

УДК 591.47:599

ВЛИЯНИЕ ТИПА ОПОРЫ И ПЕРЕДВИЖЕНИЯ НА СООТНОСИТЕЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ МЫШЦ ПЛЕЧА, ДЕЙСТВУЮЩИХ НА ЛОКТЕВОЙ СУСТАВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

М. Ф. Ковтун

(Институт зоологии АН УССР)

Известно, что в процессе адаптивной эволюции наиболее активно изменяются те органы и системы, с помощью которых организм непосредственно взаимодействует с окружающей средой: конечности, органы чувств, ориентации и пищеварения, а также покровы. Особенно наглядно эта изменчивость проявилась в эволюции грудных конечностей млекопитающих. Считается, что первичные млекопитающие были типично стопоходящими животными и их грудные конечности имели однотипное строение. У современных млекопитающих эти конечности приспособлены для выполнения самых разнообразных функций: опора и передвижение, лазанье, рытье, плавание, хватание и другие сложнейшие манипуляции (рука человека). Естественно, что подобные изменения функции должны были сопровождаться соответствующими изменениями строения различных компонентов конечностей, особенно скелета, суставного хряща (Касьяненко, 1952, 1956; Манзий, 1956, 1957; Радилевская, 1952; Табин, 1962) и мышц. Изменения мышц в связи с приспособлением к бегу изучали С. В. Иванов (1930), В. Г. Касьяненко (1947), И. А. Спирухов (1953) и др.; к лазанию — В. Н. Никольская (1954), Н. А. Бодрова (1963), Е. С. Яковлева (1963), А. С. Соколов (1964), Г. С. Катинас (1966) и др.; к плаванию — Н. С. Гудкова-Аксенова (1951), В. П. Галанцев (1965) и др. Интересные данные о влиянии на строение мышц, образа жизни и характера локомоции представителей семейств беличьих получены Н. А. Бодровой (1963), Е. С. Яковлевой (1963), Г. С. Катинас (1966) и др. Строение, относительное развитие, величина анатомического и физиологического поперечников мышц предплечья у млекопитающих почти 40 видов были изучены А. Д. Беgekой (1969).

Мы изучали особенности строения, топографии, относительного развития и иннервации некоторых мышц грудных конечностей млекопитающих, возникшие в процессе исторических изменений типа опоры, характера передвижения и других функций конечностей. Исследовали 65 животных 19 видов, принадлежащих к 9 отрядам млекопитающих (таблица).

У всех исследованных животных вес экстенсоров локтевого сустава (группа *m. triceps*) больше веса его флексоров (взвешивали *mm. biceps brachii* et *brachialis internus*). У животных с более или менее высвобожденными от функции опоры грудными конечностями различия в весе флексоров и экстенсоров меньше, чем у животных, основной функцией грудных конечностей которых является опора и передвижение по земле. Некоторое исключение представляют копытные, о чем будет сказано ниже. У рукокрылых эти группы мышц развиты примерно одинаково.

Если животное хорошо передвигается по земле, опираясь на тазовые и грудные конечности, то вес экстенсоров локтевого сустава у него значительно больше веса флексоров, даже если грудные конечности способны

Абсолютный и относительный вес мышц-антагонистов плеча, действующих на локтевой сустав у различных млекопитающих

Отряд и вид	Абсолютный вес, г		Отношение веса флек- соров к ве- су экстен- соров	Относительный вес, %	
	флексоров	экстен- соров		флексоров	экстен- соров
Сумчатые (Marsupialia)					
Кенгуру горный (<i>Macropus robustus</i>)	11,500	18,900	1 : 1,86	34,9	65,1
Насекомоядные (Insectivora)					
Еж обыкновенный (<i>Erinaceus europaeus</i> L.)	0,960	4,114	1 : 4,20	19,0	81,0
Крот обыкновенный (<i>Talpa europaea</i> L.)	0,123	0,577	1 : 4,65	17,6	82,4
Выхухоль русская (<i>Desmana moschata</i> L.)	0,536	1,100	1 : 2,00	32,7	67,3
Руккрылые (Chiroptera)					
Ночница большая (<i>Myotis myotis</i> B.)	0,057	0,058	1 : 1,02	49,4	50,6
Вечерница рыжая (<i>Nyctalus noctula</i> Schr.)	0,090	0,0903	1 : 1,00	50,0	50,0
Грызуны (Rodentia)					
Белка обыкновенная (<i>Sciurus vulgaris</i> L.)	1,155	2,060	1 : 1,70	36,0	64,0
Суслик тонкопалый (<i>Spermophilopsis leptodactylis</i> Licht.)	0,600	2,500	1 : 4,10	19,3	80,7
Белка-летяга (<i>Pteromis volans</i> L.)	0,453	0,600	1 : 1,32	43,0	57,0
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i> Mol.)	5,285	23,700	1 : 4,48	18,6	81,4
Зайцеобразные (Lagomorpha)					
Заяц-русак (<i>Lepus europaeus</i> Pall.)	7,204	32,228	1 : 4,60	18,92	81,8
Хищные (Carnivora)					
Собака домашняя (<i>Canis familiaris</i> L.)	31,000	158,800	1 : 5,10	16,1	73,9
Кошка домашняя (<i>Felis domestica</i> B. r.)	5,326	16,900	1 : 3,00	24,3	75,7
Медведь бурый (<i>Ursus arctos</i> L.)	342,500	828,800	1 : 2,40	39,3	70,7
Парнокопытные (Artiodactyla)					
Овца домашняя (<i>Ovis aries</i> L.)	77,600	297,000	1 : 3,80	20,73	79,27
Бык домашний (<i>Bos taurus</i> L.)	530,000	1800,000	1 : 3,40	22,2	77,8
Непарнокопытные (Perissodactyla)					
Лошадь домашняя (<i>Equus caballus</i> L.)	930,000	2620,000	1 : 2,80	25,6	74,4
Приматы (Primates)					
Мартышка зеленая (<i>Cercopithecus nigroviridis</i> Россок.)	16,300	21,500	1 : 1,30	43,1	56,9
Человек (<i>Homo sapiens</i> L.)	204,000	272,000	1 : 1,30	43,0	57,0

выполнять и другие функции. Например, нутрия использует грудные конечности при плавании, а также для захвата и удержания пищи. Однако отношение веса флексоров локтевого сустава к весу экстенсоров у нее равно 1 : 4,4. Очевидно, для грудных конечностей нутрии основной является функция опоры и передвижения по земле. У выхухоли русской функ-

ция опоры и передвижения по земле перестала быть главной функцией грудных конечностей и отношение веса флексов к весу экстенсоров равно 1 : 2.

Установлено, что у животных с различными функциями грудных конечностей, если главной из этих функций является опора и передвижение по земле, отношение веса флексов и экстенсоров более или менее сходно (например, у собаки, зайца-русака, ежа обыкновенного, суслика тонкопалого). И наоборот, у животных родственных видов, но с различной главной функцией грудных конечностей это отношение значительно отличается (например, у представителей семейства беличьих — белки обыкновенной и суслика тонкопалого). Белка хорошо приспособлена к лазанию по деревьям, а суслик тонкопалый — животное степное, его грудные конечности используются в основном для опоры и передвижения и отчасти для рытья (Огнев, Гептнер, 1929). У представителей насекомоядных — выхухоли русской и ежа обыкновенного — эти показатели соответственно равны 1 : 2,0 и 1 : 4,2. У ежа экстенсоры развиты сильнее, т. к. его грудные конечности приспособлены в основном к передвижению по земле. У принадлежащих к отряду хищных собаки, кошки и медведя бурого отношение веса флексов к весу экстенсоров равно соответственно 1 : 5,1; 1 : 3,0 и 1 : 2,4. Характер локомоции собаки и кошки при передвижении по земле сходен, а отношение веса флексов и экстенсоров у них различается в связи с тем, что грудные конечности кошки хорошо приспособлены также к лазанию. У медведя бурого грудные конечности используются как для опоры и передвижения, так для лазания и осуществления других функций, их суставы допускают большое разнообразие движений (Манзий, 1959).

Данные наших экспериментов свидетельствуют о том, что высвобождение грудных конечностей от функции опоры ведет к уравниванию веса флексов и экстенсоров локтевого сустава. Мы производили ампутацию кисти у собак. Через восемь месяцев вес трехглавой мышцы оперированной конечности оказался почти в два раза меньше веса таковой интактной конечности (соответственно 97 и 173 г). Вес флексов локтевого сустава на обеих конечностях оставался почти неизменным. Очевидно, при высвобождении конечностей от выполнения функции опоры уравнивание веса флексов и экстенсоров локтевого сустава происходит в основном за счет уменьшения веса экстенсоров.

Однако, сравнив отношения веса флексов к весу экстенсоров у летучих мышей, мартышки зеленой, белки, кенгуру, некоторых других животных и человека (грудные конечности высвобождены у них в различной степени) можно заметить, что высвобождение мышц от функции опоры не единственный фактор, определяющий вес флексов и экстенсоров локтевого сустава. У взрослого человека грудные конечности полностью высвобождены от выполнения функции опоры, но тем не менее соотношение веса указанных мышц у человека такое же, как и у мартышки зеленой, хотя последняя опирается на грудные конечности. Кенгуру на грудные конечности опирается меньше, чем белка обыкновенная, и тем не менее отношение веса флексов к весу экстенсоров у него больше, чем у белки. Очевидно, вес флексов и экстенсоров может уравниваться также при усилении сгибателей локтевого сустава, как это происходит у животных, лазающих по деревьям по способу брахиации (мартышка зеленая и белка). Таким образом, у человека и кенгуру вес сгибателей и разгибателей локтевого сустава уравнивается в основном за счет ослабления группы трицепса вследствие высвобождения от функции опоры, а у мартышки зеленой и белки обыкновенной — за счет ослабления трицепса и усиления двуглавой мышцы.

У рукокрылых вес флексоров и экстенсоров локтевого сустава полностью уравнивается. Плече-лопаточный сустав летучих мышей приспособлен выполнять разнообразные движения; локтевой и луче-запястный суставы — одноосевые и допускают только сгибательно-разгибательные движения. Этим достигается жесткая фиксация развернутого крыла при полете. Сложные ротационные движения, осуществляющиеся плече-лопаточным суставом при полете, а также участие двуглавого мускула плеча во взмахе и отведении крыла (Ковтун, 1970) привело к усилению этого сустава, а отсутствие необходимости опираться на землю — к ослаблению группы трицепса и уравниванию веса флексоров и экстенсоров локтевого сустава.

У копытных основной функцией конечностей является опора и передвижение по земле. И все же у них вес экстенсоров намного больше веса флексоров (лошадь — 1 : 2,8, бык домашний — 1 : 3,4, овца домашняя — 1 : 3,8). Это объясняется тем, что копытные — животные травоядные — большую часть времени проводят на ногах, переходя в поисках пищи с одного места на другое. Лошадь же и отдыхает стоя. Учитывая значительный вес тела копытных, можно представить, что нагрузка на мышцы конечностей у них намного больше, чем у других животных. Под тяжестью тела плече-лопаточный сустав стремится к сгибанию. Этому противодействует двуглавый мускул плеча, являющийся сгибателем локтевого и разгибателем плече-лопаточного суставов. Исследовав приспособление лошади к статике, С. Ф. Манзий (1959) наряду с другими факторами отмечает и то, что двуглавый мускул, будучи далеко отставленным вперед от оси флексорно-экстенсорных движений, оказывается в весьма выгодном положении для оказания сопротивления чрезмерному сгибанию (в плече-лопаточном суставе) под давлением тяжести тела. Естественно, что увеличение нагрузки на двуглавый мускул плеча должно привести к более сильному его развитию, что и наблюдается у копытных.

Если это так, то логично, что, поскольку бицепс противодействует сгибанию плече-лопаточного сустава под действием тяжести тела, он должен быть развит тем сильнее, чем больше времени животное проводит в статике и чем больше его вес. Исследования, проведенные на лошади и овце, подтверждают это предположение. Однако, поскольку характер сочетания статики и локомоции у этих животных неодинаковый, то можно было думать, что более сильное развитие двуглавого мускула у лошади произошло из-за большей продолжительности статики, а не из-за большего веса тела. Для решения этого вопроса мы исследовали третьего представителя копытных — быка домашнего, который по характеру локомоции стоит ближе к овце, а по весу тела — к лошади. Отношение веса флексоров к весу экстенсоров у быка домашнего — 1 : 3,4, т. е. среднее между таковым у лошади (1 : 2,8) и у овцы (1 : 3,8). Таким образом, особенности стато-локомоции копытных привели к более сильному развитию двуглавого мускула и за счет этого — к некоторому уравниванию веса мышц-антагонистов плеча, действующих на локтевой сустав. Отметим, что ослабление трехглавого мускула не происходит — он у копытных развит очень сильно.

Итак, можно сказать, что приспособительные изменения отношения веса флексоров к весу экстенсоров конечностей у различных животных происходят по крайней мере тремя путями:

1. За счет ослабления группы экстенсоров локтевого сустава, когда грудные конечности в большей или меньшей мере теряют функцию опоры. Трехглавый мускул является основным мускулом, обеспечивающим поддержание тела на разогнутых грудных конечностях, и поэтому высво-

бождение конечностей от опоры уменьшает нагрузку на этот мускул, что естественно, приводит к его ослаблению.

2. За счет ослабления группы экстенсоров при одновременном усилении флексоров. Это бывает тогда, когда грудные конечности в какой-то мере высвобождаются от функции опоры, но приспособляются к лазанию или другим функциям, вызывающим увеличение нагрузки на флексоры.

3. За счет усиления флексоров без ослабления экстенсоров. Это наблюдается у некоторых копытных, грудные конечности которых приспособлены к длительному стоянию. Поскольку двуглавый мускул препятствует сгибанию в плече-лопаточном суставе под воздействием тяжести тела, то, естественно, он усиливается у крупных животных, которые значительную часть суток проводят на ногах.

Вместе с этим грудные конечности копытных являются типичными опорными конечностями и имеют сильно развитый трехглавый мускул плеча.

ЛИТЕРАТУРА

- Бегека А. Д. 1969. Влияние естественной и экспериментально измененной функции на строение мышц предплечья некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Бодрова Н. А. 1963. Функционально-морфологические особенности мышц плеча и лопатки у животных с различным типом локомоции. Архив анат., гистол. и эмбр., т. 45, в. 9.
- Галанцев В. П. 1965. Анатомо-физиологические основы экологии ондатры, нутрии и водяной полевки. Автореф. канд. дисс. К.
- Гудкова-Аксенова Н. С. 1951. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов. Уч. зап. Горьк. гос. ун-та, сер. биол., в. 19.
- Иванов С. В. 1930. Сравнительная анатомия и физиология *m. biceps br. et brachialis* (int.) млекопитающих. Архив анат., гист. и эмбриол., т. 9, в. 2.
- Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ). К.
- Его же. Синовиальные углубления и их роль в работе суставов конечностей. Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. XI.
- Его же. 1956. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих. Зоол. журн., т. XXXV, в. 3.
- Катинас Г. С. 1966. Роль функции в формировании структуры скелетных мышц. Автореф. докт. дисс. Л.
- Ковтун М. Ф. 1970. Морфо-функциональный анализ мышц плеча летучих мышей в связи с их полетом. Вестн. зоол., № 1.
- Манзий С. Ф. 1959. Про роль гвинтовых суглобових поверхонь запястя копитних. ДАН УССР, № 5.
- Его же. 1957. О приспособительной перестройке запястья млекопитающих в процессе эволюции. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 1.
- Его же. 1959. Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей. Автореф. докт. дисс. К.
- Никольская В. Н. 1954. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореф. канд. дисс. Л.
- Огнев С. И., Гелтнер В. Г. 1929. Млекопитающие среднего Копет-Дага и прилегающей равнины. Тр. Н.-и. ин-та зоол. МГУ, в. 1.
- Радиловская Р. Г. 1952. Об особенностях суставного рельефа пальцев кисти и стопы некоторых стопо- и пальцеходящих млекопитающих. Тр. Ин-та зоологии АН УССР, т. IX.
- Соколов А. С. 1964. Строение мышц задней конечности у представителей семейства белчиных (Sciuridae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 33.
- Спирюхов И. А. 1953. Морфологический и функциональный анализ мускулов предплечья лошади. Автореф. докт. дисс. Л.
- Табин В. И. 1962. До питания про пристосувальну перебудову ліктьового суглоба ссавців під впливом зміненого навантаження. ДАН УРСР, № 8.
- Яковлева Е. С. 1963. Функциональные особенности анатомического строения мышц предплечья у некоторых видов семейства белчиных. Архив. анат., гист. и эмбриол., т. 44, в. 5.

**EFFECT OF TYPE OF SUPPORT MOVEMENT
ON CORRELATIVE DEVELOPMENT OF SHOULDER MUSCLES AFFECTING
THE ULNAR JOINT OF MAMMALS**

M. F. Kovtun

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

S u m m a r y

Data are presented on a relative weight of shoulder antagonistic muscles affecting the ulnar joint. The development degree of any limb muscle is shown to be determined first of all by the character and value of loading on this muscle. A change in loadings involves the muscle rearrangement. The similar rearrangement of muscles may be obtained by the effect of different factors. So, e. g. equalization of the ratio of the shoulder antagonistic muscles weight in various animals may occur, at least, in three ways; 1) as a result of relaxation of the group of extensors of the ulnar joint, when thoracic limbs to a greater or less extent lose the support function; 2) as a result of relaxation of a group of extensors with simultaneous intensification of flexors; 3) as a result of intensification of flexors without relaxation of extensors.