

Ս. Ս. ԳԱՄԲԱՐՅԱՆ

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЫШЦ
КОНЕЧНОСТЕЙ ТАПИРА
(TAPIRUS AMERICANUS)

Պ. Պ. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

ՏԱՊԻՐԻ (TAPIRUS AMERICANUS) ՎԵՐՋԱՎՈՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԿԱՆՆԵՐԻ
ՄՈՐՖՈՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԸ

P. P. GAMBARIAN

MORPHOFUNCTIONAL ANALYSIS OF THE MUSCULATURE
OF EXTREMITIES OF TAPIRUS AMERICANUS

«Скелет древнейших непарнокопытных, к сожалению, нам известен очень мало, и потому мы должны подыскать такой живущий стойкий тип, который, быть может, мог бы дать некоторый намек на прежние соотношения. И в самом деле, мы имеем ныне существующий тип в виде тапира, которого мы можем рассматривать как мало измененного эоценового лофиодонта». В. О. Ковалевский.

Еще в палеоцене тапиры отделились от общего ствола непарнокопытных. Однако в настоящее время они вместе с носорогами являются ближайшими многопалыми предками лошадей. Лошади (род *Equus*) появились в результате длительного приспособления непарнокопытных к бегу на открытых пространствах. Поэтому они глубоко специализировались на ограниченном числе совершенно определенных и однообразных движений, которые обеспечивали им большие скорости бега при очень высокой выносливости. Эти качества привлекли внимание человека еще с доисторических времен, и лошади были одомашнены одними из первых. Глубокое понимание причин преобразования органов движения этой группы животных в филогенезе является основой для выбора научно обоснованных путей отбора при селекции новых пород, лечения и тренинга.

Изменение скелета непарнокопытных в филогенетическом ряду изучено в настоящее время лучше, чем изменения скелета в любой другой группе млекопитающих. Это стало возможным в связи с многочисленными палеонтологическими находками представителей группы, составляющих с большой степенью полноты естественный филогенетический ряд непарнокопытных. Исследование же филогенетических преобразований других органов движения (мышцы, связки) обычно проводилось

на искусственном ряде стопоходящих, пальцеходящих и копытоходящих (медведь, собака, лошадь) (Глаголев, 1952, 1954; Лебедев, 1961).

Тапиры, отделившись от общего ствола непарнокопытных, в процессе дальнейшего филогенеза развивались своим особым путем. Однако им, вероятно, свойственно наибольшее количество общих с предками лошадей особенностей в строении органов движения, что подметил в свое время уже В. О. Ковалевский (1960). «Из большого числа непарнокопытных, столь богато представленных в эоценовое время, возьмем лишь некоторые семейства, которые благодаря их богатому развитию оставили наибольшее число остатков своего прежнего существования и строение скелета которых нам подробно известно. Такое семейство образуют тапиры, которых мы рассматриваем как наиболее древних прототипов непарнокопытных, весьма вероятно, происходящих от нижнеэоценовых лофиодонтов и до нашего времени сохранивших основные (главные) черты их организации». Вполне понятно, что подробный сравнительно-анатомический анализ органов движения, а также сопоставление аллюров лошади и тапира позволят разъяснить ряд спорных вопросов о происхождении морфологических особенностей в строении высокоспециализированных бегунов-лошадей. Не приходится сомневаться, что такой анализ даст значительно больше, чем сравнение органов движения медведя, собаки и лошади.

Поэтому настоящая работа посвящена изучению особенностей строения мышц конечностей тапира, кулана и зебры с целью выяснения путей преобразования органов движения у непарнокопытных. Сравнение же органов движения непарнокопытных и других млекопитающих позволит судить о принципиальном сходстве или различии в путях преобразования их у млекопитающих при их специализации к бегу на открытых пространствах.

Материал и методика

Материалом для исследования послужил труп взрослого самца тапира (*Tapirus americanus*) из Ереванского зоопарка. Для сравнения использованы данные анализа зебры Чапмана (*Equus quagga chapmani*), кулана (*Equus hemionus onager*) и ряда парнокопытных и хищных млекопитающих.

Для анализа движений тапира проведена была киносъемка рыси и галопа самки тапира Ракета в Ереванском зоопарке (скорость съемки 40 кад/сек). Анализ движения лошади проведен по литературным данным и нашей киносъемке (скорость съемки 120 кад/сек). Анализ мышц проводился принятой нами методикой (Гамбарян, 1960). При киносъемке и в препаровке мышц большая помощь была оказана К. М. Гаспаряном, А. О. Саломатиным, И. Н. Щербанем и Л. Е. Оганесян*.

* Всем перечисленным лицам автор считает приятным долгом выразить свою признательность.

Глава I. МЫШЦЫ КОНЕЧНОСТЕЙ ТАПИРА

Данные о мышцах тапира приводят Кювье (Cuvier, 1835, 1849), Мури (Murie, 1872), Лехнер (Lechner, 1932), Стьернман (Stjernman, 1932), Кэмпбелл (Campbell, 1930), Брессу (Bressou, 1961). Однако наименование отдельных мышц и их описание у приведенных исследователей часто не совпадают. Поэтому здесь приводится краткое описание мышц исследуемого экземпляра, а затем сравнение наших данных с литературными. В некоторых, наиболее сложных, случаях приводится синонимика мышц.

§ 1. ПЕРЕДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ

а. Мышцы, соединяющие передние конечности с туловищем и головой

Трапецевидная мышца—*m. trapezius* делится на три части: *m. acromiotrapezius*, *m. spinotrapezius* и *m. clavotrapezius*.

Первые две части (рис. 1_{1,2}, 2_{11,12}) плохо дифференцируются. Границу между ними условно можно провести на уровне четвертого и пятого грудных позвонков. Начинаются обе эти части от выйной связки, не-

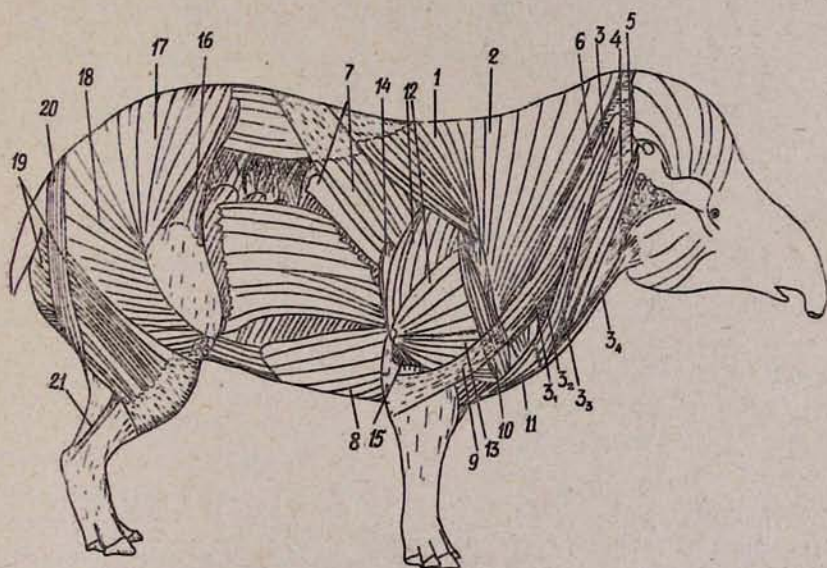


Рис. 1. Мышцы тапира, вид сбоку (поверхностный слой). 1—*m. spinotrapezius*; 2—*m. acromiotrapezius*; 3—3₄—*m. clavotrapezius*: 3—sensu stricto, 3₁—порция а, 3₂—порция б, 3₃—порция в, 3₄—*m. sternomandibularis*; 4—*m. cleidomastoideus*; 5—*m. sternomastoideus*; 6—*m. omotransversarius*; 7—*m. latissimus dorsi*; 8—*m. endopectoralis*; 9—апоневроз к предплечью; 10—*m. spinodeltoideus*; 11—*clavodeltoideus*; 12—*m. anconeus longus*; 13—*m. anconeus lateralis*; 14—*m. dorsoepitrochlearis*; 15—*m. epitrochleoanconeus*; 16—*m. tensor fasciae latae*; 17—*m. gluteus superficialis*; 18—*m. biceps anticus*; 19—*m. biceps posticus*; 20—*m. semitendinosus*; 21—сухожилие от *m. biceps posticus* к ахиллову сухожилию.

сколько отступая от затылочного гребня и от остистых отростков первых двенадцати грудных позвонков. До седьмого позвонка *m. spinotrapezius* прикрепляется мышечными зубцами, дальше апоневрозом. Оканчивается *m. spinotrapezius* на бугре ости лопатки, окончание же *m. acromiotrapezius* располагается от бугра ости лопатки дистально на фасции заострой мышцы вплоть до прикрепления *m. clavotrapezius*.

M. clavotrapezius (рис. 1з, 31, 54, 77) у тапира имеет две совершенно обособленные части: *m. clavotrapezius sensu stricto* и *m. sternomandibularis*. Первая начинается от апоневроза пластывидной мышцы, рядом с затылочным гребнем, и вскоре сливается в одно целое с *m. omotransversarius*. В свою очередь *m. omotransversarius* начинается от крыла атланта и слабо выраженными зубцами от поперечных отростков эпистофея слева, а справа—эпистофея и третьего шейного позвонка. Эта комплексная

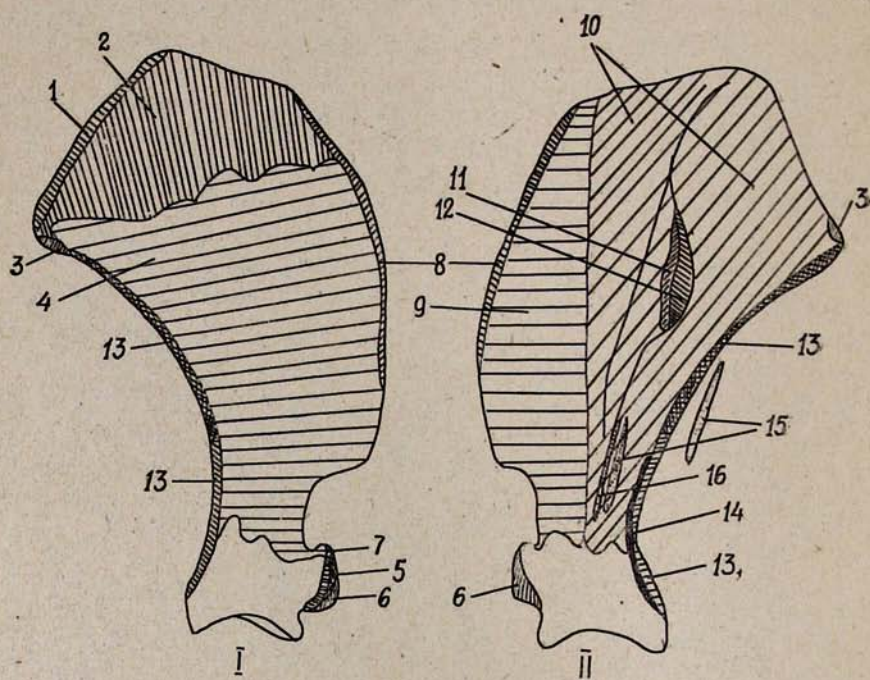


Рис. 2. Площади прикрепления мышц на лопатке. I—вид с медиальной стороны. 1—*m. rhomboideus*; 2—*m. serratus ventralis*; 3—*m. teres major*; 4—*m. subscapularis*; 5—*m. coracobrachialis*; 6—*m. biceps brachii*; 7—*m. endopectoralis*; 8—*m. sternoscapularis*; 9—*m. supraspinatus*; 10—*m. infraspinatus*; 11—*m. acromiotrapezius*; 12—*m. spinotrapezius*; 13—*m. anconeus longus*; 13—проксимальная часть, 13₁—дистальная часть; 14—*m. teres minor*; 15—16—область закрепления на фасции заострой мышцы: 15—*m. spinodeltoideus*, 16—*m. clavotrapezius* + *omotransversarius*.

мышца в дистальном отделе дифференцируется на три части: поверхностный (а) и глубокий (б) слои дорзальной порции и вентральную (с) порцию этой мышцы (рис. 3). Порция а оканчивается на поверхностной фасции в области лопаточной части дельтовидной мышцы. Поверхност-

ная фасция в свою очередь выделяет обособленный пласт, простирающийся в виде апоневроза до наружной фасции предплечья. Порция *b* оканчивается на фасции заостренной мышцы, а *c* переходит непосредственно в ключичную часть дельтовидной мышцы. Эта последняя оканчивается на дорзальной стороне плечевой кости, от гребня большого бугра плечевой кости до короновидной ямки.

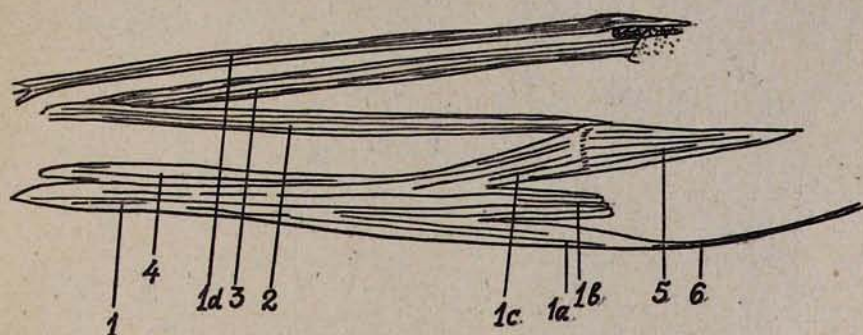


Рис. 3. Комплексная мышца. 1—*m. clavotrapezius*; 1a—порция а, 1b—порция б, 1c—порция с, 1d—*m. sternomandibularis*; 2—*m. clavomastoideus*; 3—*m. sternomastoideus*; 4—*m. omotransversarius*; 5—*m. clavodeltoideus*; 6—соединительнотканый апоневроз к предплечью.

*M. sternomandibularis** начинается от угла нижней челюсти и фасции жевательной мышцы и оканчивается на рукоятке грудной кости поверхностнее *m. ectopectoralis* и *m. sternomastoideus* (рис. 5₄, 7₄).

Грудинно-ключично-сосцевидная мышца—*m. sternocleidomastoideus* (рис. 1_{4,5}, 3_{2,3}, 5₅, 7_{5,6}) начинается от сосцевидного отростка височной кости, причем *m. cleidomastoideus* расположена поверхностнее, чем *m. sternomastoideus*. Первая оканчивается на ключичной части дельтовидной мышцы, а вторая на рукоятке грудины под *m. ectopectoralis* и *m. sternomandibularis*.

Строение комплекса *m. clavotrapezius*, *m. omotransversarius* и *m. sternocleidomastoideus* различно описывается в литературе. О представлениях Кювье можно судить лишь по его атласу (Cuvier, 1849), так как для тапира из этих мышц описывается только окончание «*Acromio basilarie*» (Cuvier, 1835), которое соответствует окончанию порции *b*. В упомянутом атласе имеется ряд противоречий в рисунках, из которых упомянем лишь основные: «*Sterno-mastoidien*» (табл. 320—321) соответствует *m. sternomandibularis*, а в табл. 323 эта же мышца обозначается как «*cleido-mastoidien*». «*Cleido-mastoidien*» (табл. 320—321) в табл. 323 именуется «*deltoidotrapeze*». Мури (1872) термином *m. cephalohumeralis* объединяет *m. clavotrapezius*, *m. cleidomastoideus*, *m. omotransversarius*; аналогично описывают эти мышцы и другие исследователи (Lechner, 1932; Stjernman, 1932; Campbell, 1936; Bressou, 1961), не вы-

* Подробнее о гомологии *m. sternomandibularis* и *m. clavotrapezius* см. Гамбарян (1960).

деляя самостоятельной порции *m. cleidomastoideus*. Эти авторы, по-видимому, отпрепаровывали ее вместе с порцией с *m. clavotrapezius*. На нашем экземпляре *m. cleidomastoideus* легко отделялась от *m. clavotrapezius*. На слияние *m. omotransversarius* и *clavotrapezius* указывает Кэмпбелл (1936).

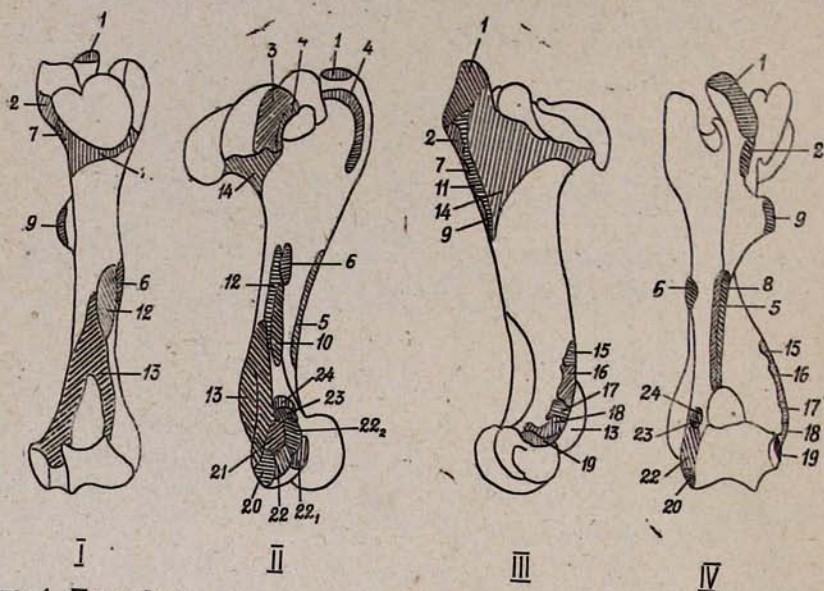


Рис. 4. Площади прикрепления мышц на плечевой кости: I — вид сзади, II — вид с медиальной стороны, III — вид с латеральной стороны, IV — вид спереди. 1—*m. supraspinatus*; 2—*m. infraspinatus*; 3—*m. subscapularis*; 4—*m. endopectoralis*; 5—*m. ectopectoralis*; 6—*m. teres major*; 7—*m. teres minor*; 8—*m. clavodeltoideus*; 9—*m. spinodeltoideus*; 10—*m. coracobrachialis*; 11—*m. anconeus lateralis*; 12—*m. anconeus medialis*; 13—*m. epitrochleoanconeus*; 14—*m. brachialis*; 15—*m. brachioradialis*; 16—*m. ext. carpi radialis*; 17—18—*m. ext. digitorum*: 17—*communis*, 18—*lateralis*; 19—*m. ext. carpi ulnaris*; 20—*m. fl. carpi ulnaris*; 21—*m. fl. digitorum sublimis*; 22—22₁—*m. fl. dig. profundus*, плечевые головки: 22—поверхностная, 22₁—глубокая, 22₂—средняя; 23—*m. fl. carpi radialis*; 24—*m. pronator teres*.

Ромбовидная мышца—*m. rhomboideus* (рис. 2₁, 6₁) начинается от выйной связки, несколько каудальнее затылочного гребня, а также от остистых отростков пяти первых грудных позвонков. Оканчивается она на медиальной стороне заостренной части позвоночного края лопатки.

Широчайшая мышца спины—*m. latissimus dorsi* (рис. 1₇, 4₇, 6₁₃) начинается от остистых отростков шестого—восемнадцатого грудных позвонков, причем от шестого и седьмого—мышечными зубцами, а от остальных—апоневрозом. Кроме того, она начинается также мышечным зубцом от одиннадцатого ребра. Пучки этой мышцы конвергируют и оканчиваются на круглой большой мышце. Мури (1872) и Брессу (1961) ошибочно указывают окончание этой мышцы на *m. teres minor*. Брессу приводит сведения о начале широчайшей мышцы спины от второго ребра, хотя на фиг. 4 и 10 дает вполне правильные рисунки, не совпадающие, однако, с текстом.

Зубчатая вентральная мышца—*m. serratus ventralis* (рис. 2₂, 6₂) начинается от крыла атланта и всех поперечных отростков шейных позвонков и девяти первых ребер. Начало мышцы от первого по седьмое ребро простирается от реберного бугорка дистально по ребру на протяжении: I—63 мм, II—76 мм, III—133 мм, IV—168 мм, V—211 мм, VI—215 мм, VII—212 мм, у VIII и IX ребер начало отступает от реберного бугорка— для VIII на 58 мм, а для IX на 82 мм—и зубцы закрепляются по этим ребрам на протяжении: VIII—192 мм, а IX—72 мм.

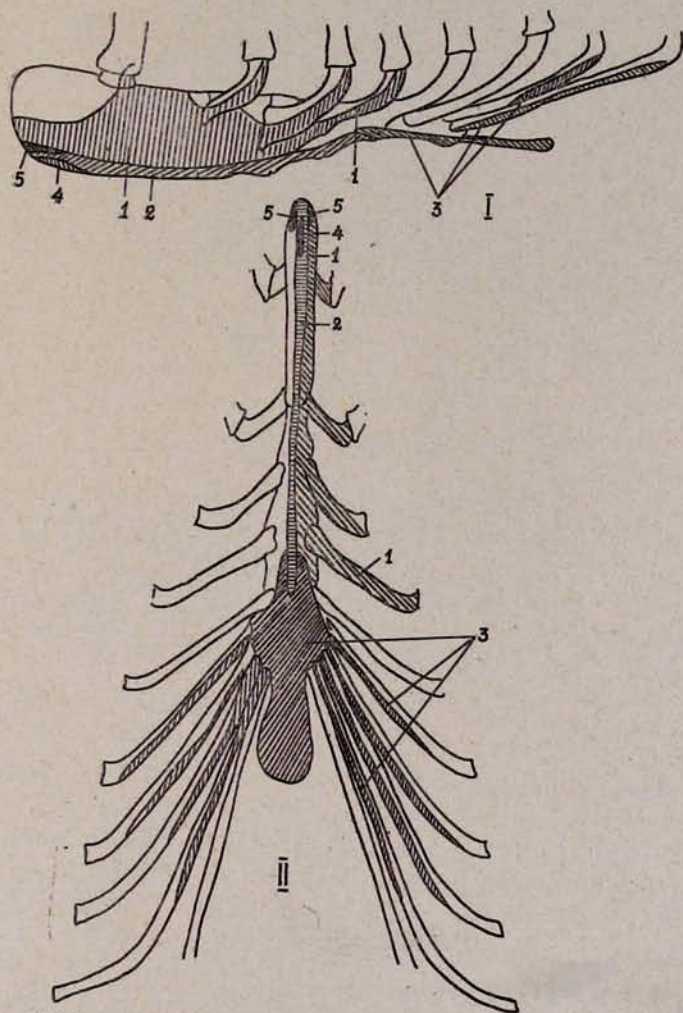


Рис. 5. Площади прикрепления мышц на грудной кости. I—вид сбоку, II—вид снизу. 1—*m. sternoscapularis*; 2—*m. ectopectoralis*; 3—*m. endopectoralis*; 4—*m. sternomandibularis*; 5—*m. sternomastoideus*.

Грудные мышцы—*m. pectoralis* делятся на три совершенно самостоятельные части: *m. ectopectoralis*, *m. endopectoralis* и *m. sternoscapularis*. *M. ectopectoralis* (рис. 4₅, 7₁) [grand pectoral portio sternale

(Cuvier, 1849), pectoralis major (Murie, 1872; Campbell, 1936), pectoralis superficialis (Stjernman, 1932), pectoralis majoris pars transversa (Bressou, 1961)] начинается от первых трех сегментов грудной кости, от рукоятки грудины и от сращения правой и левой сторон мышцы, на 62 мм краниальнее рукоятки грудины. Оканчивается она на дистальной части гребня большого бугра плечевой кости и по дорзаль-

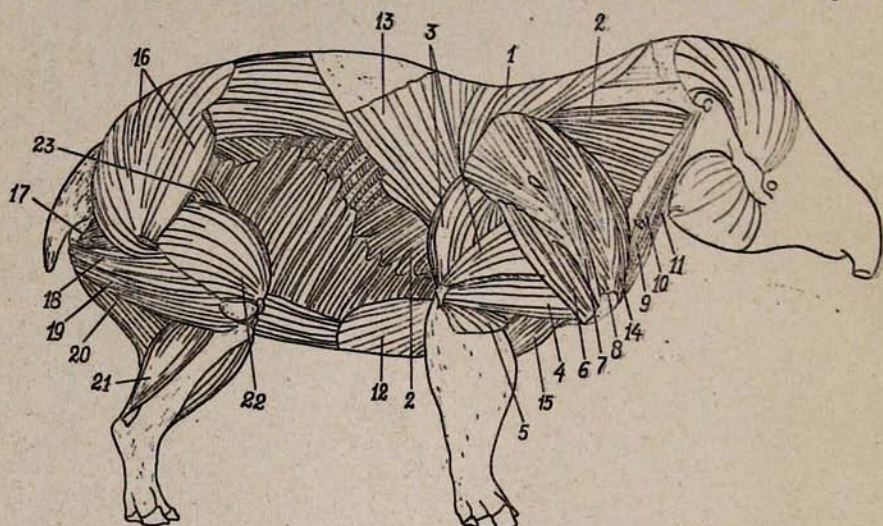


Рис. 6. Мышцы тапира, вид сбоку (второй слой). 1—*m. rhomboideus*; 2—*m. serratus ventralis*; 3—*m. anconeus longus*; 4—*m. anconeus lateralis*; 5—*m. epitrochleoanconeus*; 6—*m. deltoideus*; 7—*m. infraspinatus*; 8—*m. supraspinatus*; 9—*m. sternomastoideus*; 10—*m. cleidomastoideus*; 11—*m. sternomandibularis*; 12—*m. endopectoralis*; 13—*m. latissimus dorsi*; 14—*m. sternoscapularis*; 15—*m. brachialis*; 16—*m. gluteus medius*; 17—*m. quadratus femoris*; 18—*m. adductor*; 19—*m. semimembranosus*; 20—*m. gracilis posterior*; 21—*m. gastrocnemius lateralis*; 22—*m. vastus lateralis*; 23—*m. rectus femoris*.

ной поверхности плечевой кости до короновидной ямки, вместе с *m. clavodeltoideus*.

M. endopectoralis (рис. 1₈, 2₇, 4₄, 5₃, 6₁₂, 7₂) [*grand pectoral portio costale et meme ventrale* (Cuvier, 1849), *pectoralis minor* (Murie, 1872; Campbell, 1936), *pectoralis profundus* (Stjernman, 1932), *pectoralis majoris portio ascendes* (Bressou, 1961)] начинается от четвертого сегмента грудной кости и до конца мечевидного отростка, а также от фасции *m. rectus abdominis* и *m. obliquus abdominis externus* до уровня девятого реберного хряща. Оканчивается на большом бугре, на малом бугре плечевой кости, на кораконидном отростке лопатки и фасции дистальной части *m. supraspinatus*.

M. sternoscapularis (рис. 2₈, 5₁, 6₁₄, 7₃) [*petit pectoral* (Cuvier, 1849), *sternoscapularis* (Murie, 1872; Campbell, 1936), *pectoralis profundus* (Stjernman, 1932), *pectoralis minor* (Bressou, 1961)] начинается от боковой поверхности рукоятки грудины, первых четырех реберных хрящей и соответствующих сегментов грудины. Оканчивается она на фасции предостной мышцы и на краниальном крае лопатки. От пере-

мизия этой мышцы обособляется соединительнотканый пучок, направляющийся к сухожильной перемычке, расположенной на границе между *m. clavotrapezius* и *m. clavodeltoideus* и являющейся гомологом ключицы.

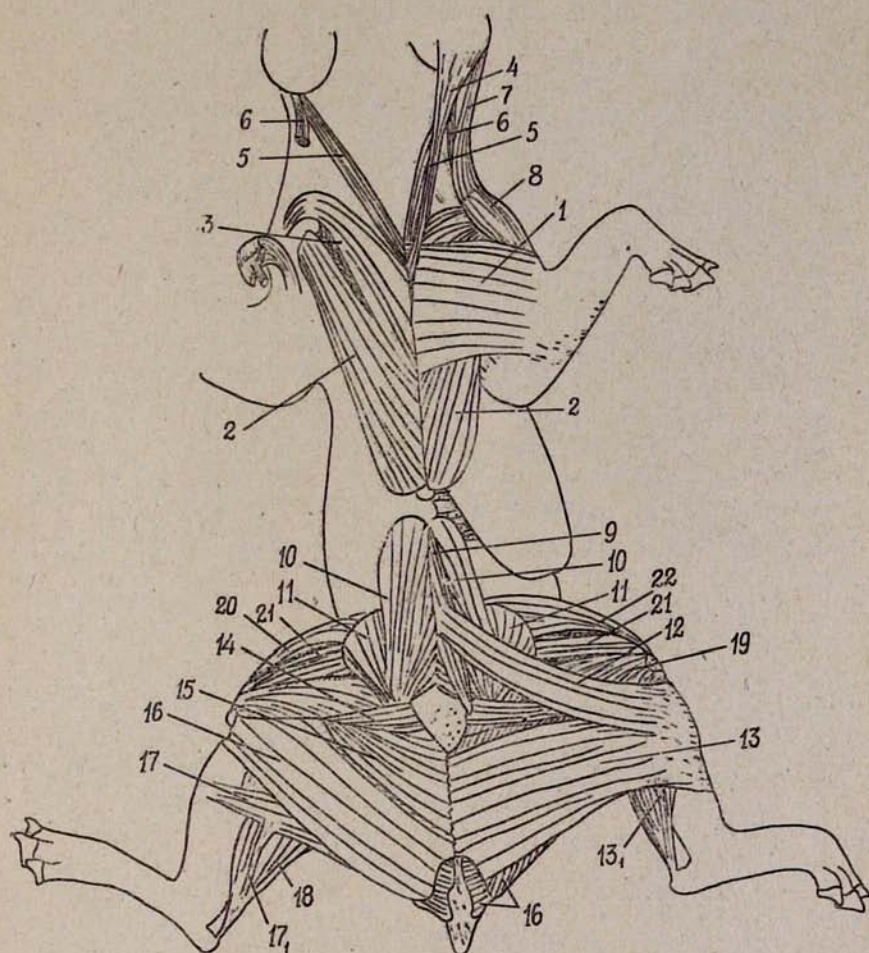


Рис. 7. Мышцы тапира, вид снизу. 1— *m. ectopectoralis*; 2— *m. endopectoralis*; 3— *m. sternoscapularis*; 4— *m. sternomandibularis*; 5— *m. sternomastoideus*; 6— *m. cleidomastoideus*; 7— *m. clavotrapezius*; 8— *m. clavodeltoideus*; 9— *m. psoas minor*; 10— *m. psoas major*; 11— *m. iliacus*; 12— *m. gracilis anterior*; 13— *m. gracilis posterior*; 13₁— его сухожилие к ахилловому сухожилию; 14— *m. pectineus*; 15— *m. adductor*; 16— *m. semimembranosus*; 17— *m. semitendinosus*; 17₁— его сухожилие к ахилловому сухожилию; 18— *m. gastrocnemius*; 19— *m. vastus medialis*; 20— *m. vastus lateralis*; 21— *m. rectus femoris*; 22— *m. tensor fasciae latae*.

6. Мышцы проксимального отдела передней конечности

Дельтовидная мышца — *m. deltoideus* обычно делится на три части: *m. clavodeltoideus*, *m. spinodeltoideus* и *m. acromiodeltoideus*. Первая описана выше вместе с *m. clavotrapezius*; что касается двух осталь-

ных, то у тапира они фактически неразделимы. Они начинаются от фасции заостренной мышцы в виде двух зубцов (каудальный зубец, вероятно, гомологичен *m. spinodeltoideus*, а краниальный — *m. acromiodeltoideus*), а оканчиваются на гребне большого бугра плечевой кости. Мури (1872)

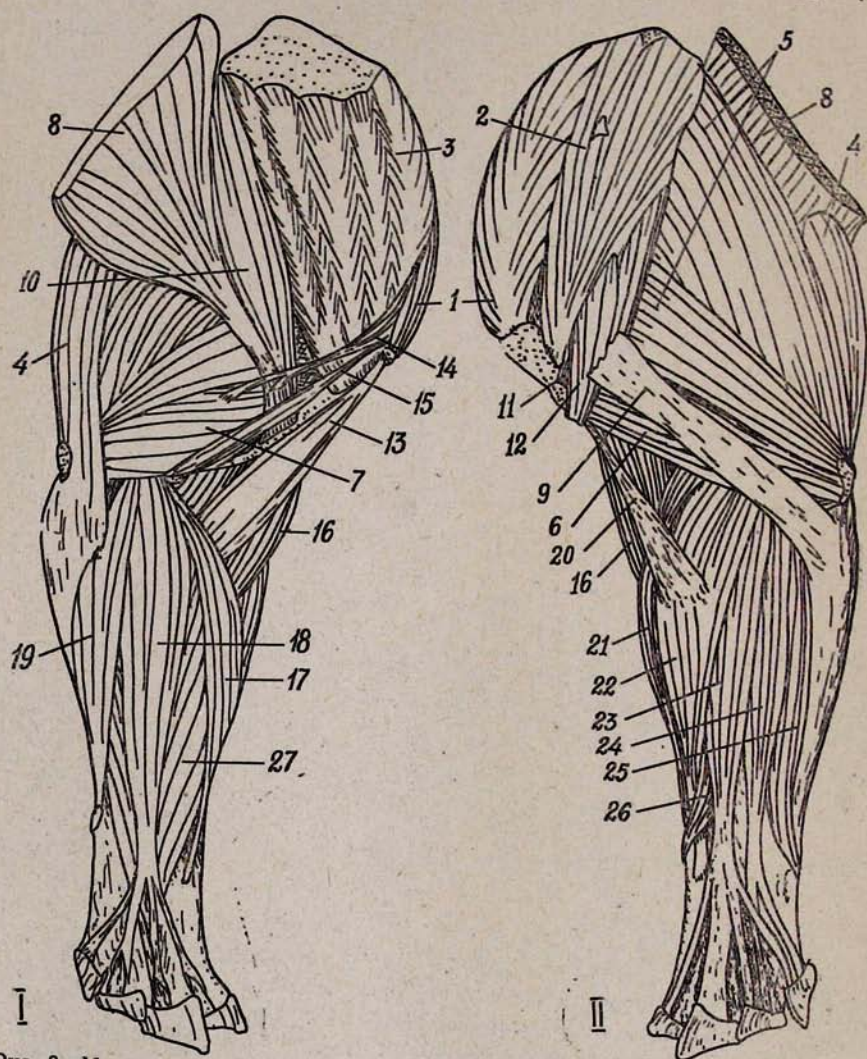


Рис. 8. Мышцы свободной конечности тапира: I—вид с медиальной стороны, II—вид с латеральной стороны. 1—*m. supraspinatus*; 2—*m. infraspinatus*; 3—*m. subscapularis*; 4—*m. dorsoepitrochlearis*; 5—*m. anconeus longus*; 6—*m. anconeus lateralis*; 7—*m. anconeus medialis*; 8—*m. latissimus dorsi*; 9—апоневроз к предплечью; 10—*m. teres major*; 11—*m. teres minor*; 12—*m. coracobrachialis medius*; 13—*m. biceps brachii*; 14—*m. coracobrachialis longus*; 15—*m. coragitorum sublimis*; 16—*m. brachialis*; 17—*m. fl. carpi radialis*; 18—*m. fl. digitorum radialis*; 19—*m. fl. carpi ulnaris*; 20—связка от плеча к *m. ext. carpi radialis*; 21—*m. brachioradialis*; 22—*m. ext. carpi radialis*; 23—*m. ext. dig. communis*; 24—*m. ext. digitorum lateralis*; 25—*m. ext. carpi ulnaris*; 26—*m. abd. pollicis longus*; 27—*m. fl. digitorum profundus*.

описывает эту мышцу аналогично, а на табл. VIII он же путает ее с латеральной головкой трехглавой мышцы плеча.

Предостная мышца—*m. supraspinatus* (рис. 2₉, 4₁, 6₈, 8₁) начинается от передней половины предостной ямки и оканчивается на верхушке большого бугра плечевой кости. Кэмпбелл (1936) указывает, что эта мышца занимает всю предостную ямку.

Заостная мышца—*m. infraspinatus* (рис. 2₁₀, 4₂, 6₇, 8₂) начинается от всей заостной ямки и задней половины предостной ямки, оканчивается же на большом бугре плечевой кости.

Подлопаточная мышца—*m. subscapularis* (рис. 2₄, 4₃, 8₃) начинается почти от всей подлопаточной ямки, кроме проксимального треугольника, занятого окончанием зубчатой вентральной мышцы. Оканчивается она на малом бугре плечевой кости.

Круглая большая мышца—*m. teres major* (рис. 2₃, 4₆, 8₁₀) начинается от каудального угла лопатки и фасции подлопаточной мышцы и оканчивается на специальном бугре медиальной губы плечевой кости.

Круглая малая мышца—*m. teres minor* (рис. 2₁₄, 4₇, 8₁₁) начинается от дистальной трети каудального края лопатки и оканчивается на большом бугре плечевой кости дистальнее окончания заостной мышцы.

Клюво-плечевая мышца—*m. coracobrachialis* (рис. 2₅, 4₁₀, 8_{14,15}) начинается от кораконидного отростка лопатки и отчасти от фасции предостной мышцы. Оканчивается она двумя порциями: одна, по всей вероятности, гомологична *m. coracobrachialis longus* (Гамбарян, 1960), очень слабая, целиком начинается от фасции предостной мышцы и оканчивается на фасции дистальной части круглой большой мышцы и на фасции медиальной головки трехглавой мышцы плеча. С правой стороны эта порция целиком превратилась в сухожилие. Вторая порция, гомологичная *m. coracobrachialis medius*, оканчивается на медиальной губе плечевой кости, между специальным бугром—местом крепления круглой большой мышцы и началом сгибателей кисти. В литературе встречается указание на наличие лишь второй порции (*m. coracobrachialis medius*).

Двуглавая мышца плеча—*m. biceps brachii* (рис. 2₆, 8₁₃, 9₈) начинается от бугра лопатки, а оканчивается тремя ножками на лучевой кости: первая—на дорзальной ее поверхности, вторая и третья—на медиальной губе (проксимальная и дистальная). Мури (1872) указывает окончание этой мышцы только на медиальной губе лучевой кости. Стьернман (1932) обнаружил две ножки: дорзальную и на медиальной губе лучевой кости. Кэмпбелл (1936) и Брессу (1961) упоминают о наличии, кроме единственной лучевой ножки, еще и локтевой. Нам кажется, что за вторую ножку ими принято окончание на медиальной стороне лучевой кости.

Плечевая мышца—*m. brachialis* (рис. 4₁₄, 6₁₅, 8₁₆, 9₇) начинается от шероховатости треугольной формы между дистальным краем головки плечевой кости и латеральным краем гребня большого бугра плечевой кости. Оканчивается она двумя ножками: на дорзальной стороне лучевой кости и на проксимальном конце локтевой кости.

Трехглавая мышца плеча—*m. triceps brachii* делится на три части: латеральную, медиальную и длинную локтевые мышцы.

Длинная локтевая мышца—*m. anconeus longus* (рис. 1₁₂, 2₁₃, 6₃, 8₅, 9₁) начинается от всего каудального края лопатки. Часть мышцы, начинающаяся от дистальной трети каудального края лопатки идет к верхушке олекранона почти параллельными пучками. Остальная часть длинной

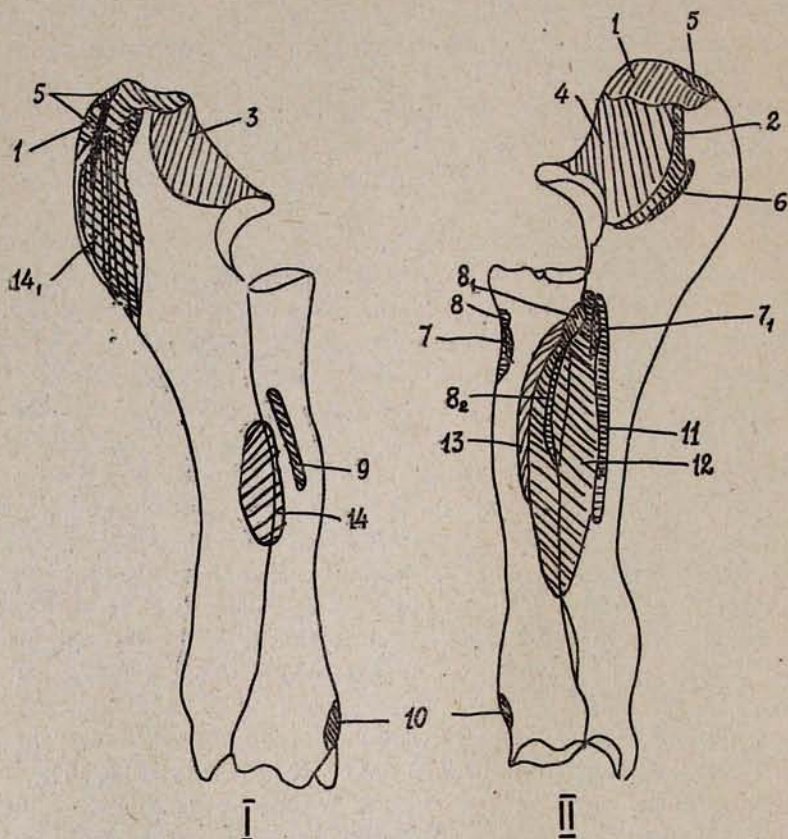


Рис. 9. Площади прикрепления мышц на костях предплечья. I—вид с медиальной стороны, II—вид с латеральной стороны. 1—*m. anconeus longus*; 2—*m. anconeus lateralis*; 3—*m. anconeus medialis*; 4—*m. epitrochleoanconeus*; 5—*m. dorsoepitrochlearis*; 6—*m. clavotrapezius*+*m. omotransversarius*; 7—*m. brachialis*, 7₁—локтевая; 8—*m. biceps brachii*; 8₁, 8₂—медиальной губы луча; 9—*m. pronator teres*; 10—*m. brachioradialis*; 11—*m. ext. digitorum lateralis*; 12—*m. abductor pollicis longus*; 13—*m. ext. digitorum communis*; 14—*m. fl. digitorum profundus*, 14₁—его олекранонная головка.

локтевой мышцы, начинающаяся от проксимальных двух третей каудального края лопатки, прикрепляется к дистальной части под углом в 40°.

Латеральная локтевая мышца—*m. anconeus lateralis* (рис. 1₁₃, 4₁₁, 6₄, 8₆, 9₂) начинается от латерального края проксимальной части гребня большого бугра плечевой кости. Оканчивается на олекраноне и длинной локтевой мышце.

Медиальная локтевая мышца—*m. anconeus medialis* (рис. 4₁₂, 8₇, 9₃) начинается от медиальной губы плечевой кости около окончания круглой большой мышцы. Оканчивается она на медиальной стороне олекранона. Кювье (1849) в табл. 320—321 термином «*portio humérale externe*» обозначает дистальную часть *m. anconeus longus*, а в табл. 322—*m. anconeus lateralis*. Термином «*ancone externe*» у него обозначена олекранонная головка глубокого сгибателя пальцев.

M. epitrochleoanconeus lateralis (рис. 1₁₅, 4₁₃, 6₅, 9₄) начинается от волярной поверхности дистальной трети плечевой кости и оканчивается на латеральной поверхности олекранона.

M. dorsoepitrochlearis (рис. 1₁₄, 8₄, 9₅) начинается от латеральной стороны широчайшей мышцы спины, а оканчивается большей частью на верхушке олекранона, сливаясь с *m. anconeus longus*. Небольшое количество ее пучков переходит на медиальную фасцию предплечья. Кэмпбелл (1936) указывает на расширение начала мышцы вплоть до лопатки, а Брессу (1961)—до круглой большой мышцы.

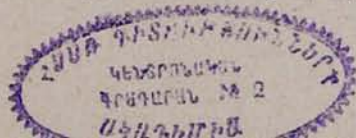
в. Мышцы дистального отдела передних конечностей

Круглый пронатор—*m. pronator teres* (рис. 4₂₄, 9₉) начинается от медиального надмышелка плечевой кости, оканчивается на медиальном крае лучевой кости. Он сильно пронизан сухожилиями и очень слабо развит.

Плечелучевая мышца—*m. brachioradialis* (рис. 4₁₅, 8₂₁, 9₁₀) начинается от проксимальной части гребня латерального надмышелка плечевой кости, а оканчивается на медиальном бугре дистального эпифиза лучевой кости. Стьернман (1932) находил эту мышцу только у молодого экземпляра, на основе чего заключил, что она с возрастом редуцируется. Однако Кювье (1849), Мури (1872), Кэмпбелл (1936) и Брессу (1961) находили эту мышцу у взрослых животных. Поэтому, надо полагать, что случай отсутствия плечелучевой мышцы является исключением, а не свидетельствует о ее редукции с возрастом.

Лучевой разгибатель кисти—*m. ext. carpi radialis* (рис. 4₁₆, 8₂₂, 10₃) начинается от гребня латерального надмышелка плечевой кости, непосредственно дистальнее плечелучевой мышцы, и оканчивается на проксимальном конце второй и третьей пястных костей. По данным других авторов, эта мышца оканчивается на третьей и четвертой пястных костях (Campbell, 1936), на третьей пястной кости (Murie, 1872; Stjernman, 1932; Bressou, 1961). В данные Кэмпбелла (1936), очевидно, вкралась ошибка, так как он пишет об окончании этой мышцы с медиальной стороны третьей и четвертой пястных костей. Нужно думать, что вместо четвертой речь должна идти о второй пястной кости, так как четвертая пястная кость расположена латерально, а не медиально от третьей пястной кости.

Общий разгибатель пальцев—*m. extensor digitorum communis* (рис. 4₁₇, 8₂₃, 9₁₃, 10₆) начинается от гребня латерального надмышелка плечевой кости, непосредственно дистальнее предыдущей мышцы, а также



латеральной стороны лучевой кости. Оканчивается он на суставных сумках пястно-фаланговых и межфаланговых суставов, а также на копытной фаланге всех четырех пальцев. Наиболее мощное сухожилие идет к третьему пальцу, менее мощное—к четвертому, более слабое—ко второму и самое слабое—к пятому пальцу.

Латеральный разгибатель пальцев—*m. ext. digitorum lateralis* (рис. 4₁₈, 8₂₄, 10₇) начинается от латерального надмыщелка плечевой кости и проксимальной части латерального гребня локтевой кости и оканчивается на латеральной стороне суставных сумок четвертого и пятого пальцев и копытной фаланге.

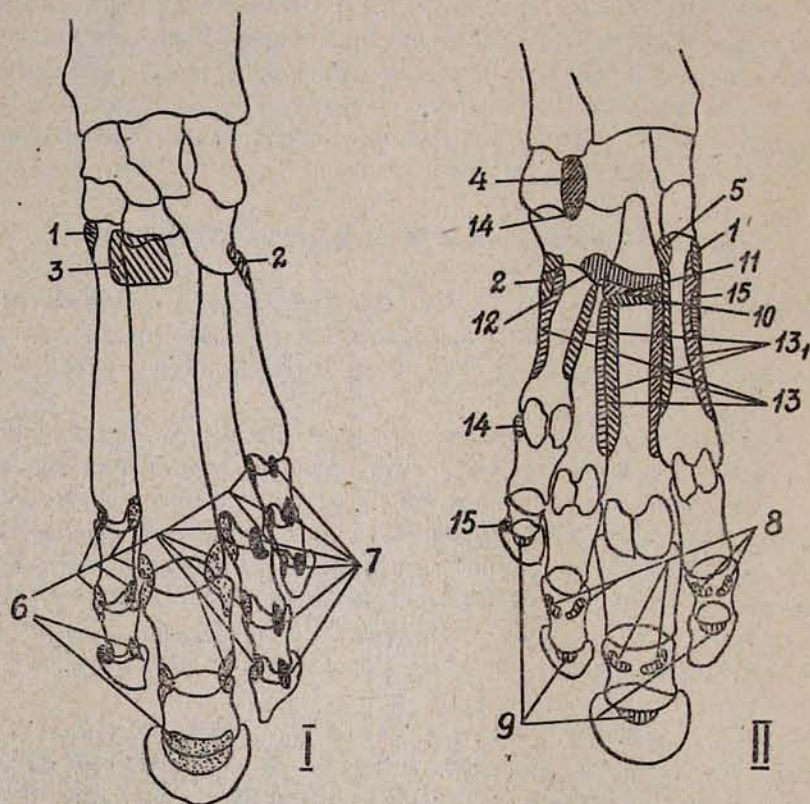


Рис. 10. Прикрепление мышц на костях кисти. I—вид с дорзальной стороны, II—вид с волярной стороны. 1—*m. abductor pollicis longus*; 2—*m. ext. carpi ulnaris*; 3—*m. ext. carpi radialis*; 4—*m. fl. carpi ulnaris*; 5—*m. fl. carpi radialis*; 6—7—*m. ext. digitorum*: 6—*communis*, 7—*lateralis*; 8—9—*m. fl. digitorum*: 8—*sublimis*, 9—*profundus*; 10—12—*m. adductor digiti*: 10—*indicis*, 11—*quarti*, 12—*quinti*; 13—*m. interossei lateralis*, 13₁—*m. interossei medialis*; 14—*m. abductor digiti quinti*; 15—*m. palmaris brevis*.

Локтевой разгибатель кисти—*m. ext. carpi ulnaris* (рис. 4₁₉, 8₂₅, 10₂) начинается от латерального надмыщелка плечевой кости и оканчивается на проксимальном конце латеро-волярной поверхности пятой пястной кости. От гороховидной косточки к конечному сухожилию подходит мощ-

ный сухожильный пучок. Вероятно, этот пучок облегчал переход окочания локтевого разгибателя кисти на *os pisiforme*, что становится характерным для лошадей.

Отводящая мышца большого пальца—*m. abductor pollicis longus* (рис. 8₂₆, 9₁₂, 10₁) начинается на латеральной стороне средней части лучевой и локтевой костей. Оканчивается она на медиоволярной стороне проксимального конца второй пястной кости.

Лучевой сгибатель кости—*m. carpi radialis* (рис. 4₂₃, 8₁₇, 10₅) начинается от медиального надмыщелка плечевой кости и оканчивается на волярной стороне проксимального конца второй пястной кости.

Локтевой сгибатель кисти—*m. fl. carpi ulnaris* [*m. palmaris longus* (Murie, 1872)] (рис. 4₂₀, 8₁₉, 10₄) начинается от медиального надмыщелка плечевой кости, а оканчивается на гороховидной косточке запястья.

Поверхностный сгибатель пальцев—*m. fl. digitorum sublimis* (рис. 4₂₁, 8₁₈, 10₈) начинается от медиального надмыщелка плечевой кости. Оканчивается он сухожилиями на проксимальном конце второй фаланги второго, третьего и четвертого пальцев. Перед окончанием каждое из них раздваивается и пропускает в образующейся развилке сухожилия глубокого сгибателя пальцев.

Глубокий сгибатель пальцев—*m. fl. digitorum profundus* (рис. 4₂₂, 8₂₇, 9₁₄, 10₉) начинается тремя плечевыми, олекранонной и лучевой головками. Все они сливаются в одно сухожилие, которое вновь делится на четыре сухожилия, идущие к когтевым фалангам всех четырех пальцев.

г. Короткие мышцы кисти

Исследователи, рассматривавшие эту группу мышц у тапира, насчитывали в ней разное число мышц. Нам кажется наиболее правильным следующее разделение: 1—*m. palmaris brevis*, 2—*m. abductor digiti quinti*, 3—*m. m. lumbricales* (три части), 4—*m. m. adductores manus* (три части), 5—*m. m. interossei* (восемь частей).

Короткая ладонная мышца—*m. palmaris brevis* (рис. 10₁₅, 11₂) наиболее поверхностная мышца ладонной стороны кисти. Начинается она от поверхностной фасции проксимального конца второй пястной кости и оканчивается в области копытной фаланги пятого пальца. Мури (1872), описывая *m. flexor brevis manus*, упоминает об ее окончании на всех четырех пальцах и изображает на рисунке широкую мышцу с продольным направлением волокон, идущих ко всем пальцам. Кэмпбелл (1936) описывает *m. fl. brevis manus* как мышцу, начинающуюся на пятой пястной кости и оканчивающуюся на пятом пальце. Брессу (1961) описывает начало *m. palmaris brevis* от *os pisiforme*, а окончание на пятом пальце. На рис. же 12 он изображает ее так же, как она выше описывается нами.

Червеобразные мышцы—*m. m. lumbricales* имеют три небольших брюшка. Первое начинается от медиального сухожилия *m. fl. digitorum sublimis*, а два других—от общего сгибательного сухожилия

m. fl. digitorum profundus. Оканчиваются они на II, III, IV пальцах с медиальной стороны копытных фаланг.

Отводящая мышца пятого пальца—*m. abductor digiti quinti* (рис. 10₁₄, 11₁) начинается от дистального края *os pisiforme* и оканчивается с латеральной стороны проксимального конца второй фаланги пятого пальца.

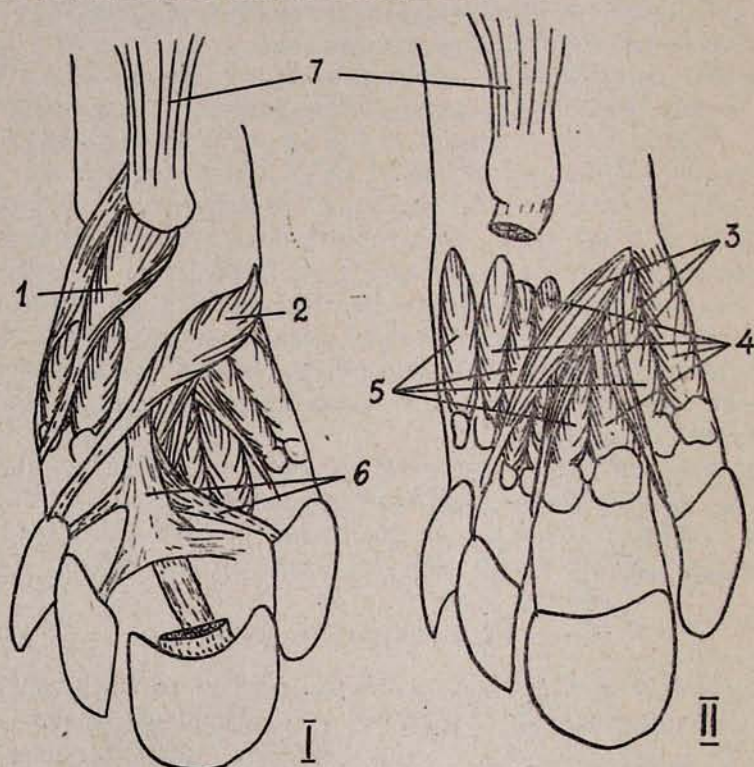


Рис. 11. Короткие мышцы кисти. I — поверхностный, II — глубокий слои. 1—*m. abductor digiti quinti*; 2—*m. palmaris brevis*; 3—*m. m. adductores digitorum*; 4—*m. interossei medialis*; 5—*m. interossei lateralis*; 6—волярная связка кисти; 7—*m. fl. carpi ulnaris*.

Приводящие мышцы кисти—*m. m. adductores manus* (рис. 10_{10, 11, 12}, 11₃) [*m. adductores* (Stjernman, 1932), *m. contrahentes digitorum manus* (Campbell, 1936)] имеют три небольших брюшка. Наиболее поверхностное брюшко—*m. adductor digiti quinti* начинается от ладонной поверхности *os carpalе II*, а оканчивается с медиальной стороны на сесамовидной косточке пятого пальца. Там же, но несколько глубже, располагается начало *m. adductor digiti quarti*, которая оканчивается на медиальной сесамовидной кости четвертого пальца. Наиболее глубоко располагается *m. adductor indicis*, которая оканчивается на латеральной сесамовидной кости второго пальца. Брессу (1961) описывает только *m. adductor digiti quinti*, а обе следующие обозначает как *m. m. interossei metatarsien*.

Межкостные мышцы—*m. m. interossei* (рис. 10₁₃, 11_{4,5}). На каждой пястной кости у тапира лежат две межкостные мышцы, начинающиеся

на проксимальных концах пястных костей и запястных косточках. Оканчиваются эти мышцы на сесамовидных костях кисти. Аналогично описывают их Мури (1872) и Кэмпбелл (1936). Стьернман (1932) и Брессу (1961) считают, что они оканчиваются на разгибательных сухожилиях каждого пальца.

§ 2. ЗАДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ

а. Мышцы тазобедренного сустава

Малая поясничная мышца—*m. psoas minor* (рис. 7₉, 12₁₄) начинается от тел последних трех грудных позвонков и первых трех поясничных позвонков. Оканчивается она на специальном бугре восходящей ветви

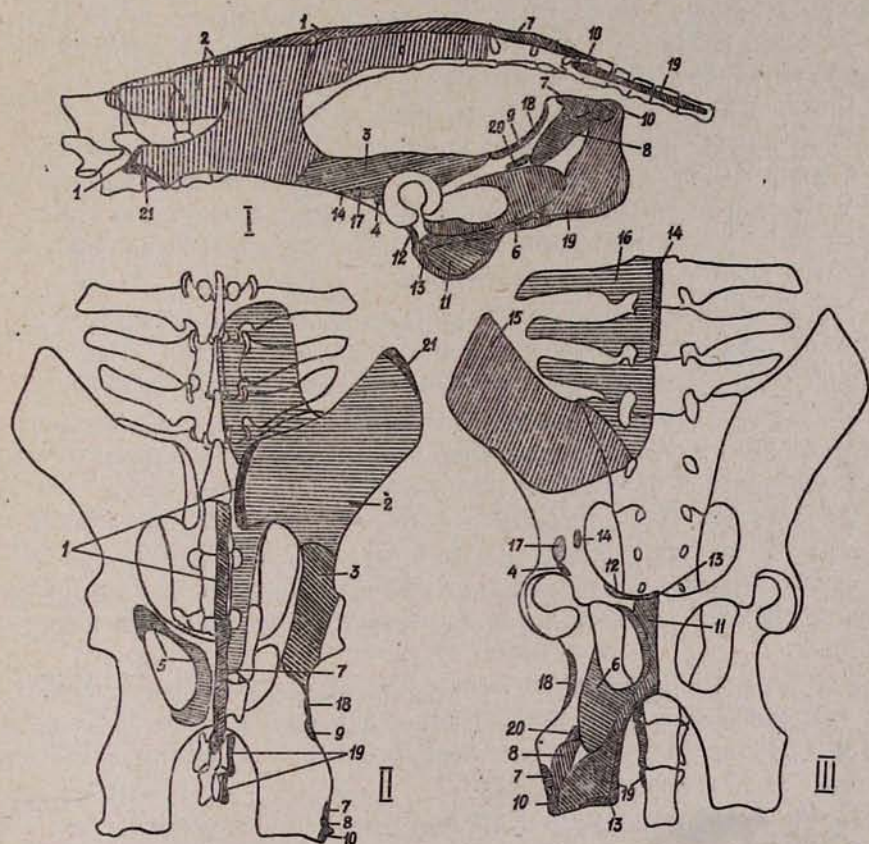


Рис. 12. Прикрепление мышц на костях таза. I—вид сбоку, II—вид сверху, III—вид снизу. 1—3—*m. gluteus*: 1—*superficialis*, 2—*medius*, 3—*minimus*; 4—*m. capsularis*; 5—6—*m. obturator*: 5—*internus*, 6—*externus*; 7—8—*m. biceps femoris*: 7—*anterior*, 8—*posterior*; 9—следы от сухожилия *m. obturator internus*; 10—*m. semitendinosus*; 11—*m. adductor femoris*; 12—*m. pectineus*; 13—*m. gracilis posterior*; 14—*m. psoas minor*; 15—*m. iliacus*; 16—*m. psoas major*; 17—*m. rectus femoris*; 18—*m. gemelli*; 19—*m. semimembranosus*; 20—*m. quadratus femoris*; 21—*m. tensor fasciae latae*.

лобковой кости. Описывается вместе с мышцами тазобедренного сустава для удобства, условно.

Подвздошно-поясничная мышца—*m. iliopsoas* (рис. 7₁₀, 12_{15,16}). Часть ее, именуемая *m. psoas major*, начинается от позвоночной части трех последних ребер, от тел трех последних грудных позвонков, от поперечных отростков и тел всех поясничных позвонков и вентральной стороны крыла крестцовой кости. Она объединяется с другой частью, называемой *m. iliacus*, которая начинается от внутренней поверхности подвздошной кости. Обе части вместе, под названием *m. iliopsoas*, оканчиваются на малом вертеле бедренной кости.

Поверхностная ягодичная мышца—*m. gluteus superficialis* (рис. 1₁₇, 13₁) начинается от остистых отростков крестцовых позвонков, фасции средней ягодичной мышцы и моклока. Поверхностная ягодичная мышца срастается каудальным краем с *m. biceps femoris anterior*, а краниальным краем—с *m. tensor fasciae latae*. Оканчивается она на проксимальном конце третьего вертела бедренной кости.

Средняя ягодичная мышца—*m. gluteus medius* (рис. 6₁₆, 12₂, 13₂) начинается от остистых отростков крестцовой кости, крестцово-седалищной связки, крыла подвздошной кости и от фасции общего разгибателя спины хорошо развитым мышечным брюшком. Оканчивается она на вершине большого вертела и его каудальной поверхности, спускаясь дистально вплоть до третьего вертела бедренной кости.

Малая ягодичная мышца—*m. gluteus minimus* (рис. 12₃, 13₃) начинается от тела подвздошной кости и краниального края седалищной кости и оканчивается на вершине большого вертела бедренной кости.

Капсулярная мышца—*m. capsularis* (рис. 12₄, 13₄) начинается от переднего края суставной ямки таза и оканчивается на специальном гребне дорзальной поверхности бедренной кости.

Напрягатель широкой фасции бедра—*m. tensor fasciae latae* (рис. 1₁₆, 12₂₁) начинается от вентрального края моклока и фасции наружной ягодичной мышцы, а оканчивается на широкой фасции бедра, закрепляющейся в основном на дистальной части третьего вертела и коленной чашечке.

Наружная запирающая мышца—*m. obturator externus* (рис. 12₃, 13₁₀, 14₁) начинается от дистального, каудального и части проксимального края запирающего отверстия. Оканчивается она в вертлужной впадине бедренной кости.

Внутренняя запирающая мышца—*m. obturator internus* (рис. 12₃, 13₈, 14₂) начинается от внутреннего края дистальной части запирающего отверстия и от тела подвздошной кости. Конечное сухожилие ее перекидывается через вырезку седалищной кости, образуя вдавление на близнецной мышце и оканчивается вместе с последней в вертлужной впадине бедренной кости. К конечному сухожилию прикрепляется соединительнотканый тяж, теряющийся в фасции *m. semimembranosus*.

Близнецная мышца—*m. gemellus* (рис. 12₁₈, 13₉, 14₃) начинается от края седалищной вырезки, утончаясь на месте прохождения сухожилия

внутренней запирательной мышцы. Оканчивается она вместе с этим сухожилием в вертлужной впадине бедренной кости.

Гребешковая мышца—*m. pectineus* (рис. 7₁₄, 12₁₃, 13₁₃) начинается от краниальной части симфиза и восходящей ветви лобковой кости и оканчивается на средней трети медиальной губы бедренной кости.

Квадратная мышца бедра—*m. quadratus femoris* (рис. 12₂₀, 13₂₀, 14₄) начинается от косога гребня наружной стороны седалищной кости, от-

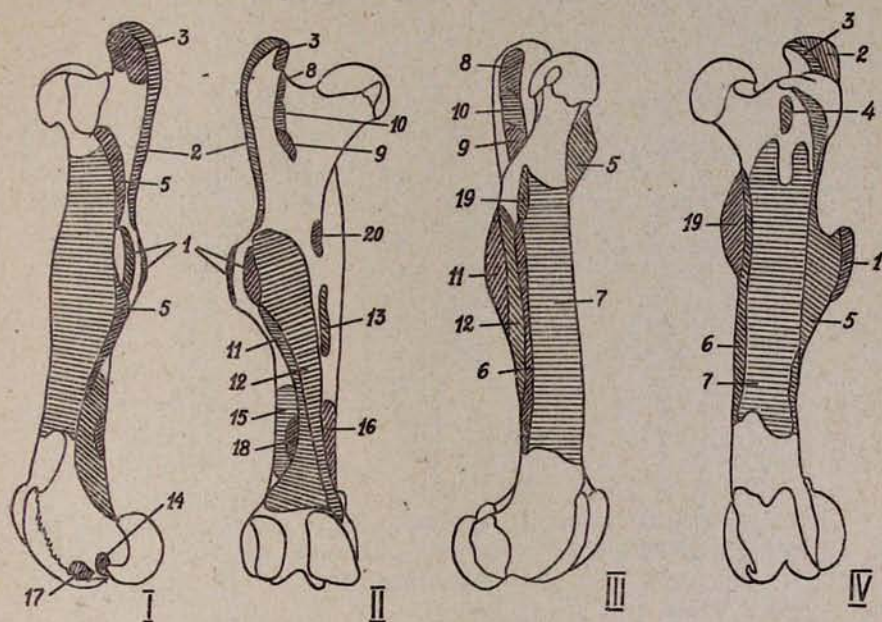


Рис. 13. Прикрепление мышц на бедренной кости. I—вид с латеральной стороны, II—вид сзади, III—вид с медиальной стороны, IV—вид спереди. 1—3—*m. gluteus*: 1—*superficialis*, 2—*medius*, 3—*minimus*; 4—*m. capsularis*; 5—7—*m. vastus*: 5—*lateralis*, 6—*medialis*, 7—*intermedius*; 8—*m. obturator internus*; 9—*m. gemelli*; 10—*m. obturator externus*; 11—*m. semimembranosus*; 12—*m. adductor femoris*; 13—*m. pectineus*; 14—*m. popliteus*; 15—*m. gastrocnemius lateralis*; 16—*m. gastrocnemius medialis*; 17—*m. fl. digitorum longus*; 18—*m. plantaris*; 19—*m. ilio-
psoas*; 20—*m. quadratus femoris*.

ступая на 80 мм от ее каудального края. Оканчивается она на плантарной поверхности малого вертела. По данным других авторов, она оканчивается в вертлужной впадине бедра (Murie, 1872) или на третьем вертеле (Bressou, 1961).

Приводящая мышца бедра—*m. adductor femoris* (рис. 6₁₈, 7₁₅, 12₁₂, 13₁₂) начинается от симфиза, части вентрального края седалищной кости и от места сращения правой и левой мышц, расположенного дистальнее симфиза. Размер этого сращения равен 40×50 мм. Оканчивается она на плантарной поверхности бедра, несколько медиальнее *m. semimembranosus* от третьего вертела до медиального надмышелка бедренной кости. Кювье (1849), Мури (1872) и Брессу (1961) делят приводящую мышцу тапира на длинную и короткую приводящие. Судя по табл. 323 (Cuvier, 1849) и описаниям двух других упомянутых исследователей,

короткая приводящая мышца начинается непосредственно рядом с *m. pectineus*. Поэтому, если она может быть отделена от остальной порции приводящей мышцы, ее следует гомологизировать с длинной приводящей, как непосредственно лежащей около *m. pectineus*, а не с короткой, которая обычно располагается дальше *m. pectineus*.

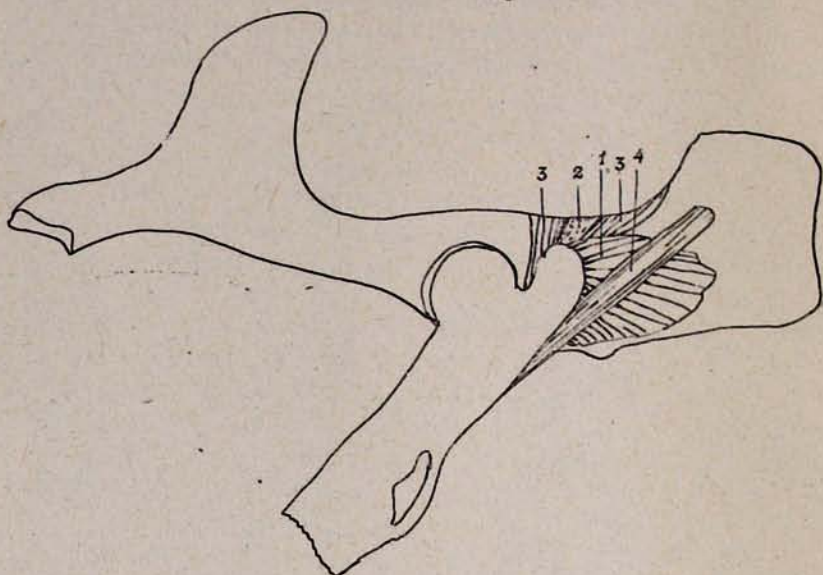


Рис. 14. Глубокие мышцы тазобедренного сустава. 1—*m. obturator externus*; 2—сухожилие *m. obturator internus*; 3—*m. gemelli*; 4—*m. quadratus femoris*.

6. Заднебедренная группа мышц

Двуглавая мышца бедра—*m. biceps femoris* делится на две части: переднюю и заднюю двуглавые мышцы.

Передняя двуглавая мышца—*m. biceps anterior* (рис. 1₁₈, 12₇) [«*crangimelis*» (Bressou, 1961)] начинается от остистых отростков трех последних крестцовых позвонков, от крестцово-седалищной связки и проксимального седалищного бугра. Оканчивается она целиком на коленной чашечке и на прямой связке коленного сустава.

Задняя двуглавая мышца бедра—*m. biceps posterior* (рис. 1₁₉, 12₈, 15₉) начинается двумя головками: одна—от проксимального седалищного бугра вместе с седалищной головкой *m. biceps anterior* и *m. semitendinosus*, вторая—от срединного гребня седалищной кости вплоть до начала квадратной мышцы бедра. Оканчивается она на прямой связке колена, на гребне большеберцовой кости и на фасции икроножной мышцы. К последней части под углом в 90° подходит сухожилие, оканчивающееся на ахилловом сухожилии.

Полусухожильная мышца—*m. semitendinosus* (рис. 1₂₀, 7₁₇, 12₁₀, 15₁) начинается двумя головками: позвоночной—от остистых отростков последнего крестцового и первого хвостового позвонков и седалищной—от

проксимального седалищного бугра. Оканчивается с медиальной стороны на специальной шероховатости гребня большеберцовой кости.

Полуперепончатая мышца—*m. semimembranosus* (рис. 6₁₉, 7₁₆, 12₁₉, 13₁₁, 15₂) начинается двумя головками: позвоночной и седалищной. Позвоночная головка начинается от поперечнореберных отростков шести хвостовых и последнего крестцового позвонков. Седалищная начинается от каудального и вентрального краев седалищной кости. Оканчивается

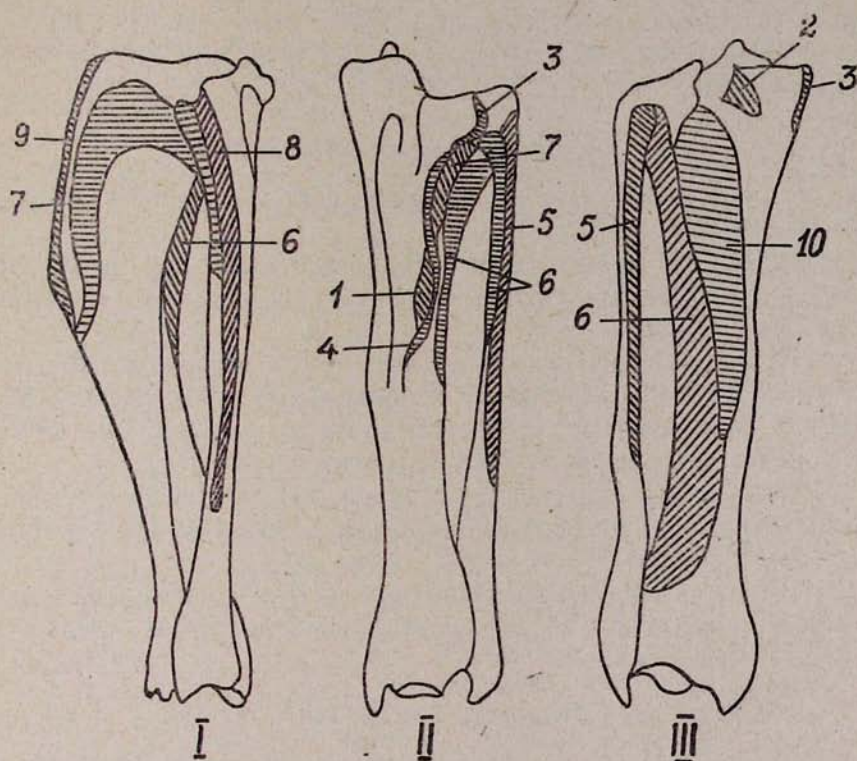


Рис. 15. Прикрепление мышц на костях голени. I—вид с латеральной стороны, II—вид спереди, III—вид сзади. 1—*m. semitendinosus*; 2—*m. semimembranosus*; 3—4—*m. gracilis*: 3—anterior, 4—posterior; 5—6—*fl. digitorum*: 5—*fibularis*, 6—*tibialis*; 7—*m. tibialis anterior*; 8—*m. peroneus digiti quarti*; 9—*biceps femoris*; 10—*m. popliteus*.

она на плантарной поверхности бедренной кости, латеральнее *m. adductor femoris*, переходя также на прямую связку колена, коленную чашечку и медиальный надмыщелок большеберцовой кости.

Стройная мышца—*m. gracilis* делится на две самостоятельные мышцы: переднюю и заднюю стройные мышцы.

Передняя стройная мышца—*m. gracilis anterior* (рис. 7₁₂, 15₃) [*m. sartorius* (Murie, 1872; Stjernman, 1932, Bressou, 1961)] начинается от сухожилия *m. psoas minor* на уровне середины подвздошной кости, а оканчивается на медиальном надмыщелке большеберцовой кости.

Согласно другим авторам она начинается от фасции *m. iliopectoralis* (Macle, 1872. Bressou, 1961).

Задняя стройная мышца—*m. gracilis posterior* (рис. 6₂₀, 7₁₃, 12₁₃, 15₄) начинается от симфиза и ниже его от *m. adductor femoris*, а также по вентральному краю седалищной кости, оканчивается же по гребню большеберцовой кости. К ее каудальному краю прикрепляется сухожилие, оканчивающееся на ахилловом сухожилии.

Подколенная мышца—*m. popliteus* (рис. 13₁₄, 15₁₀) начинается от латерального надмыщелка бедренной кости, а оканчивается в ямке большеберцовой кости и по ее медиальной губе почти до середины всей длины этой кости.

в. Разгибатели коленного сустава

Четырехглавая мышца бедра—*m. quadriceps femoris* состоит из четырех головок.

Прямая мышца бедра—*m. rectus femoris* (рис. 6₂₃, 7₂₁, 12₁₇) начинается от специальной шероховатости подвздошной кости и оканчивается на коленной чашке.

Латеральная обширная мышца—*m. vastus lateralis* (рис. 6₂₂, 7₂₀, 13₅) начинается от большого вертела, захватывая всю его дорзальную поверхность и по латеральной губе почти до латерального надмыщелка бедренной кости. Оканчивается она на коленной чашечке.

Медиальная обширная мышца—*m. vastus medialis* (рис. 7₁₉, 13₆) начинается на медиальной губе бедренной кости и оканчивается на коленной чашечке.

Промежуточная обширная мышца—*m. vastus intermedius* (рис. 13₇) начинается почти по всей дорзальной поверхности бедра, оканчиваясь на коленной чашечке.

г. Разгибатели скакательного сустава

Трехглавая мышца голени—*m. triceps surae* имеет только две головки: латеральную и медиальную икроножные мышцы.

Икроножная латеральная мышца—*m. gastrocnemius lateralis* (рис. 6₂₁, 13₁₅, 16₃, 17₂) начинается от плантарной ямки бедренной кости.

Икроножная медиальная мышца—*m. gastrocnemius medialis* (рис. 7₁₈, 13₁₆, 16₃, 17₃) начинается от медиальной губы бедренной кости, простираясь по ней проксимально почти на половину протяжения всего бедра. Оканчивается она вместе с предыдущей мышцей ахилловым сухожилием на пяточном бугре.

Подошвенная мышца—*m. plantaris* (рис. 13₁₈, 16₁, 17₁) начинается от середины плантарной впадины бедренной кости, в центре начала латеральной икроножной мышцы. Конечное сухожилие *m. plantaris* обвивает ахиллово сухожилие, перекидывается через пяточный бугор, отдавая соединительнотканые пучки к его вершине, и оканчивается на всех пальцах. Подошвенная часть конечного сухожилия этой мышцы фактически является коротким сгибателем пальцев. Это сухожилие делится

на три части, а каждая часть делится, в свою очередь, на две ветви в области плюснефалангового сустава, оканчивающиеся на проксимальном конце второй фаланги всех трех пальцев. Между этими ветвями проходит сухожилие длинного сгибателя пальцев.

д. Разгибатели стопы и пальцев

Передняя большеберцовая мышца—*m. tibialis anterior* (рис. 15₇, 16₇, 17₁₀) начинается от проксимального конца латеральной впадины большеберцовой кости и проксимальной трети внутренней поверхности малоберцовой кости и оканчивается на медиодорзальной стороне проксимального конца второй плюсневой кости. Брюшко мышцы как бы расщепляется на два слоя—внутренний и наружный. Наружный слой начинается от гребня, внутренний от ямки большеберцовой кости. Пучки внутреннего слоя косо оканчиваются на брюшке наружного слоя. Очевидно, такое строение этой мышцы послужило для ряда авторов основанием считать ее комплексной мышцей (Stjernman, 1932; Bressou, 1961). Так как для всех малоберцовых мышц является характерным окончание на латеральной стороне стопы, нам кажется неправильным гомологизировать глубокий слой большеберцовой мышцы с малоберцовыми мышцами.

Длинный разгибатель пальцев—*m. ext. digitorum longus* (рис. 13₁₇, 16₅, 17₁₁) начинается от латерального надмыщелка бедренной кости крепким сухожилием, переходит на голени в брюшко и оканчивается на трех копытных фалангах тремя конечными сухожилиями.

Малоберцовая мышца четвертого пальца—*m. peroneus digiti quarti* (рис. 15₈, 16₆, 17₁₂) начинается от латерального края почти всей малоберцовой кости и оканчивается на латеральной стороне когтевой фаланги четвертого пальца.

Малоберцовый длинный сгибатель пальцев—*m. fl. digitorum fibularis longus* (рис. 15₅, 16₂, 17₅, 18₁) начинается на проксимальных двух третях малоберцовой кости, с ее плантарной и медиальной сторон, и всей поверхности межкостного промежутка. Далее переходит на стопу

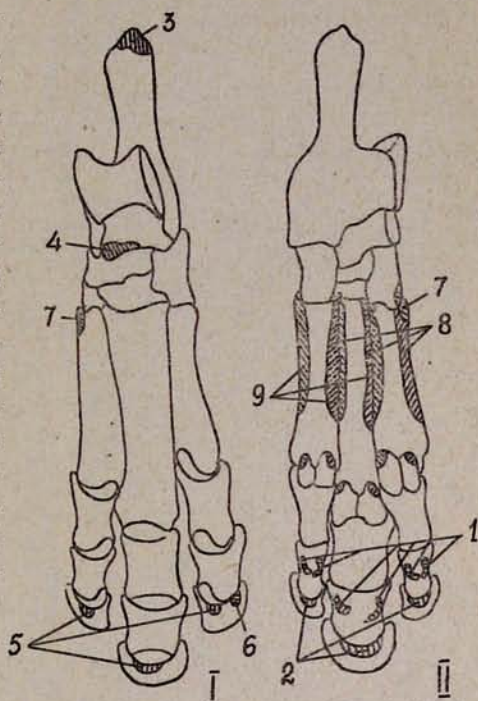


Рис. 16. Прикрепление мышц на костях стопы. I—вид с дорзальной стороны, II—вид с плантарной стороны. 1—2—*m. fl. digitorum*: 1—*brevis*, 2—*longus*; 3—*m. gastrocnemius*; 4—5—*m. ext. digitorum*: 4—*brevis*, 5—*longus*; 6—*m. peroneus digiti quarti*; 7—*m. tibialis anterior*; 8—9—*m. interossei*: 8—*medialis*, 9—*lateralis*.

в виде одного широкого сухожилия, которое вскоре делится на три сухожилия, оканчивающихся на трех копытных фалангах. С плантарной стороны на брюшке этой мышцы располагается ярко выраженный сухожиль-

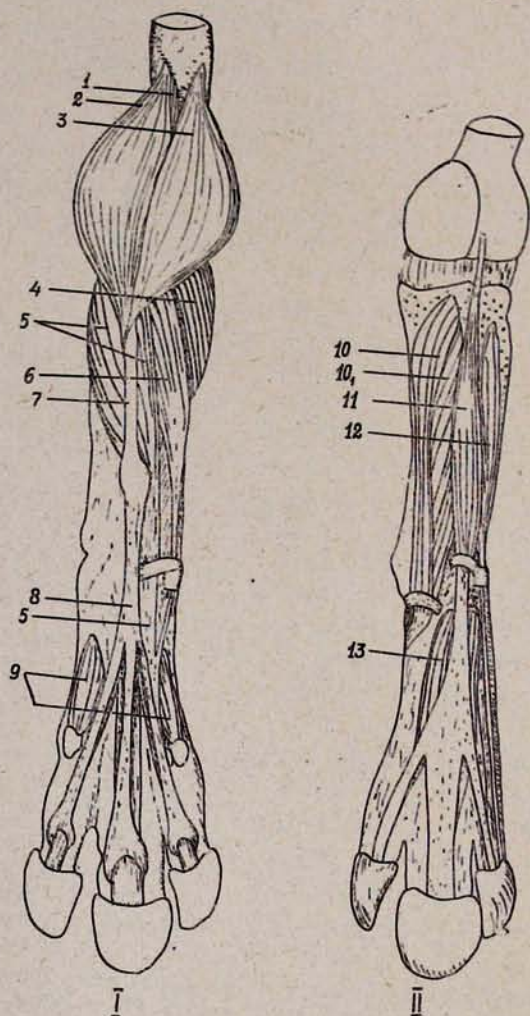


Рис. 17. Длинные мышцы стопы. I — вид с плантарной стороны, II — вид с дорзальной стороны. 1— m. plantaris; 2—3— m. gastrocnemius: 2— lateralis, 3— medialis; 4— m. popliteus; 5—6— m. fl. digitorum longus: 5—tibialis, 6—fibularis; 7— ligamentum plantaris; 8— m. fl. digitorum brevis; 9— m. interossei; 10— m. tibialis anterior, 10₁—ее глубокие пучки; 11— m. ext. digitorum longus; 12— m. peroneus digiti quarti; 13— m. ext. digitorum brevis.

ный пучок, который тянется от эпифиза малоберцовой кости до общей сухожильной пластинки на стопе. По всей вероятности, это сухожилие является остатком m. tibialis posterior.

Большеберцовый длинный сгибатель пальцев—*m. fl. digitorum tibialis longus* (рис. 15₆, 16₂, 17₆, 18₂) начинается от плантарной поверхности большеберцовой кости. В проксимальной ее части он вытеснен *m. popliteus*. Тонкое конечное сухожилие его проходит сквозь специальную вырезку дистального эпифиза большеберцовой кости и прирастает к общему сгибательному сухожилию предыдущей мышцы.

е. Короткие мышцы стопы

Короткий разгибатель пальцев—*m. ext. digitorum brevis* (рис. 16₄, 17₁₃) начинается от бугра таранной кости и вскоре делится на три сухожилия, оканчивающиеся с внутренней стороны на сухожилиях *m. ext. digitorum longus*.

Червеобразные мышцы—*m. m. lumbricales* (рис. 18₃) имеют три небольших брюшка, начинающиеся от общего сгибательного сухожилия

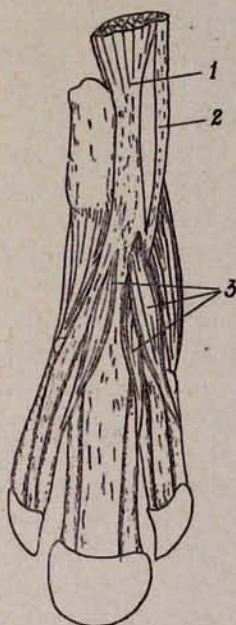


Рис. 18. Короткие мышцы стопы. 1—2—*m. fl. digitorum longus*: 1—*tibialis*, 2—*fibularis*; 3—*m. lumbricales*.

длинных сгибателей пальцев. Первое брюшко начинается в месте отхождения сухожилия ко второму пальцу, второе и третье—в месте отщепления сухожилия к четвертому пальцу. Оканчиваются конечные сухожилия этих мышц с медиальной стороны каждого пальца, теряясь в суставных сумках пальцевых суставов.

Межкостные мышцы—*m. m. interossei* (рис. 16_{8,9}, 17₉) в количестве трех пар, начинаются от заплюсневых и проксимальных частей плюсневых костей. На каждом луче имеются две мышцы, оканчивающиеся на латеральной и медиальной сесамовидных костях.

Глава II. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДВИЖЕНИЯ ТАПИРА.

§ 1. РАЗЛИЧИЯ БИОМЕХАНИКИ БЕГА ТАПИРА И ЛОШАДИ

а. Некоторые аллюры лошади и тапира

Исследования движений лошади, проведенные еще в прошлом столетии, послужили основой для современных представлений об аллюрах млекопитающих. Марей (1875), используя самописцы, показал последовательность смен опоры и свободного перемещения конечностей при разных аллюрах лошади. Он же усовершенствовал нотную запись аллюров, сущность которой заключается в обозначении линиями опоры (черная штриховка) и свободного периода (без штриховки) каждой конечности в цикле движения (рис. 19 I). Соотношение длины линий при определенной продолжительности цикла соответствует времени периода опоры и свободного движения каждой конечности. Определяя силы толчков при разных аллюрах, он показал, что самые мощные толчки бывают при галопе. Тем самым Марей доказал, что галоп является аллюром, требующим наибольших затрат энергии. Для характеристики аллюров четвероногих Майбридж (Muybridge, 1887) предложил восьмитактные схемы опоры (рис. 19 II), на которых кружками с черточками отмечалась опора каждой задней конечности, а треугольниками—передней. Обе правые конечности заштриховывались, левые же оставались без штриховки. Черточками без знаков отмечалось свободное перемещение конечностей. Относительная продолжительность стадий опоры и перемещения определялась количеством тактов, в которых нанесены знаки каждой конечности. В опорных схемах Майбриджа время опоры и перемещения конечностей только относительное и не может быть определено, даже если известна продолжительность всего цикла движения.

Используя эти исследования, Хауэлл (Howell, 1944) подробно разработал представления об аллюрах и ввел понятия о симметричных и асимметричных аллюрах. При симметричных аллюрах после опоры на переднюю конечность обязательно следует опора на заднюю конечность, а затем цикл повторяется. При асимметричных аллюрах происходит чередование опоры с двух передних на две задние конечности, с последующим повторением цикла. В дополнение к упрощенным опорным схемам Майбриджа (рис. 19 III) Хауэлл предложил опорные формулы, изображающие цифрами количество конечностей, одновременно находящихся на земле в последовательных стадиях движения.

К сожалению, эти достижения плохо используются не только в зоотехнической, но и специальной литературе, посвященной опоре и движению лошадей. Так, Касьяненко (1947), желая охарактеризовать легкий или нагруженный шаг, рысь и галоп, приводит опорные схемы «смен наступаний конечностей» при аллюрах. В схеме легкого шага, если перевести ее на восьмитактную схему Хауэлла (рис. 19 IV— c_1, c_2), отсутствуют четыре такта, каждый из которых может быть двуногим (рис. 19 c_1) и четырехногим (рис. 19 c_2). В схеме нагруженного шага отсутствуют ста-

дии между второй и третьей и между пятой и шестой. По всей вероятности, они должны быть двуногими. Если для полного представления об аллуре в обе приведенные схемы вносятся двуногие стадии опоры, то схемы загруженного и легкого шага становятся идентичными (рис.

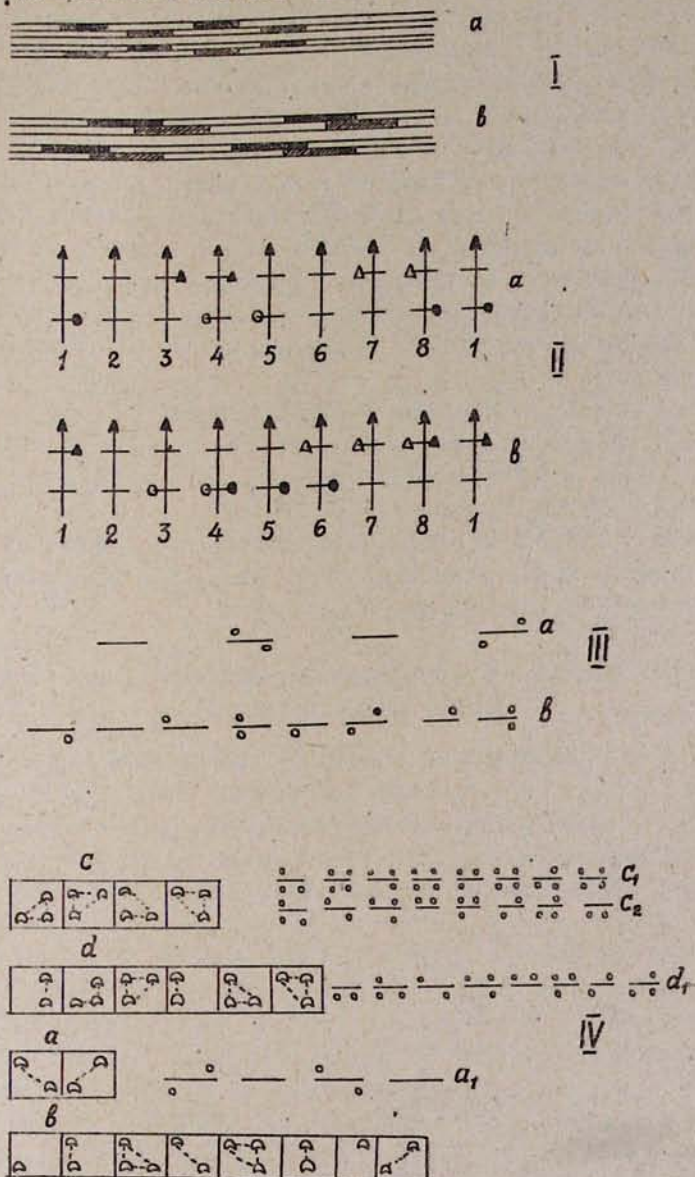


Рис. 19. Изображение схем опорных стадий в аллорах по разным авторам. I — нотная система записи (Марей, 1875); II — восьмитактная схема опоры (Musybrige, 1887); III — восьмитактная схема опоры (Howell, 1941); IV — «смена наступаний конечностей» (Касьяненко, 1947) и ее уточнения по системе Хаузмла. а — рысь, б — галоп, с — «легкий шаг» (Касьяненко, 1947), с₁ — самый медленный шаг, с₂ — нормальный шаг, d — «загруженный шаг», d₁ — нормальный шаг.

19с₂, d₁), и схема будет отвечать нормальному шагу, так как в легком шаге не имеется стадии трехногой опоры. Если же в первую схему внести четырехногую стадию опоры, то она будет соответствовать чрезвычайно медленному шагу старых лошадей и новорожденных жеребят. Только галоп охарактеризован Касьяненко (1947), как и Хауэллом, восьмитактной схемой опоры, однако приведенная схема характерна не для галопа, а медленного кантера, про который уже Хауэлл (1944) говорил, что это, по-видимому, особый тип аллюра, не относящийся к галопу. Суханов* убедительно показал, что кантер является производным симметричных аллюров и не имеет ничего общего с галопом—производным асимметричных аллюров. Для сравнительной функциональной характеристики органов движения лошади и тапира целесообразно сравнить галоп и рысь этих животных, как аллюров, требующих наибольших затрат энергии. Рысь—способ бега на большие расстояния, а галоп и, в особенности, его разновидность карьер, самый быстрый, но утомительный способ бега.

Опорная схема (рис. 19 IIIa) и опорная формула рыси 2 0 2 0 тапира и лошади идентичны. Лошади свойствен тяжелый диагональный галоп (рис. 19 IIIb), а тапиру—легкий латеральный (рис. 21) или тяжелый латеральный (рис. 22). При первом опорная формула 2 1 0 1 2 1 0 1, а при тяжелом 1 2 3 2 3 2 1 0. Особенности органов движения лошади и тапира, однако, определяются не типом аллюра, а размахом и силой движения в суставах этих непарнокопытных.

б. Сравнительная биомеханическая характеристика галопа и рыси тапира и лошади

Рысь можно разложить на две стадии: диагонального отталкивания (рис. 20₁₋₆, 9-15, 18) и свободного полета (рис. 20₇, 8, 16, 17). В первой стадии, когда диагональные передняя и задняя конечности влияют на продвижение туловища вперед, противоположные им конечности заносятся вперед с еще большей скоростью. Толчок диагональных конечностей должен быть столь велик, что до приземления на противоположные диагональные конечности возникает стадия полета в воздухе с растянутыми конечностями. Марей (1875) показал, что при быстрой рыси у лошади стадия свободного полета может быть продолжительной, достигая почти половины времени стадии отталкивания. У тапира она невелика. Нам не пришлось наблюдать большей ее продолжительности, чем 15—20% времени стадии диагонального отталкивания. При повышении скорости бега тапир переходил на галоп. Наиболее быстрый галоп—карьер—очень редко используется лошадью, довольно обычен для кулана и зебры, а тапир переходит на него с большой легкостью. Карьер характеризуется наличием четырех стадий: заднего отталкивания (рис. 21₁₋₆, 18-20), полета с растянутыми конечностями (рис. 21₇), переднего отталкивания (рис. 21₈₋₁₄) и полета с перекрещенными конечностями (рис. 21₁₅₋₁₇).

* in litt.

Более обычен для лошади и нередок для тапира так называемый тяжелый галоп (рис. 22). При этом галопе выпадает стадия растянутого полета, так как передняя конечность успевает приземлиться раньше, чем

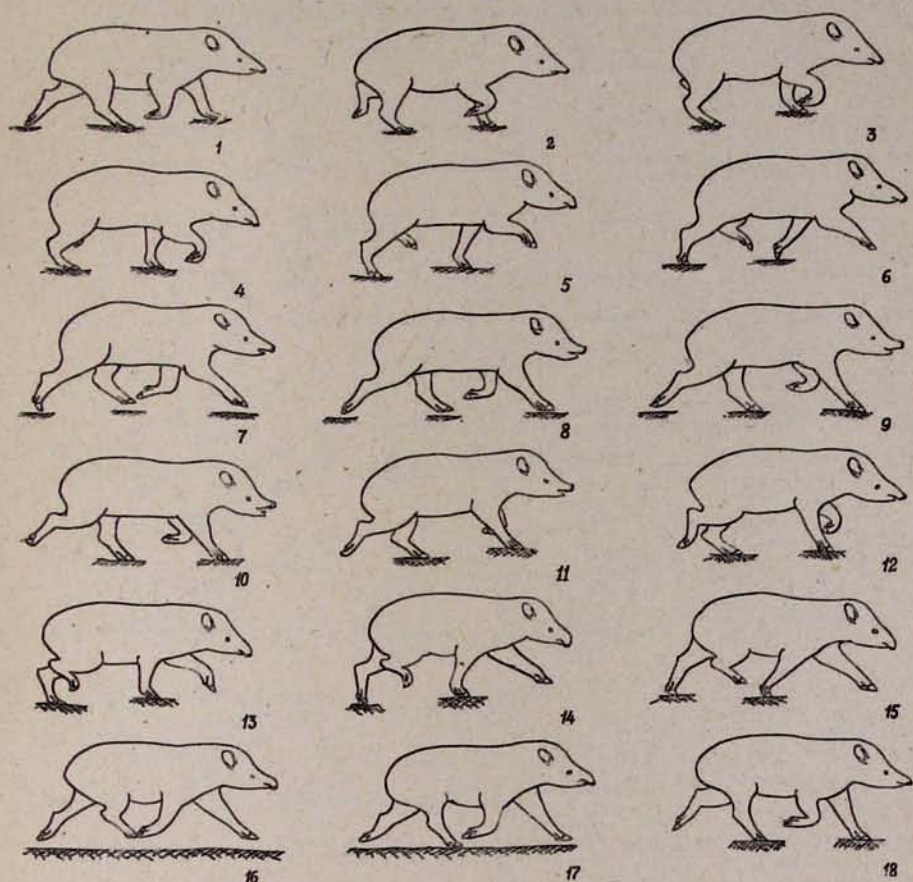


Рис. 20. Рысь тапира. 1—18 последовательные кадры (съемка 40 кад./сек.).

произойдет отрыв последней задней конечности. У лошади он называется диагональным, так как вначале приземляется передняя конечность, диагональная последней отталкивающейся задней. У тапира же он называется латеральным, так как раньше приземляется латеральная передняя конечность.

Как при рыси, так и при галопе в работе каждой конечности можно отметить две фазы: свободного перемещения и отталкивания. Каждая фаза, в свою очередь, распадается на два периода. Фаза отталкивания — на подготовительный (рис. 23₁₋₂) и разгонный (рис. 23₂₋₃) периоды, а фаза свободного перемещения на подтягивающий (рис. 23₄₋₅) и установочный (рис. 23₅₋₇) периоды. Во время обеих фаз происходит два раза разгибание и два раза сгибание всех суставов конечностей. Тем самым в каждом цикле движения имеется четыре мертвые точки перехода от

сгибания к разгибанию в каждом суставе конечностей. При этом на фазу свободного перемещения конечностей приходится три мертвые точки, так как к концу установочного периода начинаются движения, характерные для подготовительного периода фазы отталкивания, а в начале под-

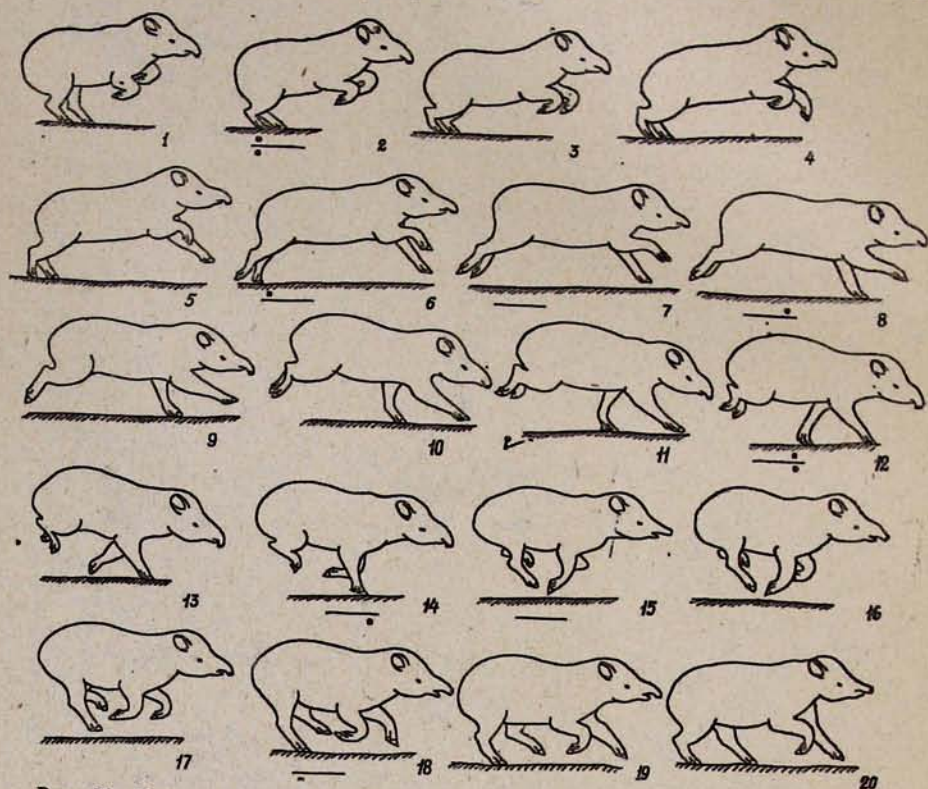


Рис. 21. Карьер тапира. 1—20 последовательные кадры (съемка 40 кад./сек).

тягивающего периода оканчиваются движения в суставах конечностей, характерные для разгонного периода стадии отталкивания.

Если в фазе свободного перемещения конечностей нагрузка на мышцы может определяться ускорением и замедлением движений в суставах конечностей, то в фазе отталкивания анализа этой стороны движения недостаточно. При анализе работы мышц в фазе отталкивания нужно учитывать, что тело животного до начала этой фазы двигалось по траектории, направленной вперед и вниз, во время же этой фазы траектория движения тела должна быть направлена вперед и вверх. Поэтому, хотя в начале подготовительного периода фазы отталкивания происходит ускоренное сгибание тазобедренного, коленного, скакательного, плечевого и локтевого суставов, однако уже с самого начала разгибатели этих суставов испытывают большую нагрузку. Напряжение разгибателей этих суставов, по всей вероятности, продолжается до самого конца разгонного периода стадии отталкивания. Свидетельством справедливости этого предположения является тот факт, что в первый момент подтягивающего периода фазы свободного перемещения конечностей происходит ускорен-

ное разгибание в перечисленных суставах, хотя в целом этот период характеризуется сгибательными движениями в этих суставах. Естественно, что при всех аллюрах, наиболее нагруженными мышцами задних конечностей являются разгибатели тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Передние конечности свободно прикреплены к туловищу, и при всех аллюрах туловище протягивается между ними. Поэтому особую нагрузку испытывают, кроме разгибателей плечевого и локтевого суставов, также мышцы, протягивающие туловище между конечностями.

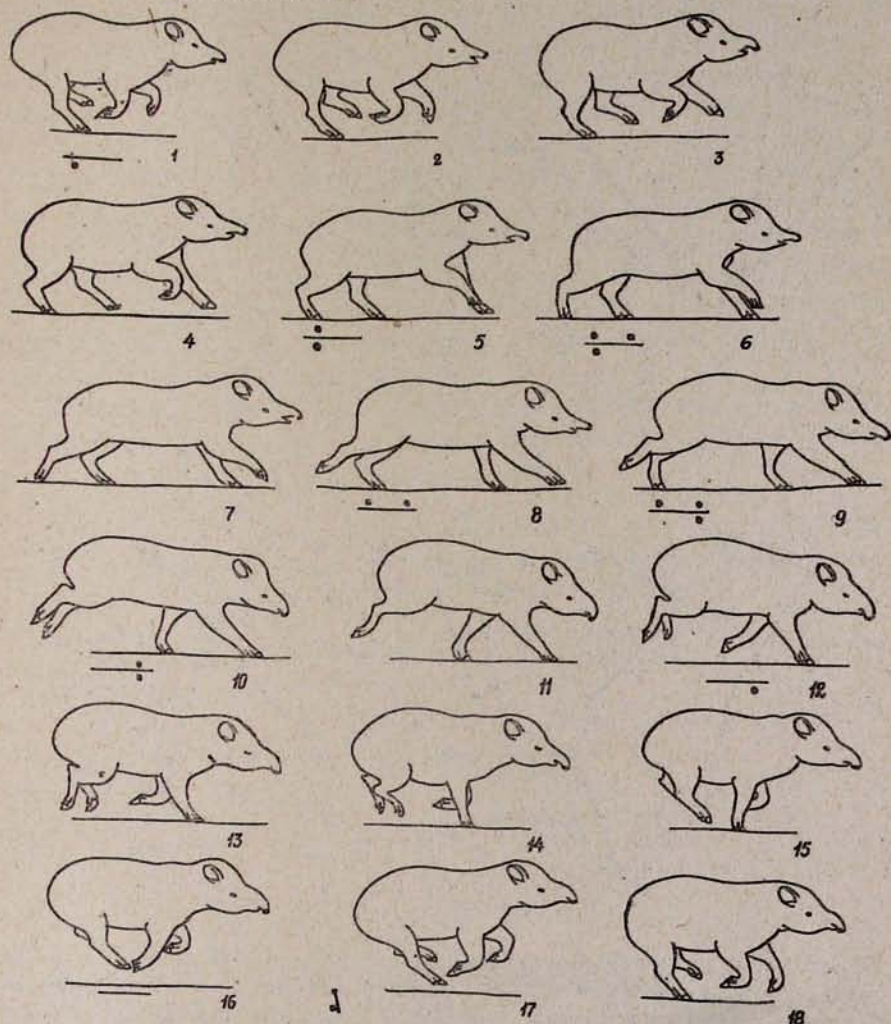


Рис. 22. Тяжелый латеральный галоп тапира. 1—18 последовательные кадры (съемка 40 кад./сек).

Разгибатели суставов задней конечности делятся на следующие функциональные группы. I. Разгибатели тазобедренного сустава, в свою очередь подразделяемые на три подгруппы: 1—ягодичную, в которую входят средняя и малая ягодичные мышцы (рис. 24₁); 2—заднебедренную бедра, в которую входят аддукторы, квадратная бедра и большая

часть полуперепончатой мышцы (рис. 24₃); 3—заднебедренную голени, состоящую из двуглавой бедра, стройной, полусухожильной и меньшей части полуперепончатой (рис. 24₂). II. Разгибатели коленного сустава. К этой группе относятся три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра (рис. 24₄). III. Разгибатели голеностопного (скакательного) сустава.

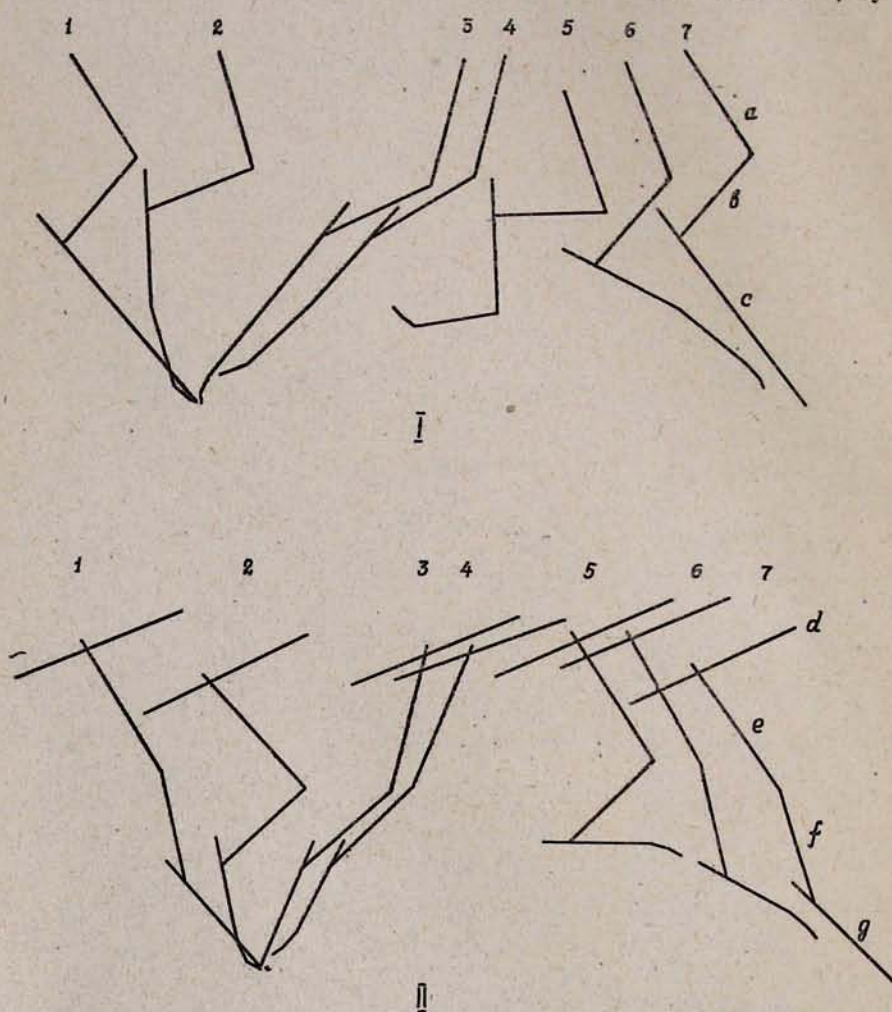


Рис. 23. Схема фаз и периодов движения скелета конечностей тапира. I—передние, II—задние конечности. 1—3—фаза отталкивания, 4—7—фаза свободного полета. 1—2—подготовительный период, 2—3—разгонный период, 4—5—подтягивающий период, 5—7—установочный период. а—лопатка, б—плечо, с—предплечье + кисть, d—таз, e—бедро, f—голень, g—стопа.

ва, к которым относятся две подгруппы: 1—икроножная, объединяющая латеральную и медиальную икроножные мышцы, а у лошади и пяточную (рис. 24₅); 2—сгибатели пальцев, в которую входят задняя большеберцовая и оба длинных сгибателя пальцев (рис. 24₆).

Мышцы, испытывающие основную нагрузку во время стадии переднего отталкивания, делятся на следующие группы. I. Мышцы, протягивающие туловище между конечностями. К этой группе относятся следующие подгруппы: 1—грудные мышцы (рис. 25₅); 2—грудная часть зубчатой вентральной мышцы; 3—спинная подгруппа, к которой относятся широчайшая мышца спины и спинная часть трапецевидной мышцы. II. Разгибатели плечевого сустава—делятся на четыре подгруппы: 1—собственно разгибатели плечевого сустава (рис. 25₄), в которую входят предостная и отчасти заостная мышцы; 2—грудинно-лопаточную мышцу, которая одновременно с разгибанием плечевого сустава действует на протягивание туловища между конечностями, относясь к подгруппе грудных мышц; 3—шейную часть зубчатой вентральной мышцы (рис. 25₂); 4—дорзальные шейные мышцы—в эту подгруппу входят ромбовидные мышцы и шейная часть трапецевидной (рис. 25₁). III. Разгибатели локтевого сустава—делятся на три подгруппы: 1—собственно разгибатели локтевого сустава, состоящие из двух плечевых головок трехглавой мышцы плеча и *m. epitrochleoanconeus*; 2—длинную головку трехглавой мышцы плеча и *m. dorsoepitrochlearis* (рис. 25₆); 3—комплексную мышцу, обычно называемую плечеголовной (рис. 25₃).

Размеры каждого цикла движения в большей степени зависят от линейных размеров сегментов скелета конечностей, характеристика которых у тапира и кулана приводится в табл. 1.

Таблица 1

Длина костей конечностей тапира и кулана в процентных отношениях к длине грудного и поясничного отделов позвоночника

Наименование промеров задней конечности	Тапир	Кулан	Наименование промеров передней конечности	Тапир	Кулан
Стопа	38,6	57,6	Предплечье + кисть . .	63,8	88,8
Пяточный бугор	7,9	7,9	Олекранон	9,3	9,0
Отношение стопы к пяточному бугру	4,9	7,3	Кисть	28,0	45,0
Голень	30,0	38,2	Отношение предплечья + кисть к олекранону . .	6,9	9,8
Бедро	37,3	36,0	Плечо	29,1	28,0
			Лопатка	33,1	31,7

Для сравнения с тапиром выбран кулан, как наиболее близкий по массе тела представитель однокопытных. Из табл. 1 видно, что у кулана по сравнению с тапиром в передней конечности заметно удлиняются предплечье и кисть, длина же лопатки и плеча несколько сокращается. В задней конечности заметно удлиняются стопа и голень, бедро же немного укорачивается. Прослеженные различия в пропорциях скелетных элементов конечностей кулана и тапира являются отражением направления филогенетических изменений в пропорциях сегментов конечностей непарнокопытных, что хорошо доказано на естественных филогенетических рядах (Gregory, 1912).

Анализ кадров рыси и галопа тапира (рис. 20—22) и лошади (Аб. 32—51, 63—72, Muybridge, 1887) показывает, что у тапира по сравнению с лошадью заметно большие вертикальные колебания туловища. Кроме того, для тапира характерен большой размах движения в суставах конечностей. Последнее особенно заметно для дистальных суставов, что можно обнаружить простым приложением транспортира на отдельные кадры. Для примера приведем вычисленный таким способом размах дви-

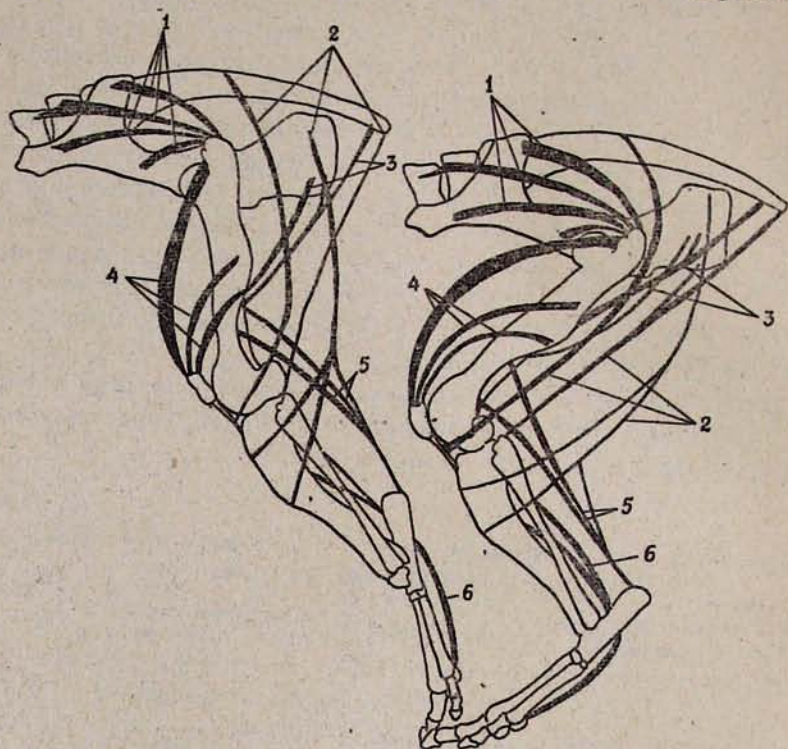


Рис. 24. Разгибатели суставов задней конечности тапира. 1—3 — разгибатели тазобедренного сустава: 1 — ягодичная, 2 — заднебедренные голени, 3 — заднебедренные бедра; 4 — разгибатели коленного сустава, 5—6 — разгибатели скакательного сустава, 5 — икроножные, 6 — сгибатели пальцев.

жения в голеностопном суставе. У тапира при рыси разница в углах этого сустава на кадрах 8 и 13 равна 110° (рис. 20), а у лошади — между 9 и 4 кадрами — 65° (Аб. 33, Muybridge, 1887). Аналогично рассчитанный размах движения в голеностопном суставе при галопе у тапира равен 90° , а у лошади 65° . В более проксимальных суставах доказать разницу в размахах движения у тапира и лошади значительно труднее, так как бедро и таз сильно замаскированы кожей и мышцами и их направление труднее проверить. Однако как просмотр фильма, так и общее впечатление от изображения отдельных кадров позволяют считать вполне вероятным больший размах движения и в этих суставах для тапира. Приведенные выше данные показывают, что у лошади при рыси и галопе размах движения в голеностопном суставе почти не меняется, а у тапира при

галопе он заметно уменьшается. Нам кажется, что объяснением этому может служить то, что при галопе у тапира сравнительно очень велики вертикальные колебания туловища, что позволяет переносить конечности через препятствия без особого их подтягивания. Уменьшение вертикальных колебаний туловища при рыси вынуждает за счет большого размаха движения в суставах конечностей сильнее подтягивать их вверх.

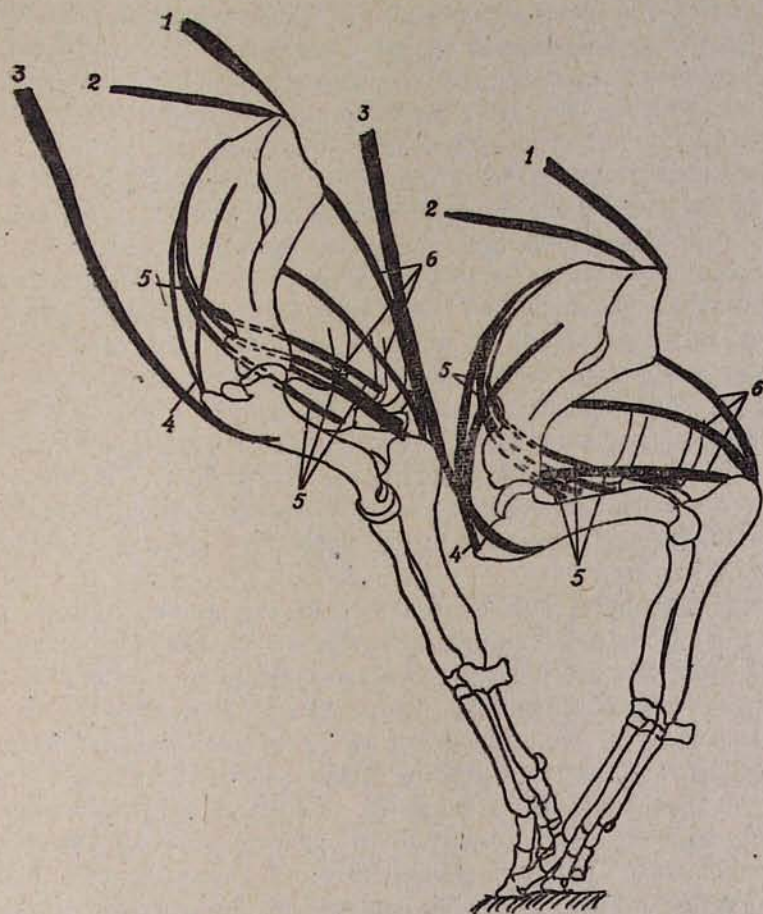


Рис. 25. Основные мышцы передней конечности, работающие в фазе переднего отталкивания. 1—ромбовидные, 2—шейная часть вентральной зубчатой, 3—плечеголовная, 4—предостная, 5—грудно-лопаточная, 6—длинная головка трехглавой мышцы плеча.

Таким образом, сравнение бега лошади и тапира и сравнение величины сегментов их конечностей показывает, что у тапира относительно короче дистальные сегменты конечностей и увеличен размах движения в суставах конечностей. Кроме того, у тапира увеличены вертикальные перемещения туловища. В связи с тем, что предки лошадей, по всей вероятности, вели образ жизни, схожий с таковым тапира, можно предположить, что не только соотношение длин сегментов, но и тип движения их были аналогичны таковым тапиров.

§ 2. НАПРАВЛЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ МЫШЦ КОНЕЧНОСТЕЙ У НЕПАРНОКОПЫТНЫХ

Как отмечалось в предыдущем параграфе, отличия в биомеханике рыси и галопа тапира от лошади, как и разница в размерах сегментов конечностей, в значительной мере соответствуют филогенетическим изменениям типа движения и строения сегментов у непарнокопытных. Поэтому интересно постараться проанализировать, в какой мере разница в строении мышц конечностей тапира и лошади может свидетельствовать о филогенетических изменениях мышц у непарнокопытных.

Во введении сказано, что о филогенезе мышц и связок у непарнокопытных зачастую судят по особенностям строения этих органов у представителей искусственного ряда—медведь, собака, лошадь. Нам кажутся неправомерными широкие филогенетические выводы, основанные на такого рода исследованиях (доказательства см. ниже), однако для выяснения отдельных спорных вопросов аналогии с млекопитающими из других систематических групп они могут быть полезными. Этим объясняется сравнение мышц тапира не только с мышцами представителей рода *Equus*, но и с мышцами высокоспециализированных к бегу на открытых пространствах парнокопытных (гну, сайга, куду). Приводятся также данные по мышцам задней конечности медведя и волка, как представителей стопоходящих и пальцеходящих млекопитающих. Интересно отметить, что в филогенетических рядах парнокопытных происходит аналогичное непарнокопытным изменение пропорций скелета конечностей (Gregory, 1912).

Приводимые ниже количественные характеристики массы мышц позволяют в первом приближении судить об их усилении или ослаблении.

Удлинение сегментов конечностей, связанное со специализацией к бегу на открытых пространствах, при равных угловых ускорениях должно привести к увеличению мощности мышц, обеспечивающих новые условия работы. Теоретически можно предположить, что мощность мышц увеличится пропорционально квадрату удлинения конечности, так как линейное ускорение, как и плечо рычага приложения силы, увеличивает пропорционально удлинению конечности. Однако более выгодные условия работы органов движения лошадей по сравнению с таковыми у тапиров (меньший размах движения в суставах, меньшие вертикальные колебания туловища) позволяют достичь нужных скоростей и ускорений при более экономичном увеличении массы мышц.

Внимательное исследование кадров рыси и галопа тапира (рис. 20—22) и этих аллюров лошади (Muybridge, 1887) показывает, что ось таза на протяжении каждого цикла движения сохраняет в основном положение, параллельное самой себе. Выгодность такого положения оси таза несомненна, так как при этом обеспечиваются наименьшие вертикальные колебания центра тяжести. Бернштейн (1926) показал, что работа мышц направлена в сторону максимального их сокращения. В связи с тем, что ось таза почти все время сохраняет постоянное направление к горизонтальной плоскости, сокращение мышц разгибателей тазобедрен-

ного сустава возможно лишь при более быстром продвижении вперед проксимального конца бедра по сравнению с его дистальным концом, т. е. отставании коленного сустава от движения вперед тазобедренного сустава (рис. 23 II). При этом условия работы трех подгрупп разгибателей тазобедренного сустава неодинаковы. Ягодичная подгруппа мышц оканчивается на верхушке большого вертела. Рычагом приложения силы ее поэтому будет вся длина бедра, рычагом работы—расстояние от коленного сустава до головки бедренной кости, а ось движения будет находиться в коленном суставе. Сила действия заднебедренных подгрупп разлагается на две составляющие—вертикальную и горизонтальную. Таким образом, если вся сила ягодичных мышц влияет на толчок вперед, передаваемый через головку бедра на таз, то у заднебедренных подгрупп мышц аналогичное влияние оказывает только горизонтальная составляющая.

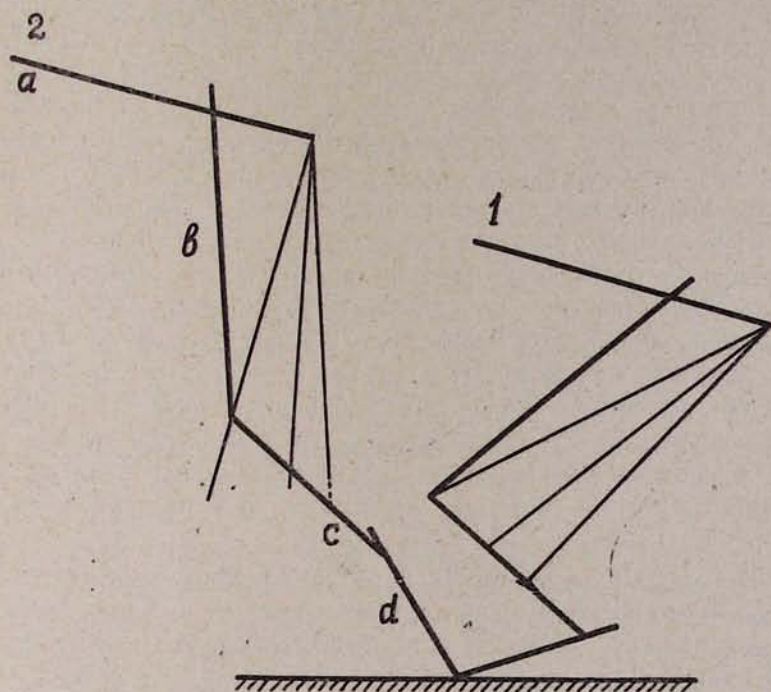


Рис. 26. Схема действия заднебедренной группы мышц голени в зависимости от места ее окончания. 1—начало разгонного периода, 2—конец разгонного периода. а—таз, б—бедро, с—голень, d—стопа. Видно, что к концу разгонного периода сильно сокращается проксимальная мышца (на размер свободного конца, простирającegoся за голень) и удлиняется дистально оканчивающаяся мышца (на размер, обозначенный пунктиром).

Рассматривая работу заднебедренных групп мышц голени можно отметить, что даже при сохранении положения голени параллельно самой себе возможность сокращения мышц увеличивается по мере перемещения их окончания по голени проксимально (рис. 26). Естественно, что специализация к быстрому бегу связана с перемещением окончания заднебедренных мышц голени в проксимальном направлении. Взаимо-

заменяемость функциональных проявлений этих трех групп мышц позволяет ожидать, что усиление разгибателей тазобедренного сустава у разных животных может осуществляться неодинаково. Если взять за 100% индексы групп мышц-разгибателей основных суставов задней конечности медведя, то индексы этих мышц у волка будут составлять: для ягодичных—135%, заднебедренных бедра—138%, голени—120%, разгибателей коленного сустава—210%, икроножных—116% и сгибателей пальцев—111%. Таким образом, сравнение индексов основных разгибателей суставов задней конечности у волка и медведя показывает, что у волка все они заметно усиливаются. Если считать, что усиление этих мышц является показателем филогенетического приспособления к быстрому бегу, нужно ожидать их дальнейшего усиления у парно- и непарнокопытных. Сравнение индексов этих групп мышц у зебры, кулана и тапира при принятии индексов тапира за 100% показывает, что ягодичная группа мышц у зебры составляет 172%, у кулана 191%, заднебедренная же бедра у зебры всего 75%, а у кулана 84%. Одновременно ее относительный вес у зебры равен таковому медведя. Заднебедренная подгруппа мышц, оканчивающихся на голени, у зебры составляет 118%, у кулана 123%. Однако индекс этой группы у зебры близок индексу ее у волка. Разгибатели коленного сустава у зебры (83%) и кулана (90%) слабее, чем у тапира и волка. Икроножная группа также слабее у зебры, по сравнению с тапиром, волком и даже медведем. Если у волка мы видим усиление всех основных разгибателей суставов задней конечности по сравнению с медведем, то у зебры по сравнению с тапиром ничего подобного не наблюдается. Ни для одной группы мышц разгибателей суставов задней конечности не наблюдается преимущества в изменении их силы в ряду—медведь, волк, зебра. Ясно, что отличия между медведем, собакой и лошадью связаны не только с глубиной их специализации к бегу и их способом локомоции, но и с историей развития группы.

В настоящее время, как нам кажется, никто не сомневается в том, что отдаленные предки непарно- и парнокопытных были когда-то стопходящими. Вероятно, в своем историческом развитии они проходили и стадию пальцехождения. Конечно ряд—медведь, собака, лошадь—может рассматриваться как грубая отдаленная модель этого процесса. Однако попытка понять филогенетические изменения отдельных органов на основе их изучения у медведя, собаки и лошади заранее обречена на неудачу, доказательством чего может служить разобранный выше предварительный и групповой анализ органов движения задних конечностей. Приспособление к быстрому бегу может возникнуть в разных группах на разных морфологических основах и, не понимая историю группы, нельзя на отдельно вырванных представителях далеких систематических групп делать широкие филогенетические выводы.

Сравнение непарно- и парнокопытных облегчает понимание особого пути развития органов движения первых при специализации к бегу на открытых пространствах. Интересно сравнение у этих животных общего

показателя мощности всех разгибателей тазобедренного сустава (табл. 2). Как видно, у всех приведенных высокоспециализированных к бегу парнокопытных этот показатель почти таков же, как у зебры (от 32,5 до 34,8 у парнокопытных, при 33,4 у зебры, 38,4 у кулана и 28,5 у тапира). Однако при сравнении отдельных подгрупп разгибателей тазобедренного сустава, которые вместе дают это суммарное увеличение мощности, картина оказывается совершенно различной.

Так, у зебры и кулана ягодичная группа мышц почти в два раза мощнее, чем у тапира. У всех же парнокопытных ягодичная группа мышц слабее таковой тапира. Если заднебедренная бедра у зебры и кулана ослабляется по сравнению с таковой тапира, то у сайги она оказывается самой мощной составляющей разгибателей тазобедренного сустава. У гну же и куду самой мощной оказывается заднебедренная, оканчивающаяся на голени, хотя и заднебедренные бедра также развиты значительно больше, чем у зебры. При сравнении индексов разгибателей коленного сустава можно отметить следующие тенденции: а—усиление заднебедренных мышц бедра сопровождается усилением собственно разгибателей коленного сустава, б—усиление ягодичной подгруппы мышц приводит к тому, что собственно разгибатели коленного сустава могут даже ослабляться, что мы и видим как у зебры и кулана по сравнению с тапиром, так и у гну по сравнению с остальными парнокопытными (табл. 2). Это явление интересно тем, что свидетельствует об определенном взаимоотношении между увеличением мощности отдельных групп разгибателей тазобедренного и разгибателей коленного суставов. Как указывалось выше, толчок головки бедра вперед эффективнее обслуживается ягодичными мышцами, чем остальными разгибателями тазобедренного сустава. Функция собственно разгибателей коленного сустава также сводится к толчку головки бедра вперед. Поэтому естественно, что усиление ягодичных мышц может замещать необходимое усиление собственно разгибателей коленного сустава. Нам кажется, что соотношение между развитием отдельных групп разгибателей тазобедренного и коленного суставов и направление их изменений у тапира, по сравнению с зеброй и куланом, соответствует направлению изменений этих мышц в филогенетическом ряду непарнокопытных. Такое заключение можно вывести на основании следующих фактов. Уже у тапира ягодичные мышцы мощнее, чем у всех остальных исследованных млекопитающих, так что тенденция к усилению именно ягодичной группы мышц из трех групп разгибателей тазобедренного сустава характерна для непарнокопытных. Во вторых, как показывает аналогия с гну, усиление ягодичной группы мышц обычно приводит к ослаблению заднебедренных бедра и собственно разгибателей коленного сустава.

Интересно отметить, что у однокопытных сохраняется *m. soleus*, которая исчезает у тапира. Нам кажется, что после отделения тапира от общего ствола непарнокопытных у них редуцировалась *m. soleus*, которая сохраняется у однокопытных только в связи с принятием на эту

Таблица 2
Процентное отношение к сумме весов мышц конечностей

№№ пп.	Наименование мышц	Название животного									Примечание
		<i>Tapirus americanus</i>	<i>Equus quagga</i>	<i>Equus hemionus</i>	<i>Salga tatarica</i>	<i>Canchochaetes gnu</i>	<i>Strepsiceros kudu</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Ursus arctos</i>		
1	Psoas minor	0,3	0,8	0,5	0,7	0,4	0,7	0,6	0,7		
2	Psoas major + iliacus	4,7	4,4	4,0	2,9	2,6	4,6	1,8	1,3		
3	Glutaeus superficialis	1,4	1,1	1,0	—	—	—	0,6	1,2		
4	Glutaeus medius	6,7	11,4	13,6	4,7	5,6	4,5	3,2	2,2		
5	Glutaeus minimus	0,6	1,3	0,5	0,5	1,0	0,6	0,3	0,1		
6	Piriformis	0,1	—	—	0,4	0,1	0,2	—	0,3		
7	Tensor fasciae latae	1,8	1,7	1,8	1,5	1,4	2,2	1,4	0,8		
8	Obturator externus	0,7	0,8	0,5	0,4	0,5	0,3	0,4	0,6		
9	Obturator internus	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,5	0,6		
10	Gemellus	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,7	0,8		
11	Pectineus	0,7	0,6	0,5	0,7	0,5	0,9	0,3	0,5		
12	Quadratus femoris	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2		
13	Adductor brevis	2,1	2,2	2,3	3,0	2,7	2,6	5,7	3,3		
14	Biceps anticus	5,2	9,1	8,0	8,0	8,2	10,0	6,4	4,9		
15	Biceps posticus	1,4	1,9	2,0	0,6	2,0	1,3	6,4	4,9		
16	Semitendinosus	2,8	4,4	3,7	2,7	2,6	3,5	2,5	1,7		
17	Semimembranosus	6,7	4,4	5,2	12,5	7,5	7,6	3,7	3,2		
18	Gracilis anticus	0,5	0,5	0,6	0,4	0,8	0,6	2,0	2,3		
19	Gracilis posticus	1,6	2,0	1,9	1,2	1,4	1,6	2,4	2,1		
20	Popliteus	0,4	0,5	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,2		
21	Rectus femoris	3,0	3,7	3,2	2,9	2,3	3,8	1,8	1,8		
22	Vastus lateralis	3,6	2,7	3,1	4,9	3,3	4,7	4,0	3,0		
23	Vastus medialis	—	—	—	—	—	—	—	—		
24	Vastus intermedius	2,4	2,3	2,3	3,3	1,5	2,2	2,3	3,0		
25	Gastrocnemius lateralis	0,7	0,6	1,1	1,4	1,1	1,3	1,0	0,2		
26	Gastrocnemius medialis	1,0	0,7	0,9	0,9	0,7	1,3	0,9	0,6		
27	Plantaris	0,1	0,2	0,2	0,9	0,5	0,7	0,9	0,7		
28	Soleus	—	0,02	0,01	0,07	0,03	0,02	0,02	0,8		
29	Tibialis anterior	0,8	0,3	0,4	0,7	0,2	0,3	0,7	0,4		
30	Ext. digitorum longus	0,4	0,6	0,5	0,3	0,7	0,8	0,6	0,5		
31	Peroneus longus	—	—	—	0,4	0,2	0,2	0,2	0,2	у непарнокопытных редуцировался	
32	Peroneus brevis	—	—	—	—	—	—	0,1	0,2	у копытных редуцировался	
33	Peroneus digiti quarti	0,1	0,2	0,2	0,4	0,4	0,3	0,1	0,1		
34	Tibialis posterior	—	0,3	—	0,3	0,2	0,2	0,1	0,2		
35	Fl. digitorum longus	0,9	1,0	0,9	1,0	1,1	1,1	0,8	0,6		
36	Fl. hallucis longus	0,2	0,4	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1	0,1		
37	Сгибатели пальцев	1,1	1,7	1,2	1,6	1,6	1,6	1,0	0,9		
38	Икроножные	1,7	0,9	2,0	2,3	1,8	2,6	1,9	1,6		
39	Разгибатели колена	6,0	5,0	5,4	8,2	4,8	6,9	6,3	3,0		
40	Заднебедренные бедра	9,6	7,2	8,1	16,3	10,8	11,2	9,9	7,2		
41	Заднебедренные голени	11,5	13,5	16,2	12,9	15,0	17,0	13,1	11,0		
42	Ягодичные	7,4	12,7	14,1	5,6	6,7	5,3	3,5	2,6		
43	Сумма разгибателей тазобедренного сустава	28,5	33,4	38,4	34,8	32,5	33,5	26,5	20,8		
44	M. sacrospinalis	9,5	12,3	10,0	16,2	15,3	15,2	—	—		

мышцу новой функции. У лошадей m. soleus работает по принципу растяжки (об основании принципа см. подробнее Гамбарян, 1957).

Рассмотренные выше соотношения основных разгибателей суставов задней конечности парно- и непарнокопытных, медведя и волка пред-

ставляют интерес еще с одной стороны. Стопохождение, пальцехождение и копытохождение возникло независимо в разных группах млекопитающих на разной морфологической основе, обусловленной историей развития группы. Поэтому попытки выявления общих признаков, характерных для каждого из приведенных типов опоры, будут неизбежно или очень общими, и тем самым давно известными, или второстепенными, не имеющими ни функционального, ни филогенетического значения. Так, положение о том, что стопоходящие млекопитающие имеют обычно пять лучей, пальцеходящие—четыре, а современные копытоходящие—два или один, известно еще со времен Аристотеля. Всякие же другие более частные обобщения неизбежно должны быть или ложными, или не имеющими того значения, которое им придается. Хорошим доказательством сказанного могут служить глубокие различия в развитии основных разгибателей суставов конечностей у аналогично приспособленных к быстрому бегу на открытых пространствах парно- и непарнокопытных. Даже в пределах группы парнокопытных при большом сходстве требований среды и направлении специализации, а также систематической близости их представителей вовсе не единообразно изменение этих мышц. Одновременно развитие их является ведущим в цепи приспособления к быстрому бегу. Естественно, что внешнее сходство в развитии бугров, блоков, гребней на костях, количества косточек в запястье и стопе, характеризующее будто бы тип опоры, скорее всего объясняется несущественной их ролью или просто недостаточным количеством исследованных форм.

Понимание условий работы мышц передних конечностей затрудняет свободное закрепление конечностей к туловищу, которое заставляет учитывать не только движения конечностей, но и движение туловища по отношению к конечностям. Кроме того, на разгибание основных суставов передней конечности влияют функционально различные группы мышц.

Мышцы переднего пояса лошади и тапира в стадии переднего оттачивания в основном работают на разгибание плечевого и локтевого суставов и на протягивание туловища между конечностями вперед и вверх. На разгибание плечевого сустава влияют шейные части трапециевидной и вентральной зубчатой мышц, ромбовидная, грудинно-лопаточная, предостная и отчасти заостная мышцы. Сила этих мышц должна преодолеть напряжение длинной головки трехглавой мышцы плеча, грудной части вентральной зубчатой и спинной порции трапециевидной мышц, а также тонус большой и малой круглых и дельтовидной мышц. Бег по сильно пересеченной местности, с необходимостью постоянно преодолевать препятствия, ведет к большим размахам сгибательно-разгибательных движений в плечевом и локтевом суставах и необходимости в сильных, хотя бы и медленных разгибаниях локтевого сустава. Естественно, что у тапира оказывается мощно развитым основной разгибатель локтевого сустава, длинная головка трехглавой мышцы плеча и сгибатель плеча—большая круглая мышца (табл. 3). Одновременно увеличивает и размер олекранона рычага приложения силы (табл. 1). Не удивит

Таблица 3

Процентное отношение к сумме весов мышц конечностей

№ пп.	Наименование мышц	Название животного							Примечание
		<i>Tapirus americanus</i>	<i>Equus quagga</i>	<i>Equus hemionus</i>	<i>Salga tatarica</i>	<i>Canchoates gnu</i>	<i>Strepsicerotus kudu</i>		
1	Brachiocephalicus . . .	3,5	4,0	3,3	1,9	2,8	2,5	m. clavotrapezius+m. omotransversarius+m. cleidomastoideus+m. clavodeltoideus	
2	Acromiotrapezius . . .	1,2	0,2	0,2	0,4	1,1	0,6		
3	Spinotrapezius	0,7	0,6	0,7	0,5	1,1	0,8		
4	Rhomboideus	1,1	1,1	1,0	1,3	2,3	1,0		
5	Latissimus dorsi	2,4	2,3	2,2	3,9	3,9	2,7		
6	Sterno-mastoideus	0,7	—	—	0,2	—	—		
7	Cleido-mastoideus	1,1	—	—	0,1	—	—	у однокопытных редуцируется у однокопытных и части парнокопытных редуцируется	
8	Ectopectoralis	1,6	2,4	1,7	1,2	2,0	1,8		
9	Endopectoralis	3,7	3,6	3,2	4,8	5,9	3,5		
10	Sternoscapularis	3,1	1,7	2,4	0,1	—	—		
11	Sternomandibularis	1,1	0,9	0,9	0,3	0,7	0,4		
12	Serratus ventralis	5,8	4,5	6,5	5,8	5,8	6,0		
13	Deltoides	0,4	0,7	0,7	0,5	0,6	0,7		
14	Supraspinatus	3,2	1,9	1,8	3,0	2,7	3,0		
15	Infraspinatus	2,8	2,1	2,0	3,2	2,5	3,0		
16	Subscapularis	1,8	1,6	1,2	1,7	1,7	1,1		
17	Teres major	1,1	0,7	0,7	1,1	0,9	0,9		
18	Teres minor	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2		
19	Coracobrachialis	0,1	0,2	0,1	0,2	0,2	0,2		
20	Anconeus longus	5,1	3,9	4,4	4,7	6,7	3,8		
21	Anconeus laterale	1,6	1,1	0,9	1,0	1,1	1,3		
22	Anconeus mediale	0,8	0,2	0,1	0,4	0,3	0,3		
23	Dorsoepitrochlearis	1,2	1,4	0,6	0,4	0,4	0,2		
24	Biceps brachii	0,8	0,9	1,0	0,9	0,9	1,1		
25	Brachialis	1,1	0,7	0,7	0,6	0,8	0,8		
26	Brachioradialis	0,1	—	—	—	—	—		
27	Pronator teres	0,01	—	—	—	—	—		у копытных редуцируется
28	Ext. carpi radialis	0,9	1,0	1,0	1,0	1,0	1,1	"	
29	Ext. digitorum communis . . .	0,3	0,5	0,3	0,3	0,2	0,3	"	
30	Ext. digitorum lateralis . . .	0,1	0,1	0,02	0,1	0,2	0,1		
31	Abd. pollicis longus	0,1	0,05	0,02	0,06	0,03	0,1		
32	Ext. carpi ulnaris	0,4	0,5	0,3	0,7	0,4	0,5		
33	Fl. carpi ulnaris	0,2	0,4	0,3	0,3	0,2	0,3		
34	Fl. carpi radialis	0,2	0,3	0,2	0,1	0,2	0,2		
35	Fl. digitorum sublimis	0,3	0,2	0,3	0,3	0,2	0,5		
36	Fl. digitorum profundus	1,0	0,8	0,7	1,2	1,3	1,4		
37	Разгибатели локтевого сустава	12,29,6	9,4	9,4	11,3	8,1			
38	Разгибатели плечевого сустава	12,98,3	8,6	9,3	10,3	9,1		brachiocephalicus+triceps brachii acromiotrapezius+rhomboideus+sternoscapularis+0,5 serratus ventralis+supraspinatus+0,5 infraspinatus	

тельно, что и разгибатели плечевого сустава у тапира оказываются более развитыми, чем у зебры и кулана, так как они должны преодолеть силу усиленных вышеназванных мышц. Удлинение конечностей у однокопытных должно привести к увеличению мощности разгибания локте-

вого сустава, что и берет на себя их плечеголовная мышца. Условия работы этой мышцы особенно выгодны при длинной шее и поднятии головы. Удлинение шеи характерно для филогенетического ряда непарнокопытных, а поднятие головы происходит как раз в разгонный период стадии переднего отталкивания. Действие плечеголовной мышцы за счет поднятия головы может привести к усилению функции разгибания локтевого сустава даже без усиления этой мышцы, что происходит у кулана (табл. 3). У других однокопытных—зебра (табл. 3), лошадь (Удовин и Яншин, 1951)—работа этой мышцы производится и при увеличении ее собственной мощности. Однако, если развитие мышц в процессе филогенеза непарнокопытных протекало, вероятно, как говорилось, то отдельные компоненты могли изменяться по-своему. Нам, например, кажется, что увеличение размеров и силы грудинно-лопаточной мышцы у тапира явление скорее вторичное, однако исходя из нашего материала доказать это затруднительно.

О большой по сравнению с тапиром филогенетической измененности именно плечеголовной мышцы у лошади, кроме ее усиления, свидетельствует также и общая глубокая перестройка ее структуры. Так, у зебры, кулана и лошади полностью редуцируется грудинно-ключично-сосцевидная мышца, имеющаяся еще у тапира (грудинно-челюстная мышца не гомологична грудинно-сосцевидной. Гамбарян, 1960).

Из особенностей в строении органов движения передних конечностей небезынтересно упомянуть о роли *lascertum fibrosum* лошади и ее аналога у тапира. В установочный период стадии свободного перемещения конечности при разгибании плечевого и локтевого суставов натягивается двуглавая мышца плеча, одновременно натягивая *lascertum fibrosum*, которая идет от двуглавой мышцы к лучевому разгибателю кисти. У тапира *lascertum fibrosum* отсутствует, но имеется сухожильный тяж, идущий от гребня большого бугра плечевой кости на лучевой разгибатель кисти (рис. 89). Роль этого сухожилия полностью соответствует роли *lascertum fibrosum* лошади. Таким образом, автоматизация передачи влияния разгибания локтевого сустава на разгибание запястного сустава у тапира и лошади произошла независимо друг от друга и разными путями.

Сохранение самостоятельных *m. sternocleidomastoideus*, *m. pronator teres*, *m. brachioradialis*, *m. supinator* у тапира (табл. 3) свидетельствует об очень древнем отделении тапиров от общего ствола непарнокопытных. В филогенетическом ряду непарнокопытных ключичная часть грудинно-ключично-сосцевидной мышцы сливается с плечеголовной, а грудная часть полностью редуцируется. Интересно отметить, что и у ряда парнокопытных происходят аналогичные изменения этой мышцы. О некоторых изменениях в мышцах лошади по сравнению с тапиром можно судить по табл. 2 и 3.

Мы очень сомневаемся, что сухожилие, описанное как третья малоберцовая мышца у лошади (Климов, 1950), действительно является гомологом малоберцовых мышц. У тапира такого образования нет, а утолщения глубоких листов фасции, по положению напоминающие некоторые мышцы, встречаются часто. Кроме зебры, аналогичное образование

встречено у бегемота, жирафа и слона, у которых имеется одновременно третья малоберцовая мышца. Интересно отметить, что задняя большеберцовая мышца у тапира перестроилась значительно глубже, чем у однокопытных, хотя перестройка и шла в том же направлении. У лошади его окончание сливается с окончанием длинных сгибателей пальцев, а у тапира о его наличии можно судить только по сухожильному зеркалу, гомологу задней большеберцовой мышцы.

Анализ путей и причин изменений органов движения у непарнокопытных позволяет ориентировочно наметить способ использования этих данных для тренинга и селекции. Нам кажется, что при тренинге и селекции наиболее целесообразно следить за увеличением мощности тех групп мышц, которые заметнее всего усиливались в процессе филогенеза группы животных. Естественно, что даже при схожих направлениях селекции, хотя бы тягловых непарно- и парнокопытных (вол и лошадь-тяжеловоз), для первых особое внимание должно обращаться на развитие ягодичных мышц, а для вторых—заднебедренных и собственно разгибателей коленного сустава.

Только отбор форм с учетом характерного для группы животных направления изменений органов движения может привести к быстрым успехам, недоучет же этих сторон должен замедлить работу как по тренингу, так и в селекции.

В Ы В О Д Ы

1. Приспособление к быстрому бегу на открытых пространствах у копытных связано с наименьшими вертикальными колебаниями центра тяжести и уменьшением размаха движения в суставах конечностей. Обитание в сложно пересеченной местности вызывает у тапиров необходимость в больших размахах движений в суставах и вертикальных колебаний центра тяжести.
2. Длины сегментов конечностей в филогенетических рядах непарно- и парнокопытных изменяются очень сходно (Gregory, 1912). Малые размахи движения в суставах конечностей и приспособление к минимальным колебаниям центра тяжести позволяют копытным при небольших изменениях мощности мышц достигать больших скоростей.
3. Схожий тип изменения длин сегментов конечностей в филогенетических рядах парно- и непарнокопытных сопровождается специфическими путями изменения мышц конечностей. Для непарнокопытных особую роль играет усиление ягодичной группы разгибателей тазобедренного сустава, мощность развития которой у парнокопытных заменяется усилением заднебедренных групп мышц.
4. Усиление ягодичной группы мышц задней конечности у непарнокопытных влияет не только на разгибание тазобедренного сустава, но и косвенно на разгибание коленного и отчасти скакательного суставов. Поэтому при специализации к быстрому бегу у непарнокопытных наблюдается при увеличении относительной мощности ягодичной группы мышц

ослабление собственно разгибателей коленного сустава и уменьшение или небольшое увеличение мощности других разгибателей тазобедренного сустава. Естественно, что селекция наиболее выгодных форм лошадей должна учитывать специфику филогенетических изменений органов движения непарнокопытных.

5. Различные пути изменения органов движения конечностей при специализации к быстрому бегу у парно- и непарнокопытных и даже в отдельных ветвях парнокопытных приводят к мысли о возможности разных путей приспособления к основным типам опоры (стопохождение, пальцехождение, копытохождение).

Ա մ փ ն փ ու մ

Հոդվածում նկարագրված են տապիրի (*Tapirus americanus*) վերջավորությունների մկանները և համեմատված են հեղինակի նկարագրություններն այլ հետազոտողների մի շարք տվյալների հետ, որը թույլ է տվել ճշտելու պատկերացումը միասմբակավորների այդ բազմամատ ներկայացուցչի մկանների մեծ մասի վերաբերյալ: Ճշտվել է կազմության նկարագրությունը և սլարզվել են բարդ մկանի—սոլորաբար անվանվող *m. brachiocephalicus*—բաղկացուցիչ մասերը. ուղղված են *m. latissimus dorsi*, *m. pectoralis*, *m. sternocleidomastoideus* մկանների և առջևի և հետին վերջավորությունների մի շարք այլ մկանների սխալ նկարագրությունները:

Կատարված է տապիրի և ձիու քառատրոփ արշավի (галоп) և վարզի (рысь) բիոմեխանիկայի համեմատությունը, որը հնարավորություն է տվել ուսումնասիրելու միասմբակավորների շարժման օրգանների հիմնական ֆիլոգենետիկ փոփոխությունները: Պարզված է, որ միասմբակավորների ֆիլոգենետիկ կոնքա-ազդրային հոդի տարածման ֆունկցիան ավելի և ավելի է անցնում նստատեղի մկանների խմբին: Զույգսմբակավորների մոտ կոնքա-ազդրային հոդի տարածման ֆունկցիան ընկնում է մկանների այլ խմբերի վրա և նստատեղի մկաններն այստեղ առանձին դեր չեն խաղում: Բացի կոնքա-ազդրային հոդի տարածումից, նստատեղի մկանների խումբն ազդում է ծնկային հոդի տարածման վրա, որի հետևանքով այդ մկանների ֆիլոգենետիկ ուժեղացումը բերում է ծնկային հոդի սեփական տարածողների թուլացմանը: Նման փոխհատուցվող փոփոխություններ տեղի չեն ունենում զույգսմբակավորների մոտ, այս պատճառով էլ միասմբակավորների շարժման օրգանների կառուցվածքը ամենաձեռնտուն է, որով և բացատրվում են վերջիններիս բարձր տրնսմսական հատկությունները (ձիերի անհոգնածությունը և մեծ արագությունը):

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бернштейн Н. А. 1926. Общая биомеханика. М.
Гамбарян П. П. 1957. К вопросу о функции перистых мышц. Докл. АН АрмССР, XXV, 2.
Гамбарян П. П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Ереван.
Глаголев П. А. 1952. Особенности строения области плечевого пояса лошади. Изв. Моск. зоотехн. ин-та коневодства, 1.
Глаголев П. А. 1954. Эволюция грудной конечности млекопитающих на пути к копытохождению. Изв. Тимирязевск. с-х акад., 1.

- Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ). Киев.
- Климов А. Ф. 1950. Сравнительная анатомия домашних животных. Том 1. М.
- Ковалевский В. О. 1960. Монография рода *Anthrocotherium* Cuvier и опыт естественной классификации ископаемых копытных. Собр. научн. трудов, т. III. М.
- Лебедев М. И. 1961. Особенности строения костей и мышц предплюсневой сустава медведя, собаки и лошади. Тезисы I Всес. совещ. по-млекопитающим, I. М.
- Марей Э. 1875. Механика животного организма. Передвижение по земле и по воздуху. СПб.
- Удовин Г. И. и Яншин К. И. 1951. Относительный вес мускулов конечностей лошади. Тр. Чкаловск. с-х ин-та им. Андреева, т. IV, 1.
- Bressou. 1961. La Myologie du tapir (*Tapirus indicus* L.). *Mammalia*, t. 25, № 3.
- Campbell. 1936. The comparative myology of the forelimb of the Hippopotamus pig. and Tapir. *Amer. J. of Anat.*, vol. 59.
- Cuvier G. 1835. *Lecon d'anatomie comparée*. Sec. edit., t. I. Paris.
- Cuvier G. 1849. *Anatomie comparée recueil de planches de myologie*. Paris.
- Gregory W. 1912. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and of the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Annals Acad. of Sci. N. Y.*, vol. XXII, pl. XXXIV.
- Howell A. B. 1944. *Speed in animals*. Chicago.
- Lechner W. 1932. Über die Tubendiverticel (Luftsäcke) beim Tapir. *Anat. Anz.*, Bd. 74.
- Murie J. 1872. On the malayan tapir *Rhinoceros sumatrensis* Gray. *J. Anat. and Physiol.*, vol. VI.
- Muybridge E. 1957. (фотокопия издания 1887 г.). *Animals in motion*. New York.
- Stjernman R. O. G. 1932. Vergleichend-anatomische Studien über die Extremitäten-musculatur (Vorder- und Hintergliedmassen) bei *Tapirus indicus*. *Ad. et juv.*, Lunds Univ. Årsskr. N. F. AVD. 2, Bd. 28.