

УДК 599.38

ОСОБЕННОСТИ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ПРЫГУНЧИКОВ (MAMMALIA, MACROSCELIDEA)*

С.В. Фомин¹

Исследовано 10 полных скелетов взрослых экземпляров *Macroscelides proboscideus* и один неполный скелет *Elephantulus rufescens*. Для сравнения исследовали широкий круг других млекопитающих: более 1300 скелетов представителей 130 видов из 93 родов. Посткраниальный скелет обоих изученных видов Macroscelididae демонстрирует набор признаков, указывающих на высокую степень адаптации к бегу. Судя по степени удлинения костей как передней, так и задней конечности прыгунчики более продвинуты, чем наиболее быстрые представители таких групп, как зайцеобразные и парнокопытные. Относительная длина костей задних конечностей *Macroscelides proboscideus* близка к таковой у песчанок, но меньше чем у толстохвостых тушканчиков *Pygeretmus platiurus* и *P. pumilio*, а также существенно меньше, чем у пятипалых тушканчиков рода *Allactaga*. Морфология костей передних конечностей обоих видов очень сходна с таковой у ежей (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) и может быть легко выведена из последней. Различия связаны с глубокой специализацией Macroscelididae к быстрому бегу и необычайно сильным развитием надмышечкового отверстия. Адаптация к бегу передних конечностей выражена слабее, чем у зайцеобразных. Признаки адаптации к копанию отсутствуют. Особенности скелета задней конечности свидетельствуют о выраженной адаптации к быстрому бегу. Тип специализации задней конечности очень близок к таковому у песчанок (Gerbillinae) и трехпалых тушканчиков (Dipodinae). Зайцеобразных и пятипалых тушканчиков отличает другое направление специализации задних конечностей. Таз прыгунчиков имеет конструкцию жесткого типа, характеризуется длинной и узкой подвздошной костью и ориентацией длинной оси параллельно позвоночнику без смещения в вентральном направлении. Пропорции костей задней конечности и многие детали их строения указывают на то, что по уровню специализации к бегу прыгунчики сравнимы с быстро бегающими песчанками рода *Meriones*, но существенно уступают тушканчикам таких родов, как *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus* и *Paradipus*. Тем не менее по некоторым характеристикам прыгунчики превосходят всех остальных бегающих млекопитающих из числа исследованных автором.

Ключевые слова: прыгунчики, Macroscelidea, Mammalia, скелет конечностей, адаптация к бегу.

Прыгунчики (Macroscelididae) – одна из самых своеобразных и необычных групп современных плацентарных млекопитающих. Они обнаруживают множество уникальных, не встречающихся у других млекопитающих особенностей морфологии, экологии, физиологии и поведения. В недавнее время систематическое положение прыгунчиков было радикально пересмотрено. Отряд Насекомоядные (Insectivora), в который традиционно до конца прошлого века включали прыгунчиков, признан большинством систематиков искусственной «мусорной корзиной» и упразднен. Macroscelidea, как правило, рассматриваются в

качестве самостоятельного отряда, однако их родственные связи остаются невыясненными. Рассмотрены разные варианты филогенетической близости прыгунчиков с другими группами млекопитающих (Павлинов, 2006; Соколов, 1973; Asher, 1999; Butler, 1995; Evans, 1942; Murphy et al., 2001; Salton, Szalay, 2004; Springer et al., 1997; Springer, 1999; Stanhope et al., 1998; Zack et al., 2005); их связывают с тупайями (Scandentia), зайцеобразными (Lagomorpha), грызунами (Glires), надотрядом Afrotheria.

Несмотря на большую и постоянно нарастающую исследовательскую активность в отно-

¹Фомин Сергей Валериевич – науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (svfomin@mail.ru).

*Статья публикуется в авторской редакции.

шении прыгунчиков, очень многое еще остается малоизученным или неизвестным. Особенно это касается строения и функционирования органов локомоции. Со времен позапрошлого века (Dobson, 1882; Flower, 1885) не очень многое добавилось к нашим познаниям в этой области. Современный уровень изученности органов движения *Macroscelidea* явно недостаточен. Особенно мало внимания уделяется функциональному анализу, совершенно отсутствуют сравнения приспособительных особенностей прыгунчиков с другими группами млекопитающих, специализированными в быстром беге и прыжках.

Между тем биологическая роль локомоторного аппарата прыгунчиков несомненно очень значительна. Способ передвижения *Macroscelidea* уникален, как и сам образ жизни этих млекопитающих. Особенности локомоции всегда неразрывно связаны, или даже во многом определяют основные черты экологического и биологического своеобразия любой систематической группы животных.

Основные сведения по строению мускулатуры и скелета прыгунчиков получены еще G.E. Dobson (1882). Морфология скелета конечностей *Macroscelidea* в детальной степени рассмотрена только в работе G.F. Evans (1942). Эванс изучил все пять родов, входящих в *Macroscelididae*, сделал довольно подробные описания и рисунки всех элементов скелета, а также сравнил роды прыгунчиков между собой и с тупайями и гимнурами. Но в этих работах многие важные детали пропущены, а самое главное – описания и рисунки не позволяют проводить сравнения с другими группами млекопитающих. Среди недавних работ, посвященных в основном не макросцелидидам, приведены описания, рисунки и фотографии костей конечностей прыгунчиков и некоторые детали их строения. В статье S.P. Zack et al. (2005) есть хорошие фотографии плечевой, бедренной, большой и малой берцовых, пяточной и таранной костей *Rhynchocyon* sp. (точный вид авторы не указывают). В работе J.A. Salton, F.S. Szalay (2004) рассмотрены детали строения тарзального комплекса у *Elephantulus brachyrhyncha* и *Petrodromus tetradactylus*; J.A. Salton, E.J. Sargis (2008) рассмотрели особенности скелета передней конечности *Petrodromus tetradactylus*. В целом в настоящее время удовлетворительно изучен только тарзальный комплекс макросцелидид.

Материал и методы

Нами изучены десять скелетов взрослых экземпляров короткоухого прыгунчика *Macroscel-*

ides proboscideus Shaw, 1800 и один неполный скелет рыжего прыгунчика *Elephantulus rufescens* Peters, 1878 из коллекции Зоологического музея МГУ. Пять скелетов короткоухого прыгунчика представлены полностью, у остальных не хватает некоторых элементов. У рыжего прыгунчика сохранен в отличном состоянии плечевой и тазовый пояс, большая часть позвоночника, включая поясничный и грудной отделы, почти полная плечевая кость (утрачена сама дистальная часть), бедренная кость с надколенником. Скелеты прыгунчиков получены от зверьков, живших в Московском зоопарке. Из пяти родов, составляющих семейство, самыми специализированными в быстром беге, по мнению F.G. Evans (1942), являются *Macroscelides* и *Elephantulus*. Их противоположность – род *Petrodromus* (самые примитивные и малоспециализированные в беге). О строении этих животных известно лишь по литературным данным. Для сравнения использован очень широкий спектр млекопитающих. Изучены 130 видов из 70 родов фауны России и 23 рода мировой фауны, всего более 1300 скелетов. Более детально материал, использованный для сравнения, описан в работах С.В. Фомина, В.С. Лобачева (2000) и С.В. Фомина (2006).

Измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Техника измерений костей скелета конечностей и вычисления индексов описана в работе С.В. Фомина (2006). Из этой же работы взяты сравнительные данные по размерам и пропорциям элементов скелета тушканчиковобразных (*Dipodidae*) и другим группам мелких млекопитающих. Измерение отделов позвоночника проводили следующим образом. Позвоночник прикладывали к листу бумаги, и прорисовывали границу позвоночника по вентральной границе тел позвонков. Полученную линию разбивали на 7–9 сегментов, максимально близких по форме к прямой линии. Длину каждого сегмента измеряли штангенциркулем и суммировали. Рисунки выполнены как прорисовки с фотографий и сканов костей.

Результаты

Пропорции конечностей. Абсолютные размеры костей скелета конечностей короткоухого и рыжего прыгунчиков приведены в табл. 1. В табл. 2 приведены данные по отношению (в процентах) длины костей конечностей к суммарной длине грудного и поясничного отделов позвоночника у короткоухого прыгунчика и у ряда других групп млекопитающих. Для срав-

Т а б л и ц а 1

Размеры костей (мм) скелета конечностей короткоухого прыгунчика *Macroscelides proboscideus* и *Elephantulus rufescens* (взрослые особи)

Название кости	<i>M. proboscideus</i>			<i>E. rufescens</i>
	<i>n</i>	средний размер, мм	размер минимальный–максимальный, мм	размер, мм
Грудной и поясничный отделы позвоночника	7	44,52	40,8–48,1	44,1
Лопатка	8	17,46	16,9–17,8	17,5
Ключица	5	10,14	9,8–10,3	10,5
Плечо	6	17,98	17,4–18,4	–
Локтевая	4	28,40	27,5–29,1	–
Лучевая	4	24,10	23,8–24,7	–
Таз	9	21,74	20,7–22,4	25,7
Бедро	8	24,03	23,3–24,9	24,4
Голень	5	38,24	37,5–39,2	–
Метатарзалия III	5	19,04	18,6–19,5	–

Т а б л и ц а 2

Средние значения отношения длин костей конечностей млекопитающих (%) к суммарной длине грудного и поясничного отделов позвоночника*

Название вида	Плечо	Лучевая	Бедро	Голень	Стопа
<i>Macroscelides proboscideus</i>	41,0	56,9	53,9	87,5	78,7
<i>Meriones meridianus</i>	29,0	30,0	41,0	52,0	48,6
<i>Sicista betulina</i>	27,1	31,0	34,2	45,8	52,3
<i>Pygeretmus platiurus</i>	25,0	31,2	53,8	78,3	85,7
<i>Pygeretmus pumilio</i>	23,1	25,9	56,2	81,3	97,6
<i>Allactaga major</i>	23,1	25,9	56,2	81,3	97,6
<i>Allactaga elater</i>	25,0	30,5	64,0	95,0	112,5
<i>Lepus timidus</i>	34,3	37,6	40,2	48,2	46,1
<i>Lepus europaeus</i>	33,7	37,9	40,5	47,5	43,3
<i>Capreolus capreolus</i>	33,2	45,4	41,7	51,7	69,9
<i>Giraffa camelopardalis</i>	48,5	83,0	48,5	55,5	106,0

*Данные по *Macroscelides proboscideus* принадлежат автору, остальные по: П.П. Гамбарян (1972).

нения выбраны хорошо бегающая полуденная песчанка *Meriones meridianus*, способная при стартовом ускорении совершать до нескольких циклов двуногого рикошета; несколько представителей тушканчиковобразных, представляющие разнообразные уровни специализации в двуногом рикошете, быстро бегающие зайцеобразные

(*Lepus*) и копытные с удлинёнными конечностями – козуля *Capreolus capreolus* и жираф *Giraffa camelopardalis*.

Кости как передней, так и задней конечности короткоухого прыгунчика, значительно удлинены. Регулярно встречающиеся в литературе представления о вторичном укорочении сегмен-

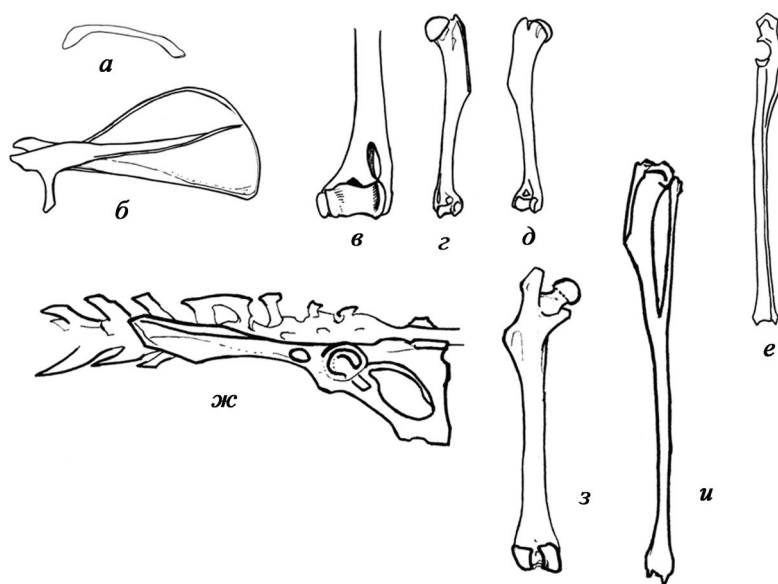
тов передней конечности неверны. Наоборот, плечо и особенно предплечье *Macroscelides* значительно длиннее (см. табл. 2), чем у миоморфных грызунов *Meriones*, *Dipodoidea*, зайцев *Lepus* и копытных (кроме жирафа). Длина лучевой кости составляет более половины суммарной длины грудного и поясничного отделов позвоночника (56,9%), это в 1,5 раза больше, чем у полуденной песчанки. Данные S.L. Bergman (1985) показывают, что у *Elephantulus edwardii* соотношение общей длины передней конечности к общей длине задней составляет 0,55, т.е. такое же как у песчанок *Meriones*, *Gerbillus*, мышевидных хомячков *Calomyscus* (0,44–0,54), в полтора раза больше, чем у гетеромииид рода *Dipodomys* (0,32–0,35), почти вдвое больше, чем у тушканчиков *Allactaga* и *Jaculus* (0,27–0,30).

По относительной длине ступни, бедренной и большеберцовой костей короткоухий прыгунчик очень значительно превосходит зайцев рода *Lepus*. Особенно велика разница в относительных размерах более дистальных элементов: голень у *Macroscelides* составляет в среднем 87,5% длины грудного и поясничного отделов позвоночника, у *Lepus* – 47,5–48,2%, ступня соответственно 78,7 и 43,3–46,1%. Показатели относительной удлиненности сегментов задней конечности *Macroscelides* и высокоспециализированных в беге тушканчиков очень близки, хотя *Allactaga elater* (по данным П.П. Гамбаря-

на (1972)) все же несколько превосходят показатели короткоухого прыгунчика. В сравнении со специализированными быстробегающими копытными (косуля) все кости как передней, так и задней конечности у *Macroscelides proboscideus* существенно длиннее (табл. 2).

Передняя конечность. Ключица крупная (рисунок, *a*), длина составляет 56,2–60,6% (*Macroscelides*) и 60,0% (*Elephantulus*) от длины лопатки. Такие же показатели характерны для тушканчиков подсемейств *Allactaginae* и *Dipodinae* (55–60%). У землероек ключица относительно длиннее: 60–74% (*Sorex*), 69–76% (*Blarina*), 71–77% (*Neomys*), 79–84% (*Crocidura*). Ключица слабо изогнута.

Лопатка с относительно невысоким лопаточным гребнем (рисунок, *б*), бугор гребня не выражен. Специальная площадка большой круглой мышцы в области каудального угла лопатки отсутствует, что свидетельствует об отсутствии специализации в рытье передними конечностями (Фомин, 2011). Позвоночный край лопатки округлый, в краниальный край переходит плавно без образования выступающего угла. Рисунок лопатки *Macroscelides* в работе F.G. Evans (1942), на котором оба эти края сходятся почти под 90° с образованием довольно резкого выходящего угла, не точен. Кроме того, лопатка значительно менее широкая, форма и соотношение размеров акромиального и метаакромиального



Кости конечностей короткоухого прыгунчика *Macroscelides proboscideus*: *a* – левая ключица, спереди, *б* – левая лопаточная кость, снаружи, *в* – дистальный конец левой плечевой кости, *г* – левая плечевая кость, снаружи, *д* – левая плечевая кость, изнутри, *е* – левые локтевая и лучевая кости, *ж* – левая тазовая кость и позвонки, снаружи, *з* – левая бедренная кость, сзади, *и* – левые большая и малая берцовые кости, снаружи

отростков также не соответствуют действительности. Акромиальный отросток широкий, мощный, не выступает или почти не выступает вперед за уровень кораконидного отростка, не отклонен краниально. Лопаточный гребень относительно короткий – 95,5–101,2% (*Macroscolides*) и 102,8% (*Elephantulus*) от длины лопатки. Имеется очень сильно развитый метакромиальный отросток – это наиболее примечательная черта в строении лопаточной кости прыгунчиков. Он составляет приблизительно 25% от длины лопатки и отходит перпендикулярно лопаточному гребню. Крупный метакромиальный отросток, судя по описаниям и рисункам F.G. Evans (1942), имеется у всех пяти родов прыгунчиков. Свободный конец метакромиального отростка, как и у Soricidae, имеет расширение. Наличие крупных расходящихся акромиального и метакромиального отростков, образующих характерную «вилочку», придает сходство со строением лопатки *Erinaceus*, *Hemiechinus*, *Echinosorex* из Erinaceomorpha и Soricidae из Soricomorpha. По строению лопатки прыгунчикам близки именно те группы животных, которые до конца XX в. считались их близкими родственниками и объединялись с ними в один отряд Insectivora.

Крупный, хорошо выраженный метакромиальный отросток встречается еще у многих кавиоморфных грызунов и у зайцеобразных. У последних он достигает самых больших размеров, вероятно, среди всех млекопитающих. Неожиданным фактом является то, что по относительной длине отросток у пищух (*Ochotona*) значительно больше, чем у зайцев (*Lepus*). L. Seckel и С. Janis (2008) посвятили анализу встречаемости метакромиального отростка в разных группах млекопитающих отдельное исследование. Они предполагают, что наличие длинного метакромиона является приспособлением к быстрому бегу. По их мнению, только у кавиоморфных грызунов крупный метакромион является исходной, примитивной особенностью, а в остальных группах, таких как зайцеобразные и прыгунчики, этот отросток возник параллельно и независимо.

Функциональное преимущество наличия крупного метакромиона для стремительного бега L. Seckel и С. Janis (2008) видят в том, что его присутствие создает особенно благоприятные возможности для работы *mm. acromiotrapezius* и *levator scapulae ventralis*. Эти мышцы начинаются на задней части черепа, а первый еще на шейных и первых грудных позвонках, оканчиваясь на свободном конце метакромиального от-

ростка. Большая длина этого отростка действительно выгораживает для обеих мышц большее пространство. Однако само положение этих мускулов предполагает, что они не могут в значительной степени способствовать основным рабочим движениям при быстром беге – разгибанию суставов передней конечности и ее ретракции. В фазе полета они, безусловно, могут способствовать быстрому выносу передней конечности вперед, однако необходимости в длинном метакромиальном отростке для этого нет. Самые быстро бегающие млекопитающие (копытные и хищные), наоборот, зачастую имеют маленькие акромиальный и метакромиальный отростки или не имеют их вообще. Присутствие очень сильно развитого метакромиального отростка у землероек (Soricidae), ежей и гимнур, (*Erinaceus*, *Hemiechinus*, *Echinosorex*) плохо согласуется с предположением L. Seckel и С. Janis.

Сама лопатка и предостная ямка узкие как у *Macroscolides*, так и у *Elephantulus* (соответственно 41,2–55,6 и 38,2%, 18,5–21,3 и 18,8% от длины лопатки). Предостная и заостренная ямки примерно одинаковой ширины, сильной диспропорции в их размерах нет. Кораконидный отросток небольшой. Шейка не выделяется мощностью – 10,7% от длины лопатки у *Macroscolides* и 11,4% у *Elephantulus*. Такие же показатели типичны для тушканчиков (Dipodidae), у полевок (Arvicolidae), хомяков (Cricetinae), крыс и мышей (Muridae) – шейка часто более широкая (до 14–15% от длины лопатки и более).

Плечевая кость (рисунок, в, з, д) удлинённая и узкая, но диафиз при этом достаточно мощный, его диаметр в самом узком месте составляет 8,6–9,9% от длины кости. Сходные показатели у представителей подсемейств Allactaginae и Dipodinae, песчанок родов *Rhombomys* и *Meriones*, полевок родов *Microtus* и *Clethrionomys*. Обужены и проксимальный и дистальный концы плечевой кости (соответственно 15,5–20,1 и 13,8–17,5% от длины плеча), но менее сильно, чем у зайцев рода *Lepus* (15,4–17,1 и 10,7–12,4%). Это свидетельствует о меньшей приспособленности передних конечностей к стремительному бегу у *Macroscolides proboscideus*, чем у *Lepus*. Кроме того, по специализации блока плечевой кости короткоухий прыгунчик далеко отстает от представителей Leporidae. В отличие от последних у *Macroscolides proboscideus* имеется и отчетливый, хотя и невысокий дельтовидный гребень (его высота, измеренная вместе с диафизом, составляет 11,6–14,4% от длины плеча). Дельтовидный гребень короче, чем у Soricidae,

Muridae, Arvicolidae (30,8% от длины плеча против 42–51, 43–53 и 41–54% соответственно).

Головка плечевой кости округлой или округло-треугольной формы, без признаков перехода к удлинённо-овальной форме, а следовательно, без тенденции превращения плечевого сустава в одноосный. Гребень латерального надмыщелка не выражен, медиальный надмыщелок плоский и очень невысокий. Дистальный конец кости узкий (19,3–20,11% от общей длины плеча), намного уже, чем у землероек (28,3–39,3%). Строение надмыщелков свидетельствует о низком уровне развития сгибателей и разгибателей кисти и длинных сгибателей и разгибателей пальцев, а также об отсутствии специализации в рытье передними конечностями.

Надмыщелковое отверстие относительно очень крупное, нетипичной удлинённо-овальной формы, вытянутое вдоль длинной оси плеча. Н.Н. Ильенко (1977) попытался связать наличие надмыщелкового отверстия со специализацией в рытье и лазании. Такое объяснение встречает множество противоречий и не представляется нам удовлетворительным (Фомин, Лобачев, 2000). В случае с прыгунчиками присутствие надмыщелкового отверстия также, по моему мнению, не связано с адаптациями *Macroscelides* к рытью передними конечностями или к лазанию. O.S. Landry (1958) рассмотрел три гипотезы, объясняющие наличие или отсутствие отверстия, и все их отверг. Сам он предположил, что надмыщелковый отросток предотвращает соскальзывание (падение) срединного нерва, проходящего через надмыщелковое отверстие. Такое объяснение также представляется совершенно неудовлетворительным. У огромного числа млекопитающих (Фомин, Лобачев, 2000) нет ни надмыщелкового отверстия, ни надмыщелкового отростка, однако срединный нерв никуда не соскальзывает.

Интересно, что на фотографии плечевой кости *Rhynchocyon* из S.P. Zack et al. (2005) надмыщелковое отверстие далеко не столь сильно гипертрофировано, как у *Macroscelides*, а имеет типичное строение, как, например, у ежей или беличьих. Основываясь на изучении большого фрагмента плечевой кости *Elephantulus rufescens* из ЗМ МГУ, у которого сохранена верхняя часть надмыщелкового отверстия, можно считать, что foramen entericondylaris этого вида по размеру и строению очень близко к таковому у *Macroscelides proboscideus*. У исследованных прыгунчиков имеется надблоковое отверстие округло-треугольной формы.

Кости предплечья (рисунок, е) сильно удлинены. Локтевой отросток очень короткий (10,3% от длины локтевой кости). По этому показателю из наземных бегающих форм короткоухого прыгунчика превосходят только зайцы (*Leporidae*). Кроме пропорций, свидетельствующих об очень высоком уровне специализации по скоростному типу (ширина локтевой и лучевой костей в узком месте составляет всего 3,4% от длины локтевой кости), кости предплечья *Macroscelides* обладают еще двумя своеобразными чертами. Во-первых, дистальная часть локтевой кости в области контакта с лучевой костью резко истончается, становится почти нитевидной и плотно сливается с ней. Вопрос о срастании локтевой и лучевой костей остается неясным. Преобразования подобного рода можно наблюдать у копытных. Вторая особенность – стиловидные отростки на дистальных концах локтевой и лучевой костей очень слабо развиты.

Задняя конечность. Таз прыгунчиков (рисунок, ж) относительно очень крупный: у короткоухого прыгунчика 45–55% от совместной длины поясничного и грудного отделов позвоночника, 56,5% у рыжего прыгунчика. Для млекопитающих эти значения близки к максимальным показателям. Такой большой таз встречается у высокоспециализированных видов, глубоко приспособленных к плаванию (*Galemys*, *Desmana*, *Castor*) копияльным способом (гребля преимущественно задними конечностями, работающими как в спортивном стиле брасс) (Мордвинов, 1984; Лобачев, Фомин, 2003; Фомин, Лобачев, 2003). У видов, приспособленных к стремительному рикошетирующему бегу, по мере нарастания совершенства относительная величина таза также увеличивается (Фокин, 1972). Например, размер таза относительно позвоночника составляет 23,8% у *Sicista betulina*, 35–39% у высокоспециализированных *Allactaginae* (*Allactaga*) и *Dipodinae* (*Dipus*, *Paradipus*, *Jaculus*). Таз ярко выраженного жесткого типа (Роговский, 1967), длинная ось подвздошной кости ориентирована параллельно позвоночнику, как у песчанок (*Gerbellinae*) и трехпалых тушканчиков (*Dipodinae*). У пятипалых тушканчиков *Allactaginae* и зайцев *Lepus* таз шарнирного типа, он лучше подходит для бега по более жестким поверхностям (Фомин, 2006).

Подвздошная кость у *Macroscelides* длинная (61,3–64,7% от длины таза), гораздо длиннее, чем у тушканчиков подсемейств *Allactaginae* и *Dipodinae* (49–58%, у высокоспециализированных в быстром беге видов 49–54%), поста-

цетабулярный отдел таза, наоборот, укорочен. У единственного экземпляра *Elephantulus* подвздошная кость намного короче – 54,5% от длины таза. Это значение близко к относительной длине *os ilium* у относительно слабо специализированных представителей в быстром беге пятипалых (*Pygeretmus*) и трехпалых тушканчиков (*Stylodipus*, *Eremodipus*). Хорошо развит мюллеров бугор без выраженной вершины и обособлен бугорок прямой мышцы бедра (высокий, в форме узкого вытянутого овала, ориентированного вдоль длинной оси таза). Наличие бугорка – черта свойственная млекопитающим, приспособленным к стремительному бегу и прыжкам. У относительно менее специализированных в стремительном беге форм бугорок имеет форму вытянутого в передне-заднем направлении овала (как у *Elephantulus* и *Macroscelides*), у более специализированных – округлой формы. Однако у форм, достигших высших уровней специализации, бугорок сухожилия прямой мышцы бедра превращается в отпечаток овальной формы на теле подвздошной кости (зайцы *Lepus*, тушканчики родов *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*).

Подвздошная кость не широкая. Нисходящая ветвь седалищной кости отклонена назад, гребень на ней очень короткий (но высокий) и очень хорошо обособлен. Одним из основных индикаторов, характеризующих степень приспособления к быстрому бегу, по И.М. Фокину (1972), является относительная ширина седалищной кости (вычисляется как отношение расстояния от каудодорзального угла таза до ближайшей точки запирающего отверстия). У *Macroscelides* этот показатель не очень высок (18,0–18,8% от длины таза), сильно уступает таковому у трехпалых и пятипалых тушканчиков (21,7–29,3%), у *Oryctolagus* и *Lepus* (20,5–26,7%) и примерно соответствует его значению у родов *Meriones*, *Rhombomys* (Gerbellidae), *Rattus* (Muridae). У *Elephantulus* ширина *os ischium* еще меньше, чем у *Macroscelides* – 15,2% от длины таза. Лобковая кость относительно короткая. Симфиз не короткий (длина его составляет примерно один-полтора диаметра вертлужной впадины), отнесен назад, расположен в самой каудальной части таза. Нисходящая ветвь седалищной кости отклонена назад, как у трехпалых тушканчиков, а не вперед, как у пятипалых тушканчиков и Leporidae.

В целом строение тазовой кости прыгунчиков не несет признаков очень глубокой специализации в быстром беге. Уровень специализации не

выше, чем у хорошо бегающих песчанок рода *Meriones* и заметно уступает таковому высокоспециализированных тушканчиков (*Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*). Прыгунчики при этом выделяются большими размерами таза относительно собственно тела, которое охарактеризовано суммарной длиной грудного и поясничного отделов позвоночника. Длина позвоночника в нашей работе измерена наименее точно.

Бедренная кость (рисунок, з) по уровню специализации в быстром беге также явно уступает настоящим тушканчикам (*Allactaginae* и *Dipodinae*) и примерно соответствует уровню специализации песчанок рода *Meriones*. Это заключение вытекает из следующих особенностей строения бедренной кости короткоухого прыгунчика: диафиз кости прямой, а не выгнут вперед, как у высокоспециализированных тушканчиков. Большой вертел выше головки и не отклонен наружу, не столь массивный. Шейка относительно узкая, головка типичная полусферическая, а не цилиндрическая, не имеет дополнительной фасетки, характерной для *Allactaginae* и *Dipodinae*. Между большим и малым вертелами отсутствует межвертельный гребень. Очень сильно развит и хорошо обособлен третий вертел, который имеет при этом выраженную вершину. Высота его вместе с диафизом составляет 15,4–15,8%, а длина от проксимального конца – 28,9–31,6% от длины бедра. Такие же показатели характерны для песчанок *Rhombomys* и *Meriones*. У высокоспециализированных в быстром беге тушканчиков третий вертел вообще редуцируется. У зайцев рода *Lepus* при равной относительной высоте третьего вертела он значительно короче (19–22% от длины бедра), а вершина сдвинута проксимально. Борозда надколенника не скошена под углом к длинной оси диафиза бедренной кости.

Берцовые кости (рисунок, и) в дистальной части слиты, длина участка срастания составляет 64,5–67,3% от длины большеберцовой кости. Участок срастания относительно длиннее, чем даже у трехпалых и пятипалых тушканчиков. У прыгунчиков вида *Rhynchocyon* sp. этот показатель идентичен таковому у *Macroscelides proboscideus* и составляет 67,2% (вычислен по фотографии из S.P. Zack et al. (2005)).

Поперечные размеры большеберцовой кости у короткоухого прыгунчика также меньше, чем у высокоспециализированных *Dipodidae*, а гребень большеберцовой кости короче и резко обособлен в своей дистальной части. В этом отношении *Macroscelides proboscideus* сходен

с трехпальными тушканчиками (*Dipodinae*), а не с пятипальными (*Allactaginae*). Очень своеобразная особенность прыгунчика – и латеральная, и медиальная лодыжки образуют очень хорошо обособленные тонкие, высокие шиловидные отростки, направленные дистально, параллельно длинной оси голени. J. A. Salton, F.S. Szalay (2004) считают, что такое строение крайне выгодно при прыжках и быстром беге, так как отростки стабилизируют ступню, ограничивая работу в голеностопном суставе только сгибательно-разгибательными движениями. Нет характерного для трехпалых и пятипалых тушканчиков S-образного изгиба большеберцовой кости.

По степени удлинения метатарзалий короткоухий прыгунчик фактически идентичен трехпальным тушканчикам. Отношение ширины трех средних метатарзалий к длине III метатарзалии у *Macroscelides* – 15,9–18,5%, у *Dipodinae* – 14,4–18,3%. Такой же этот показатель (18,7%) и у *Elephantulus* (вычислен по рисунку из работы F.G. Evans (1942)).

Заключение

Скелет конечностей короткоухого прыгунчика обладает набором особенностей, свидетельствующих о высоком уровне приспособлений к стремительному бегу. По степени удлинения костей как передней, так и задней конечности он превосходит самых быстробегающих представителей таких высокоспециализированных групп, как зайцеобразные и парнокопытные. Относительная длина костей задних конечностей короткоухого прыгунчика близка к таковой у тушканчиков, но все же несколько меньше, чем у толстохвостых тушканчиков (*Pygeretmus platiurus* и *P. pumilio*) и заметно уступает земляным зайцам (*Allactaga*).

Особенности строения костей передней конечности обоих изученных видов близ-

ки к особенностям эринацеоморф (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) и с легкостью могут быть выведены из последних. Отличия касаются в основном очень сильной специализации костей прыгунчиков по скоростному типу и необычно сильным развитием надмышцелкового отверстия плечевой кости. Черты адаптивных приспособлений передней конечности к быстрому бегу выражены слабее, чем у зайцеобразных. Нет никаких указаний на приспособления к рытью – на лопатке отсутствует площадка большой круглой мышцы, гребень по каудальному краю лопатки не развит, а сам край не усилен, дельтовидный гребень плечевой кости крайне невысокий и короткий, не развит гребень латерального надмышцелка, а медиальный надмышцелок (невысокий, локтевой отросток относительно очень короткий) составляет не более 12% от длины локтевой кости, дистальная часть локтевой кости слабая, тонкая, вероятно, слита с также крайне тонкой лучевой костью.

Скелет задней конечности демонстрирует глубокие адаптации к быстрому бегу, при этом он специализирован по типу, очень близкому к песчанкам (*Gerbellinae*) и трехпальным тушканчикам (*Dipodinae*). Таз прыгунчиков относится к жесткому типу, с длинной, узкой подвздошной костью, длинная ось которой ориентирована параллельно позвоночнику и не отклонена вентрально. Пропорции костей, а также многочисленные детали строения, показывают, что задняя конечность прыгунчиков по уровню специализации соответствует быстро бегающим песчанкам *Meriones*, но значительно уступает уровню высокоскоростных тушканчиков родов *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*.

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Зоологического музея МГУ А.А. Лисовскому и В.С. Лебедеву за помощь в работе с коллекциями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ильенко Н.Н. Защитная роль надмышцелкового отверстия плечевой кости для срединного нерва позвоночных // Вестн. зоол. 1977. № 5. С. 49–53 [Il'enko N.N. Zashchitnaya rol' nadmyshchelkovogo otverstiya plechevoj kosti dlya sredinnogo nerva pozvonochnykh // Vestn. Zool. 1977. № 5. S. 49–53].
- Лобачев В.С., Фомин С.В. Особенности строения скелета задней конечности мелких млекопитающих в связи с приспособлением к плаванию // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. С. 198. (Мат-лы Междунар. совещ. 6–7 февр. 2003 г.) [Lobachev V.S., Fomin S.V. Osobennosti stroeniya skeleta zadnej konechnosti melkikh mlekopitayushchikh v svyazi s prispoblenijem k plavaniyu // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2003. S. 198. (Mat-ly Mezhdunar. soveshch. 6–7 fevr. 2003 g.)].
- Мордвинов Ю.Э. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. Киев,

1984. 167 с. [Mordvinov Yu.E. Funktsionalnaya morfologiya plavaniya ptits I poluvodnykh mlekopitayushchikh. Kiev, 1984. 167 s.].
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 47. М., 2006. 295 с. [Pavlinov I.Ya. Sistematika sovremennykh mlekopitayushchikh // Sb. Tr. Zoologicheskogo museya MGU. T. 47. M., 2006. 295 s.].
- Роговский П.Я. Морфо-функциональные типы скелета тазового пояса млекопитающих // Вопросы бионики. М., 1967. С. 588–592 [Rogovskij P.Ya. Morfofunktsional'nye tipy skeleta tazovogo poyasa mlekopitayushchikh // Voprosy bioniki. M., 1967. S. 588–592].
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Т. 1. (Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых, ящеров). М., 1973. 432 с. [Sokolov V.E. Sistematika mlekopitayushchikh. T. 1. (Otryady: odnoprokhodnykh, sumchatykh, nasekomoyadnykh, sherstokrylov, rukokrylykh, primatov, nepolnozubykh, yashcherov). M., 1973. 432 s.].
- Фомин С.В. Сравнительно-морфологический анализ скелета конечностей грызунов надсемейства тушканчикообразных (Dipodoidea). Дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 179 с. [Fomin S.V. Sravnitel'nomorfologicheskij analiz skeleta konechnostej gryzunov nadsemejstva tushkanchikoobraznykh (Dipodoidea). Dis. ... kand. boil. nauk. M., 2006. 179 s.].
- Фомин С.В. Особенности скелета передней конечности *Macroscelides proboscideus* (MACROSCELIDEA, MAMMALIA) // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2011. С. 501. (Мат-лы междунар. совещ. 1–4 февр. 2011 г., г. Москва) [Fomin S.V. Osobennosti skeleta perednej konechnosti *Macroscelides proboscideus* (MACROSCELIDEA, MAMMALIA) // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2011. S. 501. (Mat-ly mezhdunar. soveshch. 1–4 fevr. 2011 g., g. Moskva)].
- Фомин С.В., Лобачев В.С. Надмышцелковое отверстие плечевой кости и его использование в систематике млекопитающих // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М., 2000. С. 168–170 [Fomin S.V., Lobachev V.S. Nadmyshchelkovoe otverstie plechevoj kosti i ego ispolzovanie v sistematike mlekopitayushchikh // Sistematika i filogeniya gryzunov i zajtseobraznykh. M., 2000. S. 168–170].
- Фомин С.В., Лобачев В.С. Уровни специализации мелких млекопитающих, приспособленных к плаванию // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. С. 368–369. (Мат-лы междунар. совещ. 1–4 февр. 2011 г., г. Москва) [Fomin S.V., Lobachev V.S. Urovni spetsializatsii melkikh mlekopitayushchikh, prisposoblennykh k plavaniyu // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij. M., 2003. S. 368–369. (Mat-ly mezhdunar. soveshch. 1–4 fevr. 2011 g., g. Moskva)].
- Asher R.J. A morphological basis for assessing the phylogeny of the «Tenrecoidea» (Mammalia, Lipotyphla) // Cladistics. 1999. Vol. 15, N 3. P. 231–252.
- Butler P.M. Fossil Macroscelidea // Mammal Review. 1995. Vol. 25. N1–2. P. 3–14.
- Berman S.L. Convergent evolution in the hindlimb of bipedal rodents // J. of Zool. Systematics and Evolutionary Research. 1985. Vol. 23, N1. P. 59–77.
- Corbet G.B., Hanks J. A revision of the elephant-shrews, family Macroscelididae // Bul. of the British Museum Natural History. Zool. 1968. Vol. 16. N 2. P. 45–111.
- Dobson G.E. A Monograph of the Insectivora, Systematic and Anatomical. Part 1. L., 1882.
- Evans F.G. The osteology and relationships of the elephant shrews (Macroscelididae) // Bul. Am. Museum of natural history. 1942. Vol. 80. N 4. P. 85–125.
- Flower W.H. An introduction to the osteology of the Mammalia. L., 1885. 382 p.
- Koontz F.W., Roeper N.J. *Elephantulus rufescens* // Mammalian Species. 1983. N 204. P. 1–5.
- Landry O.S. The function of the entepicondylar foramen in mammals // American Midland Naturalist. 1958. Vol. 60. N. 1. P. 100–112.
- Murphy W.J., Eisirik E., O'Brian S.J., Madsen O., Scally M., Douady C.J., Teeling E., Ryder O.A., Stanhope M.J., de Jong W.W., Springer M.S. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics // Science. 2001. Vol. 294, N 5550. P. 2348–2351.
- Salton J.A., Szalay F.S. The tarsal complex of Afro-Malagasy Tenrecoidea: a search for phylogenetically meaningful characters // J. Mammalian Evolution. 2004. Vol. 11. N 2. P. 73–104.
- Salton J.A., Sargis E.J. Evolutionary Morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) forelimb skeleton // Mammalian evolutionary morphology. A Tribute to Frederick S. Szalay. Dordrecht, 2008. P. 51–71.
- Salton J.A., Sargis E.J. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton // J. of Morphology. 2009. Vol. 270. N 3. P. 367–387.
- Seckel L., Janis C. Convergences in scapula morphology among small cursorial mammals: an osteological correlate for locomotory specialization // J. of Mammalian Evolution. 2008. Vol. 15. N 4. P. 261–279.
- Springer M.S., Cleven G.C., Madsen O., de Jong W.W., Waddell V.G., Amrine H.M., Stanhope M.J. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree // Nature. 1997. Vol. 388. P. 61–64.
- Springer M.S., Amrine H.M., Burk A., Stanhope M.J. Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes, and the impact of data partitions with heterogeneous base compounds // Systematic Biology. 1999. Vol. 48. N 1. P. 65–75.
- Stanhope M.J., Waddell V.G., Madsen O., de Jong W., Hedges S.B., Cleven G.C., Kao D., Springer M.S. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of the United States of America. 1998. Vol. 95. N 17. P. 9967–9972.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Bloch J.I., Rose K.D. Affinities of 'hypsodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria // Nature. 2005. Vol. 434. P. 497–501.

FEATURES OF LIMB SKELETON OF ELEPHANT SHREWS (MAMMALIA, MACROSCELIDEA)

S.V. Fomin¹

There have been studied 10 skeletons of adult *Macroscelides proboscideus* specimens, and one incomplete skeleton of *Elephantulus rufescens*. Also, a very wide range of mammals have been researched for comparison: in total more than 1300 skeletons belonging to 130 species of 93 genera. Postcranial skeletons of both studied Macroscelididae species demonstrate a set of features that indicate a high level of adaptations to running. According to the elongation of bones, both fore and hind limbs outperform most rapidly running representatives of such groups as lagomorphs and artiodactyls. The relative length of the hind limb bones of *Macroscelides proboscideus* is close to that of gerbils, but is slightly less than even the fat-tailed jerboas *Pygeretmus platiurus* and *P. pumilio* and markedly inferior to five-toed jerboas *Allactaga*. Morphological features of the forelimb bones of both species seem to be very similar to the characteristics of erinaceomorphes (*Erinaceus*, *Hemiechinus*) and can easily be deduced from the latter. The differences are mostly connected with very strong specialization of Macroscelididae in rapid run and with an unusually strong development of entepicondylar foramen. Forelimb adaptations to fast running are less expressed than in lagomorphs. There are no any indications of adaptation to digging. The hind limb skeleton shows deep adaptation to fast running, while it is specialized by type very close to that of gerbils (Gerbellinae) and three-toed jerboas (Dipodinae). Lagomorphs and five-toed jerboas have a different direction of hind limb specialization. The pelvis of Macroscelididae refers to a rigid type with a long narrow iliac bone and a long axis oriented parallel to the spine which is not ventrally deflected. The proportions of the hind leg bones, as well as many details of the structure, show that the level of Macroscelididae specialization in cursiriality corresponds to the one of fast running gerbils *Meriones*, but is significantly lower than in such jerboa genera as *Allactaga*, *Allactodipus*, *Dipus*, *Jaculus*, *Paradipus*. Nevertheless, in some features elephant shrews surpass all other cursorial mammals that the author has researched.

Key words: elephant shrews, Macroscelidea, Mammalia, limb skeleton, adaptations to running.

¹Fomin Sergej Valer'evich, scientist, department of vertebrate zoology, biological faculty, Moscow State Lomonossov-University, Dr (Biology)