

УДК 599.742.1:591.17

О ЗАВИСИМОСТИ ПАРАМЕТРОВ ЛОКОМОТОРНОГО ЦИКЛА СОБАКИ ОТ СКОРОСТИ ЕЕ ДВИЖЕНИЯ

В. С. Коток

(Институт зоологии АН УССР)

В связи с развитием бионики, в частности ее биомеханического направления, призванного создавать новые средства передвижения путем технического моделирования органов локомоции животных, вопросам биомеханики конечностей животных в настоящее время уделяется много внимания. Достаточно сказать, что два крупнейших зоологических общества — Лондонское и Американское — провели в 1961 г. и 1962 г. специальные симпозиумы по проблемам локомоции позвоночных. И хотя на этих симпозиумах много внимания уделялось таким видам локомоции, как плавание и полет, значительное число сообщений было посвящено детальному анализу локомоции наземных четвероногих. Большинство ученых считает, что использовать достижения живой природы в технике можно, только основательно изучив принципы строения и функционирования конечностей животных. Для этого методики морфологических, физиологических (особенно электро-физиологических) и экспериментальных исследований необходимо сочетать с изучением физико-химических и механических характеристик и применять также математический анализ. Особенно важно рассматривать и анализировать работу аппарата локомоции как систему сфазировано действующих четырех конечностей, а конечность — как единый механизм.

Настоящее сообщение посвящено выяснению зависимости временных характеристик локомоторного цикла от скорости движения животного. Вопросы временной структуры шага рассматривались в ряде классических работ (Weber W. и Weber E., 1836; Марей, 1875; Muybridge, 1877; Braun и Fischer, 1895; 1899; Бернштейн, 1940; Касьяненко, 1947 и др.). В последнее время появились исследования, посвященные анализу временной структуры шага и бега человека (Eberhert, 1954; Murray, 1964; Славуцкий, Бороздина, 1966; Букреева, 1969; Панфилов, 1970; Морейнис, 1971; Менделевич, Старцева, 1971 и др.) и животных (Землянский, 1957; Gray, 1961; Ottoway, 1961; Иванова, Оганесян, 1964; Аршавский и др., 1965; Орловский, Шик, 1965; Орловский и др., 1966; Hildebrand, 1966; Фролов, 1970 и др.). В большинстве этих работ рассматриваются отдельные параметры локомоторного цикла. Все авторы признают, что временная структура шага находится в определенной зависимости от скорости движения человека и животного. Расхождения в деталях анализа локомоции человека и животных, вероятно, объясняются различием используемых методик.

Мы стремились выяснить зависимости продолжительности периодов опоры и переноса конечности в локомоторном цикле, а также длины шага задней конечности собаки от скорости движения и др. Подографическое исследование проведено на четырех взрослых собаках. Каждая из них была в контрольном эксперименте от 5 до 10 раз. Электрическая цепь замыкалась при опоре животного на почву с помощью микровыключателей типа КМ2-1, вмонтированных в подошву мягких башмачков и соединенных проводами с источником питания. В качестве регистрирую-

щего прибора использовали шлейфный осциллограф типа Н-700. Животные двигались по ленте третбана шириной 60 см и длиной 4 м. Собаки были примерно одинакового возраста и веса. Подограмму записывали синхронно для левой и правой задних конечностей предварительно натренированных животных. В сообщении представлены результаты анализа подограмм правой задней конечности. В таблицах приведены усредненные из 10—15 локомоторных циклов данные. Цифровые материалы обработаны на вычислительной машине «Вильнюс».

Рассмотрим средние абсолютную и относительную продолжительность периодов опоры и переноса правой задней конечности четырех собак при различных скоростях движения (табл. 1). При сравнении данных видно, что абсолютная продолжительность периода опоры задней конечности у всех подопытных собак при всех скоростях движения очень близка, и с возрастанием скорости движения заметно уменьшается: у I—III собак в 2,6, у IV — даже в 3 раза. Таким образом, при увеличении скорости движения значительно сокращается время опоры. Относительная продолжительность периода опоры задней конечности уменьшается с увеличением скорости движения. Так, у I и II собак относительная продолжительность периода опоры уменьшается на 18, а у III и IV — соответственно на 23 и 22%.

Т а б л и ц а 1

Зависимость абсолютной (сек) и относительной (%) продолжительности периодов опоры и переноса правой задней конечности собаки от скорости ее движения

Объект исследования	Скорость движения, м/сек					
	0,83				1,39	
	Тозк, М ± σ	$\frac{\text{Тозк}}{\text{Т}} \cdot 100$	Тпзк, М ± σ	$\frac{\text{Тпзк}}{\text{Т}} \cdot 100$	Тозк, М ± σ	$\frac{\text{Тозк}}{\text{Т}} \cdot 100$
I собака	0,52 ± 0,019	58,4	0,37 ± 0,014	41,6	0,39 ± 0,016	54,9
II собака	0,53 ± 0,014	63,1	0,31 ± 0,014	36,9	0,36 ± 0,014	57,1
III собака	0,54 ± 0,020	65,1	0,29 ± 0,014	34,9	0,34 ± 0,009	53,9
IV собака	0,66 ± 0,018	62,3	0,40 ± 0,020	37,7	0,44 ± 0,015	57,9

Объект исследования	Скорость движения, м/сек					
	1,39		2,22			
	Тпзк, М ± σ	$\frac{\text{Тпзк}}{\text{Т}} \cdot 100$	Тозк, М ± σ	$\frac{\text{Тозк}}{\text{Т}} \cdot 100$	Тпзк, М ± σ	$\frac{\text{Тпзк}}{\text{Т}} \cdot 100$
I собака	0,32 ± 0,014	45,1	0,20 ± 0,010	40,0	0,30 ± 0,010	60,0
II собака	0,27 ± 0,014	42,9	0,21 ± 0,010	45,6	0,25 ± 0,010	54,4
III собака	0,29 ± 0,010	46,1	0,21 ± 0,008	42,0	0,29 ± 0,010	58,0
IV собака	0,32 ± 0,016	42,1	0,21 ± 0,015	40,4	0,31 ± 0,015	59,6

Примечание: Тозк — период опоры задней конечности; Тпзк — период переноса задней конечности; Т — полный цикл движения задней конечности.

Второй компонент локомоторного цикла конечности — период переноса ее из заднего положения мимо опирающейся противоположной конечности в переднее положение до соприкосновения с почвой. В этот период энергии затрачивается меньше, чем в период опоры. Перенос конечности осуществляется по определенной траектории, благодаря координации функций мышц центральной нервной системой и использованию

реактивных — внешних и внутренних — сил. Продолжительность периода переноса задней конечности в абсолютных и в относительных единицах почти одинакова у всех собак при различных скоростях движения, а в абсолютных единицах мало зависит от скорости движения. Так, у I собаки время переноса конечности уменьшилось лишь на 0,07, у II — на 0,06 и у IV — на 0,09 сек. Продолжительность периода переноса конечности в относительных единицах при увеличении скорости движения быстро возрастает у всех подопытных животных. Так, у I и II собак время переноса конечности увеличилось соответственно на 19 и 18%, у III и IV — соответственно на 23 и 22%. Этот прирост времени прямо пропорционален той доле времени в относительных единицах, на которую уменьшается продолжительность периода опоры задней конечности, и можно сказать, что эта зависимость является отражением закона сохранения количества движения.

Изучали ритм работы задней конечности (результаты, вычисленные по формуле — $T_{озк} : T_{пзк}$, представлены в табл. 2). Как видим, ритм работы задней конечности снижается с увеличением скорости движения в основном за счет уменьшения продолжительности периода опоры конечности и относительного увеличения продолжительности периода переноса. Поэтому с увеличением скорости движения циклы работы конечностей сочетаются так, что возникают моменты, когда обе конечности одновременно находятся в воздухе. Так, при скорости 0,82 м/сек в работе левой и правой задних конечностей периоды опоры перекрываются частично, при скорости 1,39 м/сек подобные перекрытия сводятся до минимума, а при скорости 2,22 м/сек — исчезают и возникают моменты перекрытия периодов переноса конечностей (табл. 3). Моменты совместного «полета» задних конечностей возникают в конце периода переноса левой и начале периода переноса правой, а также в конце периода переноса правой и начале периода переноса левой.

Таблица 2

Зависимость ритма работы задней конечности собаки от скорости ее движения

Скорость движения, м/сек	Отношение $T_{озк} : T_{пзк}$ для			
	I собаки	II собаки	III собаки	IV собаки
0,83	1,405	1,710	1,864	1,662
1,39	1,220	1,334	1,173	1,377
2,22	0,666	0,838	0,724	0,677

Таблица 3

Зависимость времени (в сек) перекрытий периодов опоры и переноса левой и правой задних конечностей собаки от скорости ее движения

Объект исследования	Скорость движения, м/сек		
	0,83	1,39	2,22
	Перекрытие периодов опоры		Перекрытие периодов переноса
I собака	0,075	0,035	0,050
II собака	0,110	0,045	0,020
III собака	0,125	0,025	0,040
IV собака	0,110	0,040	0,040

Известно, что каждый локомоторный цикл конечности состоит из периодов опоры и переноса, т. е. $T = T_{озк} + T_{пзк}$. С увеличением скорости движения продолжительность локомоторного цикла заметно уменьшается: у I собаки в 1,78, у II — в 1,82, у III — в 1,66 и у IV — в 2,04 раза (табл. 4). Поскольку время переноса конечности более или менее неизменно, то продолжительность локомоторного цикла уменьшается в основном в результате сокращения периода опоры (табл. 4). С увеличением скорости движения уменьшается абсолютная величина среднего квадратического отклонения (σ) от T среднего. По-видимому, это

объясняется тем, что с увеличением скорости движения животного параметры циклов приближаются к оптимальным, т. е. ярче проявляется единство строения и функции органа (конечности).

Таблица 4

Продолжительность локомоторного цикла при различных скоростях движения собаки

Скорость движения, м/сек	Продолжительность локомоторного цикла ($M \pm \sigma$), сек			
	I собаки	II собаки	III собаки	IV собаки
0,83	0,89 \pm 0,031	0,84 \pm 0,029	0,83 \pm 0,022	1,06 \pm 0,026
1,39	0,71 \pm 0,026	0,63 \pm 0,025	0,61 \pm 0,014	0,76 \pm 0,025
2,22	0,50 \pm 0,210	0,46 \pm 0,022	0,50 \pm 0,013	0,52 \pm 0,023

Мы выяснили также зависимость частоты локомоторных циклов конечности от скорости движения собаки, которая определяется по формуле $N=1/T$ (табл. 5). С ускорением бега частота локомоторных циклов у I собаки возрастает от 1,12 до 2,00 циклов в 1 сек; у II — от 1,19 до 2,17, у III — от 1,20 до 2,00, у IV — от 0,94 до 1,93. Таким образом, скорость бега собаки увеличивается и за счет увеличения количества локомоторных циклов в секунду.

Таблица 5

Зависимость частоты локомоторных циклов от скорости движения собаки

Скорость движения, м/сек	Частота локомоторных циклов ($N = 1/T$), цикл/сек			
	I собаки	II собаки	III собаки	IV собаки
0,83	1,12	1,19	1,20	0,94
1,39	1,40	1,59	1,64	1,31
2,22	2,00	2,17	2,00	1,93

Для определения длины шага собаки при движении по ленте третбана мы пользовались формулой $S=V \cdot T$, где V — скорость движения ленты третбана, T — время полного цикла движения конечности. Из табл. 6 видно, что у всех четырех собак по мере повышения скорости движения увеличивается длина шага, причем большей частью за счет относительного увеличения периода переноса конечности. У I собаки длина шага увеличилась в 1,50, у II — в 1,47, у III — в 1,61 и у IV — в 1,40 раза.

Таблица 6

Зависимость длины шага собаки от скорости ее движения

Скорость движения, м/сек	Длина шага ($M \pm \sigma$), м			
	I собаки	II собаки	III собаки	IV собаки
0,83	0,738 \pm 0,018	0,697 \pm 0,019	0,688 \pm 0,024	0,879 \pm 0,015
1,39	0,986 \pm 0,013	0,875 \pm 0,015	0,847 \pm 0,016	1,056 \pm 0,014
2,22	1,110 \pm 0,013	1,021 \pm 0,015	1,110 \pm 0,013	1,154 \pm 0,014

Таким образом, наши исследования показывают, что параметры локомоторного цикла, характеризующие движение задних конечностей собаки, при увеличении скорости движения изменяются неодинаково;

длина шага, относительное время переноса задней конечности и частота локомоторных циклов увеличиваются, а продолжительность локомоторного цикла, абсолютное и относительное время опоры задних конечностей уменьшаются и ритм работы снижается. Абсолютная величина времени переноса задних конечностей изменяется незначительно. Следовательно, скорость движения собаки увеличивается за счет одновременного увеличения длины шага и частоты локомоторных циклов.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Аршавский Ю. И., Коц Я. М., Орловский Г. Н., Родионов И. М., Шик М. Л. 1965. Исследование биомеханики бега собаки. Биофизика, т. 10, в. 4.
- Бернштейн Н. А. 1940. Исследование по биодинамике ходьбы, бега и прыжка. М.
- Букреева Д. П. 1969. О возрастных особенностях биодинамики и регуляции ходьбы. Физиол. журн. СССР, т. 55, № 1.
- Землянский В. Н. 1957. Размах движения в суставах конечностей рысистых лошадей. Сб. тр. Харьк. зоотех. ин-та., т. 9. Харьков.
- Иванова С. Н., Оганесян А. А. 1964. К биодинамике ходьбы у собак в норме и после гемисекции спинного мозга. В сб.: «Механизмы компенсаторных приспособлений». М.
- Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади. Функциональный анализ. К.
- Марей Э. 1875. Механика животного организма. Передвижение по земле и воздуху. СПб.
- Менделевич И. А., Старцева Т. Е. 1971. Подографическое исследование ходьбы в норме. Протезирование и протезостроение, в. 26.
- Морейнис И. Ш. 1971. Биомеханический анализ ходьбы в норме и на протезах. Там же.
- Орловский Г. Н., Шик М. Л. 1965. О стандартных элементах циклического движения. Биофизика, т. 10, в. 5.
- Орловский Г. Н., Северин Ф. В., Шик М. Л. 1966. Влияние скорости и нагрузки движений при беге собаки. Там же, т. 11, в. 2.
- Панфилов В. Е. 1970. Исследование биомеханических параметров ходьбы человека. Временная структура шага. Там же, т. 15, в. 5.
- Славуцкий Я. Л., Бороздина А. А. 1966. Комплексное количественное исследование электрической активности мышц и элементов кинематики и динамики ходьбы. Ортопедия, травматология и протезирование, № 9.
- Фролов Ю. П. 1970. Кинематика бега зайцеобразных. Вопросы зоологии. Уч. зап. Куйб. гос. пед. ин-та, им. В. В. Куйбышева.
- Graun W. u. Fischer O. 1895. Der Gang des Menschen. Bd. 1. Leipzig.
- Их же. 1899. Der Gang Menschen. Bd. II.
- Gray J. 1961. General principles of vertebrate locomotion. В кн.: «Symposium Zool. Soc London», № 5. Vertebrate locomotio. London.
- Eberhart H. D. 1954. The Principal Elements in Human Locomotion. Ch. 15. В сб.: «Human Limbs and their substitutes». London.
- Hildebrand M. 1966. Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods. Folio Biotheoretica, № 6.
- Murray L. 1964. Walking Patterns of Normal Men. J. of Bone and Joint Surgery, v. 46—A, № 2.
- Muybridge E. 1877. Animal locomotion. Philadelphia.
- Ottoway C. W. 1961. Vertebrate locomotion. В кн.: «Symposium Zool. Soc. London», № 5. London.
- Weber W. u. Weber E. 1836. Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge eine anatomisch-physiologische Untersuchung. Gottingen.

Поступила 29.VI 1972 г.

**CONCERNING DEPENDENCE OF DOG LOCOMOTOR CYCLE
PARAMETERS ON ITS MOTION RATE**

V. S. Kotok

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

S u m m a r y

Parameters of locomotor cycle of dog pelvic limbs change differently with an increase of motion rate. In particular, with an increase of motion rate the length of step, relative time of transfer of hind limbs and frequency of locomotor cycles increase and duration of locomotor cycle, relative and absolute time of support of hind limbs and rhythm of the work decrease. Absolute value of time of hind limb transfer changes insignificantly.