

УДК 591.175.4

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ВОПРОСЫ БИОМЕХАНИКИ ЗАДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ ПТИЦ

А.В. Зиновьев, Ф.Я. Держинский

Задняя конечность птиц, как и другие узлы опорно-двигательной системы, играет важную роль в определении уникальной экологической ниши и тем самым — в экологической сегрегации видов. Она обеспечивает относительно медленное, обычно не сопряженное с высокой мощностью и весьма тонко контролируемое перемещение животного вне полета по разнообразным твердым субстратам, по воде и под водой. В связи с этим морфофункциональная организация костно-мышечного аппарата задней конечности у каждого конкретного вида четко отражает ответственные черты его морфоэкологической специфики, один из важных ее аспектов.

Как писал К.А. Юдин (1965), обосновывая представление о возможностях и требованиях морфобиологического, или морфоэкологического метода, нацеленного на отображение филогенеза в форме конкретного процесса адаптации, перспектива его продуктивного использования очень сильно зависит от уровня предварительной разработки сравнительной и функциональной морфологии избранных для изучения модельных узлов. Поскольку органы опорно-двигательной системы выполняют механические функции, их функциональная морфология есть биомеханика. Узлы этой системы предоставляют исследователю особенно благоприятные возможности для функционального анализа и изучения адаптации, поскольку позволяют судить об отправлениях органов и строить достаточно далеко заходящие гипотезы уже на основе морфологического материала. Действительно, морфология костно-мышечных аппаратов может служить практически неисчерпаемым источником фактов, притом имеющих видоспецифический характер. Морфоэкологический метод открывает путь к убедительной интерпретации этого материала в функциональном и экологическом плане, в направлении вскрытия путей приспособительной эволюции видов и групп, а значит — реконструкции филогении.

С небольшим допущением можно считать, что задняя конечность птиц расположена в парасагитальной плоскости. Важные вопросы функционирования плоской 3-звенной Z-образной конечности (у птиц и млекопитающих) в течение фазы опоры недавно рассмотрены А.Н. Кузнецовым (1999). Главное внимание этот автор уделяет истолкованию общей конструкции такой ноги на основе аргументов, связанных с энергетикой локомоции, хотя в определенной мере затрагивает и взаимоотношения мышц

с частями скелета. В целом же в имеющейся литературе по функциональной морфологии задних конечностей птиц существует немало разногласий и неясных умозрительных толкований. Взять хотя бы утверждения о том, что каудальный подвздошновертельный мускул является ретрактором бедренной кости (Cracraft, 1971), а антитрохантер служит для предотвращения поломки ее шейки (Raikow, 1985). Или, например, что короткий малоберцовый мускул — это действенный дорсальный сгибатель (!) интратарзального сустава (Moreno, 1990), несмотря на свое в высшей степени странное крепление на цевке, отличное от такового *m. tibialis cranialis* — действительно эффективного дорсального сгибателя упомянутого сустава.

Это свидетельствует о существовании настоящей потребности в построении более или менее строгой биомеханической модели задней конечности птиц.

В настоящем сообщении представлена разработка упрощенной модели задней конечности и приемов ее биомеханического анализа, нацеленного на создание последовательной картины взаимодействия включенных в модель костных элементов и мышц в условиях достаточно типичной и ответственной в экологическом отношении ситуации.

Роль объекта в общей модели выполняет задняя конечность банкивской курицы (*Gallus gallus bankiva* L.) как более или менее генерализованный вариант конструкции. А в качестве биологически ответственных ситуаций взят набор поз, возникающих в различные моменты фазы опоры при движении птицы шагом с постоянной скоростью, — в начале этой фазы, тотчас после момента наступания, далее в середине, когда проекция центра масс на грунт совпадает с точкой опоры, и, наконец, в конце толчка. Реальные значения углов наклона звеньев конечности определены по кинокадрам движения двухнедельного цыпленка, полученным в 1979 г. совместно с НИИ Механики МГУ (частота съемки 290 кадр./с, оператор В.С. Соловьев, руководитель работ проф. Е.А. Девянин).

Для построения последовательной модели необходимо воспользоваться какой-либо более или менее строгой системой рассуждений, в роли которой для частей костно-мышечной системы хорошо показала себя статика (первый раздел теоретической механики) в графической интерпретации. Такой подход использован Куммером (Kumner, 1959) в анализе биомеханики скелета млекопитающих, позже он нашел широкое применение при изучении челюстного аппарата птиц (Держинский, 1972) и млекопитающих (Никольский, 1997). В этом случае интерпретация силового взаимодействия скелетных элементов,

связок и мышц имеет вид чертежа, наложенного на изображение анализируемого аппарата, что позволяет совместить строгость анализа с наглядностью, сохранить должную связь формальных построений с реальными чертами геометрии конкретного объекта. На упомянутом чертеже силы изображаются прямыми стрелками — векторами, которые точно передают направление, а по длине пропорциональны величинам сил. Процедура анализа предусматривает возможность свободного переноса векторов сил вдоль линий действия.

МЕХАНИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЗАДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ ПТИЦЫ

На первом этапе решения поставленной задачи должна быть построена упрощенная механическая модель аппарата, предположительно обладающая наиболее общими его свойствами; она составит непосредственный объект функционального анализа.

Скелетная часть такой упрощенной модели включает 4 крупные кости и несколько мелких. Это тазобедренная кость, *tibiotarsus* и цевка, а также фаланги III пальца. Кроме того, на схемах изображены не затронутые анализом малая берцовая кость, 1-я плюсневая кость и фаланги остальных пальцев. Свободная конечность рассматривается в модели как плоское образование: суставам между ее звеньями приписана способность к взаимному вращению около четко определенных поперечных осей. В отличие от них сферический тазобедренный сустав имеет точку вращения и потому требует рассмотрения в трехмерном пространстве, тем более что эта точка (центр головки бедра) располагается не в той парасагиттальной плоскости, которую занимает конечность, а медиальнее.

Мышцы ради упрощения представлены только векторами сил сокращения. В модели использованы следующие мышцы.

1. Длинная заднебедренная мышца, которая оканчивается на *tibiotarsus*, как медиальный сгибатель голени (*m. flexor cruris medialis*, иначе полуперепончатая мышца), но может быть более круто ориентирована, как подвздошно-малоберцовая мышца (*m. iliofibularis*, иначе двуглавая мышца бедра).

2. Аналогичным образом ориентирована короткая мышца, которая начинается на тазу вентральнее, а оканчивается на дистальной части бедренной кости, как лобково-седалищно-бедренная (*m. puboischiofemoralis*, иначе аддуктор бедра).

3. Приблизительно параллельная позвоночнику, а в данном случае условно принятая строго горизонтальной короткая мышца тазобедренного сустава, соединяющая передний отдел подвздошной кости с латеральной поверхностью проксимального конца бедренной кости, подобно мощной задней подвздошно-вертельной мышце (*m. ilirotrochantericus caudalis*).

4. Короткий абдуктор конечности, который располагается над тазобедренным суставом, нисходя от дорсального подвздошного гребня к вертелу бедренной кости подобно *m. iliofemoralis externus* (иначе средней и малой ягодичной мышце).

5. Длинный разгибатель коленного сустава — латеральная подвздошно-большеберцовая мышца (*m. iliotibialis lateralis*), которая его огибает (включая коленную чашечку сухожилием), проходя широким тонким поверхностным пластом от подвздошной кости к основанию *tibiotarsus*.

6. Короткий разгибатель коленного сустава, как срединная бедренно-большеберцовая мышца (*t. femorotibialis medius*), волокна которой тянутся к тому же сухожилию от передней стороны бедренной кости.

7. Сгибатель (или вентральный разгибатель) интертарзального сустава, соответствующий короткой медиальной порции икроножной мышцы (*m. gastrocnemius medialis*); он соединяет проксимальные концы *tibiotarsus* и цевки, огибая сустав сзади поверх большеберцового хряща (*cartilage tibialis*).

8. Длинный сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum longus*), который начинается на обеих костях голени, вентрально огибает своим сухожилием интертарзальный, плюсно-фаланговый и межфаланговые суставы, а оканчивается на когтевой фаланге каждого из трех передних пальцев.

Радиусы дуг, по которым сухожилия огибают суставы, увеличены за счет коленной чашечки, большеберцового хряща, а в плюсно-фаланговом и межфаланговых суставах — благодаря подсуставным хрящам. Чтобы отразить это обстоятельство, на чертеже модели в боковой проекции около центров трех суставов проведены окружности нужного радиуса, которые будем условно называть «шквивами».

Центр масс, к которому в той или иной мере привязаны создаваемые конечностями усилия, расположен у курицы приблизительно в области коленного сустава, который благодаря этому в значительной степени выполняет роль точки подвески конечности. Ориентация передаваемой конечностью силы толчка, на которую фунт отвечает равной, но противоположно направленной реакцией (сила P на приводимых рисунках), была предметом оживленной дискуссии. Как было показано, ее наклон постоянен: в начале фазы опоры она несколько отклонена назад, в середине вертикальна, а к концу все заметнее наклоняется вперед. Джейс и Элексендер (Jayes, Alexander, 1978) ввели понятие об условной точке-мишени, в которую направлена сила реакции грунта на протяжении фазы опоры. Эта точка располагается на некоторой высоте над точкой подвески конечности (в данном случае это коленный сустав) и совпадает с экспериментально полученной для перепела (Clark, Alexander, 1975).

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СИЛ В СЕРЕДИНЕ ФАЗЫ ОПОРЫ

За исходную позицию для анализа распределения мускульных сил можно принять среднее положение опорной конечности (рис. 1), которое совпадает с позой покоя. В этом случае линия действия передаваемой конечностью силы (веса птицы) вертикальна и проходит через центр коленного сустава. Будем исходить из допущения, что на стопе ее линия действия попадает в область проксимального межфалангового сустава III пальца. Требуется определить расположение и величину мускульных сил, необходимых, чтобы уравновесить равную и противоположно ей направленную силу (P), с которой на нее реагирует грунт. Тем самым будут выяснены условия поддержания неподвижного, статического состояния птицы в избранной позе (ее движение совершается с постоянной скоростью по инерции и усилий не требует).

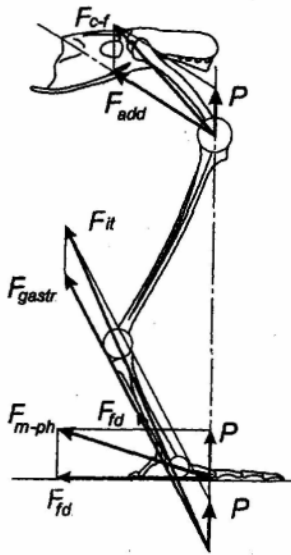


Рис. 1. Биомеханическая модель задней конечности банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) в середине фазы опоры при движении шагом. Взаимодействие мускульных сил с реакцией опоры в парасагиттальной плоскости. Объяснения см. в тексте

Анализ распределения сил в парасагиттальной плоскости. Начнем анализ с области стопы. Проходя впереди от плюсно-фалангового сустава III пальца, сила P стремится вызвать его переразгибание и должна быть уравновешена усилием длинного сгибателя пальцев (F_{fd}). Линию действия этой силы проводим согласно позиции конечного отрезка сухожилия мускула, по касательной к шкиву упомянутого сустава. Равновесие достигается в том случае, если равнодействующая сила (сумма двух

векторов) проходит через центр вращения интересующего нас сустава. Ее линию действия (F_{m-ph}) проводим через упомянутый центр и точку пересечения двух предыдущих линий. Два луча и отрезок, пересекающиеся в одной точке, позволяют построить параллелограмм и тем самым определить необходимую силу сокращения длинного сгибателя пальцев.

Чтобы определить условия равновесия в интертарзальном суставе, диагональ будущего параллелограмма (F_{it}) направляем в его центр, а вектор мускульной силы — согласно ориентации конечного отрезка ахиллова сухожилия, принадлежащего его специфическому сгибателю — икроножной мышце. Изображаем этим же вектором силу длинного сгибателя пальцев, для простоты пренебрегая тем, что его сухожилие в действительности проходит чуть глубже — ближе к центру сустава. В результате обнаруживаем, что требуется мускульная сила, существенно превышающая вектор F_{fd} . Из этого следует, что в данной позе для неподвижной фиксации интертарзального сустава необходимо еще сокращение икроножной мышцы с силой F_{gastr} .

В коленном суставе существует равновесие по условию, поскольку линия действия силы P проходит через его центр. Поэтому следующая задача — определение условий равновесия в тазобедренном суставе. Сила тяжести, проходя далеко впереди от этого сустава, вызывает тенденцию отклонения бедра вперед (протракции), которая должна быть компенсирована усилием короткого мускула-ретрактора, т. е. аддуктора бедра, или лобково-седалищно-бедренной мышцы. Оканчиваясь на бедренной кости, она не оказывает влияния на коленный сустав. Итак, в центре коленного сустава пересекаются линии действия трех сил — реакции грунта (P), мускульной силы (F_{add}) и их равнодействующей (F_{c-f}), представляющей собой направленную в центр тазобедренного сустава силу продольного сжатия бедренной кости.

Проблема поддержания ротационного равновесия конечности. На этом задача активного противодействия многорычажной модели конечности действию передаваемой силы в проекции на сагиттальную плоскость как будто решена. Но нужно еще учесть то важное условие, что силы P и F_{add} лежат в разных плоскостях, причем обе «промахиваются» мимо центра тазобедренного сустава. Вследствие этого каждая из них имеет плечо относительно этой точки и порождает момент вращения конечности в поперечной (рис. 2) и фронтальной (рис. 3) плоскостях.

В поперечной плоскости (рис. 2, А) сила реакции опоры P вертикально восходит от точки опоры конечности на грунт, которую мы условно расположили под центром масс, т.е. медиальнее всех трех суставов конечности. При этом сила P порождает в них изгибающие моменты. В интертарзальном и коленном сочленениях эти моменты нейтрализуются суставными связками, эффективно ограничивающи-

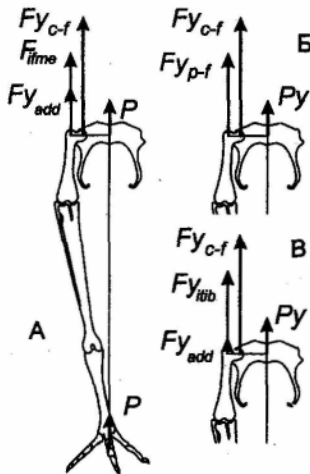


Рис. 2. Биомеханическая модель задней конечности банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) в поперечной плоскости в середине фазы опоры (А), в ее начале (Б, фрагмент) и в конце (В, фрагмент) при движении шагом. Контроль равновесия сил в тазобедренном суставе. Объяснения см. в тексте

ми их подвижность. Кроме того, медиальному сгибанию (аддукции) в этих суставах сопротивляются некоторые распрямляющие их мышцы, сдвинутые в латеральном направлении (такие, как *m. femorotibialis externus*, *m. fibularis longus*). Сферический тазобедренный сустав не имеет пассивных ограничителей аддукции, т.е. медиального поворота конечности относительно таза, который в реальности сопровождался бы креном таза и всего туловища, его пассивным наклоном на противоположную сторону от опорной ноги. Эта опасность может нейтрализоваться только мышечной силой. Определяем ее по правилу сложения параллельных сил, которое сводится к следующему. Равнодействующая равна геометрической сумме параллельных векторов и приложена в точке, которая делит отрезок между точками их приложения обратно пропорционально величинам обеих сил. Абдуцирующую мышечную силу $F_{y_{add}}$ проводим по оси стержня бедренной кости, тогда как равнодействующая ($F_{y_{c-p}}$) в состоянии равновесия может проходить только через центр ее головки. Перечисленные условия позволяют определить необходимую для равновесия величину силы $F_{y_{add}}$. Поскольку расстояние центра головки бедра от сагиттальной плоскости и от оси бедренной кости относятся как 35:15, она составляет приблизительно 2,3Р. На рис. 2, А легко видеть, что величина вертикального компонента рассмотренной выше силы аддуктора $F_{y_{add}}$ для поддержания равновесия недостаточна, необходимо дополнительное чисто абдукционное мышечное усилие, в частности создаваемое сокращением наружной подвздошно-бедренной

мышцы — F_{ifme} . Если эта мышца слишком слаба, тогда в качестве источника аналогичного эффекта можно использовать комбинированное усилие нескольких мышц.

Во фронтальной плоскости (рис. 3, А) шейка бедренной кости также образует плечо для некоторой пары сил. Это горизонтальный компонент усилия лобково-седалищно-бедренной мышцы — $F_{x_{add}}$ - и противоположная сила, прилагаемая мышцей к тазу, — $-F_{x_{add}}$. Данная пара сил создает серьезную тенденцию поворота бедра и всей конечности в направлении супинации.

Конечность снабжена сильной группой мышц-пронаторов для ее компенсации. Прежде всего, это крупная задняя подвздошно-вертельная мышца, которая прилагает к латеральной точке проксимального конца бедренной кости (ее вертелу) направленную вперед силу F_{itr} (рис. 3, Б), способную своим продольным компонентом ($F_{x_{itr}}$) уравновешивать силу $F_{x_{add}}$ полностью нейтрализуя ее эффект.

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СИЛ В НАЧАЛЕ ФАЗЫ ОПОРЫ

В самом начале фазы опоры, сразу после наступания конечностью вся она вынесена вперед (рис. 4), коленный сустав разогнут, точка опоры стопы на грунт приближена к самому основанию III пальца, сила толчка (P) проходит впереди от коленного сустава.

Проблемы контроля плюсно-фалангового сустава здесь не существует, поскольку сила P проходит

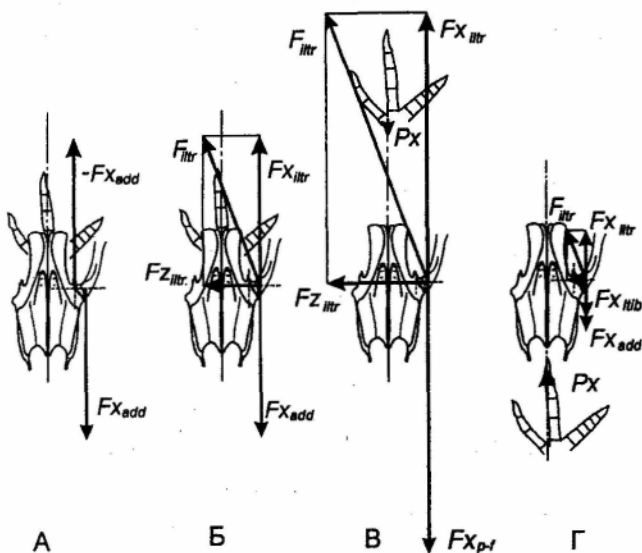


Рис. 3. Биомеханическая модель задней конечности банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) во фронтальной плоскости в середине (А, Б), в начале (В) и в конце (Г) фазы опоры при движении шагом. А — пара сил (горизонтальных компонентов усилий лобково-седалищно-бедренной мышцы), создающая тенденцию супинации конечности; Б — нейтрализация этого эффекта подвздошно-вертельной мышцей; В, Г — контроль ротационного равновесия конечности. Пунктирным перекрестием указано положение центра головки бедренной кости. Объяснения см. в тексте

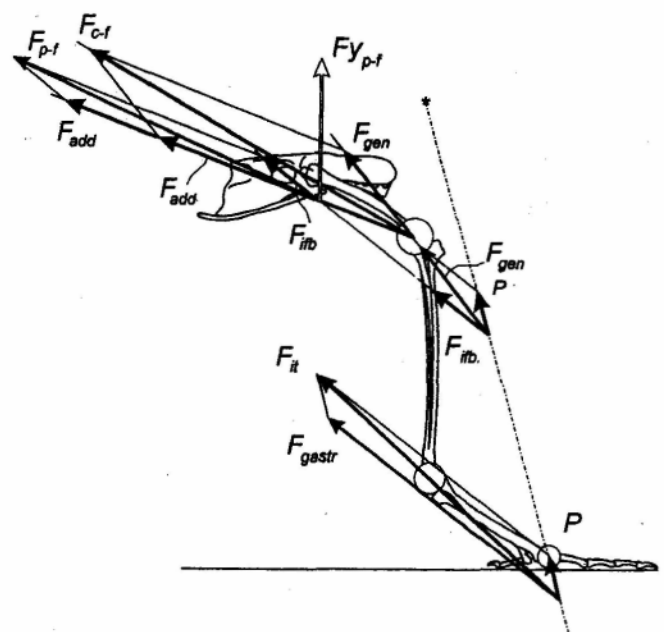


Рис. 4. Биомеханическая модель задней конечности банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) в начале фазы опоры при движении шагом. Звездочкой показана точка-мишень. Объяснения см. в тексте

через центр этого сустава. Параллелограмм для определения силы икроножного мускула F_{gastr} , который полностью обеспечивает равновесие в интертарзальном суставе, здесь строится точно так же, как на рис. 1 (для комплексной силы $F_{fd} + F_{gastr}$).

Поскольку односуставные сгибатели коленного сустава у птиц (как и у большинства наземных позвоночных) отсутствуют, для поддержания равновесия в коленном суставе здесь можно использовать только длинные заднебедренные мышцы, которые тянутся от самого таза. На рис. 4 показана сравнительно круто ориентированная сила подвздошно-малоберцовой мышцы (F_{ifb}), но здесь может быть использован и более наклонный медиальный сгибатель голени, что позволяет регулировать наклон суммарной силы. Параллелограмм строим из точки пересечения линий действия мускульной силы и реакции опоры, равнодействующую (F_{gen} проводим через центр коленного сустава. Следующая задача — уравновесить эту силу по отношению к тазобедренному суставу. В наибольшей степени для этого подходит короткий аддуктор бедра — лобково-седалищно-бедренная мышца (сила F_{add}), а регулировать итоговый эффект позволяет подвздошно-бедренная мышца (*m. iliofemoralis*: поскольку плечо этой мышцы меньше, от нее требуется для поддержания равновесия большее усилие). Теперь стоит определить суммарную силу двух (а в ином случае и четырех) ретрагирующих конечность мышц, сложив векторы F_{ifb} и F_{add} в точке пересечения их линий действия. Полученная равнодействующая заднебедренных мышц (F_{p-f}) имеет в данном случае достаточный вертикальный компонент ($F_{y_{p-f}}$), чтобы обеспечивать равнове-

сие таза в поперечной плоскости (рис. 2, Б), нейтрализовать тенденцию его крена. Подбор необходимой для этого комбинации сил F_{ifb} и F_{add} возможен благодаря отмеченным выше средствам регуляции наклона названных векторов. Во фронтальной плоскости горизонтальная составляющая силы F_{p-f} ($F_{x_{p-f}}$) нейтрализуется продольным усилием подвздошно-вертельной мышцы ($F_{x_{iltr}}$ на рис. 3, В).

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СИЛ В КОНЦЕ ФАЗЫ ОПОРЫ

В рассматриваемой позе (рис. 5) толчок осуществляется предпоследней фалангой III пальца, поэтому линия действия силы P дальше отстоит от плюсно-фалангового сустава и требует для его неподвижной фиксации более значительного усилия длинного сгибателя пальцев (F_{fd}). Для определения условий равновесия в интертарзальном суставе параллелограмм построить не удастся, поскольку конечный участок ахиллова сухожилия, передающий силу сокращения икроножной мышцы, близок по направлению с реакцией грунта P и в пределах чертежа с ней не пересекается. Обрабатываем эти силы по правилу сложения параллельных сил, как на рис. 2. Равнодействующую (F_{it}) проводим приблизительно параллельно им через центр интертарзального сустава, длина ее вектора равна сумме сил P и F_{it} , величины которых обратно пропорциональны их расстояниям от этой равнодействующей. В результате оказывается, что сила, требуемая для фиксации обсуждаемого сустава, превышает определенную выше величину необходимой силы сокращения длинного сгибателя пальцев (F_{fd}); дополнительная сила создается икроножной мышцей (F_{gastr}).

Проходя существенно позади коленного сустава, сила P обуславливает значительную тенденцию его сгибания, которая может быть нейтрализована сокращением одного или обоих разгибателей голени. Это короткая мышца — срединная бедренно-большеберцовая, — не оказывающая влияния на тазобедренный сустав, и длинная — латеральная подвздошно-большеберцовая мышца, которая перекидывается через него и способна отводить конечность. Усилие обеих мышц (F_{ftib} , F_{itib}) передается на tibiotarsus через коленную чашечку и пателлярное сухожилие, согласно направлению которого, по касательной к шкиву коленного сустава проведена линия действия суммы этих сил на рис. 5. Из точки ее пересечения с линией действия реакции опоры построен параллелограмм, в положении равновесия равнодействующая (F_{gen}) пересекает ось вращения сустава.

В тазобедренном суставе эффект силы P на этот раз меньше, чем в предыдущих случаях, поскольку она проходит ближе к его центру и таким образом имеет малое плечо. Компенсация этого эффекта требует лишь скромного усилия короткого ретракто-

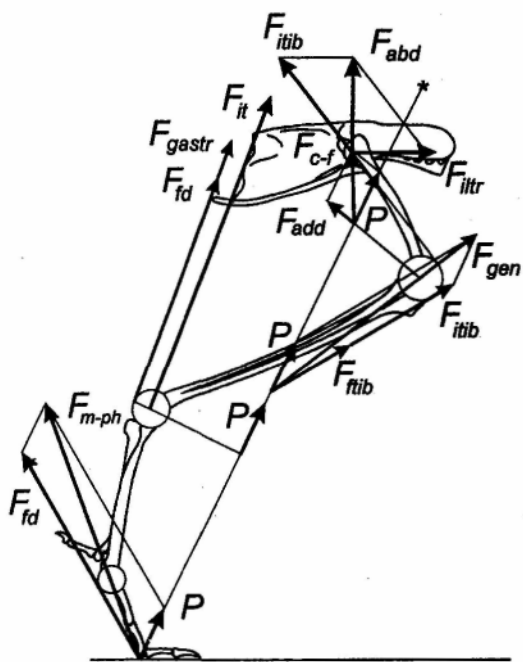


Рис. 5. Биомеханическая модель задней конечности банкивской курицы (*Gallus g. bankiva*) в конце фазы опоры при движении шагом. Звездочкой показана точка-мишень. Объяснения см. в тексте

ра бедра — лобково-седалищно-бедерной мышцы (или аддуктора бедра) — силы F_{add} .

Вертикальный компонент этой силы, $F_{y_{add}}$ (рис. 2, В), делает ничтожный вклад в отводящую бедро мускульную силу, которая контролирует крен таза (напомним, что она равна в данном случае $2,3P$). Поэтому должен быть использован дополнительный абдуктор, на роль которого прекрасно подходит упомянутая выше латеральная подвздошно-большеберцовая мышца. Она берет начало на подвздошной кости как впереди, так и позади тазобедренного сустава; поэтому ее силу в парасагиттальной плоскости (рис. 5) можно без натяжки провести через проекцию центра этого сустава (чтобы она не имела относительно него момента) по касательной к шкиву коленного сустава, а длину вектора подобрать таким образом, чтобы вертикальный компонент силы составлял $F_{y_{iib}} = 2,3P - F_{y_{add}}$ (рис. 2, В). Это позволяет распределить силу, разгибающую коленный сустав, между двумя производящими ее мышцами.

На рис. 5 вертикальный компонент силы F_{iib} фигурирует как ее равнодействующая с силой сокращения специализированного пронатора, т. е. задней подвздошно-вертельной мышцы (F_{itr}). Последняя, как и в предыдущих случаях, нейтрализует тенденцию супинации, возникающую как побочный эффект отведения бедра при помощи наклонной силы F_{iib} .

На рис. 3, Г, рассматриваемом ротационное равновесие конечности, показан вектор $F_{x_{itr}}$, продольный компонент пронационной силы F_{itr} , нейтрализующий супинационные компоненты сил латерального подвздошно-большеберцового мускула ($F_{x_{iib}}$) и аддуктора ($F_{x_{add}}$).

Кроме того, слегка супинирует конечность воспринимаемый пальцами горизонтальный компонент наклонной силы реакции фунта (P_x ; рис. 3, Г), поскольку он направлен вперед и приложен медиальнее центра тазобедренного сустава (в начале фазы опоры возникает аналогичный пронаторный компонент — рис. 3, В). Этот эффект также может быть уравновешен дополнительным усилием подвздошно-вертельной мышцы, но для его анализа на рисунке потребовалось бы существенное увеличение масштаба векторов.

Разобранная выше биомеханическая модель задней конечности курицы представляет собой попытку осуществить последовательный синтез элементарных и потому вполне понятных механических свойств отдельных морфологических элементов конечности (частей скелета, подвижных сочленений и соединяющих кости мышц) в некую систему, которая отражает функциональные свойства и возможности данного узла опорно-двигательной системы организма. Используя более или менее точное изображение

объекта, она накладывает на него построенный с соблюдением сравнительно несложных правил чертеж, который отражает взаимодействие внешних и внутренних (в том числе мышечных) сил. Тем самым удается в определенном смысле «запустить» систему, построить действующую модель. Фактически речь идет о расшифровке некоторого набора морфологических предпосылок, определяющих биологические свойства конечности в целом, и уже полученные таким способом представления сравнивать с результатами полевых или лабораторных наблюдений над живыми птицами.

Как видно из рассмотрения конечности в трех различных позах и при нескольких стандартных вариантах нагрузки, использованный графический метод весьма чувствителен к геометрическим особенностям исследуемой системы. В результате изменения позы и направления силы толчка глубоко меняется соотношение требуемой величины сил различных мышечных групп. Например, на рис. 3 хорошо заметно многократное снижение на протяжении фазы опоры величины усилий, участвующих в контроле ротационного равновесия конечности. Тонкими особенностями механической ситуации определяется также состав мышц, от которых можно ожидать эффективного участия в восприятии нагрузки конечностью.

Благодаря этому предложенная модель обещает служить ценным подспорьем в выявлении специфического для разных видов — обладателей различной геометрии аппарата наземной локомоции — характера морфофункциональных связей, а также непосредственных следствий каждого конкретного варианта конструкции этого аппарата.

Специфичность набора мышц, способных эффективно участвовать в передаче сил для конкретных вариантов позы и нагрузки, делает понятными множественность отдельных мышц, несколько различных по ориентации и расположению пунктов крепления на частях скелета.

Весьма интересный частный результат исследования — полученное истолкование подвздошно-вертельных мышц (*mm. ilirotrochanterici*) в качестве пронаторов конечности. Большинство предшествующих авторов обращали внимание на способность указанных мышц пронировать (Watson, 1883; Stolpe, 1932; Wilcox, 1952; Allen, 1962; Держинский, 1992) и одновременно протрагировать бедро (Hudson, 1937; Miller, 1937; Fisher, 1946; Berger, 1952; Stallcup, 1954; Курочкин, 1968; Klemm, 1969; Patterson, 1983). Однако функциональный смысл их пронаторной способности оставался неясным и поэтому чаще на первый план выносились их роль как протракторов — реже ретракторов (для *m. ilirotrochantericus caudalis*: Cracraft, 1971; Nickel et al., 1977) бедра, вопреки ничтожной величине или даже отсутствию плеча относительно тазобедренного сустава в сагиттальной плоскости. На самом же деле ответ кроется

в смещении сферического тазобедренного сустава в медиальном направлении относительно плоскости, в которой лежит стержень бедренной кости. Адаптивная роль этого смещения понятна: благодаря ему усилия мышц тазобедренного сустава приобрели абдукционный момент и тем самым — способность контролировать этот сустав в поперечной плоскости, нейтрализовать тенденцию крена туловища при опоре на одну ногу. Одновременно благодаря обычно имеющему место каудальному наклону большинства этих мышц возникает и ротационный (супинационный) момент, которого шаровидный сустав по-давить не может. Частично проблема решена за счет распространения области сочленения на антитрохантер, придавшего суставу элементы конической формы с четко намеченной поперечной осью вращения. Но для вполне надежного установления поперечной оси вращения бедра понадобился мышечный контроль положения латерального конца шейки бедра, который и осуществляется прикрепленной здесь подвздошно-вертельной мышцей.

Авторы благодарны оператору В.С. Соловьеву и проф. Е.А. Девяньину (НИИ Механики МГУ) за кинокадры движения цыпленка, а также д.б.н. Л.П. Корзуну и Т.И. Гриневичене (Биологический ф-т МГУ) за предоставленный экземпляр дикой банкивской курицы. Мы признательны д.б.н. А.Н. Кузнецову (Зоологический музей МГУ) за ряд ценных замечаний по тексту статьи.

Работа проводилась при поддержке следующих научных фондов: РФФИ, гранты №№ 96-15-98115 и 99-04-48136, Университеты России — фундаменталь-

ные исследования, фант № 240—1 и ФЦП «Интеграция», грант № А0084 (481).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

Мышечные силы: F_{abd} — равнодействующая приложенных к бедренной кости сил, которая проходит латеральнее шаровидной суставной головки и потому осуществляет абдукцию (отведение) конечности; F_{add} — сила сокращения лобково-седалищно-бедренной мышцы; F_{c-f} — равнодействующая приложенных к дистальному концу бедренной кости сил, которая в положении равновесия проходит через проекцию центра тазобедренного сустава на сагиттальную плоскость; F_{fd} — сила длинного сгибателя пальцев; F_{fib} — сила короткого разгибателя коленного сустава (срединной бедренно-большеберцовой мышцы); F_{gastr} — сила внутренней (т. е. короткой) икроножной мышцы; F_{gen} — равнодействующая разгибателей голени, проходящая в положении равновесия через центр коленного сустава; F_{ifb} — сила подвздошно-малоберцовой мышцы; F_{ime} — сила наружной подвздошно-бедренной мышцы; F_{itr} — сила подвздошно-вертельной мышцы; F_{it} — равнодействующая приложенных к стопе сил, в положении равновесия проходящая через центр интертарзального сустава; F_{itib} — сила длинного разгибателя коленного сустава (латеральной подвздошно-большеберцовой мышцы); F_{p-f} — равнодействующая сил заднебедренных мышц; F_{m-ph} — равнодействующая приложенных к III пальцу сил, в состоянии равновесия проходящая через центр плюснофалангового сустава; P — реакция фунта на приложенную конечностью силу толчка, * — точкамишень, в которую направлена сила реакции опоры. Обозначения горизонтальных компонентов сил дополнены индексом x , а вертикальных компонентов — индексом y , белой стрелкой обозначена сила, рассмотренная в другой плоскости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Держинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972. 155 с.

Держинский Ф.Я. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. Т. 11. М., 1974. С. 54-68.

Держинский Ф.Я. Мускулатура птиц // Н.Н.Гуртовой, Ф.Я. Держинский. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы. Млекопитающие. М., 1992. С. 98—144.

Кузнецов А.Н. Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод // Зоологические исследования. Зоологический музей МГУ. № 3. М., 1999. С. 1-94.

Курочкин Е.Н. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц: Дис... канд. биол. наук. М., 1968. 256 с.

Никольский В.С. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 1. С. 94-103.

Юдин К.А. Филогения и классификация Ржанкообразных // Фауна СССР (новая серия). №91. М., 1965. 261 с.

Юдин К.А. Биологическое значение и эволюция кинетического черепа птиц // Тр. Зоол. Ин-т АН СССР. Л., 1970. Т. 47. С. 32-66.

Юдин К.А. Классические морфологические признаки и современная классификация животных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М., 1978. Т. 76. С. 3-8.

Allen T.T. Myology of the Limpkin. Unpubl. Ph. D. dissertation. Univ. Florida, Gainesville, 1962. 339 p.

Berger A.J. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae // Amer. Midi. Nat. 1952. Vol. 47, N 3. P. 513-605.

Clark J., Alexander R.McN. Mechanics of running by quail (*Coturnix*) // J. Zool., Lond. 1975. Vol. 176. P. 87-113.

Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon *Columba livia* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1971. Vol. 144, N 3. P. 171-268.

Fisher H.I. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures // Amer. Midi. Nat. 1946. Vol. 35, N 3. P. 545-727.

Hudson G.E. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds // Amer. Midi. Nat. 1937. Vol. 11, № 1. 108 p.

Jayes A.S. Alexander R.McN. Mechanics of locomotion of dogs (*Canis familiaris*) and sheep (*Ovis aries*) // J. Zool., Lond. 1978. Vol. 185. P. 289-308.

Klemm R.D. Comparative myology of the hind limb of procellariiform birds // South. Illinois Univ. Monogr. in Sci-

ences, Social Sciences and Humanities. Sci. Ser., Vol. 2, 1969. 269 p.

Kummer B. Bauprinzipien des Säugerskeletes. Georg Thieme, Stuttgart, 1959. 235 S.

Miller A.H. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution // Univ. Calif. Publ. Zool, 1937. Vol. 42, N 1. 80 p.

Moreno E. Form and function of the *fibularis brevis* muscle in some passerine birds // Ann. Zool. Fennici. 1990. Vol. 27, № 1. P. 3-9.

Nickel R., Schummer A., Seiferle E. Anatomy of the domestic birds. Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1977. 344 p.

Patterson C. Osteology, myology, evolution and paleobiography of the emu *Dromaius sp.* (Family Casuaridae: Dromaii-

nae) / Unpublished. M. Sc. thesis. Monash Univ., Melbourne, 1983. 228 p.

Raikow R.J. Locomotor system // Form and function in birds / Eds. King, A.S., McLefland J. N. Y., Academic Press. London. Vol. 3. 1985. P. 57-146.

Stallcup W.B. Myology and serology of the avian family Fringillidae, a taxonomic study // Univ. Kans. Nat. Hist. Mus. Publ. 1954. Vol. 8, № 2. P. 157-211.

Stolpe M. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // J. Omith. B. 2. 1932. S. 161-247.

Watson M. Report on the anatomy of Spheniscidae // Zoology of the voyage of HMS Challenger. 1883. N 18. 244 p.

Wilcox H.H. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer* // Amer. Midl. Nat. 1952. Vol. 48. P. 513-573.

Тверской гос. ун-т, Тверь, 170004
Биологический ф-т МГУ 119899,
Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию
21.03.2000

SOME GENERAL NOTES ON THE AVIAN HINDLIMB BIOMECHANICS

A. V. Zinoviev, F.J. Dzerzhinsky

Summary

Since the hind limbs carry out mechanical functions, their functional morphology is biomechanics. To interpret the morphofunctional peculiarities of the avian hindlimbs the biomechanical model (*Gallus gallus bankiva* was taken as an object) has been built using statics in graphic interpretation. The analysis of the three poses of the contact stage (very beginning, middle, very end) revealed the great sensitivity of the chosen graphic method to the geometrical traits of studied system. It has been shown that the vertical component of the femoral retractor's force acquired the ability to counteract the force of gravity tending to adduct the leg. Supination (outward rotation) of the femur as a result of collateral action of the mentioned muscles is neutralized partially by antitrochanter but mainly by *mm. ilirotrochanterici*.