

УДК 599:591.471.35

К ФУНКЦИОНАЛЬНОМУ АНАЛИЗУ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ДЛИНЫ ЗВЕНЬЕВ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. С. Коток, С. Ф. Манзий

(Институт зоологии АН УССР)

Конечности четвероногих возникли как органы наземной локомоции и у большинства позвоночных эволюировали по пути совершенствования этой исходной функции. У многих групп позвоночных на нее как бы наслаивались иные функции (плавание, рытье земли, лазанье, планирующие прыжки и т. д.), и конечность становилась полифункциональной. Нередко одна из новых функций конечности становилась главной (смена функций), а при узкой специализации конечность превращалась в плавник (китообразные), крыло (птицы и рукокрылые), орган рытья (грудная конечность крота) и др. Конечности животных с наземной локомоцией, будучи биомеханической системой, выполняют работу по поднятию и удержанию тела над землей и перемещению его в пространстве. При этом на каждую конечность воздействуют три силы: гравитационное поле земли, контракция мускулатуры и возникающая при движении инерция, — создавая напряжения различной направленности и интенсивности (сжатие по длиннику, боковое сжатие, растяжение, кручение и т. д.).

В результате ряда исследований (Манзий, 1956; 1959; Мельник, 1969 и др.) установлено, что перестройка костей конечностей проявляется в изменениях формы и размеров костей, соотношения в них компакты и спонгиозы, остеонных и пластинчатых структур и степени минерализации. В данном случае нас интересуют изменения длинниковых пропорций звеньев тазовых конечностей у млекопитающих с различным типом опоры. В имеющихся работах (Андреева, 1936; Касьяненко, 1947; Громова, 1952; Манзий, 1953; Лихачев, 1956; Бунак, 1957; Мельник, 1960; Шмальгаузен, 1964; Лесгафт, 1968; Полякова, 1971; Соколов, 1971 и ряд других) причины изменений длины звеньев раскрыты недостаточно, а ее функциональное значение показано слабо.

Наши исследования, проведенные на грудных (Манзий, 1956; 1959), а затем на тазовых конечностях, показали значительную вариабельность этого признака и наличие коррелятивной зависимости между пропорциями длины звеньев и биомеханикой (функциями) конечностей, в силу чего пропорции могут служить критерием для определения функции конечностей. Эти исследования показали также, что тип опоры является одним из ведущих факторов, определяющих длину звеньев конечностей. Настоящее сообщение посвящается анализу длины звеньев тазовых конечностей некоторых стопо-, пальце- и фалангоходящих (бегающих, роющих, лазающих и плавающих) млекопитающих различных систематических групп. Исследовано 74 скелета 45 видов млекопитающих семи отрядов. Измеряли абсолютную длину звеньев (в мм), а затем вычисляли их относительную длину (в % к общей длине всех звеньев).

Из таблицы видно, что среди стопоходящих у человека, гамадрила, макака резуса и медведя (сочетание хорошего бега с лазаньем по деревьям) бедренная кость относительно самая длинная, а у бобра, нутрии и выдры (медленное передвижение сочетается с плаванием) — самая

Относительная длина звеньев тазовой конечности некоторых млекопитающих
(в % к общей длине конечности)

Вид	Звено			
	бедро	голень	плюсна	фаланги третьего пальца
Стопоходящие				
Еж обыкновенный (<i>Erinaceus europaeus</i> L.)	31,90	34,05	9,94	11,35
Белка обыкновенная (<i>Sciurus vulgaris</i> L.)	31,38	35,18	11,80	12,45
Байбак (<i>Marmota bobac</i> Müll.)	36,52	34,75	10,87	12,64
Индийский дикобраз (<i>Hystrix leucura</i> Sykes)	35,98	35,37	9,14	8,83
Речной бобр (<i>Castor fiber</i> L.)	27,82	34,98	12,23	15,03
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i> Molina)	28,80	34,19	14,69	17,66
Выдра (<i>Lutra lutra</i> L.)	30,84	34,01	13,29	12,28
Барсук (<i>Meles meles</i> L.)	36,78	34,14	11,07	9,96
Медведь бурый (<i>Ursus arctos</i> L.)	40,00	32,30	10,26	9,94
Макак резус (<i>Macacus rhesus</i> A. N. S. de B.)	38,07	34,00	11,13	9,72
Макак лапундер (<i>M. lapunder</i> L.)	34,32	36,69	11,10	12,19
Гамадрил (<i>Protopithecus hamadryas</i> L.)	37,64	35,90	10,45	9,85
Человек (<i>Homo sapiens</i> L.)	42,98	34,18	7,16	4,66
Пальцеходящие				
Волк (<i>Canis lupus</i> L.)	32,75	33,15	13,44	12,20
Шакал (<i>C. aureus</i> L.)	33,10	32,50	13,85	12,59
Собака домашняя (<i>C. familiaris</i> L.)	34,90	34,30	14,80	9,74
Лисица обыкновенная (<i>Vulpes vulpes</i> L.)	31,24	34,20	14,92	12,30
Тигр (<i>Felis tigris</i> L.)	37,70	31,77	13,19	10,40
Пантера (<i>F. pardus</i> L.)	35,16	33,10	13,40	12,80
Кот домашний (<i>F. domesticus</i> Bris.)	31,55	32,70	14,25	10,90
Лев (<i>Leo leo</i> L.)	35,30	32,80	14,32	10,08
Рысь (<i>Lynx lynx</i> L.)	32,20	33,70	14,75	13,90
Заяц-русак (<i>Lepus europaeus</i> Pall.)	31,00	36,04	14,18	12,05
Кролик домашний (<i>Oryctolagus cuniculus</i> L.)	30,76	34,40	14,06	14,74
Парнопалые				
Свинья домашняя (<i>Sus scrofa domestica</i> Gray)	30,83	28,06	13,38	15,87
Бегемот (<i>Hyppopotamus amphibius</i> L.)	39,64	29,41	10,66	10,06
Косуля (<i>Capreolus capreolus</i> L.)	25,57	32,28	26,96	11,77
Олень благородный (<i>Cervus elaphus</i> L.)	26,96	31,63	24,06	12,07
Лось (<i>Alces alces</i> L.)	25,60	30,05	25,03	15,18
Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i> L.)	27,96	30,35	25,18	13,09
Коза домашняя (<i>Capra hircus</i> L.)	29,45	34,08	18,23	13,76
Сайга (<i>Sajga tatarica</i> L.)	26,59	31,40	24,75	13,30
Муфлон европейский (<i>Ovis musimon</i> Pall.)	27,12	33,48	22,42	13,63

Продолжение табл.

Вид	Звено			
	бедро	голень	плюсна	фаланги третьего пальца
Муфлон азиатский (<i>Ovis orientalis</i> L.)	28,18	34,54	20,58	12,15
Баран копетдагский (<i>O. orientalis cycloceros</i> Hutton)	26,68	32,28	23,12	12,66
Бизон (<i>Bison bison</i> L.)	30,79	31,59	18,37	15,06
Слон индийский (<i>Elephas indicus</i> L.)	46,34	30,40	6,71	6,92
Верблюд двугорбый (<i>Camelus bactrianus</i> L.)	30,40	26,40	24,80	11,60
Непарнопалые				
Лошадь домашняя (<i>Equus caballus</i> L.)	28,67	27,92	19,77	16,44
Лошадь Пржевальского (<i>E. cab. przewalskii</i> Polakow)	28,67	28,84	23,14	15,03
Лошадь пони (<i>E. caballus</i> L.)	28,14	27,20	25,34	14,45
Кулан (<i>E. hemionus</i> Pall.)	28,56	29,30	22,86	14,65
Осел (<i>E. asinus</i> L.)	31,52	25,54	21,20	11,96
Зебра (<i>E. quagga chapmani</i> G m.)	30,58	28,80	22,80	13,13

короткая. Максимальная разница в относительной длине бедренной кости составляет 15,16%. Длинное бедро увеличивает столбиковый отдел тазовой конечности, занимает более высокое положение над землей, и животное быстрее бежит. Очень сходны относительные длины большеберцовых костей стопоходящих: максимальная разница составляет всего 5,55%. Очевидно, будучи удаленной от опорного отдела и от туловища, большеберцовая кость меньше реагирует на их различия. Компоненты автоподия, плюсна и фаланги третьего пальца свидетельствуют об определенном параллелизме длинников. Например, у бобра, нутрии и выдры плюсна и фаланги третьего пальца стопы относительно самые длинные, а у человека, медведя, барсука и дикобраза, наоборот, самые короткие. Максимальная разница относительной длины плюсневой кости составляет 7,53%, а относительной длины фаланг третьего пальца — 13,00%. Бедренная и большеберцовая кости стопоходящих вместе составляют от 60 до 80% общей длины тазовой конечности, что, согласно положению П. Ф. Лесгафта (1968), является показателем большой дуги их движений и свидетельствует о способности животного к быстрому бегу.

Переход к пальцеходу сопровождается уменьшением площади соприкосновения конечности с почвой, т. к. метаподий и базиподий вошли в состав столбикового отдела конечности, удлинив его. Сравнивая данные по стопо- и пальцеходящим, мы не обнаружили больших различий в относительной длине бедра и голени, а вместе с тем длина столбикового отдела в целом у пальцеходящих значительно больше, т. к. в него входит метаподий, длина которого составляет 13—14% длины конечности. Длина опорного отдела конечности пальцеходящих составляет всего лишь 9—14% длины всей конечности.

Данные таблицы свидетельствуют о большом сходстве пропорций звеньев тазовой конечности у исследованных пальцеходящих, что объясняется менее выраженной полифункциональностью их тазовых конечностей. И все же показатели относительной длины бедра у кошачьих более

высокие, чем у зайца, кролика и собачьих. У льва, тигра и шакала относительная длина бедренной кости несколько больше относительной длины голени, а у рыси, кота, волка, лисицы, кролика и зайца наоборот. Особенно сходны длины плюсны и фаланги третьего пальца стопы пальцевых: различие не превышает 1—2%, что указывает на сходство условий их функционирования.

Фалангохождение явилось третьим этапом укорочения опорного и удлинения столбикового отделов конечности: опорными остались только концевые фаланги пальцев. Это дает копытным большое преимущество (по сравнению со стопо- и пальцевыми) в беге по плотной почве. И тем не менее конечности животных этой группы весьма разнообразны: парно- и непарнопалые, трех-, четырех- и пятипалые, есть легкие и стройные, а есть тяжелые и короткие.

Из данных таблицы видно, что бедренная кость относительно самая длинная у бегемота, свиньи и бизона, а самая короткая — у косули, лося, оленя, сайги и барана. Кажется парадоксальным, что у быстрее бегающих животных бедро относительно короче, чем у тяжелых и медленно бегающих. Но дело в том, что у бегунов конечность удлиняется за счет легкого периферического отдела (голени), а у тяжелых — за счет проксимального звена (бедр). Это подтверждают и данные об относительной длине метаподия: самый длинный он у легких бегунов — косули, лося, оленя и самый короткий у бегемота и свиньи.

В зависимости от характера почвы, числа опорных пальцев и веса тела животного относительная длина фаланг третьего пальца тазовой конечности парнопалых изменяется в пределах 5%.

Слон и верблюд не являются типичными копытными, но данные об их конечностях весьма ценны для функционального анализа. Слон — самое крупное наземное млекопитающее. Лишь в редких случаях он тяжело бежит, обычно же передвигается шагом, и поэтому конечности у него сильные и устойчивые, а не быстрые. У него относительно самая длинная бедренная кость (46,34% длины всей конечности) и самые короткие мета- и акроподий (вместе составляют 13,63% длины всей конечности). Верблюд опирается на песчаную почву всеми фалангами пальцев и передвигается широкими шагами. У него относительно самое длинное бедро (30,40% длины всей конечности) и самые короткие пальцы (11,60% длины всей конечности).

Полученные данные говорят о значительном сходстве длинниковых пропорций тазовых конечностей непарнопалых с таковыми хорошо бегающих парнопалых: у тех и других достаточно длинны дистальные звенья. Метаподий и фаланги третьего пальца непарнопалых составляют в среднем 36—39% длины всей конечности. Интересно отметить и то, что у тех и других относительная длина бедренной и большеберцовой костей примерно одинакова. Большое сходство данных по непарнопалым объясняется тем, что были исследованы только лошадиные (Equidae).

Заключение

В соответствии с законами механики статика четвероногого животного проявляется в виде устойчивого положения центра тяжести, спроецированного в ограниченный конечностями четырехугольник, и обеспечивается неустойчивым равновесием каждой из этих конечностей. Неустойчивое равновесие конечностей поддерживается за счет мышечной энергии. При этом сила гравитации, сжимая конечность по длиннику, создает напряжение в костях и суставах, пропорциональное массе тела, и заставляет их перестраиваться.

При поступательной локомоции работа каждой конечности представляет собой повторение циклов определенной пространственно-временной структуры. Каждый сустав в какой-то мере можно сравнить с подвеской маятника, а ниже расположенную часть конечности — с физическим маятником. Оптимальные частотно-амплитудные характеристики размаха движений, как и в маятнике, зависят от длины и массы конечности. Поскольку свободный конец конечности время от времени опирается на почву, то для продолжения своего качания она должна либо сместить земной шар, либо продвинуть тело животного относительно земли, для чего в работу включается мощная мускулатура, фиксирующаяся на отростках костей и создающая в них определенные напряжения, требующие перестройки звеньев конечности соответственно аллюрам. Поэтому пропорции звеньев конечностей четвероногих являются результатом длительной приспособительной перестройки и оптимизации конечностей соответственно массе тела, типу опоры, характеру почвы, аллюрам локомоции и «побочным» функциям. При переходе животных от стопо- через пальце- к фалангохождению происходил последовательный отрыв от земли базиподия, метаподия и части акроподия. При этом бедренная кость относительно укорачивалась (от 40,0% у медведя до 28,6% у лошади) и относительно удлинялись палец (от 9,9% у медведя до 15,3% у лошади) и плюсна (от 10,2% у медведя до 23,1% у лошади).

Если конечности сохраняют определенную полифункциональность, то в них сочетается сложное переплетение противоположных процессов: с одной стороны, дифференцировка и умножение числа компонентов, с другой — рудиментация и сокращение последних.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А н д р е е в а Е. Г. 1936. О пропорциях костей конечностей некоторых Bovidae. ДАН СССР, т. IV, № 1.
- Б у н а к В. В. 1957. Об изменении продольных размеров сегментов скелета конечностей у некоторых групп млекопитающих в период роста. Изв. АПН РСФСР, т. 84.
- Г р о м о в а В. И. 1952. «Гиппарионы» (Род Hipparion) по материалам Тараклии, Павлодара и другим. Тр. ПИН, т. 36.
- К а с ь я н е н к о В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади. К.
- Л е с г а ф т П. Ф. 1968. О различных типах конечностей млекопитающих. В кн.: «Избранные труды по анатомии». М.
- Л и х а ч е в А. И. 1956. Приспособительные морфофункциональные особенности в системе органов движения лосей. Зоол. журн., т. XXXV, в. 3.
- М а н з и й С. Ф. 1953. Вопросы эволюции кисти млекопитающих. Там же, т. XXXII, в. 4.
- Е г о ж е. 1956. Особенности строения запястья млекопитающих в связи с различной функцией грудных конечностей. В сб.: «Проблемы функциональной морфологии двигательного аппарата». М.
- Е г о ж е. 1959. Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей. Автореф. докт. дисс. К.
- М е л ь н и к К. П. 1960. Развитие скелета у свиней в связи с возрастом и характером их кормления. В сб. «Кормление с.-х. животных». Л.
- Е г о ж е. 1969. Некоторые механические свойства трубчатых костей в связи с особенностями их строения и принципами функционирования конечностей. Тр. VII Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Тбилиси.
- П о л ь к о в а Р. С. 1971. Морфо-функциональные особенности строения скелета конечностей беличьих. Тр. Зоол. ин-та, т. 48, Л.
- С о к о л о в И. И. 1971. Посткраниальный скелет представителей рода Bison. Там же.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.

Поступила 31.VIII 1972 г.

**ON FUNCTIONAL ANALYSIS OF THE RELATIVE LENGTH
OF PELVIC LIMB LINKS IN SOME MAMMALS**

V. S. Kotok, S. F. Manzy

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

S u m m a r y

The data of our investigations show that the proportions of pelvic limb links in quadrupeds should be considered as a result of long adaptative rearrangement and optimization in conformity with the body mass, support type, locomotion paces and «accessory» functions as well as with the type of ground.

During transition of animals in the course of historic development from plantigrading passing digitigrading to unguligrading there occurs a subsequent breaking of basipodium, metapodium and some part of acropodium contacts with the ground.