



УДК 599.33:591.473

ДВА НАПРАВЛЕНИЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ В РЫТЬЕ У НАСЕКОМОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (TALPIDAE, CHRYSOCHLORIDAE)

П.П. Гамбарян, О.В. Жеребцова* и В.В. Платонов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: Olga.Zherebtsova@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Выясняли пути преобразования мускулатуры передних конечностей у насекомоядных млекопитающих в связи с их специализацией в роющей деятельности. Проведен сравнительный морфологический анализ пяти видов кротовых (Talpidae): *Neurotrichus gibbsii*; *Talpa europaea*; *Mogera wogura*; *Scalopus aquaticus*; *Desmana moschata* и двух видов златокротов (Chrysochloridae): *Chrysochloris asiatica*; *Eremitalpa granti*. При раздвижении земли в стороны у *T. europaea* основная нагрузка падает на сгибатели плечевого сустава, из которых сильнее всего развита *m. teres major*. У златокротов, как и у многих других млекопитающих, относительный вес этой мышцы значительно меньше, что связано с иным способом рытья. Для всех кротов в отличие от златокротов характерно сохранение постоянно разогнутого локтевого сустава на протяжении всего латерального гребка. В результате сильно разрастается олекранон, что позволяет увеличивать рычаг приложения силы при относительно слабых разгибателях. Так, относительный вес *m. anconeus longus* у кротов меньше такового у большинства специализированных землероев. Как у кротов, так и у златокротов наблюдается также ослабление мышечных частей *m. flexor digitorum profundus*.

Ключевые слова: мускулатура передней конечности, Chrysochloridae, Talpidae

TWO DIRECTIONS OF THE BURROWING SPECIALIZATION IN INSECTIVOROUS MAMMALS (TALPIDAE, CHRYSOCHLORIDAE)

P.P. Gambaryan, O.V. Zherebtsova* and V.V. Platonov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: Olga.Zherebtsova@zin.ru

ABSTRACT

The transformation of the forelimb musculature in insectivorous mammals was clarified in connection with their digging specialization. The comparative morphological analysis was carried out in five species of moles (Talpidae): *Neurotrichus gibbsii*; *Talpa europaea*; *Mogera wogura*; *Scalopus aquaticus*; *Desmana moschata*, and two species of golden moles (Chrysochloridae): *Chrysochloris asiatica*; *Eremitalpa granti*. In *T. europaea*, during the soil displacement aside the main load falls on the flexors of the shoulder joint, of which the *m. teres major* is most developed. In golden moles, as in many other mammals, the relative weight of this muscle is significantly less that is connected with a different manner of burrowing. In all moles, in contrast to the gold moles, the maintenance of the permanently extended elbow joint is characteristic during the whole lateral stroke. As a result their olecranon is well developed that allows increasing the lever of the force attachment with relatively weak extensors. Thus, in moles, the relative weight of the *m. anconeus longus* is less of such in majority of specialized diggers. In both moles and golden moles, the weakness of the muscle parts of the *m. flexor digitorum profundus* is also observed.

Key words: forelimb musculature, Chrysochloridae, Talpidae

* Автор-корреспондент/ Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Два семейства насекомоядных млекопитающих – кротовые Talpidae G. Fischer, 1814 и златокротовые Chrysochloridae Gray, 1825 (в объеме, предложенном Симпсоном [Simpson 1945]), имеют среди своих представителей высокоспециализированных землероев. Первое (Talpidae) из них объединяет животных с различными направлениями и степенью специализации. Среди них встречаются формы, приспособленные к полуводному (*Desmana moschata* Linnaeus, 1758, *Galemys pyrenaicus* Geoffroy St. Hilaire, 1811), к полуороющему (*Neurotryichus gibbsii* Baird, 1858, *Urotryichus talpoides* Temminck, 1841 и др.) и к роющему (подземному) (*Talpa europaea* L., 1758, *Mogera wogura* Temminck, 1842 (= *robusta* Nehring, 1891), *Scalopus aquaticus* L., 1758) образу жизни. Представители второго семейства (Chrysochloridae) характеризуются исключительно высокой степенью специализации в роющей деятельности (*Chrysochloris asiatica* L., 1758, *Eremitalpa granti* Broom, 1907 и др.).

Основной целью нашей работы стало выяснение особенностей строения мускулатуры передних конечностей, обусловленных различными способами рытья у представителей двух названных групп млекопитающих. При этом мы стремились выявить также общие черты в строении локомоторных мышц в разных линиях современных Talpidae, независимо от характера их адаптаций, которые могли быть унаследованы от предковых форм и связаны с первичным образом жизни кротовых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили фиксированные в 70° спирте или 5% формалине представители 5 видов кротовых (Talpidae): *Neurotryichus gibbsii*; *Talpa europaea*; *Mogera wogura* (= *robusta*); *Scalopus aquaticus*; *Desmana moschata* и двух видов златокротов (Chrysochloridae): *Chrysochloris asiatica*; *Eremitalpa granti*.

Для выяснения путей преобразования мускулатуры передних конечностей у насекомоядных млекопитающих в связи с их специализацией в роющей деятельности применяли сравнительно-морфологический подход. Сравнили высоко специализированных землероев с формами, в разной степени приспособленными к

рытью (Табл.1, 2). Для сравнения использовали как представителей Talpidae, так и некоторых других групп млекопитающих: муравьедов (Myrmecophagidae) – *Myrmecophaga tridactyla* L., 1758; броненосцев (Dasypodidae) – *Chlamyphorus truncatus* Harlan, 1825; *Dasyurus novemcinctus* L., 1758; *Chaetofractus villosus* Desmarest, 1804; ящеров (Manidae) – *Manis pentadactyla* L., 1758; цокоров (Spalacidae: Myospalacinae) – *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773; слепышей (Spalacidae: Spalacinae) – *Spalax nehringi* Satunin, 1898; тушканчиков (Dipodidae) – *Eremodipus lichtensteini* Vinogradov, 1927; слепушонок (Cricetidae) – *Ellobius lutescens* Thomas, 1897. Исследовали, как правило, не менее двух экземпляров каждого из видов. Кроме того для более широкого обсуждения некоторых вопросов были привлечены данные наших исследований и по другим (не роющим) формам млекопитающих.

Помимо детальных описаний в каждом случае проводили весовой анализ всех мышц передних и задних конечностей, а также ряда осевых мышц. В таблицах (Табл. 1–4) приводятся данные только для тех групп мышц, которые непосредственно участвуют в рытье и наиболее показательны для морфофункционального анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первую очередь следует обратить внимание на принципиальную разницу в способах рытья таких высокоспециализированных землероев как кроты и златокроты. Кроты приспособились к рытью в достаточно рыхлых почвах лесных биотопов. Они прокладывают кормовые ходы вблизи от поверхности, где и сосредоточена основная масса их пищевых объектов (Гамбарян [Gambaryan] 1960; Gambaryan et al. 2002; Зайцев и др. [Zaitsev et al.] 2014).

Основной принцип рытья у кротов – раздвижение почвы в стороны расширенными кистями передних конечностей (Рис. 1, 2). При рытье под пологом леса практически вся земля вдавливается в стенки хода, и поэтому там почти никогда не видно ее наружных выбросов – кротовин. На открытых пространствах вне леса почва более плотная, и не вся земля может быть вдавлена в стенки хода, поэтому крот вынужден выкидывать часть земли наружу. Примечательно, что в этом случае он использует те же движения, что и при рытье (Hisaw

Таблица 1. Процентное отношение веса отдельных мышц к суммарному весу мышц передней конечности: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Mogera wogura*; 3 – *Scalopus aquaticus*; 4 – *Desmana moschata*; 5 – *Neurotrichus gibbsii*; 6 – *Chrysochloris asiatica*; 7 – *Myrmecophaga tridactyla*; 8 – *Dasybus novemcinctus*; 9 – *Chaetophractus villosus*; 10 – *Manis pentadactyla*; 11 – *Chlamyphorus truncatus*.

Table 1. Weight of the individual muscles in percent to the total weight of all the muscles in forelimb: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Mogera wogura*; 3 – *Scalopus aquaticus*; 4 – *Desmana moschata*; 5 – *Neurotrichus gibbsii*; 6 – *Chrysochloris asiatica*; 7 – *Myrmecophaga tridactyla*; 8 – *Dasybus novemcinctus*; 9 – *Chaetophractus villosus*; 10 – *Manis pentadactyla*; 11 – *Chlamyphorus truncatus*.

| Мышцы (Muscles) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| rhomboideus capitis | 1.7 | 2.1 | 2.2 | 3.2 | 3.8 | 11.7 | – | 3.2 | 5.4 | 2.4 | 6.0 |
| latissimus dorsi | 9.7 | 7.5 | 7.1 | 11.2 | 8.4 | 13.5 | 8.5 | 11.3 | 8.8 | 8.6 | 7.3 |
| pectorales | 15.0 | 18.2 | 18.7 | 11.4 | 11.7 | 19.7 | 5.2 | 12.8 | 8.6 | 9.4 | 9.5 |
| anlantoscapularis superior | – | – | – | – | – | 0.7 | 0.2 | – | – | – | – |
| anlantoscapularis inferior | – | – | – | 0.4 | – | 0.3 | 0.3 | – | – | 1.1 | – |
| teres major | 25.6 | 25.1 | 25.2 | 12.3 | 14.5 | 0.6 | 4.4 | 1.3 | 1.5 | 1.5 | 2.8 |
| subscapularis | 8.7 | 7.9 | 11.6 | 11.1 | 11.2 | 7.2 | 6.0 | 1.8 | 6.2 | 6.0 | 6.0 |
| anconeus longus | 4.4 | 5.8 | 6.0 | 3.8 | 5.2 | 10.0 | 5.3 | 10.4 | 11.2 | 11.4 | 8.2 |
| dorsoepitrochlearis | 0.2 | 0.2 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 3.0 | 3.5 | 2.7 | 6.8 | 2.7 | 8.4 |
| infraspinatus | – | – | 0.4 | 2.5 | 1.3 | 1.5 | 1.7 | 1.6 | 2.2 | 1.6 | 2.3 |
| flexor digitorum sublimis | 0.3 | 0.1 | 0.4 | 0.5 | 0.2 | 0.2 | 0.1 | 1.5 | 0.8 | 2.5 | 0.8 |
| flexor digitorum profundus | 0.3 | 0.6 | 1.0 | 0.2 | 1.2 | 1.0 | 14.5 | 5.2 | 6.4 | 7.6 | 7.7 |

Таблица 2. Процентное отношение веса отдельных мышц к суммарному весу мышц передней конечности за вычетом веса m. teres major: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Mogera wogura*; 3 – *Scalopus aquaticus*; 4 – *Desmana moschata*; 5 – *Neurotrichus gibbsii*; 6 – *Chrysochloris asiatica*; 7 – *Myrmecophaga tridactyla*; 8 – *Dasybus novemcinctus*; 9 – *Chaetophragus villosus*; 10 – *Manis pentadactyla*; 11 – *Chlamyphorus truncatus*.

Table 2. Weight of the individual muscles in percent to the total weight of all the muscles in forelimb after deduction of the m. teres major weight: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Mogera wogura*; 3 – *Scalopus aquaticus*; 4 – *Desmana moschata*; 5 – *Neurotrichus gibbsii*; 6 – *Chrysochloris asiatica*; 7 – *Myrmecophaga tridactyla*; 8 – *Dasybus novemcinctus*; 9 – *Chaetophractus villosus*; 10 – *Manis pentadactyla*; 11 – *Chlamyphorus truncatus*.

| Мышцы (Muscles) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|-----|------|------|------|-----|
| rhomboideus capitis | 2.2 | 2.8 | 2.9 | 3.6 | 4.4 | 11.8 | – | 0.3 | 5.5 | 2.5 | 6.2 |
| latissimus dorsi | 13.1 | 10.0 | 9.5 | 12.8 | 9.8 | 13.6 | 8.9 | 11.4 | 8.9 | 8.8 | 6.9 |
| pectorales | 24.6 | 24.7 | 25.0 | 13.0 | 13.7 | 19.8 | 5.4 | 12.9 | 8.7 | 9.3 | 9.7 |
| anlantoscapularis superior | – | – | – | – | – | 0.7 | 0.2 | – | – | – | – |
| anlantoscapularis inferior | – | – | – | – | – | 0.3 | 0.3 | – | – | 1.1 | – |
| teres major | 34.0 | 33.4 | 33.7 | 14.0 | 17.0 | 0.7 | 0.2 | 1.3 | – | 1.6 | 2.9 |
| subscapularis | 11.6 | 19.6 | 11.1 | 12.6 | 13.1 | 7.2 | 6.3 | 1.9 | 6.3 | 6.1 | 6.2 |
| anconeus longus | 6.0 | 7.8 | 5.6 | 4.3 | 6.1 | 10.1 | 5.6 | 10.5 | 11.9 | 11.6 | 8.6 |
| dorsoepitrochlearis | 0.2 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 3.1 | 3.7 | 2.7 | 7.2 | 2.8 | 8.7 |
| infraspinatus | – | – | 0.6 | 2.9 | 1.5 | 1.5 | 1.8 | 1.6 | 2.2 | 1.6 | 2.3 |
| flexor digitorum sublimis | 0.4 | 0.1 | 0.3 | 0.5 | 0.2 | 0.2 | 0.1 | 1.5 | 0.8 | 2.5 | 0.9 |
| flexor digitorum profundus | 0.4 | 0.8 | 1.0 | 0.2 | 1.5 | 1.0 | 5.2 | 5.3 | 6.5 | 7.4 | 7.9 |

1923), однако двигает передними конечностями не в горизонтальной, а в вертикальной плоскости. Задние конечности в это время двигаются в горизонтальной плоскости, что приводит к усилению горизонтальной составляющей вращательной подвижности позвоночника (Platonov 2002).

Златокроты как жители песчаных пустынь роют кормовые ходы на значительной глубине, поскольку там прячутся от жары основные объекты их охоты. Они разрыхляют песок сильно расширенными уплощенными когтями, вдавливая его в потолок хода или выкидывая его наружу

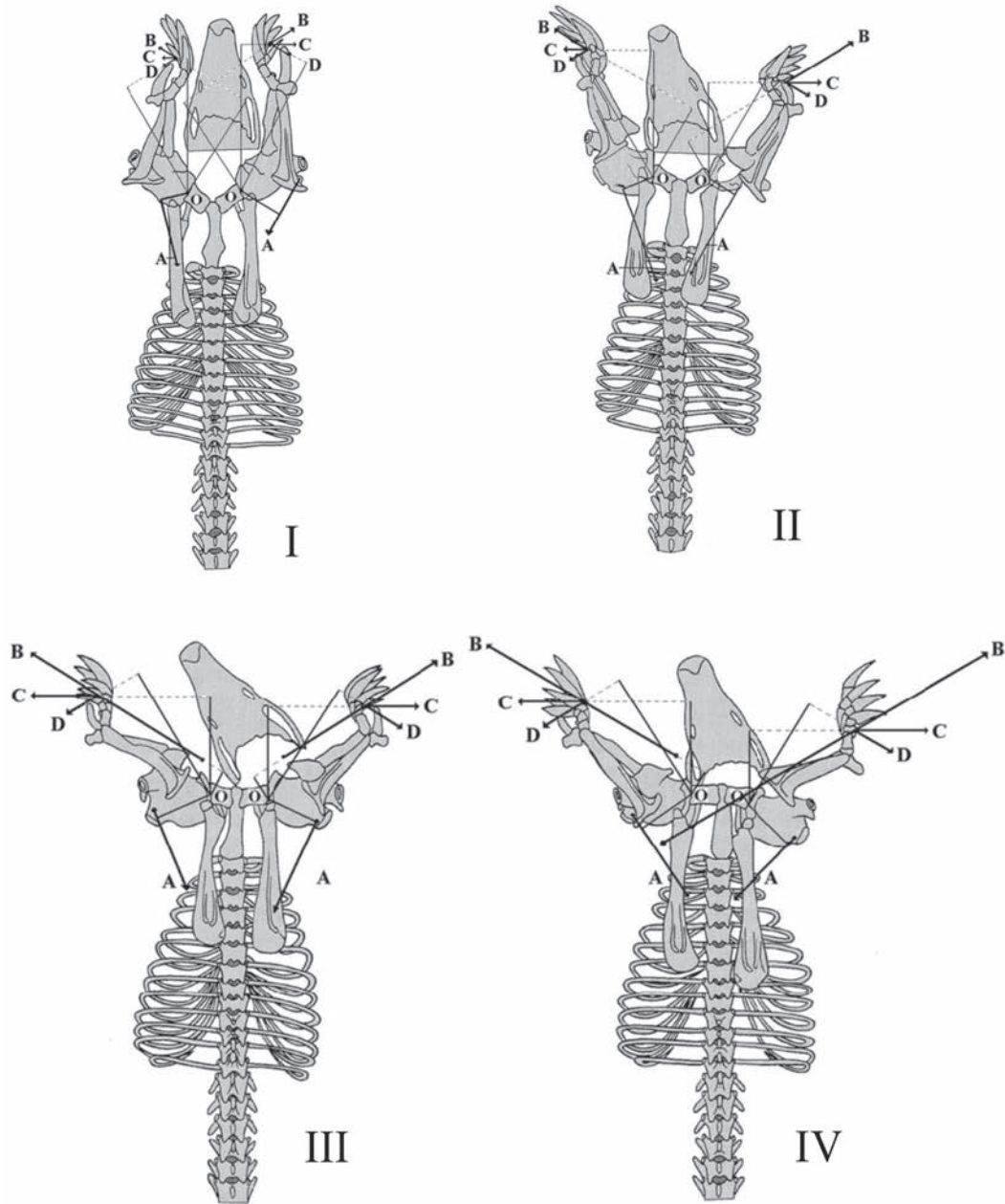


Рис. 1. Рытье крота *Talpa europaea*, вид сверху. Несколько последовательных положений (I–IV) передних конечностей во время раздвигания почвы, взятых из кинорентгенографии (60 кадров/сек.) (по Gambaryan et al. 2002). Стрелки показывают суммарные векторы сил мышц, действующих при движении в ключично-плечевом суставе (O). Длины векторов пропорциональны физиологическим поперечникам мышц. B, C и D представляют силу давления кисти при углах: B – 120°, C – 90°, D – 60° к сагиттальной плоскости (C – обычное, B и D – крайние направления силы давления кисти). Сплошная линия – момент силы; пунктирная линия – направление векторов силы.

Fig. 1. Mole *Talpa europaea* digging in dorsal view. Several successive positions (I to IV) of forelimbs during the removal the soil drew from the cinefluorography taken at 60 frames per second (in Gambaryan et al. 2002). The arrows indicate sum vectors of the muscle forces taking place in movement in clavicolohumeral joint (O). Length of the vectors are proportional to physiological sections of the muscles. B, C, and D are representing pressing force of the hand in angles: B – 120°, C – 90°, D – 60° to the sagittal plane (C is a usual direction of pressing force of the hand; B and D are the extreme directions of the pressing force). Solid line – force moment; dotted line – direction of the force vectors.

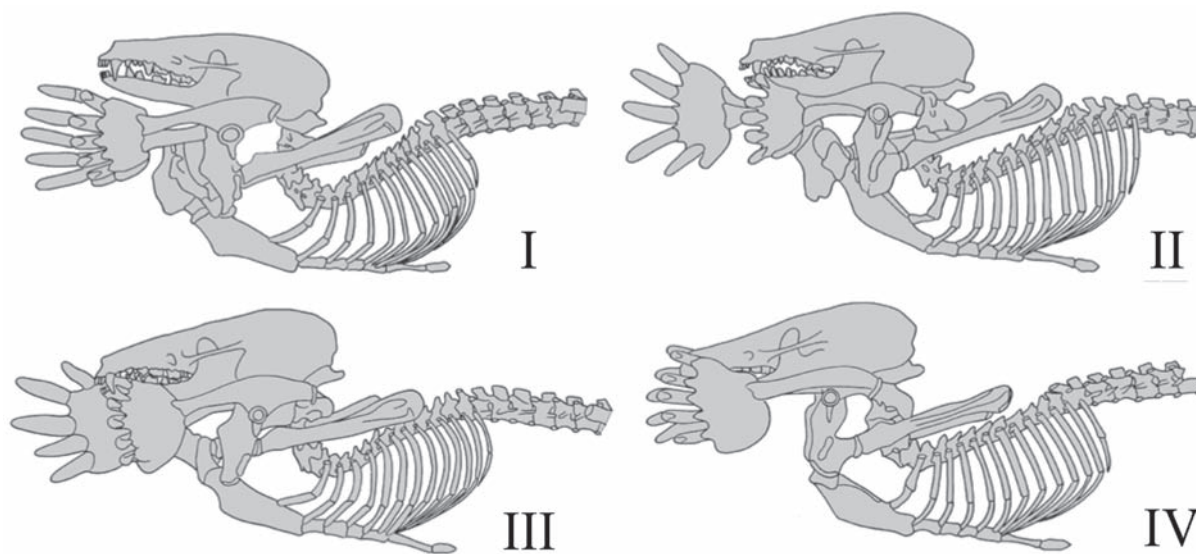


Рис. 2. Рытье крота *Talpa europaea*, вид сбоку. Пояснения см. Рис. 1.
Fig. 2. Mole *Talpa europaea* digging in lateral view. For explanations see Fig. 1.

расширенной лопатообразной головой. При этом конечности двигаются почти в парасагитальной плоскости одновременно с поднятием головы (Puttick and Jarvis 1977; Gasc, Jouffroy et al. 1986).

Таким образом, кроты и златокроты по-разному удаляют грунт из ходов. Крот *Talpa europaea* выкидывает землю расширенными кистями, двигая ими так же, как и при рытье, а златокроты выкидывают песок головой. Череп крота ослаблен, и голова не может выдерживать больших нагрузок, которые необходимы для выкидывания земли головой. У златокротов, наоборот, голова заметно расширена и затылочная часть приподнята (Рис. 3).

Аналогичное расширение отмечается и у других землероев, выкидывающих землю из ходов головой (Notorictidae, Spalacidae, Myospalacinae). Для этой цели у всех этих животных конвергентно развиваются чрезвычайно сходные образования на голове: роговое покрытие дорсальной поверхности носа, сплетение лицевых мышц, образующее особый валик, прикрытый утолщенной кожей и окаймленный щетинкообразными волосами, увеличивающими общую площадь поверхности для поднятия земли головой. Череп этих животных укреплен так, что может выдерживать нагрузки, превышающие двадцатикратный вес их тела (Гамбарян [Gambaryan] 1960; Gasc, Jouffroy



Рис. 3. Строение черепа (вид сверху): А – *Chrysochloris asiatica*; В – *Talpa europaea*.

Fig. 3. Structure of the skull (in dorsal view): А – *Chrysochloris asiatica*; В – *Talpa europaea*.

et al. 1986; Gasc, Renous et al. 1986; Gambaryan et al. 2002, 2005).

В связи с этим у всех этих животных также значительно усиливаются мышцы – подниматели головы: *mm. rhomboideus capitis*, *semispinalis capitis* и *atlantoscapularis superior* (если эта мышца сохраняется) (Табл. 1, 2). В то же время у кротов *m. atlantoscapularis superior* редуцирована. Интересно, что эта мышца (*m. atlantoscapularis superior*) не отмечается и у предковых форм некоторых землероев, выкидывающих землю головой, например, у *Spalacidae*. В тех группах, у которых эта мышца сохраняется, ее относительный вес обычно в два и более раз превышает таковой *m. atlantoscapularis inferior*. В этой связи уместно проследить историю происхождения *m. atlantoscapularis inferior* и *m. atlantoscapularis superior*.

У однопроходных имеется единая мышца *m. atlantoscapularis*, начинающаяся на атланте и оканчивающаяся на всем переднем крае лопатки целиком, без перерыва. Эта мышца действует как одно целое, наклоня вперед лопатку и связанную с ней остальную часть пояса передней конечности за счет вращения в грудинно-коракоидном суставе.

У териевых млекопитающих лопатка приобретает наклон назад и одновременно становится совершенно самостоятельным звеном пояса передних конечностей. При этом резко меняются роли верхней и нижней частей *m. atlantoscapularis*: ее верхняя порция стремится наклонить позвоночный край лопатки вперед, а нижняя – назад. В результате промежуточные волокна редуцируются, и возникают две мышцы. В этом случае работа *m. atlantoscapularis superior* почти не отличается от работы передних пучков *m. serratus ventralis*. Очевидно, поэтому *m. atlantoscapularis superior* очень часто редуцируется. Однако эта мышца участвует не только в движении лопатки, но и в поднятии головы благодаря ее прикреплению на дорсальной поверхности крыльев атланта. В тех группах, у предков которых *m. atlantoscapularis superior* не была редуцирована, в процессе приспособления к силовому поднятию головы, именно эта мышца развивается сильнее, чем *m. anlantoscapularis inferior*.

Это наблюдается у представителей *Myospalacinae*, а также *Chrysochloridae* (Табл. 1, 2). У цокора *Myospalax myospalax* относительный вес¹ *m. atlantoscapularis inferior* равен 0.4, а вес *m. atlantoscapularis superior* – 1.1, то есть вторая мышца почти в три раза превышает по весу первую. У золотокрота *Chrysochloris asiatica* относительный вес этих мышц соответственно 0.3 и 0.7, то есть *m. atlantoscapularis superior* более чем в два раза превышает по весу *m. atlantoscapularis inferior*.

В таблицах (Табл. 1 и 2) приводятся данные и для *Myrmecophaga tridactyla*, у которого это соотношение мышц обратное. Похожая картина наблюдается и у ряда не роющих грызунов, у которых сохраняются эти две мышцы. Так, например, у *Abracomia benneti* относительный вес *m. atlantoscapularis superior* – 0.38, а *inferior* – 0.65; у *Dasyprocta agouti* соответственно – 0.02 и 1.41; у *Citellus pygmeus* – 0.12 и 0.44; у *Sciurus vulgaris* – 0.12 и 0.36. Этот список можно продолжить, перечислив, по крайней мере, еще 19 ранее исследованных нами видов грызунов, у которых сохранились эти две мышцы. И во всех случаях *m. atlantoscapularis superior* будет заметно слабее *m. atlantoscapularis inferior*. Из этого следует, что приспособление к выкидыванию земли головой приводит к заметному усилению именно *m. atlantoscapularis superior*, тогда как у большинства териевых млекопитающих эта мышца либо исчезает полностью, либо сильно ослаблена.

Сходные изменения у животных, приспособленных к выбрасыванию земли головой, претерпевает и *m. rhomboideus capitis*. Так, у цокоров относительный вес этой мышцы равен 5.0, а вместе с *m. atlantoscapularis superior* – 6.8; у слепышей вес *m. rhomboideus capitis* – 7.9, в то время как у многих грызунов *m. rhomboideus capitis* либо совсем отсутствует, либо в крайних случаях ее относительный вес достигает величины 1.4 (на основании наших неопубликованных данных по более чем 25 видам грызунов из всех подотрядов).

Наряду с мускулатурой конечностей аналогичные изменения у специализированных землероев претерпевают и осевые мышцы, участвующие в поднятии земли головой (Табл. 3). Из них наиболее выгодное положение для этой функции

¹Здесь и далее по тексту указан относительный вес мышц (т.е. процентное отношение веса мышцы к суммарному весу всех мышц передней конечности).

Таблица 3. Процентное отношение веса осевых мышц – поднимателей головы к суммарному весу мышц передней конечности: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Crysochloris asiatica*; 3 – *Myrmecophaga tridactyla*; 4 – *Dasyurus novemcinctus*; 5 – *ChaetophRACTUS villosus*; 6 – *Chlamyphorus truncatus*; 7 – *Myospalax myospalax*; 8 – *Spalax microphthalmus*.

Table 3. Weight of the axial muscles – arrectors of the head in percent to the total weight of all the muscles in forelimb: 1 – *Talpa europaea*; 2 – *Crysochloris asiatica*; 3 – *Myrmecophaga tridactyla*; 4 – *Dasyurus novemcinctus*; 5 – *ChaetophRACTUS villosus*; 6 – *Chlamyphorus truncatus*; 7 – *Myospalax myospalax*; 8 – *Spalax microphthalmus*.

| Мышцы (muscles) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-------------------------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|
| semispinalis capitis | 1.1 | 5.6 | 1.6 | 1.1 | – | 3.3 | 6.0 | 7.9 |
| splenius | 3.1 | 5.5 | – | 0.4 | 0.6 | 1.5 | 6.5 | 5.1 |
| rectus capitis dorsalis major | 0.4 | 1.4 | 0.4 | – | 0.5 | – | 1.6 | 3.5 |
| obliquus capitis caudalis | 0.1 | 0.2 | 0.4 | 0.1 | 0.1 | – | 0.9 | 0.4 |
| obliquus capitis cranialis | 0.1 | 0.4 | 0.4 | 0.03 | 0.2 | – | 1.5 | 0.4 |
| longissimus capitis | 0.3 | 0.5 | 0.1 | 0.1 | – | 0.4 | 0.2 | 0.6 |

имеет m. semispinalis capitis, которая начинается на поперечных отростках грудных и шейных позвонков и оканчивается на средней части лямбдоидного гребня². Тем самым она получает большее преимущество в связи с увеличением рычага приложения силы. Этот рычаг возрастает у *Chrysochloris asiatica* из-за увеличения высоты затылочной части черепа (Рис. 3). Относительный вес m. semispinalis capitis у *Ch. asiatica* более чем в пять раз превышает таковой у *Talpa europaea* (Табл. 3).

Второй по значению осевой мышцей для поднятия головы является m. rectus capitis dorsalis major, которая начинается на гребне эпистрофея и оканчивается так же, как и m. semispinalis capitis на средней части лямбдоидного гребня, но непосредственно вентральнее нее. У *Ch. asiatica* прямая дорсальная мышца головы более чем в три раза превышает по развитию такую же мышцу у *T. europaea*. Что касается других осевых мышц – поднимателей головы, то их топография менее выгодная, тем не менее они также относительно сильнее развиты у *Ch. asiatica*, чем у *T. europaea*. Аналогичное усиление вышеназванных мышц наблюдается и у других землероев, приспособленных к выкидыванию земли головой (Табл. 3).

Считается, что передние конечности *T. europaea* вторично приспособлены к абдуцированному типу

движения, характерному для предков млекопитающих (Todorowa 1927). К настоящему времени такая форма движения сохранилась только у однопроходных (Jenkins 1970; Pridmore 1985). В свое время абдуцированное движение передних конечностей у обыкновенного крота было подвергнуто глубокому биомеханическому анализу (Nikolskiy 1978). Последующие кинорентгенографические (cinefluorographical) исследования внесли много поправок в описание движения конечностей млекопитающих (Gambaryan et al. 2002).

Так, у однопроходных плечевая кость двигается вокруг продольной оси, а предплечье перемещается почти парасагиттально (Jenkins 1970; Pridmore 1985). При этом пояс передних конечностей остается неподвижно закрепленным на туловище (Gambaryan et al. 2015). У кротов (Talpidae) плечевая кость гиперабдуцирована на 180°, при этом ее латеральная сторона становится медиальной. Плечевая кость вторично сильно расширена, так что ее поперечное сечение становится большим, чем продольное. Сходное строение плечевой кости наблюдается и у однопроходных, однако характер ее движения существенно отличается от описанного в литературе (Todorowa 1927; Böker 1935; Campbell 1938, 1939; Skoczen 1958; Yalden 1966; Gask, Renous et al., 1986; Castiella et al. 1992). По данным перечисленных авторов у кротов пле-

²Мы восстанавливаем термин лямбдоидный гребень (Виноградов и Аргиропуло [Vinogradov and Argiropulo] 1941), являющийся равноценным затылочному гребню по терминологии, принятой в ветеринарной анатомии (Климов [Klimov] 1955). На наш взгляд, это целесообразно, поскольку в анатомии человека затылочным гребнем именуется вертикальный гребень, идущий к большому затылочному отверстию, а в ветеринарной анатомии затылочный гребень называется linea nuche superior (Синельников [Sinel'nikov] 1972).

чевая кость движется вокруг продольной оси, как и у однопроходных. Однако наши исследования показали, что плечевая кость кротов вращается вдоль горизонтальной оси в ключично-плечевом и ключично-грудинном суставах (Рис. 1, 2). Это происходит с одновременным перемещением сильно видоизмененной ключицы из вентрального положения на кончике рукоятки грудины в дорсолатеральное положение. Поэтому плечо отводится только вбок (латерально). Предплечье же движется вокруг продольной оси при согнутом локтевом суставе (Рис. 1, 2).

При движении кистей в стороны у кротов *T. europaea* давление на почву создает реактивную силу, направленную почти постоянно на площадь поверхности противоположной кисти. Если линия давления одной кисти не попадает в площадь противоположной кисти, то для опоры включаются другие механизмы (задние конечности, грудь, режее – спина). Давление через кисти приводит к огромной нагрузке на разгибание плечевого сустава, чему противодействуют его сгибатели. К ним относятся: *mm. teres major, latissimus dorsi* и *subscapularis*. Все они оканчиваются на латеральной стороне расширенной плечевой кости (у кротов она становится латеральной в связи с гиперабдукцией ее положения).

Из перечисленных трех мышц наиболее выгодное положение занимает *m. teres major*, так как *m. subscapularis* оканчивается вблизи точки вращения плечевого сустава, что уменьшает момент ее силы. Сила *m. latissimus dorsi* влияет на туловище, которое при рытье может самостоятельно двигаться независимо от работы в плечевом суставе. Кроме того эта мышца оканчивается целиком на внешней поверхности *m. teres major* у его окончания и тем самым практически включается в его работу. При этом наиболее выгодное положение *m. teres major* приводит к его чрезвычайному усилению (Табл. 1, 2).

Златокроты двигают конечностями в парасагитальной плоскости, активно разгибая локтевой сустав. Одной из основных мышц – разгибателей локтевого сустава является *m. anconeus longus*. Она действует совместно с *m. dorsoepitrochlearis*, которая так же, как и *m. anconeus longus* начинается на каудальном крае лопатки и оканчивается на верхушке олекранона. Эти две мышцы заметно усиливаются по сравнению с таковыми кротовых (Табл. 1, 2). Так относительный вес *m. anconeus longus* у златокротов в полтора раза превышает таковой кротов, даже если из общего веса мышц передних конечностей вычесть вес *m. teres major*. Что касается *m. dorsoepitrochlearis*, то ее вес превышает таковой кротовых более чем в 10 раз (Табл. 1, 2)³.

Особо стоит остановиться на мышцах – сгибателях пальцев. Несмотря на совершенно различный характер работы этих мышц у златокротов и кротов, их относительный вес в обеих группах примерно одинаковый. Поэтому для обсуждения их работы нужно включить в анализ других землероев из различных групп *Mammalia*. Выяснение различий в принципах работы глубокого сгибателя пальцев у разных роющих форм позволит лучше понять причины изменений этих мышц и у исследуемых животных (Табл. 4).

Многие специализированные землерои разрыхляют землю когтями. При этом на сгибатели пальцев приходится огромная нагрузка, что усугубляется тем обстоятельством, что у них удлиняются когти, увеличивая величину рычага приложения силы. Казалось бы, при одинаковой увеличенной нагрузке на когти у разных землероев должны конвергентно появиться сходные особенности в развитии сгибателей кисти. Однако работа кисти у них не одинакова.

Так, при рытье в рыхлых грунтах *Myospalax myospalax* держит когти согнутыми на всем протяжении перемещения передней конечности из

³При сопоставлении относительных весов мышц для обсуждения их усилений или ослаблений иногда необходимо исключать из суммарного веса вес сильно развитой мышцы, чтобы избежать так называемого «арифметического миража». У кротов такой мышцей служит *m. teres major*, вес которой составляет больше четверти веса всех мышц передних конечностей. Поэтому в таблице 2 для всех приведенных видов животных из суммарного веса мышц передних конечностей был исключен вес *m. teres major*. Несмотря на такую операцию, как видно из таблицы 2, относительный вес *m. anconeus longus* и особенно *m. dorsoepitrochlearis* у златокротов превышает таковой у кротов.

⁴В условиях эксперимента торф и пластина манной крупы, скрепленной агар-агаром, имитировали соответственно рыхлый и плотный типы почвы, при этом пропуская рентгеновские лучи.

Таблица 4. Процентное отношение веса *m. flexor digitorum profundus* к общему весу мышц передней конечности (А) и к суммарному весу мышц – сгибателей и разгибателей кисти и пальцев (В).

Table 4. Weight of the *m. flexor digitorum profundus* in percent to the total weight of all the muscles in forelimb (A) and to the total weight of the muscles – flexors and extensors of the hand and digits (B).

| Виды (Species) | A | B |
|---------------------------------|-----|----|
| <i>Myospalax myospalax</i> | 4.2 | 46 |
| <i>Chaetophractus villosus</i> | 2.8 | 56 |
| <i>Dasyopus novemcinctus</i> | 1.5 | 41 |
| <i>Chlamyphorus truncatus</i> | 5.3 | 52 |
| <i>Talpa europaea</i> | 0.3 | 6 |
| <i>Spalax nehringi</i> | 0.8 | 27 |
| <i>Scalopus aquaticus</i> | 0.6 | 15 |
| <i>Neurotrichus gibbsii</i> | 0.8 | 14 |
| <i>Desmana moschata</i> | 0.2 | 4 |
| <i>Crysochloris asiatica</i> | 0.8 | 22 |
| <i>Eremodipus lichtensteini</i> | 0.6 | 25 |
| <i>Ellobius lutescens</i> | 0.9 | 23 |
| <i>Myrmecophaga tridactyla</i> | 9.5 | 54 |
| <i>Manis pentadactyla</i> | 4.6 | 44 |

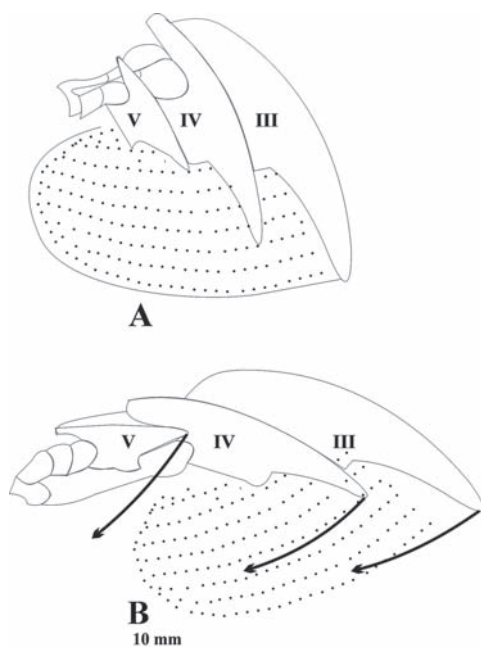


Рис. 4. Движение в когтевых фалангах у *Myospalax myospalax*: А – при рытье в рыхлой почве; В – при рытье в плотной почве; III – V – номера пальцев.

Fig. 4. Movement in claw phalanges in *Myospalax myospalax*: А – during digging in a loose soil; В – during digging in a consistent soil; III – V – digit numbers.

переднего положения (впереди морды) в заднее (позади рукоятки грудины) (Рис. 4А). Это видно на всех кадрах кинорентгена, когда цокор находился в рыхлом торфе⁴ (Gambaryan and Gask 1993). Если на пути роющего зверька вставить пластинку из манной крупы, скрепленной агар-агаром до твердости глинистой почвы, то *Myospalax* будет царапать эту пластинку, разгибая и сгибая когти (Рис. 4В). Таким образом, у *Myospalax*, обитающего в достаточно твердых почвах, должен активно работать *m. flexor digitorum profundus*, который оканчивается на когтевых фалангах, что в результате и приводит к его усилению.

В аналогичных условиях, по всей вероятности, роют и броненосцы, у которых приспособление к разрыхлению земли когтями свойственно всем из исследованных нами видов. Особенно велик относительный вес *m. flexor digitorum profundus* у *Chlamyphorus truncatus*, наиболее специализированного в рытье среди броненосцев (Табл. 4).

Из таблицы 3 видно, что, несмотря на огромную нагрузку, приходящуюся на передние лапы (конечности) у *T. europaea*, относительный вес *m. flexor digitorum profundus* у него наименьший. Он может быть сравним только с таковым у мало приспособленных к рытью кротов *Neurotrichus gibbsii*, а также у землероев, не использующих лапы для разрыхления земли (*Spalax nehringi*), или же у грызунов, специализированных в двуногом рикошете (*Eremodipus lichtensteini*). У кротов и златокротов эта мышца, по крайней мере, в пять раз слабее, чем у специализированных землероев, приспособленных к разрыхлению земли когтями (*Myospalax myospalax*, *Chlamyphorus truncatus*). По отношению к суммарному весу мышц – разгибателей и сгибателей кисти, а также пальцев у всех кротов *m. flexor digitorum profundus* развит примерно в два раза слабее, чем у остальных приведенных в таблице видов. В то же время златокрот *Crysochloris asiatica* несколько приближается по этому показателю к землероям, не приспособленным к разрыхлению земли когтями (*Spalax nehringi*, *Ellobius lutescens*), а также к специализированному в двуногом рикошете тушканчику *Eremodipus lichtensteini*. Тем не менее, по этому показателю *C. asiatica* уступает всем приведенным в таблице 3 млекопитающим.

У всех кротов ослабление мышечной части *m. fl. digitorum profundus* уже рассматривалось ранее (Гамбарян [Gambaryan] 1957). Дело в том,

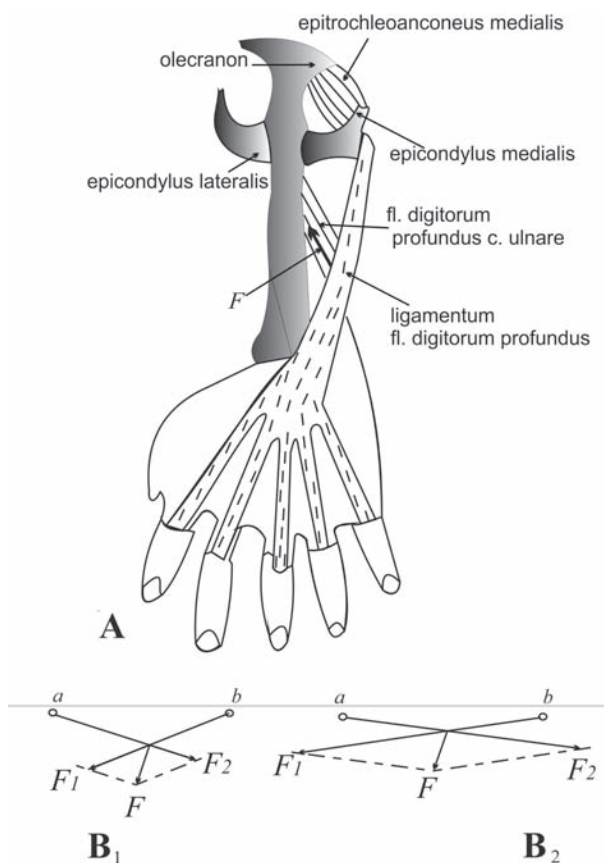


Рис. 5. Функциональные особенности *m. flexor digitorum profundus* крота *Talpa europaea*: А – *m. flexor digitorum profundus*; В – схема работы мышцы при слабом натяжении сухожилия; С – схема работы мышцы при усилении натяжения сухожилия; F – сила натяжения сухожилия *m. flexor digitorum profundus*; F_1 и F_2 – составляющие силы F.

Fig. 5. The functional features of the *m. flexor digitorum profundus* in the mole *Talpa europaea*:

A – *m. flexor digitorum profundus*; B₁ – scheme of the muscle work in a weak tension of tendon; B₂ – scheme of the muscle work in an enhancement of tendon tension: F – force of tendon tension of the *m. flexor digitorum profundus*; F_1 и F_2 – components of the force F.

что у кротов эта мышца представляет собой мощное сухожилие, начинающееся на медиальном надмыщелке плечевой кости и оканчивающееся на всех пяти когтевых фалангах (Рис. 5). К этому сухожилию с его внутренней стороны подходят плечевая, лучевая и локтевая мышечные головки. Их усиления в данном случае не требуется, так как, чем более напряжено сухожилие, тем больше увеличивается составляющая силы, натягивающая его (F_2 на Рис. 5).

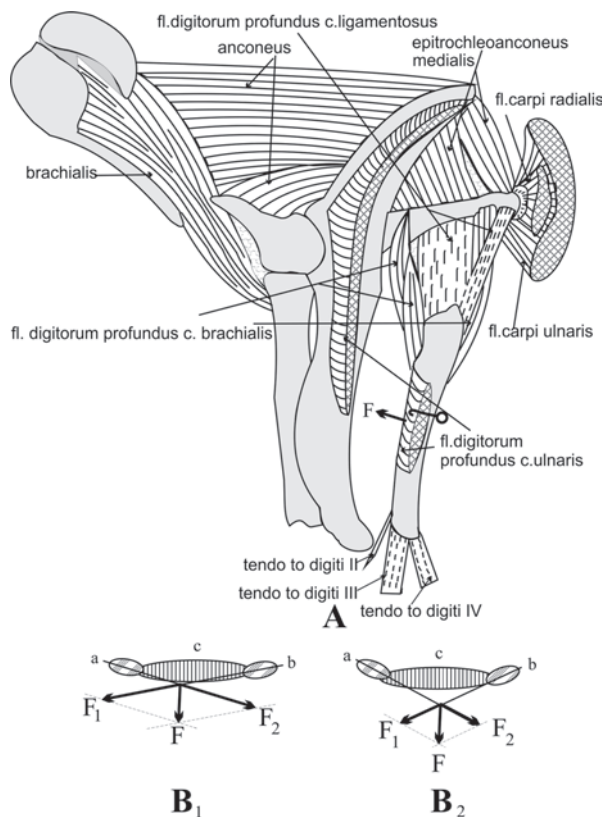


Рис. 6. Функциональные особенности *m. flexor digitorum profundus* златокрота *Chrysochloris asiatica*: А – *m. flexor digitorum profundus*; В₁ и В₂ – схемы работы мышцы.

Fig. 6. The functional features of the *m. flexor digitorum profundus* in the golden mole *Chrysochloris asiatica*: А – *m. flexor digitorum profundus*; B₁ и B₂ – schemes of the muscle work.

У *Chrysochloris asiatica* конечное сухожилие *m. flexor digitorum profundus* вскоре после своего отхождения от медиального надмыщелка плечевой кости образует удлиненную косточку, от которой идет расширенное сухожилие к когтевой фаланге третьего пальца и более слабое – ко второму пальцу (Рис. 6). Однако, наличие промежуточной косточки в сухожилии *m. flexor digitorum profundus* не мешает такому же принципу работы этой мышцы, как и у *T. europaea*. Дело в том, что при рытье златокрота эта мышца постоянно напряжена и ее напряжение не меняется на протяжении всего гребка. Поэтому составляющие силы $F - F_2$ и F_1 увеличиваются даже больше, чем у крота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основное различие способов рытья у представителей Talpidae и Crysochloridae заключается в том, что первые из них раздвигают почву конечностями, направленными в стороны, а вторые – двигают ими почти парасагиттально. При этом кроты используют аналогичные движения и при выкидывании земли на поверхность, разворачивая переднюю часть туловища под углом 90° к задней. В отличие от них златокроты при рытье выбрасывают землю головой, упираясь передними конечностями в дно тоннеля и резко поднимая туловище и голову вверх.

При раздвижении земли в стороны у *T. europaea* основная нагрузка падает на сгибатели плечевого сустава, из которых благодаря своему наиболее выгодному окончанию сильнее всего развита *m. teres major*, вес которой составляет более четверти веса всех мышц передней конечности. У других млекопитающих, в том числе и у представителей Crysochloridae вес этой мышцы оказывается обычно менее четырех процентов суммарного веса мышц передней конечности.

Для всех кротов характерно сохранение постоянно разогнутого локтевого сустава на протяжении всего латерального гребка. В качестве приспособления для пассивного удержания его в разогнутом состоянии сильно разрастается олекранон, увеличивая рычаг приложения силы, что позволяет сохранять «status quo» при относительно слабых разгибателях. Так, относительный вес *m. anconeus longus* – основного разгибателя локтевого сустава у кротов меньше такового большинства специализированных землероев и даже некоторых не приспособленных к рытью млекопитающих. У златокротов, наоборот, разгибание локтевого сустава активное как при разрыхлении грунта, так и при выкидывании его на поверхность. Поэтому у них усиливается как *m. anconeus longus*, так и *m. dorsoepitrochlearis*, окончание которой перемещается на верхушку олекранона одновременно с его разрастанием.

Как у кротов, так и у златокротов наблюдается ослабление мышечных частей *m. flexor digitorum profundus*. Объясняется это тем, что глубокий сгибатель пальцев представляет собой мощное сухожилие, начинающееся на медиальном надмыщелке плечевой кости и оканчивающееся на всех пяти когтевых фалангах (Talpidae) или же

переходящее в костный сесамоид, от которого отходят сухожилия ко второй и третьей когтевым фалангам (Crysochloridae).

У представителей обеих групп пальцы на передней конечности имеют относительно малую подвижность и в то же время испытывают огромную нагрузку при рытье. В результате, чем сильнее нагрузка, тем больше выпрямляется сухожилие, оканчивающееся на когтевых фалангах. Мышечные же головки, закрепленные на сухожилии, независимо от развиваемой ими силы увеличивают составляющие этой силы пропорционально выпрямлению сухожилия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Е.Г. Потаповой (Москва) за полезные советы и замечания, позволившие улучшить содержание статьи. Работа выполнена частично при поддержке гранта РФФИ (№ 15-04-03688) и участия ЗИН РАН (гостема № 01201351185).

ЛИТЕРАТУРА

- Böker H. 1935.** Einführung in der vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 1. G. Fischer, Jena, 228 S.
- Campbell B. 1938.** A reconsideration of the shoulder musculature of the cape golden mole. *Journal of Mammalogy*, 19(2): 234–240.
- Campbell B. 1939.** The shoulder anatomy of the moles. A study in phylogeny and adaptations. *American Journal of Anatomy*, 64(1): 1–39.
- Castiella M. J., Laville E., Renous S. and Gasc J.-P. 1992.** Caractéristiques morphologiques du membre antérieur de la taupe commune, *Talpa europaea* (Mammalia, Talpidae). *Mammalia*, 56(2): 265–285.
- Gambaryan P.P. 1957.** On the pinnated muscles function. *Doklady Akademii Nauk Armyanskoi SSR*, 5(1): 87–91 [In Russian].
- Gambaryan P.P. 1960.** Adaptive features of the locomotor organs in fossorial mammals. Izdatel'stvo AN Armyanskoi SSR, Erevan, 195 p. [In Russian].
- Gambaryan P.P. and Gasc J.-P. 1993.** Adaptive properties of the musculoskeletal system in the mole-rat *Myospalax myospalax* (Mammalia, Rodentia). Cinefluorographical, anatomical, and biomechanical analyses of burrowing. *Zoologische Jahrbucher*, 123: 363–401.
- Gambaryan P. P., Gasc J.-P. and Renous S. 2002.** Cinefluorographical study of the burrowing movements in the common mole, *Talpa europaea* (Lipotyphla, Talpidae). *Russian Journal of Theriology*, 1(2): 91–109.

- Gambayan P. P., Kuznetsov A.N., Panyutina A.A. and Gerasimov S.V. 2015.** Shoulder girdle and forelimb myology of extant Monotremata. *Russian Journal of Theriology*, **14**(1): 1–56.
- Gambaryan P.P., Zherebtsova O.V. and Platonov V.V. 2005.** Morphofunctional analysis of the cervical-thoracic region in some burrowing mammals. *Russian Journal of Theriology*, **4**(1): 13–41.
- Gasc J.-P., Jouffroy F.K., Renous S. and von Blottnitz F. 1986.** Morphofunctional study of the digging system of the Namib Desert Golden mole (*Eremitalpa granti namibensis*): cinefluorographical and anatomical analysis. *Journal of Zoology, London, Series A*, **208** (1): 9–35.
- Gasc J.-P., Renous S. and Laville E. 1986.** Myologie de la region scapulo-humerales chez deux mammiferes soubterrains, *Spalax erenbergi* (Rodentia) et *Eremitalpa granti* (Insectivora). *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, **116**(1): 61–70.
- Hisaw F. L. 1923.** Observations on the burrowing habits of mole *Scalopus aquaticus mahrinoides*. *Journal of Mammology*, **4**(2): 79–88.
- Jenkins F.A. 1970.** Limb movements in a monotremes (*Tachyglossus aculeatus*): a cineradiographic analysis. *Science*, **168**(3938): 1473–1475.
- Klimov A. F. 1955.** Anatomy of the domestic animals. Vol. 1. Izdatel'stvo sel'skhochozyaystvenoy literatury, Moscow, 576 p. [In Russian].
- Nikolskiy V.S. 1978.** General principles of biomechanics of the shoulder girdle and forelimb in *Talpa europaea*. *Zoologicheskij zhurnal*, **57**(5): 750–758. [In Russian].
- Platonov V.V. 2002.** Peculiarities of the thoracic-lumbar morphology in common mole, *Talpa europaea* (Lipotyphla, Talpidae) in connection with its burrowing activity. *Russian Journal of Theriology*, **1**(2): 111–115.
- Pridmore P.A. 1985.** Terrestrial locomotion in Monotremes (Mammalia: Monotremata). *Journal of Zoology*, London. **205**(1): 53–73.
- Puttick G.M. and Jarvis J.U.M. 1977.** The functional anatomy of the neck and forelimbs of the cape golden mole, *Chrysochloris asiatica* (Lipotyphla: Chrysochloridae). *Zoologica Africana*, **12**(2): 445–458.
- Simpson G.G. 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **85**: 1–350.
- Sinel'nikov R. D. 1972.** Atlas of the man anatomy. Vol. 1. Medgiz, Moscow, 458 p. [In Russian].
- Skoczen S. 1958.** Tunnel digging by the mole (*Talpa europaea* Linne). *Acta Theriologica*, **2**(11): 235–249.
- Todorowa Z. 1927.** Die Entstehungen der Grabanpassungen bei *Talpa europaea*. *Gegenbaurs Morphologische Jahrbücher*, **57**(3): 381–409.
- Vinogradov B.S. and Argiropulo A.I. 1941.** Identifier of rodents. Fauna of USSR. New Series. Vol. 29. Moscow–Leningrad, 241 p. [In Russian].
- Yalden D.W. 1966.** The anatomy of mole locomotion. *Journal of Zoology*, London, **149**(1): 55–64.
- Zaitsev M.V., Voyta L.L. and Sheftel B.I. 2014.** The mammals of Russia and adjacent territories. Lipotyphlans. Nauka, Saint-Petersburg: 392 p. [In Russian].

Представлена 17 июня 2015; принята 31 августа 2015.