

МОРФОЛОГИЯ И ВОПРОСЫ НАДЕЖНОСТИ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Разнообразие форм наземных млекопитающих, возникшее в процессе освоения различных сред обитания, в значительной мере обусловлено эволюционными преобразованиями органов движения. При этом одним из ведущих факторов в процессе отбора выступает надежность функционирования конечностей как локомоторной системы. Понятие надежности широко используется в биологической литературе, особенно в последнее время, однако без достаточного раскрытия его сущности, а скорее как само собой разумеющееся. Специальные работы, посвященные этой проблеме, касаются, главным образом, вопросов моделирования нейронов и нейронных сетей в кибернетике или прочностных характеристик биологических тканей.

Теория надежности разработана достаточно хорошо для технических систем, и вместе с тем эта проблема продолжает оставаться одной из труднейших проблем науки и техники (Берг, 1963). К основным критериям надежности относятся такие характеристики, как безотказность и долговечность работы в устойчивом режиме заданных параметров. Надежность при этом является интегральным свойством структурных составляющих, обуславливающим безотказное функционирование механизма или системы во времени и пространстве. Следовательно, это понятие относительное. В биологии надежность — категория несравненно более сложная, чем в технике, и обусловлено это прежде всего принципиальным отличием биологических систем — их способностью к адаптации при функционировании на всех уровнях организации живого.

Интегральный характер надежности вызывает необходимость дифференцированного подхода при исследовании, т. е. выяснения морфологических, биомеханических, физиологических и других составляющих надежности на уровне ткани, системы и организма как целого. Естественно, что и методические подходы при этом должны быть различными. Вместе с тем изучение надежности биологических систем приобретает все большую актуальность и значение в связи с решением как собственно биологических проблем, так и с тенденцией использования принципов строения этих систем в технике.

Нами рассматриваются морфо-биомеханические аспекты надежности локомоторного аппарата млекопитающих и в частности скелета. Известно, что с локомоцией тесно связана реализация таких жизненно важных функций животного как трофическая и репродуктивная и, в конечном счете, выживание в борьбе за существование отдельной особи, популяции и вида. Этим, в частности, объясняется столь высокая функциональная надежность конечностей млекопитающих в разнообразных условиях наземной локомоции. Структурной основой органов движения, их несущей конструкцией, т. е. системой рычагов приложения силы мышц, является скелет, в значительной мере обуславливающий надежность локомоторного аппарата. В свою очередь, надежность скелета является интегральным выражением морфологических особенностей строения и биомеханических свойств составляющих его структурных элементов. Известно, что в пренатальном онтогенезе развитие скелета генетически детерминировано. После рождения животного становление структурных

и биомеханических характеристик скелета осуществляется путем реализации наследственной основы и функциональной адаптации к конкретным экологическим условиям среды обитания. Характер перестройки, его глубина и направленность обусловлены уровнем функциональных нагрузок, а также зависят от формы и способа передвижения и особенностей экологии животных (Гамбарян, 1972). Вместе с тем имеются известные ограничения в направлении и размахе адаптации скелета, позволяющие поддерживать оптимальные структурно-функциональные отношения в системе скелет — функциональные нагрузки (Розен, 1969).

Проведенные нами в широком сравнительном плане исследования морфологии и биомеханики скелета локомоторного аппарата 9 отрядов наземных млекопитающих позволили выяснить некоторые общие принципы строения скелета как основы морфологической надежности (Мельник, 1965, 1972, 1973; Мельник, Клыкова, 1983).

В настоящей работе рассматриваются вопросы надежности скелета конечностей млекопитающих на различных этапах постнатального развития и в условиях различных функциональных нагрузок, обусловленных способом и характером передвижения и экологией.

Величины физиологических напряжений, возникающих в костной ткани в статике и в процессе локомоции животного, неодинаковы и вместе с тем значительно ниже разрушающих значений. Большой интерес, в связи с этим, представляет вопрос о величине нагрузок, обусловленных действием на скелетные элементы конечностей массы тела и максимально возможных (разрушающих) нагрузок. Соотношение этих нагрузок характеризует одну из основных сторон надежности кости — механическую и обуславливает «запас прочности», в пределах которого осуществляется адаптация скелета к действию различных по величине и характеру (в том числе экстремальных) нагрузок. Имеющиеся единичные измерения физиологических напряжений в скелете конечностей экспериментальных животных и на образцах, изготовленных сразу после выведения животных из опыта, свидетельствуют о сходстве деформаций костной ткани. В обоих случаях величины напряжений достаточно хорошо коррелировали с массой тела животного (Carter *а.о.*, 1980). Поэтому мы полагаем, что о величине нагрузок, действующих на скелетные элементы в статике животного, можно с определенным допущением судить по распределению массы тела по площади поперечного сечения стенок (компактного вещества) трубчатых костей.

Анализ полученных данных (табл. 1) показывает, что относительная нагрузка стенок трубчатых костей в среднем поперечном сечении (отношение массы животного к площади компактного вещества) с возрастом животных и, следовательно, с увеличением массы тела, повышается. При этом наиболее интенсивно в раннем постнатальном онтогенезе (у домашнего быка от рождения до 3-месячного возраста). В дальнейшем наблюдается периодическое снижение нагрузок, но общая тенденция к их росту сохраняется. В пределах грудной конечности относительная нагрузка компактного вещества возрастает от проксимальных звеньев скелета к дистальным. На тазовой конечности плюсневые кости также испытывают, как правило, большие нагрузки по сравнению с большеберцовой и бедренной костями. Вместе с тем стенки бедренной кости нагружены относительно больше, а большеберцовой и плюсневой — меньше, чем в гомодинамных костях грудной конечности.

Такой характер изменения относительных нагрузок компактного вещества трубчатых костей обусловлен прежде всего гетерохронией роста скелета и увеличения массы животного в постнатальном онтогенезе быка. Кроме того, дистальные звенья конечностей испытывают большие опорные нагрузки, по сравнению с проксимальнее расположенными (Клыков, 1978). Сходные изменения статических нагрузок получены нами и в экспериментах на собаках различного возраста. У млекопитающих с различной массой тела также наблюдается положительная зави-

симость между относительной нагрузкой стенок трубчатых костей и массой животного (табл. 2). При этом у животных, находящихся в естественных условиях среды обитания, относительная нагрузка скелетных элементов всегда ниже, чем у животных, ограниченных в движении, или у домашних животных. По данным Н. Н. Боголюбова (1940), скелетные элементы диких животных лучше адаптированы к динамическим (локомоторным) нагрузкам, по сравнению с домашними формами. Сопоставление относительной нагрузки компактного вещества трубчатых костей животных одного вида со сходной массой, но экспериментально изменен-

Таблица 1. Возрастные изменения относительной нагрузки компактного вещества (кгс/мм²) в среднем поперечном сечении трубчатых костей домашнего быка

Возраст, мес.	Масса животного, кг	Кости конечностей					
		плечевая	лучевая	пястная	бедренная	большеберцовая	плюсневая
Новорожденные	40	0,046	0,058	0,058	0,051	0,048	0,055
3	110	0,116	0,135	0,126	0,128	0,106	0,114
6	205	0,161	0,193	0,196	0,157	0,148	0,168
9	275	0,124	0,166	0,178	0,133	0,119	0,149
12	340	0,134	0,191	0,204	0,143	0,151	0,182
18	458	0,106	0,158	0,185	0,120	0,119	0,149
Взрослые	1150	0,144	0,215	0,271	0,155	0,168	0,230

Таблица 2. Относительная нагрузка компактного вещества (кгс/мм²) в среднем поперечном сечении трубчатых костей у животных с различной массой

Животные	Масса животного, кг	Кости конечностей			
		плечевая	предплечья	бедренная	голенн
Обыкновенная белка	0,3	0,011	0,011	0,008	0,012
Заяц-русак	3,2	0,020	0,025	0,012	0,014
Волк	23,0	0,027	0,029	0,027	0,028
Косуля	20,0	0,028	0,036	0,025	0,028
Изюбр	90,0	0,038	0,062	0,036	0,044
Лошадь Пржевальского	400,0	0,096	0,136	0,078	0,107
Индийский слон	4500,0	0,126	0,146	0,130	0,197

ным уровнем двигательной активности (заяц, волк, косуля) свидетельствуют о том, что снижение активности животного сопровождается увеличением нагрузок стенок трубчатых костей. Таким образом, величина статических нагрузок скелета конечностей млекопитающих в значительной мере обусловлена массой тела животного и уровнем его локомоторной активности.

Исследование механических свойств компактного вещества свидетельствует о том, что нагрузки, вызывающие разрушение костной ткани и кости как органа, значительно превышают уровень нагрузок, обусловленных массой тела в статике, и физиологических нагрузок (Янсон, 1975). Так, предел прочности компактного вещества млекопитающих составляет (среднее по 44 видам) для плечевой кости $13,60 \pm 0,47$ кгс/мм², лучевой — $16,92 \pm 0,34$, локтевой — $15,53 \pm 0,38$, пястной — $17,98 \pm 0,44$, бедренной — $13,66 \pm 0,42$, большеберцовой — $16,84 \pm 0,39$, малоберцовой — $16,34 \pm 0,54$, плюсневой — $18,30 \pm 0,51$. При этом наблюдается достоверное увеличение прочности компактного вещества от проксимальных звеньев к дистальным, наиболее выраженное между проксимальными и средними звеньями скелета. У животных, различающихся характером и способом передвижения, предел прочности компактного вещества значительно варьирует. При этом более низкая прочность отмечена у более мелких животных. Увеличение массы тела, как правило, сопровождается повышением относительной прочности компактного вещества. Однако

животного. Этим самым поддерживается оптимальное структурно-функциональное отношение: скелет (надежность) — функциональные напряжения (рис. 2).

У взрослых животных условный запас прочности трубчатых костей, как показатель функциональной надежности скелета, всегда ниже, чем у растущих животных и тем ниже, чем меньше уровень локомоторной активности животного. Это подтверждают и результаты проведенных экспериментов. Специальная тренировка собак (бег на тротбане) поддерживает на более высоком уровне запас прочности трубчатых костей и, следовательно, надежность скелета и локомоторного аппарата как системы. Сходные различия получены в опытах по выяснению влияния на организм животного состояния гипокинезии (зайцы, дикие и домашние кролики).

В литературе имеются лишь единичные работы, в которых рассматриваются вопросы прочности суставов и скелета локомоторного аппарата животных, различающихся систематическим положением, экологией и массой тела. Так, по данным Александера (Alexander, 1980), сила устойчивости суставов по отношению к массе тела (полученная путем расчета кинематики суставов) падает по мере увеличения массы животного. У слона и динозавров падает до 2, а при массе динозавра около 35 т этот показатель не превышает 0,45. Эту зависимость автор объясняет более высоким уровнем динамических нагрузок суставов мелких форм животных при локомоции, который имеет место, по мнению Александера (Alexander, 1980), как у позвоночных, так и у беспозвоночных (насекомые, ракообразные). На основе изучения предела прочности трубчатых костей млекопитающих и птиц, а также данных литературы Бивенер (Biewener, 1982) приходит к заключению, что фактор безопасности скелета конечностей у мелких форм животных, по сравнению с крупными, выше. Возможно, надежность скелета у крупных животных обусловлена кроме биомеханических еще какими-то невыясненными причинами.

Вопросы эволюции размеров млекопитающих интересовали многих исследователей. Не останавливаясь на этом, отметим лишь общепризнанное положение о снижении уровня метаболизма по мере увеличения размеров животного. Более высокий уровень энергетики в организме мелких форм млекопитающих обеспечивает (наряду с другими факторами) и более высокую активность животного, которая обходится по этой причине энергетически дороже, чем крупному животному (Шмидт-Нильсен, 1976). Тем не менее этот путь оказался, по-видимому, единственным в эволюции мелких форм млекопитающих и птиц. Избыток (запас) прочности скелета локомоторного аппарата является адаптацией к преодолению динамических напряжений, диапазон которых у мелких форм млекопитающих относительно выше, чем у крупных (Alexander, 1980).

В онтогенезе млекопитающих периоды роста интегральной надежности скелета конечностей и периоды увеличения двигательной активности животного протекают гетерохронно. Морфологическая перестройка костной ткани, обуславливающая повышение прочности скелета, всегда предшествует во времени началу активной локомоции животного. Особенно наглядно эта закономерность проявляется в скелете локомоторного аппарата копытных, которые через несколько дней после рождения способны к активному передвижению. Несомненно, в этом проявляется эволюционный смысл более высокого запаса прочности скелета новорожденных и молодых животных по сравнению со взрослыми.

Следовательно, результаты изучения морфологии и биомеханических свойств скелета локомоторного аппарата наземных млекопитающих позволяют сделать заключение, что надежность скелета следует рассматривать в качестве сложного интегрального свойства, отражающего взаимосвязь структурных составляющих и функциональных напряжений кости как органа и скелета как системы. Динамическое равновесие, т. е.

колебание предела прочности в ряду исследованных млекопитающих (13,60—18,30 кгс/мм²) значительно ниже различий массы тела (опосум — слон). Внутренняя структура и ее химический состав также изменяются в относительно узких пределах (Мельник, 1965; Katz, 1980).

Следовательно, можно предположить, что надежность скелета конечностей в значительной степени обусловлена морфологическими и биомеханическими свойствами на уровне кости как органа и скелета как системы. Анализ результатов испытаний трубчатых костей до разрушения показал достаточно хорошо выраженную зависимость прочности костей от размеров и активности животного. Поэтому мы полагаем, что

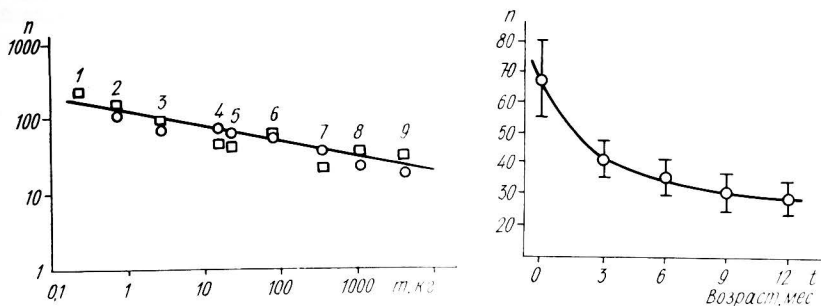


Рис. 1. Величина условного запаса прочности (n) у млекопитающих с различной массой тела (m) и характером локомоции:

○ — бедренная кость; □ — большеберцовая кость; 1 — серая крыса (*Rattus norvegicus*); 2 — еж (*Erinaceus europaeus*); 3 — заяц-русак (*Lepus europaeus*); 4 — косуля (*Capreolus capreolus*); 5 — собака (*Canis familiaris*); 6 — изюбр (*Cervus canadensis*); 7 — лошадь Пржевальского (*E. przewalskii*); 8 — домашний бык (*Bos taurus*); 9 — слон (*Elephas indicus*).

Рис. 2. Зависимость условного запаса прочности на сжатие трубчатых костей домашнего быка от возраста животного.

отношение максимальной (разрушающей) нагрузки скелетного элемента к массе животного и будет характеризовать тот условный запас прочности, который является одним из основных показателей надежности скелета. Это отношение имеет вид $n = \frac{p}{m}$, где n — коэффициент условного запаса прочности, p — разрушающая нагрузка кости при сжатии (кгс), m — масса животного (кг).

На рис. 1 показано изменение величины коэффициента условного запаса прочности некоторых скелетных элементов (среднее для плечевой, предплечья, бедренной и большеберцовой костей) млекопитающих, различающихся массой тела и характером локомоции. Анализ кривой свидетельствует о том, что величина коэффициента уменьшается с увеличением массы животного. Так, например, у слона (масса 4500 кг) коэффициент равен 18, а у крысы (масса 0,3 кг) — 221, т. е. более чем на порядок выше. Значение коэффициента условного запаса прочности в ряду млекопитающих от крысы до слона падает (наклон линии регрессии равен 0,27).

Таким образом, порог устойчивости скелета к разрушающим нагрузкам у мелких животных значительно выше, а относительное обременение скелета конечностей массой тела ниже, чем у крупных животных (табл. 2). Следовательно, надежность скелета локомоторного аппарата оказывается выше у мелких животных и снижается по мере увеличения массы тела животного. В общем сходные результаты получены нами и при исследовании птиц и рептилий.

В онтогенезе млекопитающих (в экспериментах использованы бурый медведь, собака, домашний бык) значение коэффициента условного запаса прочности падает с увеличением массы и, следовательно, возраста животных. При этом становление надежности скелета конечностей несколько опережает во времени начало периода активной локомоции

устойчивость кости к разрушению в условиях различных (в том числе экстремальных) нагрузок поддерживается благодаря определенному запасу (избыточности) прочности костной ткани и ее адаптации в этих границах. Установлена хорошо выраженная зависимость запаса прочности от массы и активности животного. Наблюдается закономерное уменьшение коэффициента запаса прочности в ряду млекопитающих с увеличением массы и снижением активности животных. Сходные изменения коэффициента получены и в постнатальном онтогенезе млекопитающих.

Мы рассмотрели некоторые вопросы надежности скелета локомоторного аппарата млекопитающих. Дальнейшие исследования следует, очевидно, проводить в направлении расширения объектов исследования на другие классы позвоночных, а также в пределах естественных групп.

- Берг А. И.* Кибернетика и надежность.— М.: Наука, 1963.— 218 с.
- Боголюбов Н. Н.* Энергетический метод функционального исследования в биологии.— В кн.: Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М., 1940, т. 1, с. 411—438.
- Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих.— Л.: Наука, 1972.— 334 с.
- Клыков В. И.* Морфо-функциональный анализ локтевого сустава некоторых копытных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1978.— 21 с.
- Мельник К. П.* Некоторые механические свойства трубчатых костей животных в связи с принципами функционирования их конечностей.— В кн.: Исследования по бионике. Киев, 1965, с. 42—48.
- Мельник К. П.* Прочность скелета у животных с измененным характером опоры.— Вестн. зоологии, 1972, № 6, с. 69—74.
- Мельник К. П.* Особенности строения и биомеханики скелета конечностей у млекопитающих с различным типом локомоции.— Бионика, 1973, 6, с. 164—169.
- Мельник К. П., Клыков В. И.* К вопросу о надежности скелета конечностей млекопитающих: Тез. докл. третьей Всес. конф. по проблемам биомеханики. Рига, 1983, т. 1, с. 183—185.
- Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии.— М.: Мир, 1969.— 215 с.
- Шмидт-Нильсон К.* Как работает организм животного.— М.: Мир, 1976.— 144 с.
- Янсон Х. А.* Биомеханика нижней конечности человека.— Рига: Зинатне, 1975.— 324 с.
- Alexander R. McN.* Forces in animal joints.— *Engineering in medicine*, 1980, 9, p. 93—97.
- Biewener A.* Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? — *J. exp. biol.*, 1982, 98, p. 289—301.
- Carter D. R., Smith D. J., Spengler D. M., Daly C. H., Frankel V. H.* Measurement and analysis of in vivo bone strains on the canine radius and ulna.— *J. biomechanics*, 1980, 13, p. 27—38.
- Katz J. L.* The structure and biomechanics of bone.— In: *The mechanical properties of biological materials. Symp., Leeds, 1979. Cambridge*, 1980, p. 137—168.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 27.10.83