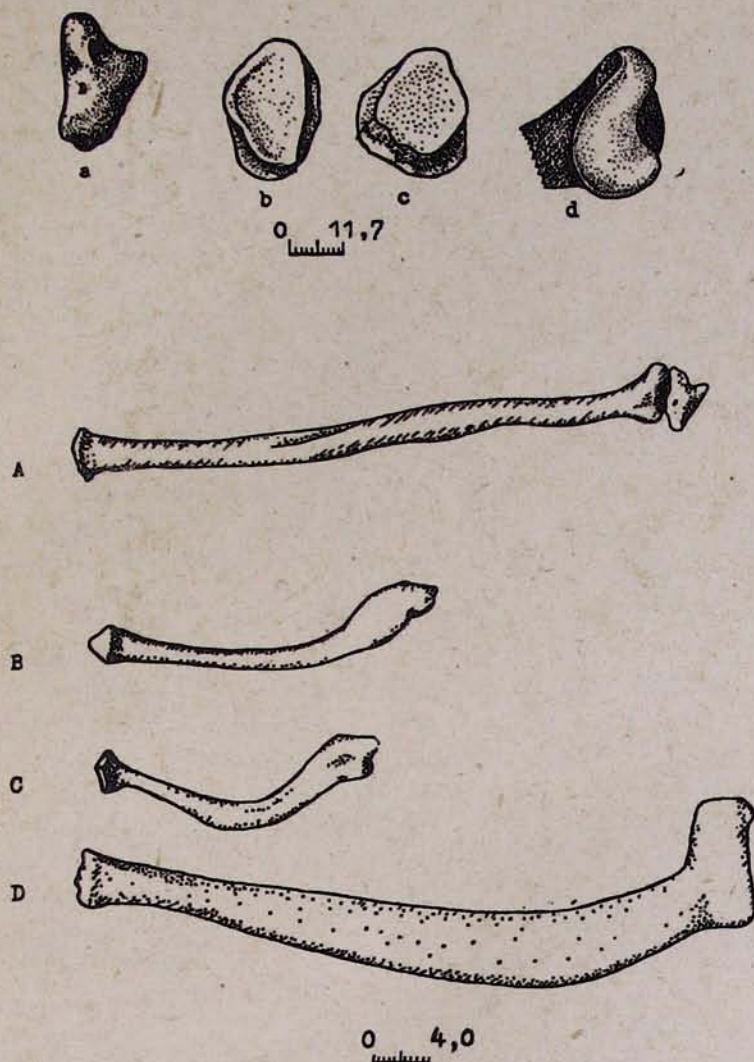


Рис. 8. Ключицы: А—*Spalax leucodon*; В—*Rattus norvegicus*; С—*Ellobius lutescens*; D—*Myospalax myospalax*: а—костный мениск сбоку; б—костный мениск—ключичный конец; с—костный мениск—акромиальный конец; d—ключица—акромиальный конец.

Таким образом, нужно считать, что наличие специфического сложного ключично-акромиального сустава связано со строгой регуляцией движений конечностей по отношению к туловищу.

Ключица у грызунов чаще бывает более плоская с цилиндрическим грудным концом и уплощенным акромиальным отделом. Акромиальный конец расширен и изогнут, как изображено на рис. 8, А, В, С, Д.

Свободная конечность

Плечевая кость—*os humerus* (рис. 9). В ней различают диафиз, проксимальный и дистальный эпифизы. Проксимальный эпифиз несет головку плечевой кости (1), *tuberculum majus* (3) и *tuberculum minus* (2). Головка плечевой кости—*caput humeri*—овальной формы. Ее короткий (трансверзальный) диаметр почти равен тому же диаметру ямки лопатки; благодаря этому у слепца должны отсутствовать все

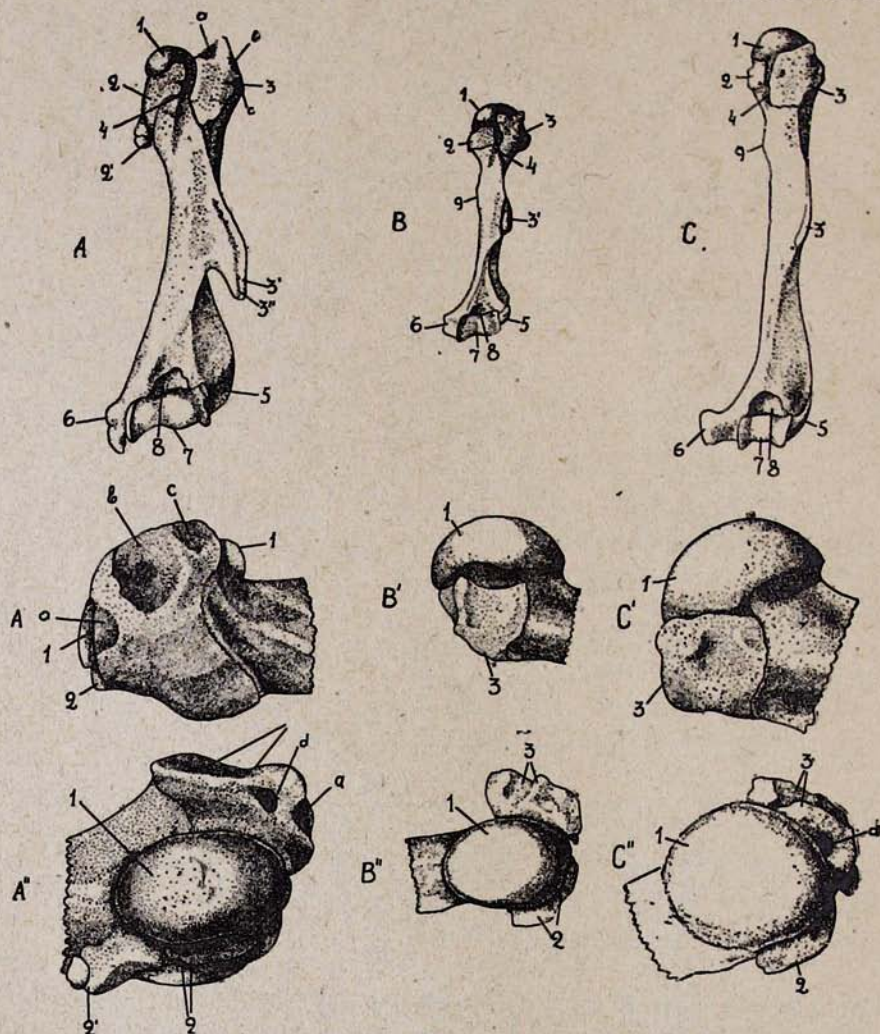


Рис. 9. Плечевые кости A, A', A''—*Spalax leucodon*; B, B', B''—*Ellobius lutescens*; C, C', C''—*Rattus norvegicus*; A, Б, С—плечевые кости с дорзальной стороны; A', B', C'—проксимальный эпифиз с латеральной стороны; A'', B'', C''—проксимальный эпифиз сверху. 1—головка плечевой кости; 2—*tuberculum minus*; 3—*tuberculum majus*; 3'—*crista tuberculi majoris*; 3''—*linea muscularis musculus pectoralis*; 4—*sulcus bicipitis*; 5—латеральный надмыщелок; 6—медиальный надмыщелок; 7—латеральная ямка; 8—лучевая ямка; а—место прикрепления *m. supraspinatus*; б—место прикрепления *m. infraspinatus*; с—место прикрепления *m. teres minor*.

движения, кроме производимых в сагиттальной плоскости, так как в любом суставе движение возможно по дуге, равной разнице дуг двух сочленовных поверхностей; у других грызунов обычно головка плечевой кости многоосна. *Tuberculum majus* помещается с латеральной стороны от головки плечевой кости, сильно развит, несет углубление с латеральной стороны для сухожилий *m. teres minor* (с) и *m. infraspinatus* (b), с проксимальной стороны—для *m. supraspinatus* (a). Между *tuberculum majus* и *minus* образуется *sulcus bicipitis* (4). *Tuberculum minus* у слепца слаб, имеет явную *linea muscularis m. subscapularis*, а именно наружной части его сухожилия. Иногда у старых экземпляров дистальная часть *tuberculum minus* несет апофиз (2), к которому прикреплено сухожилие *m. latissimus dorsi* (рис. 9). Тело плечевой кости цилиндрическое, укороченное и расширенное по сравнению с плечевой костью других грызунов. Его основная форма сильно затушевывается мощно развитым *crista tuberculi majoris*, который опускается дистально больше, чем на половину общей длины плечевой кости, сильно повышаясь к концу, где резко, крючкообразно обрывается. С дистальной стороны на тело переходят гребни надмыщелков, особенно мощного латерального (5). Дистальный эпифиз образует блок плечевой кости (7), а также латеральный и медиальный надмыщелки. Для цокора в плечевой кости следует упомянуть следующие отличия: *crista tuberculi majoris* направлен крючкообразно, не дистально, а проксимально, как у *Ellobius* (рис. 10). Головка шире ямки лопатки, почти такая же, как и у *Ellobius*. Вся плечевая кость значительно шире. Медиальный надмыщелок направлен медиально, так же, как у *Ellobius*, *Rattus*, *Crice-tus*.

Кости предплечья: локтевая кость—*os ulna* (рис. 11)—у слепца очень мощная, несет крупных размеров олекрanon, сочленовные поверхности с плечевой костью, с лучевой костью и дистальный и проксимальный суставы. Венечный отросток сильно выражен. Длинный латеральный край венечного отростка уменьшает и без того маленькие движения лучевой кости. Олекрanon несет: 1) широкую дорзальную площадку для прикрепления *m. triceps brachii* и 2) глубокую медиальную впадину, служащую началом сгибателей кисти. Эта впадина спускается дистально, обходя суставную часть, так что вторичная фасетка оказывается целиком вне локтевой кости. Дистально локтевая кость утолщается, немного изгибается и выходит на дорзальную поверхность, выступая выше лучевой кости. Дистальный конец

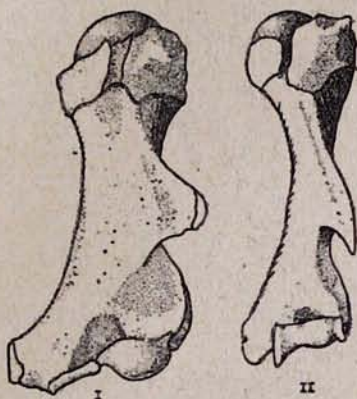


Рис. 10. Плечевая кость:
I—*Myospalax myospalax*;
II—*Spalax leucodon*.

образует сустав с запястьем. Вечный отросток—*processus coronoideus*—крысы и слепушенки гораздо слабее и поэтому у них могут производиться движения в луче-локтевом суставе. У слепца этот сустав является тугим, так как разность в суставных поверхностях = 0.

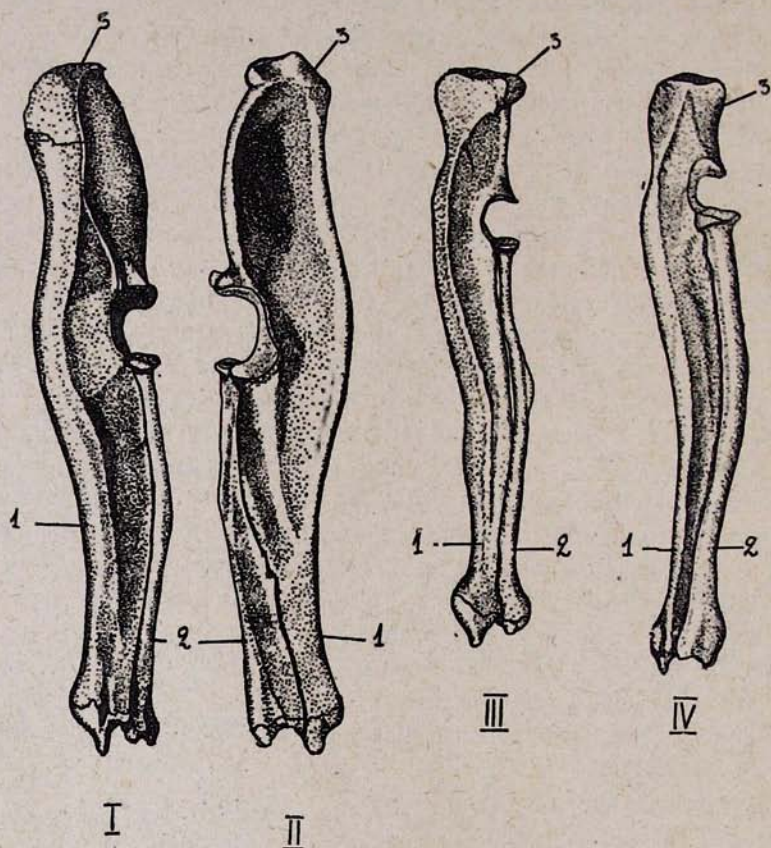


Рис. 11. Кости предплечья: I—*Spalax leucodon*—вид с латеральной стороны; II—*Spalax leucodon*—вид с медиальной стороны; III—*Ellobius lutescens*; IV—*Rattus norvegicus*. 1—*os ulna*; 2—*os radius*; 3—*olecranon*.

Лучевая кость—*os radius* (рис. 11) у слепца слабее локтевой кости, плотно прилегает к ней. Как видно на рентгено снимках (рис. 12), между костями предплечья не образуется никакого пространства в противоположность слепушенке. *Ligamentum interossei* у слепца настолько коротка, что лучевая кость соединяется с локтевой совершенно неподвижно. Проксимальный и дистальный луче-локтевые суставы тугие, так как суставные поверхности лучевой и локтевой костей на обоих концах почти равны. Наиболее широкая часть лучевой кости дистальная. Она соединяется с костями пясти. На дистальном конце имеются углубления для сухожилий *m. extensor carpi radialis* и *m. abductor pollicis longus*, которые становятся

особенно ясны у старых животных. У млекопитающих одна из костей предплечья часто сильно редуцируется. Чаще редуцируется локтевая кость. Обычно от нее остается только *olecranon* (все *Ungulata* среди *Rodentia*—*Pteromys volans* и т. д.). У слепца же идет усиление локтевой кости и ослабление лучевой. По всей вероятности, развитие костей предплечья зависит от направления оси давления. У лошади давление проходит в основном через лучевую кость, и поэтому локтевая кость сильно редуцируется. У слона гиперэкстензия локтевого сустава приводит к тому, что ось давления проходит через локтевую кость. У слепца, цокора, *Geomys* и др. мощная функция разгибания локтевого сустава также приводит к прохождению оси давления через локтевую кость, и у всех этих животных локтевая кость сильнее развита. При рытье должна происходить наибольшая четкость движений; это сокращает движения луче-локтевого сустава и делает его тугим. Усиление дистальной части костей предплечья, которая обычно при редукции какой-нибудь из этих костей редуцируется в первую очередь, вероятно зависит от потребности в опоре.

У цокора в строении костей предплечья имеется следующее отличие: локтевая кость вся более массивная, особенно ее дистальный конец. Нужно отметить, что у некоторых роющих грызунов (например, *Geomys*), строение локтевой кости гораздо более схоже со строением ее у слепца, чем у цокора.

Кости запястья (*ossa carpi*) (рис. 13)—у слепца их девять: 1) *radiale* + *intermedium*; 2) *ulnare*; 3) *pisiforme*; 4) *praepollex*; 5) *centrale*; 6) *carpale* I; 7) *carpale* II; 8) *carpale* III; 9) *carpale* IV + V.

Движение в запястье производится между костями предплечья и первым рядом, а именно *radiale* + *intermedium* и *ulnare*, а также между первым рядом и вторым рядом. Сам второй ряд неподвижно соединен с костями пясти. *Centrale* неподвижна и прикреплена с дистальной стороны к *radiale* + *intermedium*. Также неподвижно соединены с костями пясти *carpale* I, *carpale* II, *carpale* III, *carpale* IV + V. *Pisiforme* прикрепляется к *ulnare*, а *praepollex* к *radiale*.

Запястье у млекопитающих—одна из самых изменчивых частей скелета. У грызунов запястье обычно состоит из перечисленных выше 9 костей, но по форме эти кости сильно изменчивы. Основное направление изменения запястья у роющих грызунов—это превращение проксимальной суставной поверхности в такую, в которой возможно движение только в сагиттальной плоскости. Наиболее выражено это у слепца, у которого проксимальная поверхность запястья становится блоковидной (рис. 13).

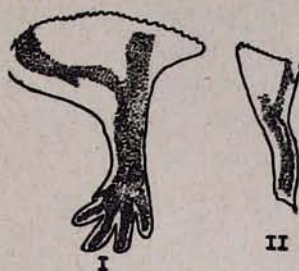


Рис. 12. Рисунок с рентгено снимка. I—*Spalax leucodon*; II—*Ellobius lutescens*.

Кости пясти—*ossa metacarpalia* (рис. 13). У слепца их пять, сильно укороченных и расширенных.

У большинства грызунов наблюдается удлинение третьей и четвертой пястных костей, форма их обычно цилиндрическая, без особых расширений на конце (*Citellus*, *Rattus*, *Cricetulus*, *Meriones*, *Mus* и т. д.). У цокора, как и у слепца, IV Мс сильно укорочена. Такое же укорочение IV Мс имеется и у *Geomys* и других роющих млекопитающих.

Кости пальцев (рис. 13). У слепца на передней конечности пять пальцев. Наиболее характерно для слепца расширение третьего, еще

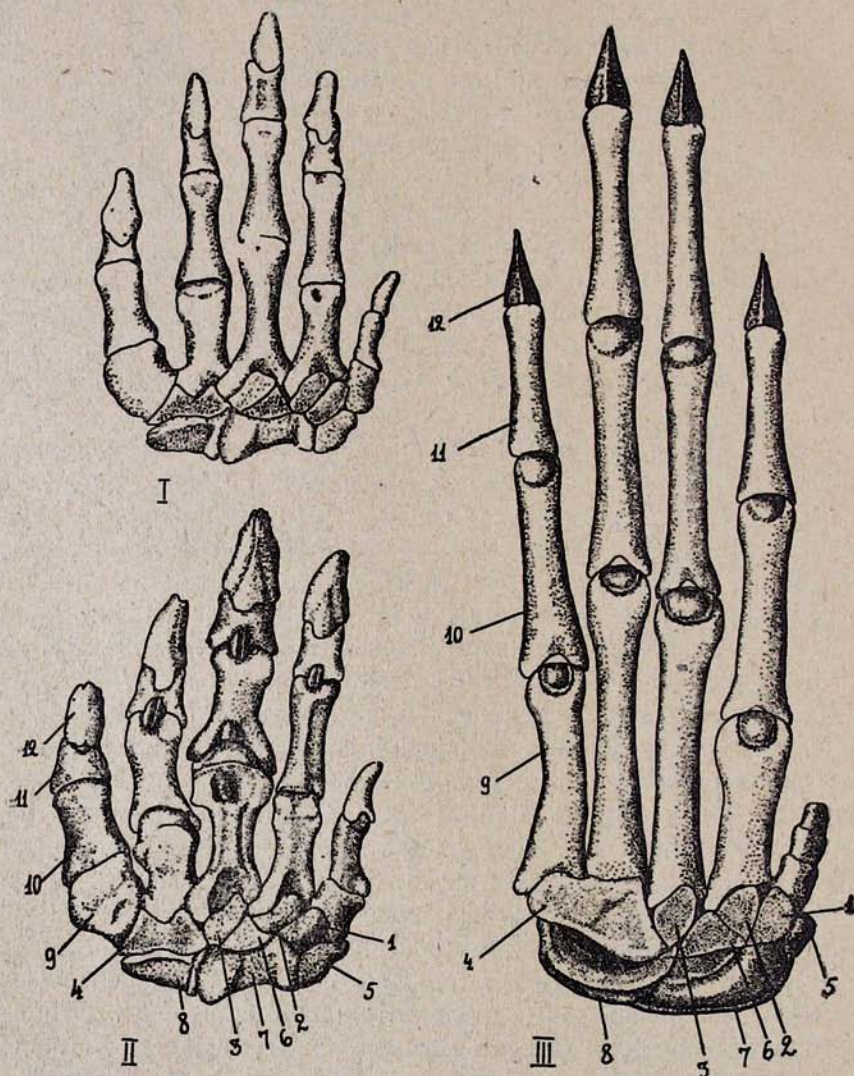


Рис. 13. Кости кисти: 1--II—*Spalax leucodon*; I—старый; II—молодой. III—*Sciurus persicus*; 1—3—carpale I, II, III; 4—carpale IV + V; 5—praepollex; 6—centrale; 7—radiale + intermedium; 8—ulnare; 9—metacarpalia; 10—12—phalangeae.

больше четвертого и пятого. В когтевых фалангах особенно сильное изменение наблюдается в том, что верхний край их расширен. Пальцы по строению мало похожи на таковые цокора, что и не удивительно, так как разрыхление земли когтями у цокора сильно изменяет роль остальных фаланг, а тем самым и их формы. Интересной особенностью слепца являются сессамовидные косточки, помещенные на дорзальной стороне пальцев на суставе между I и II фалангами. Такие же сессамовидные косточки встречаются у цокора.

Для костей кисти слепца можно отметить следующие основные специфические черты. Мавзий (1949) описал свод в кисти грызунов; он почему то считает, что у слепца свод не имеет специфических особенностей. Свод в кисти грызунов может изменяться в нескольких направлениях. Мы укажем лишь на два: 1) изменение свода, связанное с увеличением амортизационных свойств кисти; по этому направлению идет изменение костей свода кисти у грызунов,двигающихся прыжками с падением на передние конечности; 2) изменения свода, связанные с увеличением сопротивления поднимаемому грузу, т. е. зависящие от „активной“ опоры; по этому направлению идет изменение костей свода кисти у грызунов, поднимающих большие тяжести головой. Опорная роль костей свода кисти приводит к его крепости. Из этих изменений для слепца можно отметить следующие: *os graepollex* вместе с медиальным отростком *os radiale + intermedium* составляют основу медиальной ножки свода. Снаружи эта ножка выявляется в виде медиального возвышения мозоли с латеральной стороны, ножкой свода служит сильно утолщенная *os risiforme*, которая большей своей частью присоединяется к локтевой кости, т. е. давление на нее передается непосредственно через локтевую кость. Снаружи на латеральной стороне также заметно утолщение мозоли. Для укрепления свода служит и следующий отросток *os radiale + intermedium*, посредством которого происходит более совершенное укрепление костей пясти.

Для лучшей характеристики особенностей скелета у слепца проводилось измерение и взвешивание костей передней конечности. Большинство индексов измерений берется по отношению к абсолютной длине лопатки.

Длина лопатки для выведения индексов выбрана как наиболее постоянная величина из всех других костей передней конечности. Все цифры получились при сравнении наибольшей длины и ширины называемых костей. В приводимой таблице 2 обращает на себя внимание: 1) вытянутая лопатка слепца, имеющая индекс длины, равный 3,43; у цокора хотя вытянутость лопатки и меньше, а именно ее индекс¹ 2,81, но все же больше, чем у всех остальных форм, приведенных в таблице, начиная от *Oryctolagus cuniculus*—2,00 до *Mar-*

¹ Для краткости изложения мы дальше после названия вида прямо приводим цифры, так как все эти цифры являются индексами.

Лицевые измерения скелета некоторых млекопитающих

Таблица 2

Вид животного	Отношение длины лопатки (ls) к ее ширине	ls длина humerus	Отношение длины humerus к длине от верушки до дистального конца ср. tub. majoris	ls длина radius	Длина ulna длина оле- кранона	ls длина Mc III	ls длина Mc IV	ls длина клю- чицы
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Spalax leucodon	3,43	1,07	1,67	1,47	1,91	5,6	10,2	1,19
2. Myospalax myospalax . . .	2,81	1,24	1,5	1,81	1,64	5,9	8,6	1,5
3. Ellobius lutescens	1,60	1,05	2,04	1,04	4,25	—	—	1,3
4. Rattus norvegicus	1,46	0,96	2,00	1,02	6,01	—	—	1,5
5. Sciurus vulgaris	—	0,67	2,39	0,66	13,7	2,1	2,0	—
6. Rhinosciurus clavidianus .	—	0,76	2,84	—	8,2	2,3	2,3	—
7. Pteromys volans	1,62	0,63	6,24	0,54	—	—	—	—
8. Dipodomys deserti	1,45	1,04	2,98	0,74	—	4,6	4,7	—
9. Marmota bobac	1,38	—	—	—	—	—	—	—
10. Ochotona rufescens	1,59	0,99	—	—	—	—	—	—
11. Oryctolagus cuniculus . .	2,00	—	—	0,93	—	—	—	—

mota bobas—1,38. Все остальные приведенные индексы—между ними. Лучевая кость явно укорачивается у роющих грызунов; так, для слепца—1,47, цокора—1,81, у слепушенки, у которой процесс укорочения еще не зашел так далеко—2,04. Эти цифры как будто бы явно показывают на общее укорочение конечности у роющих животных. При этом более сильное укорочение конечности у цокора вполне закономерно, так как разрыхление земли когтями требует особенно сильного укорочения длинного плеча—рычага. Характеристикой этого длинного плеча может косвенно служить *os radii*. Также ясно простирается *crista tuberculi majoris* ниже половины плечевой кости у слепца и у цокора. В отношении длины олекранона вновь можно отметить, что он относительно длиннее у цокора, в связи с необходимостью большей силы разгибания локтевого сустава. Только длина олекранона *Ellobius* немного приближается к таковой у слепца и цокора. Для остальных, приведенных в таблице животных, длина олекранона во много раз меньше—в 3—4 и даже почти в 7 раз (*Pteromys volans*). Еще одной характерной чертой как цокора, так и слепца является относительное укорочение *Mc IV* по сравнению с *Mc III*. Этого явления мы не наблюдаем у остальных приведенных в таблице животных. Также характерно для этих двух видов укорочение всех костей пясти.

В таблице 3 указаны возрастные изменения линейных размеров скелета передней конечности слепца. Взято три возраста: I—молодой—затылочный и сагиттальный гребни не выраженные, теменные кости не заросли чешуей височной кости, II—взрослый—гребни ясно обозначены, теменные кости сильнее заросли чешуей височной кости, но ясно обозначены, III—старый—огромное разрастание затылочного и сагиттального гребней, теменные кости почти скрыты под чешуей височной кости. К сожалению, слепцов более ранних стадий развития для обработки не имелось.

Таблица 3

Возрастные изменения линейных измерений скелета передней конечности

Возраст	Отношение длины лопатки к ее ширине	Отношение длины humerus к длине от его верхушки до конца <i>crista tuberculi majoris</i>	Отношение длины ulna без олекранона к длине олекранона	Отношение длины к ширине III <i>Mc</i>	Отношение длины к ширине IV <i>Mc</i>	Отношение длины тела к длине лопатки
Молодой	2,94—3,00	1,76—1,77	1,95—1,96	3,00—3,05	1,80—1,84	8,09—8,5
Взрослый	3,31—3,40	1,66—1,68	1,93—1,94	—	—	7,09—7,17
Старый	3,53—3,69	1,60—1,61	1,87—1,90	2,03—2,33	1,23—1,42	—

Из таблицы 3 видно, как изменяются пропорции лопатки, плечевой кости, локтевой кости и костей пясти. Лопатка удлиняется

Таблица 4

Относительный вес костей конечностей некоторых млекопитающих по отношению к весу периферического скелета
(в процентах)

Наименование костей	В И Д Ж И В О Т Н О Г О							
	<i>Spalax leucodon</i>	<i>Ellobius lutescens</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Sciurus persicus</i>	<i>Cavia cobaya</i> (по Бровару)	<i>Oryctolagus cuniculus</i> (по Бровару)	<i>Felis catus</i> (по Бровару)	<i>Bos taurus</i> (по Бровару и Леонтьевой)
Лопатка	5,47	4,61	2,84	2,77	4,14	3,74	3,54	4,43
Ключица	0,77	1,14	0,470	0,61	—	—	—	—
Плечевая кость	7,05	7,19	4,98	5,0	5,91	5,16	6,39	6,11
Локтевая кость	5,77	3,62	2,08	1,95	3,89	3,70	5,15	4,44
Лучевая кость	1,66	1,61	1,46	1,65	—	—	—	—
Кости кисти	4,47	5,44	2,29	4,13	2,94	3,24	4,27	6,21
Передняя конечность .	25,89	23,64	14,1	16,1	16,9	15,84	19,65	21,10
Таз	7,45	5,61	8,52	5,23	7,96	6,89	5,03	—
Бедро	6,77	7,37	11,2	9,38	10,6	9,11	8,19	—
Коленная чашечка . .	0,85	0,74	0,42	0,26	—	—	—	—
Кости голени	4,55	5,07	8,27	7,63	8,22	8,36	7,97	—
Кости стопы	5,03	7,41	7,40	8,42	6,46	8,76	8,84	—
Задняя конечность . .	24,67	26,18	41,3	31,0	33,1	38,92	30,01	28,89

по отношению к длине тела и, кроме того, сужается. При этом для первого возраста—2,94—3,00, наиболее широким местом лопатки является позвоночный край, уже во втором возрасте (взрослые) наиболее широкая часть—середина лопатки, а тем более в третьем возрасте (старые). Для каждого возраста даны минимальные и максимальные величины. Во второй графе видно, что с возрастом *crista tuberculi majoris* спускается все дистальнее от 1,77 до 1,61, т. е. почти двух третей длины плечевой кости. В третьей графе замечается изменение соотношения длины локтевой кости к ее олекранону. Как видно из этой графы, эти соотношения с возрастом мало изменяются. Этот факт приводит к мысли, что уже в том возрасте, который нами приводится как первый, имеются налицо более или менее установившиеся соотношения в этой области. В четвертой графе и пятой обнаруживается расширение с возрастом пястных костей.

Кроме перечисленных выше особенностей костей скелета, производилось еще взвешивание костей: *Spalax leucodon*, *Ellobius lutescens*, *Sciurus persicus* и *Rattus norvegicus*. В таблице 4 приведен вес костей передних конечностей в процентах к общему весу периферического скелета. Разделение на отделы производилось почти так же, как у Бровара (1940, 1942); разница заключалась в том, что взвешивалась также ключица, локтевая кость отделялась от лучевой, а также взвешивалась коленная чашечка. Для полноты анализа из статей Бровара (1940, 1942, 1948) и Бровара и Леонтьевой (1940 и 1944) взяты цифры взвешивания скелета четырех видов млекопитающих. Из таблицы видно, что скелет передних конечностей у слепца относительно тяжелее, чем у остальных млекопитающих. Интересно, что такое увеличение веса скелета в основном обуславливается увеличением веса локтевой кости и лопатки, в то время как другие компоненты скелета передних конечностей, наоборот, даже могут относительно уменьшаться в весе. Прохождение оси давления через локтевую кость обуславливает такое ее развитие. В лучевой кости несколько утончается ее проксимальный конец, но компенсаторно усиливается дистальный конец и поэтому она у слепца не менее сильно развита, чем у других приведенных в таблице грызунов.

Мускулатура

В этой части работы при делении мускулатуры на группы мы придерживаемся схемы, предложенной Климовым (1927, 1941).

Мускулатура переднего пояса

M. trapezius (рис. 14) у слепца делится на три части: *m. clavo-trapezius*, *m. trapezius pars cervicalis*, *m. spinotrapezius*. Первая начинается от затылочного гребня тонкой сухожильной пластинкой.

Иногда сухожильная пластинка тянется на 3—4 мм и только затем переходит в мышечный пласт, тоже в виде узкой слабой ленты, идущей на ключицу.

M. trapezius pars cervicalis у слепца начинается от затылочного гребня и от шеи вплоть до II грудного позвонка, оканчивается на ости лопатки от ее бугра дистально по всей ости, по акромиону, а также переходит на ключицу на 6—8 мм.

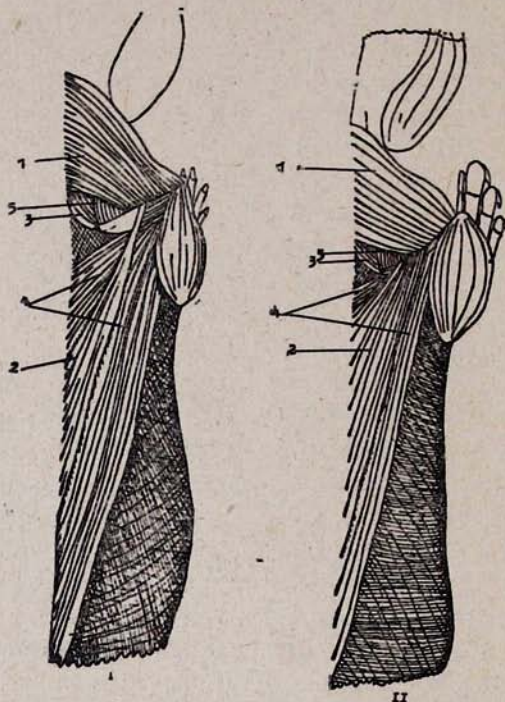


Рис. 14. Мускулатура переднего пояса. Вид сверху: I—*Spalax leucodon*; II—*Myospalax myospalax*. 1—*m. trapezius pars cervicalis*; 2—*m. spinotrapezius*; 3—*m. rhomboideus*; 4—*m. latissimus dorsi*; 5—*m. occipitoscapularis*.

У многих млекопитающих *pars cervicalis* без перерыва переходит в следующую часть (человек, лошадь, собака, крупный рогатый скот и др.), что не наблюдается у слепца, цокора и многих других грызунов (крысы, песчанки, хомячка, мыши и т. д.).

M. spinotrapezius (рис. 14) у слепца является мощным мышцом (рис. 15, разрез *m. spinotrapezius*). Начинается от XII th. v. по III l. v. и идет к лопатке. Оканчивается на бугре ее ости. Такая мощность этой части и ее каудальное прикрепление не обычны. У *Myospalax* в этом мышце наблюдаются утолщение каудальных и частичная редукция краниальных пучков. Мощность мышцы уступает таковой слепца.

M. sterno-cleido-mastoideus делится у слепца на две части: *m. sterno-mastoideus* и *m. clavo-mastoideus*. Обе части начинаются одна под другой от специального гребня, начинающегося от каудальной части *foramen acusticum* и продолжающегося вентрально в *processus mastoideus*. Более дорсально расположено сухожилие *m. clavo-mastoideus*, более вентрально—сухожилие *m. sterno-mastoideus*. *M. clavo-mastoideus* оканчивается на ключице, распространяясь довольно широко от грудного конца почти до ее середины.

M. sterno-mastoideus оканчивается на рукоятке грудины, при этом правая и левая стороны срастаются по средней линии на 4—6 мм краниальнее от рукоятки грудины.

Эти две группы мышц—*m. trapezius* и *m. sterno-cleido-mastoideus*—обычно объединяются в одну группу висцеральной мускулатуры. Наибольшее разногласие в этой группе вызывает *m. clavo-trapezius*. Лехе (Leche, 1874—1900) его называет *m. occipitoclavicularis* и относит к группе *m. sterno-cleido-mastoideus*. Климов (1941) и большинство других анатомов домашних животных также относят его

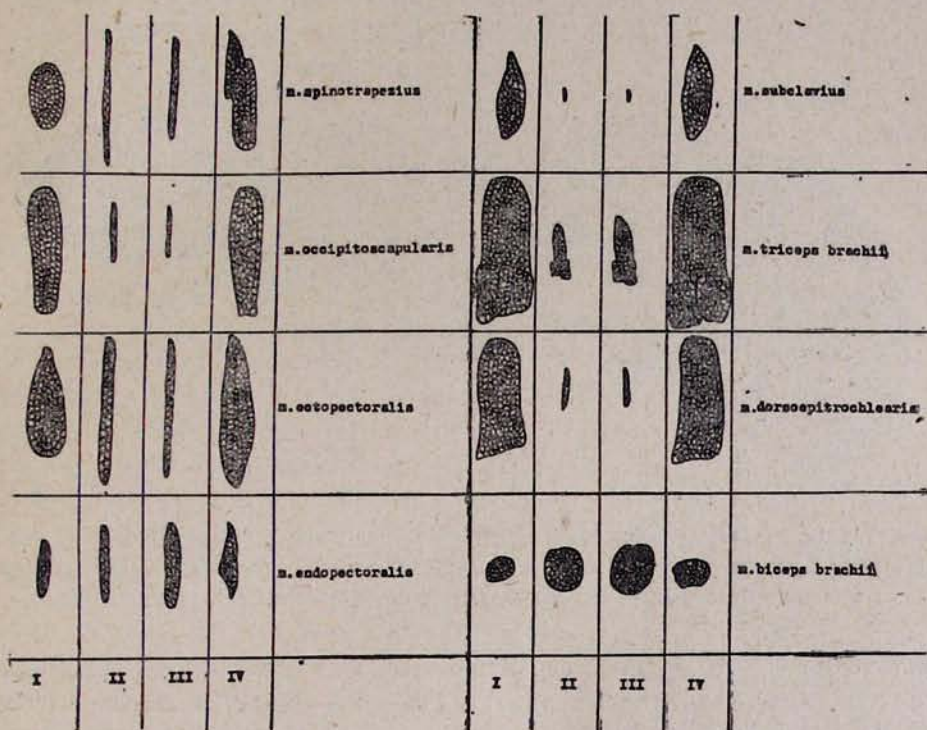


Рис. 15. Разрезы мускулатуры, произведенные приблизительно на середине их длины. I—*Spalax leucodon*; II—*Rattus norvegicus*; III—*Ellobius lutescens*; IV—*Myospalax myospalax*. Для слепушенки все размеры удвоены.

в эту группу, называя дорзальной частью *m. brachiocephalicus*, но Ховелл (Hovell, 1926, 1932), Грин (Green, 1935), Холлигер (Holliger, 1926) выделяют его как *m. clavo-trapezius*. Автор придерживается их мнения и также выделяет его как *m. clavo-trapezius*. Это тем более необходимо, так как скорее всего в эволюции этой мышцы мы должны признать первоначальным положение, наблюдаемое у утконоса, а именно, что нераздельная часть *m. trapezius pars cervicalis* начинается не только от шеи, но и от затылочного гребня и оканчивается также на ключице. Затем происходит отделение краиниальных пучков (сумчатые) и возникновение *m. clavo-trapezius*. Соединение этой части с *m. sterno-cleido-mastoideus* (хищные, копытные) произошло из-за редукции ключицы вторично.

M. rhomboideus у слепца начинается от шеи на уровне атланта и идет до II—IV th. v. Все пучки сходятся к позвоночному краю

лопатки. Самая краниальная часть мускула присоединяется к общему сухожилию с *m. occipitoscapularis*, которое оканчивается на краниальном углу лопатки.

M. occipitoscapularis (рис. 16) у слепца развит чрезвычайно мощно. Начинается он от затылочного гребня, немного отступя от сагиттальной линии. Начало распространяется по затылочному гребню

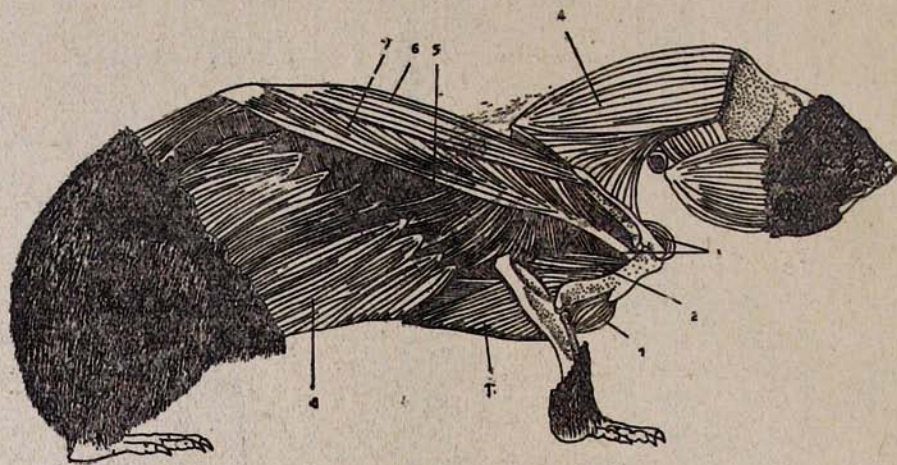


Рис. 16. Мускулатура переднего пояса, вид сбоку: 1—*m. ectopectoralis*; 2—*m. endopectoralis*; 3—*m. subclavius*; 4—*m. occipitoscapularis*; 5—*m. serratus ventralis*; 6—*m. spinothoracicus*; 7—*m. latissimus dorsi*; 8—*m. obliquus abdominis externus*.

вплоть до самого *foramen acusticum*. От этого начала мускул очень толстый (рис. 15), идет к лопатке, где оканчивается по всей ости, на фасции *m. supraspinatus*—по краниальному краю лопатки (дорзальная треть) и дорзально—от предостной ямки, вытесняя *m. supraspinatus* больше, чем на четверть всей поверхности предостной ямки. У цокора *m. occipitoscapularis* по развитию мало отличен от такового слепца, оканчивается на лопатке так же, как у слепца. Площадь прикрепления на лопатке у слепца и цокора в десять и более раз превышает таковую на черепе, благодаря тому, что подъем тяжести головой у слепцов и цокоров принимает первостепенное значение. Этим же обуславливается то, что *m. occipitoscapularis* становится особенно мощным и из мускула, обслуживающего колебательные движения лопатки, превращается в мускул, поднимающий голову.

M. ototransversarius начинается от крыла атланта, а именно от его каудо-вентральной части и идет к лопатке, оканчиваясь на дистальной части акромиона и на сложном ключично-акромиальном суставе, лишь отчасти окончание переходит на ключицу. Его начало и окончание у грызунов и других млекопитающих сильно варьируют, обычно начало более обширно (от клиновидной кости). Иногда этот мускул двойной (*Spermophilopsis*).

M. latissimus dorsi начинается от V—VI остистых отростков грудных позвонков до II—III остистых отростков поясничных позвонков и идет к плечевой кости, оканчиваясь меньшей частью на *tuberculum minus*, частью на сухожилии медиальной головки трехглавого мускула плеча (рис. 19). У начала сухожилия *m. latissimus dorsi* с него берет начало *m. dorsoepitrochlearis*. Окончание *m. latissimus dorsi* обычно у других млекопитающих более дистальное. Такое проксимальное захождение пучков *m. latissimus dorsi* исключительное явление, характерное для слепца.

M. m. pectoralis (рис. 16—17)—одна из самых сложных групп мускулатуры переднего пояса. У слепца состоит из двух мускулов—*m. ectopectoralis* и *m. endopectoralis*.

M. ectopectoralis начинается от рукоятки грудины и даже краниальнее ее на 6—7 мм от сращения правых и левых сторон от грудины до самого мечевидного отростка, на котором совершенно отсутствуют пучки *m. pectoralis*, и от реберных хрящей II—VI. Площадь начала мускула от реберных хрящей увеличивается до IV хряща, а затем вновь уменьшается. Весь мускул идет к плечевой кости. Каудальные пучки прикрепляются на проксимальном конце плечевой кости от *tuberculum major*, а именно, от края вырезки для сухожилия *m. biceps brachii*, и идет дистально, прикрепляясь по специальной шероховатости *m. pectoralis*, которая в виде углубления достигает дистального конца *crista tuberculi majoris*. Чем краниальнее начинаются пучки, тем дистальнее кончаются. Ко всей каудальной части мускула прикрепляется *ranniculus carnosus* (*m. cutaneus maximus*), пучки которой вместе с ним идут к проксимальному концу *crista tuberculi majoris*. Она отдает один пучок к *tuberculum minus* и один пучок к *m. endopectoralis*.

M. endopectoralis начинается от реберных хрящей II, III, IV, идет к коракoidalному отростку лопатки, отчасти закрепляется на *tuberculum minus*. Пучок, отделившийся от общей массы *ranniculus*

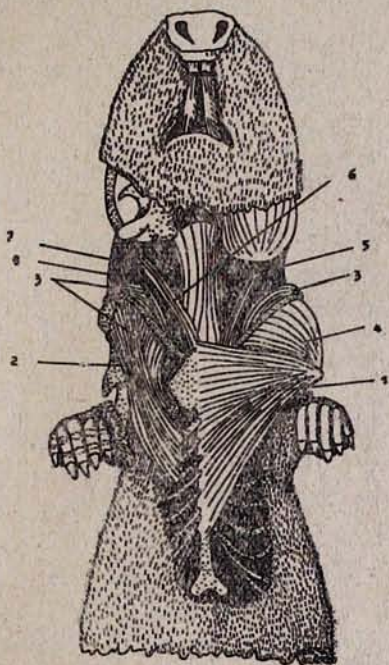


Рис. 17. Мускулатура переднего пояса, вид снизу: 1—*m. ectopectoralis*; 2—*m. endopectoralis*; 3—*m. subclavius*; 4—*m. deltoideus pars claviculаris*; 5—*m. cleidomastoideus*; 6—*m. sterno-mastoideus*; 7—*m. clavotrapezius*; 8—*m. trapezius pars cervicalis*.

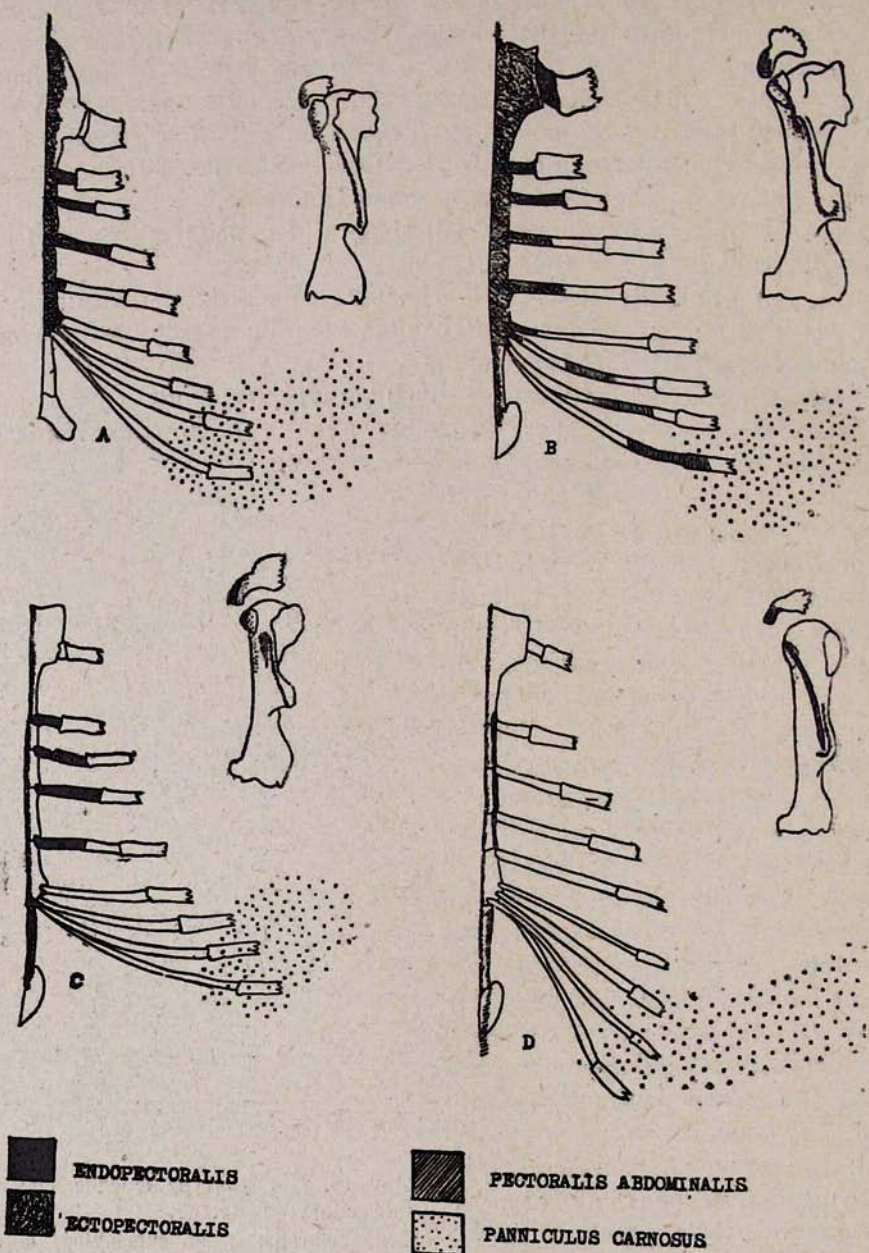


Рис. 18. Эволюция прикрепления группы pectoralis; A—*Spalax leucodon*; B—*Myospalax myospalax*; C—*Ellobius lutescens*; D—*Rattus norvegicus*.

carnosus, прикрепляется к *processus coracoideus*, почти сливаясь с окончанием *m. endopectoralis*.

У грызунов в строении группы pectoralis наблюдаются некоторые вариации (рис. 18). У цокора *Myospalax myospalax* *m. ectopectoralis* начинается от рукоятки грудины, от всей грудной кости и от

мечевидного отростка, даже от основания лопатообразного расширения мечевидного отростка. Кроме начала от грудной кости, имеются пучки и от III—VII реберных хрящей. Мышца оканчивается на *crista tuberculi majoris*. Кaudальные пучки оканчиваются на проксимальной части *crista tuberculi majoris*, у его границы с *sulcus bicipitis*. Краниальные пучки на дистальной части *crista tuberculi majoris*.

M. endopectoralis начинается от I, II и III реберных хрящей, оканчивается на коракоидном отростке лопатки. Кроме этих двух частей, у цокора имеется еще один мышца неясного происхождения. Он начинается от VII, VIII, IX реберных хрящей, пучок от IX ребра начинается не только на хряще, но и на вентральной части самого IX ребра. Заканчивается погранично с *m. ectopectoralis*, а также переходит на *tuberculum minus* и отдает пучки к *m. coracobrachialis*. В этой же области оканчиваются пучки *panniculus carnosus*, которые сливаются с пучками вышеприведенной части и сильно затрудняют четкое разграничение окончания этого мышца. Описываемый мышца по типу окончания копирует таковое *panniculus carnosus* слепца.

У слепушки (*Ellobius lutescens*) *m. pectoralis* начинается по всей грудной кости, начиная от ее рукоятки и включая мечевидный отросток. Оканчивается на *crista tuberculi majoris*, также как и у цокора. *M. endopectoralis*—более мощная мышца, начинается от II—V реберных хрящей. Оканчивается большей частью на коракоидном отростке, меньшей частью на *tuberculum minus*. *M. pectoralis abdominalis* у слепушки начинается каудальнее *m. ectopectoralis* от белой линии живота и оканчивается сразу же каудальнее *m. endopectoralis* на плечевой кости. *Panniculus carnosus* присоединяется к *m. pectoralis abdominalis* с медиальной стороны, т. е. граничит с ним и с окончанием *m. ectopectoralis*. Гегенбауер (Gegenbauer, 1898) описывает *m. pectoralis abdominalis* для *Lepus* и считает его характерной чертой начало от белой линии живота и окончание на коракоидном отростке. Лехе считает, что *m. pectoralis abdominalis* является производным *m. pectoralis major*. Куннингам (Cunningham, 1882) относит *m. pectoralis abdominalis* к производным *panniculus carnosus*. Автор присоединяется к мнению Куннингама на основании следующего: начало *m. pectoralis abdominalis* у млекопитающих сильно варьирует. По Лехе, он начинается между *m. latissimus dorsi* и *m. pectoralis major*. От белой мышцы живота он начинается—у слепушки, хомяка (Гамбарян, 1946), *Lepus* (Gegenbauer), в области мечевидного отростка поверхностнее начала *m. ectopectoralis*—у крысы и песчанок (Гамбарян), от VII—XI реберных хрящей у *Myospalax*. Оканчивается на *crista tuberculi majoris* на *tuberculum majus* и *minus*, а также на *pr. coracoideus*. Такое сильное варьирование в месте начала и окончания *m. pectoralis abdominalis* говорит за то, что этот мышца произошел из подкожного мышца, а именно из *panniculus*

carnosus. Это тем более вероятно, что особенно в своем окончании эти мускулы часто сливаются. Автор считает, что в процессе эволюции произошло отделение вентральных пучков *pinniculus carnosus* и образование *m. pectoralis abdominalis*, при этом первичным нужно считать такое строение, когда он начинается от белой линии живота и оканчивается на плечевой кости (*Ellobius*). Начало от реберных хрящей (*Myospalax*) вероятно произошло независимо от первичного, а начало поверхностно над *m. ectopectoralis* в области мечевидного хряща (*Rattus*, *Meriones*) вероятно вторичное. Окончание частично на сухожилии *m. coracobrachialis* (*Myospalax*) является промежуточной ступенью к более прогрессивному окончанию целиком на *pr. coracoideus* (*Lepus*, *Meriones*, *Cricetus*, *Mus*, *Rattus*). У слепца, вероятно, строение группы *pectoralis* примитивно, так как *m. pectoralis abdominalis* еще не отделился. В то же время значение *m. ectopectoralis* очевидно, так как она достигает большой мощности и толщины.

M. subclavius (рис. 16) у слепца начинается от сильно расширенного первого ребра, занимая своим началом почти всю расширенную его поверхность. Идет к ключице и лопатке, прикрепляясь на ключице по всей ее акромиальной половине, огибая лопатку с краниальной стороны, прикрепляется по всему акромиону и даже, отчасти, пучки заходят на ость лопатки. У цокора и начало и окончание удивительно совпадают с таковыми слепца, даже первое ребро так же расширено, как и у слепца. Обычно же это маленький мускул, идущий от вентрального конца первого ребра к ключице. Такое усиление мускула у слепца и цокора вероятно вызывается сходством функций.

M. serratus ventralis делится у слепца на *pars cervicalis* и *pars thoracalis*.

Pars cervicalis начинается от поперечных отростков эпистрофея и следующих за ним шейных позвонков, идет к позвоночному краю лопатки, прикрепляясь почти ко всему этому краю.

Pars thoracalis начинается от I—VIII ребер, идет к каудальному углу позвоночного края лопатки.

Мускулатура свободной грудной конечности

Мышцы проксимальной части грудной конечности. К этой группе относятся мышцы плечевого и локтевого суставов.

Плечевой сустав. Сустав у слепца приближается к одноосному (см. выше описание головки). Движения в нем, по всей вероятности, возможны только лишь разгибательные и сгибательные. Отведение и приведение возможно лишь только всей конечностью в целом и притом в строгих рамках, ограничивающихся ключично-акромиальным суставом.

M. deltoideus (рис. 19). У слепца лопаточная часть (3) начинается от ости и от позвоночного края лопатки. Наиболее проксимальная

часть, лежащая под *m. supraspinatus*, соединительнотканная, затем дистальнее начинается уже мышечная порция. Соединительнотканная часть начинается не только от ости, но и от позвоночного края лопатки, а также в 10% случаев и от ее каудального угла. Каудальные пучки параллельные; остальные присоединяются к ним и оканчиваются вместе со следующей частью на *crista tuberculi majoris*. Акромиальная часть (4), в виде конуса, идет к дистальной части *crista tuberculi majoris*, перекрывая предыдущую, которая присоединяется к сухожилию акромиальной части. Ключичная часть (4а)

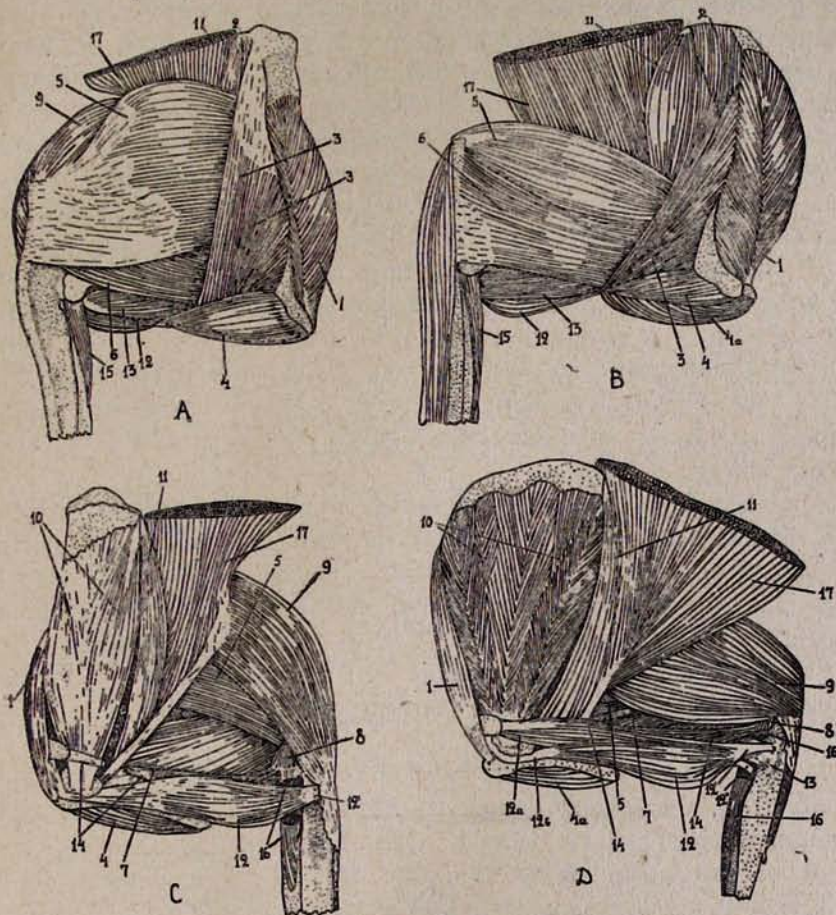


Рис. 19. Мускулатура проксимальной части передней конечности: А—*Spalax leucodon*—вид с латеральной стороны; В—*Rattus norvegicus*—вид с латеральной стороны; С—*Spalax leucodon*—вид с медиальной стороны; D—*Rattus norvegicus*—вид с медиальной стороны. 1—*m. supraspinatus*; 2—*m. infraspinatus*; 3—*m. deltoideus pars scapularis*; 3'—ее каудальные пучки; 4—*m. deltoideus pars acromialis*; 4а—*m. deltoideus pars clavicularis*; 5—7—*m. triceps brachii*: 5—*caput longum*; 6—*caput laterale*; 7—*caput mediale*; 8—*m. epitrochleoanconeus*; 9—*m. dorsoepitrochlearis*; 10—*m. subscapularis*; 11—*m. teres major*; 12—*m. biceps brachii*; 12а—*caput breve*; 12б—*caput longum*; 12'—локтевой хвостик; 12''—лучевой хвостик; 13—*m. brachialis*; 14—*m. coracobrachialis*; 15—*m. supinator*; 16—*m. pronator teres*; 17—*m. latissimus dorsi*.

слабая, подходит она к *crista tuberculi majoris* с медиальной стороны. Вообще у грызунов части *m. deltoideus* обычно слабо отделены друг от друга и составляют только условно эти три порции, что наблюдается у *Neotoma* (Howell), *Myospalax* (Мильне-Эдвардс—Milne-Edwards, 1868—1874), *Sciurus*, *Cricetus* (Меккель—Meckel, 1828), *Meriones*, *Rattus*, *Ellobius*, *Cricetulus*, *Arvicola* (Гамбарян, 1948).

M. supraspinatus (рис. 19). У слепца начинается от предостной ямки. Границами его начала служат: 1) *linea muscularis* предостной ямки (рис. 6₁₈), 2) ость лопатки, 3) краниальный край лопатки, 4) несколько пучков начинаются от медиальной поверхности лопатки. Пучки соединяются в двоякоперистый мускул и идут к проксимальной части большого бугра плечевой кости, где и прикрепляются к специальной шероховатости. У грызунов *m. supraspinatus* занимает всю одноименную ямку, а у слепца последний сильно вытеснен прикреплением *m. occipitoscapularis*. То же самое наблюдается и у цокора, только мускул еще слабее и у него нет краниальной части, начинающейся от медиальной поверхности лопатки.

M. infraspinatus (рис. 19) у слепца начинается от заостной ямки между каудальным гребнем и остью лопатки, идет в виде перистого мускула на плечевую кость, где и оканчивается на специальной шероховатости с латеральной стороны большого бугра (рис. 9b). У цокора *m. infraspinatus* начинается от всей заостной ямки. Пучки, берущие начало от позвоночного края, сухожильны, и в этом месте лопатка цокора утолщена.

M. teres minor у слепца начинается от каудального гребня лопатки. Очень маленький мускул вытеснен с обычного для него каудального края лопатки на каудальный гребень. Оканчивается на латеральной стороне большого бугра, сейчас же за *m. infraspinatus* в специальной шероховатости (рис. 9c). У цокора он гораздо больше, начинается, как и обычно у грызунов, от каудального края лопатки. Сухожилие его оканчивается почти на дорзальной стороне плечевой кости.

M. teres major (рис. 19). У слепца начинается от каудального угла лопатки, переходит также на латеральную сторону от окостеняющего лопаточного хряща. Оканчивается на плечевой кости в специальном желобке желтоватой частью сухожилия и на немного возвышающемся краю желобка блестяще-белой частью сухожилия. Окончание этого мускула расположено на 5,0—7,8 мм дистальнее головки плечевой кости, т. е. довольно далеко от центра движения. У цокора *m. teres major* имеет еще более широкое начало. Кроме каудального угла, он еще начинается и от каудального края *m. subscapularis*. Окончание плохо дифференцировано, так как срastaется с сухожилием *m. latissimus dorsi*, другая часть — с сухожилием медиальной головки *m. triceps brachii*. *M. teres major* у цокора прикреплен не так дистально, как у слепца. У других грызунов обычно *m. teres major* прикрепляется еще ближе к головке

плечевой кости (*Rattus*, *Meriones*, *Cricetulus*, *Neotoma*, *Dipodomys*, *Arvicola* и т. д.).

M. coracobrachialis (рис. 19₁₄) начинается у слепца от кораконидного отростка рядом с окончанием *m. endopectoralis*. Оканчивается на медиальном надмыщелке плечевой кости. Мускул слабый, сухожильный. Начальное сухожилие обычно занимает две трети всего мускула и лишь дальше постепенно переходит в мышечное брюшко, реже, 35% случаев, мышечные волокна появляются уже с половины длины всего мускула. В 5% случаев мышечные волокна появляются еще раньше. У цокора мускул по строению мало отличается, лишь мышечные пучки у него более обильны. Еще больше мышечных пучков у других грызунов (*Ellobius*, *Rattus*, *Meriones*).

M. subscapularis (рис. 19) у слепца начинается от медиальной поверхности лопатки двумя сухожилиями от обоих *linea muscularis* (рис. 6₁₂) медиальной стороны лопатки. Оканчивается на *tuberculum minus*. Весь мускул сильно пронизан сухожильными пучками. Этот мускул построен по типу мускулов связок. *M. subscapularis* цокора очень похож на описанный для слепца.

Локтевой сустав. Одноосный сустав. Возможны: сгибание и разгибание.

M. triceps brachii (рис. 19)—самый мощный из всех мускулов слепца. Имеет три головки: *caput longum* (5), *caput laterale* (6), *caput mediale* (7). Кроме того, у слепца *m. dorsoepitrochlearis* (*m. tensor fasciae antebrachii*) (рис. 19) так тесно связан с *m. triceps brachii*, что его необходимо разобрать в этой же группе. К этой же группе относят обычно *m. epitrochleoanconeus*.

Длинная головка—*caput longum*—начинается почти от всего каудального края, каудального гребня и каудальной площадки лопатки, оканчивается на верхушке олекранона. Это наиболее мощная часть *m. triceps brachii*. Такое же начало почти от всего каудального края наблюдается у *Myospalax myospalax* и *Myospalax epsilanus*. Кроме того, у этих животных латеральная часть длинной головки берет начало также от ости лопатки. Для *Myospalax epsilanus*—от каудального угла акромиона и вверх до трети длины ости. Для *Myospalax myospalax*—немного проксимальнее каудального угла акромиона и вплоть до вырезки ости лопатки. У *Geomys* (Hill, 1937) он тоже более широк, чем у *Aplodontis*, *Neotoma*.

Развитие каудального гребня, по Кашкарову (1940), прямо зависит от развития *m. triceps brachii*. Ковешникова считает, что он скорее зависит от развития *m. teres major*, *m. infraspinatus* и др. мускулов. Она не упоминает о роли *m. triceps brachii*. На каудальный край лопатки действует натяжение следующих мускулов (рис. 20 А'): 1) *m. infraspinatus* (a), 2) *m. teres minor* (d), 3) *m. subscapularis* (b), 4) *m. triceps brachii caput longum* (c); равнодействующая этих

четыре мускулов (е) направляется в латеральную сторону. Этим объясняется обычное загибание каудального края лопатки у грызунов в латеральную сторону. При увеличении значения функции мускула обычно начинается расширение его площади начала. Такое увеличение площади начала длинной головки трехглавого мускула привело к такому прикреплению его, как нами изображено на рис. 20, у слепца (5), у цокора (8). Эволюция расширения прикрепления начала длинной головки трехглавого мускула с самого начала у цокора и слепца пошла разными путями (рис. 20); у цокора шло усиление латеральных пучков длинной головки трехглавого мускула,

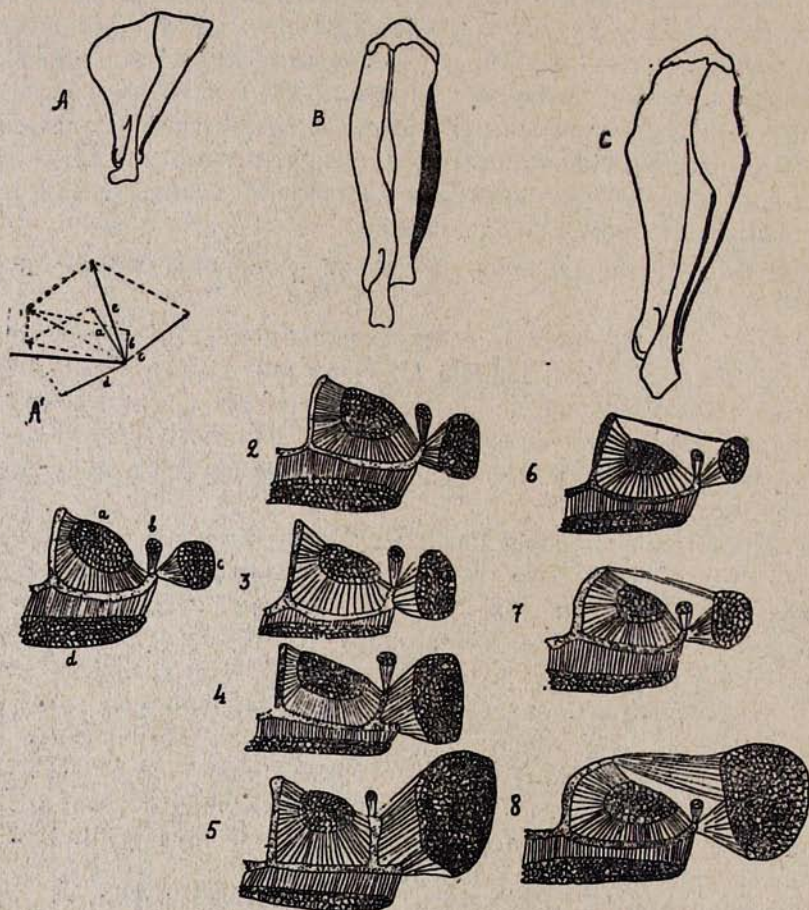


Рис. 20. Схема эволюции прикрепления длинной головки трехглавого мускула и каудального гребня лопатки. Площадь прикрепления длинной головки на лопатке: А—*Rattus norvegicus*, В—*Spalax leucodon*, С—*Myospalax myospalax*. А'—схема действия натяжения мускулов на каудальный край лопатки. 1—5—эволюция прикрепления длинной головки и каудального края у слепца. 6—8—то же самое для цокора. а—*m. infraspinatus*, б—*m. teres minor*, в—*m. triceps brachii caput longum*, д—*m. subscapularis*, е—равнодействующая.

которые постепенно с фасции, одевающей *m. infraspinatus*, переходили на прикрепление к ости (6—7—8) лопатки, а также у цокора шло расширение прикрепления по каудальному краю лопатки. У слепца, наоборот, усиливалась медиальная сторона мускула, происходило вытягивание каудальной площадки лопатки (2—3), пока не возникало строение лопатки, наблюдаемое у слепца (4—5). Разбор эволюции каудального гребня лопатки слепца приводит к мысли о гомологии каудального гребня лопатки слепца с каудальным краем лопатки других грызунов.

Латеральная головка трехглавой мышцы плеча—*caput laterale m. triceps brachii* (рис. 19)—у слепца начинается от углубления дистальнее большого бугра плечевой кости и от его дистального края, идет к олекранону, прикрепляясь к нему с латеральной стороны, тотчас под прикреплением длинной головки, часть пучков оканчивается на фасции предплечья.

У цокора начало и конец *caput laterale* очень похожи на таковые слепца. То же можно сказать и про остальных грызунов.

Медиальная головка трехглавой мышцы плеча—*caput mediale* (рис. 19)—у слепца начинается от волярной поверхности плечевой кости. Оканчивается мускул на дорзальной поверхности олекранона. У цокора начало и конец почти идентичны, но так как волярная поверхность плечевой кости у цокора намного шире, то и начало получается более обширным.

Добавочная головка—*m. epitrochleoanconeus* (рис. 19). У слепца начинается от медиального надмыщелка и идет с медиальной стороны к кончику олекранона. У цокора и у других грызунов его положение идентичное. Только соответственно удлинению олекранона удлинняются также и его пучки.

M. dorsoepitrochlearis (*m. tensor fasciae antebrachii*) (рис. 19). У слепца начинается от *m. latissimus dorsi*, занимая на нем довольно большую площадь, на сухожилии и на фасции его с латеральной стороны. Идет в виде толстого мощного мускула к олекранону, большей частью сливается с *caput longum m. triceps brachii*, меньшей частью идет к фасции предплечья. У цокора *Myospalax myospalax* и *Myospalax eysilanus* поразительное сходство в этом мускуле со слепцом, только начало на *m. latissimus dorsi* еще обширнее.

Первичное состояние *m. dorsoepitrochlearis* нужно считать таким: он начинается от *m. latissimus dorsi*, идет к фасции предплечья *Ornithorhynchus* (Coues по Leche). Уже у *Perameles* начало может находиться на лопатке, у *Pholidopus* и *Cycloturus* окончание доходит до фасции ладони (Макалистер—Macalister, 1873). У человекообразных обезьян очень слаб. У копытных начало прямо от лопатки (Дружинин, Климов). У грызунов Hill для *Thomomys* отмечает начало от латеральной стороны *m. latissimus dorsi* от фасции *m. teres major*, для *Geomys* так же и от лопатки, у *Aplodontis* от *m. latissimus dorsi*. Кроме того, от *m. latissimus dorsi* он начинается у *Neotoma*,

Dipodomys (Howell, 1926, 1932), *Rattus*, *Cricetulus*, *Ellobius*, *Meriones* (Гамбарян, 1948).

На основании всего вышеприведенного в отношении *m. dorsoepitrochlearis* можно сделать следующие выводы. Первичное положение *m. dorsoepitrochlearis* таковое: он начинается от *m. latissimus dorsi* и оканчивается на фасции предплечья. Такое положение характерно для многих грызунов; но у них уже (*Rattus*, *Meriones*) незначительная часть пучков оканчивается на олекраноне. Пучки, оканчивающиеся на олекраноне, имеют для роющих животных первостепенное значение, так как выполняют функцию экстензии локтевого сустава. Поэтому у роющих в процессе эволюции они сильнее всего развиваются и достигают таких больших размеров, которые мы видим у *Myospalax* и *Spalax*. Первоначальная основная функция—напряжение фасции предплечья у этих двух животных сменяется, и мускул в основном является разгибателем локтевого сустава, по мощности мало отстающим от *caput longum m. triceps brachii*. Такая смена функции *m. dorsoepitrochlearis* сильно увеличивает площадь начала разгибателей локтевого сустава. У других млекопитающих может не изменяться основная (первичная) функция, но начало переходит на лопатку (копытные и др.).

M. biceps brachii (рис. 19) у слепца имеется только длинная головка. Она начинается от *tuber scapulae*, далее идет в виде сухожилия через *sulcus bicipitis*, расположенного между *tuberculum majus* и *tuberculum minus* на плечевой кости. *M. biceps brachii*, уже начиная с проксимальной трети плечевой кости, становится постепенно мышечным и оканчивается целиком на локтевой кости в специальной выемке для сухожилий двухглавого и плечевого мускулов.

M. brachialis (рис. 19) у слепца начинается от плечевой кости, охватывая головку с латеральной и медиальной сторон. Большое количество пучков берет начало из-под *tuberculum minus*, а часть пучков—из-под *tuberculum majus*. Весь мускул огибает плечевую кость, с волярной стороны идет сначала латерально, огибает *crista tuberculi majoris* и идет по дорзальной стороне к костям предплечья. Оканчивается на локтевой кости латеральнее сухожилия *m. biceps brachii*.

M. pronator teres (рис. 19) у слепца—маленький мускул, начинающийся от медиального надмыщелка. Он оканчивается на лучевой кости проксимальнее половины всей ее длины.

M. supinator (рис. 19) начинается от латерального надмыщелка и оканчивается на лучевой кости с противоположной стороны на том же уровне, что и предыдущий мускул. Обычно выводят прямую зависимость в развитии этих мускулов и в отсутствии или наличии движений в луче-локтевом суставе. В случае слепца, несмотря на наличие обоих мускулов, как уже говорилось выше, луче-локтевой сустав является тугим и в нем крайне затруднены все движения. Поэтому эти мускулы, обычно описываемые как ротаторы, в этой работе относятся к группе флексоров.

Длинные мускулы кисти

Делятся на две основные группы: 1) мускулы, начинающиеся с латерального надмыщелка и дорзально-латеральной стороны костей предплечья; к ним относится вся экстензорная группа, 2) мускулы, начинающиеся от медиального надмыщелка и с волярной и с медиальной сторон костей предплечья; к ним относится вся флексорная группа.

Группа первая

M. extensor carpi radialis longus (рис. 21) у слепца начинается от проксимальной части гребня латерального надмыщелка, проходит под сухожилием *m. abductor pollicis longus*. Оканчивается *m. extensor carpi radialis longus* на второй пястной кости почти по ее середине с дорзальной стороны, создавая у окончания небольшой бугорок.

M. extensor carpi radialis brevis (рис. 21) начинается у слепца от проксимального конца гребня латерального надмыщелка плечевой кости, непосредственно дистальнее *m. extensor carpi radialis longus*. Сухожилие этого мускула проходит под *m. abductor pollicis longus* и поперечной связкой запястья. Сухожилие *m. extensor carpi radialis brevis* начинается на таком же уровне, на котором и у предыдущего, т. е. более чем в 2 раза длиннее брюшка мускула. Оканчивается на третьей пястной кости у ее медиопроксимального конца, создавая у своего прикрепления специальный бугорок.

M. extensor digitorum communis (рис. 21)—на рисунке указаны разной густотой точек производные этого мускула и *m. extensor digitorum lateralis*: 1) *m. ext. dig. lateralis*—темная штриховка, 2) I сухожилие *m. ext. dig. communis*—светлая штриховка, 3) II—темная штриховка, 4) III—без штриховки, 5) IV—светлая штриховка, 6) *m. extensor pollicis longus*—темная штриховка. У слепца *m. extensor digitorum communis* начинается от гребня латераль-

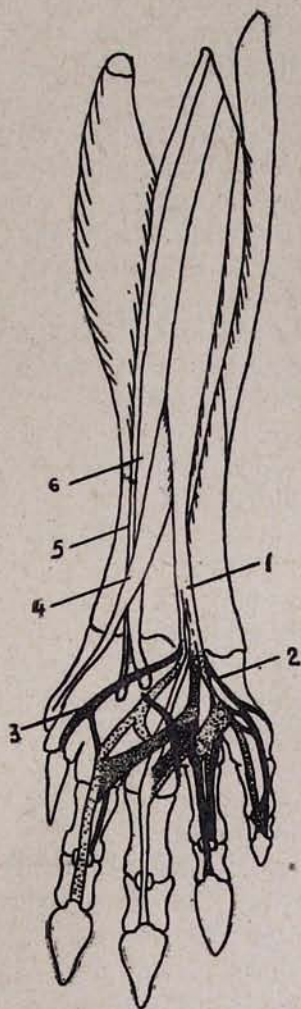


Рис. 21. Мускулатура дистальной части передней конечности—вид с дорзальной стороны: 1—*m. extensor digitorum communis*; 2—*m. extensor digitorum lateralis*; 3—*m. extensor pollicis longus*; 4—*m. abductor pollicis longus*; 5—*m. extensor carpi radialis longus*; 6—*m. extensor carpi radialis brevis*: темная штриховка—*m. extensor digitorum lateralis*, второе сухожилие *m. extensor digitorum communis* и *m. extensor pollicis longus*; светлая штриховка—2 и 4 сухожилия *m. extensor digitorum communis*. Остальные без штриховки.

ного надмышцелка, непосредственно дистальнее начала *m. m. extensor carpi radialis brevis et longus* и проксимальнее *m. ext. dig. lateralis*. Приблизительно на половине всей своей длины он делится на четыре сухожилия.

Все четыре сухожилия *m. extensor digitorum communis* объединены в один пучок рыхлой соединительной тканью, который проходит под глубоким слоем поперечной связки запястья и разделяется на четыре сухожилия, идущие к II—V пальцам. Первое сухожилие идет к V пальцу на уровне запястно-пястного сустава; оно дает ответвление широкое и плоское в медиальную сторону и два узких— в латеральную. Одно узкое выше пястнопальцевого сустава, другое ниже этого сустава—соединяются с сухожилием V пальца *m. extensor digitorum lateralis*. Медиальное ответвление в свою очередь делится на три части: 1) самая латеральная ветвь идет к латеральной стороне сессамовидной косточки, расположенной с дорзальной стороны IV пальца, между I и II фалангой. Еще латеральнее к этой косточке прикрепляется сухожилие *m. extensor digitorum lateralis* для IV пальца; 2) средняя ветвь наиболее широкая сливается с II сухожилием *m. extensor digitorum communis*; 3) ветвь самая медиальная проходит под II сухожилием *m. extensor digitorum communis* и оканчивается на третьем сухожилии этого мускула на уровне пястнофалангового сустава. Само же сухожилие идет по дорзальной стороне I пальца и оканчивается на концевой фаланге. II сухожилие идет к IV пальцу. На уровне середины IV пястной кости дает одну медиальную ветвь, немного дистальнее—вторую. 1-я медиальная ветвь идет сверху III сухожилия *m. ext. dig. communis* к IV сухожилию *m. ext. dig. communis* и прикрепляется к нему на уровне пястнофалангового сустава. 2-я медиальная ветвь идет к III сухожилию *m. ext. dig. communis*, оканчиваясь на нем на уровне пястнофалангового сустава. Само сухожилие идет к когтевой фаланге IV пальца. III сухожилие, самое мощное, идет без всяких ответвлений прямо к когтевой фаланге третьего пальца. IV сухожилие идет ко второму пальцу, давая на уровне середины второй пястной кости латеральное ответвление к III сухожилию, а само идет к когтевой фаланге второго пальца. На рис. 21 показаны схематично все эти ответвления.

У цокора взаимоотношения между ответвлениями *m. extensor digitorum communis* более простые и все три сухожилия дают ответвления в обе стороны; на счет окончания *m. extensor digitorum communis* на четырех боковых пальцах можно только сказать, что это—типичное положение для большинства млекопитающих.

M. extensor digitorum lateralis (рис. 21) у слепца начинается от самой дистальной части, с латеральной стороны латерального надмышцелка плечевой кости. Под ним начинается и крепко с ним срастается плечевая головка *m. extensor carpi ulnaris*, фасция этого мускула, кроме того, берет начало от длинной головки трехглавого

мускула и латеральной части олекранона. На середине общей длины делится на два сухожилия. Сухожилия единым пучком идут дистально, проходя через специальное отверстие между средней и глубокой частью поперечной связки запястья; дистальнее они раздваиваются и идут к V и IV пальцам. Сухожилие V пальца вдвое толще IV. Сухожилие V пальца на уровне запястно-пястного сустава дает ветвь в латеральную сторону, которая теряется в области этого сустава, а само сухожилие идет дистально, по пути отдает ветвь к сессамовидной кости, расположенной на суставе между I и II фалангами. Дальше это сухожилие прикрепляется к когтевой фаланге латерально от I сухожилия *m. extensor digitorum communis*. Сухожилие IV пальца без всяких ответвлений идет вплоть до сессамовидной кости на суставе между I и II фалангой IV пальца, где и оканчивается. По Дружинину, сохранение двух сухожилий *m. extensor digitorum lateralis* явление примитивное. Ослабление сухожилия к IV пальцу, а тем более его полное окончание на сессамовидной кости, возникло у слепца вторично и является началом процесса его редукции.

M. extensor carpi ulnaris (рис. 21) у слепца начинается двумя головками. Одна—более мощная—начинается сухожилием от латеральной стороны верхушки олекранона, кроме того, широким апоневрозом от латерального края локтевой кости. Локтевая головка также берет начало от фасции *m. triceps brachii*. Вторая головка (плечевая) начинается вместе с *m. extensor digitorum lateralis* от латерального надмыщелка плечевой кости. От этого обширного начала мускул идет дистально и на половине длины переходит в сухожилие. Оканчивается этот мускул на латеральной поверхности *Mc V*. У цокора прикрепление этого сухожилия почти на волярной поверхности *Mc V*, так что он становится из разгибателя сгибателем.

M. abductor pollicis longus, расположенный под *m. extensor carpi ulnaris*, у слепца начинается от всего латерального углубления локтевой кости. Фасция, одевающая этот мускул в виде апоневроза, прикрепляется по краям углубления, а сам мускул берет широкое начало прямо от надкостницы углубления. Небольшое число пучков этого мускула берет начало от сумки локтевого сустава в области лучевой кости. *M. abductor pollicis longus* огибает локтевую и лучевую кости и оканчивается на дорзомедиальной стороне проксимального конца первой фаланги пальца и отчасти на *praepollex*.

M. extensor pollicis longus (рис. 21) у слепца начинается от латеральной стороны локтевой кости тотчас же под началом *m. abductor pollicis longus*. У дистального конца локтевой кости сухожилие *m. extensor pollicis longus* создает латеральный желоб на локтевой кости и проходит по нему на кости пясти. В этом месте *m. extensor pollicis longus* резко заворачивает в медиальную сторону и идет к когтевой фаланге первого пальца, пересекая сверху своим сухожилием *m. m. extensor carpi radialis longus et brevis*. На уровне пяст-

но-запястного сустава *m. ext. pollicis longus* отдает латеральную ветвь, которая проходит под IV сухожилием *m. ext. dig. communis* и оканчивается на сессамовидной кости второго пальца. Эту ветвь, видимо, Лехе и считает за *m. extensor indicis proprius* слепцов.

Группа вторая

M. palmaris longus слепца начинается от медиального надмыщелка плечевой кости. Довольно толстое брюшко этого мускула идет медиальнее и глубже *m. flexor carpi ulnaris*, затем его сухожилие огибает сухожилие *m. flexor carpi ulnaris*. У дистальной части предплечья сухожилие расширяется, после чего оканчивается на ладонной фасции. Основные пучки конечной части сухожилия прикрепляются к *рае*pollex и к латеральному окончанию мозоли в области *os pisiforme*. *M. palmaris longus* очень прочно срастается со всей мозолью.

M. flexor carpi ulnaris начинается от волярной и волярно-медиальной части верхушки олекранона, а также от фасции разгибателей предплечья. Оканчивается на *os pisiforme*. Перед окончанием прокладывает в плотной соединительнотканной массе латеральной мозоли канал. Как говорилось выше, мозоль расположена в области запястья, пясти и дистального конца предплечья. Крайне плотная соединительная ткань особенно уплотняется по латеральному и медиальному краям, а также в своем дистальном конце создавая некоторые возвышения по бокам, что дало основание говорить Огневу: „создает как бы совок для отбрасывания земли“. В середине соединительная ткань более рыхлая с жировыми элементами. Все эти утолщения образуют ясный свод; его основаниями являются утолщения части, а крышей—кости пясти и запястья, плотно соединенные между собой сухожилиями.

M. flexor digitorum sublimis начинается у слепца от медиального надмыщелка. Его начало расположено под другим мускулом, частью сливается с началом *m. flexor digitorum profundus* (плечевой головкой) и с *m. flexor carpi radialis*. *M. flexor digitorum sublimis* идет дистально, приблизительно на половине длины делясь на три сухожилия; одно наиболее поверхностное начинается еще раньше у самого начала мускула в виде отдельного брюшка. Это волярное брюшко переходит в наиболее тонкое сухожилие. Все три сухожилия проходят под поперечной связкой запястья. Наиболее поверхностное идет к IV пальцу, раздваивается у пястно-фалангового сустава, идет по поверхностной стороне сухожилия *m. flexor digitorum profundus* почти до конца первой фаланги, проходя здесь под поперечной пальцевой связкой и здесь расходится, оканчиваясь на проксимальной части второй фаланги IV пальца.

У докора *m. flexor digitorum sublimis* начинается от олекранона сразу же под 4-й головкой *m. flexor digitorum profundus*, а также от медиального надмыщелка, притом первое начало в 2—3 раза

мощнее второго. Оканчивается этот мускул тремя сухожилиями. Среднее, очень широкое, воссоединяется с кольцевидной связкой пальца и оканчивается главным образом на дистальной трети I фаланги III пальца и отчасти на проксимальной части II фаланги. Сухожилие II пальца—как у слепца и совсем слабое.

M. flexor digitorum profundus (рис. 22) у слепца начинается тремя головками: первая и вторая—одна под другой—плечевые головки

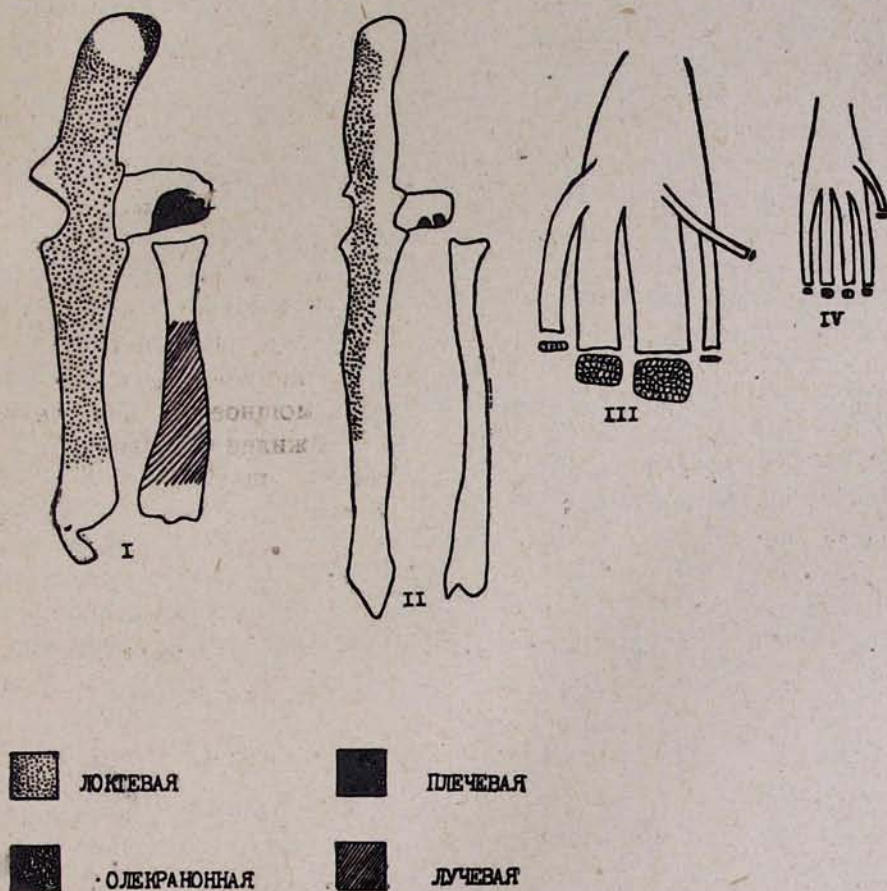


Рис. 22. Схема прикрепления *m. flexor digitorum profundus*: I—*Myospalax myospalax*, II—*Spalax leucodon*, III—общая пластинка *m. flexor digitorum profundus* *Myospalax myospalax*, IV—она же *Spalax leucodon*.

начинаются от медиального надмыщелка плечевой кости. Они более или менее слабые, идут сухожилием на волярную поверхность. Третья локтевая головка начинается от олекранона с самой верхушки по его волярному краю, по всей медиальной впадине—мышечно—прямо от надкостницы и по всей медиальной поверхности локтевой кости вплоть до ее дистальной трети. Сухожилие третьей части намного мощнее и подходит к ладони глубже, чем два предыдущих.

Все три сухожилия срастаются в один пласт. От этого пласта путем деления его на пять частей ответвляются конечные сухожилия. Три средних сухожилия более или менее одинаковой толщины, пятое сухожилие вдвое слабее средних, а первое лишь отчасти начинается сбоку (медиального) от пластинки, а главная часть начинается непосредственно от середины пластинки.

M. flexor digitorum profundus начинается от цокора четырьмя головками. Первая—плечевая. Эта головка, вероятно, двойственного происхождения, так как у нее начало двойное, при переходе в общее сухожилие явное деление на две части, кроме того, к этому выводу приводит и то, что у большинства грызунов их явно две. Вторая головка начинается от лучевой кости, от всей ее волярной поверхности. Третья головка начинается от локтевой кости, так же почти, как у слепца, т. е. от верхушки олекранона, где его немного оттесняют другие мускулы и до самой дистальной части этой кости, т. е. многим дистальнее, чем у слепца. Четвертая головка начинается от олекранона; она расположена сверху всех других сгибателей кисти. Все головки окончательно объединяются на дистальной части предплечья в виде общей сухожильной пластинки. Эта пластинка делится на четыре сухожилия, наиболее мощное из них среднее. От общей пластинки также идет слабое сухожилие к первому пальцу. Это сухожилие начинается от специальной щели, расположенной немного выше середины всей пластинки, благодаря чему при сгибании ее первый палец механически притягивается боком к ладони.

M. flexor carpi radialis у слепца начинается от медиального надмыщелка плечевой кости и идет рядом с пронатором к костям кисти. Оканчивается на второй и третьей пястных костях одним нераздельным сухожилием.

Короткая мускулатура кисти

В лапе слепца произошла перестройка мышечных элементов в сухожильные, которые вместе с костями кисти образуют крышу свода. Перестройка эта настолько глубока, что даже трудно гомологизировать сухожильные части с короткой мускулатурой кисти.

Для более ясного анализа мускулатуры слепца проводилось ее взвешивание как у слепца, так и у нескольких других видов грызунов (табл. 6).

Из таблицы видно, что ряд мышц у слепца имеет большое значение и они становятся особенно сильно развитыми. К этим мышцам относятся из мускулатуры переднего пояса: *m. spinotrapezius*, имеющая относительный вес 3,63 (у других грызунов она равняется 1,20—1,95). *M. occipitoscapularis*—7,35 (у других, приведенных в таблице—0,33—1,31). *M. latissimus dorsi* при сокращении поверхности прикрепления становится компактным, с относительным весом 5,87 и только у белки, у которой приведенная мышца занимает очень

Таблица 6

Вес мышц в процентах по отношению к общему весу скелета

Название мышц	<i>Spalax leucodon</i>	<i>Ellobius lutescens</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Sciurus persicus</i>
<i>Clavotrapezius</i>	0,06	0,37	0,72	0,44
<i>Trapezius p. cervicacalis</i>	1,54	1,95	1,59	1,20
<i>Spinotrapezius</i>	3,63	1,31	1,13	0,67
<i>Rhomboideus</i>	1,91	0,62	1,20	0,52
<i>Occipitoscapularis</i>	7,35	1,31	0,88	0,33
<i>Latissimus dorsi</i>	5,87	2,92	4,34	7,16
<i>Cleido-mastoideus</i>	0,52	0,49	0,33	0,31
<i>Sterno-mastoideus</i>	1,07	0,62	1,00	0,60
<i>Ectopectoralis</i>	6,69	2,98	3,90	4,33
<i>Endopectoralis</i>	1,37	2,89	1,76	1,23
<i>Pectoralis abdominalis</i>	—	0,54	0,82	0,79
<i>Subclavius</i>	3,19	0,51	0,16	0,15
<i>Serratus ventralis</i>	4,02	4,41	3,23	2,33
<i>Omotransversarius</i>	0,25	0,43	0,26	0,58
<i>Deltoides</i>	2,31	2,30	1,35	0,88
<i>Supraspinatus</i>	1,21	1,36	1,56	1,37
<i>Infraspinatus</i>	1,43	1,86	1,57	1,25
<i>Subscapularis</i>	1,48	2,17	1,72	2,30
<i>Teres major</i>	0,73	0,86	1,45	1,71
<i>Teres minor</i>	0,14	—	—	0,05
<i>Coracobrachialis</i>	0,03	0,09	0,09	0,26
<i>Anconeus longus</i>	7,75	4,20	3,24	2,64
<i>Anconeus lateralis</i>	1,85	2,20	0,85	1,46
<i>Anconeus medialis</i>	1,70	1,93	0,88	1,19
<i>Dorsoepitrochlearis</i>	1,60	0,20	0,26	0,13
<i>Epitrochleoanconeus</i>	0,13	0,16	0,05	0,07
<i>Biceps brachii</i>	0,52	0,74	0,52	1,67
<i>Brachialis</i>	0,65	0,99	0,66	0,39
<i>Pronator teres</i>	0,13	0,21	0,19	0,16
<i>Supinator</i>	0,03	0,07	0,09	0,08
<i>Brachioradialis</i>	—	—	—	0,75
<i>Ext. carpi radialis longus</i>	0,10	0,21	0,23	0,37
<i>Ext. carpi rad. brevis</i>	0,24	0,27	0,60	0,31
<i>Ext. digitor. communis</i>	0,18	0,26	0,27	0,21
<i>Ext. digit lateralis</i>	0,12	0,13	—	0,19
<i>Ext. pollicis longus</i>	0,03	—	—	0,25
<i>Abductor poll. longus</i>	0,16	0,10	0,13	0,22
<i>Ext. carpi ulnaris</i>	0,28	0,20	0,18	0,37
<i>Palmaris longus</i>	0,30	0,25	0,12	0,12
<i>Fl. digitorum sublimis</i>	0,43	0,38	0,38	0,56
<i>Fl. digitorum profundus</i>	0,80	0,82	110,01	1,66
<i>Fl. carpi ulnaris</i>	0,31	0,56	0,34	0,67
<i>Fl. carpi radialis</i>	0,10	0,18	0,43	0,21
Передняя конечность	62,15	45,70	33,47	42,04
Задняя конечность	25,9	32,59	43,84	85,0

обширную площадь, относительный вес ее достигает 7, 16. *M. ectopectoralis*—6,69 (у остальных—от 2,98—4,33), кроме того, этот мускул у слепца становится очень компактным, начинаясь только от грудины и реберных хрящей. *M. subclavius*—3,19 (у остальных от 0,15 до 0,51). Огромной мощности у слепца из мускулатуры свободной конечности достигают разгибатели локтевого сустава и в особенности длинная головка трехглавой мышцы—7,75 (у остальных—2,64—4,20) и *m. dorsoepitrochlearis*—1,60 (у остальных—0,13—0,26). Из длинной мускулатуры кисти можно отметить некоторое усиление *m. palmaris longus*—0,30 (у других грызунов от 0,12—0,25).

Одновременно с усилением ряда мышц в передней конечности слепа можно отметить и ослабление некоторых других мышц, которые для слепа имеют малое значение. Совсем слабой, почти полностью редуцированной является ключичная часть трапецевидной мышцы. Ослабляются мышцы связки—предостный и подлопаточный. Ослабляются сгибатели плечевого сустава и локтевого сустава: большой круглый, двуглавый и плечевой мышцы. Кроме того, ослабляется целый ряд разгибателей кисти и несущественных сгибателей кисти.

Мускулатура передней конечности у слепа намного тяжелее мускулатуры задней, и если разделить относительный вес мышц передней конечности на таковой задней, получаем следующие цифры: для слепа—2,4, для слепушенки—1,49, для крысы—0,761 и для белки—0,495.

Анализ функций органов системы движения передней конечности слепа

Органы системы движения передних конечностей у слепа в основном приспособляются к функции „активной“ опоры, необходимой при поднятии больших тяжестей. Активная опора—это отталкивание от земли с силой напряжения, равной силе, с которой животное толкает груз. Приспособление к выбрасыванию больших порций земли должно вызвать такие изменения в строении животного, чтобы, при наименьшей затрате энергии, не только поддерживать тело, но и поднимать сравнительно очень большие грузы, которые, как приводилось выше, могут быть в 20—25 раз больше веса тела самого животного. У слепа передние конечности в основном обслуживают поднятие тяжестей головой. Все остальные моменты рытья для строения передних конечностей этого зверька играют второстепенную роль или влияют на передние конечности аналогично влиянию функции поднятия тяжестей головою. Поднятие тяжестей головою возможно лишь при фиксации туловища между конечностями и при невозможности опускания туловища из-за сгибания локтевого сустава. Как указывалось выше, при поднятии тяжестей головой центр тяжести перемещается краниально. Отвесная линия центра тяжести (рис. 4) пересекает плечевой сустав посередине и проходит через упор кистями в почву. Такое положение центра тяжести делает особенно выгодным разгибание локтевого сустава, так как момент силы в нем становится особенно большим из-за отдаленного от локтевого сустава прохождения отвесной линии от центра тяжести.

Все сказанное позволяет искать следующих приспособлений в органах системы движения передних конечностей: 1) упор кистями в почву вызывает возникновение наиболее прочных и экономных образований в них; 2) усиление функции разгибания локтевого сустава, обслуживающего не только удержание туловища на определенном

уровне, но и поднимание его вместе с грузом; 3) фиксация туловища между конечностями; 4) усиление всех органов, участвующих в подъеме тяжестей головой.

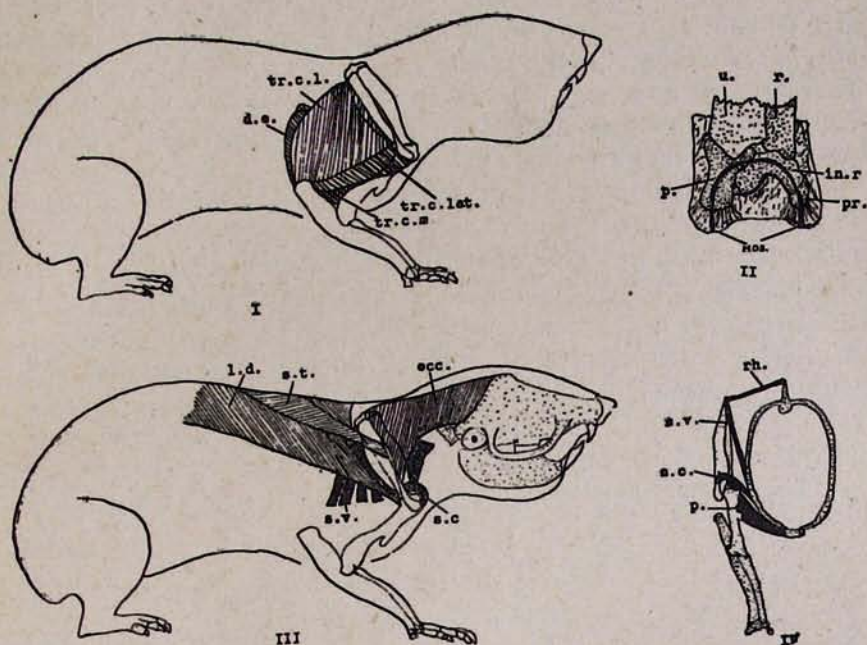


Рис. 23. Схема действия основных мышечных групп у слепца; I—действие разгибателей локтевого сустава; II—свод в кисти у слепца; III—мускулатура обуславливающая возможность работы *m. occipitoscapularis*; IV—мускулатура фиксирующая лопатку. d. e.—*m. dorsoepitrochlearis*, tr. c. l., tr. c. lat., tr. c. m.—*m. triceps brachii caput longum, laterale et mediale*, моз.—латеральное и медиальное утолщение мозоли, u.—*os ulna*, r.—*os radius*, p.—*os pisiforme*, in. r.—*os intermedium + radiale*, pr.—*os praepollex*, l. d.—*m. latissimus dorsi*, s. t.—*m. spinotrapezius*, occ.—*m. occipitoscapularis*, s. v.—*m. serratus ventralis*, s. c.—*m. subclavius*, rh.—*m. rhomboideus*, p.—*m. pectoralis*.

На рис. 23 схематично приведены основные особенности органов системы движения слепца, работающих при подъеме тяжестей головой. (I) изображает мышцы, влияющие на разгибание локтевого сустава: d. e.—*m. dorsoepitrochlearis*, tr. c. lat., tr. c. m.—медиальную и латеральную головки трехглавого мускула плеча, tr. c. l.—длинную головку трехглавого мускула. Мощное развитие всех этих мускулов и удлинение олекранона усиливает функцию разгибания локтевого сустава даже по сравнению со слепушкой почти в пять раз. В то же время известно, что для слепушки развитие разгибателей локтевого сустава тоже имеет немаловажное значение. Поэтому у белки разгибание локтевого сустава слабее, чем у слепца почти в 18 раз, а у крысы почти в восемь раз.

(II) изображает свод кисти, которым конечности упираются в землю. Свод, по Лесгафту (1905), наиболее выгодное и экономическое образование, объединяющее большую крепость с экономичностью. (P) этого свода является—*os pisiforme*; (in. r.)—*os intermedium + radiale*; (pr.)—*os preapollux*; (u.)—*os ulna*; (r.)—*os radius*; (моз.)—латеральное и медиальное утолщение мозоли, которые удерживаются в нужном положении благодаря развитию *m. palmaris longus*, который у слепца соответствующе усиливается по сравнению с другими грызунами (табл. 6).

(III и IV) изображают основные мускулы, фиксирующие туловище между лопатками для улучшения условий работы *m. occipitoscapularis*, который у слепца становится мощным поднимателем головы. По изображению можно судить о поднимании туловища при помощи грудного мускула; благодаря этому грудной мускул у слепца становится мощным и компактным. Работа мощного *m. occipitoscapularis*, ставшего у слепца поднимателем головы, возможна только при строгой фиксации лопатки, что обуславливает усиление *m. spinotrapezius*. Фиксация передних конечностей в определенном положении также обслуживается сильно развитым подключичным мускулом.

В ы в о ы

1. Эволюция землероев, в противоположность мнению Böker и Todorowa, шла разными путями, зависящими от способов рытья. Нами отмечено шесть типов рытья высокоспециализированных землероев.
2. Плотоядные землерои приспособляются к рытью в поверхностных слоях земли и поэтому у них обычно объединяется процесс разрыхления и выбрасывания земли в один процесс вклинивания, т. е. у них наблюдается однофазный тип рытья. Растительноядные землерои приспособляются к рытью в более глубоких слоях земли и поэтому у них обычно процессы разрыхления и выбрасывания земли совершаются попеременно, т. е. у них наблюдается двухфазный тип рытья.
3. Для землероев однофазного типа рытья нами отмечены две группы: а) подземные землерои—рытье типа вклинивания (*Talpa*, *Chrysochloris*, *Notoryctes*), б) наземные землерои—рытье типа откалывания (*Myrmecophaga*, *Dasypus*). Для землероев двухфазного типа рытья нами отмечены четыре группы: а) разрыхляющие землю резцами, выбрасывающие голову (*Spalax*), б) разрыхляющие землю резцами, выбрасывающие грудью (*Ellobius*), в) разрыхляющие землю передними конечностями, выбрасывающие голову (*Myospalax*), г) разрыхляющие землю передними конечностями, выбрасывающие грудью (*Geomys*).
4. Способность к рытью у слепца можно охарактеризовать следующими цифровыми данными: слепец весом 130 г за 113 минут выбросил 21,66 кг земли; другой слепец весом 140 г за 38 минут выбро-

сил 4,75 кг земли. Оба животных рыли в плотной, богатой галькой почве. Слепец приспосабливается к поднятию больших тяжестей. Он может поднять груз 3300 г на 6 см высоты, при этом само животное весит 200 г. Такой же груз поднимают животные весом 155, 170, 190 г. Для цокора нам не удалось найти данных, характеризующих его способность к рытью, и только теоретически можно предполагать о неменьшей способности к рытью. Для слепушенки можно привести следующие данные: а) слепушенка весом 67 г в среднем за одну минуту выкидывала 58 г земли, б) другая слепушенка весом 65 г выкинула 64 г земли.

5. Наиболее тяжелый процесс в рытье растительных земельеров—это процесс выбрасывания земли. На строение передних конечностей слепца больше всего влияет активная опора при поднятии груза головой. У цокора кроме поднятия груза головой почти равносильное влияние на строение передних конечностей оказывает разрыхление земли передними конечностями. У слепушенки на строение передних конечностей влияют оба процесса, но ни к одному из них специально слепушенка не приспосабливается.

6. В скелете слепца отмечены следующие основные характерные черты: а) удлинение лопатки, б) возникновение каудального гребня и каудальной площадки-лопатки, в) удлинение ключицы, г) возникновение сложного акромиально-ключичного сустава с костным мениском, д) изменение формы головки плечевой кости, так что плечевой сустав становится из многоосного одноосным, е) разрастание вширь и дистально *crista tuberculi majoris*, ж) удлинение олекранона, з) укорочение костей предплечья и кисти, и) расширение дистальных эпифизов IV и V пьстных костей.

7. Некоторые из этих явлений прослежены также и в постэмбриональный период онтогенеза слепцов, а именно: а) увеличение длины лопатки, б) разрастание по направлению дистально *crista tuberculi majoris*, в) увеличение ширины дистальных эпифизов пьстных костей.

8. У слепца вес скелета передних конечностей относительно более тяжелый, чем у некоторых других млекопитающих. Это утяжеление идет за счет относительно более тяжелой лопатки и особенно локтевой кости.

9. В мускулатуре слепца отмечены следующие основные характерные черты: а) усиление: *m. occipitoscapularis*, *m. subclavius*, *m. spinotrapezius*, *m. triceps brachii*, *m. dorsoepitrochlearis*, б) ослабление *m. biceps brachii*, *m. brachialis*, в) ослабление и превращение в мускулы связки: *m. supraspinatus*, *m. infraspinatus*, *m. subscapularis*, г) редукция *m. clavotrapezius*.

10. Во всех органах, в которых наблюдалось влияние схожих функций на строение передних конечностей цокора и слепца, наблюдается большое конвергентное сходство их строения.

11. Во всех органах, в которых у цокора влияние фактора разрыхления земли конечностями превалировало над влиянием фактора поднятия земли головою, наблюдается различие в строении системы движения.

12. Поднятие земли головою требует крепкой фиксации лопатки, плечевой кости и туловища; уменьшения возможности отведения конечности; усиления *m. triceps brachii*; усиления и смены функций *m. occipitoscapularis*.

13. У цокора разрыхление земли конечностями требует: подвижности лопатки и плечевой кости, отведения в плечевом суставе. Поэтому в мускулатуре цокора сохраняются краниальные пучки *m. spinotrapezius*, каудальные пучки *m. pectoralis*. Плечевой сустав позволяет производиться боковым движениям и т. д.

14. Специализация к определенному способу рытья, по всей вероятности, возникает на ранних этапах приспособления к рытью, и поэтому схожие адаптивные признаки землероев с разными типами рытья нужно считать возникшими конвергентно.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Анисимов А. Ф. 1938. Биология гигантского слепца *Spalax giganteus* Nehring. Уч. зап. С.-Осет. пед. ин-та, т. I, Орджоникидзе.
- Беме Л. Б. 1930. Краткий очерк экологии, распространения, экономического значения и мер борьбы со слепцом Кубанского округа. Изв. Сев.-Кавк. краевой станции защ. растен., т. VI—VII, Ростов на Дону.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. 1944. Определитель млекопитающих СССР, Москва.
- Бровар В. Я. 1940. О типе постэмбрионального роста скелета домашнего кролика *Oryctolagus cuniculus*, ДАН СССР, т. XXIX, № 2.
- Бровар В. Я. 1942. О типе постэмбрионального роста *Felis catus domesticus* L., ДАН СССР, т. XXXIV, № 1.
- Бровар В. Я. 1948. О типе постэмбрионального роста скелета морской свинки *Cavia sobaya*, Доклады ВАСХНИЛ, Научная конференция, 16—24. XII, в. VII, Л.
- Бровар В. Я. и Леонтьева Е. Ф. 1940. Постэмбриональный рост скелета крупного рогатого скота. I, „Вестник животноводства“, № 2.
- Бровар В. Я. и Леонтьева Е. Ф. 1944. Постэмбриональный рост скелета крупного рогатого скота, II, Тр. сель.-хоз. Академии им. Тимирязева, в. 31, Москва.
- Брэм А. Э. 1941. Жизнь животных, т. V, Москва.
- Виноградов Б. С. 1946. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих, Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 1.
- Виноградов Б. С. 1948. Приспособление животных к жизни в пустыне, „Животный мир СССР“, т. II, Москва—Ленинград.
- Гамбарян П. П. 1946. Мускулатура переднего пояса некоторых грызунов. Изв. АН Арм. ССР, № 7, Ереван.
- Гамбарян П. П. 1948. Мускулатура проксимального отдела передней конечности некоторых грызунов, Изв. АН Арм. ССР, т. I, № 3, Ереван.
- Дружинин А. Н. 1941. Морфо-функциональный анализ передних конечностей слона, сб. памяти Северцова, т. II, часть 2.
- Дукельская Н. М. 1932. Биология слепыша и испытание различных методов борьбы с ним, Тр. по защите растений, сер. IV, в. 2.
- Иванов М. В. 1933. Методы исследования грунтов, Москва—Ленинград.

- Иванов С. В. 1930. Сравнительная анатомия и физиология м. м. *biceps brachii*, *brachialis internus* млекопитающих, Русск. архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. IX, в. 2, Ленинград.
- Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади, Киев.
- Кашкаров Д. Н. и Станчинский. 1940. Курс зоологии позвоночных, изд. II, Москва—Ленинград.
- Климов А. Ф. 1927. Конечности сельскохозяйственных животных, Москва—Ленинград.
- Климов А. Ф. и Акаевский А. И. 1941. Анатомия домашних животных, т. 1, Москва.
- Ковешникова А. К. 1924. Сравнительно-анатомическое исследование м. *biceps brachii* млекопитающих и анатомия нижнего прикрепления его у человека, Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. IX, в. 2.
- Ковешникова А. К. 1928. Изменения формы лопатки животных в связи с переходом от горизонтального положения на четырех к вертикальному положению на двух конечностях, Изв. Науч. ин-та им. Лесгафта, т. XIV, в. 1 и 2.
- Лесгафт П. Ф. 1905. Основы теоретической анатомии, часть 1, изд. 2, исправленное, Петербург.
- Манзий С. Ф. 1949. Сравнительно-анатомический и функциональный анализ кисти млекопитающих (насекомоядные, хищные, грызуны), автороферат, Киев.
- Некипелов Н. В. 1946. Сведения о биологии даурского цокора, Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. биол., нов. сер., т. I, (4—5).
- Решетник Е. Г. 1941. Матеріали до вивчення систематики, географічного поширення та екології сліпаків (*Spalacidae*) УРСР, Зб. праць Зоол. музею № 24.
- Скалон и Некипелов. 1936. К познанию биологии манчжурского цокора, Изв. Гос. противочумного ин-та Сибири и ДВК, т. III.
- Строганов С. У. 1948. Систематика кротовых, Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 2, Москва—Ленинград.
- Фолитарек 1932. Распространение, биология и промыслы крота (*Talpa europaea braueri* Satunin) на Украине, Бюлл. Москов. общ. исп. прир., нов. сер. X, в. 3—4.
- Böker H. 1935. Einführung in der vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Jena.
- Cunningham 1882. Report on some points in the anatomy of *Thylacinus cynocephalus*, *Phalangista maculata* and *Phascogale calura*; with an account of comparative anatomy of intrinsic muscles and nerves of the mammalian pes. Report on scientific results of the voyage of challenger. Bd. 5.
- Gegenbauer C. 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig.
- Green. 1935. Anatomy of the Rat. Transactions of the American Philosophical Society Held in Philadelphia. For promoting useful knowledge. New series, vol. XXVII.
- Hill. 1937. Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys*. University of California. Publications in Zoology, vol. 42, № 2. California.
- Holliger. 1926. Anatomical adaptations in the thoracic limb of the California pocket gopher and other rodents. University of California Publication in Zoology. Vol. 13, № 12.
- Howell. 1926. Anatomy of the wood rat. Monographs of the American society of mammalogist № 1. Comparative anatomy of the subgenera of the American Wood rat (genus *Neotoma*). Ballimora.
- Howell. 1932. The Saltatorial rodent *Dipodomys*: the functional and comparative anatomy of its muscular and osseous systems. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences. Vol. 67, № 10.
- Leche. 1874—1900. D-r H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs-Musculatur. Säugetiere. Mammalia. Bd. VI, Abt. V.
- Macalister. 1873. A monograph on the anatomy of *Chlamydophorus truncatus* with notes on the structure other species of *Edentata*. Trans. Irish Academ., Bd. 25.

- Meckel*. 1828. System der vergleichenden Anatomie.
Miller, Gerrit and Giley. 1918. Synopsis of the supergeneris groups of rodents. Journ. Washington Acad. Sc., vol. 8, № 13.
Milne-Edwards. 1868—1874. Recherches pour servir a l'histoire naturelle des mammiferes comprenant des considerations sur la classification de ces animaux. Paris.
Todorowa. 1927. Die Entstehungen der Grabanpassungen bei *Talpa europea*. Gegenbaurs Morph. Jahrbuch, Bd. 57.
Weber. 1927—1928. Die Säugetiere. Aufl. II, Bd. I—II. Jena.
Wood. 1870. On a group of varieties of the muscles of the human neck, shoulder and chest with their transitional for and homologies in the Mammalia. Philos. Trans. of Royal Soc. Bd. 160, London.

9. 9. ՀԱՄԱՐԱԹԱՆ

ԳՈՐԵՀԱՄԱՆ (SPALAX LEUCODON NEHRINGI SATUNIN) ԱՌՋԵՎԻ ՎԵՐՋԱՎՈՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԴԱՊՏԻՎ ՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Այս աշխատությունում հեղինակը հիմնվելով գորեղամկան առջևի վերջավորությունների շարժողության օրգանների համեմատական բնութագրական և համեմատական անատոմիական անալիզի վրա, փորձում է որոշել նրա առջևի վերջավորությունների կազմության էվոլյուցիայի հարցը:

Հոդափոր կենդանիների էվոլյուցիան ի հակադրություն Böker-ի և Todorowa-ի կարծիքի՝ ընթացել է տարբեր ուղիներով, կախված փորելու ձևից: Հեղինակը լրիվ մասնագիտացած հոդափոր կենդանիների համար նշում է փորելու վեց տիպեր:

Փորելու պրոցեսի ամենածանր մոմենտը հողը դուրս գցելն է: Գորեղամկան առջևի վերջավորությունների կազմության վրա ամենից շատ ազդում է գլխով ծանրություն բարձրացնելը: Ցուկորի առջևի վերջավորությունների կազմության վրա բացի գլխով ծանրություն բարձրացնելուց համարյա հավասարաչափ ազդեցություն է թողնում առջևի վերջավորություններով հողը փխրեցնելը: Կուլրամկան առջևի վերջավորությունների կազմության վրա ազդում են նշված երկու պրոցեսները:

Գորեղամկան կմախքի կազմության մեջ նկատվում են հետևյալ հիմնական յուրահատուկ գծերը՝ ա) թիակի երկարացում, բ) թիակի կառուցվածքի և կառուցվածքի տարածության առաջացում, գ) անրակի երկարացում, դ) ուսոսկրի գլխիկի ձևի փոփոխությունը, որի հետևանքով ուսի հողը բազմաառանցքայինից վեր է ածվում մի առանցքայինի, ե) օլեկրանոնի երկարացում, զ) նախաուսի և թաթի ոսկորների կարճացում:

Գորեղամկան մատների մեջ նշվում են հետևյալ հիմնական յուրահատուկ գծերը՝ ա) m. occipitoscapularis, m. subclavis, m. spinotrapezius, m. triceps brachii և m. dorsoepitrochlearis մկանների ուժեղացում, բ) m. biceps brachii և m. brachialis մկանների թուլացում, գ) m. clavotrapezius մկանի ռեդուկցիան,

Գորեղամկան և ցուկորի բոլոր այն օրգաններում, որոնցում նկատվել է միանման ֆունկցիաների ազդեցությունը առջևի վերջավորությունների

կազմության վրա՝ նկատվում է այդ օրգանների կազմության կոնվերգենտ-նմանությունը:

Բոլոր այն օրգաններում, որոնցում ցոկորի մոտ վերջավորություններով հողը փխրեցնելու ֆակտորի ազդեցությունը գերակշռել է գլխով հողը բարձրացնելու ֆակտորի վրա, նկատվում է տարբերություն շարժողական սխեմների կազմության մեջ:

Մասնագիտացումը դեպի փորման հատուկ ձևը, մեր կարծիքով, առաջանում է փորման հարմարվելու սկզբնական էտապներում և այդ պատճառով գետնափոր կենդանիների միանման ադապտիվ հատկանիշները փորելու տարբեր տիպերով անհրաժեշտ է համարել կոնվերգենտ ճանապարհով ծագած: Այսպիսով թիակի, կոնքի, կրծոսկրի, ուսոսկրների, վզի ողերի նմանությունը, որոնք նշվում են Օգնեի կողմից, որպես ցոկորի և գորեղամկան ազգակցության հատկանիշներ, հարկավոր է համարել կոնվերգենտ առաջացած:

