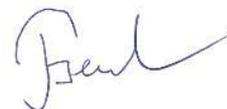


МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Беляев Руслан Игоревич

**ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНИКА КОПЫТНЫХ:
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ
МЕХАНИСТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ
МЕЖПОЗВОНКОВОГО СОЧЛЕНЕНИЯ**

1.5.12 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Диссертация подготовлена в лаборатории экологии, физиологии и функциональной морфологии высших позвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель: *Кузнецов Александр Николаевич*
доктор биологических наук

**Официальные
оппоненты:**

Скучас Павел Петрович
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Санкт-Петербургский государственный университет»,
биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных,
профессор

Зиновьев Андрей Валерьевич
доктор биологических наук, доцент,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Тверской государственный университет», кафедра
зоологии и физиологии, заведующий кафедрой, проректор
по научной и инновационной деятельности

Аверьянов Александр Олегович
доктор биологических наук, профессор РАН,
Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Зоологический институт Российской академии наук,
лаборатория териологии, главный научный сотрудник

Защита диссертации состоится «24» апреля 2023 года в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, биологический факультет, ауд. 389.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале:
<https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.8/2458>

Автореферат разослан «22» марта 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Перфильева Ксения Сергеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Позвоночный столб является уникальной структурой, которая дала название целому подтипу животных – Позвоночные (Vertebrata). В современной фауне к ним относятся бесчелюстные (миноги и миксины), рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. Позвоночник является биомеханической основой всего тела позвоночного животного. Адаптивная специфика позвоночника, выраженная в пропорциях отделов позвоночного столба и регионализации подвижности в межпозвонковых суставах, напрямую связана с особенностями локомоции, взаимодействиям со средой обитания и способом питания. Специфика позвоночника определяет плавание рыб с боковыми (вправо и влево) движениями и плавание млекопитающих с сагиттальными (вверх и вниз) движениями туловища; способность совращать голову относительно туловища на 360 градусов, умение цапель использовать шею с головой как гарпун для ударов по добыче, гибкость змей, способных обвиваться вокруг жертвы и т.д. Но специализация позвоночника, это не всегда увеличение подвижности. Например, почти полная монолитность в туловищной части позвоночника птиц и некоторых летучих мышей – важнейшая адаптация, необходимая для энергетически эффективного полета.

Позвоночник состоит из большого числа позвонков, группы которых принято у амниот объединять в отделы: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Для каждого отдела характерна своя форма позвонков, что определяется выполняемыми этим отделом функциями. Все позвонки соединены межпозвонковыми суставами. Межпозвонковые суставы способны к движениям в трех плоскостях, что позволяет осуществлять как простые движения в одной плоскости, так и очень сложные, представляющие собой сочетание подвижности в двух или трех плоскостях. Отделы позвоночника специализированы у млекопитающих для выполнения различных функций. Специфика подвижности позвоночника, несомненно, входит в адаптацию к тому или иному образу жизни, но фактических сведений на этот счет крайне мало из-за трудности получения количественных данных по межпозвонковой подвижности.

Подвижность позвоночного столба является биомеханическим фундаментом тела. Подвижность шеи обеспечивает взаимодействие позвоночных животных со средой обитания, в то время как туловищная часть позвоночника активно задействуется во время локомоции. Методическая разработка механистической модели для расчета подвижности позвоночника нацелена на то, чтобы количественно оценить амплитуды подвижности в межпозвонковых суставах у широкого круга современных и ископаемых форм. Это позволит расширить знания об изменчивости подвижности, ее приуроченности к различным функциональным подразделениям спины, ее взаимосвязи с другими морфологическими характеристиками, размерами, локомоторной и экологической спецификой млекопитающих, в частности, копытных.

Степень разработанности темы исследования. Исследования подвижности межпозвонковых суставов крайне сложны из-за двух основных проблем: (1) необходимости точной фиксации углов отклонения по каждой из трех составляющих межпозвонковой подвижности, (2) самой специфики позвоночника, который состоит из большого числа позвонков, скрытых глубоко в мягких тканях. Из-за этих технических проблем охват изученных в этом аспекте позвоночных животных, несмотря на продолжительную историю исследований, остается крайне незначительным. Различия в используемых подходах и дизайне экспериментов мешает прямому сравнению даже не очень многочисленных накопленных данных.

Первые работы, в которых приводятся данные о подвижности позвоночника относятся к началу XX века. Изначальный интерес к подвижности позвоночного столба был связан со спиной человека (Fick, 1904, 1910, 1911). Первым известным автору исследованием подвижности в межпозвонковых суставах у различных амниот была революционная для

своего времени работа Б. Зарника (Zarnik, 1926). В середине XX века происходит взрывной рост числа медицинских исследований подвижности позвоночника у человека в связи с развитием ортопедии и имплантологии (см. White & Panjabi, 1990). В конце XX века домашних парнокопытных начинают использовать в качестве модельных объектов в медицинских исследованиях (включая исследования механических свойств межпозвонковых имплантов) (Wilke et al., 1997a, в, 2011; Kumar et al., 2002; Busscher et al., 2010). Зоологические исследования подвижности спины у позвоночных оставались единичными на всем протяжении XX века. Двумя основными направлениями исследований стали изучение располагаемой подвижности позвоночника на скелетно-связочных препаратах позвоночника (Пылыпчук, 1975; Gál, 1993) и используемого диапазона движения на живых животных, которые в основном проводились на беговых дорожках (Pourcelot et al, 1998; Haussler et al, 1999).

В последние годы тема эволюции, функциональной регионализации и подвижности позвоночника стала привлекать все больше внимания (Gunji & Endo, 2016; Jones et al., 2020). Появились исследования, в которых изучались сложные движения позвоночника на препаратах птиц с помощью томографа (Грицышина и др., 2016; Panyutina & Kuznetsov, In press) и кинематика позвоночника при беге млекопитающих с помощью видеорентгена (Schilling & Hackert, 2006). Также появились работы, в которых не измерялась, а моделировалась подвижность в межпозвонковых суставах (Krings et al., 2017; Vidal et al., 2020; Müller et al., 2021). Появились первые сравнительные работы по подвижности межпозвонковых суставов у широкого круга представителей различных групп позвоночных (Werneburg et al., 2014; Belyaev et al., 2021b, 2022, 2023; Panyutina & Kuznetsov, In press).

Целью данной работы является широкомасштабное исследование трех составляющих межпозвонковой подвижности в предкрестцовой части позвоночника у парно- и непарнокопытных с помощью механистической модели межпозвонкового сустава.

Для достижения данной цели были поставлены следующие **Задачи**:

1. Провести разработку и валидацию методики для расчета трех составляющих подвижности (сагиттальная гибкость, латеральная гибкость и осевое скручивание) в межпозвонковых суставах на основе механистической модели их формы.
2. Изучить изменчивость трех составляющих межпозвонковой подвижности в различных частях шеи и спины копытных млекопитающих.
3. Изучить регионализацию позвоночного столба, определить границы отделов, оценить их изменчивость и взаимосвязь между границами модулей и функциональной спецификой позвоночного столба.
4. Осуществить сравнительный анализ межпозвонковой подвижности у всех современных семейств парно- и непарнокопытных.
5. Изучить аллометрическую, таксономическую, локомоторную и экологическую специфику межпозвонковой подвижности в различных частях позвоночника копытных млекопитающих.
6. Проверить и уточнить гипотезу П.П. Гамбаряна о дорсостабильности копытных.
7. На основе изучения межпозвонковой подвижности оценить функциональное значение уникального среди лавразиатериев увеличения числа туловищных позвонков у непарнокопытных.

Объектом исследования в работе являются позвоночные столбы, принадлежащие представителям всех современных семейств непарнокопытных и наземных парнокопытных, **предметом исследования** межпозвонковая подвижность, ее регионализация, взаимосвязь подвижности позвоночника и локомоторной специфики.

Методом, для широкомасштабного исследования подвижности у копытных является механистическая модель межпозвонкового сочленения, основанная на гипотезе о существовании функциональной взаимосвязи между подвижностью в суставе и его геометрией. Валидность модели основана на ее калибровке по данным экспериментальных исследований скелетно-связочных препаратов человека и трех видов домашних

парнокопытных и подтверждается статистическим анализом. Данные для исследования были получены путем морфометрических измерений сухих скелетов. Анализ баз данных по амплитудам подвижности в различных группах парно- и непарнокопытных проводился в IBM SPSS Statistics 23

Научная новизна. В результате проведенной работы была обоснована механистическая модель, которая позволяет изучать все три составляющие подвижности в межпозвоночном суставе: сагиттальную гибкость, латеральную гибкость и осевое скручивание. Разработанная модель была откалибрована по данным располагаемой подвижности в межпозвоночных суставах, соединенных межпозвоночными дисками, полученным на синдесмологических препаратах. Для калибровки модели были использованы наиболее точные модельные данные из публикаций медицинских исследований скелетно-связочных препаратов позвоночного столба парнокопытных и человека. Представленная модель подходит для изучения широкого круга современных и ископаемых млекопитающих и не имеет аналогов.

Полученные результаты по межпозвоночной подвижности у парно- и непарнокопытных являются первыми широкомасштабными, обзорными исследованиями по данной тематике для млекопитающих. Впервые были оценены биомеханические различия в подвижности различных отделов спины во всех современных семействах непарнокопытных и наземных парнокопытных. Полученные различия были оценены в контексте размеров и пропорций тела, а также локомоторной специфики. Впервые была построена модель регрессии между подвижностью в позвоночнике и массой тела животных. Была проведена отдельная оценка влияния размеров тела и локомоторной специфики на межпозвоночную подвижность. Было показано, что подвижность позвоночника у некоторых мелких парнокопытных является сопоставимой с современными хищными, которых традиционно противопоставляют с парнокопытными как дорсомобильных против дорсостабильных животных. Показано, что дорсостабильность является вторично возникшей особенностью парнокопытных, которая связана с аллометрическим увеличением тела, с одной стороны, и переходом к выносливому бегу на открытых пространствах, с другой. Было показано, что дорсостабильность всех современных непарнокопытных выше, чем у парнокопытных, причем эта специфика независимо возникла во всех трех семействах непарнокопытных в ходе эволюции. Была получена первая количественная оценка подвижности позвоночника у мелких палеогеновых предковых форм непарнокопытных.

Теоретическая и практическая значимость. Разработана механистическая модель, которая позволяет любому исследователю проводить изучение межпозвоночной подвижности у широкого круга современных и ископаемых млекопитающих. Были получены новые знания о биомеханике локомоторного аппарата копытных. Результаты работы могут быть использованы в качестве сравнительной базы данных для изучения локомоторного аппарата современных и ископаемых млекопитающих из разных отрядов. Полученные результаты могут быть использованы в учебных курсах по зоологии и палеозоологии позвоночных, а также в научно-популярной литературе и компьютерных реконструкциях движений.

Основные защищаемые положения

1. Обоснована валидность механистической модели для расчета всех трех составляющих межпозвоночной подвижности в суставах, соединенных межпозвоночными дисками.

2. Геометрия суставов сочленовных отростков (зигапофизов) напрямую взаимосвязана с подвижностью позвоночного столба и является более важным предиктором биомеханики спины, чем наличие или отсутствие свободных ребер.

3. Удлинение шеи находится у копытных во взаимосвязи с увеличением ее гибкости в горизонтальной и сагиттальной плоскостях и, в некоторых случаях, со сдвигом границы между зигапофизами шейного и туловищного типа на один сустав назад.

4. Возникновение тангенциального типа суставов между сочленовными отростками в грудном отделе у млекопитающих связано не с сагиттальной гибкостью спины, используемой при галопе, а с осевым скручиванием, необходимым, в первую очередь, при маневрировании.

5. Основным типом подвижности в поясничном отделе является сагиттальная гибкость, размах изменчивости которой у копытных крайне велик; ее величина определяется двумя основными предикторами – размерами тела и локомоторной спецификой конкретного вида.

6. Отделы позвоночника копытных адаптированы к выполнению различных функций, различия в границах функциональных блоков позвоночника находятся во взаимосвязи с образом жизни и формой бега.

7. Современные парнокопытные представлены в терминах П.П. Гамбаряна как дорсостабильными, так и дорсомобильными формами, уровень гибкости поясницы при галопе у которых не уступает хищным.

8. Все современные непарнокопытные являются дорсостабильными бегунами, причем дорсостабильность во всех трех семействах является независимо возникшим состоянием.

Личный вклад автора. Автор разработал, провел валидацию и применил на широком материале механистическую модель расчета трех составляющих подвижности в суставах позвоночника, образованных межпозвонковыми дисками. Для каждой из итоговых формул было проверено более нескольких десятков альтернативных вариантов. Автором были изучены и измерены более 200 скелетов современных парно- и непарнокопытных. Были сделаны фотографии позвоночных столбов у более чем 50 видов копытных. Помимо работы с музейным материалом в ходе выполнения исследования автор лично выкопал один из изученных скелетов белого носорога.

Достоверность полученных результатов по межпозвонковой подвижности подтверждается многоступенчатой процедурой валидации разработанной модели. Достоверность полученных выводов для различных групп копытных основана на изучении широкого набора таксонов. Различные морфологические особенности позвоночного столба проиллюстрированы фотографиями скелетного материала. Достоверность статистических выводов подтверждается статистическим анализом. Различные параметры изученных позвоночников приведены в Приложении 2 (Таблицы 2, 4, 6). Серия статей, в которой представлены результаты проведенных исследований, опубликована в Journal of Anatomy – ведущем рецензируемом журнале по анатомии животных, входящем в базы данных WoS, Scopus.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано четыре статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus. Личный вклад автора во всех работах составляет 60%, что составляет: 1,12 п.л. из 1,87 п.л.; 1,72 п.л. из 2,87 п.л.; 1,22 п.л. из 2,03 п.л.; 1,59 п.л. из 2,65 п.л. Предварительные результаты анализа сагиттальной подвижности позвоночника у непарнокопытных представлены в виде тезисов и доклада, который получил приз как лучший доклад на секции "Зоология позвоночных" конференции «Ломоносов 2018».

Структура и объем работы. Представленная работа написана на 182 страницах, состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и приложения. В работе содержится 37 текстовых рисунков, 28 текстовых таблиц, библиографический список включает 163 источника, из которых 146 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю А.Н. Кузнецову (Палеонтологический институт РАН) за бесчисленные часы совместной работы над исследованиями, консультации и обсуждения, критику и советы, широту взглядов и необходимую литературу, вскрытия и уроки по анатомии животных. Автор благодарит своего бессменного соавтора в исследованиях Н.Е. Прилепскую (ИПЭЭ РАН) за ее упрямство и принципиальность, помощь в обработке материала, долгие часы

раскопок, замеров, 3D сканирования, снятия слепков, подготовки аншлифов, и переноса тяжелых костей.

Автор благодарен своему первому научному руководителю Т.В. Кузнецовой (кафедра палеонтологии геологического факультета МГУ) за ее терпение и критику, ценные рекомендации и наставление в самом начале научного пути, А.К. Агаджаняну за его наставления и рекомендации, которые привели автора к изучению биомеханики. Автор благодарен **И.С. Барскову**, А.С. Алексееву и всем сотрудникам кафедры палеонтологии МГУ, а также В.В. Шахпаронову и всем сотрудникам кафедры зоологии позвоночных МГУ за ценные знания и умения, без которых данная работа была бы невозможной.

Автор благодарен сотрудникам многочисленных музеев и институтов, в которых он изучал материал: А.Д. Липковичу и всему коллективу Ростовского-на-Дону зоопарка, А.А. Лисовскому, Е.В. Оболенской, С.В. Крускопу, Н.Н. Спасской и С.В. Волкову (Зоологический музей МГУ), Г.Ф. Барышникову, Е.А. Петровой и М.В. Саблину (ЗИН РАН), А.Б. Савинецкому (ИПЭЭ РАН), Г.Г. Боескорову (ИГАБМ СО РАН), С.В. Дробышевскому (кафедра антропологии МГУ), И.А. Стародубцевой и В.Б. Басовой (Государственный Геологический Музей им. В. И. Вернадского), Е.М. Первушову, В.Б. Сельцеру, А.С. Лашину (Региональный музей Землеведения Саратовского государственного университета), А.К. Швыревой (Ставропольский государственный музей-заповедник им Г. Н. Прозрителева и Г.К. Пправе), Н.И. Сулеймановой (Пугачевский краеведческий музей им. К.И. Журавлева), И.В. Кирилловой (Музей «Ледниковый период»), А. Библи (Музей естественной истории Вены), Э. Глиссону (Королевский музей Центральной Африки), С. Чапман и С. Мейдмент (Музей естественной истории Лондона).

Автор испытывает глубокую признательность **П.П. Гамбаряну** за его бесценные консультации и блестящие исследования по миологии и локомоции млекопитающих, которые легли в основу проведенной работы, а также благодарит своих коллег А.А. Панютину, Н.В. Крюкову, В.А. Макарова, И.Б. Солдатову, Е.Г. Потапову, Ю.Ф. Ивлева (ИПЭЭ РАН), А.С. Тесакова, П.П. Никольскую, Н.Г. Зверькова (ГИН РАН), В.В. Титова (ЮНЦ РАН) за всестороннюю помощь в исследованиях и продуктивные научные дискуссии.

Отдельную благодарность автор выражает своей маме О.Ю. Беляевой за привитую страсть к науке и всей своей семье за поддержку во время работы. Автор признателен А.Ю. Баранову за неоценимую помощь в раскопках скелета белого носорога и всем коллегам, дайверам и студентам, участвовавшим в раскопках в саратовском Поволжье. Наконец, автор благодарит дорогую А.В. Исаеву за ее бесконечную мягкость и доброту.

Проведенные исследования были осуществлены при финансовой поддержке грантов РФФИ (проект 18-04-01301-а; «Морфофункциональное моделирование костно-мышечной системы позвоночных: решение структурных, функциональных и эволюционных задач»; проект 20-04-00357-а «Изменение плоскостей работы конечностей и позвоночника в эволюции локомоторного аппарата млекопитающих») и РНФ (проект 22-24-00885 «Морфофункциональные основы адаптивных преобразований осевого скелета позвоночных»).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В разделе «ВВЕДЕНИЕ» обоснованы актуальность темы, сформулированы цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ПОЗВОНОЧНЫЙ СТОЛБ: ОТДЕЛЫ, ТИПЫ СУСТАВОВ, ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ

1.1 Отделы позвоночного столба

Описывается разделение позвоночного столба млекопитающих на отделы на по развитию ребер: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. А также по изменению строения суставов между сочленовными отростками (зигапофизами) на: радиальные, тангенциальные и радиальные суставы с замком. Показано, что границы этих двух подходов к подразделению спины у копытных в основном не совпадают друг с другом. Так у парнокопытных тангенциальные суставы характерны для передней части грудного отдела, а для тапиров и носорогов для всего грудного и большей части поясничного отделов.

1.2 Типы суставов между телами позвонков

Описаны два основных типа суставов между телами позвонков у амниот: (1) архаичный тип сочленения тел позвонков с помощью межпозвонковых дисков, характерный для современных млекопитающих и многих мезозойских рептилий; (2) синовиальный диартроз, характерный для всех современных амниот за пределами млекопитающих.

1.3 Составляющие межпозвонковой подвижности

Описаны движения, которые происходят в межпозвонковом суставе. Три ортогональные составляющие межпозвонковой подвижности: сагиттальная гибкость (sagittal bending [SB]), латеральная гибкость (lateral bending [LB]) и осевое скручивание (axial rotation [AR]). Также описаны сложные комбинированные движения.

1.4 Подходы к изучению межпозвонковой подвижности

Дана характеристика двум основным подходам к изучению межпозвонковой подвижности: экспериментам с живыми животными и экспериментам на препаратах предварительно умерщвлённых животных. Первые из них (*in vivo* исследования) позволяют изучать "используемый диапазон движения" (used Range of Motion [uROM]). Вторые (*in vitro* исследования), изучать "располагаемый диапазон движения" (available Range of Motion [aROM]). Показаны различные методические вариации в двух направлениях исследований, а также обсуждается взаимоотношение между амплитудами uROM и aROM.

Также в этом разделе дана характеристика различных подходов для моделирования подвижности в межпозвонковых суставах. Показаны достоинства и недостатки манипулирования 3D моделями, метода геометрических примитивов, finite element analysis, различных корреляционных подходов и механистического подхода.

1.5 Используемые сокращения

Дан перечень используемых в работе сокращений.

ГЛАВА 2. ОБОСНОВАНИЕ МЕХАНИСТИЧЕСКОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ

В этом разделе дана подробная характеристика разработанной механистической модели для расчета межпозвонковой подвижности у млекопитающих.

В разделе 2.1 описаны предпосылки, которые легли в основу разработки механистической модели.

2.2 Материал и эталонные данные для калибровки модели

Для расчета амплитуд подвижности на сухом остеологическом материале использовалось шестнадцать полных позвоночных столбов: 5 позвончиков человека, 5 позвончиков овец, 4 позвончика свиньи и 2 позвончика коровы. Весь изученный материал представлен скелетами взрослых особей.

В качестве модельных (эталонных) данных для калибровки разработанной модели были использованы результаты замеров трех составляющих межпозвонковой подвижности (SB, LB и AR aROM) при фиксированной нагрузке на скелетно-связочных препаратах у человека (Yamamoto et al., 1989, Wen et al., 1993, Wilke et al., 2017), овцы (Wilke et al., 1997a), свиньи (Wilke et al., 2011), и коровы (Wilke et al., 1997b), полученные в медицинских исследованиях спины.

2.3 Процедура верификация тригонометрических формул для расчета aROM

В разделах 2.3.1 и 2.3.2 была описана общая схема используемого подхода и описаны метрические характеристики позвонков, которые используются для расчета.

В механистической модели дуга движения равна сумме разности дуг между более длинной и более короткой фасеткой зигапофизов двух соседних позвонков и двойной дуги движения более короткой фасетки за пределы более длинной в двух крайних положениях (Рис. 1).

$$\varphi = \alpha + 2\beta = \left[\underbrace{\left(2\arcsin \frac{X_{long}}{2 \cdot K_R \cdot Y} - 2\arcsin \frac{X_{short}}{2 \cdot K_R \cdot Y} \right)}_{\alpha} + 2 \cdot \underbrace{\left(K_S \cdot 2\arcsin \frac{X_{short}}{2 \cdot K_R \cdot Y} \right)}_{\beta} \right] \cdot \frac{180}{\pi}$$

X_{long} и X_{short} – переменные, репрезентирующие дугу движения; Y – переменная, репрезентирующая радиус вращения; K_S и K_R – калибровочные коэффициенты.

В разделе 2.3.3 описана модификация используемых формул для суставов с ограничителем дорсальной экстензии. К таким суставам у парнокопытных относится пояснично-крестцовый сустав.

В разделах 2.3.4 – 2.3.7 описана процедура верификации оптимальных формул (числитель/знаменатель) и поправочных коэффициентов для модельных животных.

2.4 Результаты верификации тригонометрических формул

Показано, что лучшими формулами для расчета амплитуд aROM у парнокопытных являются формулы, откалиброванные для различных типов фасеток зигапофизов (они имеют более низкий SD между рассчитанными и эталонными данными). Менее точными являются формулы, откалиброванные для формальных отделов позвоночного столба, а наименее точными – формулы, откалиброванные для всей туловищной части позвончика. Это верно для всех трех составляющих межпозвонковой подвижности. Преимущество формул, откалиброванных для конкретных типов фасеток зигапофизов над формулами, откалиброванными для отделов позвончика, указывает на то, что тип фасеток является более важным предиктором, определяющим биомеханику позвончика, чем наличие или отсутствие свободных ребер.

Лучшие формулы, подобранные в процессе калибровки модели представлены в Таблице 1.

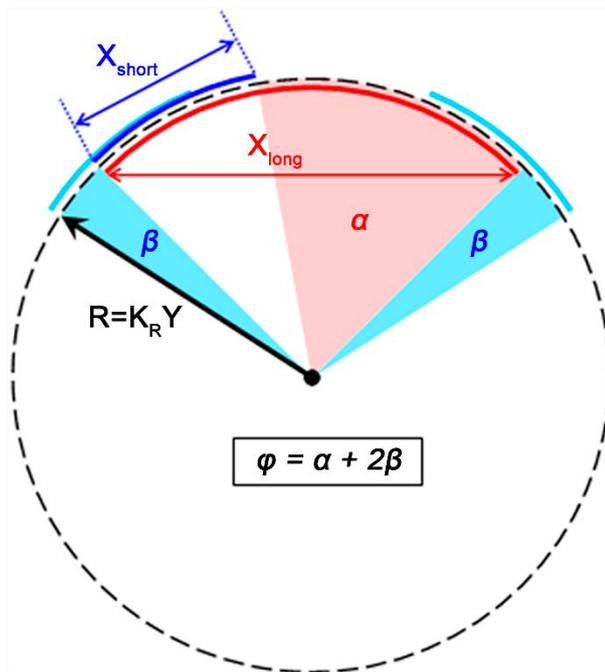


Рис. 1. Схематичное изображение механистической модели для расчета aROM в межпозвоночных суставах на базе остеометрии позвонков. В плоскости каждого из типов движения фасетки зигапофизов двух последовательных позвонков рассматриваются как дуги, принадлежащие к единому радиусу R (черная стрелка). Одна из пары фасеток обычно меньше (синяя дуга), чем другая (красная дуга), и их размеры (длина или ширина в зависимости от типа подвижности) соответствуют двум хордам X_{short} и X_{long} . Радиус R кривизны фасеточных дуг рассматривается как радиус вращения в суставе и рассчитывается как произведение из одного из измерений позвонка, которое наилучшим образом отражает радиус вращения (Y), умноженного на коэффициент K_R . Наконец, aROM (φ) состоит из двух частей. Первая представляет собой перемещение меньшей фасетки в пределах большей, которое равно угловой разнице α между большей и меньшей фасетками (бледно-красный сектор). Вторая часть представляет собой выезд меньшей фасетки за пределы большей фасетки в каждую сторону, который равен углам β (два бледно-синих сектора). Степень выезда меньшей фасетки рассчитывается с помощью второго эмпирически подбираемого коэффициента K_s . Цветные обозначения см. в электронной версии автореферата. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

Рассчитанные с помощью предложенного подхода амплитуды aROM имеют очень высокий коэффициент корреляции с модельными амплитудами, полученными в *in vitro* исследованиях на скелетно-связочных препаратах (Пирсон $r = 0,900$; Рис. 2).

В разделе обсуждается геометрический смысл полученных формул и проводится статистический анализ результатов расчета при сравнении с модельными данными.

2.5 Использование модели

В разделе дан полный перечень ограничений модели, выявленный при ее валидации (подраздел 2.5.2).

В подразделе 2.5.3 даны конкретные рекомендации для использования разработанной модели для изучения межпозвоночной подвижности у современных и ископаемых млекопитающих. Формулы могут применяться без каких-либо изменений для приматов и копытных (парно- и непарнокопытных). Для других групп млекопитающих разработанные формулы можно с наибольшей уверенностью использовать для расчета AR во всем предкрестцовом отделе позвоночника и для расчета LB в RfL суставах, поскольку для этих

составляющих подвижности и типов фасеток окончательные формулы получились универсальными для всех четырех модельных видов (Таблица 1). Для других млекопитающих формулы могут быть использованы в двух вариантах: (1) для получения точечной оценки, использовать значения коэффициентов, которые были оптимизированы для всех четырех модельных видов вместе; (2) для получения интервальных оценок – рассчитать амплитуды aROM, используя два набора значений коэффициентов, представленных в Таблице 1. При наличии надежных данных *in vitro* исследований для других млекопитающих, ранее не изученных таким образом, предложенный подход позволит любому исследователю получить новые оптимальные значения коэффициентов K_s и K_R , сохраняя структуру числитель/знаменатель, представленную в Таблице 1. Это позволит адаптировать данный подход к конкретной группе млекопитающих.

Таблица 1. Итоговые формулы. Значения коэффициентов (K_s для числителя и K_R для знаменателя) отмечены жирным

Тип движен	Тип фасеток	Объект	Формула
SB	Rf	<i>Homo</i>	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,17} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,17} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,17} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	Tf		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,2} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,2} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,2} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	RfL		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,87} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,29} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,87} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	Rf	Парнокопытные	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,69} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,14} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,69} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	Tf		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,12} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,12} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,12} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	RfL		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,18} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,18} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,18} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
LB	Rf	<i>Ovis</i>	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,9} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,42} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,9} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$
		<i>Homo</i> и <i>Sus</i>	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,29} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,29} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,29} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$
	Tf	<i>Ovis</i>	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,33} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,33} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,33} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$
		<i>Homo, Sus, Bos</i>	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,21} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,21} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,21} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$
RfL	Все виды	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{0,08} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,08} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{0,08} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$	
AR	Rf	Все виды	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,16} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,16} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,16} \cdot R_{vert}))) \cdot 360/\pi$
	Tf	Все виды	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,23} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,23} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,23} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$
	RfL	Все виды	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{0} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{0} \cdot R_{lat}))) \cdot 360/\pi$

Применение модели к ископаемым млекопитающим возможно только к материалу, представленному последовательными позвонками, принадлежащим одной особи. Использование для анализа последовательных позвонков от разных особей или непоследовательных позвонков от одной особи приведет к значительной неточности в рассчитанных амплитудах aROM. Для корректного расчета aROM по представленным формулам, измерения позвонков не должны сниматься с деформированных или разрушенных частей, это особенно важно для тех измерений, которые используются в качестве числителя в формулах.

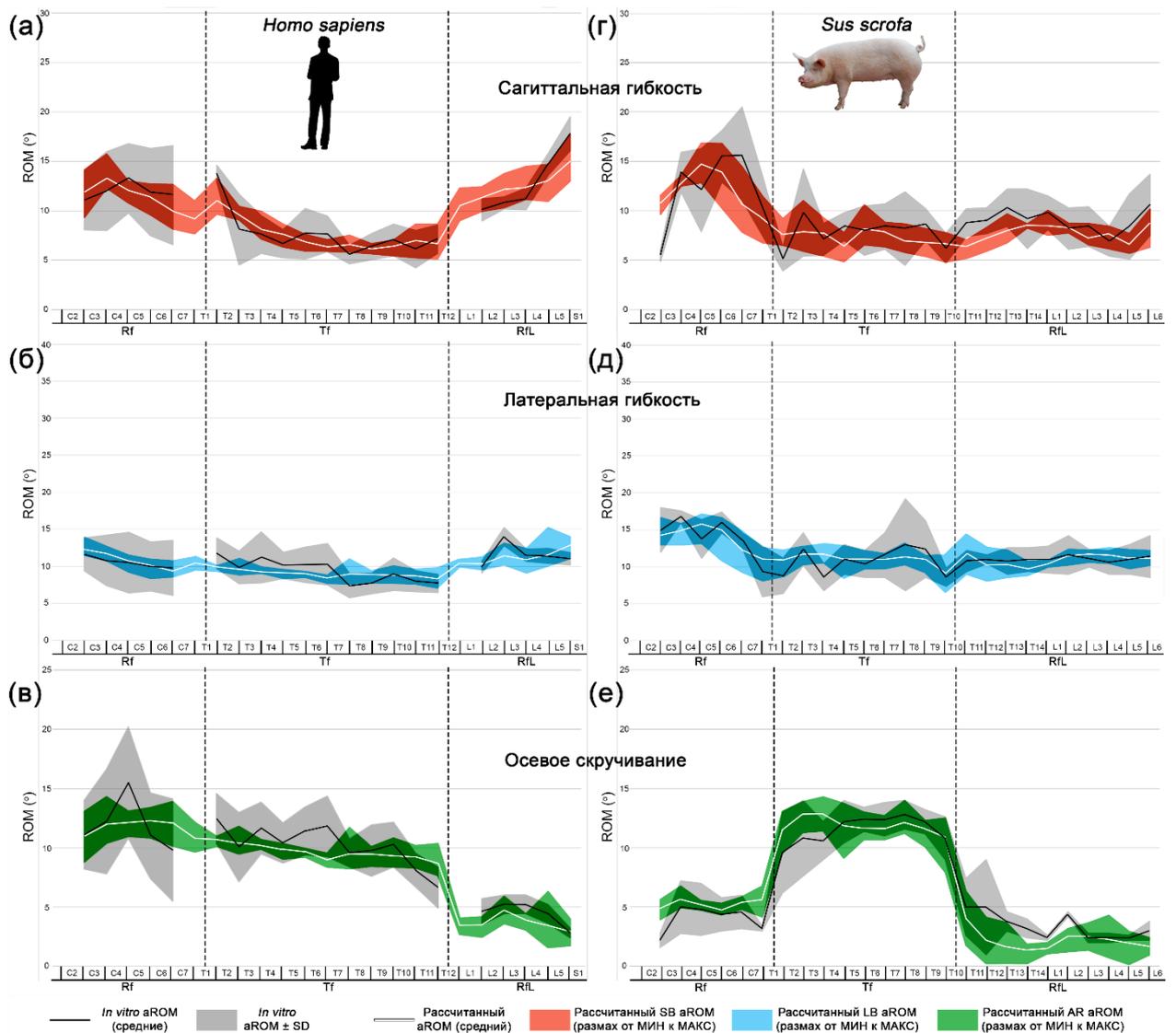


Рис. 2. Рассчитанные по тригонометрическим формулам и измеренные *in vitro* значения aROM в межпозвоночных суставах предкрестцового отдела позвоночника человека (а-в) и свиньи (г-е). Верхний ряд (а, г) SB aROM; средний ряд (б, д) LB aROM, нижний ряд (в, е) AR aROM. Ось абсцисс на каждом графике градуирована по номерам позвонков. Вертикальные пунктирные линии проходят на уровне позвонка, в котором происходит изменение типа фасеток зигапофизов и, соответственно, изменяется формула для расчета aROM. *In vitro* aROM показан черной линией (среднее значение) с серой зоной (SD) вокруг нее, значения для построения которых взяты из литературных источников; пробелы на графиках, построенных для человека соответствуют межпозвоночным суставам, для которых данные отсутствуют (Wen et al., 1993; Wilke et al., 2017; Yamamoto et al., 1989). Рассчитанные амплитуды aROM показаны белой линией (среднее значение) с темно серой зоной (диапазон от максимума до минимума) вокруг нее. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

ГЛАВА 3. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У ПАРНОКОПЫТНЫХ

3.1 Исследования подвижности позвоночного столба у парнокопытных

Дан подробный анализ предшествующих исследований подвижности позвоночного столба у парнокопытных и пояснично-крестцового сустава у млекопитающих вообще. Показано, что доступные в литературе измерения aROM у парнокопытных охватывают 5

современных семейств и только 10 (6 домашних и 4 диких) из более чем 200 современных видов парнокопытных (Wilson and Reeder, 2005; Павлинов, 2006).

3.2 Исследованный материал

Исследование подвижности предкрестцового отдела позвоночника охватывает представителей всех 10 современных семейств парнокопытных, относящихся к 32 родам, 38 видам. Исследование подвижности пояснично-крестцового сустава охватывает представителей всех 10 современных семейств парнокопытных, относящихся к 57 родам, 78 видам, 233 особям.

3.3 Методика анализа

В разделе описана процедура анализа данных в IBM SPSS Statistics 23, описана процедура замеров отделов позвоночника и расчета некоторых пропорций позвоночного столба. Также в разделе сказано, что рассчитанные значения aROM представляют собой амплитуды движения. Для SB рассчитанная амплитуда представляет собой сумму вентральной флексии и дорсальной экстензии, для LB и AR – сумму соответствующих движений влево и вправо.

В разделах 3.4 и 3.5 дана подробная характеристика различных параметров позвоночника парнокопытных и подвижности в различных отделах спины. В разделе 3.6 показано, что прижизненные патологии в суставах позвоночного столба отражаются на геометрии суставов и механистическая модель способна отображать изменения подвижности в патологических суставах.

3.7 Функциональный анализ шейного отдела у парнокопытных

Шейный отдел является наиболее мобильной частью позвоночника с точки зрения SB и LB aROM. Средние амплитуды SB ($15,3^\circ$) и LB ($25,0^\circ$) в Rf суставах значительно превышают средние амплитуды SB и LB в Tf (SB: $5,5^\circ$; LB: $11,8^\circ$) и RfL суставах (SB: $8,0^\circ$; LB: $9,8^\circ$). Это неудивительно, поскольку шея у парнокопытных является основным манипулятором для взаимодействия со средой обитания.

В Rf суставах шейного отдела подвижность у парнокопытных распределена неравномерно. Более высокие амплитуды SB и LB aROM наблюдаются в каудальных шейных суставах (C4-C5, C5-C6 и C6-C7). В более краниальных суставах (C2-C3 и C3-C4) и в суставе между шейей и туловищем (C7-T1) амплитуды aROM в среднем на $2,5-3,5^\circ$ ниже.

Относительная длина шейного отдела различается у парнокопытных почти в шесть раз. В среднем их шейный отдел чуть короче половины длины туловищной части позвоночника ($44,8\%$ в исследованной выборке). Самые короткие шеи (менее 30%) отмечены у свиней, оленков и бегемотов. У верблюдов и окапи длина шейного отдела превышает 60% , у лам составляет $2/3 - 3/4$, а у жирафов превышает длину туловищной части позвоночника (Рис. 3).

Наименее подвижные Rf суставы характерны для животных с короткой шейей и большой, тяжелой головой: Suina, Hippopotamidae и Bovini. Наиболее подвижные Rf суставы характерны для самых длинношеих парнокопытных – Camelidae и Giraffidae (Рис. 3).

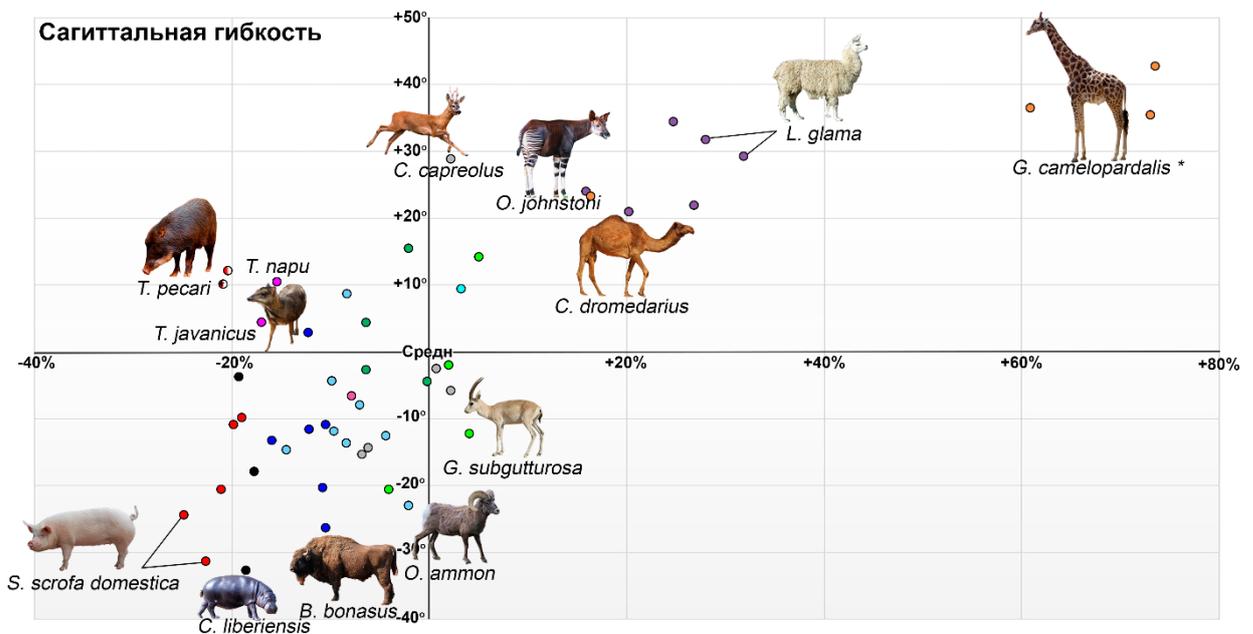


Рис. 3. Сагиттальная подвижность в шейном отделе у парнокопытных. На оси абсцисс находится удлиненность шеи как пропорция (в %) длины шеи к длине туловищной части позвоночника (T+L+S). На оси ординат находится суммарная подвижность (°) в Rf суставах. За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов (относительная длина шеи 44,8%; суммарный SB aROM 93,66°). Цвет кружков указывает на таксономическую группу: Suidae (красный), Tayassuidae (красный/белый), Camelidae (фиолетовый), Giraffidae (оранжевый), Hippopotamidae (черный), Tragulidae (сиреневый), Antilocapridae (бирюзовый), Moschidae (розовый), Caprinae (голубой), Antilopinae (салатовый), Bovini (синий), крупные антилопы (зеленый). Цветные обозначения см. в электронной версии автореферата. Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

Показано, что морфологические адаптации к наибольшему среди парнокопытных увеличению амплитуд SB и LB aROM в шейном отделе реализуются различным образом у Giraffidae и Camelidae.

Амплитуда подвижности в Rf суставах у парнокопытных не имеет статистически значимой взаимосвязи с массой тела. Степенная регрессия между массой тела и подвижностью в сагиттальной и латеральной плоскостях демонстрируют крайне низкие значения R² (0,013, p = 0,420 и 0,016, p = 0,384, соответственно). Это указывает на то, что аллометрический рост не является препятствием для увеличения подвижности шеи.

У жирафов шейный отдел функционально удлинен за счет существенного повышения подвижности в первом туловищном суставе T1-T2.

3.8 Комплексная роль грудного отдела

Показано, что ключевой составляющей подвижности в грудном отделе у копытных является осевое скручивание. Предложено локомоторное объяснение адаптивного значения осевого скручивания для млекопитающих. Показано, что копытные активно используют скручивание во время маневрирования при беге. Независимое вращение краниальной и каудальной половин туловища в левую или правую сторону позволяет копытным совершать резкие повороты на высокой скорости необходимые для обмана преследующего их хищника (Рис. 4).



Рис. 4. Газель Гранта (*Nanger granti*) изменяет направление бега, пытаясь обмануть преследующего ее гепарда (*Acinonyx jubatus*).

Также было показано, что скручивание крайне важно для примитивного способа локомоции однопроходных и может использоваться для рытья подземными млекопитающими.

Также показано, что помимо скручивания грудной отдел является: жесткой опорой для передней части туловища, головы и шеи; органом поглощения кинетической энергии тела при приземлении на передние конечности; каудальная часть грудного отдела у некоторых видов парнокопытных может активно задействоваться в сагиттальном сгибании-разгибании вместе с поясничным отделом во время галопа, а специфическое дорсальное выгибание в краниальной части грудного отдела, вероятно, может задействоваться во время всплывания у бегемота. Настолько разнообразный перечень задач, выполняемых грудным отделом, объясняет, почему, несмотря на впечатляющее удлинение остистых отростков позвонков в области холки у крупных копытных, он никогда полностью не теряет внутреннюю подвижность (что могло бы происходить за счет срастания позвонков друг с другом для увеличения жесткости).

3.9 Функциональный анализ поясничного отдела у парнокопытных

Поясничный отдел позвоночника у млекопитающих приспособлен для эффективной работы в сагиттальной плоскости (в которой характеризуется высокой гибкостью). Это является важнейшей адаптацией четвероногих млекопитающих к бегу галопом.

Показано, что увеличение подвижности поясницы сопровождается увеличением ее относительной длины. Это два взаимодополняющих способа увеличения длины пути, который проходит центр тяжести животного при переходе поясничного отдела из максимально согнутого положения в прямое, например, перед прыжком.

Сагиттальная подвижность в поясничном отделе связана как с размерами тела (аллометрически), так и с формой бега. Так, SB aROM в пояснично-крестцовом суставе имеет статистически значимые отрицательные корреляции с линейными размерами позвоночного столба (Пирсон r от -0,363 до -0,675) и массой тела ($r = -0,531$). Возможность использования прыжковых форм галопа ограничена у парнокопытных размерами. Наши данные показывают, что вес в 200-300 кг является верхней планкой для прыжковой формы галопа, характерной для коз и баранов. Вес в 200-400 кг является верхней планкой для прыжково-скоростной формы бега. При дальнейшем увеличении размеров парнокопытные переходят к более экономичным формам галопа, таким как полутяжелая форма бега, характерная для современных бычьих. Так, для самого крупного из представителей подсемейства *Cervinae*, овцебыка, характерна полутяжелая форма бега, которая является вторично возникшей в этом подсемействе.

Самые низкие амплитуды SB aROM характерны для самых крупных представителей парнокопытных – *Hippopotamidae*, *Bovinae* и *Giraffidae*. Для этих животных характерна дорсостабильность позвоночного столба в понимании П.П. Гамбаряна (1972). Причиной такого понижения сагиттальной гибкости у крупных и тяжелых парнокопытных является аллометрический рост животных.

Высокие амплитуды SB в поясничном отделе характерны для мелких и проворных парнокопытных, использующих прыжковую и прыжково-скоростную формы бега. Наибольшие амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе у парнокопытных находятся на одном уровне с такими хищными, как волк, кошка, тигр и ягуар (19,6-28°) (Пылыпчук, 1975; Gál, 1993; Jones et al., 2020) и заметно уступает только собаке и барсуку (37-45°) (Gál, 1993; Benninger et al., 2004). Таким образом, многие мелкие и средние по размеру парнокопытные должны классифицироваться как "дорсомобильные" в терминах Гамбаряна (1972).

Было показано, что SB aROM в пояснично-крестцовом суставе у парнокопытных со средней массой (диапазон 34,5-139 кг) статистически значимо различается у представителей, адаптированных к различным формам бега (Рис. 5). Подвижность в поясничной области у копытных, специализированных к прыжковым формам галопа существенно выше, чем у специализированных к скоростному и выносливому бегу. Одним из примеров этого тренда является северный олень ($n = 8$, mean = 11,2°, 95% CI: 10,1-12,3°), использующий скоростной галоп и большинство других видов семейства Cervidae ($n = 21$, mean = 16,9°, 95% CI: 15,5-18,3°), использующие прыжково-скоростной бег. Следует отметить, что суммарный SB aROM в поясничной области северного оленя (35°) также существенно меньше, чем у других Cervidae (53,6-55,8°) (Belyaev et al, 2021б).



Рис. 5. Галоп у некоторых парнокопытных. Левая колонка (а, б) "дорсостабильный" галоп, правая колонка (в, г) – "дорсомобильный" галоп. (а) северный олень *Rangifer tarandus* (Фотография предоставлена Квином Лисотой, <https://kevinlisota.photography>); (б) сайгак *Saiga tatarica* (Фотография предоставлена Николаем Денисовым); (в) личи *Kobus leche* (Фотография предоставлена Okavango Horse Safaris, дельта Окаванго, Ботсвана, <http://www.okavangohorse.com>); (г) газель Томпсона *Eudorcas thomsonii* (Фотография предоставлена Полом Соудерсом, WorldFoto). Резкий изгиб пояснично-крестцового отдела в фазе переноса конечностей отличает дорсомобильные виды от дорсостабильных – характеризующихся практически постоянно прямой спиной во всех фазах галопа. Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

ГЛАВА 4. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У НЕПАРНОКОПЫТНЫХ

4.1 Исследования подвижности позвоночного столба у непарнокопытных

Дан подробный анализ предшествующих исследований подвижности позвоночного столба у непарнокопытных. Показано, что доступные в литературе измерения aROM у непарнокопытных относятся к одному единственному виду – домашней лошади (*Equus ferus caballus*).

4.2 Исследованный материал

Исследование подвижности предкрестцового отдела позвоночника охватывает представителей всех 3 современных семейств непарнокопытных, относящихся к 15 из 16 современных видов.

В разделе 4.3 описана процедура анализа данных в IBM SPSS Statistics 23.

В разделах 4.4 и 4.5 дана подробная характеристика и различных параметров позвоночника и подвижности в различных отделах спины непарнокопытных, а также их сравнительный анализ с параметрами и подвижностью спины у парнокопытных (Рис. 6).

4.6 Регионализация позвоночного столба у непарнокопытных

Было показано, что у лошадей (также как и у жирафа) шейный отдел функционально включает первый туловищный сустав T1-T2. Подвижность в этом суставе в среднем лишь немного ниже в SB, чем другие Rf суставы (на 1,9-3,0°) и значительно более подвижен, чем грудные Tf суставы, начиная с T2-T3. LB aROM в суставе T1-T2 в среднем на 2,4° ниже, чем в соединении шеи с туловищем (сустав C7-T1), и на 5,2-8,5° выше, чем во внутригрудных суставах.

4.7 Функциональный анализ шейного отдела у непарнокопытных

У современных непарнокопытных существует только две морфологические группы по длине шеи (Рис. 7). Относительная длина шеи у тапиров и носорогов сопоставима с минимальными значениями среди парнокопытных, которые характерны для Suina, Hippopotamidae и Tragulidae. У Equidae относительная длина шеи находится на среднем уровне для парнокопытных и ближе всего к длине шеи у Cervidae, крупных и мелких антилоп (mean от 40,8 до 47,2%). Вероятно удлинение шеи компенсирует удлинение конечностей, позволяя сохранить способность кормиться и пить на уровне земли при выпрямленных ногах.

Носороги и тапиры являются копытными с наименее подвижной шеей в сагиттальной плоскости; суммарный SB aROM у них даже ниже, чем у свиней, бегемотов и бычьих. Однако суммарный LB aROM у носорогов и тапиров (среднее ~ 140°) несколько выше по сравнению с минимальными значениями у парнокопытных, характерными у свиней и бегемотов (в среднем ~120°; Wilke et al., 2011; Беляев, 2018; Belyaev et al., 2021б; Рис. 7). Equidae характеризуются более высокими, чем средние для копытных, значениями суммарного SB aROM (mean = 101,7°) в шейном отделе (на уровне крупных антилоп) и уступают только жирафам по суммарному LB aROM (среднее ~200°), находясь на одном уровне с верблюдами и ламами (среднее ~190°; Stolworthy et al., 2015, Belyaev et al., 2021б).

Палеонтологический материал свидетельствует о том, что относительно короткая шея является изначальным состоянием для непарнокопытных. На основании замеров Э.Д. Копа (Cope, 1873) относительная длина шеи у небольшого палеогенового носорога *Hyrachyus eximius* составляла 19,7% от длины туловищной части позвоночника, а у эквоида *Arenahippus grangeri* (Wood et al., 2011) 23,5% от длины туловища. Эта пропорция находится на уровне самых низких значений для всех парно- и непарнокопытных. aROM в суставе C5-C6 у *A. grangeri*: SB: 13,3°, LB: 21,2°. Экстраполируя эти значения на все Rf суставы, суммарный aROM у этого вида должен был составлять 79,8° для SB и 127,2° для LB на участке C2-T1. Эти значения несколько выше, чем у носорогов и тапиров в сагиттальной гибкости, и, наоборот, несколько ниже в латеральной. Таким образом, как

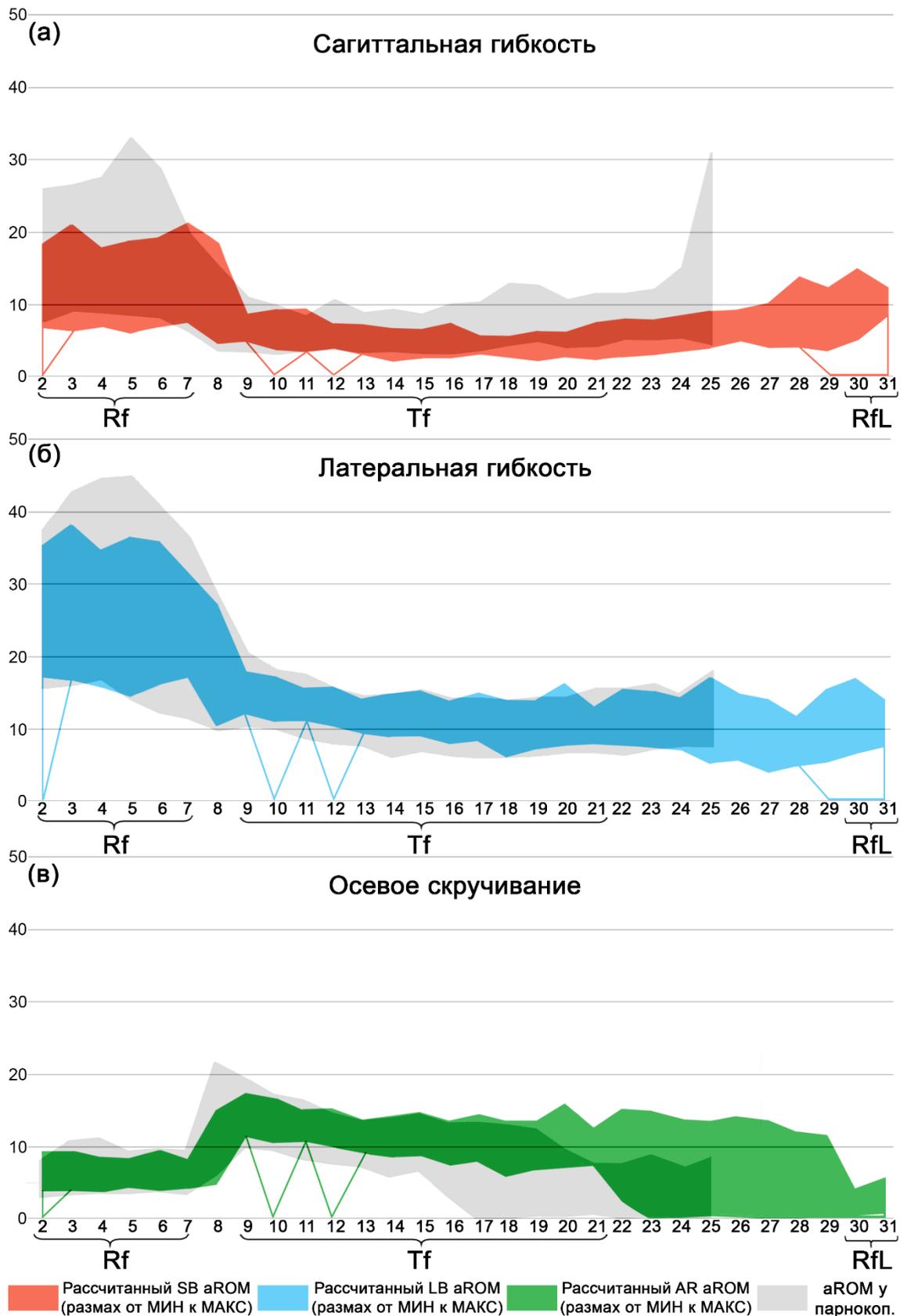


Рис. 6. Изменчивость амплитуд aROM (диапазон от максимума до минимума) в предкрестцовых суставах у непарнокопытных. (а) SB aROM; (б) LB aROM; (в) AR aROM. Ось абсцисс градуирована по номерам суставов. Для сравнения, диапазоны aROM парнокопытных показаны в виде светло-серых полигонов. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

относительная длина шеи, так и подвижность в шейных суставах у базальных эквоидов были значительно ниже, чем у современных лошадиных.

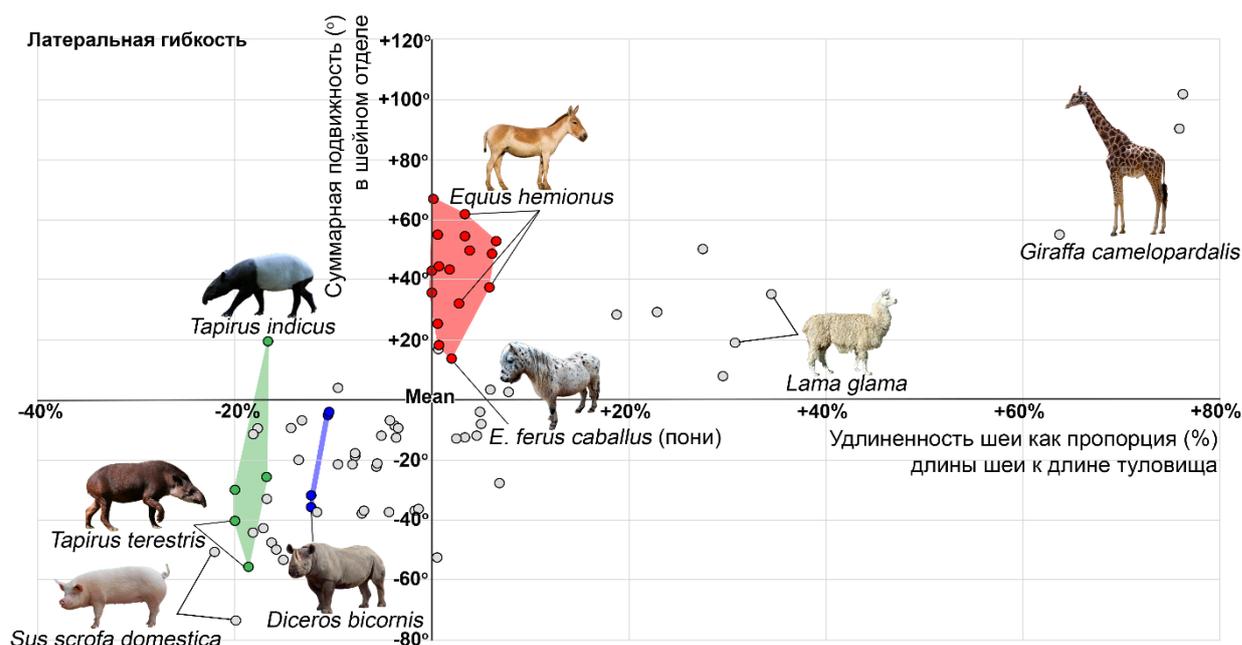


Рис. 7. Латеральная подвижность в шейном отделе у непарнокопытных в сравнении с парнокопытными. По оси абсцисс представлена относительная длина шеи (%) как отношение длины шеи к длине туловищной части позвоночника (T+L+S). По оси ординат представлена суммарная подвижность (°) в Rf суставах. За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов парно- и непарнокопытных (длина шеи 41,7%; суммарный LB aROM 155,5°). Цвет указывает на таксономическую группу: Equidae (красный), Rhinocerotidae (синий), Tapiridae (зеленый). Серыми кружками отмечены данные для парнокопытных (Belyaev et al., 2021б). Цветные обозначения см. в электронной версии автореферата. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

4.8 Особенности грудного отдела у непарнокопытных

Количество предкрестцовых позвонков у непарнокопытных значительно выше, чем у парнокопытных (29-32 против 25-27) из-за большего числа грудных позвонков. Большее число предкрестцовых позвонков, вероятно, является исходным состоянием для непарнокопытных, так раннеэоценовый *A. grangeri* и среднеэоценовый *Meshippus bairdi* (AMNH 1477) имели по 31 предкрестцовому позвонку (Scott et al., 1941; Wood et al., 2011). Для обоих палеогеновых эквоидов была характерна позвоночная формула 7C+17T+7L. Для современных носорогов и тапиров характерно увеличение числа грудных позвонков (18-20 и 18-19, соответственно) и уменьшение числа поясничных позвонков. Так, у риноцеротоидов число поясничных позвонков уменьшается от 7 у маленького эоценового *H. eximius*, до 5 у относительно крупного (~0,5 м череп, ~2 м длина) позднеэоценового *Trigonias osborni* (Scott et al., 1941), и до 3-4 у современных видов.

Средние значения SB aROM в каудальной части грудного отдела у Equidae и Rhinocerotidae являются самыми низкими среди всех семейств копытных. Кажущееся несоответствие между уменьшением подвижности и увеличением числа позвонков в грудном отделе у непарнокопытных может иметь функциональное объяснение: одной из наиболее хорошо известных морфофункциональных особенностей непарнокопытных является ферментация целлюлозы в кишечнике, в отличие от ферментации целлюлозы в дополнительных камерах желудка у парнокопытных (Alexander, 1993). Увеличение числа позвонков делает грудную клетку непарнокопытных длиннее, чтобы вместить удлиненный кишечник. В то же время жесткость каудальной части грудного отдела позвоночного столба,

в основном в сагиттальной плоскости (уменьшение SB aROM), позволяет пассивно поддерживать тяжелый кишечник, наполненный грубым растительным кормом. Противоположный пример взаимосвязи между строением пищеварительной системы и регионализацией подвижности позвоночного столба можно найти у Suidae. Эти животные не имеют сложного желудка или увеличенной в размерах слепой кишки и не могут эффективно переваривать целлюлозу (Wilson & Mittermeier, 2011). Их позвоночник характеризуется наибольшим среди парнокопытных числом RfL суставов в каудальной части грудного отдела (mean = 3,8; Belyaev et al., 2021б), в результате чего эта часть грудного отдела характеризуется увеличенными амплитудами SB aROM по сравнению с таковыми в средней (Tf суставы) части грудного отдела (Busscher et al., 2010; Wilke et al., 2011).

4.9 Дорсостабильный галоп непарнокопытных

Лошади являются классическим примером дорсостабильного галопа (Hildebrand, 1959). П.П. Гамбарян (1972) относит галоп лошадей к скоростной форме бега. Суммарный SB aROM в пояснично-крестцовой области у эквид (mean = 50,4°) в среднем на 10° выше, чем у Giraffidae и Hippopotamidae, и имеет такой же суммарный SB aROM, как у бычьих, уступая в среднем 10° крупным антилопам (Belyaev et al., 2021б). С точки зрения дорсостабильности позвоночника лошади очень похожи на бычьих и некоторых представителей скоростной формы бега, таких как северный олень и гну (Рис. 8).

Таранный бег тапиров характеризуется в среднем еще более высокой дорсостабильностью, чем галоп лошадей. Полутяжелый галоп носорогов является наиболее дорсостабильным среди всех изученных парно- и непарнокопытных (Рис. 8).

Большинство плезиоморфных палеогеновых непарнокопытных были мелкими животными. Так, например, эквоид *Arenahippus* был около 60-70 см в длину и весил около 9 кг, тапироид *Heptodon* – около 15 кг, а риноцеротоид *Hyrachyus* – около 20-50 кг (Radinsky, 1978; Wood et al., 2011). Относительная длина поясничного отдела у *A. grangeri* составляет 36,8% от длины туловищной части позвоночника, что на 10% больше, чем средняя длина поясницы у современных эквид, и очень близко к среднему показателю для парнокопытных (Belyaev et al., 2021б). У *H. eximius* (41,5%) она даже больше, чем у *A. grangeri*, и почти в 3 раза больше, чем у современных носорогов. Таким образом, большое количество RfL суставов (10) и поясничных позвонков (7), отсутствие дополнительных суставов между поперечными отростками, характерных для всех современных непарнокопытных (Wood et al., 2011), более длинный поясничный отдел по сравнению с современными представителями, несколько меньшая высота тел позвонков и суставов зигапофизов позволяет предположить, что поясничная область у мелких палеогеновых непарнокопытных была достаточно высоко подвижной.

В работе была впервые была подсчитана подвижность в поясничном отделе у ископаемых непарнокопытных. Сагиттальная гибкость у *A. grangeri* была рассчитана для 4 из 7 поясничных суставов (T17-L4): 7,4° в T17-L1, 7,0° в L1-L2, 9,0° в L2-L3, 8,2° в L3-L4. Экстраполируя полученное среднее значение на все поясничные (и пояснично-крестцовый сустав), суммарный SB aROM в суставах T17-S1 у *A. grangeri* составлял 63,2°. Если предположить, что у *Arenahippus* было по крайней мере 10° дополнительной SB подвижности в пояснично-крестцовом суставе по сравнению с внутривпоясничными суставами, то суммарный SB aROM в пояснично-крестцовой части позвоночного столба у этого животного должен был превышать 70° (Рис. 37). Изложенное выше позволяет предположить, что дорсостабильность всех современных непарнокопытных является производной чертой и возникла конвергентно во всех трех семействах (Рис. 9).

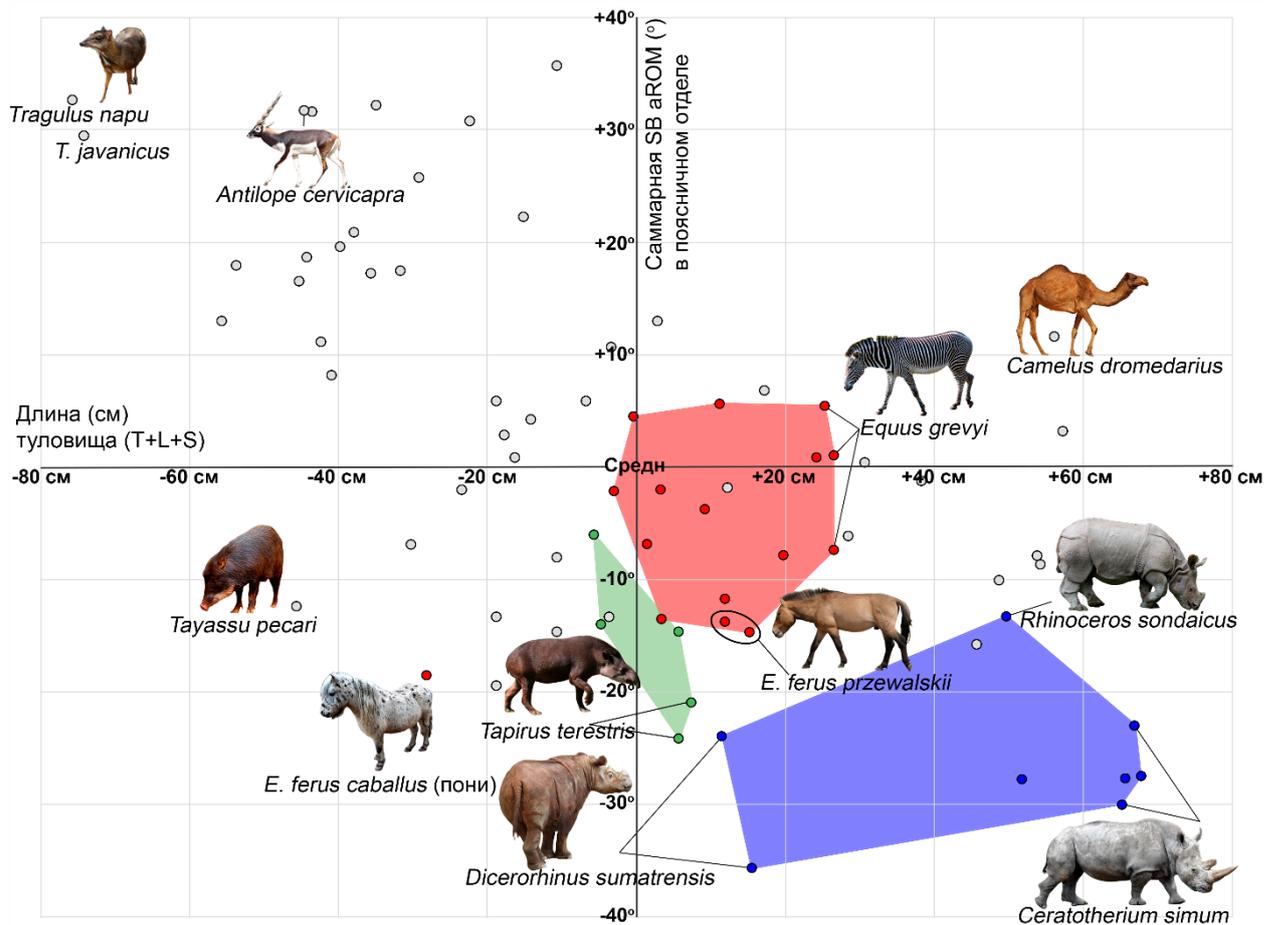


Рис. 8. Сагиттальная подвижность в пояснично-крестцовом отделе у непарнокопытных в сравнении с парнокопытными. По оси абсцисс представлена абсолютная длина (см) туловищной части позвоночника (T+L+S). По оси ординат представлен суммарный SB aROM (°). За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов парно- и непарнокопытных (средняя длина туловищного отдела T+L+S 101,3 см; суммарный SB aROM 55,7°). Цвет кружков указывает на таксономическую группу, как на Рис. 7. Цветные обозначения см. в электронной версии автореферата. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

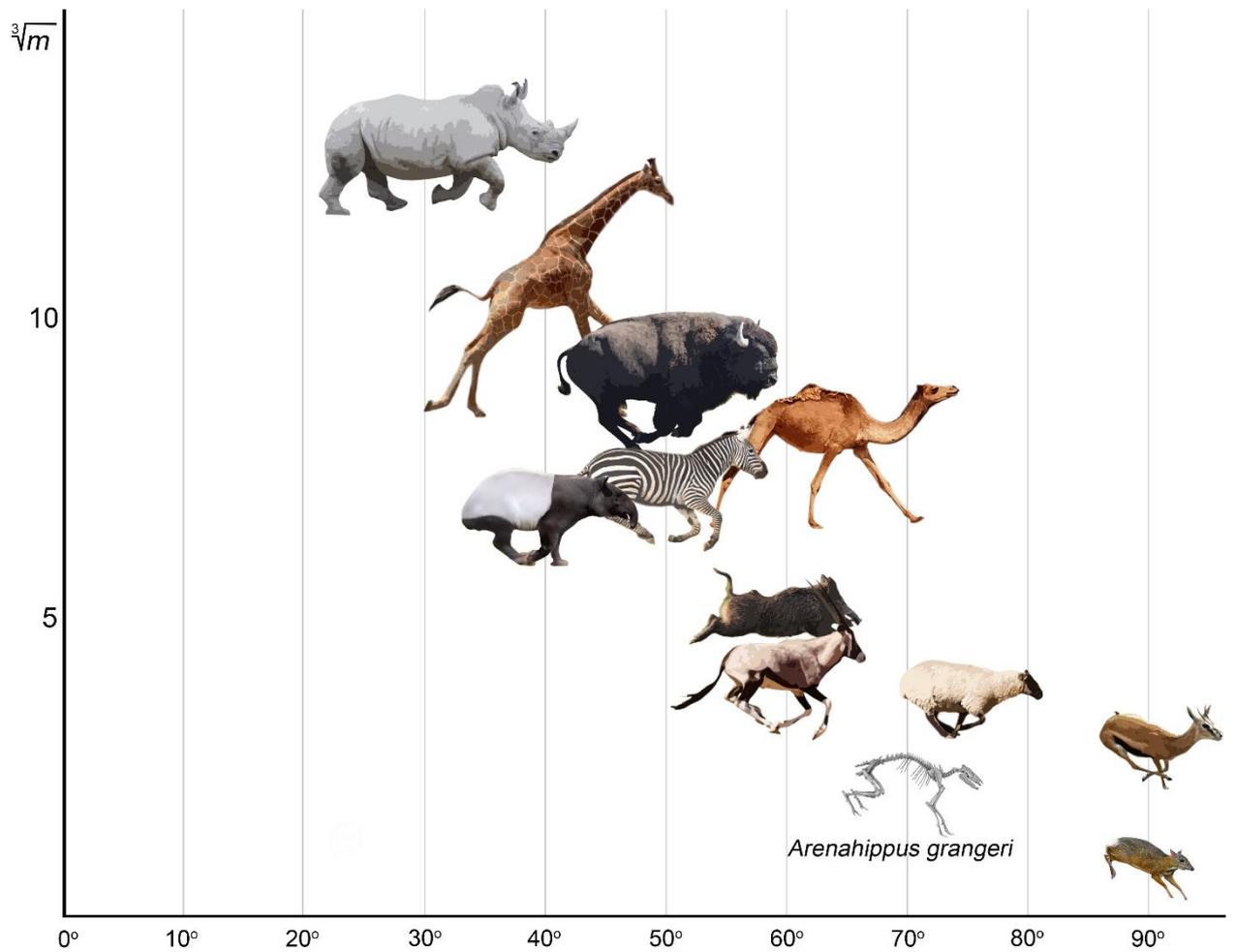


Рис. 9. Взаимосвязь суммарной сагиттальной подвижности в поясничном отделе позвоночного столба и кубического корня массы тела у парно- и непарнокопытных. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенной работы была обоснована валидность механистической модели для расчета межпозвонковой подвижности в суставах, соединенных межпозвонковыми дисками. Предложенная модель позволяет рассчитывать амплитуду всех трех составляющих межпозвонковой подвижности (сагиттальной гибкости, латеральной гибкости и осевого скручивания) и для всех трех типов сочленовных суставов зигапофизов (радиального, тангенциального и радиального с замками), характерных для предкрестцового отдела позвоночного столба млекопитающих. Калибровка модели на основе модельных данных из *in vitro* исследований скелетно-связочных препаратов человека и трех видов парнокопытных позволяет утверждать валидность амплитуд подвижности, рассчитанных по скелетам копытных. Единообразие тригонометрических формул для копытных и человека обещает широкий потенциал для применения модели к другим группам млекопитающих.

Ключевыми параметрами, которые определяют сагиттальную гибкость в суставе, являются длина сочленовных отростков, высота тела позвонка и невральная дуги. Так, в пояснично-крестцовом суставе при увеличении в нем амплитуды SB aROM происходит существенное увеличение длины фасеток зигапофизов, а также сокращение высоты позвонка; первое способствует увеличению длины дуги движения в суставе, второе сокращает радиус вращения. Вместе оба этих изменения обеспечивают существенное увеличение угловой подвижности. Латеральная и осевая подвижность в первую очередь связаны с шириной сочленовных отростков в трансверсальной плоскости и возможностью выхода фасеток постзигапофизов за границы презигапофизов позадилежащего позвонка. Так, для осевого скручивания этот выход совершенно невозможен в замковых суставах поясницы и, наоборот, является достаточно большим для тангенциальных суставов краниальной части туловищного отдела позвоночника.

В ходе обоснования модели было показано, что строение суставов между сочленовными отростками (зигапофизами) является более важной детерминантой межпозвонковой подвижности, чем принадлежность к тому или иному отделу позвоночного столба, которые традиционно определяются по развитию ребер. Было показано, что радиальная (вместо обычной тангенциальной) ориентация фасеток зигапофизов в первом туловищном суставе (T1-T2) связана у лошадей и жирафа с существенно повышенной подвижностью в сагиттальной и фронтальной плоскостях, что позволяет нарастить подвижность шеи за счет первого туловищного сустава. Была высказана гипотеза, что изменение ориентации фасеток зигапофизов в туловищной части позвоночника у млекопитающих (от радиального типа к тангенциальному) связано с локомоцией. Тангенциальные суставы грудного отдела способны к эффективному осевому скручиванию. Ключевой функцией ротации при галопе является возможность вращать парасагиттальную плоскость передних конечностей в ту или иную сторону относительно таковой задних конечностей, что позволяет млекопитающим ловко маневрировать во время бега.

Был проведен первый широкомасштабный анализ межпозвонковой подвижности на всем протяжении предкрестцовой части позвоночника у млекопитающих. Это позволило установить аллометрическую, таксономическую, экологическую и локомоторную специфику позвоночника на примере копытных млекопитающих. Проведенное исследование охватывает 78 видов из 10 семейств парно- и 15 видов из 3 семейств непарнокопытных.

Было показано, что с увеличением относительной длины шейного отдела позвоночника происходит увеличение его гибкости в сагиттальной и горизонтальной плоскостях. Таким образом, у копытных млекопитающих, чем длиннее шея, тем более гибким манипулятором для взаимодействия со средой она является. При этом аллометрический рост тела не создает ограничений для увеличения подвижности шеи. Наиболее длинные и подвижные шейные отделы характерны для таких крупных животных как жирафы, верблюды и лошади. Напротив, для плезиоморфных по своей морфологии

парнокопытных (свиней, оленьков) характерна короткая и достаточно малоподвижная шея, основная часть подвижности которой приходится на суставы между головой и атлантом, и атлантом и эпистрофеем. На примере небольшого ископаемого эквиоида *Arenahippus* и современных лошадиных было показано, что шея современных Equidae является заметно более гибким манипулятором, чем у их палеогеновых предков.

В результате проведенной работы показана комплексная функциональная роль грудного отдела у копытных. Он одновременно является: жесткой опорой для передней части туловища, головы и шеи; органом поглощения кинетической энергии тела при приземлении на передние конечности; отвечает за вращение плоскости передних конечностей относительно таковой задних, что используется млекопитающими при маневрировании; каудальная часть грудного отдела у некоторых видов парнокопытных может активно задействоваться в сагиттальном сгибании-разгибании вместе с поясничным отделом во время галопа, а специфическое дорсальное выгибание в краниальной части грудного отдела, вероятно, может использоваться во время всплывания у бегемота. Настолько разнообразный перечень задач, выполняемых грудным отделом, объясняет, почему, несмотря на впечатляющее удлинение остистых отростков позвонков в области холки у крупных копытных, он никогда полностью не теряет внутреннюю подвижность (что могло бы происходить за счет срастания позвонков друг с другом для увеличения жесткости).

Подвижность поясничного отдела спины в сагиттальной плоскости активно задействуется во время галопа. Ее размах у копытных оказался неожиданно велик и детерминирован двумя главными факторами: размерами тела (аллометрическим ростом) и формой бега (локомоторной спецификой). Полученные данные свидетельствуют о том, что предложенное П.П. Гамбаряном разделение копытных и хищных как дорсостабильных и дорсомобильных бегунов, соответственно, является упрощением. Подвижность в поясничном отделе и пояснично-крестцовом суставе у многих мелких и средних по размеру парнокопытных находится на уровне современных хищных. Напротив, большинство крупных копытных действительно являются дорсостабильными животными; в особенности это касается непарнокопытных.

Впервые была построена модель регрессии между подвижностью в межпозвоночном суставе и массой тела (для пояснично-крестцового сустава). Модель показывает, что с увеличением размеров тела сагиттальная подвижность в пояснично-крестцовом суставе уменьшается. У самых крупных копытных она лишь незначительно выше, чем в предшествующих внутривисцеральных суставах. Благодаря анализу подвыборки парнокопытных среднего размера было показано, что в одном размерном классе пояснично-крестцовая сагиттальная подвижность сильно варьирует и зависит от локомоторной специфики (используемой формы бега). Бег прыжковой и прыжково-скоростной формы связан с увеличением относительной длины и сагиттальной гибкости поясничной части спины. Напротив, скоростная форма бега, при которой скорость галопа увеличивается не за счет увеличения длины скачков, а за счет увеличения частоты шагов, характеризуется более низкой сагиттальной подвижностью поясничной области. Было показано, что вес в 200-300 кг является верхней границей для прыжковой, а 200-400 кг для прыжково-скоростной формы бега. При дальнейшем увеличении размеров парнокопытные переходят к более экономичным формам галопа, таким как полутяжелая форма бега, характерная для современных бычьих.

Полученные в работе результаты свидетельствуют о том, что лошади, которых принято рассматривать в качестве самого характерного примера дорсостабильных бегунов, обладают самым подвижным поясничным отделом среди всех современных непарнокопытных. Морфология находящихся в каудальной части спины замковых суставов зигапофизов у лошадей значительно проще, чем у их палеогеновых предков и любых современных парнокопытных. У тапиров и носорогов подвижность поясничного отдела еще ниже, а замковыми (или скорее радиальными, как в шее) являются только последние один или два предкрестцовых сустава. Относительная длина поясничной области у Equidae и

Tapiridae находится на одном уровне с самыми короткими поясничными отделами у парнокопытных, а у Rhinocerotidae поясница самая короткая среди всех изученных копытных обоих отрядов. Крупнейшие галопирующие животные – носороги, оказались копытными с наименее подвижным в сагиттальной плоскости поясничным отделом спины. Установлено, что мелкие эоценовые предки носорогов и лошадей имели большее число поясничных позвонков и замковых суставов, а также более длинную поясницу. Сагиттальная гибкость поясницы у них была в 2-3 раза выше, чем у современных тапиров и носорогов. Это указывает на то, что дорсостабильность является производным состоянием для непарнокопытных и эволюционировала конвергентно во всех трех сохранившихся семействах.

Высказано предположение, что увеличение числа предкрестцовых позвонков (в среднем +5 грудных позвонков) и пониженная сагиттальная гибкость спины у непарнокопытных могут быть связаны с принципом переваривания ими растительной пищи. Для всех современных непарнокопытных характерна ферментация целлюлозы в толстом кишечнике, в отличие от ферментации в сложном желудке у парнокопытных. Увеличение массы кишечной части пищеварительной системы, которое неизбежно сопровождается адаптацией к переработке целлюлозы, привело к увеличению жесткости спины, которая выполняет у непарнокопытных скорее поддерживающую роль, чем роль активного участника галопа.

ВЫВОДЫ

1. Разработанная механистическая модель межпозвонкового сустава млекопитающих позволяет с достаточно высокой точностью рассчитывать по промерам сухих скелетов все три составляющие подвижности (сагиттальную гибкость, латеральную гибкость и осевое скручивание) для каждого из трех типов суставов сочленовных отростков в шейном, грудном и поясничном отделах позвоночника млекопитающих. Валидность модели основана на ее калибровке по данным экспериментальных исследований скелетно-связочных препаратов человека и трех видов домашних парнокопытных и подтверждается статистическим анализом.

2. Границы функциональных подразделений (модулей) позвоночника в первую очередь связаны с изменением типа суставов сочленовных отростков. Основными функциями модулей спины являются: манипуляция за счет сагиттальной и латеральной гибкости для шейного отдела; маневрирование за счет осевого скручивания для краниальной части туловищной области; сагиттальная гибкость при галопе для каудальной части туловищной области. Каудальная граница шейного модуля может сдвигаться на один сустав назад для повышения подвижности шеи. Краниальная граница модуля, используемого при галопе, переменна и связана с локомоторной спецификой.

3. Амплитуда подвижности в различных частях позвоночника у разных видов парно- и непарнокопытных может различаться в 2-3 раза в зависимости от плоскости движения, а подвижность в конкретных суставах даже больше (в 7 раз для сагиттальной гибкости в пояснично-крестцовом суставе).

4. Наибольшие амплитуды сагиттальной гибкости и размах ее изменчивости приурочены к шейному отделу и пояснично-крестцовому суставу; латеральной гибкости – к шейному отделу; осевого скручивания – к тангенциальным суставам туловищной части позвоночника.

5. Увеличение гибкости шеи у копытных коррелирует с увеличением ее длины (и длины конечностей), достигается различными морфологическими адаптациями в разных семействах и не зависит от размера животного. Сагиттальная гибкость поясницы (дорсомобильность) существенно выше у более мелких копытных, адаптированных к прыжковым формам галопа. У более крупных видов эта подвижность, наоборот, ниже, и они имеют тенденцию к переходу на формы галопа, характеризующиеся меньшей амплитудой сагиттальных движений.

6. Большинство крупных парнокопытных и все современные непарнокопытные являются дорсостабильными животными, в соответствии с классификацией П.П. Гамбаряна. Однако многие мелкие и средние по размеру парнокопытные, а также мелкие палеогеновые предковые непарнокопытные не уступают в сагиттальной гибкости спины хищным и являются дорсомобильными формами.

7. Увеличение числа туловищных позвонков у непарнокопытных не связано с увеличением подвижности. Напротив, спина этих животных является сравнительно жесткой и малоподвижной, в первую очередь в сагиттальной плоскости. Увеличение числа позвонков и высокая дорсостабильность, вероятно, связаны с адаптацией к ферментации целлюлозы в толстом кишечнике.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.12 – «Зоология»:

1. **Belyaev, R.I.** A mechanistic approach for the calculation of intervertebral mobility in mammals based on vertebrae osteometry / R.I. Belyaev, A.N. Kuznetsov, N.E. Prilepskaya // Journal of Anatomy. – 2021a. – Vol. 238. – P. 113–130. DOI: 10.1111/joa.13300. Импакт-фактор WoS – 2,921.
2. **Belyaev, R.I.** How the even-toed ungulate vertebral column works: Comparison of intervertebral mobility in 33 genera / R.I. Belyaev, A.N. Kuznetsov, N.E. Prilepskaya // Journal of Anatomy. – 2021б. – Vol. 239. – P. 1370–1399. DOI: 10.1111/joa.13521. Импакт-фактор WoS – 2,921.
3. **Belyaev, R.I.** From dorsomobility to dorsostability: A study of lumbosacral joint range of motion in artiodactyls / R.I. Belyaev, A.N. Kuznetsov, N.E. Prilepskaya // Journal of Anatomy. – 2022a. – Vol. 241. – P. 420–436. DOI: 10.1111/joa.13688. Импакт-фактор WoS – 2,921.
4. **Belyaev, R.I.** Truly dorsostable runners: Vertebral mobility in rhinoceroses, tapirs and horses / R.I. Belyaev, A.N. Kuznetsov, N.E. Prilepskaya // Journal of Anatomy. – 2023. – P. 1–24. DOI: 10.1111/joa.13799. Импакт-фактор WoS – 2,921.