

УДК 577.31:599

**ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТ ВОПРОСОВ ТЕХНИЧЕСКОГО
МОДЕЛИРОВАНИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

С. Ф. Манзий

(Институт зоологии АН УССР)

Известно, что органы локомоции играют важную роль в жизни животных, особенно наземных позвоночных. Несомненно, что причиной вымирания многих исчезнувших видов явилась неспособность конечностей быстро перестроиться в соответствии с резкими изменениями среды обитания. Только в процессе жесткого естественного отбора в течение 300-миллионной эволюции наземных позвоночных могли возникнуть весьма совершенные конечности современных четвероногих, в частности млекопитающих. Их совершенство выражается прежде всего в высокой проходимости, легкости, прочности конструкции, надежности в работе и в экономном расходовании мышечной энергии. Но при всей их «экономности» именно конечности являются главным каналом расходования энергии организма (Боголюбов, 1940). Многие млекопитающие расходуют на функционирование конечностей до 90% своей энергии. Эти органы издавна привлекали внимание морфологов, но особенно широко исследование развивается со середины прошлого столетия (работы бр. Е. и В. Вебер, 1836; С. Gegenbaug, 1864, 1873; G. Baug, 1885; J. K. Tacher, 1878; Th. Mivart, 1879; П. Ф. Лесгафта, 1896, 1897; А. Н. Северцова, 1904, 1925; И. И. Шмальгаузена, 1915, 1964; В. Г. Касьяненко, 1950; H. Steiner, 1922 и др.). И хотя эти работы посвящены, главным образом, эволюции, некоторые важные вопросы (преобразование плавников девонских кистеперых рыб в конечности наземных животных, пути исторического становления различных морфо-функциональных их типов) до сих пор не решены. Причинами этого являются, с одной стороны, пробелы в палеонтологическом материале (например, отсутствие материалов по переходным образованиям между плавниками кистеперых и конечностями стегоцефалов, неполнота звеньев в рядах дивергентной эволюции четвероногих и т. д.), а с другой, — значительная структурная и функциональная отделенность друг от друга конечностей современных четвероногих, что снижает результативность их сравнительно-анатомического анализа. Так или иначе, а вопросы эволюции конечностей четвероногих (Tetrapoda) продолжают оставаться актуальными.

В последние годы интерес к изучению конечностей еще более возрос в связи с развитием бионики, в частности ее биомеханического направления, призванного создавать новые средства передвижения путем технического моделирования органов локомоции животных. При этом техников интересуют прежде всего «секреты совершенства» конечностей. Раскрыть эти секреты можно, изучив принципы строения и функционирования конечностей и пути их исторического становления.

Опыт работы отдела эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР показывает, что в решении вопросов эволюционных преобразований конечностей четвероногих и, особенно, в подготовке данных для их бионического моделирования важно сочетать морфологические исследования с функциональным анализом, применяя эксперименты на живом, достижения биологической электроники, законы механики и мате-

матический анализ. Именно так в последние годы изучаются в нашем отделе принципы строения и функционирования конечностей млекопитающих в свете их эволюции. Наши исследования показали, что решающее значение в «совершенстве» конечностей имеет т. н. принцип избыточности.

Под термином «избыточность» в кибернетике понимается такой объем информации управления, который гарантирует надежную работу автомата. Т. к. живые автоматические системы несравненно сложнее технических, то у биологов понятие избыточности имеет более широкий смысл. Биологи знают, что ни одна биологическая система, начиная с молекулы ДНК и кончая биосферой планеты, не была бы надежной в полном смысле этого слова, если бы обладала только избыточностью информации. Кроме последней ей необходима избыточность компонентов и степеней свободы их связей. Самая совершенная система управления организмов данного вида не в состоянии обеспечить процветание вида, если количество особей (плотность популяции) будет небольшим, т. е. если не будет избыточности компонентов популяции (и вида). Больше того, высокая плотность популяции одного вида, например какого-либо хищника, невозможна без соответственно высокой плотности популяции вида — жертвы данного биоценоза или без нескольких степеней свободы выбора хищником другой жертвы при отсутствии или недостаточном количестве основной.

Если же говорить о конечностях, то они обладают значительной избыточностью потенциальных функций (по сравнению с реальными).

Эта избыточность и спасает животное, когда оно попадает в новые условия существования. Виды с узкоспециализированными конечностями, обладающими редуцированным количеством лучей автоподия, малой избыточностью числа костей и мускулов, числа степеней свободы движений и, следовательно, числа функций, воспринимают обычные для других видов животных изменения условий как экстремальные и не всегда могут приспособиться к ним. Избыточность же числа компонентов и степеней свободы позволяет не только осуществлять реальные и потенциальные функции, но и делает движения конечностей простыми, легкими, плавными, требующими минимальной затраты энергии.

С точки зрения механики, конечность млекопитающего — это открытая кинематическая цепь, состоящая из многокомпонентной жесткой несущей конструкции (звеньев скелета), семи кинематических пар (межзвеньевых суставов), примерно сорока движителей (мускулов) и обладающая десятками степеней свободы и трехъярусной системой управления (спинной мозг, подкорка и кора головного мозга). Простые расчеты показывают, что важнейшие функции (статика, поступательные движения регулируемой скорости, повороты, регулируемая ширина шага, высота выноса конечностей и т. д.) были бы выполнимы и в том случае, если бы конечности не обладали столь большой избыточностью.

Каковы же истоки этой избыточности? Ведь плавнику кистеперых рыб, из которого эволюционировали конечности наземных животных, не была свойственна такая избыточность. Он представлял собой упругоэластическую плоскость с одним суставом (гомолог плечевого), двумя пластинами мышц (латеральным и медиальным) и двумя степенями свободы (вверх-вниз, вперед-назад). Только нарастание избыточности всех характеристик могло привести к превращению его в конечность. Если субстрат опоры (вода) давит на всю поверхность плавника под прямым углом, создавая изгибающий момент, то конечность соприкасается с почвой только дистальным концом, подвергаясь сжатию по длине, и давление распределяется по площади поперечного сечения конечности. Т. к.

эта площадь в несколько раз меньше поверхности плавника, то и нагрузка на единицу ее даже при равных условиях в несколько раз больше, чем на единицу площади плавника. А условия неравные: водяная среда примерно в 700 раз плотнее воздушной, т. е. на суше действие силы гравитации в 700 раз больше, чем в воде. Конечно, никакой плавник без длительной подготовки и перестройки не смог бы воспринять и выдержать такую нагрузку. И мы вполне разделяем мнение И. И. Шмальгаузена (1964), утверждающего, что стегоцефалы (а их конечности, как известно, достигли уже высокой степени избыточности характеристик) вели водный образ жизни и только для отдыха лежа выползали на берег. Наши исследования конечностей одного из стегоцефалов (*Eryops megacephalus*) показали, что стегоцефалы опирались на землю не только автоподием, а и зейгоподием, и поэтому им трудно было не только ходить, но даже долго стоять на суше.

Изучение конечностей более поздних четвероногих — тероморфных рептилий и первых млекопитающих, показывает, что нарастание избыточности характеристик конечностей продолжалось у потомков стегоцефалов и достигло максимума у триасовых-юрских истинно наземных и истинно етопоходящих млекопитающих. Избыточность компонентов и степеней свободы в их конечностях была столь велика, что позволяла животным осваивать самые различные среды и экологические ниши и обеспечивала возможность формирования различных морфо-функциональных типов конечностей. Только этим можно объяснить тот факт, что все разнообразие типов конечностей (плавники китообразных, лапы лаконогих, крыло рукокрылых, роющие конечности кротов, конечности — крючья ленивцев, конечности — багры муравьедов, стопо-, пальце- и фалангоходящие конечности бегающих животных и полифункциональная рука человека) принадлежит млекопитающим и лишь крыло птиц является исключением. Но и оно свидетельствует о том, что конечности древних рептилий уже обладали значительной избыточностью характеристик и поэтому могли послужить основой для формирования крыла птиц. Однако только конечности исходных форм млекопитающих можно считать тем рубежом, который отделяет первый этап эволюции конечностей — нарастание избыточности характеристик — от второго — специализации и снижения избыточности. Достигнув этого рубежа, конечности обрели потенциальные возможности самой различной специализации, а условия жизни сделали возможное реальностью.

Интересно и то, что у триасовых и юрских четвероногих передние и задние конечности обладали значительным морфологическим и функциональным сходством, тогда как для более поздних Tetrapoda характерно разделение функций этих конечностей: за тазовыми, как правило, сохранилась функция опоры и проталкивания тела вперед, а грудные у многих животных обрели новые функции: рытье, плавание, полет, лазанье, удерживание и разрывание добычи и т. д. Особенно далеко зашло распределение функций между конечностями у человека в связи с ортоградией и рабочими процессами.

Все сказанное как будто говорит за то, что правило олигомеризации (Догель, 1955) неприемлемо для понимания раннего периода эволюции конечностей наземных четвероногих. В этот период действовала скорее своеобразная полимеризация компонентов и функций конечностей. И только период специализации и дивергенции действительно сопровождался уменьшением числа гомологических компонентов у потомков по сравнению с предками. Наглядными примерами этого служат плавники китообразных, потерявшие в процессе олигомеризации все мускулы свободного отдела бывшей конечности и сохранившие из семи только один

или два сустава; конечность лошади, потерявшая 24 кости, два десятка мускулов и т. д.

Рассмотрим некоторые важные при техническом моделировании структурные основы «совершенства» конечностей млекопитающих, приспособленных к быстрому бегу. Начнем со способности передвигаться на почвах различных плотностей, гладкости и с разным наклоном. Исследования показывают, что эта способность обусловлена избыточностью компонентов автоподия и степеней свободы их взаимной смещаемости. Даже у однопалой лошади автоподий состоит из семи костей, четырех суставов, многих связок и сухожилий, и все они взаимосмещаемы. Поэтому автоподий может обратимо деформироваться в соответствии с особенностями почвы, обеспечивая хорошее сцепление с ней и ограничивая погружение конечности. Если на плотных равнинах однопалые опираются только подошвенной поверхностью копыта, то на песчаных почвах опорной становится вся волярная (плантарная) поверхность пальца, включая и область первой фаланги. У пятипалых конечностей еще больше возможностей адаптивного моделирования автоподия.

Только изучив эколого-функциональные типы автоподиев, можно при создании шагающих устройств подобрать для технического моделирования автоподий, наиболее отвечающий назначению шагающей машины.

Второй чертой совершенства конечностей хороших бегунов является способность преодолевать значительные широтные и высотные преграды, т. е. способность менять высоту выноса конечности, ширину шага и длину прыжка. Эта черта обусловлена избыточностью звеньев конечностей и определенными пропорциями их длины, а также величиной их угловых смещений. Существует прямая зависимость между длиной столбикового отдела (вертикальная часть) и величиной угловых смещений ее звеньев, с одной стороны, и шириной шага, длиной прыжка и высотой выноса конечности — с другой. Особенно большое значение при этом имеет абсолютная и относительная длина метаподиев. Так, у стопоходящих (например, байбак — *Marmota bobac*) длина автоподия составляет 8,7% длины всей конечности, у пальцеходящих (например, волк — *Canis lupus* — 12,6, а у копытных (например, лошадь домашняя — *Equus caballus*) — 22,4%. Развитие способности к быстрому бегу всегда сопровождается удлинением именно этого звена конечностей, и при техническом моделировании их игнорировать этот принцип живой природы не следует.

Важной чертой конечностей, представляющей большой интерес для техники, является легкость и прочность их конструкции. Это качество на 90% обусловлено характером строения скелета. Исследования К. П. Мельника (1968) показали, что у двух животных одного вида, одинаковых веса и возраста гомологические кости отличаются микроструктурой и прочностью. Точно так же в составе одной конечности не бывает двух костей, а в кости — двух участков одинаковой структуры и прочности. Такая анизотропность костной ткани достигается повсеместно различными пропорциями между органической (оссеин) и минеральной частями, между компактной и спонгиозной, остеонными и пластинчатыми структурами. Благодаря своей анизотропности скелет конечностей обладает максимальной прочностью при минимальной массе. Предел изменчивости упомянутых пропорций весьма велик даже в двух смежных участках данной конечности. Так, например, передняя стенка диафиза плечевой кости быка домашнего (*Bos taurus*) имеет пластинчатую структуру и предел прочности на сжатие до 30 кг/мм², а смежная латеральная стенка на том же уровне — остеонную структуру и предел прочности

20—22 кг/мм². Как правило, чем выше процент содержания оссеина, толще компакта и чем больше выражено пластинчатое строение кости, тем выше показатели ее прочности. В историческом и сравнительно-анатомическом ряду эти черты нарастают по мере перехода животных от стопы к пальце- и фалангохождению. В составе конечности они нарастают от проксимальных к дистальным звеньям, в кости — от эпифизов к середине диафиза по длиннику и от волярной и латеральной стенок к медиальной и дорсальной по периметру. Так, например, индекс компакты $\left(\frac{F_{\text{общ.}}}{F_{\text{комп.}}}\right)$ у быка домашнего колеблется от 64,0 (бедренная кость) до 78,2 (плечевая кость); этот индекс лучевой кости лошади домашней — 82,0, собаки домашней (*Canis familiaris*) — 76,0, а макаки резуса (*Macacus rhesus*) — 72,7. Соответственно этому и предел прочности (в кг/мм²) различный: лучевая кость лошади — 23,2, собаки — 16,8 и макаки — 17,0 (Мельник, 1968).

Сейчас техника создала отдаленную модель костной ткани — т. н. композиционные, или армированные, материалы (эластическая волокнистая сеть армирована кристаллами). Воспользовавшись «подсказкой» живой природы, можно значительно приблизить свойства этих материалов к таковым костной ткани и создавать детали машин, обладающие большой несущей способностью при минимальной массе.

Важным и интересным для техники свойством конечностей является их высокая надежность в работе. Это качество зависит от трех моментов: от износоустойчивости подвижных узлов — суставов, демпферных свойств и совершенства системы управления. Исследования А. Г. Березкина (1967) показали, что износоустойчивость суставов целиком зависит от системы их смазки. Особенность смазки суставов заключается в том, что сочленовные поверхности костей в норме никогда не соприкасаются друг с другом и не испытывают непосредственного механического трения, они всегда разделены смазывающей прослойкой, состоящей из двух агрегатных слоев: плотного — гиалинового хряща и жидкого — синовии, причем синовия является как бы поверхностным слоем суставного хряща и практически неотделима от него. Роднит их наличие гиалуроновой кислоты. Благодаря большой лабильности количества, состава и свойств синовии смазка сустава остается оптимальной при любой допустимой нагрузке на конечности. На сходном принципе в технике работают самосмазывающиеся втулки, однако в них смазка выделяется по мере стирания слоя. Если идти по пути, подсказанному живой природой, то можно создать систему смазки технических подвижных узлов, повышающую износоустойчивость в сотни раз по сравнению с обычными узлами. Надо только обеспечить непрерывное обновление смазывающей жидкости путем подачи ее под определенным давлением и приблизить ее химические свойства к таковым материала втулки.

То, что конечности не ломаются при приземлении после большого прыжка, при резких остановках и рывках и что внутренние органы не испытывают при этом опасных для жизни сотрясений, обусловлено демпферностью конечностей. Ее создают мышечные соединения туловища с конечностями и звеньев конечностей между собой, значительная эластичность сухожилий и связок, рессорно-тормозные приспособления суставов и обратимая деформация костей и хрящей. Наши исследования показали, что именно демпферные механизмы поглощают кинетическую энергию, возникающую при беге животного, и предотвращают повреждения компонентов. А. М. Высоцкий, в частности, показал, что в связках прочность и эластичность хорошо сочетаются благодаря наличию коллагеновых и эластических волокон, причем в зависимости от количественного

соотношения тех и других связка может быть более прочной или более эластичной. Он установил, что в различных связках одного и того же сустава, например, в коленном суставе собаки может содержаться от 12,1 до 26,3%, у медведя бурого (*Ursus arctos*) — от 13,0 до 29,3% эластических волокон. Мы установили, что демпферные свойства суставов при беге животного в большой степени зависят от закономерных перепадов внутрисуставного давления и перекачивания синовию по капиллярным щелям из одного отдела полости в другой и обратно.

Что касается системы управления локомоцией, то она в процессе эволюции усложнялась по мере усложнения ЦНС и совершенствования локомоции. В историческом развитии этой системы можно выделить три периода: а) локомоцией управляет главным образом спинной мозг (рыбы), б) локомоцией управляют спинной мозг и подкорка (амфибии) и в) локомоцией управляют спинной мозг, подкорка и кора головного мозга (рептилии, млекопитающие). Такое историческое нарастание уровней замыкания позволило осваивать новые способы локомоции и новые аллюры бега. Этапами этого процесса были: опора на дно водоема, опора и ползание по дну, зейгоплантиградное ползание по дну на мелководье и по берегу, стопо-, пальце- и фалангохождение, быстрый симметричный бег и, наконец, быстрый асимметричный бег. Освоение каждого нового аллюра наземной локомоции у млекопитающих начинается под контролем коры головного мозга, далее формируется жесткая программа данного аллюра с замыканием в подкорке и спинном мозге, и лишь после этого аллюр осуществляется как бы автоматически. Такая олигархичность системы управления должна быть сохранена и в системах управления шагающими устройствами — автоматами.

Исследования Н. Н. Ильенко (1968) и М. Ф. Ковтуна (1969) показали наличие большой избыточности моторных бляшек в мускулах и рецепторов в сухожилиях и суставах, а главное — пластичность количества и структуры этих образований под влиянием изменений нагрузки на конечности. Все это говорит о большом количестве и разнообразии информации, собираемой рецепторами и передаваемой в ЦНС по каналам обратной связи, а также о большом количестве сигналов действия, поступающих в мышцы. Здесь налицо избыточность информации, подобная той, которая гарантирует надежную работу технических автоматов.

Важной чертой конечностей, особенно животных с узкой специализацией к бегу, является экономное расходование мышечной энергии. Если у стопоходящих животных не только передвижение, но и стояние связано со значительным расходом энергии, то у пальцеходящих уже появляются приспособления для стояния при малой трате энергии (упорные отвороты суставных фасеток, замещение мускулов, ограничивающих разгибание в суставах, связками, приближение движений в суставах к одной плоскости). Исследования В. Ф. Мороза (1968) и наши показали, что если количество мышц, обеспечивающих статику грудных конечностей лошади и их суммарное сокращение, выраженное в микровольтах, принять за условную единицу, то у козы в пересчете на одинаковый вес тела эти показатели будут выражаться двойкой, а у собаки — тройкой. Но еще важнее то, что меняется характер локомоции: медленная ходьба и симметричный бег, требующие непрерывной и большой траты энергии, дополняются прыжковыми аллюрами, при которых циклично чередуются броски тела силой мышц с полетом по инерции и отдыхом мышц (рис. 1). Роль мускулов при этом сводится к первоначальному «разгону» тела до резонансного ритма и последующему поддержанию этого ритма.

Особенно высокой степени «механизации» статики и инерционности бега достигли копытные животные. Цикличность фаз прыжковой локомоции требует четкой сфазированности движений всех четырех конечностей, а в каждой из них — всех ее суставов и объединения мышц в синергические группы. Однако цикличность фаз при резонансном режиме

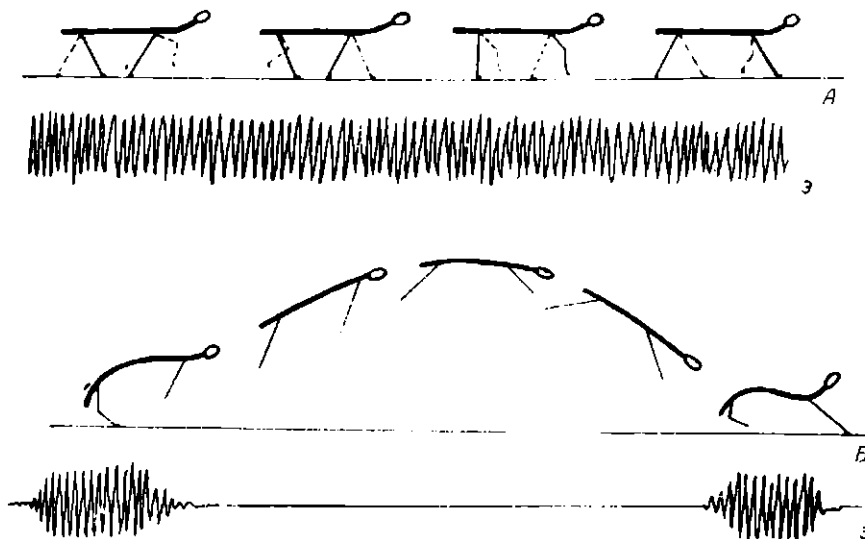
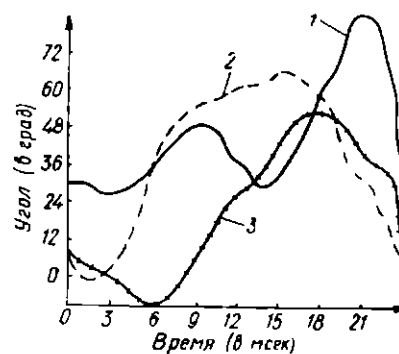


Рис. 1. Способы передвижения четвероногих:
А — силовая (симметрическая) локомоция; Б — инерционная (асимметрическая) локомоция; Э — интегральная электромиограмма конечностей.

могла бы привести к разрушению системы. Но этого не происходит из-за того, что, как показали наши исследования, величины углов, угловых скоростей и ускорения в разных суставах одной и той же конечности неодинаковы (рис. 2). Начало и конец фаз в суставах асинхронны, а самое главное — циклы движений в суставах не являються равномерным качанием, поскольку каждый из них состоит из нескольких ускорений и

Рис. 2. Рассогласование во времени (в мсек) и различные углы (в град) механограмм суставов грудной конечности собаки при беге со скоростью 7,5 км/час:
1 — локтевой; 2 — плечевой; 3 — запястный сустав.



замедлений. Разрушительному действию резонанса препятствует также некоторое (на 0,01—0,02 сек) опережение начала сокращения мышцы по сравнению с началом смещения сустава, на который она действует. Такое же значение имеет принцип «передачи эстафеты» в работе мускулов конечностей, при котором ни одна мышца не расслабляется для отдыха до тех пор, пока не начнет сокращаться мышца-синергист.

Хотя наши исследования конечностей не закончены, тем не менее полученные результаты позволяют сделать заключение, что в процессе эволюции конечностей наземного типа было два периода: период нара-

стания избыточности компонентов, степеней свободы их взаимной смещаемости и информации управления и период уменьшения этой избыточности, «расходования» ее и специализации конечностей. Расчеты показывают, что при техническом моделировании конечностей допустимо упрощение моделей в десятки раз по сравнению с прототипами без ущерба для основных функций.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Березкин А. Г. 1967. Некоторые физико-химические свойства синовии и ее роль в механизме суставов конечностей млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Боголюбов П. Н. 1940. Энергетический метод функционального исследования в биологии. В кн.: «Пробл. происжд., эволюц. и порообраз. дом. животн.», т. I.
- Догель В. А. 1955. Олигомеризация гомологических органов как один из главных путей эволюции животных. Л.
- Ильенко Н. Н. 1968. Сравнительно-анатомический и функциональный анализ иннервации капсулы запястного сустава некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Касьяненко В. Г. 1950. Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих. Тр. Ин-та зоол., т. V.
- Ковтун М. Ф. 1969. Особенности иннервации и морфо-функциональный анализ мышц плеча, действующих на локтевой сустав некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Лесгафт П. Ф. 1896, 1897. О различных типах конечностей млекопитающих. Изв. СПб биол. лабор., т.т. 1, 2.
- Манзий С. Ф. 1959. Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей. Автореф. докт. дисс. К.
- Мельник К. П. 1968. Прочность скелета у животных с измененным характером опоры. Докл. III Всесоюз. конф. по бионике. М.
- Мороз В. Ф. 1968. Некоторые вопросы биомеханики суставов и мышечного антагонизма в свете данных механо- и электромиографии. Докл. III Всесоюз. конф. по бионике, М.
- Шмальгаузен И. И. 1915. Развитие конечностей амфибий и их значение в процессе происхождения конечностей наземных позвоночных. М.
- Его же. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.
- Vaug G. 1885. Über das Archipterygium und Entwicklung des Cheiropterygium aus dem Ichthyopterygium. Zool. Anzeig. 8, № 1.
- Gegenbaur C. 1864. Untersuchung zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
- Его же. 1873. Über des Archipterygium. Jen. Ztschr. Bd. VII.
- Mivart Th. 1879. Note on the fins of Elasmobranchs, with Considerations on the nature and homologues of Vertebrate limbs. Trans. Zool. Soc. № 10. London.
- Sewertzoff A. 1904. Die Entwicklung der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere. Anat. Anzeiger, № 25.
- Его же. 1925. Der Ursprung der Quadrupeda. Pal. Ztschr., № 8.
- Steiner H. 1922. Der ursprüngliche Aufbau des Extremitätenskeletts der Tetrapoda. Verhandl. Schweiz. Natur. Ges. Teil II. Berlin.
- Tacher J. K. 1878. Median and paired fins, a contribution to the history of Vertebrate limbs. Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci., № 3.
- Weber Wilh. u. Edw. 1836. Über Mechanik der Menschlicher Gelenkwerkzeuge. Leipzig.

Поступила 12.XI 1970 г.

EVOLUTIONARY ASPECT OF PROBLEMS OF MAMMALIAN LIMB TECHNICAL SIMULATION

S. F. Manzy

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

Studying the principles of structure and functioning of mammalian limbs from the bionic point of view with application of mechanics laws and methods of quantitative analysis the author and his co-workers showed that high passing ability, lightness, strength

and reliability of limbs as well as economical expenditure of muscular energy are based on the principle of redundancy of a number of components, degrees of freedom in their mutual displacement and control information. It was established that this redundancy in the evolution process of terrestrial quadrupeds at first grew — up to the formation of initial plantigradation, and in the process of specialization of limbs — decreased. In particular, it is shown that «cross-country ability» of quadrupeds depends on the redundancy of autopodium characteristics, lightness and strength of limbs — on anisotropy of bone substance, reliability — on the system of joint sebum, and economy of energy — on the lengths of links and size of angles of limb joints.