ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Բիոլ. և գյուղատնտ. գիտություններ II,№ 4 1949 г. Биол. и сельхоз. науки

П. П. Гамбарян

Сходное развитие некоторых морфологических признаков у слепца и цокора в результате адаптации к роющей деятельности

Давно известным фактом является сходство в развитии систематических признаков у растений, а также у животных. Указания на это явление встречаются настолько часто, что можно упомянуть лишь несколько авторов, разбирающих его в разных группах животных. Б. С. Виноградов (1946) выявил параллельное развитие мелких адаптивных признаков у разных форм грызунов; Б. И. Померанцев (1937) указал на параллелизм в развитии „паразитических адаптаций" в группе Ixodoidea и т. д.

Сейчас можно смело сказать, что нет почти ни одного класса животных, в котором не было бы установлено параллелизмов в развитии адаптативных признаков.

При изучении мускулатуры цокоров (Myospalax myospalax и Myospalax epsilanus) пришлось столкнуться с вопросом — параллельно ли сходство системы движения передних конечностей слепца и цокора, или оно является результатом их происхождения от общего предка, обладавшего всеми общими признаками этих двух животных.

Вопрос этот не нов: еще Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868—1874) на основании сходства Myospalax (Siphneus) со Spalax приходит к выводу об их родстве. Затем Туллберг (Tullberg, 1899) отнес Myospalax (Siphneus) и Spalax в одно семейство. В последнее время разные авторы вновь по-разному толкуют систематическое положение Myospalax. Эллерман (Ellerman, 1940) отнес Myospalax в подсемейство Myospalacinae семейства Muridae. В это же семейство отнесены им Cricetinae, Microtinae и др. Сем. Muridae им отнесено вместе с семействами Spalacidae, Muscardinidae и др. в надсемейство Muroidea. Симпсон (Simpson, 1945) относит Myospalax в трибу Myospalacini, которая входит в подсемейство Cricetinae; оно вместе с подсемействами: Microtinae, Gerbillinae входит в семейство Cricetidae: это семейство объединяется вместе с семействами Muridae, Rhyzomiidae, Spalacidae в надсемейство Muroidea.

Б. С. Виноградов и Л. И. Аргиропуло (1941) отнесли род Myospalax вместе с родами Microtus, Ellobius и др. в подсемейство Microtinae семейства Cricetidae. Сем. Spalacidae у них занимает совершенно особое место. С. И. Огнев (1946) включил в семейство Spalacidae подсемейство Myospalacinae. В доказательство своего мнения он приводит сходство форм лопаток, плечевых костей и ссылается на Мильн-Эдвардса и Миллера, но он же признает, что недостаточ-

ная изученность морфологии этих животных позволяет только гипотетически предполагать об их родстве.

При просмотре строения мышечной системы передних конечностей Myospalax myospalax поражает факт глубокого сходства строения мускулатуры этого животного и Spalax leucodon. Иногда сходство бывает настолько глубоким, что невольно напрашивается мысль о родстве этих двух групп животных.

Кратко остановлюсь на описании мускулов, в которых особенно бросается в глаза сходство, доходящее до мелочей: 1) M. biceps brachii имеет одну головку (длинную) и одно конечное сухожилие на os ulna; 2. m. supraspinatus вытеснен из проксимальной части предостной ямки лопатки, слаб и по внешнему виду тоже схож с таковым слепца: 3. m. occipitoscapularis мощно развит и на лопатке вытесняет часть m. supraspinatus; он прикрепляется по ости и по краниальному краю ее; 4. m. tensor fasciae antebrachii (описание см. ниже); 5. m. subclavius мощно развит и прикрепляется, кроме ключицы, и на акромионе, начинается от сильно расширенного первого ребра. Меньше сходства обнаруживаем в других мышцах. Но и в них отличия казались несущественными и вторично возникшими.

При изучении строения разгибателей локтевого сустава был обнаружен такой факт, который изменил все прежние представления о родственных отношениях слепца и цокора и привел к мысли о том, что все сходные черты строения передних конечностей развились независимо у слепца и цокора. Передние конечности слепца и цокора несут некоторые сходные функции. Слепец и цокор выбрасывают землю головой. Эта общая функция приводит к сходству в строении системы движения проксимального отдела передней конечности. При выбрасывании земли головою—сильные мышцы шеи поднимают голову (a, b, рис. 1), мышцы туловища поднимают шею (c, d); лопатка (e, f) и плечевая кость (f, g) неподвижно фиксируются на туловище; разгибатели локтевого сустава действуют на верхушку олекранона (h), увеличивая угол (f, g, i) поднимают все туловище с шеей, с головой, и животное выталкивает землю.

При наблюдении за слепцом выявилось, что это животное может выбрасывать землю весом в 16 раз больше, чем его „живой" вес. Несомненно, это явление должно было вызвать специфические перемены в строении животного.

Какой отпечаток должен быть заметен в строении этих животных? Первое явление—это развитие разгибателей локтевого сустава. Даже в случае малого значения разгибания угла (f, g, i, рис. 1) для поднятия туловища и вместе с ним земли и даже в случае, если земля целиком поднимается действием мускулатуры шеи, туловища и m. occipitoscapularis все же опора осуществляется посредством действия разгибателей локтевого сустава. При этом сила разгибателей локтевого сустава должна быть прямо пропорциональна тяжести, поднимаемой животным.

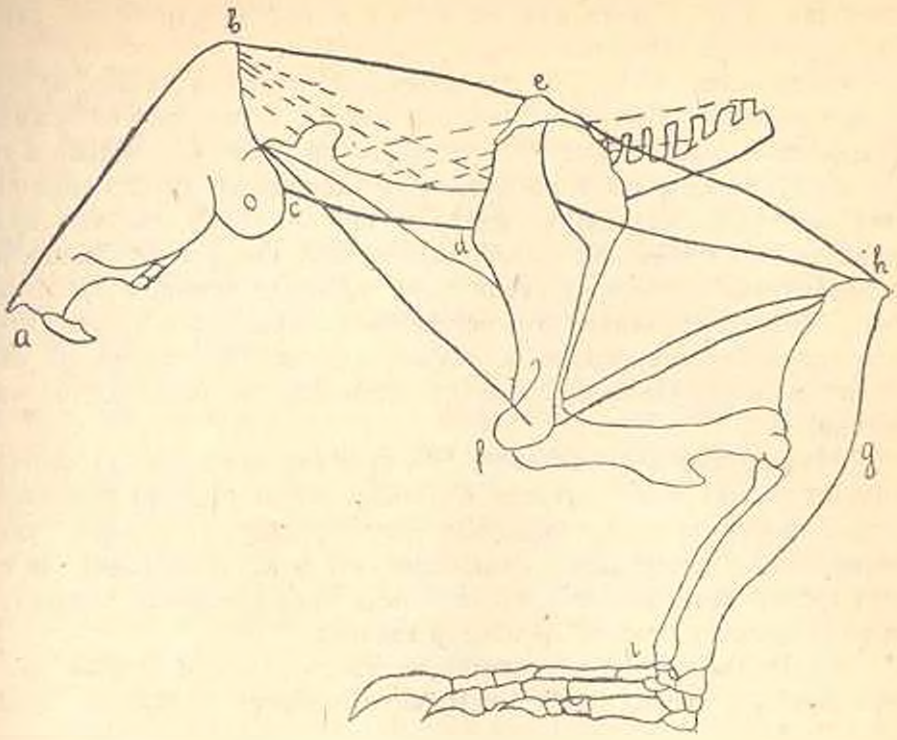

Рис. 1. Схема строения основных мускульных групп, работающих на подъем тяжестей. Сплошные линии—m. occipitoscapularis et m. triceps brachii caput longum; пунктирные линии — дорзальная мускулатура шеи и туловища

Второе явление—фиксация туловища между неподвижными лопатками и плеченой костью, что необходимо как для функции опоры, так и при поднятии туловища при разгибании локтевого сустава.

Вышеперечисленное дает право ожидать наибольшего сходства в строении системы движения слепца и цокора в области лопатки и плечевой кости. Между прочим, приведенное выше глубокое сходство нескольких мускулов слепца и цокора относится именно к мускулам этих областей.

Дистальная часть передних конечностей (область предплечья и лапы) должна быть более разнообразна, так как слепец разрыхляет землю резцами, а цокор когтями.

В этой статье остановлюсь только на сходстве функции разгибания локтевого сустава. Для слепца потребность в силе при разгибании локтевого сустава вызывается, в основном, функцией выбрасывания земли головою, для цокора этой же функцией и, кроме того, функцией разрыхления земли когтями, которая выполняется при разгибании локтевого сустава, так что, повидимому, разгибатели локтевого сустава у цокора должны быть больше развиты. Тот факт, что они немногим сильнее таковых слепца, говорит за то, что пре-

одоление силы тяжести выбрасываемой земли требует более глубоких приспособлений, чем разрыхление земли.

Сила мышц зависит от: 1) объема, 2) площади начала, 3) пункта приложения (Лесгафат, 1905). В нашем случае можно ожидать параллельного изменения всех трех факторов, так как только в этом случае будет выполнено требование и экономичности строения роющих животных, выдвинутое Бёкером (Böcker, 1935), так что нужно ожидать в разгибателях локтевого сустава следующих изменений: 1) увеличения объема, 2) увеличения площади начала и 3) изменения пункта приложения. Это изменение заключается в относительном удлинении олекранона, а, значит, рычага приложения по отношению к рычагу действия, т. е. по отношению к длине костей предплечья.

Из разгибателей локтевого сустава рассматриваю: 1) длинную головку трехглавого мускула и 2) напрягатель фасции предплечья. Остальные разгибатели более или менее обычного строения, увеличение объема и площади прикрепления у них происходит за счет расширения поверхности плечевой кости и не особенно бросается в глаза (больше у цокора, меньше у слепца).

1. Длинная головка трехглавого мускула—caput longum m. triceps brachii у слепца Spalax leucodon, (Гамбарян, 1948) (рис. 2) начи-

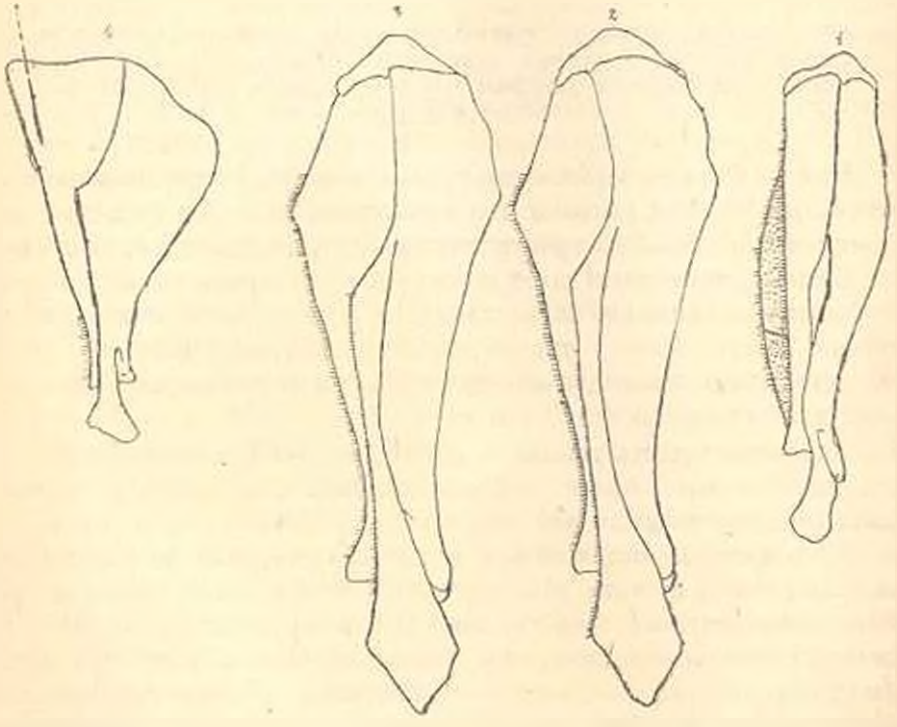

Рис. 2. Схема эволюции прикрепления длинной головки трехглавого мускула плеча на лопатке. 1—Spalax leucodon; 2—Myospalax epsilanus; 3—Myospalax myospalax; 4—гипотетический предок этих животных.

нается от всего каудального края, каудального гребня и каудальной площадки лопатки, оканчивается сухожилием на верхушке олекранона и только часть пучков прикрепляется к латеральной стороне олекранона.

У цокора Myospalax myospalax длинная головка начинается от всего каудального края и от ости лопатки, начиная от акромиона на 3,2 *мм* выше каудального его угла и до вырезки ости (рис. 2), оканчивается сухожилием на верхушке олекранона; только часть пучков прикрепляется к латеральной его стороне. У Myospalax epsilanus начало по ости и от самого каудального угла акромиона (рис. 2); в остальном то же самое.

2. Напрягатель фасции предплечья m. tensor fasciae antebrachii обычно у грызунов, как отмечают Оуэлл, Грин и др. (Howell, Green) является тонким слабым мускулом, он начинается на сухожилии m. latissimus dorsi и оканчивается небольшой частью на олекранове, большей частью на фасции предплечья.

У слепца (Гамбарян, 1948) начинается от m. latissimus dorsi, занимая в пункте начала довольно большую площадь. M. tensor fasciae antebrachii толстый, мощный мускул почти весь сливается с конечным сухожилием m. triceps brachii caput longum; только часть окончания переходит в фасцию предплечья.

У цокоров описание не даю, так как форма, положение и строение во всех подробностях совпадают с приведенным описанием для слепца.

На основании вышеописанного строения длинной головки трехглавого мускула и напрягателя фасции предплечья можно представить процесс эволюции этих мышц для слепца и цокора. Остановлюсь, в первую очередь, на эволюции напрягателя фасции предплечья. У грызунов он, обычно, тонок: меньшая часть пучков его оканчивается на верхушке олекранона, большая часть—на фасции предплечья. Само собой разумеется, что всякое усиление части мускула, оканчивающейся на верхушке олекранона, выгодно для усиления функции разгибания локтевого сустава, во-первых, за счет увеличения объема разгибателей; во-вторых—за счет увеличения площади начала, так как появляется новый пункт начала мускулов разгибателей предплечья. Эта двойная выгода усиления мускула и сделала то, что для слепца и цокора эволюция этого мускула пошла именно в направлении увеличения количества мышечных пучков m. tensor fasciae antebrachii, а именно, той части этого мускула, которая оканчивается на верхушке олекранона. В конце концов эта часть стала настолько мощной и обширной, что ее пучки слились с окончанием специфического разгибателя локтевого сустава m. triceps brachii (caput longum).

Путь эволюции длинной головки трехглавого мускула также становится ясным, если исходить из тех положений, что для усиления функции разгибания локтевого сустава (выгодной цокору и слеп-

цу) нужно было увеличение площади начала и объема мышцы, а также изменение точки приложения. Изменение точки приложения идет у слепца и цокора одинаково и зависит от относительного удлинения олекранона. При увеличении площади начала, само собой разумеется, увеличивается количество пучков мышцы, а это приводит к увеличению объема мышцы, так что остается проследить путь эволюции в отношении увеличения площади начала длинной головки трехглавого мускула. На рис. 2—4 изображено начало caput longum m. triceps brachii того гипотетического предка, от которого начался путь эволюции цокора и слепца; притом он может быть не общим предком, но строение начала m. triceps brachii caput longum у него, вероятно, было таким. Это положение вытекает из того факта, что почти для всех млекопитающих обязательным является начало caput longum от дистальной трети каудального края лопатки и путь изменения этого начала нужно начинать с вышеприведенного исходного пункта.

Таким образом, начало пучков m. triceps brachii caput longum выше дистальной трети каудального края лопатки, от каудальной площадки и каудального гребня (слепец) от ости лопатки и акромиона (цокор) нужно считать вторичным. Для большей ясности остается еще выяснить какой процесс произошел раньше: увеличение протяженности начала от каудального края, или начало от акромиона и ости лопатки (цокор) от каудального гребня и одноименной площадки лопатки (слепец). Мне кажется, что второй процесс шел или одновременно с первым, или даже раньше, но никак не позже. К этому выводу приводит тот факт, что дополнительные пункты начала caput longum находятся в дистальной части мускула. Следовательно, начало дивергенции места прикрепления длинной головки трехглавого мускула нужно искать на той стадии, когда она начиналась от дистальной трети каудального края лопатки. Прикрепление же caput longum на дистальной трети каудального края лопатки коррелирует с обычным строением мускулатуры у грызунов, т. е. 1) m. biceps brachii имеет две головки—длинную и короткую и два конечных сухожилия—локтевое и лучевое; 2) m. supraspinatus обычен и не вытеснен ни из какой части предостной ямки; 3) m. occipitascapularis обычен, слаб и прикреплен к ости и позвоночному краю лопатки; 4) m. tensor fasciae antebrachii слаб и большей частью прикреплен на фасции предплечья; 5) m. subclavius слаб—начинается обычно от нерасширенного 1 ребра и т. д. То есть такое строение caput longum коррелирует с обычным строением мышечной системы. И если дивергенция началась с момента начала caput longum от дистальной трети каудального края лопатки, то значит все сходные черты в строении системы движения передних конечностей цокора и слепца возникли независимо (конвергентно).

Но, может быть, можно представить, что у родственных животных все признаки уже развились, когда началась дивергенция в

строении caput longum. Такое возражение нереально, так как основной функцией передних конечностей при переходе к роющей деятельности является функция разгибания локтевого сустава и, значит, в первую очередь, должна была происходить эволюция разгибателей локтевого сустава.

Остановлюсь еще на том факте, что при исследовании мускулатуры передней конечности мне пришлось наблюдать начало m. triceps brachii caput longum от каудального угла акромиона у водяной крысы Arvicola amphibius. У нее длинная головка начиналась от дистальной трети каудального края лопатки и каудального угла акромиона (Гамбарян, 1948); такое строение длинной головки трехглавой мышцы можно считать за исходное для цокора. О вопросе возможности родства водяной крысы и цокора говорить не стану, так как это не входит в мои задачи.

В заключение хочу остановиться на чисто методологическом вопросе.

Часто при построении системы животного мира исходят из суммы сходных и несходных признаков разных животных и эту сумму считают исходным моментом для построения естественной системы. Такая сумма не может быть основой классификации слепца и цокора, хотя бы потому, что все вышеприведенное исследование на основе развития одного единственного признака (начало m. triceps brachii caput longum) устанавливает неправильность отнесения Myospalax в сем. Spalacidae, так как они являются независимо возникшими. Может ли доказанная конвергентность развития одного признака служить основой для признания конвергентности многих других признаков, а, значит, и неправильности внесения их как признаков родства? Из всего сказанного как будто бы вытекает, что может.

В заключение хочу выразить самую сердечную благодарность Б. С. Виноградову за содействие в работе.

Выводы

1. Эволюция начала длинной головки трехглавой мышцы шла по разному пути у слепца и цокора, хотя и привела к одному и тому же конечному результату—усилению функции разгибания локтевого сустава.

2. Разные пути эволюции этой мышцы начинаются со стадии прикрепления на дистальной трети каудального края лопатки.

3. Прикрепление на дистальной трети каудального края лопатки трехглавого мускула у грызунов коррелирует с обычным строением остальных мышц передней конечности.

4. Раз пути эволюции разны, начиная от вышеприведенной стадии, то все сходные черты строения передних конечностей можно считать параллельно развившимися.

5. Ясная картина эволюции одного признака могла служить осно-

вой для заключения о конвергентности развития многих других признаков.

Институт Фитопатологии и Зоологии
Академии Наук Армянской ССР

Поступило 30 III 1949.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Виноградов Б. С.*—К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 1, 1946.
2. *Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И.*—Фауна СССР. Млекопитающие. Определитель грызунов. 1941. Москва—Ленинград. Новая серия, № 20.
3. *Гамбарян П. П.*—Мускулатура переднего пояса некоторых грызунов. Изв. АН Арм. ССР, № 7, 1946.
4. *Гамбарян П. П.*—Мускулатура проксимального отдела передних конечностей некоторых грызунов. Изв. АН Арм. ССР, № 3, 1948.
5. *Лесгафт П. Ф.*—Основы теоретической анатомии. Т. I, 1905.
6. *Огнев С. И.*—Звери СССР и прилегающих стран. Т. V. Грызуны. 1947.
7. *Померанцев Б. И.*—О паразитических адаптациях Ixodoidea. Изв. АН СССР. Серия биологическая, № 4, 1937.
8. *Böcker H.*—Einführung in die vergleichende biologische anatomie der Wirbeltiere. B. I. Jena. 1935.
9. *Ellerman S. R.*—The families and genera of living rodents. London. 1910.
10. *Green E. C.*—Anatomy of the Rat. Trans. of the American Philosophical Society, New Series, Vol. XXVII. Philadelphia, 1935.
11. *Hewell A.*—Anatomy of the Wood Rat. 1926.
12. *Milne Edwards.*—Recherches sur les mammiferes. Paris. I, 1868—1874.
13. *Tullberg T.*—Ueber das System der Nagethiere. Upsala. 1899.
14. *Simpson G. G.*—The principles of classification and a classication of mammals. Bull. Amer. Museum of Natural History. Vol. 85. New-York, 1945.

Գ. Գ. Գամբարյան

ԳՈՐԵԼԱՄԿԱՆ (Spalax) ԵՎ ՑՈԿՈՐԻ (Myospalax) ՄԻ ՔԱՆԻ ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇՆԵՐԻ ՆՄԱՆ ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ՝ ՓՈՐԵԼՈՒ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ԱԴԱՊՏԱՑԻԱՅԻ ՀԵՏԵՎԱՆՔՈՎ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ուսումնասիրված է Myospalax myospalax Lax-*ի* caput longum m. triceps brachii *մկանը, որի հետևանքով հեղինակը հանդել է այն եզրակացությանն, որ նրա միացման տեղը քիակի հետ ցոկորի և գորնզամկան մոտ տարբեր է, կախված այդ մկանի էվոլյուցիոն զարգացման կոնվերգենտությունից։ Կարելի է ենթադրել, որ հատկանիշների բաժանումն սկսվել է քիակի կատղալ ծռրի դիստալ մասում՝ միացման աստիճայում, որը հարաբերակցված է առջևի վերջավորությունների մկանների սովորական կատարյալ ծրին։ Հետևապես գորնզամկան և ցոկորի առջևի վերջավորությունների միացման հատկանիշների կատարյալ ածքն առաջացել է անկախ միմյանցից և չի կարող հիմք հանդիսանալ ապացուցելու համար այդ երկու ընտանիքների ազգակցությունը։*