

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І.ШМАЛЬГАУЗЕНА

---

На правах рукопису  
УДК 591.472 + 591.473

ПАСІЧНИК СЕРГІЙ ВАЛЕНТИНОВИЧ

ТЕНДЕНЦІЇ СТАНОВЛЕННЯ ЩЕЛПНОГО АПАРАТУ ТА ВИСКОВО-ПОТИЛИЧНОЇ  
ДІЛЯНКИ ЧЕРЕПА У ДІЯКИХ РИЮЧИХ ГРИЗУНІВ

03.00.08 - зоологія

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т  
дисертації на співшування вченого  
ступеня кандидата біологічних наук

Київ - 1994



AB 29.678

Робота виконана у відділі еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН України

Науковий керівник: доктор біологічних наук М.Ф.Ковтун

Офіційні опоненти: академік АН України, професор, доктор біологічних наук, В.А.Топачевський  
академік АН ВУГ, професор, доктор ветеринарних наук С.К.Рудик

Ведучий заклад : кафедра біології Київського університету

Захист відбудеться "17" травня 1994 року в 10<sup>00</sup> годин на засіданні спеціалізованої Ради Д 016.09.01 Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН України

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН України

Відклик в 2-х екземплярах, завірених керівництвом та печатком закладу, просимо направляти на адресу:

252601, Київ-30, ГСП, вул. Леніна 15

ЛНБ ім. В. Стефаніка  
АН України

Автореферат розіслано "4" квітня 1994 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої Ради  
кандидат біологічних наук

В.В.Зелотов

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Щелепний апарат представників ряду гризунів несе відповідальність за виконання кількох життєво важливих функцій: механічної обробки їжі, гризіння, риття, нападу та захисту. Звідси його будова у тій чи іншій групі гризунів відобрає рівень спеціалізації до виконання кожної з цих функцій. Морфофункціональний аналіз дає одну з можливостей оцінити як напрям спеціалізації /зокрема, до риття різцями/, так і рівень просування того чи іншого виду в цьому напрямку. Має значення не тільки тип риття, але й спосіб транспортування ґрунту на поверхню землі. Обидва процеси /риття та транспортування ґрунту/, розвивалися, очевидно, паралельно. Логічно припустити, що структури, які їх забезпечують, в процесі свого становлення /адаптаціогенезу/, витримували взаємний корелятивний вплив. Очевидно також, що морфофункціональний аналіз та адаптивні перебудови щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа риючих різцями гризунів потрібно вивчати паралельно. Особливості будови жувального апарату риючих гризунів з різноманітних груп вивчалися різними дослідниками - іноді зверталася увага й на будову висково-потиличної ділянки. Однак тенденції еволюційних перебудов цих ділянок /як загальні, так і часткові/ в новій мірі не виявлено, й подальші дослідження в цій галузі можуть дати додатовий матеріал для розуміння філогенетичних процесів в ряду гризунів. Особливий інтерес в цьому аспекті представляє щелепний апарат та висково-потилична ділянка у представників такої вузько спеціалізованої та відособленої групи, якою є родина Spalacidae; у питання адаптаціогенезу цієї групи до цього часу має місце ряд дискусійних та неясних моментів. Відмічені обставини в значній мірі вплинули на вибір теми даної роботи.

Мета та завдання дослідження. Основною метою даної роботи було за допомогою морфофункціонального аналізу, а також спостережень в природі виявити головні закономірності та шляхи становлення жувального апарату та висково-потиличної ділянки деяких гризунів, що освоїли в процесі історичного розвитку та диференціації форм різні типи риття та транспортування ґрунту. В зв'язку з цим ставилися такі завдання:

- вивчити морфологію щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа риючих гризунів, а також деяких нериючих та малоріючих видів;

- дослідити жувальну мускулатуру сліпаків та деяких видів гризунів, не спеціалізованих до риття різцями, а також провести біомеханічний аналіз роботи жувальної мускулатури;
- провести порівняльний морфофункціональний аналіз щелепного апарату та жувальної мускулатури у гризунів, що були досліджені;
- шляхом порівняльного аналізу встановити морфофункціональну специфіку жувального апарату та висково-потиличної ділянки риючих гризунів в цілому та окремих груп зокрема;
- на підставі здобутих даних обговорити основні тенденції в становленні щелепного апарату та висково-потиличної ділянки сліпаків, а також інших риючих гризунів.

Наукова новизна. В широкому об'ємі проведено порівняльний морфофункціональний аналіз щелепного апарату і потиличної ділянки черепа основних груп риючих гризунів з підрядів *Myomorphae*, *Pluaticomorphae* та *Sciuromorphae* /за винятком представників родини *Bathyergidae*. Уточнюються особливості морфології поданих лише структур у деяких видів, літературні свідчення про яких або обмежені, або негочні. Обговорюються генезис та "ініціюючі" фактори формування так званої "ложної" суглобової ямки. Виділено окремі параметри структур висково-потиличної ділянки черепа та щелепного апарату, що дозволяють судити про відносний рівень спеціалізації різних груп гризунів до виконання функцій риття та транспортування ґрунту та про ступінь розвитку деяких груп в плані спеціалізації до риття. Визначено основні тенденції, як загальні, так і часткові, в становленні щелепного апарату у риючих різцями гризунів.

Теоретичне та практичне значення. Одержані результати доповнюють та уточнюють наукові факти по морфофункціональній організації щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа різних груп риючих гризунів. Висловлена думка про генезис несправжньої суглобової ямки дозволяє підійти до обговорення проблеми з іншої нетрадиційної сторони. Порівняльний морфофункціональний аналіз даних структур у різних за рівнем спеціалізації до риття видів дозволяє судити про адаптивну суть морфологічних перебудов черепа гризунів. Результати цього аналізу можна використовувати в навчальному процесі при викладанні курсів зоології, порівняльної анатомії та еволюційної морфології, філогенії та систематиці, в довідковій літературі.

Апобація роботи. Матеріали дисертації доповідалися на засіданнях Відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена АНУ /Київ, 1991-1993/, на засіданнях кафедри

зоології НДПІ ім.М.В.Гоголя /Ніжин, 1992-1993/.

По матеріалах дисертації опубліковано три роботи.

Структура та об'єм роботи. Дисертація складається з вступу, 5 глав та висновків, викладених на 167 сторінках машинописного тексту, ілюстрованих 24 малюнками та 10 таблицями. Список літератури включає 154 джерела, в тому числі 95 іноземних.

### З М І С Т Р О Б О Т И.

Основні положення вступу відповідають викладеній в авторефераті загальній характеристиці роботи.

#### Частина I. Огляд літератури.

У цій частині в першу чергу дається аналіз літературних джерел, які містять відомості про морфологію та функціональні особливості щелепного апарату сліпакових. Перші відомості про анатомічну будову черепа цієї групи, а також про загальний план будови зубів можна знайти у Тульберга /Tullberg 1896/, потім у Мегелі /Megely 1909/. Функціональну трактовку особливостей будови жувального апарату і щелепного суглоба сліпакових вперше запропонував Б.С.Виноградов /1926/. Подальше вивчення пристосування кісткових структур, які складають жувальний комплекс, було проведено П.П.Гамбаряном разом з Б.С.Виноградовим /1952/ і самостійно /1960/. П.П.Гамбарян вперше вказав на посилення, в комплексі жувальної мускулатури білозубого сліпака, ролі м'язів-ретракторів. Найбільш детально будова і функції жувального апарату сліпакових було висвітлено В.А.Топачевським /1969/. Останні роботи Г.Б.Зубцової /1984, 1990, 1992/ відкривають ніби новий етап в дослідженні жувального апарату сліпакових. У цих роботах на перше місце виходить дослідження процесу риття, прийоми обробки ґрунту, будови і функціонування різців; пропонується нові методи і прийоми дослідження. Щодо ролі "ложної" суглобової ямки автор дотримується погляду, вперше висловленого К.Рідом /Reed, 1953/; він зводиться до обмеження руху нижньої щелепи в абсорбальному напрямку.

Екологічному аспекту ривчої діяльності сліпакових присвячена значна кількість робіт різних авторів /Казначов, 1908; Костяченко, 1931; Дукельская, 1932; Анисимов, 1938, 1938; Решетник, 1941; Погосян, 1946; Огнев, 1947; Абеленцев, 1951; Инголенко, 1959; Овчинникова, 1969; Махмутова, 1980 та інші/. За даними указаних авторів сліпакам властивий різцево-головний спосіб риття, при якому розпу-

шення ґрунту здійснюється нижніми рiзцями, а транспортування порцій землі - головою.

Засоби риття інших гризунів висвітлюються як у вітчизняній, так і в зарубіжній літературі / Kolliger, 1916; Breckenridge, 1929; Сялон, Некпелов, 1936; Виноградов, 1937; Hill, 1937; Ellerman, 1940; Некпелов, 1946; Rossi, Frasy, 1948; Genelly, 1965; Гамбарян, 1949, 1978, 1982, 1984; De Beer, 1965; Звонцов, Лабас, 1968; Repenning, 1968; Капитонов, 1972; Громов, Поляков, 1977; Sakai, 1978; Keszner, 1980; Bekels, 1983; Wilkins, Woods, 1984; Nicklas, 1985; Andargen, 1988; Wilkins, 1988 та ін./.

Нами використано також роботи, що висвітлюють морфофункціональні особливості щелепного апарату представників інших ридів ссавців. Відмічаються різні тенденції його становлення / Лебедкина, 1945; Torre, 1967; Нісенає, 1967; Freeman, 1979; Allen, 1980; Dötsch, 1983; Никольский, 1983, 1990; Gorniak, 1985; Greaves, 1985 та ін./.

### Частина 2. Матеріал та методика.

Досліджено 36 видів гризунів, що представляють 10 родин:

Пiдряд Музоморфа.

Родина сліпаків - Spalacidae / Spalax giganteus Nehr., Sp. arenarius Resh., Sp. polonicus Meh., Sp. microphthalmus Guild., Sp. graecus Nehr., Nannospalax leucodon Nerd., Sp. minor W. Tor., Microspalax odesanus W. Tor. /; родина хом'якоподібні - Cricetidae / Cricetus cricetus L., Arvicola terrestris L., Prometheus schaposchnikovi Sat., Ellobius talpinus Pallas, Rhombomys opimus Licht., Myospalax pailurus Milne-Edwards /; родина мишині - Muridae / Rattus norvegicus Berk /; родина тушканчиків - Dipodidae / Scirtopoda velum Licht., Dipus sagitta F., Allactaga elater L. /; родина ризомісові - Rhizomyidae / Tachyoryztes splendens Rüppel, Rhizomys sinensis Gray, Rh. sumatrensis Raffles, Rh. pruinosus Blith /.

Пiдряд Sciuromorфа.

Родина білкові - Sciuridae ( Citellus citellus L.); родина гоферові - Geomyidae / Cretogeomys castanops Baird, Geomys bursarius Shaw, G. floridanus Shaw, Thomomys bulbivorus Rich., Th. bottae Rich., Th. quadratus Rich., Th. fulvus Rich., Th. monticola I. Allen, Th. umbrinus Rich. /.

Пiдряд Nustricomorфа.

Родина свинкові - Caviidae / Cavia porcellus L. /; родина кребець-мишині - Stenomyidae / Stenomys colburni I. Allen, St. brasiliensis Mainville /.

родина восьмизубі - *Ostodontidae* / *Ostodiscus* *begu* *Mollinck* /.

Частину матеріалу було взято з фондів Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АНУ, частину - з фондів зоомузею Московського університету та зоологічного інституту РАН м. Санкт-Петербурга; частина матеріалу була здобута нами під час експедиційних робіт на території Ч. рнігівської, Чернівецької, Херсонської та Сумської областей. Невелика частина матеріалу була надана Київським зоопарком. При доборі матеріалу ми ставили мету охопити по можливості найбільшу кількість груп гризунів, серед яких є види, в більшій чи меншій мірі пристосовані до риття ґрунту. Таким чином, за винятком родини землекопових, нами було розглянуто представників усіх груп, що нас цікавили. Поряд зі спеціалізованими землерями у кожній групі досліджувалися види, способі життя яких або в незначчній мірі, або зовсім не пов'язаний з риттям.

Матеріал фіксувався в 4-% розчині формаліну. Поверхне препарування м'язових порцій проводилося під контролем МБС - 2. Ми дотримувалися схеми диференції дії та термінології жувальної мускулатури, запропонованої О. Г. Поталовою /1982/. М'язи висувувалися та зважувалися, визначалася їх відносна маса.

Одержані графічні зображення векторів дії сил м'язових порцій, що входять до складу жувального апарату, використовувались для проведення його біомеханічного аналізу. Основою такого аналізу послужив метод графічних побудов, що раніше використовувався різними авторами /Gray, 1944; Smith, Savage, 1959; Crompton, Parkyn, 1963; Двержинский, 1972; Никольский, 1990 та ін./ . З урахуванням кутів напряду дії сил кожної м'язової порції та лінійних виразів їх маси знаходилися результуючі сил протракторів та ретракторів, а також визначалася результуюча всіх м'язів-аддукторів.

Черепи гризунів підлягали морфометричному аналізу. Вимірювалися: кондилбазальна довжина черепа, загальна довжина верхнього та нижнього рядів постійних корінних, довжина суглобової ямки, ширина та довжина луски потиличної кістки, довжина соскоподібної частини каменистої кістки, кут нахилу потиличної кістки у відношенні до горизонтальної площини та ін. Для порівняльного аналізу бралася відношення певного параметру до деяких інших параметрів черепа та обчислювалися індекси.

З урахуванням цих індексів констатувалося зменшення чи збільшення даного параметру в ряді досліджуваних нами гризунів. Для кожного виду визначався також ступінь роззиту гребнів, що є місцем фіксації

щелепних м'язів на черепі та нижній щелепі, характер взаєморозташування деяких кісток черепа, ступінь сплищеності черепа, особливості робочої поверхні суглобового відростку та суглобової ямки, кут між поздовжніми осями суглобових ямок, кут відхилення скулового відростку лускоподібною кісткою від вертикальної осі, ступінь нахилу потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини, кут нахилу суглобового відростку у відношенні до площини робочої поверхні нижніх молярів. Всі дані підлягали порівняльному аналізу.

Одержані дані використовувалися для визначення тенденцій в перебудові структур, що нас цікавили, в процесі пристосування до ричого способу життя, а також для встановлення морфофункціональної специфіки жувального апарату ричих гризунів в цілому та окремих груп зокрема. Всі дані були оброблені нами з використанням кластерного аналізу, за оригінальною програмою І. В. Загородніска.

### Частина 3. Морфофункціональний аналіз щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа досліджених гризунів.

Основна увага приділена структурам, що зазнали з результаті морфологічних перебудов найбільшого впливу з боку вказаних функцій риття та транспортування ґрунту головок. Це потилична кістка /*os occipitale* /, тім'яні кістки /*osse parietale* /, каменисті кістки /*osse petromastoideum* /, лускоподібні кістки /*osse squamosum* /, верхньощелепна кістка /*os maxillaris* /, скулова дуга /*arcus zygomaticus* /, суглобова ямка /*fovea glenoides* /, суглобовий відросток нижньої щелепи /*proc. condiloideus* /, вінцевий відросток /*proc. coronoides* /.

#### 3.1. Підрид *Mysomorphae*.

##### 3.1.1. Родина *Spalacidae*.

Сліпакам властиві: добре розвинутий сагітальний /*crista sagittalis* / та ламбдовидний, або поперечний /*crista lambdoidalis* / гребні; найбільша за площею серед усіх досліджених нами гризунів потилична кістка; найменший кут нахилу потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини / $30^{\circ}$  -  $55^{\circ}$ /; великі соскоподібні частини кам'янистих кісток; низько розташовані дренні відростки. Також специфічна наявність так званої "несправжньої" суглобової ямки, найбільш витягнута справжня суглобова ямка, великий кут відхилення скулового відростка лускоподібною кісткою від вертикальної осі / $90^{\circ}$ /, малий кут нахилу масетерної площадки на верхній щелепі

у відношенні до горизонтальної площини  $/25^{\circ}-35^{\circ}/$ , довгий альвеолярний та суглобовий відростки, малий кут нахилу суглобового відростка у відношенні до горизонтальної площини  $/25^{\circ}-40^{\circ}/$ , а також відносно довгий, з заокругленою робочою поверхнею, суглобовий виросток. Скулова ширина черепу найбільша серед усіх досліджених нами гризунів.

Проведено порівняльний аналіз за наведеними параметрами серед представників родини сліпаків з метою виділення найбільш важливих рис в будові структур, що нас цікавили, які визначають рівень спеціалізації до риття того чи іншого виду.

Група *microphthalmus*. Для звичайного сліпака, окрім наведених вище особливостей, властиві деякі риси, що відрізняють його від інших видів даної родини. Це найбільша потилична кістка, що має малий кут нахилу у відношенні до горизонтальної площини  $/35^{\circ}-40^{\circ}/$ . Підорбітальний отвір в порівнянні з іншими сліпаками більш видовжений в дорсо-вентральному напрямі, що опосередковано свідчить про більш розвинуту передню порцію глибокого жувального м'язу. Відносна довжина суглобової ямки більша, ніж у всіх інших сліпаків, за винятком подільського. Кут між суглобовими ямками -  $35^{\circ}-40^{\circ}$ . Суглобовий відросток та його виросток мають відносно найбільшу довжину серед сліпаків. Кут нахилу суглобового відростка -  $35^{\circ}-40^{\circ}$ . Відносна скулова ширина за розміром поступається лише подільському сліпаку.

Потилична площа у буковинського сліпака відносно менша за площею, ніж у звичайного, але більша, ніж у інших сліпаків, кут її нахилу менший, ніж у попереднього виду  $/40-45^{\circ}/$ . В порівнянні з іншими видами роду суглобова ямка та суглобовий виросток відносно короткі. Кут між суглобовими ямками -  $30^{\circ}-40^{\circ}$ . Кут нахилу суглобового відростка - приблизно  $40^{\circ}$ . Ці дані, а також дані В.А.Тепличеського  $/1969/$  про укорочену діастему та відносно вузькі різці свідчать про менший рівень спеціалізації буковинського сліпака до риття різцями в порівнянні з попереднім видом.

Більшість узятих нами параметрів черепа подільського сліпака близькі за значенням до таких у звичайного сліпака, що підтверджує філогенетичну близькість обох видів, та, мабуть, подібний рівень спеціалізації до риттєвої діяльності.

Окремі параметри фрагментів черепа викопного югославського сліпака свідчать, що за рівнем спеціалізації даний вид близький до трьох попередніх видів.

Група *giganteus*. Піщаний сліпак має більш коротку та вузьку луску потиличної кістки, ніж сліпаки попередньої групи, а також більший кут її нахилу  $/45^{\circ}-55^{\circ}/$ . Соскоподібні частини кам'янистої кістки також менші, а засуглобовий відросток вузьчий, ніж у перших. Для даного виду також специфічна відносно коротка суглобова ямка. Кут між суглобовими ямками -  $30^{\circ}-40^{\circ}$ . Однак, суглобовий відросток нижньої щелепи та його виросток відносно довгі. Кут нахилу суглобового відростка -  $25^{\circ}-30^{\circ}$ . В цілому можна говорити про те, що у піщаного сліпака в більшій мірі поєднуються риси як низької, так і високої спеціалізації.

Гігантський сліпак в родині *Sralax* має найбільш коротку і вузьку луску потиличної кістки, більший кут нахилу потиличної площадки  $/40^{\circ}-45^{\circ}/$ , відносно невеличкі підорбітальні отвори, відносно короткі суглобовий виросток і суглобову ямку. Інші параметри близькі до таких у піщаного сліпака, що підтверджує думку /Топачевський, 1969/ про філогенетичну близькість цих видів. У цілому, враховуючи сказане вище, можна говорити про гігантського сліпака, як найменш спеціалізованого в родині *Sralax* до риття різцями.

Рід *Neplopalax*. Білозубий сліпак був розглянутий нами як вид, найменш спеціалізований до риття різцями, порівняно з предстарниками попереднього роду /Топачевський, 1969/. На користь цього свідчить також ряд рис, що виявлені нами при дослідженні щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа білозубого сліпака. У цього виду найбільш коротка серед сліпаків луска потиличної кістки, найменші за площею соскоподібні частини кам'янистих кісток, найбільший кут нахилу потиличної площадки  $/50^{\circ}-55^{\circ}/$ , найменша скулова ширина черепа, найкоротша суглобова ямка, а також найменший кут між поздовжніми осями суглобових ямок та відносно короткі суглобовий відросток та його виросток. Кут нахилу суглобового відростку -  $30^{\circ}$ . Відносна скулова ширина черепа у білозубого сліпака також найменша в ряді досліджених нами сліпаків.

Від виконного одеського сліпака нами досліджена нижня щелепа. У відношенні довжини суглобового виростка до його ширини та до довжини нижньої ряду мolarів можна говорити про найбільш короткий в ряді досліджених нами сліпаків суглобовий виросток.

### 3.1.2. Родина *Slacetidae*.

Земляний ком'яз та велика піщанка розглядалися нами як види, неспеціалізовані до риття різцями. Земляна полівка була взята як ма-

лощючий вид. Звичайний сліпушок є видом, спеціалізованим до риття різцями. Північнокитайський цокор та прометеева полівка розглядалися як види, спеціалізовані до транспортування ґрунту головою. Вони не є різцями.

Для певних /видів, неспеціалізованих до риття/ відмічені такі риси будови: слабкий розвиток височних гребнів, вузька та коротка в порівнянні з іншими гризунами потилична кістка, високий кут нахилу потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини /більше  $60^\circ$ /, слабо розвинені та високо розташовані зячні відростки, невеликий кут відхилення скулового відростка від вертикальної осі / $30^\circ$ - $35^\circ$ /, відносно короткі суглобова ямка та суглобовий відросток, а також короткий суглобовий виросток.

У водяної полівки, як малоріючого виду, має місце ряд спільних рис як з неспеціалізованими до риття видами /майже вертикальне розташування потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини, слабо виражені тім'яні гребні, невеликі сосцеподібні частини кам'янистих кісток, коротка верхньопотилична кістка, невеликий / $40^\circ$ / кут відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі, відносно коротка суглобова ямка, а також короткий суглобовий відросток нижньої щелепи, нахилений під кутом  $60^\circ$  у відношенні до горизонтальної площини/, так і із спеціалізованими землерійками /направлений назад потиличний отвір, відносно широко розставлені скулові дуги/.

У звичайного сліпушка відмічені такі особливості: слабо розвинутий поперечний гребінь, велика скулова ширина черепа, великий / $70^\circ$ / кут відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі, відносно витягнута суглобова ямка, добре розвинутий альвеолярний відросток, а також відносно довгий суглобовий відросток та його виросток.

У прометеевої полівки та північно-китайського цокора є тенденція до збільшення нахилу поперечного гребеня в оральному напрямі та його підсилення. Потилична кістка має відносно велику площу, а нахил потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини, особливо у цокорів, як і у сліпактів, невеликий /близько  $50^\circ$ /, Скулова ширина черепа велика. Кут відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі, як і в інших гризунів, неспеціалізованих до риття різцями, невеликий /менше  $40^\circ$ /, Суглобова ямка відносно коротка, альвеолярний відросток слабо виражений та має вигляд бугорка на латеральному боці нижньої щелепи. Суглобовий

відросток та його виросток відносно короткі. Для цокорів властива структура, розташована аборально у відношенні до суглобової ямки, подібно до "несправжньої" суглобової ямки сліпаків та утворена за суглобовим відростком лускоподібною кістки, дорсально-латеральною частиною соскоподібною частиною кам'янистої кістки та вентрально-латеральною частиною луски потиличної кістки.

### 3.1.3. Родина Muridae.

Криси пасок розглядалася нами як вид, неспеціалізований до риття різцями. Нами відмічено ряд подібних рис у цього виду із іншими неспеціалізованими землерийми. Це, по-перше, слабо розвинутий поперечний гребінь, відносно невелика за площею та з малим нахилом потилична площадка, невелика скулова ширина черепа, відносно коротка суглобова ямка, винесена на скулову дугу, малий кут відхилення скулового відростка лускоподібною кістки від вертикальної осі  $/35^\circ/$ , слабо розвинутий вінецький відросток нижньої щелепи, відносно короткий суглобовий відросток.

### 3.1.4. Родина Rhizomyidae.

Три представники роду *Rhizomys*, а також один вид роду *Tachyoryzomys* були розглянуті як види, спеціалізовані до риття різцями, що використовують при транспортуванні ґрунту також і голову.

У будові потиличної ділянки у представників роду *Rhizomys* відмічено багато спільних рис зі сліпаками та цокорами: добре розвинутий поперечний гребінь, велика за площею потилична площадка з малим  $/45^\circ/$  кутом нахилу до горизонтальної площини, низько розташовані яремні відростки. У будові щелепного апарату бамбукові криси також виявляють багато спільного зі сліпаками: відносно видовжена суглобова ямка, сильно відхилений від вертикальної осі  $/70^\circ/$  суглобовий відросток лускоподібною кістки, велика скулова ширина черепа.

Африканська бамбукова криси на відміну від представників попереднього роду має більш вузьку та видовжену суглобову ямку, великий кут між поздовжніми осями суглобових ямок, більш сплюснений в дорсо-вентральному напрямі череп, більш довгий суглобовий відросток з великим кутом нахилу у відношенні до горизонтальної площини  $/80^\circ/$ , відносно меншої довжини виросток. У зв'язку з тим, що різцево-ростральний кут дещо більший  $90^\circ$ , африканська бамбукова криси віднесена до проодонтних гризунів, однак вигин різця в вентральному напрямі, як і у випадку з водяною польовкою, забезпечує майже вертикальне положення ріжучого краю.

## 3.1.5. Родина Dipodidae.

Досліджено три види з різним рівнем спеціалізації до риття різцями: мохноногий тушканчик, смуранчик та малий тушканчик.

Підродина Dipodinae. Мохноногий тушканчик, як найменш спеціалізований до риття різцями вид, має певні особливості в будові щелепного апарату: слабо виражені та високо розташовані яремні відростки, найменшу серед досліджених гризунів довжину суглобової ямки, невелику скулову ширину черепа, відносно короткий суглобовий виросток.

Смуранчик, як більш спеціалізований до риття різцями вид, має деякі відміни в будові щелепного апарату від виду попереднього роду: більш низько розташовані яремні відростки, меншу скулову ширину черепа, більш витягнутий суглобовий виросток.

Підродина Allactaginae. Малий тушканчик є спеціалізованим до риття різцями видом. На відміну від двох попередніх видів для нього характерні: проодонтність верхніх різців, більша скулова ширина черепа, відносно низько розташовані яремні відростки, деж більша, ніж у трипалих тушканчиків, довжина суглобової ямки, а також сильно відхилений від вертикальної осі скуловий відросток  $/70^{\circ}/$ .

## 3.2. Підряд Sciuromorpha.

## 3.2.1. Родина Sciuridae.

Представник даної родини – європейський ховрах – є видом, неспеціалізованим до риття. В будові структур, що нас цікавили, для нього специфічні риси, спільні з такими у інших неспеціалізованих до риття видів міоморфних гризунів /хом'як звичайний, піщанка велика, криса сіра/: невелика за площею потилична кістка, відносно невеликі сосцевидні частини кам'янистої кістки, коротка суглобова ямка, малий кут відхилення суглобового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі  $/40^{\circ}/$ , короткий суглобовий відросток, а також його виросток.

## 3.2.2. Родина Geomyidae.

Представники цієї родини розглядалися нами як види, спеціалізовані до риття ґрунту різцями, проте транспортують землю вони хінцівками.

Для східних гоферів властиві: добре розвинутий поперечний гребінь, що має невеликий нахил в аборальному напрямі, середня за площею луска потиличної кістки, великий кут її нахилу  $/70^{\circ}/$ , добре розвинуті яремні відростки, відносно видовжена суглобова ямка, сильно відхилений від вертикальної осі скуловий відросток лускоподібної

кістки  $/60^\circ$ , великий кут нахилу суглобового відростка  $/70^\circ$ .

Західні гофери відрізняються від попередньої групи більш широким, але менш коротким лускою потиличної кістки, більш низьким розташуванням всієї потиличної ділянки у відношенні до горизонтальної площини, меншою висотою черепа. Ці відмінності ми пов'язуємо, частково, з життєдіяльністю в більш щільних ґрунтах.

### 3.3. Підряд *Kustringomorpha*.

#### 3.3.1. Родина *Saviidae*.

Представник цієї родини - кавія /морська свинка/ - розглядався як неспеціалізований до ритти гризун. Як і у неспеціалізованих до ритти звичайного хом'яка, сірої криси, великої пітанки та європейського ховраха, для кавії специфічні слабо виражений поперечний гребінь, невелика луска потиличної кістки, відносно коротка суглобова ямка, а також суглобовий відросток та його виросток.

#### 3.3.2. Родина *Stenomyidae*.

Представники роду *Stenomys* розглядалися нами як гризуни, що використовують для розпушення ґрунту нижні різці та транспортують землю кіньмирами. Для туко-туко властиві: відносно велика за площею потилична площадка, видовжена суглобова ямка, великий кут відхилення скулового відростку лускоподібної кістки від вертикальної осі  $/80^\circ$ , велика за площею масетерна площадка на верхній щелепі, відносно довгий виросток суглобового відростку нижньої щелепи. Верхні різці виходять з роструму під кутом більше  $90^\circ$ , однак, завдяки вигину в вентральному напрямі, ми допускаємо, що функціонально туко-туко близькі до ортодонтних гризунів.

### Частина 4. Морфофункціональний аналіз жувальної мускулатури гризунів родини *Speracidae*.

Аналіз жувальної мускулатури виконано за схемою, запропонованою О.Г.Поталовою /1982/. Подано опис анатомічних особливостей м'язових порцій жувального та вискового м'язів у сліпаків. З метою виявлення тенденцій в перебудові жувальної мускулатури у цієї групи для порівняння було взято неспеціалізованих до ритти різцями гризунів - звичайного хом'яка та сіру крису.

Виходячи з припущення, що сила н'язу в першу чергу визначається її масою, можна на підставі одержаних процентних відношень маси м'язової порції до загальної маси жувальних та височних м'язів судити про міру участі кожної порції в здійсненні різних рухів. Виявилось, що у неспеціалізованих до ритти гризунів більш розвинені такі

порції: жувальна поверхнева, передня бічна та задня поверхнева бічна. У сліпаків більший розвиток маєть глибока задня бічна та медіальна жувальна порції, а також поверхнева I, в особливості, глибока вискові порції.

Аналіз розподілу сил м'язів жувального апарату 4-х видів сліпаків, а також ком'яка та криси визначив результуючі сил скорочення окремо м'язів-протракторів та м'язів-ретракторів, а також результуючу всіх м'язів-аддукторів /за винятком крилоподібного м'язу/. Вектори результуючих сил протракторів у неспеціалізованих до риття видів гризунів розміщуються під кутом  $55^{\circ}$ , що значно менший, ніж у сліпаків  $/65^{\circ}$ . Навпаки, вектори результуючих сил ретракторів розміщуються у сліпаків під кутом близько  $125^{\circ}$ , що менше, ніж у криси та ком'яка  $/170^{\circ}$ . Тому можна говорити про те, що у сліпаків посилені м'язові порції, що приводить нижню щелепу та відводять її назад.

У білозубого сліпака результуюча сила протракторів розташована в порівнянні з іншими сліпаками під невеликим кутом, в той час, як результуюча сила ретракторів - під більшим кутом. Враховуючи те, що білозубий сліпак традиційно вважається менш спеціалізованим до риття видом порівняно з видами роду *Sorex* /Топачевський, 1969/, можна говорити про тенденції до посилення м'язів-ретракторів у сліпаків.

### Частина 5. Обговорення.

5.1. Тенденції еволюційних перетворень щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа гризунів, пристосованих до риючого способу життя.

На підставі даних морфофункціонального аналізу щелепного апарату та потиличної ділянки черепа сліпаків виявлено ряд тенденцій, що відбивають особливості спеціалізації у більшості видів гризунів, що перейшли до риючого способу життя та освоїли різні способи риття. Ми виходили з того, що на становлення структур, які нас цікавили, найбільший вплив здійснюють три функції: жування, риття різцями та транспортування ґрунту. Превалювання тієї чи іншої функції, як і співвідношення їх між собою, не могли не впливати на формування конструкції щелепного апарату та висково-потиличної ділянки.

При аналізі власного матеріалу ми враховували, головним чином, функцію риття різцями та транспортування ґрунту головою. Серед досліджених нами видів гризунів, з цього плану, виділено 4 групи: 1/ ритють різцями та транспортують ґрунт головою /сліпаки, різнобізві/; 2/ ритють різцями, але не використовують голову при транспорту-

ванні ґрунту /деякі політкові, п'ятипалі тушканчики, гофера, восьмизубі, гребнемишині/; 3/ не риють або мало риють різцями, але транспортують ґрунт головою /цокори, прометеева політка/; 4/ неспеціалізовані до риття ґризуні /хом'як звичайний, криса сіра, ховрах європейський, кавія/.

У сліпаків в будові висково-потиличної ділянки є ряд специфічних рис. Зокрема у них добре розвинутий поперечний гребінь з нахилом в ростральному напрямі. Цей гребінь є місцем фіксації з ростральної сторони - каудальної та глибокої порцій височного м'язу, з абсоральної сторони - ромбовидного м'язу голози. Таким чином, розвиток цього гребеня може бути пов'язаний або з посиленням одного з цих м'язів, або з їх одночасним посиленням. Однак нахил поперечного гребеня в ростральному напрямі свідчить, в першу чергу, на користь посилення ромбовидного м'язу, що грає найбільш важливу роль при підйманні голови. При такому положенні поперечного гребеня зусилля цього м'язу, що спрямовується на розлом, урівноважуються зусиллями, спрямованими на стиснення.

При порівнянні відносних значень довжини луски потиличної кістки у різних груп ґризунів виявляється, що найбільші величини мають місце у сліпаків, далі - у ризомісових, тобто у представників I-ої виділеної нами групи ґризунів. У сліпаків виявлена тенденція до збільшення довжини луски потиличної кістки в такому порядку: білозубий сліпак → гігантський сліпак → піщаний сліпак → сліпаки групи звичайного сліпака. Це збігається з висновками, висловленими раніше /Топачевський, 1969/ на підставі інших ознак, про міру присутності кожного з вказаних видів. Спільним для всіх представників I-ої групи є великий нахил потиличної площадки у відношенні до горизонтальної площини, що разом з її відносно великою довжиною пояснює роль цієї площадки, як плеча підйоми в момент виштовхування ґрунту головою. У сліпаків також відмічена і найбільша за значенням відносна ширина потиличної площадки. Одночасно збільшується довжина місць фіксації м'язів, що підіймають голову, зокрема ромбоподібного м'язу, що потрібно вважати також наслідком спеціалізації цієї групи до даного типу транспортування ґрунту.

Характерною ознакою для представників першої групи є також зміцнення потиличної площадки через зростання кісток, що її складають /потиличних, соскоподібних частин кам'янистих кісток, засуглобових відростків лускоподібних кісток/ та збільшення її розмірів. Останнє відбувається або за рахунок розширення засуглобових

відростків лускоподібних кісток та розвернення їх в горизонтальній площині /сліпаки, ризомісові/, або за рахунок збільшення соскоподібних частин кам'янистих кісток /сліпаки/.

У представників виділеної нами 3-ї групи гризунів, що не риють різцями, але транспортують ґрунт головою, в будові потиличної ділянки є ряд подібних ознак з представниками 1-ої групи. Більшою мірою це виражено у цокорів, меншою - у прометеевої полівки. Так, однаково добре виражений поперечний гребінь у прометеевої полівки має слабкий нахил в ростральному напрямі. Відносна довжина луски потиличної кістки у цокорів за значенням близька до такої у ризомісових та лише трохи менша, ніж у сліпаків. У прометеевої полівки ця величина помітно менша. Крім того, у цього виду, на відміну від цокорів, а також від гризунів 1-ої групи, потилична площадка має дуже невеликий нахил у відношенні до горизонтальної площини. В цілому можна говорити про відносно меншу за площею потиличну площадку у прометеевої полівки та більшу - у цокорів. Все викладене вище передбачає більш виражену спеціалізацію до транспортування ґрунту головою у цокорів, та менш виражену - у прометеевої полівки.

У представників 2-ої та 4-ої виділених нами груп гризунів, незважаючи на ряд відмінностей у будові висково-потиличної ділянки, мають місце спільні ознаки, що характеризують їх як види, які не транспортують ґрунт головою: відсутність або слабка вираженість поперечного гребеня, а при наявності останнього - нахил його в абсоральному напрямі, відносно менша за площею, ніж у попередніх груп, потилична площадка, невеликий нахил її у відношенні до горизонтальної площини, слабкий розвиток соскоподібних частин кам'янистих кісток, в цілому - більш заокруглена форма потиличної ділянки.

На підставі порівняльного аналізу морфофункціональних особливостей висково-потиличної ділянки всіх чотирьох груп гризунів можна виділити такі основні тенденції в перебудові вказаних структур у видів, що спеціалізуються до транспортування ґрунту головою: збільшення поперечного гребеня та нахил його в ростральному напрямі, гострення ромбоподібного м'язу голови, утворення потиличної площадки та збільшення її площі, зміцнення цієї площадки за рахунок міцного зростання кісток, що її складають, збільшення нахилу її у відношенні до горизонтальної площини.

Не менш важливі спільні ознаки відмічені нами у видів, що перейшли до розгущення ґрунту різцями. У представників 1-ої виділеної нами групи гризунів має місце переміщення початкових місць фіксації двочеревцевого м'язу в вентральному напрямі, що пов'язане з перебудовою

хідністю відведення нижньої щелепи на більший кут. У сліпаків це досягається низьким положенням посталичної ділянки, а у ризомісових – збільшенням та подовженням яремних відростків. Переорганізація посталичного отвору в аборально-дорсальному напрямі у гризунів I-ої групи, що відноситься, за винятком африканських бамбукових крис, до ортодонтного типу, при якому забезпечується, на наш погляд, найбільш зручне положення голови у відношенні до тулуба при здійсненні риючих робіт.

Серед усіх досліджених нами гризунів саме у сліпаків має місце відносно найбільша скулова ширина черепа. Трохи менша ця величина – у ризомісових. Важливе місце в адаптаціогенезі гризунів, віднесених нами до I-ої та 2-ої груп, займають перебудови щелепного суглоба. В зв'язку з цим у сліпаків відмічена найбільша за довжиною в порівнянні з іншими гризунами суглобова ямка. У білозубого сліпака, що традиційно вважається менш спеціалізованим до риття видом у порівнянні з іншими /Топачевський, 1969/, ця величина дещо менша, ніж у більш молодих в еволюційному плані видів роду *Braia*. Кут між подовжніми осями суглобових ямок вказує на принципову відмінність в будові щелепного апарату сліпаків та представників 2-ої групи, а також ризомісових. Так, у сліпаків він значно більший / $25^{\circ}$ – $45^{\circ}$ /, ніж у інших риючих різцями гризунів. Завдяки духлизовому симфізу при відведенні нижньої щелепи має місце розходження нічних різців в латеральному напрямі, що забезпечує захоплення більших порцій ґрунту /Зубцова, 1990/. У цьому плані конструкція щелепного апарату сліпаків, безперечно, виграє в порівнянні з конструкціями інших риючих гризунів.

У представників 2-ої виділеної нами групи гризунів відносна довжина суглобової ямки також має більші значення, але менші, ніж у представників I-ої групи.

Не риючі різцями гризуни, віднесені нами до 3-ої та 4-ої груп, в цілому мають низькі значення відносної довжини суглобової ямки. Виходячи з цього при порівнянні наріжних та малоріючих різцями гризунів зі спеціалізованими землерийками /за винятком підтипаліх тушканчиків/ ясно простежується тенденція до збільшення довжини суглобової ямки. Як виявилось, ця тенденція має місце в усіх 3-х підгрупах гризунів.

Для представників I-ої групи гризунів властивий ряд спільних ознак у будові щелепного апарату. Це перш за все малий кут нахилу масетальної лопатки у відношенні до горизонтальної площадки, що

пов'язане, на нашу думку, із зміною напрямку передньої порції бічного жувального м'язу, що на ній фіксується. Завдяки малому куту забезпечується похило-горизонтальний напрям ходу волокон цього м'язу, що посилює компонент м'язів жувального комплексу, який бере участь в протрагуванні нижньої щелепи. Також необхідно відмітити більший ступінь відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі /від  $70^{\circ}$  у ризомісових до  $90^{\circ}$  у сліпаків/. Про певну відміну в типах будови щелепного апарату у сліпаків та ризомісових свідчить помітна різниця у величині нахилу суглобового відростка нижньої щелепи. У сліпаків ця величина дорівнює  $25^{\circ}$ - $40^{\circ}$ , тоді як у ризомісових -  $75^{\circ}$ - $80^{\circ}$ . Відносна довжина суглобового відростка у останніх значно менша, ніж у сліпаків, але відносна довжина плеча підойми, тобто відстань від верхини суглобового відростка до початку вектора результуючої сил жувальних м'язів, у ризомісових майже не поступається за значенням сліпакам. В ряді сліпаків також мають місце наведені тенденції. Так, у видів роду *Spalax* кут нахилу масетерної площидки у відношенні до горизонтальної площини дещо менший / $25^{\circ}$ /, ніж у білосубого сліпака / $35^{\circ}$ /. У останнього також відмічений відносно найбільш короткий суглобовий відросток, що також свідчить про відносно низьку спеціалізацію його порівняно з іншими сліпаками. Завдяки зміні кута нахилу суглобового відростка сліпаки сдержали можливість при здійсненні риючих рухів відвести нижню щелепу на великий кут - до  $45^{\circ}$  /за даними Г.Е.Зубцової, 1964/. З цим і пов'язана, на наш погляд, наявність в ряді сліпаків тенденції до подовження суглобового відростка, а також збільшення його закругленості в аборальному напрямі.

Особливо нас цікавила так звана "ложна" суглобова ямка, що має місце на черепі сліпаків позаду справжньої суглобової ямки. Той факт, що суглобова сумка прикріплюється лише по краю справжньої суглобової ямки, а також те, що несправжня суглобова ямка не покрита хрящем, свідчить, на наш погляд, не на користь пояснення її ролі як підпори для суглобового відростка. Аборально-латеральний напрям вектора сумарної дії сил м'язів-ретракторів ставить під сумнів також пояснення її ролі як обмежувача дуги нижньої щелепи в момент її ретракції. Ми припускаємо, що генезис та існування "ложної" суглобової ямки пов'язані не тільки з адаптивними перебудовами щелепного апарату, а й високво-посилочною діяльністю, пов'язаними з розвитком функції виштовкування ґрунту головою. Останній моголи грати й ініціуючу роль. На користь даного припущення свідчить наявність схожої зі сліпаками побудови "ложної" суглобової ямки у цокорів, що не

рють різницями, але транспортують гідунт, як і сліпаки, головою. У ризомісових подібність в будові висково-потиличної ділянки з двома попередніми групами порушується лише відносно високим розташуванням глибоко витягнутих кісткових трубок зовнішніх слухових проходів, що змінили форму засуглобового відростка. Таким чином, формування "ложної" суглобової ямки відбулося у видів, спеціалізованих до виштовхування гідунту головою. У цьому світлі засуглобовий відросток лускоподібної кістки за сускоподібною частиною кам'янистої кістки, що обмежує "ложку" суглобової ямки латерально та позаду, виконують не функцію підпори для суглобового відростка, а перш за все беруть участь в розширенні та зміцненні потиличної підкладки, щільно зростаючись між собою та лускою потиличної кістки.

У представників 2-ої виділеної нами групи тризунів є багато спільного в будові щелепного апарату зі сліпаками та ризомісовими. Відмінності свідчать лише про скупіння просунутості кожної з груп в спеціалізації до риття різними, а також про різні типи конструкції щелепного апарату, про що буде детальніше сказано нижче. Як і у представників попередньої групи, у видів даної групи має місце також сильно віддалений від вертикальної осі скуловий відросток лускоподібної кістки /від  $65^{\circ}$ - $70^{\circ}$ / у гоферів, а також у сліпуюнок до  $80^{\circ}$  у туко-туко/, низько розташовані початкові місця фіксації двочеревцявого м'язу, велика скулова ширина черепа. Однак при порівнянні ознак, вказаних вище, можна говорити про те, що у різних групах та видів подібні тенденції просунуті в різній мірі. В зв'язку з цим можна говорити про меншу спеціалізацію до риття воляної полівки, ще меншу - у великій підкладки, більшу - у сліпуюнок, гоферів, туко-туко. Особливості в будові щелепного апарату сліпуюнок та, в особливості, - п'ятипалих тушканчиків, про яких було сказано в попередній частині, дозволяє говорити про особливі типи конструкцій щелепного апарату у цих груп, що буде детальніше обговорено нижче.

У представників 3-ї та 4-ї виділених нами груп мають місце спільні риси будови щелепного апарату. Це відносно коротка суглобова ямка, малий кут відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі, у більшості - середній кут нахилу суглобового відростка нижньої щелепи у відношенні до горизонтальної площини, відносно короткі суглобовий відросток та суглобовий відросток, у міоморфних тризунів - великий кут нахилу масетерної м'язової на верхній щелепі, а також відносно невелика скулова ширина черепа. Все це говорить про малу вираженість тенденцій, які видно в інших групах тризунів.

На підставі викладеного найбільш загальні тенденції перебудов щелепного апарату в гризунів, риючих різцями, проявляються в таких особливостях: переніщення початкових місць фіксації двочезцевого м'язу в вентральному напрямі, переорієнтація потиличного стовпу в аборально-дорзальному напрямі, збільшення скулової ширини черепа, подовження суглобової ямки /за винятком туганчиків/, збільшення кута відхилення скулового відростка лускоподібної кістки від вертикальної осі, у міоморфних гризунів – збільшення нахилу масетерної площадки верхньої щелепи у відношенні до горизонтальної площини, подовження суглобового відростка нижньої щелепи, а також його виростка та збільшення заокругленості цього виростка в аборальному напрямі, формування та збільшення альвеолярного відростка, зменшення кута нахилу суглобового відростка нижньої щелепи, у відношенні до горизонтальної площини у сліпаків та збільшення його – у інших риючих різцями гризунів, що пов'язане з різними типами конструкцій у них щелепного апарату.

Перебудова комплексу жувальних м'язів у сліпаків в процесі адаптації до риття йшла в бік посилення порцій, що приводять нижню щелепу, тобто створення найбільш ефективних умов для приведення нижньої щелепи та відведення її назад. Найбільші зусилля необхідні для подолання опору субстрату та відриву від нього чергової порції ґрунту. Поселення височного м'язу у ризомісових та сліпаків зумовило переміщення тим'яних гребенів в дорзальному напрямі та злиття їх в єдиний сагітальний гребінь.

5.2. Адаптивні типи щелепного апарату та висково-потилочної ділянки черепа гризунів, що спеціалізуються до риючого способу життя.

У більшості гризунів, що транспортують ґрунт головою /сліпаки, ризомісові, цокори/, як було вказано вище, є ряд схожих рис в будові висково-потилочної ділянки, що дозволяє виділити загальний для вказаних груп тип будови потилочної ділянки, що сформувався при адаптації до транспортування ґрунту головою.

У прометеєвої полівки, яка також транспортує ґрунт головою, є деякі відмінності від попередніх видів в будові висково-потилочної ділянки: відносно менша за площею потилічна площадка, менший кут нахилу її у відношенні до горизонтальної площини, відносно вузька луска потилочної кістки. Ці відмінності відбивають, більш імовірно, нижчий рівень спеціалізації до риючої діяльності з межах даного типу організації висково-потилочної ділянки.

У будові щелепного апарату досліджених нами ривчих гризунів з урахуванням морфометричних даних вважаємо можливим виділити 5 адаптивних типів конструкцій щелепного апарату.

Сліпам властиві такі особливості: відносно найбільш довга суглобова ямка, великий кут між поздовжніми осями суглобових ямок, великий нахил суглобового відростка у відношенні до горизонтальної площини, витягнутий суглобовий виросток із сильно заокругленою робочою поверхнею. Завдяки цим особливостям, а також рухливому симфізу нижньої щелепи, сліпаки застосовують особливий тип риття, при якому за даними Г. С. Зубцової, нижня щелепа відводиться на великий кут, різці відводяться в латеральному напрямі, а при ретрагуванні нижньої щелепи захоплюється порція корму.

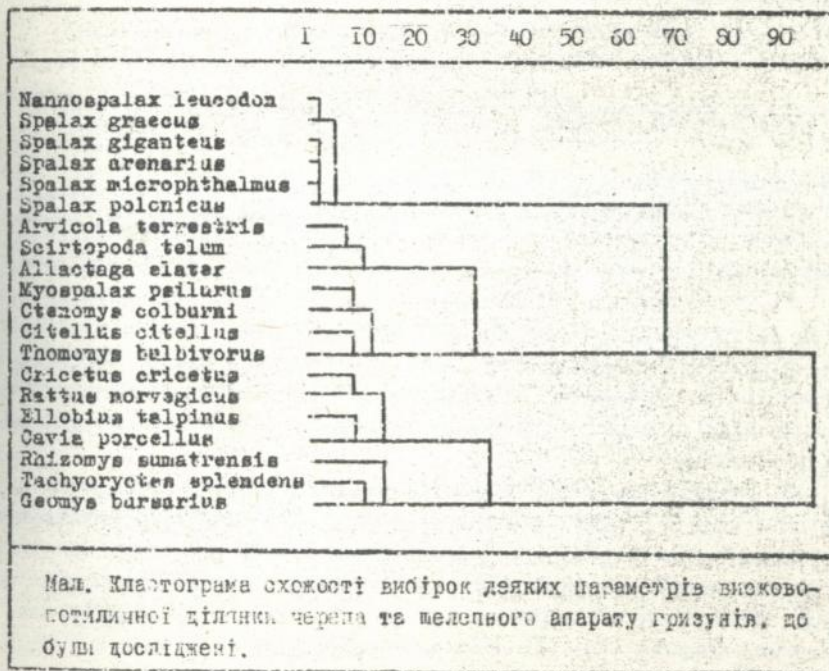
У інших ортодонтних гризунів /бамбукові криси, гофери, восьмизубі/, а також у проодонтних гризунів, що мають верхні різці розташовані перпендикулярно росту завдяки витину в вентральному напрямі /гребеняшинці/, в будові щелепного апарату відмічено значно більше схожостей, ніж відмінностей. У цих груп у зв'язку з відносно менш витягнutoю, в порівнянні із сліпаками, ямкою щелепного суглоба, нижня щелепа не протрагується в такій мірі, як у останніх, та різкі рухи здійснюються, мабуть, так само, як і гризучі, але по більших дугах.

Сліпушонкам властиві такі особливості в будові щелепного апарату: відносно видовжена суглобова ямка, високий вінець відросток, великий різцево-ростральний кут. Таким чином, щелепний апарат має ряд рис з ортодонтними гризунами, однак проодонтність верхніх різців зумовлює принципово інший тип риття з використанням як верхніх, так і нижніх різців.

Для таких гризунів, як водяна полівка та африканська бамбукова криси, властива слабка проодонтність різців верхньої щелепи. Завдяки схожості в будові щелепного апарату як з ортодонтними гризунами, та і із сліпушонкою, ці види, імовірно, являють собою перехідний тип від риття, як у ортодонтних гризунів, до риття, як у сліпушонки.

Зовсім особливий тип конструкції щелепного апарату у п'ятипалих тушканчиків. Їм властиві відносно коротка суглобова ямка, великий кут між поздовжніми осями суглобових ямок, короткий суглобовий виросток, проодонтність верхніх різців. Завдяки такому набору ознак п'ятипалі тушканчики й злилися з ривчою діяльністю за типом, що охарактеризований Г. С. Зубцовою, як вібраційний.

Кластерний аналіз /див. мал./ підтверджує наші висновки про ступінь відмінностей в будові структури, що нас цікавили, у досліджених гризунів. Найбільша схожість у будові потиличної ділянки черепа виявлена у подільського та звичайного сліпаків. Дещо більше відмінностей - у буковинського сліпака. Значно більше відрізняється за будовою даного відділу черепа від трьох попередніх видів сліпаки групи *giganteus*. Пропорції потиличної ділянки черепа білозубого сліпака мають достатньо високий рівень відмінностей від усіх інших видів сліпаків. Аналогічні відмінності виявлені і в параметрах щелепного суглоба.



Кластерний аналіз підтверджує схожість в будові потиличної ділянки черепа у таких філогенетично далеких, але неспеціалізованих до транспортування ґрунту рошових видів гризунів, як сіра христя, зви-

гайний ком'як, звичайна сліпшонка, казія, а також схожість між сліпаками і пізнічюкитайським цокором.

За параметрами щелепного суглоба до сліпаків найближче стоять ризомієві, а також гоферні, хоча відмінності між ними досить великі. Ще вищий ступінь відмінностей у сліпаків із звичайною сліпшонкою, а також водяною голівкою. Найбільші відмінності у сліпаків із неспеціалізованими до риття різцями видами; а також із усіма тушканчиками. Кластерний аналіз підтвердив наші висновки про ступінь відмінностей у будові щелепного апарату у східних та західних гоферів, що зумовлене, імовірно, різницею в щільності ґрунту, яким обробляють ці гризуни, а відповідно — і характером їх обробки.

### В и с н о в и.

1. На будову щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа ризомієвих різцями гризунів здійснювали вплив декілька функцій, головними з яких є: риття, жування, гризіння, транспортування ґрунту головою. Тому, поряд з рисами загальної схожості в будові цих утворень мають місце й специфічні особливості, зумовлені перевагуванням тієї чи іншої функції та співвідношенням функцій між собою.

2. Спеціалізація до транспортування ґрунту головою веде до міцного зростання потиличних та кам'янистих кісток, а також засуглобових відрослків лускоподібних кісток з утворенням єдиної потиличної площадки, до збільшення її відносної площі, а також зменшенню кута нахилу цієї площадки в оральному напрямі по відношенню до горизонтальної площини.

3. У видів, що спеціалізуються на ритті різцями, має місце посилення різних порцій жувального та височного м'язів. У сліпаків у порівнянні з неспеціалізованими до риття видами має місце посилення м'язових порцій, що здійснюють ретрагування та аддукцію нижньої щелепи; паралельно збільшується кут /у відношенні до горизонтальної площини/ напряму м'язових волокон м'язів-протракторів, а кут напряму м'язів-ретракторів — зменшується. В цьому ж напрямі змінюється й кут напряму результуючої сил даних м'язових порцій.

4. З попереднього висновку виходить, що рухи протракції та аддукції були, мабуть, основними в перебудовах щелепного апарату видів, що пристосувалися до риття різцями.

5. За винятком д'ятипалих тушканчиків, в усіх ризомієвих різцями видів має місце подовження відносної довжини суглобової ямки.

6. Порівняльний аналіз щелепного апарату та висково-потиличної ділянки черепа сліпаків підтверджують існуючу думку про ступінь просунутості родів *Sralax* та *Nannosralax*. Представники першого роду, на відміну від другого, за рядом ознак є більш спеціалізованим до риючої діяльності.

7. Морфофункціональний аналіз щелепного суглоба сліпаків у порівнянні з іншими ортодонтними гризунами /в першу чергу цокорами та різемісовими/ дозволяє припустити, що формування так званої "несправжньої" суглобової ямки у сліпаків в процесі адаптації пов'язане не тільки з вимогами біомеханіки щелепного суглоба, а й з перебудовами висково-потиличної ділянки черепа в зв'язку із спеціалізацією до транспортування ґрунту головою.

Список робіт, що надруковані за темою дисертації.

1. Пасічник С.В. Морфофункціональний аналіз щелепного апарату сліпаків. /Вісн. зоол., 1992, № 4, с.68-72/.
2. Пасічник С.В. Морфофункціональний аналіз жувальної мускулатури сліпаків. /Деп. в ВИНТИ, 1992, 25 с.
3. Пасічник С.В. Морфофункціональний аналіз потиличної області черепа деяких міоморфних гризунів, що транспортують ґрунт головою. /Вісн. зоол., 1994, № 3.

*С.В. Пасічник*



462523

АВ 29.678

Подписано в печать 22.02.94. Формат 60x84/16  
Бумага множ.аппаратов. Офс.печ. Усл.печ.л.1:0  
Уч.изд.л. 0,8

Т = 100 экз. Заказ 95.  
НГПИ. г.Нежин, Крапивлянского, 2.