

П.П. Гамбарян

Бег млекопитающих

Приспособительные особенности органов движения

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
П11

П11 **П.П. Гамбарян**
Бег млекопитающих: Приспособительные особенности органов движения / П.
П. Гамбарян – М.: Книга по Требованию, 2013. – 336 с.

ISBN 978-5-458-44068-4

Монография посвящена выяснению путей специализации млекопитающих в беге и является результатом многолетних исследований, проведенных в природных и экспериментальных условиях с широким применением рапидной киносъемки. Последовательно разбираются аллюры млекопитающих, биомеханика их наземной локомоции, приспособление к бегу у копытных, хоботных, хищных, зайцеобразных, грызунов, кенгуру. В обобщающей главе дана классификация способов и форм бега млекопитающих.

ISBN 978-5-458-44068-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

Исследования палеонтологов позволяют понять исторические пути изменения скелета млекопитающих, однако о функциональном значении выявленных отличий палеонтологи вынуждены судить только по аналогии с современными формами, степень изученности которых оставляет желать лучшего.

Применение законов статики и математических расчетов, широко используемых в учении о сопротивлении материалов, позволило морфологам расшифровать многие особенности строения и структуры скелета животных. Однако в такого рода работах (Gray, 1944; Pauwels, 1948; Kummer, 1959a, 1959b, 1960, и др.) отсутствуют сведения о динамических нагрузках, имеющих, по всей вероятности, решающее значение для изменения структуры скелета.

Работы по функциональной и экологической морфологии, имеющие целью выяснение зависимости между строением органов и их функцией, как это ни странно, обычно пренебрегают биомеханическим анализом. С последним чаще имеют дело при изучении механики спортивных упражнений и трудовых процессов человека. Значительно реже такой анализ используют в изучении движений домашних животных (как правило, лошадей). К сожалению, сравнительно-биомеханические исследования фактически еще никем не проводились. Между тем только они могут служить основой для суждения о степени различий функций органов движения у отдельных видов и групп млекопитающих.

Особенно не хватает сравнительно-биомеханических характеристик движений, количественных данных, характеризующих морфологию органов движения, а также выяснения тех сторон жизнедеятельности, которые определяют особенности механики движения и зависящие от них изменения скелета и мышц. Оставляет желать лучшего и сам подход к исследованию проблемы. В многочисленных работах, посвященных движению млекопитающих, до настоящего времени не проводился принцип настоящего (а не декларативного) морфо-функционального анализа. По существу, мы располагаем набором изолированных описаний различных сторон явления без попыток их синтеза. Со времен Грегори (Gregory, 1912) не предпринималось также попыток рассматривать бег разных групп млекопитающих в эволюционном плане с учетом преемственности и многообразия возможных биомеханических решений одних и тех же задач на одной или разной исходной основе.

Чтобы заполнить указанные пробелы, и предлагается настоящая монография, посвященная изучению направлений приспособительных изменений органов движения у млекопитающих, зависящих от специализации в быстрой наземной локомоции.

Обширные задачи предлагаемой монографии вызвали необходимость усовершенствовать некоторые методические приемы, а в ряде случаев разработать новые методы исследования.

Для получения однородных и целесообразных количественных характеристик органов движения был проведен подробный морфологический анализ скелета и мышц конечностей, а также позвоночного столба более ста видов семи отрядов млекопитающих. Большая часть материалов для этой цели была добыта в экспедициях, проведенных в различных областях Советского Союза, где одновременно собирались основные материалы по биомеханике бега и экологии исследуемых животных. Часть материалов получена из обширных коллекционных фондов Зоологического института Академии наук СССР. Для уточнения и проверки особенностей движения ряда млекопитающих, выявленных при полевых исследованиях, проводились дополнительные лабораторные эксперименты.

Все сравнительно-биомеханические и морфологические данные, за редкими специально оговоренными исключениями, оригинальны. Я не ставил

задачи привести полную библиографию по всем затрагиваемым в монографии вопросам (экология, биомеханика, морфология и т. д.), тем более что в цитированной литературе приводятся сводки, в которых дается подробная библиография подобного рода.

Выполнение настоящей работы оказалось возможным только благодаря поддержке и постоянно благожелательному отношению к моим исследованиям со стороны дирекции Зоологического института в лице академика Б. Е. Быховского, зав. лабораторией наземных позвоночных доктора биологических наук А. И. Иванова и зав. отделением млекопитающих доктора биологических наук И. М. Громова.

В оформлении работы неоценимую помощь оказали доктора биологических наук А. А. Стрелков и К. А. Юдин. Большинство рисунков в монографии выполнены художниками Е. Я. Захаровым и В. Н. Ляховым. Товарищеская помощь и поддержка друзей — Ф. Я. Дзержинского, О. В. Егорова, В. Б. Суханова и П. П. Стрелкова и учеников — К. М. Гаспаряна, М. Ф. Жуковой, В. С. Карапетян, С. К. Межлумян, Л. Е. Оганесян, Р. О. Оганесяна, Т. Г. Протопоповой и Р. Г. Рухкяна — позволили мне закончить предлагаемую монографию.

Сравнительно-анатомический и сравнительно-биомеханический методы исследования были основными в работе. Для того чтобы вывести действительно объективную зависимость между типом движения и строением животного, очень важен принцип подбора материала. С одной стороны, чем ближе систематическое положение сравниваемых животных, тем больше вероятность, что разница в строении их органов движения соответствует особенностям механики движения. С другой стороны, для того чтобы выяснить основные пути приспособления к бегу у млекопитающих, необходимо охватить по возможности большее число форм, далеких в систематическом отношении, отличающихся друг от друга размерами тела и механикой бега. Поэтому мною подбирались формы (табл. 1), в разной степени приспособленные к бегу, из нескольких отрядов млекопитающих (сумчатые, грызуны, зайцеобразные, хищники, парнокопытные, непарнокопытные, хоботные). Насекомоядные не включены в таблицу в связи с тем, что не удалось достать специализированных в беге форм насекомоядных из сем. *Macroscelidae*, хотя ежи и землеройки исследовались. В каждом отряде, по мере возможности, изучалось наибольшее количество форм. При этом особое внимание уделялось группам, в пределах отдельных семейств и подсемейств которых имелись виды, разные по глубине специализации в беге. К сожалению, в ряде случаев подбор видов оказался случайным, зависящим от падежа в зоопарках. Обычно морфологическому и биомеханическому анализу подвергались и скелет и мышцы животных (табл. 1), но в ряде случаев пришлось ограничиться лишь скелетом (в табл. 1 виды, у которых изучен лишь скелет, не приводятся).

Полученные морфологические данные по домашним животным я не привожу, за редким исключением, так как считаю, что возможные доместикационные изменения могут заметно исказить приспособительную механику движения их конечностей.

Хотя наш материал далеко не охватывает всех специализированных в беге форм, однако исследованы почти все основные направления специализации в беге. Во всяком случае данный материал позволяет с полной отчетливостью показать многообразие возможных путей специализации млекопитающих в быстрой наземной локомоции. Наибольшее разнообразие форм специализации в беге наблюдается у копытных и грызунов. Естественно, что эти группы изучены более подробно, чем хищники и зайцеобразные.

Суждения о глубине специализации в беге составлялись на основе сопоставления показателей скорости и выносливости, величин прыжков и т. д. Для получения этих данных применялись разные методы полевых наблюдений, позволяющие объективно оценивать эти стороны биологии животных. Сведения о скоростях бега частью взяты из литературы (Andrews, 1924; Зверев, 1948; Раков, 1955; Grzimek and Grzimek, 1960; Слудский, 1962; Соломатин, 1965, и др.), частью оригинальны. Последние

Таблица 1
Перечень видов, подвергавшихся морфологическим
и биомеханическим исследованиям

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализирован- ных морфологи- чески	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотогра- фиям и следам
Отряд сумчатые (<i>Marsupialia</i>)			
Кенгуру гигантская (<i>Macropus giganteus</i>)	1	—	+
Кенгуру рыжая (<i>M. rufus</i>)	2	—	+
Отряд грызуны (<i>Rodentia</i>)			
Сем. белычьи (<i>Sciuridae</i>)			
Персидская белка (<i>Sciurus persicus</i>)	3	—	+
Обыкновенная белка (<i>S. vulgaris</i>)	3	300	+
Тонкопалый суслик (<i>Spermophilopsis leptodactylus</i>)	3	40, 500	+
Длиннохвостый суслик (<i>Citellus parryi</i>)	3	64	+
Европейский суслик (<i>C. citellus</i>)	5	96, 180	+
Алтайский сурок (<i>Marmota baibacina</i>)	2	—	—
Тарбаган (<i>M. sibirica</i>)	2	—	—
Длиннохвостый сурок (<i>M. caudata</i>)	1	96	—
Сем. дикобразы (<i>Hystriidae</i>)			
Индийский дикобраз (<i>Hystrix leucura</i>)	2	—	—
Сем. агутиевые (<i>Dasyproctidae</i>)			
Агути (<i>Dasyprocta agouti</i>)	2	120	+
Сем. нутриевые (<i>Myocastoridae</i>)			
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	3	—	+
Сем. тушканчики (<i>Dipodidae</i>)			
Лесная мышовка (<i>Sicista betulina</i>)	2	—	—
Кавказская мышовка (<i>S. caucasica</i>)	1	—	—
Длиннохвостая мышовка (<i>S. caudata</i>)	1	—	—
Большой тушканчик (<i>Allactaga jaculus</i>)	2	—	—
Горный тушканчик (<i>A. williamsi</i>)	4	120	+
Тушканчик-прыгун (<i>A. saltator</i>)	1	120	—
Тушканчик Северцова (<i>A. severtzovi</i>)	2	—	—
Толстохвостый тушканчик (<i>Pygerethmus platyurus</i>)	2	—	—
Тушканчик Лихтенштейна (<i>Eremodipus lichtensteini</i>)	1	—	—
Сем. мыши (<i>Muridae</i>)			
Пластинчатозубая крыса (<i>Nesokia indica</i>)	2	—	—
Пасюк (<i>Rattus norvegicus</i>)	6	120, 64	+
Туркестанская крыса (<i>R. turkestanicus</i>)	2	—	—
<i>Conilurus</i> sp.	1	—	—
Сем. хомякообразные (<i>Cricetidae</i>)			
Мышевидный хомячок (<i>Calomyscus bairdwardi</i>)	6	64, 120, 300	+
Джунгарский хомячок (<i>Phodopus sungorus</i>)	5	96, 300	+
Серый хомячок (<i>Cricetulus migratorius</i>)	6	96, 1080	+
Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i>)	2	—	—
Малоазиатский хомяк (<i>Mesocricetus Brandti</i>)	5	120, 300	+
Малоазиатская песчанка (<i>Meriones blackleri</i>)	12	64, 120, 1000	+
Персидская песчанка (<i>M. persicus</i>)	10	96, 300	+
Полуденная песчанка (<i>M. meridianus</i>)	10	96, 300	+
Краснохвостая песчанка (<i>M. erythrae</i>)	2	300	+
Песчанка Виноградова (<i>M. vinogradovi</i>)	10	96, 300	+
Большая песчанка (<i>Rhombomys opimus</i>)	2	40	+

Таблица 1 (продолжение)

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализирован- ных морфологи- чески	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотогра- фиям и следам
Отряд зайцеобразные (<i>Lagomorpha</i>)			
Сем. зайцы (<i>Leporidae</i>)			
Заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i>)	5	—	+
Заяц-русак (<i>L. europaeus</i>)	6	—	+
Заяц-толай (<i>L. tolai</i>)	1	—	—
Сем. пищухи (<i>Lagomyidae</i>)			
Северная пищуха (<i>Ochotona alpina</i>)	3	64	+
Монгольская пищуха (<i>O. pricei</i>)	1	64	—
Отряд хищные (<i>Carnivora</i>)			
Сем. собачьи (<i>Canidae</i>)			
Волк (<i>Canis lupus</i>)	4	120	+
Шакал (<i>C. aureus</i>)	1	—	—
Обыкновенная лисица (<i>Vulpes vulpes</i>)	3	—	—
Корсак (<i>V. corsak</i>)	1	—	+
Енотовидная собака (<i>Nyctereutes procyo- noides</i>)	2	350	+
Гиеновая собака (<i>Procyon pictus</i>)	2	—	—
Сем. медвежьи (<i>Ursidae</i>)			
Бурый медведь (<i>Ursus arctos</i>)	5	120	+
Черный медведь (<i>U. tibetanus</i>)	2	—	—
Бируанг (<i>U. malajanus</i>)	1	—	—
Сем. куньи (<i>Mustelidae</i>)			
Ласка (<i>Mustela nivalis</i>)	2	96	+
Черный хорек (<i>M. putorius</i>)	1	—	—
Степной хорек (<i>M. eversmanni</i>)	1	—	—
Перевязка (<i>Vormela peregusna</i>)	4	40	+
Каменная куница (<i>Martes foina</i>)	2	300	+
Росомаха (<i>Gulo gulo</i>)	1	—	—
Медоед (<i>Mellivora indica</i>)	1	—	—
Барсук (<i>Meles meles</i>)	6	120	+
Выдра (<i>Lutra lutra</i>)	3	—	+
Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	1	—	—
Сем. кошачьи (<i>Felidae</i>)			
Камышовый кот (<i>Felis chaus</i>)	2	—	—
Рысь (<i>F. lynx</i>)	2	—	+
Каракал (<i>F. caracal</i>)	1	—	—
Манул (<i>F. manul</i>)	1	—	—
Леопард (<i>F. pardus</i>)	4	—	+
Барс, или ирбис (<i>F. uncia</i>)	2	—	—
Пантера (<i>F. panthera</i>)	1	—	—
Пума (<i>F. concolor</i>)	2	—	—
Ягуар (<i>F. onza</i>)	1	—	—
Лев (<i>F. leo</i>)	3	—	+
Гепард (<i>Acinonyx jubatus</i>)	3	—	+
Отряд непарнокопытные (<i>Perissodactyla</i>)			
Сем. тапиры (<i>Tapiridae</i>)			
Американский тапир (<i>Tapirus america- nus</i>)	1	40	+
Сем. лошадиные (<i>Equidae</i>)			
Кулан (<i>Equus hemionus onager</i>)	3	40	+
Зебра (<i>E. quagga chapmani</i>)	2	—	+

Таблица 1 (продолжение)

Отряды, семейства и виды	Количество экземпляров, проанализирован- ных морфологи- чески	Характеристика биомеханического анализа	
		по киносъемке, кадр./сек.	по фотогра- фиям и следам
Отряд парнокопытные (<i>Artiodactyla</i>)			
Сем. олени (<i>Cervidae</i>)			
Косуля (<i>Capreolus capreolus</i>)	2	120	+
Европейская лань (<i>Cervus dama</i>)	2	—	+
Пятнистый олень (<i>C. nippon</i>)	2	40, 64	+
Благородный олень (<i>C. elaphus</i>)	3	—	+
Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>)	8	64	+
Сем. жирафы (<i>Giraffidae</i>)			
Жирафа (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	2	64	+
Сем. кабарговые (<i>Moschidae</i>)			
Кабарга (<i>Moschus moschiferus</i>)	1	—	—
Сем. полорогие (<i>Bovidae</i>)			
Джейран (<i>Gazella subgutturosa</i>)	2	40	+
Сайга (<i>Saiga tatarica</i>)	8	64	+
Серна (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	5	64	+
Безоаровый козел (<i>Capra aegagrus</i>)	2	—	+
Сибирский козел (<i>C. sibirica</i>)	4	64	+
Восточный козел (<i>C. falconeri</i>)	5	64	+
Тур (<i>C. caucasica</i>)	5	64	+
Азиатский муфлон (<i>Ovis orientalis</i>)	2	—	+
Архар (<i>O. ammon</i>)	1	—	—
Зубр (<i>Bison bonasus</i>)	2	64	+
Бизон (<i>B. americanus</i>)	1	64	+
Зебу (<i>Bos indicus</i>)	1	—	—
Гну (<i>Connochaetes gnou</i>)	3	—	+
Канна (<i>Taurotragus oryx</i>)	3	—	+
Куду (<i>Strepsiceros cudu</i>)	1	—	—
Анов (<i>Anoa depressicornis</i>)	1	—	—
Як (<i>Phoebaphus mutus</i>)	1	—	—
Отряд хоботные (<i>Proboscidea</i>)			
Индийский слон (<i>Elephas indicus</i>)	1	120	+
Африканский слон (<i>Loxodonta africana</i>)	1	—	+

Примечание. «+» — анализ по фотографиям и следам произведен, «—» — не произведен.

получены путем замера скорости при помощи спидометров автомашин, мотоциклов, в некоторых случаях и с вертолета, другие — по анализам киносъемок и, наконец, визуально в поле с секундомерами. Точность показаний спидометров сверялась на участках известной протяженности с помощью секундомера. Кроме сверки спидометра, велось подробное описание опыта как в отношении работы машины, так и поведения животного. Особо отмечалось, имелась ли пробуксовка колес машины, шло ли животное на уровне преследующей его машины, отставало или перегоняло ее и т. д. Несмотря на относительную неточность опытов с применением спидометров машины, при их помощи получено наибольшее количество сведений, как литературных, так и собственных, о скорости и выносливости крупных равнинных животных. При изучении скорости бега животных, обитающих в сильно пересеченной местности, показания спидометров, естественно, не могли быть использованы; в этом случае определение скорости проводилось другими методами. При анализе киносъемок скорость бега определялась по перемещению тела животного по отношению к ориентиру, включенному в кадр.

При наличии сведений о скорости съемки, выраженной в кадрах в 1 сек., и о средней длине тела животного оказалось возможным высчитывать скорость бега животного с точностью $\pm 10\%$.

Наиболее точные определения скорости при наблюдениях в природе производились на местности, где остается следовая дорожка (незакрепленные пески, пухлые солончаки, сырые такыры, свежая пороша и т. д.). Секундомер включался в момент достижения животным какого-либо ориентира и выключался или при переходе зверя на другой аллюр, или при достижении им следующего ориентира. Измерения по следам с описанием характера следов дают наиболее точные сведения о скоростях бега при разных аллюрах. Значительно сложнее определение скорости бега на местности, где следовая дорожка не обнаруживается. В этом случае удачные результаты можно получить, лишь работая вдвоем. Включая секундомер на время перебежки животного от одного до другого ориентира, ведущий с места руководит измерениями, проводимыми помощником. При работе в одиночку ориентиры вблизи становятся зачастую неузнаваемы и измерения сильно затрудняются. В некоторых случаях удобно определять расстояние геометрически. Из ряда геометрических способов был использован следующий. В точке наблюдения забивался столбик (рис. 1, O). От него по направлению к ориентирам (A и B) натягивались нити около метра длиной (Oa и Ob). От точки O под прямым углом к Oa и Ob натягивались нити Oe и Og (желательно, чтобы эти нити были длиной не менее 5 м). От точки e к ориентиру A , а от точки g к ориентиру B натягиваются небольшие нити (не более метра длиной). Измеряется точная величина полученных катетов Oe и Og и углов aOb , OeA и OgB . По катету и углу каждого прямоугольного треугольника узнаются расстояния OA и OB , а затем по OA , OB и углу между ними высчитывается искомое расстояние AB . Для точности измерений следует пользоваться следующими правилами. Чем больше расстояние OA , тем больше должны быть нити, образующие катеты прямоугольных треугольников (Oa и Ob). Вся система прямых (Oa , Ob , Oe , Ob , Og , ge) по мере возможности должна быть расположена в горизонтальной плоскости. Достигается это вбиванием колышков по отвесу, а натяжение нитей производится с контролем транспортира. Если наблюдения проводятся за перебежками животных по склону гор, то вся система должна быть расположена в плоскости треугольника OAB . С одним помощником эти геометрические построения выполняются в течение 3—5 мин. на горизонтальных участках и свыше 10 мин. на склонах гор.

С вертолета скорость определялась лишь в тех случаях, когда животное бежало со скоростью, примерно равной скорости вертолета, на большое расстояние, которое можно было измерить по карте.

Для характеристики условий бега нередко необходимо определить угол наклона горы. Если нет геологического компаса, угол измеряется следующим образом: между двумя точками по склону натягивается нить. К какой-либо точке нити опускается отвес. Измеряется угол между отвесом и нитью.

При измерении величины прыжков необходимо учитывать разницу в уровнях его начала и конца. Это нетрудно выполнить, натянув нить по линии прыжка и определив соответствующий угол.

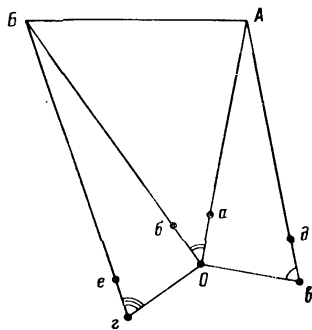


Рис. 1. Геометрический способ определения расстояния между двумя точками A и B .

Объяснение в тексте.

Для сравнительно-биомеханических исследований, которым придавалось особое значение, использовались все возможные методы: от анализа следов, отдельных фотографий и киносъемок до работы со специальными приборами, определяющими силу толчков конечностей.

Изучение следов позволяет уточнить ряд особенностей бега животных. Поэтому была разработана методика измерения следов и составлена определительная таблица аллюров по следам (см. ниже, стр. 48). Для суждения о цикле бега нужно отыскать участок, имеющий по крайней мере пять последовательных следов, т. е. отрезок пути полного шага между следами одной и той же ноги. От первого следа к пятому проводится прямая (рис. 2), принимаемая как ось цикла или шага. На ось цикла от переднего края каждого следа опускается перпендикуляр. Величина перпендикуляров (рис. 2, 1, 2) характеризует ширину постановки конечностей. Величина отрезков между перпендикулярами определяет характер отдельных стадий полного шага (рис. 2, 3—6).

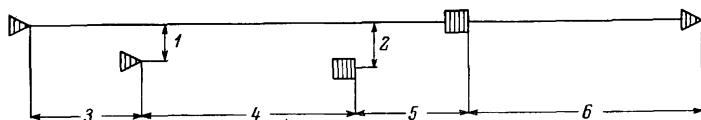


Рис. 2. Методика измерения следов.

1 — ширина постановки задних, 2 — передних конечностей; 3 — задний шаг; 4 — растянутый полет; 5 — передний шаг; 6 — перекрещенный полет. Треугольники — следы задних, квадраты — передних конечностей.

По четким фотографиямдвигающегося животного зачастую можно судить об аллюре (способ определения аллюров по фотографии см. ниже, стр. 49), углах в суставах конечностей и сгибательно-разгибательных движениях позвоночного столба. При наличии ряда фотографийдвигающегося животного проводилась врисовка в контуры животного положения его скелета, что позволяло уже судить о примерных размахах движения в суставах конечностей и т. д. Однако самый ценный материал для изучения сравнительной биомеханики движений получен с помощью киносъемок. Для анализа продолжительности опоры и переноса конечностей метится каждый пятый кадр. Если на полный шаг приходится менее 30 кадров, работа каждой конечности анализируется в отдельности, т. е. участок пленки с полным шагом просматривается четыре раза. Если на полный шаг приходится более 30 кадров, то анализ удобнее вести по мере протягива-

Таблица 2
Анализ киносъемки передвижения жрафы

Номера кадров	пт	лп	пз	лз	Номера кадров	пт	лп	пз	лз	Номера кадров	пт	лп	пз	лз	Номера кадров	пт	лп	пз	лз
1—6	+	+	+	+	30	—	+	—	+	61	—	+	+	+	92	+	—	+	—
7	+	+	+	+	31	—	+	—	+	62	+	+	+	+	93—101	+	—	+	—
8	+	+	+	+	32—38	—	+	—	+	63—69	+	+	+	+	102	+	—	+	+
9	+	+	+	+	39	—	+	—	+	70	+	+	+	+	103—120	+	—	+	+
10	+	+	—	+	40	—	+	+	+	71	+	+	+	—	121	+	+	+	+
11—28	+	+	—	+	41	—	+	+	+	72—90	+	+	+	+					
29	+	+	—	+	42—60	—	+	+	+	91	+	+	+	—					

Примечание. пт — правая передняя, лп — левая передняя, пз — правая задняя, лз — левая задняя конечности. «+» — опора каждой конечности; «—» — свободный перенос.

ния пленки. Данные об опоре и переносе каждой конечности записывают в виде таблицы (табл. 2). При этом подсчитываются кадры, где положение четырех конечностей по отношению к почве оказывается идентичным. Переходные же моменты работы конечностей в отношении их отрыва или приземления просматриваются особенно тщательно, и в таблице в это время производится покадровая запись (табл. 2). Полученные таким образом интервалы опоры и переноса каждой конечности и смены опорных стадий в цикле служат для определения аллюра животного.

Далее каждый кадр увеличивается и в контуры врисовывается скелет конечностей. Определенное по скелету изменение углов в суставах конечностей позволяет судить о размахе движения в суставах. Если, кроме того, имеются сведения о скорости съемок, то можно составить представление о примерных угловых скоростях движения в суставах конечностей.

Полученные таким способом схемы движения скелета имеют большое значение для изучения работы мышц конечностей. Они особенно необходимы для анализа работы двусуставных мышц, сокращение и натяжение которых зависит как от сгибательно-разгибательных движений в этих суставах одновременно, так и от расстояния их прикрепления от центра каждого сустава. Из ряда кадров с врисованными скелетами можно выбрать крайние варианты положения конечностей. Сравнение этих схем при схожих формах локомоции разных видов животных дает наглядное представление о характере отличий в работе мышц этих зверей.

У ряда видов мелких млекопитающих проводился анализ силовых показателей отталкивания и приземления при прыжках разной величины. Для этой цели был сконструирован специальный прибор, состоящий из бегового коридора с подающей и принимающей клетками. В середине коридора имелся участок длиной 1.5 м с прозрачной стеклянной стенкой. Дно этой части коридора раздвижное. В образуемое свободное пространство устанавливается сосуд с водой. Животное гонялось с одного в другой конец коридора. После нескольких падений в воду животное привыкает перепрыгивать через водную преграду и приучается не бросаться на стекло. Во время опыта стекло убирается и все съемки проводятся без стекла. Приучив животное прыгать на заданное расстояние, на краях сосуда с водой устанавливали подвижные площадки, регистрирующие силу толчков при отталкивании и приземлении.

Из многих испробованных систем механоэлектрических датчиков в работе были использованы две.¹ В первой каждая из площадок соединялась нерастяжимой нитью с рычагом потенциометра, к клеммам которого присоединялись провода, соединенные через усилитель с осциллографом. Рычажок потенциометра натяжением нитей перемещался пропорционально давлению на площадки, а возвращался в исходное положение натяжением резины (рис. 3, 1). Смещение рычага потенциометра меняло сопротивление, что приводило к изменению характера осциллограммы. Сила толчков выяснялась после опытов по сравнению полученных осциллограмм с эталонными осциллограммами от грузиков, помещенных на подающую и принимающую площадки. Во второй системе изменение сопротивления возникало за счет сдавливания кусочка кожи, на внутреннюю поверхность его насыпали порошкообразный графит. Кожа устанавливалась на пластинку винишлеста, покрытого медной фольгой. Фольга вырезалась способом травления по определенной форме (рис. 3, 9). При сжатии кожи пылинки графита сближались, в связи с чем менялось сопротивление. Изменение сопротивления, как и в первой системе, фиксировалось на осциллограмме. Эталонная осциллограмма получалась после каждого опыта при помощи помещения на площадки грузиков. В этой второй сис-

¹ Погрешности, связанные с методикой, описаны ниже (см. стр. 84).

теме, кроме вертикальных, фиксировались и горизонтальные показатели силы. Свободный ход площадок ограничивался толщиной кожи и не превышал 0.5 мм. Синхронно с включением осциллографа включался 16-миллиметровый киносъемочный аппарат (Пентафлекс-16). На осциллограмму наносилась метка времени 500 гц, а на киноплентку — 50 гц. Анализ осциллограмм проводился параллельно с контролем кадров киноленты. Такие опыты проводились только с мелкими животными (песчанки, хомячки, суслики, пищухи, ласки и др.).

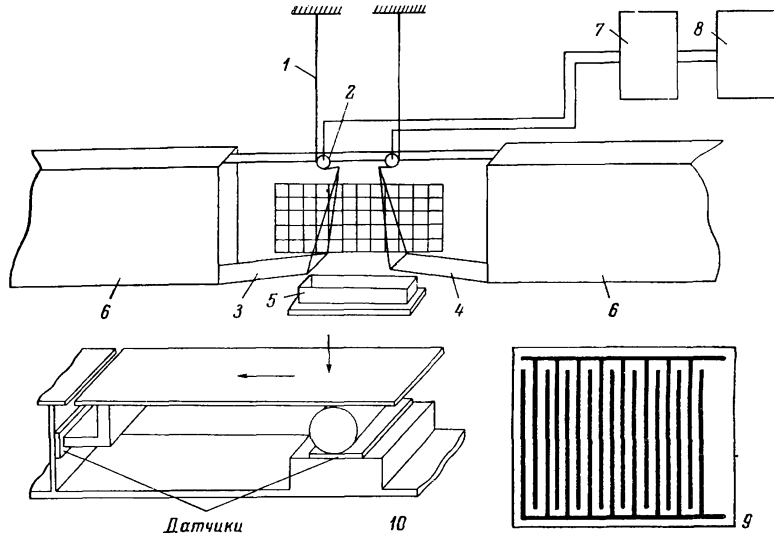


Рис. 3. Схема прибора для биомеханических исследований.

1 — резина, оттягивающая рычажок потенциометра в исходное положение; 2 — потенциометр; 3 — подающая площадка; 4 — принимающая площадка; 5 — сосуд с водой; 6 — прогонный коридор; 7 — усилитель; 8 — осциллограф; 9 — способ вытравки фолы для экспериментальных площадок; 10 — экспериментальные площадки второго типа. Стрелки — направления исследуемого давления.

После окончания серии опытов с последовательных кадров наиболее типичного прыжка изготавливались фотоотпечатки животных в естественную величину. По этим фотографиям рисовались трафареты животного. На трафаретах в соответствующей позе липким пластином закреплялось усиленное животное и в станке Борелли (рис. 4) определялось покадровое положение центра тяжести животного, которое служило контролем для изучения динамики его перемещения в определенных фазах цикла движения.² Сама динамика перемещения центра тяжести определялась по покадровым картонным моделям движущегося животного.³ Модели уста-

² Станок Борелли представляет собой закрепленную в воске призму, на грани которой устанавливается пластинка плексигласа, несущая на середине бороздку. Совмещение бороздки с гранью призмы приводит к уравниванию пластинки в горизонтальной плоскости. На пластинку кладется животное, закрепленное на трафарете. Подтягивая трафарет в разные стороны, добиваются уравнивания пластинки и наносят на трафарет две точки, соответствующие линии грани призмы. Затем поворачивают животное и вновь его уравнивают. Таким образом наносится вторая прямая. Пересечением этих прямых находят положение центра тяжести животного, графически изображенного на трафарете.

³ Как правило, центр тяжести картонных моделей, определенный обычным путем, оказывается в пределах ошибки, получаемой при определении центра тяжести на животном и зависящей от трудностей его укрепления в положении, соответствующем контурам кадра.