

УДК 599.33:591.471.43

О. А. Михалевич, В. А. Гайченко

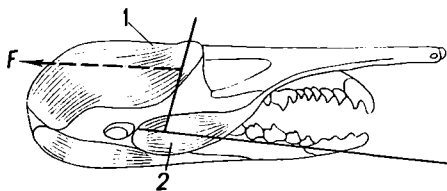
О БИОМЕХАНИКЕ ЖЕВАНИЯ ЗЕМЛЕРОЕК

Для достижения большей работоспособности участвующие в акте жевания органы должны частично статически, частично динамически обладать приспособительным устройством для выполнения специфических задач жевательного акта. В области челюстного аппарата это произошло за счет определенных биомеханических приспособлений (Bieggert, 1957; Davis, 1964; Washburn, 1947).

На конструкцию челюстного аппарата влияет способ добывания и состав пищи. Существует тесная связь между формой и функцией элементов жевательного аппарата, в частности венечного и сочленовного

Рис. 1. Основные жевательные мускулы землероек (по Гурееву, 1971):

1 — *m. temporalis*; 2 — *m. masseter*; *F* — направление силы, развиваемой *m. temporalis* при приведении нижней челюсти в движение.



отростков, положения челюстного сустава относительно оси нижней челюсти, височного мускула и массетера. Оказалось, что угол наклона венечного отростка к оси нижней челюсти у различных видов землероек различен (Гайченко, 1973). В связи с этим возникает задача определения взаимодействия различных участков нижней челюсти при акте жевания с помощью математической модели.

Известно, что у землероек наибольшую функциональную нагрузку при схватывании добычи и жевании несет височный мускул (Гуреев, 1971) — наиболее крупный и сильный из всех жевательных мышц (рис. 1). Он прикрепляется передней частью к венечному отростку нижней челюсти, а задней — к теменной и межтеменной костям. Направление силы, развиваемой им, примерно параллельно продольной оси нижней челюсти (рис. 1). Массетер, или собственно жевательный мускул, играет, ввиду своего слабого развития, лишь вспомогательную роль, ускоряя движение нижней челюсти. Крыловидные мускулы (наружный и внутренний) способствуют движению челюсти вперед и вверх, в основном уменьшая нагрузку на венечный и сочленовный отростки, возникающую при сокращении височного мускула. Как видно из рис. 2, нижняя сочленовная поверхность сочленовного отростка расположена на продольной оси нижней челюсти. Тогда упрощенная биомеханическая схема нижней челюсти будет иметь вид, представленный на рис. 3.

Из правила моментов следует: $Fa \cdot \sin \alpha = f \cdot l$; откуда

$$f = \frac{F \cdot a \cdot \sin \alpha}{l} \quad (1)$$

Анализируя выражение (1), можно сделать следующие предположения:

1) сила прижима передних резцов при углах наклона венечного отростка, близких к 90° , максимальна (т. к. $\sin \alpha \rightarrow 1$ при $\alpha \rightarrow 90^\circ$);

2) чем больше длина нижней челюсти тем меньшее усилие (при равных силах F) возникает на передних резцах;

3) при большей длине восходящей ветви достигается больший выигрыш в силе.

Для определения роли длины сочленовного отростка (λ) сила F по правилу параллелограмма разложена на составляющие t и w . Состав-

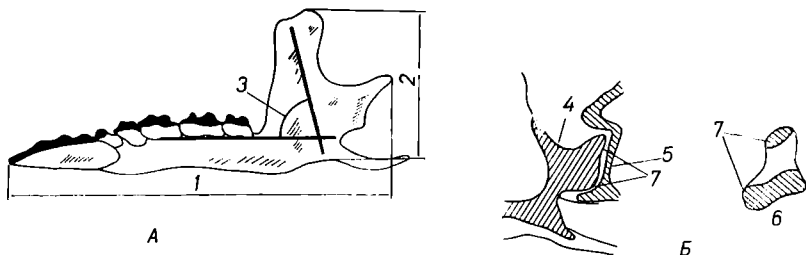


Рис. 2. Схема измерений нижней челюсти землероек (А) и сагитальный разрез через челюстной сустав (Б):

1 — общая длина нижней челюсти, 2 — высота восходящей ветви; 3 — угол наклона восходящей ветви к продольной оси нижней челюсти; 4 — сочленовный отросток; 5 — суставная впадина на черепе; 6 — вид сочленовного отростка сзади; 7 — верхняя и нижняя суставные поверхности.

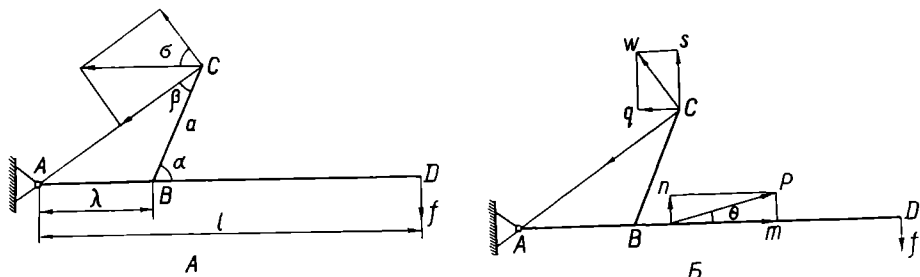


Рис. 3. Упрощенная биомеханическая схема действия сил в нижней челюсти:

А — без учета силы, развиваемой м. masseters; Б — с учетом этой силы (объяснение в тексте).

ляющая t действует по направлению к суставу, а составляющая w перпендикулярна ей. Тогда, исходя из правила моментов, следует

$$F \cdot AC \cdot \cos \sigma = f \cdot l, \quad (2)$$

где $\sigma = \beta + (90^\circ - \alpha)$, значит

$$\cos \sigma = \cos [\beta + (90^\circ - \alpha)] = \cos [90^\circ - (\alpha - \beta)] = \sin (\alpha - \beta). \quad (3)$$

Из треугольника ABC

$$AC^2 = AB^2 + BC^2 + 2AB \cdot BC \cdot \cos (180^\circ - \alpha) = \lambda^2 + a^2 + 2a\lambda \cdot \cos \alpha \quad (4)$$

По теореме синусов находим угол β :

$$\sin \beta = \frac{AB \cdot \sin (180^\circ - \alpha)}{AC} = \frac{\lambda \cdot \sin \alpha}{AC} \quad (5)$$

Так как $\cos \sigma = \sin (\alpha - \beta) = \sin \alpha \cdot \cos \beta - \cos \alpha \cdot \sin \beta = \sin \alpha \sqrt{1 - \sin^2 \beta} - \cos \alpha \cdot \sin \beta$, то подставляя значение (5), получим $\cos \sigma = \sin \alpha \times$

$$\times \sqrt{1 - \frac{\lambda^2 \sin^2 \alpha}{AC^2}} - \cos \alpha \frac{\lambda \cdot \sin \alpha}{AC} = \frac{1}{AC} (\sin \alpha \sqrt{AC^2 - \lambda^2 \sin^2 \alpha} - \lambda \cos \alpha \cdot \sin \alpha),$$

$$\begin{aligned} \text{а при подстановке выражения (4) } \cos \sigma &= \frac{1}{AC} (\sin \alpha \sqrt{\lambda^2 + a^2 + 2a \lambda \times} \\ &\times \overline{\cos \alpha - \lambda^2 \sin^2 \alpha} - \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha) = \frac{1}{AC} (\sin \alpha \sqrt{\lambda^2 + \lambda^2 \sin^2 \alpha +} \\ &+ \overline{2a \lambda \cos \alpha + a^2} - \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha) = \frac{1}{AC} (\sin \alpha \sqrt{\lambda^2 (1 - \sin^2 \alpha) +} \\ &+ \overline{2a \lambda \cos \alpha + a^2} - \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha). \end{aligned}$$

Так как $1 - \sin^2 \alpha = \cos^2 \alpha$, то подкоренное выражение представляет собой $a^2 + \lambda^2 \cos^2 \alpha + 2a \lambda \cdot \cos \alpha$, что равно $(a + \lambda \cos \alpha)^2$, тогда

$$\begin{aligned} \cos \sigma &= \frac{1}{AC} [\sin \alpha (a + \lambda \cos \alpha) - \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha] = \\ &= \frac{1}{AC} (a \sin \alpha + \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha - \lambda \sin \alpha \cdot \cos \alpha) = \frac{a \cdot \sin \alpha}{AC}. \end{aligned} \quad (6)$$

Из выражений (2) и (6) следует: $AC \cdot F \cos \sigma = f \cdot l$, тогда

$$f = \frac{F \cos \sigma \cdot AC}{l} = \frac{F \cdot \frac{a \cdot \sin \alpha}{AC} \cdot AC}{l} = \frac{F a \sin \alpha}{l}. \quad (7)$$

Выражения (1) и (7) тождественны. Из этого следует, что сила прижима передних резцов (при условии, что сочленовная поверхность лежит на продольной оси нижней челюсти) не зависит от длины собственно сочленовного отростка.

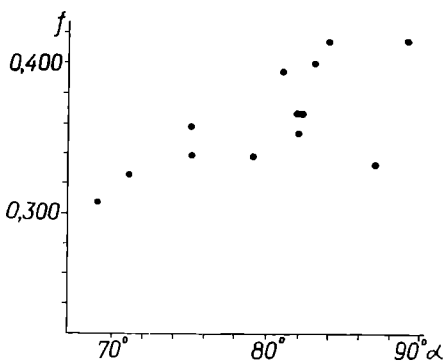
Теперь попытаемся рассмотреть усилия в челюстном суставе под действием сил *musculus temporalis* и *m. masseter*. Для этого разложим составляющую w на две: — q (горизонтальную) и s (вертикальную), а силу P на составляющие n (вертикальную) и m (горизонтальную). $m = P \cdot \cos \theta$, а $\cos \theta \rightarrow 1$ при $\theta \rightarrow 0$ (как мы наблюдаем у землероек). Поэтому m намного больше составляющей n и больше составляющей q , вследствие чего нижняя челюсть при кусании немного подается вперед, что согласуется с выводами А. А. Гуреева (1971).

Вертикальные составляющие n и s до некоторой степени снижают нагрузку на суставную поверхность черепа, компенсируя действие друг друга. Однако составляющая s больше и вызывает некоторое дополнительное давление на сустав, в результате чего нижняя суставная поверхность, которая и без того несет основную нагрузку при движении челюсти, значительно увеличивается, что и наблюдается у землероек всех видов. Верхняя же сочленовная поверхность является вспомогательной и производит скользкие движения, что подтверждают данные Сторха (Storch, 1968).

Изложенное выше позволяет объяснить строение суставной впадины на черепе и сочленовного отростка нижней челюсти (рис. 2). Нижняя часть суставной впадины массивная и удлиненная, верхняя — развита гораздо слабее. Задняя стенка впадины тонкая и представляет собой лишь костную перегородку, т. к. в челюстном суставе землероек не возникают направленные назад усилия.

Необходимо отметить, что при вычислении силы прижима на передних резцах мы определяли не саму силу F , а отношение усилия прижима резцов к силе, развиваемой *m. temporalis*. Таким образом, усилие прижима f обратно пропорционально относительной длине нижней челюсти (рис. 4), что полностью совпадает с эмпирическими выводами, полученными из выражений (1) и (7). Поскольку в выражения (1) и (7) входит

синус угла наклона восходящей ветви, очевидно, что усилие f зависит от абсолютной величины угла наклона. Наибольший выигрыш в силе достигается при увеличении угла наклона до 90° , т. к. $\sin 90^\circ = 1$. Углы меньше 70° и больше 90° при данном типе жевания неэкономичны по тем же причинам. Поэтому животные с относительно короткой нижней челюстью и углом наклона венечного отростка около 90° могут питаться более жесткими кормами, нежели животные с нижней челюстью такой же дли-



ны, но с гораздо меньшим углом наклона венечного отростка. Аналогичный вывод будет справедливым и для животных с одинаковыми углами наклона отростка, но различной относительной величиной нижней челюсти (например, у *Crocidura suaveolens* и *Sorex araneus* одинаковые углы наклона, но разная относительная величина нижней челюсти). И

Рис. 4. Зависимость силы прижима нижней челюсти от абсолютной величины угла наклона восходящей ветви.

хотя более мелкие землеройки питаются в основном мягкой пищей (личинки различных беспозвоночных), *Crocidura suaveolens* охотно поедает различных жуков, хитиновый панцирь которых по прочности не сравнится с мягкими покровами личинок (Гуреев, 1971).

В связи с этим становится очевидным механизм различных приспособлений землероек к питанию в результате чисто механических изменений челюстного аппарата. Иллюстрацией этому может служить изменение угла наклона венечного отростка и изменение относительной величины нижней челюсти у *Sorex araneus* по сравнению с ископаемыми *S. araneus praetetragonurus* (таблица). По нашим расчетам, ископаемые землеройки питались более твердыми кормами, нежели рецентные *S. araneus*, что видно из различных усилий прижима нижней челюсти. Таким

Вид землероек	Угол наклона венечного отростка α	Отношение длины (1) нижней челюсти к ее высоте (2)	Сила f	n
<i>Crocidura leucodon</i>	89	2,4	0,4148	22
<i>C. güldenstaedti</i>	83	2,5	0,4002	23
<i>C. suaveolens</i>	81	2,5	0,3951	25
<i>Neomys fodiens</i>	75	2,8	0,3378	14
<i>N. anomalus</i>	69	3,05	0,3071	6
<i>Sorex araneus</i>	82	2,7	0,3668	25
<i>S. a. praetetragonurus</i>	81	2,6	0,4094	24
<i>S. asper</i>	75	2,7	0,3578	5
<i>S. arcticus</i>	79	2,9	0,3385	18
<i>S. alpinus</i>	87	3,0	0,3328	10
<i>S. unguiculatus</i>	82	2,7	0,3668	14
<i>S. caecutiens</i>	82	2,6	0,3536	7
<i>S. minutus</i>	71	2,9	0,3260	25
<i>S. daphaenodon</i>	84	2,4	0,4144	4

образом, можно считать установленной зависимость строения челюстного аппарата землероек от типа питания животного.

Зависимость силы прижима нижней челюсти от абсолютных значений углов наклона венечного отростка у различных землероек имеет параболический характер и методом наименьших квадратов может быть описана формулой

$$f = 0,01987 + 0,001364\alpha + 0,00003825\alpha^2. \quad (8)$$

Тогда, сравнивая формулы (1) и (8), которые получены разными путями, но выражают силу прижима челюсти, можно приравнять их правые части:

$$\frac{a \cdot \sin \alpha}{l} = 0,01987 + 0,001364\alpha + 0,00003825\alpha^2. \quad (9)$$

Отсюда

$$\frac{l}{a} = \frac{\sin \alpha}{0,01987 + 0,001364\alpha + 0,00003825\alpha^2}, \quad (10)$$

или

$$l = \frac{a \cdot \sin \alpha}{0,01987 + 0,001364\alpha + 0,00003825\alpha^2}. \quad (11)$$

Зная высоту венечного отростка и угол его наклона, по формуле (11) легко можно рассчитать длину нижней челюсти; а зная лишь угол наклона, по формуле (10) можно рассчитать приблизительную величину отношения длины нижней челюсти к высоте венечного отростка. Задачи подобного плана довольно часто встречаются в палеонтологических исследованиях, поскольку нижние челюсти ископаемых землероек часто фрагментарны.

ЛИТЕРАТУРА

- Гайченко В. А. 1973. Морфологічні особливості будови нижньої щелепи деяких землеройок фауни СРСР. Зб. праць зоомузею. 35. Київ, с. 81—83.
 Гуреев А. А. 1971. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.
 Biegert J. 1957. Der Formwandel des Primatenschadels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopfgane. *Morphol Jb*, v. 97, p. 77—199.
 Davis D. D. 1964. The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana, Zool. mem.*, v. 3, p.
 Storch G. 1968. Funktionstypen des Kiefergelenks bei Säugetieren. *Natur und Mus.*, v. 98, (2), p. 41—46.
 Washburn S. L. 1947. The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *Anat. rec.*, v. 99, p. 239—248.

Институт зоологии АН УССР

Поступила в редакцию
14.IV 1975 г.

O. A. Mikhalevich, V. A. Gaichenko

ON CHEWING BIOMECHANICS IN SHREWS

Summary

Having studied the simplest mathematical model of the chewing act in shrews, the authors advanced a supposition on the dependence of the press force of the mandible on its dimensions and inclination angle of the ascending branch. A formula is presented, which will be of use when determining an approximate length of the mandible, height of the ascending branch and inclination angle of the coronoid process from the fragmentary material.

Institute of Zoology, Academy of Sciences,
Ukrainian SSR