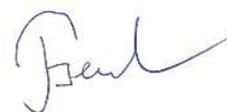


ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
имени А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



Беляев Руслан Игоревич

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

1.5.12 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук
Кузнецов Александр Николаевич

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ПОЗВОНОЧНЫЙ СТОЛБ: ОТДЕЛЫ, ТИПЫ СУСТАВОВ, ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ.....	13
1.1 Отделы позвоночного столба.....	13
1.2 Типы суставов между телами позвонков.....	17
1.3 Составляющие межпозвонковой подвижности	18
1.4 Подходы к изучению межпозвонковой подвижности	20
1.5 Используемые сокращения	25
ГЛАВА 2. ОБОСНОВАНИЕ МЕХАНИСТИЧЕСКОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ	27
2.1 Идея механистической модели.....	27
2.2 Материал и эталонные данные для калибровки модели.....	29
2.2.1 Исключение <i>Cervus elaphus</i> из числа модельных животных.....	30
2.3 Процедура верификация тригонометрических формул для расчета aROM	31
2.3.1 Общая схема подхода	31
2.3.2 Выбор числителя и знаменателя	34
2.3.3 Модифицированная формула для межпозвонковых суставов, оснащенных ограничителем сагиттального разгибания	38
2.3.4 Формулы для позвоночного столба, различных отделов позвоночника и различных типов фасеток зигапофизов	41
2.3.5 Подбор коэффициентов.....	44
2.3.6 Подбор формул для различных групп животных	45
2.3.7 “Проблемные суставы”	46
2.4 Результаты верификации тригонометрических формул	46
2.4.1 Оптимальный шаблон формулы.....	46
2.4.2 Типы фасеток зигапофизов предпочтительны перед отделами позвоночника при оптимизации формулы	47
2.4.3 Итоговые формулы	49
2.4.4 Сравнение формул для расчета SB, LB и AR aROM.....	51
2.5 Использование модели	55
2.5.1 Регионализация позвоночного столба	55
2.5.2 Ограничения модели	57
2.5.3 Применение модели для широкого скрининга остеологических коллекций.....	60
ГЛАВА 3. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У ПАРНОКОПЫТНЫХ	64
3.1 Исследования подвижности позвоночного столба у парнокопытных.....	64
3.2 Исследованный материал.....	68

3.3	Методика анализа	69
3.3.1	Использованные формулы	69
3.3.2	Измерения и расчет пропорций.....	71
3.3.3	Размер и возраст изученных парнокопытных.....	71
3.3.4	Процедура анализа данных.....	72
3.4	Характеристики позвоночного столба у парнокопытных.....	75
3.4.1	Сращения между позвонками и потеря фасеток зигапофизов в суставах	79
3.5	Подвижность позвоночного столба у парнокопытных	80
3.5.1	Отдел Rf суставов	80
3.5.2	Отдел Tf суставов	82
3.5.3	aROM в переходном отделе от Tf к RfL суставам	86
3.5.4	Отдел RfL суставов.....	87
3.5.5	Пояснично-крестцовый сустав.....	90
3.5.6	Сагиттальная подвижность в Tf суставах бегемота	96
3.5.7	Подвижность позвоночника у Tragulidae	96
3.6	Чувствительность формул к травмам и патологиям	97
3.7	Функциональный анализ шейного отдела у парнокопытных	97
3.7.1	Особенности морфологии суставов в шейном отделе у Giraffidae и Camelidae.	101
3.7.2	Турнирные бои и морфология шейных позвонков у Caprinae	103
3.8	Комплексная роль грудного отдела.....	104
3.8.1	Поглощение кинетической энергии в области холки.....	104
3.8.2	Вероятная роль зафасеточных ямок в краниальной части грудного отдела у бегемота	106
3.8.3	Функциональное назначение тангенциальных фасеток	107
3.8.4	Активная роль каудальной части грудного отдела во время галопа.....	109
3.9	Функциональный анализ поясничного отдела у парнокопытных	110
3.9.1	Роль зафасеточной ямки в пояснично-крестцовом суставе.....	114
3.9.2	Связь морфологии пояснично-крестцового сустава с подвижностью	115
3.9.3	Аллометрия и подвижность.....	116
ГЛАВА 4. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У НЕПАРНОКОПЫТНЫХ...		120
4.1	Исследования подвижности позвоночного столба у непарнокопытных.....	120
4.2	Исследованный материал.....	121
4.3	Методика	122
4.3.1	Использованные формулы	122
4.3.2	Процедура анализа данных.....	123
4.4	Характеристика позвоночного столба	123

4.4.1 Сращения между позвонками.....	127
4.5 Подвижность позвоночного столба у непарнокопытных	129
4.5.1 Отдел Rf суставов	129
4.5.2 Отдел Tf суставов	133
4.5.3 Поясничная область, включая пояснично-крестцовый сустав.....	134
4.6 Регионализация позвоночного столба у непарнокопытных	137
4.6.1 Переход от радиального к тангенциальному типу суставов.....	137
4.6.2 Переход от тангенциального к замковому типу суставов.....	137
4.7 Функциональный анализ шейного отдела у непарнокопытных	138
4.8 Особенности грудного отдела у непарнокопытных	141
4.9 Дорсостабильный галоп непарнокопытных.....	142
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	148
ВЫВОДЫ	152
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	154
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	167
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	171

ВВЕДЕНИЕ

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.

Актуальность темы исследования. 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, в частности, копытных.

Степень разработанности темы исследования. Исследования подвижности межпозвоночных суставов крайне сложны из-за двух основных проблем: (1) необходимости точной фиксации углов отклонения по каждой из трех составляющих межпозвоночной подвижности, (2) самой специфики позвоночника, который состоит из большого числа межпозвоночных суставов, 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 межпозвоночных 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 межпозвоночных 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 (Пыльпчук, 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; Kuznetsov & Panyutina, 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 межпозвоночных 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., 2021б, 2022, 2023; Kuznetsov & Panyutina, 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 выступают скелеты широкого круга парно- и непарнокопытных млекопитающих.

Предметом исследования является подвижность различных отделов позвоночного столба, ее взаимосвязь с размерами и пропорциями тела, образом жизни и локомоторной спецификой.

Для выполнения работы использован **скелетный материал** из коллекций российских и зарубежных музеев, институтов и зоопарков. Материал для исследования предоставили: Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург), Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН (Москва), Кафедра антропологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Ростовский-на-Дону

Зоопарк (Ростов-на-Дону), Королевский музей Центральной Африки (Тервюрен, Бельгия), Музей естественной истории (Вена, Австрия).

Подвижность спины была изучена на пяти позвоночных столбах человека (Таблица 1), 55 скелетах парнокопытных (Таблица 1 в Приложении 2) и 29 скелетах непарнокопытных (Таблица 5 в Приложении 2). Еще для 183 экземпляров парнокопытных была изучена подвижность в пояснично-крестцовом суставе (Таблица 3 в Приложении 2). Всего в ходе выполнения исследования подвижность была определена в более чем 2000 межпозвонковых суставах.

Процесс разработки и валидации модели, а также методика работы с материалом подробно описаны в соответствующих разделах работы.

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 позвончиков 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.

Личный вклад автора. Автор разработал, провел валидацию и применил на широком материале механистическую модель расчета трех составляющих подвижности в суставах позвонника, образованных межпозвонковыми дисками. Для каждой из итоговых формул было проверено более чем несколько 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.

Научная новизна. В результате проведенной работы была обоснована механистическая модель, которая позволяет изучать все три составляющие подвижности в межпозвонковом суставе: сагиттальную гибкость, латеральную гибкость и осевое скручивание. Разработанная модель была откалибрована по данным располагаемой подвижности в межпозвонковых суставах, соединенных межпозвонковыми дисками, полученной 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 межпозвонковой 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 межпозвонковую подвижность. Было показано, что подвижность позвоночника у некоторых мелких парнокопытных является сопоставимой с современными хищниками, 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 межпозвонковой подвижности у широкого круга современных и ископаемых млекопитающих. Были получены новые знания о биомеханике локомоторного аппарата копытных. Результаты данной 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.

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

Основные защищаемые положения

1. Обоснована валидность механистической модели для расчета всех трех составляющих межпозвонковой подвижности в суставах, соединенных межпозвонковыми 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.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано четыре статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus. 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 (Пугачевской краеведческий музей им. К.И. Журавлева), И.В. Кирилловой (Музей «Ледниковый период»), А. Библу (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 РФФИ (проект 22-24-00885 «Морфофункциональные основы адаптивных преобразований осевого скелета позвоночных»).

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

1.1 Отделы позвоночного столба

Позвоночный столб является базисом тела для любого позвоночного животного. Морфология позвонков при движении вдоль спины от головы в сторону хвоста у амниот существенно меняется. Эти различия связаны с изменением формы тел позвонков, морфологии отростков и суставных поверхностей. Группы позвонков, морфология которых более гомогенна друг относительно друга традиционно объединяются в различные отделы. Уже у рыб позвоночник делится на туловищный и хвостовой отделы, последний из которых выделяется по наличию у позвонков гемальных дуг (Ромер и Парсонс, 1992). Классическим критерием для объединения позвонков в отделы у амниот выступает развитие ребер.

У млекопитающих позвоночный столб традиционно включает пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. У шейных позвонков ребра являются плевропофизами, грудные ребра являются отдельными костями и не срастаются с позвонками, а крестцовые ребра являются основанием для крестцово-подвздошного сращения (Ромер и Парсонс, 1992; Filler, 2007; Рис. 1). В поясничном отделе позвоночника у непарнокопытных ребра срастаются с поперечными отростками позвонков, в то время как у парнокопытных и большинства млекопитающих ребра отсутствуют (Filler, 2007). Позвонки различных отделов принято обозначать сочетанием буквенного символа, обозначающего отдел, и цифры, которая обозначает порядковый номер (например, С7 для седьмого шейного позвонка). В данном исследовании будут использоваться следующие обозначения: **C** (cervical) – для шейных, **T** (thoracic) – для грудных, **L** (lumbar) – для поясничных, **S** (sacral) – для крестцовых позвонков.

Другим критерием для выделения отделов позвоночного столба является строение суставов между сочленовными отростками (пост- и презигапофизами) двух соседних позвонков. У млекопитающих традиционно выделяется два основных типа фасеток зигапофизов (Virchow, 1907; Slijper, 1946): Радиальные фасетки (radial facets, далее **Rf**) ориентированы косо к парасагиттальной и фронтальной плоскостям, таким образом, что при сечении в трансверсальной плоскости суставная щель имеет вид половинки буквы V. Тангенциальные фасетки (tangential facets, далее **Tf**). Радиальные суставы присутствуют в шейном отделе (Рис. 1в, Рис. 2в). В начале грудного отдела Rf тип сменяется Tf типом суставов (Рис. 1 г, д, Рис. 2г) близки к фронтальной плоскости, таким образом, суставная щель при сечении в трансверсальной плоскости имеет вид \frown . В Tf суставах пары сочленовных фасеток зигапофизов находятся прямо на невральных дугах позвонков, а не на

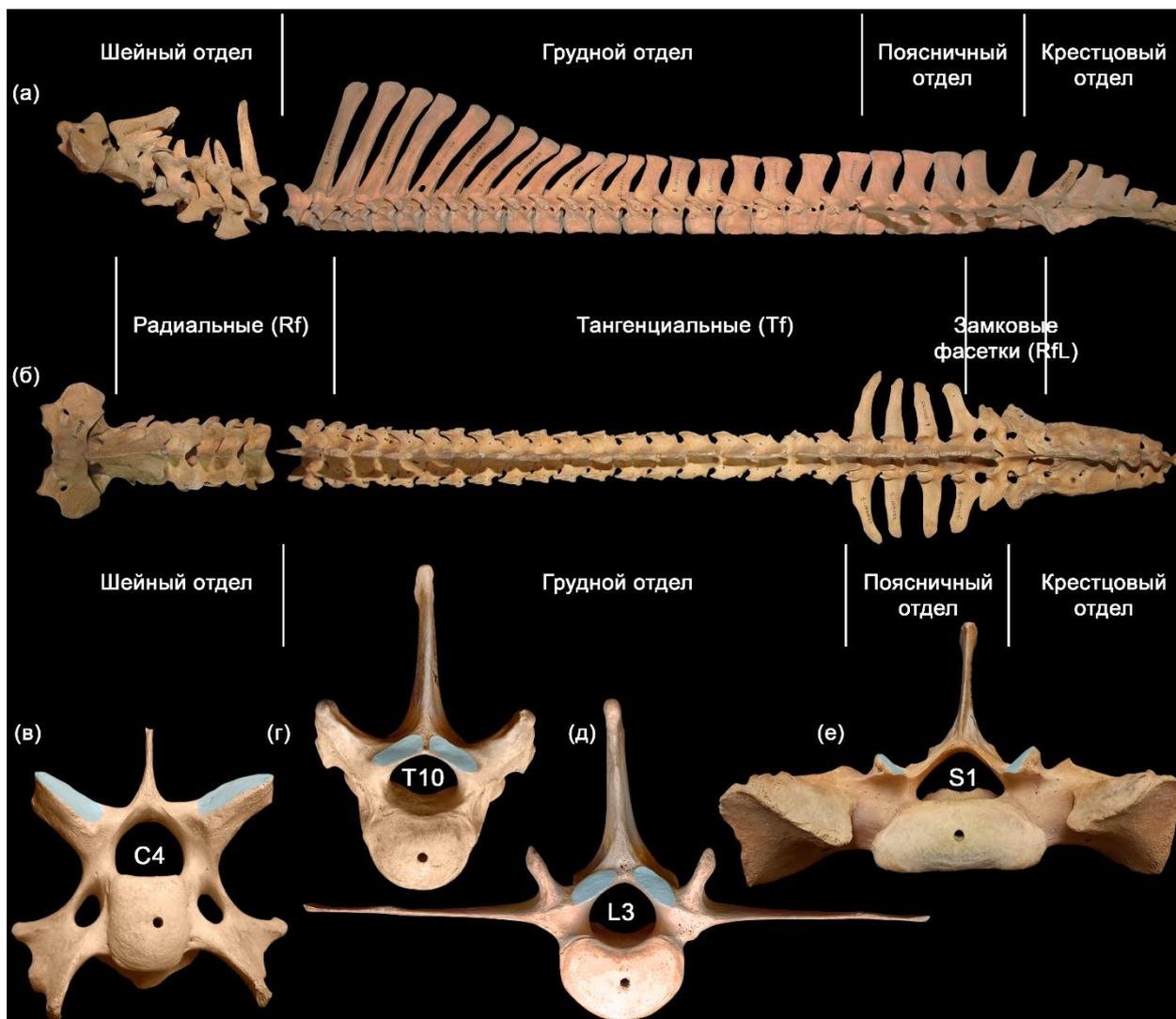


Рис. 1. а, б – Отделы (шейный, грудной, поясничный и крестцовый) и типы суставных фасеток (радиальные [Rf], тангенциальные [Tf] и радиальные с замком [RfL]) позвоночного столба на примере *Tapirus bardii* (ZMMU S-102033). Вид слева (а) и дорсальный вид (б) позвоночника. Вид спереди на различные позвонки (в-е). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

специальных отростках. В каудальной части туловищной области позвоночника фасетки зигапофизов снова меняют ориентацию. Традиционно считается, что суставы приобретают сагиттальную (вместо субгоризонтальной в Tf типе) ориентацию и имеют форму половинки U при сечении в трансверсальной плоскости (Рис. 2д; Slijper, 1946). Это верно не для всех млекопитающих, однако соответствует действительности для большинства копытных (Filler, 2007). Помимо изменения ориентации фасеток в каудальной части туловищного отдела, суставы зигапофизов приобретают у многих парнокопытных дополнительные структуры, такие как бортики и “замки” (Halpert et al., 1987). Поэтому, подобные суставы было предложено называть радиальными фасетками с замком (radial facets with a lock, далее RfL) (Кузнецов и Терещенко, 2010). Нумерация суставов в позвоночнике в этой работе будет

вестись непрерывно, без отдельной нумерации при переходе между отделами. Первым суставом будет считаться сочленение первого и второго шейного позвонков, вторым – сочленение C2-C3 и т.д.

Переходный позвонок с Tf презигапофизами и RfL постзигапофизами традиционно называют диафрагмальным позвонком. Таким образом, отдел Tf суставов должен в теории соответствовать преддиафрагмальной части туловищной области позвоночника, а отдел RfL суставов постдиафрагмальной части (Slijper, 1946). Однако, термин "диафрагмальный" для переходного позвонка на самом деле является обманчивым. Например, у препарированной нами овцы (*Ovis aries*) переходным позвонком был одиннадцатый грудной (T11), в то время как поясничная часть диафрагмы проходила через T12, T13 и L1, и крепилась к L2 (Belyaev et al., 2021б).

Границы между отделами позвоночника, выделяемыми по развитию ребер и по типам суставов между сочленовными отростками, априори не могут совпадать друг с другом, поскольку первая категоризация включает позвонки, а вторая суставы, что приводит к сдвигу как минимум в полпозвонка. Лучше всего соответствуют друг другу границы шейного и Rf отделов. Так шейный отдел у млекопитающих за редкими исключениями включает ровно 7 позвонков (Narita & Kuratani, 2005). Первым Rf суставом является сочленение второго и третьего шейных позвонков (Рис. 1 а-б, 2 а-б). Переход между Rf и Tf типом суставов обычно происходит на T1 (Рис. 2), но иногда находится на один позвонок каудальнее на T2 (Рис. 1). Таким образом, для копытных сустав T1-T2 является первой *переходной* зоной, в которой могут быть представлены как Rf, так и Tf зигапофизы. Переход между Tf и RfL типом суставов у копытных очень вариативен. У парнокопытных он всегда происходит впереди относительно границы грудного и поясничного отделов (Belyaev et al., 2021а, б; Рис. 2). У непарнокопытных может происходить существенно позади этой границы (Belyaev et al., 2023; Рис. 1). Соответственно ко второму *переходному* отделу относится существенно большее число суставов, так у парнокопытных это суставы с 16^{го} по 20^й (Рис. 2). Это означает, что переходным позвонком с Tf презигапофизами и RfL постзигапофизами может быть любой позвонок в диапазоне от T9 до T14. Соответственно 15^й сустав является последним, для которого у всех парнокопытных характерен Tf тип зигапофизов, а 21^й сустав – первым, для которого характерен только RfL тип (см. Рис. 2). У непарнокопытных самый краниальный переход между Tf и RfL суставами расположен заметно каудальнее, в 23^м суставе, а самый каудальный в 30^м (Рис. 1).

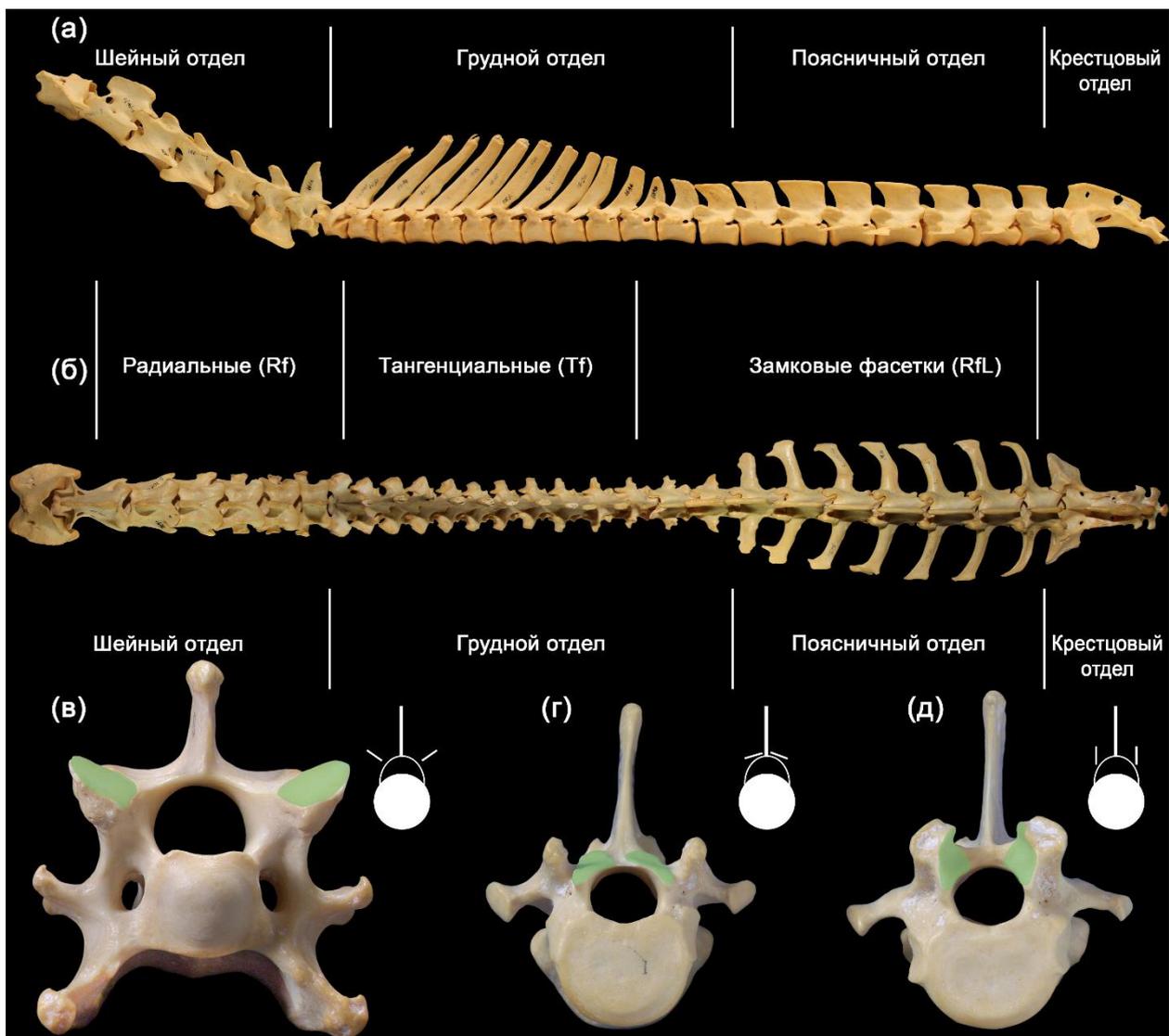


Рис. 2. а, б – Отделы (шейный, грудной, поясничный и крестцовый) и типы суставов (Rf, Tf и RfL) позвоночного столба *Ovis aries* (ZMMU S-102061). Вид слева (а) и дорсальный вид (б) позвоночника. Вид спереди на различные позвонки (в-д). Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

В этой работе, говоря о подвижности шейного отдела, будет иметься в виду подвижность в стандартных Rf суставах (C2-C7) шеи, а также суставе между шеей и туловищем (C7-T1). Под подвижностью в поясничном отделе будет пониматься подвижность между последним грудным и первым поясничным позвонками, а также всеми внутрипоясничными суставами. Под подвижностью в грудном отделе будет подразумеваться подвижность во внутригрудных суставах.

Подводя краткий итог, предкрестцовый отдел позвоночника у млекопитающих состоит из трех отделов, выделяемых по развитию ребер (шейный, грудной, поясничный), и трех отделов, выделяемых по типам сочленовных отростков суставов (Rf, Tf, RfL).

1.2 Типы суставов между телами позвонков

У современных амниот существует два основных типа межпозвонковых суставов – суставы, соединенные межпозвонковыми дисками и соединенные синовиальными диартрозами. Первый тип суставов является архаичным, он был представлен у широкого круга ископаемых рептилий (Wintrich et al., 2020), и встречается в настоящее время только у млекопитающих. В суставе с межпозвонковыми дисками между телами двух соседних позвонков расположен остаток ното хорды, называемый пульпозным ядром (*nucleus pulposus*). Это ядро способно к существенной деформации во время движения и удерживается на своем месте с помощью волокон плотного фиброзного (волокнуистого) кольца (*annulus fibrosus*) (Рис. 3а; Климов и Акаевский, 2003; Filler, 2007). Своеобразное строение дисков делает их одновременно прокладкой (тело пульпозного ядра) и прочной связкой (волокна фиброзного кольца) между телами позвонков (Рис. 3 а, б). При таком соединении позвонков ось вращения в суставе не фиксирована в каком-то одном конкретном месте, как в синовиальных суставах, а является плавающей внутри межпозвонкового диска (Qiu et al., 2003, 2006; Schmidt et al., 2008). Синовиальные суставы представлены у всех остальных современных амниот. Тела двух соседних позвонков в таком типе сочленений соединены по типу шаровидного соединения (*ball-and-socket joint*), обе суставные поверхности покрыты скользким суставным хрящом, между которыми находится синовиальная жидкость (Winchester, 1978). В таком суставе центр вращения зафиксирован относительно центра кривизны выпуклого тела позвонка (Рис. 3 в; Filler, 2007). Стоит отметить, что даже у млекопитающих сустав между атлантом и эпистрофеем приобрел синовиальное строение.

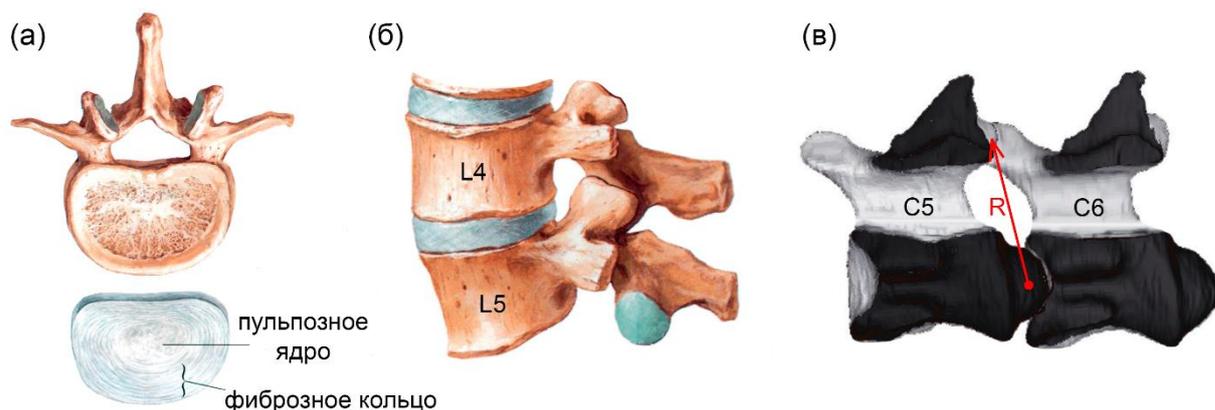


Рис. 3. Суставы с межпозвонковыми дисками (а, б) и синовиальными диартрозами (в). Межпозвонковый диск человека в виде спереди (а) и сбоку (б) по Ф. Неттеру (2003) с изменениями. Сустав между пятым и шестым шейным позвонком гавиала (в) по Р. Матсумото и коллегам (Matsumoto et al., 2022) с изменениями.

Биомеханика синовиальных и дисковых суставов существенно различается. В проведенной работе будет представлена модель для расчета межпозвонковой подвижности для суставов, соединенных межпозвонковыми дисками (Belyaev et al., 2021a).

1.3 Составляющие межпозвонковой подвижности

Межпозвонковые суставы являются многоосными, то есть способны к свободному движению в различных плоскостях (Климов и Акаевский, 2003). Долгое время движение в суставах измерялось отдельно в каждой из трех ортогональных плоскостей (см. White & Panjabi, 1990) и все многообразие возможных движений сводилось к трем идеальным типам движений: сагиттальной гибкости (sagittal bending [SB]; Рис. 4 а-в), латеральной гибкости (lateral bending [LB] ; Рис. 4 г-е) и осевому скручиванию (axial rotation [AR]; Рис. 4 ж-и).

Таким образом, различные степени свободы (Degree of Freedom [DoF]) изучались раздельно, с помощью замеров от заранее определенного нейтрального положения. Комбинированные движения между различными составляющими подвижности были представлены в основном в анатомических атласах. Однако в последние несколько лет было проведено сразу несколько *in vitro* исследований о комбинированных движениях (Range of Motion, далее ROM) в суставах. Например, синдесмологический ROM для комбинированного сгибания-разгибания и аддукции-абдукции в плечевом суставе был изучен для летучей мыши (Panyutina et al., 2013). Среди наиболее методологически продвинутых *in vitro* исследований комбинированных ROM можно отметить недавние исследования шеи индейки (Kambic et al., 2017) и передней конечности ехидны (Regnault et al., 2021). Комбинированные движения в суставе интересны тем, что они часто используются животными и, следовательно, взаимосвязанности между ROM в различных DoF могут быть важной характеристикой подвижности.

Однако при исследовании комбинированных движений возникают новые методологические проблемы, которые можно проиллюстрировать на примере только что процитированных работ. Во-первых, комбинированное движение выполняется экспериментатором с помощью веревочек (Panyutina et al., 2013) или палочек (Kambic et al., 2017; Regnault et al., 2021), прикрепленных к объекту. Это может привести к тому, что суставные поверхности будут менее тесно сочленены по сравнению с тем положением, которое характерно для живых животных за счет напряжения мышц. В результате, процедура может давать некоторую дезарттикуляцию суставов, которая ведет к последующему завышению ROM. Во-вторых, дополнительное завышение амплитуд подвижности может произойти из-за использования геометрических примитивов (например, сферы) для имитации структуры суставов, как это произошло в работе Regnault

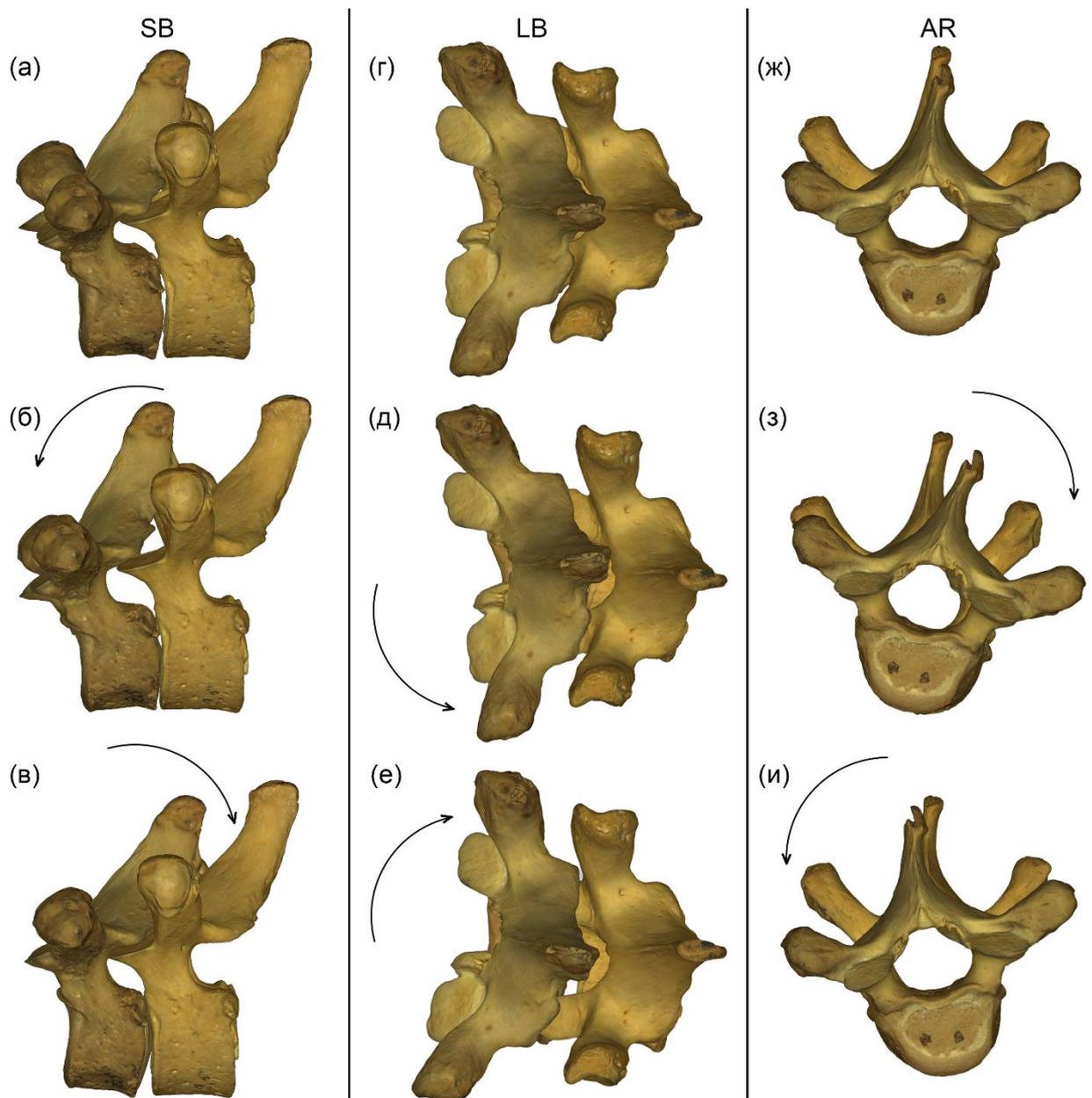


Рис. 4. Составляющие межпозвонковой подвижности в суставе T2-T3 у человека (КА 25). Нейтральное положение вид сбоку (а), вид сверху (г), вид спереди (ж). Вентральная флексия (б) и дорсальная экстензия (в). Латеральное сгибание влево (д) и вправо (е). Осевое скручивание влево (з) и вправо (и).

et al., (2021). Так, если центр выбранного геометрического примитива расположен со сдвигом в сторону от истинного центра вращения в суставе, то расстояние между ними неизбежно учитывается как часть возможного сдвига в суставе, которой на самом деле не существует. Использование в этом случае положения мгновенных центров вращения было бы более адекватной процедурой, чем искусственный выбор геометрических примитивов. Третье и самое важное – это выбор системы координат. Проблема с системой координат отсутствует, если вращение вокруг трех ортогональных осей происходит относительно одной из двух сочлененных костей. Однако, когда происходит комбинированное вращение,

эта система координат теряет смысл. Например, у ехидны за ось пронации-супинации плечевой кости была принята ось, поперечная к телу (Regnault et al., 2021). Однако это предположение справедливо только при поперечном к телу положении плечевой кости. Когда плечевая кость отклоняется вперед или назад, та же трансверсальная ось становится для плечевой кости осью поднятия-опускания в парасагиттальной плоскости, а не осью пронации-супинации. Когда плечевая кость отклоняется дорсально или вентрально, та же самая поперечная ось становится для плечевой кости осью протракции-ретракции в парасагиттальной плоскости. Чтобы избежать этой проблемы, была разработана концепция "Системы координат сустава" (Joint Coordinate System [JCS]; Grood & Suntay, 1983). В этой системе координат одна ось вращения закреплена на одной кости сустава, а вторая ось вращения - на другой кости, поэтому эти две оси взаимно независимы и, как правило, неортогональны. Третья ось не прикреплена ни к одной из костей. Она флуктуирует, оставаясь ортогональной к обоим предыдущим осям. При таком подходе единственная неопределенность заключается в том, какую из трех анатомических осей (флексия-экстензия, аддукция-абдукция, пронация-супинация) фиксировать к той или иной кости, а какую оставить в качестве плавающей оси. Этот выбор является условным (Wu et al., 2002, 2005). Две фиксированные оси JCS, если они правильно расположены, соответствуют естественным анатомическим DoF, и поэтому ограничения амплитуд соответствующих aROM можно объяснить в терминах связочного аппарата и костных ограничителей. Kambic et al., (2017) удалось удачно применить метод JCS для измерения комбинированной подвижности в шее индейки.

При отдельном изучении трех составляющих подвижности JCS фактически совпадает с классической ортогональной системой координат, закрепленной на одной из двух костей в суставе. В проведенном исследовании межпозвонковая подвижность изучалась именно в трех отдельных ортогональных плоскостях: SB, LB и AR ROM. Это решение связано с процедурой калибровки модели, которая была проведена на основе имеющихся модельных данных *in vitro* исследований aROM на скелетно-связочных препаратах у овец, свиней, коров и человека (Belyaev et al., 2021a).

1.4 Подходы к изучению межпозвонковой подвижности

Кинематика сустава – это изменение взаимного положения элементов скелета, сочлененных между собой при помощи сустава, в процессе жизнедеятельности организма (Belyaev et al., 2022a). Это движение имеет определенную амплитуду перемещения (ROM) в каждой степени свободы (DoF) сустава. Амплитуды движения, совершаемая во всей совокупности жизненных активностей у каждого животного, может быть суммирована для каждой DoF сустава.

Исследования подвижности позвоночника можно разделить на два типа в зависимости от изучаемого объекта: эксперименты с живыми животными и эксперименты на препаратах предварительно умерщвлённых животных. В результате экспериментов с живыми животными (*in vivo* исследования) могут быть получены данные об "используемом диапазоне движения" (used Range of Motion [**uROM**]). В экспериментах с препаратами можно изучать "располагаемый диапазон движения" (available Range of Motion [**aROM**]). Эксперименты с препаратами корректно называть *ex vivo* (вне организма) исследованиями, однако в профильной медицинской литературе они традиционно называются *in vitro* (в пробирке) исследованиями. В этой работе исследования на препаратах животных будут называться в соответствие с их традиционным наименованием (*in vitro* исследованиями).

Оба подхода имеют множество методических вариаций. Так, в *in vivo* исследованиях подвижность может изучаться при движениях от некоторой фиксированной позы у человека (например, Gregerson & Lucas, 1967), при движении на беговой дорожке (например, Hausler et al., 2001), или при разнообразных движениях в пространстве лаборатории (например, Wood et al., 1992). Измерение амплитуд подвижности может осуществляться при помощи фиксации маркеров на коже (например, Wennerstrand et al., 2009), имплантации маркеров на булавках Штайманна (Steinmann pins) в остистые отростки позвонков (например, Faber et al., 2000), ротоскопирования записи видеорентгена (например, Schilling & Hackert, 2006), ротоскопирования видеорентгена и моделирования расположения костей с помощью СТ-моделей (Wachs et al., 2016). В *in vitro* исследованиях подвижность препаратов может быть измерена на разных этапах подготовки образца. "Остеологический aROM" измеряется на сухих костях (например, Werneburg et al., 2014); "синдесмологический aROM" измеряется на костно-связочных препаратах с сохранёнными *in situ* капсулами суставов и связками (например, Wilke et al., 1997a, c); "миологический aROM" измеряется на препаратах с сохранёнными *in situ* связками и мышцами (например, Грицышина и др., 2016); "aROM всего тела" измеряется на целой тушке мертвого животного (например, Matsumoto et al., 2022). Фиксация подвижности может осуществляться с помощью фиксации перемещения маркеров, установленных на позвонках с помощью фотографий (например, Townsend et al., 1983), замеров на рентгеновских снимках (например, Пылыпчук, 1975), замеров с помощью специальных станков для сгибания (например, Gál, 1993), станков для замеров амплитуд в трех направлениях подвижности при фиксированной нагрузке (например, Wilke et al., 2011).

Потенциально все эти ROM могут различаться между собой. Однако, мы считаем наиболее вероятными следующие соотношения:

$$aROM = uROM [1]$$

$$\text{синдесмологический aROM} = \text{миологический aROM} = \text{aROM всего тела} [2]$$

синдесмологический aROM < остеологический aROM [3]

Соотношение [1] обозначает, что сустав не может иметь таких положений, которые допускаются его морфологией и связочным аппаратом, но никогда не используются при жизни. У естественного отбора нет механизмов для формирования дополнительного размаха подвижности, который никогда не используется при жизни. Естественный отбор может поддерживать только то, что регулярно используется. В общем случае естественный отбор должен действовать против неиспользуемой подвижности, поскольку последняя требует расхода дополнительных ресурсов в виде избыточной длины волокон мышц и связок, и увеличении размеров суставных поверхностей костей.

Фактическая состоятельность соотношения [1] основывается на сравнении результатов *in vivo* (uROM) и *in vitro* (aROM) исследований биомеханики позвоночника человека (Belyaev et al., 2021a). Человек является наиболее подходящим объектом для подобных сравнений, поскольку только люди в лабораторных условиях способны добровольно продемонстрировать наиболее полный размах uROM, что необходимо для корректного сравнения с aROM. Наиболее исследованным отделом позвоночника у человека является поясничный. Как показывают эксперименты, амплитуды aROM (White et al., 1978; Yamamoto et al., 1989, 1992; Panjabi et al., 1994, 2001) и uROM (Pearcy et al., 1984; Plamondon et al., 1988; Hayes et al., 1989; Rozumalski et al., 2008) в поясничном отделе у человека очень близки (Рис. 5) во всех трех DoF, что согласуется с теоретически ожидаемым отсутствием неиспользуемой подвижности. В некоторых суставах амплитуды uROM даже выше, чем aROM (см. данные SB uROM в L1-L4, представленные Rozumalski et al., 2008). Это может быть связано с возрастом исследуемых людей. *In vitro* исследования почти всегда проводятся на позвоночных столбах людей умерших от старости (средний возраст 51 год у Panjabi et al., 1994). В отличие от этого, *in vivo* исследования проводились на более молодых людях (средний возраст 29,5 лет у Pearcy et al., 1984 и 25 лет у Plamondon et al., 1988). При сравнении с другими исследованиями данные по AR uROM, представленные Rozumalski et al., (2008), представляются завышенными. Это расхождение может быть связано с различными подходами, используемыми для измерения ротации в *in vivo* исследованиях из-за особой сложности количественной оценки этой DoF.

Соотношение [2] подразумевает, что только морфология костей и связочный аппарат ограничивают амплитуду aROM, в отличие от мышц, кожи и других мягких тканей. Теоретически, амплитуды в суставах, покрытых мышцами, кожей и т.д., должны совпадать с ограничениями, накладываемыми суставными связками и костями. Как и в случае с соотношением [1], можно сказать, что никакие факторы отбора не могли создать связочные

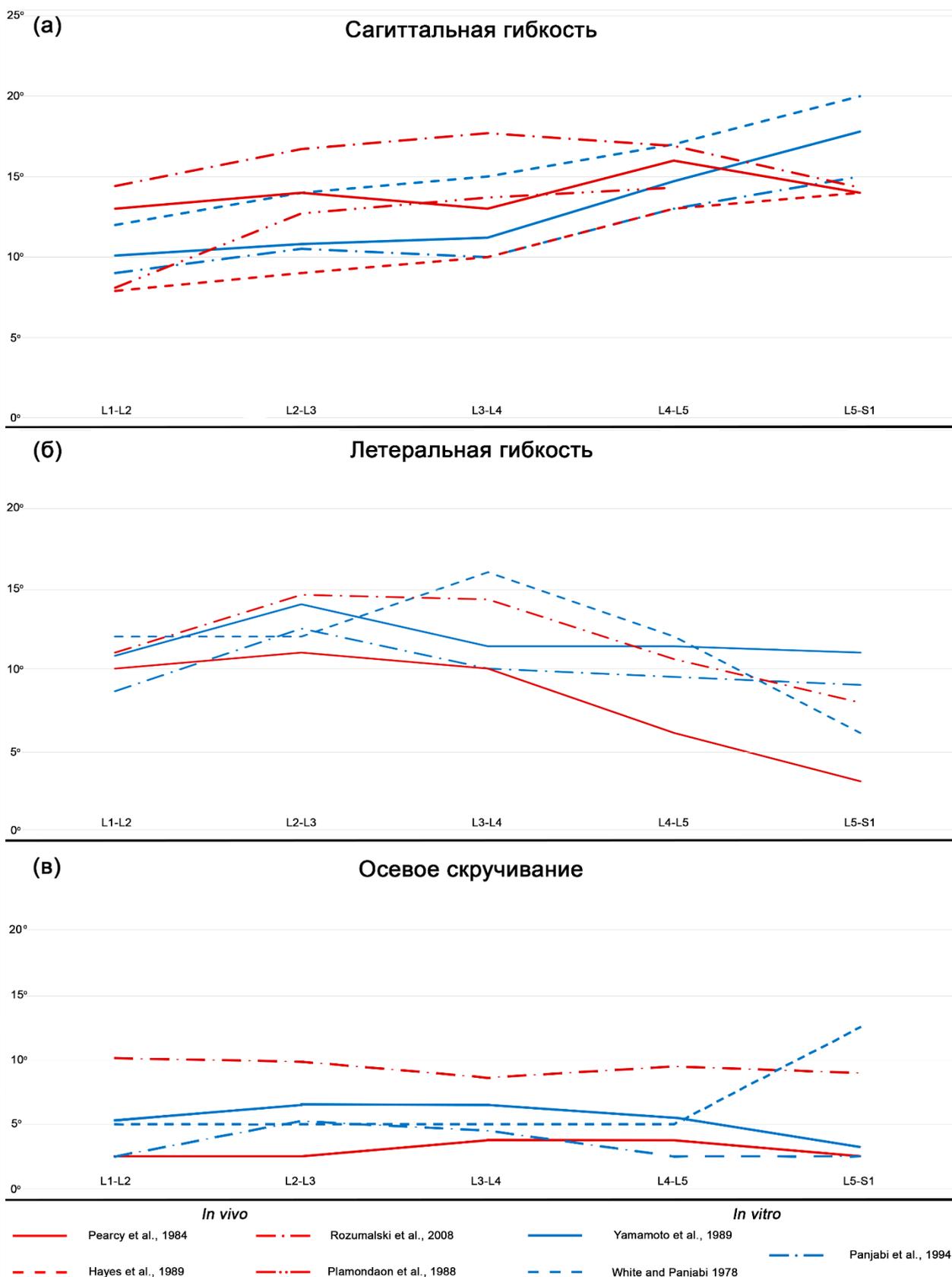


Рис. 5. Сравнение опубликованных данных по амплитудам *in vivo* движений (uROM, красные линии) и *in vitro* подвижности (aROM, синие линии) в поясничной области человека (RfL суставы). По оси абсцисс расположены суставы, по оси ординат амплитуда подвижности. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

или костные ограничители движения, которые бы ограничивали амплитуду подвижности в суставе за пределами диапазона сокращения соответствующих мышц и растяжимости кожи. Фактическим подтверждением этого соотношения являются уже указанные выше исследования позвоночника человека на костно-связочных препаратах и у живых людей. Однако существует ряд исследований, которые, казалось бы, опровергают это утверждение (например, Cobley et al., 2013). В этих работах показано, что в процессе препарирования образца и последовательное удаление кожи и мышц происходит увеличение амплитуд aROM. Наш опыт манипуляций с мертвыми животными показывает, что такой результат вызван трупным окоченением (*rigor mortis*). При жизни мышцы обеспечивают подвижность, а не ограничивают ее. Сразу после смерти мышцы остаются абсолютно податливыми, так же, как и кожа, и другие мягкие ткани. В дальнейшем, чтобы получить при замере подвижности на препарате полную амплитуду, соответствующую синдесмологическому aROM без препарирования, суставы животного необходимо тщательно размять, сгибая из во всех направлениях в течение нескольких минут. Важность этой процедуры хорошо иллюстрируется сравнением двух исследований aROM в шее страуса. В упомянутом выше исследовании М. Кобли и коллег (Cobley et al., 2013, Рис. 2 в этой статье) значения SB aROM последовательно увеличивались по мере удаления кожи и мышц. Только после того, как были удалены все мышцы шеи (Рис. 2 Е), профили амплитуды стали почти идентичными, а их значения такими же большими, как SB aROM всего тела, изученные в другом исследовании (Dzemski & Christian, 2007, Рис. 7 А в этой статье). Очевидно, что Г. Дземски и А. Кристиан провели подготовительные процедуры на полной шее страуса более серьезно, чем М. Кобли и коллеги.

Использование для замеров aROM препаратов, очищенных от мышц, является предпочтительным перед неочищенными препаратами, потому, что мускулатура скрывает суставные поверхности от экспериментатора. Из-за чего исследователь не может проконтролировать, чтобы суставы были сочленены так же точно, как это было бы при жизни.

Соотношение [3] обозначает, что подвижность в суставах ограничена не только костными, но и связочными ограничителями, работающими совместно. При отсутствии последних работают только первые. Поэтому остеологический aROM, измеренный на суставе, лишенном связочных стопоров, больше, чем синдесмологический aROM. Это становится особенно очевидным для движений, у которых нет костных стопоров (например, вентральной флексии в межпозвоновом суставе или сгибание в плечевом суставе).

Амплитуда aROM в суставе может быть не только измерена, но и оценена. Существует два основных подхода к моделированию подвижности – морфометрия и *in silico*

моделирование. В свою очередь, морфометрические подходы можно разделить на корреляционный (например, Porter et al., 2009) и механистический (например, Кузнецов и Терещенко, 2010) методы. *In silico* подходы – на манипулировании 3D моделями позвонков по заранее оговоренному протоколу (например, Krings et al., 2017), метод геометрических примитивов (например, Jones et al., 2021) и finite element analysis (например, DeVries Watson et al., 2014). Еще одним корреляционным подходом является модель предложенная И. Вернебургом и коллегами (Werneburg et al., 2014), в которой представлена биномиальная регрессия между остеологическим aROM и aROM всего тела (оцененным на живых и мертвых черепахах) для шейных суставов у различных современных черепахах. Каждый из описанных подходов имеет свои недостатки. Манипуляция оставляет очень много свободы для исследователя и демонстрирует сильно завышенную амплитуду подвижности. Корреляционная морфометрия не вдается в вопросы причинно-следственной взаимосвязи морфологии и подвижности. Механистическая остеометрия требует калибровки с использованием модельных данных по подвижности. Метод геометрических примитивов зависит от типа, размера и положения геометрических примитивов, выбранных для моделирования суставных поверхностей костей. Finite element analysis требует большого массива данных о свойствах объекта в качестве входных данных.

Каждый из этих подходов имеет свои плюсы и минусы. Заметным отличием метода геометрических примитивов является то, что он оценивает остеологический aROM, в то время как три других подхода оценивают синдесмологический aROM (Кузнецов и Терещенко, 2010; DeVries Watson et al., 2014) или даже uROM (Porter et al., 2009).

1.5 Используемые сокращения

Отделы позвоночного столба: **C** – шейный, **T** – грудной, **L** – поясничный, **S** – крестцовый. Число перед буквой обозначает число позвонков: например, 7C+13T+6L обозначает позвоночную формулу с семью шейными, 13 грудными и шестью поясничными позвонками. Число после буквы обозначает номер позвонка в соответствующем отделе: например, C4 обозначает четвертый шейный позвонок.

Типы фасеток в суставах зигапофизов: **Rf** – радиальные, **Tf** – тангенциальные, **RfL** – радиальные с замком. Крестцовый сустав будет обозначаться **LS** (от lumbosacral joint).

Составляющие межпозвонковой подвижности: **SB** – сагиттальная гибкость, **LB** – латеральная гибкость, **AR** – осевое скручивание.

ROM – диапазон движения, **aROM** – располагаемый диапазон движения, **uROM** – используемый диапазон движения.

Музеи и институты: **ИЕЕ** – Институт Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук (ИПЭЭ РАН), Москва; **КА** – Кафедра антропологии

Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва; **NMW** – Музей естествознания, Вена, Австрия; **RMCA** – Королевский музей Центральной Африки, Тервюрен, Бельгия; **RZ** – Зоопарк Ростова-на-Дону, Ростов-на-Дону; **ZIN** – Зоологический Институт Российской Академии Наук (ЗИН РАН), Санкт-Петербург; **ZMMU** – Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (ЗММУ), Москва

ГЛАВА 2. ОБОСНОВАНИЕ МЕХАНИСТИЧЕСКОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ

2.1 Идея механистической модели

Идея механистической модели для изучения межпозвонковой подвижности основана на принципе Жоржа Кювье о соотношениях частей. Основной гипотезой модели является предположение о том, что пассивные структуры, определяющие амплитуду aROM, а именно геометрия сочленовных отростков позвонков и связочный аппарат, достаточно точно подогнаны друг к другу. Размер суставных поверхностей не выходит за пределы, установленные связками, а связки не имеют чрезмерной длины, которая позволила бы суставным поверхностям потерять контакт друг с другом. То же самое относится и к влиянию на межпозвонковую подвижность наличия и отсутствия ребер, то есть геометрия суставных фасеток грудного отдела соответствует подвижности позвоночного столба как части целостной грудной клетки.

Механистический подход к межпозвонковой подвижности основан на ряде классических исследований (Fick, 1904, 1910, 1911; Rockwell et al., 1938; Gregersen & Lucas, 1967). Модель предполагает, что угол вращения в суставе представляет собой отношение длины дуги вращения к радиусу вращения и может быть изучен на основе простой остеометрии позвонков. Первая попытка создания механистической модели, основанной на морфологии позвонков, была предпринята Б. Зарником (Zarnik, 1926), который использовал морфологию сустава между двумя позвонками как основу для реконструкций подвижности. Однако пределы движения 'внутри' морфологии межпозвонкового сустава у Зарника оставались полностью умозрительными. В.С. Терещенко (1991) было предложено формализовать процедуру расчета амплитуды aROM в суставе с помощью замеров позвонков и тригонометрических формул. Данная модель была разработана для оценки подвижности у ископаемого рогатого динозавра *Protoceratops andrewsi* (Granger and Gregory, 1923). Очевидным недостатком полученной модели являлась невозможность проверить валидность и надежность получаемых с помощью нее результатов. В работе А.Н. Кузнецова и В.С. Терещенко (2010) была проведена валидация механистической модели для расчета aROM в суставах, соединенных межпозвонковыми дисками, на основе модельных данных по межпозвонковой подвижности, полученных в *in vitro* исследованиях скелетно-связочных препаратов позвоночника овцы (Wilke et al., 1997a). Калибровка модели показала, что механистический подход действительно позволяет с достаточно высокой точностью оценивать амплитуды SB aROM во всем предкрестцовом отделе позвоночника и LB aROM

в суставах шейного отдела. Однако, амплитуды LB aROM в туловищной части позвоночника и AR aROM во всем предкрестцовом отделе остались недоступными для расчета.

Наконец, в совместном исследовании автора работы (Belyaev et al., 2021a) была произведена доработка и валидация модели для расчета всех трех составляющих межпозвонковой подвижности во всех отделах предкрестцовой части спины. Для калибровки модели были использованы наиболее точные оценки aROM, полученные как побочный продукт медицинских исследований биомеханики позвоночника человека, свойств межпозвонковых дисков, нарушений и их ортопедической коррекции (Smit, 2002; Szotek et al., 2004; Alini et al., 2008). В этих исследованиях приводятся точные числовые данные об aROM во всех трех направлениях подвижности с контролируемой величиной крутящего момента для каждого предкрестцового сустава позвоночника. Изучение подвижности происходит на так называемых FSU (functional spinal units), которые представляют собой пары или тройки позвонков, очищенных от мышц, но сохранивших в целостности весь скелетно-связочный аппарат. Замеры подвижности и контроль за крутящим моментом обеспечивается применением специальных станков (Рис. 6). В качестве модельных животных для калибровки модели было использовано три вида парнокопытных и человек.

Назначением механистической модели для оценки подвижности является преодоление ограничения исследований, в которых происходят замеры подвижности в межпозвонковых суставах. Методическая сложность в проведении таких исследований и проблемы с доступностью для экспериментов многих животных сильно ограничивали саму возможность сравнительного анализа. Лишь в редких работах (Пылыпчук, 1975; Gál, 1993) подвижность позвоночника изучалась более чем у одного вида. Механистическая модель лишена этих недостатков, поскольку разработана для применения на сухих скелетах, которые в большом количестве хранятся в музейных коллекциях. Работа с сухими скелетами позволяет с широким охватом изучать как современных млекопитающих, включая человека, так и их вымерших предшественников. Это открывает возможность для исследования половых, возрастных и географических вариаций, а также патологических нарушений в подвижности суставов.

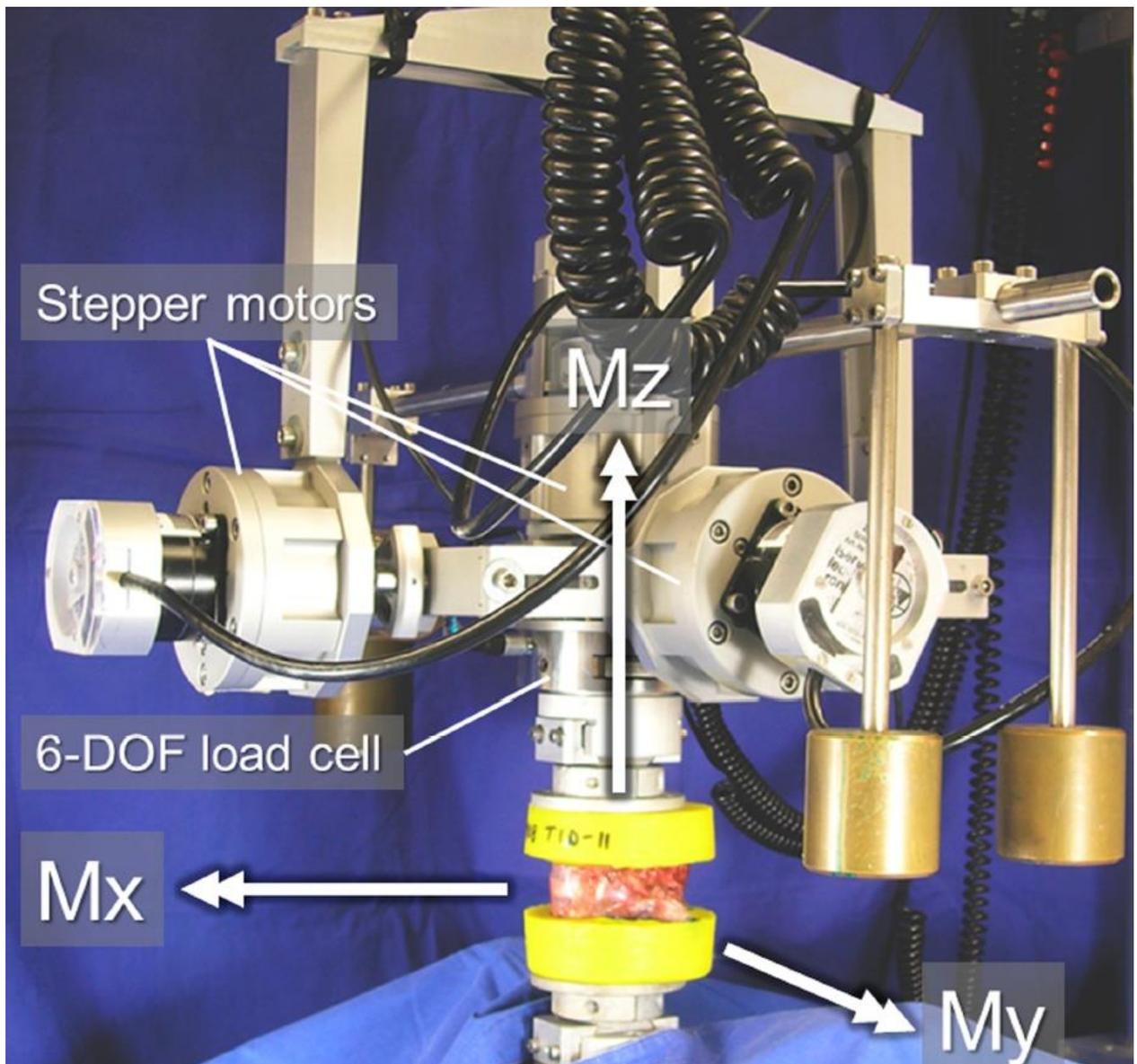


Рис. 6. Станок для замеров амплитуды движения между двумя последовательными позвонками на скелетно-связочных препаратах производит замер aROM в суставе T10-T11 у человека (из Wilke et al., 2017).

2.2 Материал и эталонные данные для калибровки модели

Для расчета амплитуд подвижности на сухом остеологическом материале использовалось шестнадцать полных позвоночных столбов (левая часть таблицы 1). 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) (правая часть таблицы 1). Число особей на сустав среди исследованных млекопитающих составляет: 6 для копытных; 8-15

для шейного (Wen et al., 1993), 6-7 для грудного (Wilke et al., 2017), 10 для поясничного отдела у человека (Yamamoto et al., 1989). Модельные данные о подвижности в сочленении последнего поясничного позвонка и крестца имеются только для человека (Yamamoto et al., 1989). У коров модельные данные представлены только для участка Т6-Л6 (Wilke et al., 1997 в).

Все рассчитанные в этой работе значения aROM являются амплитудами подвижности: для SB это сумма вентральной флексии и дорсальной экстензии, а для LB и AR – сумма соответствующих движений влево и вправо.

Таблица 1 Материал, использованный для обоснования тригонометрических формул

Вид	Коллекционный номер	Пол	Возраст (годы)	SB, LB, AR модельные данные		
				Шейный	Грудной	Поясничный
<i>Homo sapiens</i>	КА 25	М	≈20-25	Wen et al., 1993 n=8-15 M=± 1.5-4.5 Nm A=44-87 лет (средняя 66)	Wilke et al., 2017 n=6-7 M=±7.5 Nm A=40-80 лет (средняя 57)	Yamamoto et al., 1989 n=10 M=±10 Nm
	КА 5	М	≈30-35			
	КА 36	М	≈20-25			
	КА 20	М	≈20-25			
	КА 38	М	≈30-40			
<i>Ovis aries</i>	ZIN 11693	М	N/A	Wilke et al., 1997a n=6 M=±2.5 Nm в шейном, M=±7.5 Nm в грудном и поясничном отделах A=4 лет		
	ZIN 11694	М	N/A			
	ZIN 11864	М	N/A			
	ZMMU S-102061	Ж	N/A			
	IEE 2964	Ж	N/A			
<i>Sus scrofa</i>	ZMMU S-106943	N/A	N/A	Wilke et al., 2011 n=6 M=±2.5 Nm в шейном, M=±7.5 Nm в грудном и поясничном отделах A=6 месяцев		
	ZIN 16901	N/A	N/A			
	ZIN 10485	N/A	N/A			
	IEE 1633	N/A	N/A			
<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	Ж	N/A	N/A		Wilke et al., 1997c n=6 M=±7.5 Nm A=12-16 недель
	IEE 1932	Ж	N/A			

n – число особей на сустав; M – прилагаемая сила; A – Возраст.

2.2.1 Исключение *Cervus elaphus* из числа модельных животных

Из числа модельных животных, используемых для калибровки формул, был исключен благородный олень (Kumar et al., 2002). Приведенные по этому животному данные вызывают сомнения в своей валидности и не согласуются с амплитудами подвижности у других модельных объектов. Средний SB aROM в грудном отделе у благородного оленя (Kumar et al., 2002) значительно выше, чем у остальных модельных объектов (Wilke et al., 1997a, c, 2011, 2017): 11,5° против 4,5-8°. Размах подвижности у оленя крайне неустойчив: амплитуда меняется от 6,4° до 16,3° против 3,8-4,7° у коровы, 5,1-9,8° у свиньи, 4,5-8,1° у овцы, 5,6-8,1° у человека. Подвижность на протяжении Т1-Т8 высокая (ROM от 10,8° до 15°), затем вдвое падает на участке Т8-Т10 (6,7° и 7,2°), затем вновь вдвое возрастает на Т10-Т12 (12,4° и 16,3°) и вновь падает вдвое в суставе Т12-Т13 (6,4°). Подобная картина не характерна более ни для кого из исследованных животных и не согласуется с расчетами

подвижности, основанными на скелетном материале изученных нами представителей оленьих (*Alces alces*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*).

Также недостоверными выглядят замеры ротации. У всех известных нам млекопитающих при переходе от тангенциального к замковому типу фасеток размах подвижности в суставах понижается минимум вдвое (Townsend et al., 1983, Yamamoto et al., 1989, Panjabi et al., 1994, 2001; Wilke et al., 1997a, c; 2011, 2017, Busscher et al., 2010, Jones et al., 2020); у оленя ротация практически не изменяется на участке T6-L6 (Kumar et al., 2002). Типичные для парнокопытных замки на фасетках в каудальной части грудного и на всем протяжении поясничного отдела развиты у оленей очень хорошо (идентичны лосю, см Рис. 26 и, к), переход к ним происходит на T10 или T11. Исходя из этого представленные данные выглядят недостоверными.

2.3 Процедура верификация тригонометрических формул для расчета α ROM

2.3.1 Общая схема подхода

Общая формула для угла вращения в межпозвонковом суставе (φ) представляет собой отношение длины дуги движения выбранной точки (числитель) к радиусу этой дуги (знаменатель). В нашем случае речь идет о той или иной точке на сочленовных фасетках зигапофизов. Суставные фасетки пост- и презигапофизов двух соседних позвонков, рассматриваемые в сагиттальной, фронтальной или поперечной плоскости, могут быть аппроксимированы в виде дуг. Угол их скольжения друг относительно друга может быть выражен соответствующей формулой при условии, что нам известны длина дуги и радиус.

Исходными данными для создания расчетных формул выступили исследования о поведении и локализации мгновенных осей при различных типах движения в суставах позвоночного столба у человека (Qiu et al., 2003, 2006, Schmidt et al., 2008). Подбор общего шаблона формулы и необходимых для расчета коэффициентов изначально осуществлялся А.Н. Кузнецовым и В.С. Терещенко (2010) аналитически в теоретическом соответствии с данными из модельных исследований. Однако, неудача при попытке создания общей формулы для вычисления амплитуд латеральной гибкости (Кузнецов и Терещенко, 2010) и недостаточная точность некоторых из новых формул привела автора работы к необходимости дополнительной проверки эффективности различных исходных шаблонов формулы и сочетаний пар числителя/знаменателя (длины дуги и радиуса поворота) для создания наиболее точных расчетных формул.

Главным критерием для подбора итоговых формул стало не теоретическое соответствие знаниям о поведении осей, а устойчивость и точность (в сравнении с модельными данными) полученных с помощью них результатов.

Исходный шаблон формулы [A] был разработан А.Н. Кузнецовым и В.С. Терещенко (2010). В нем, дуга движения равна сумме разностей 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. 7).

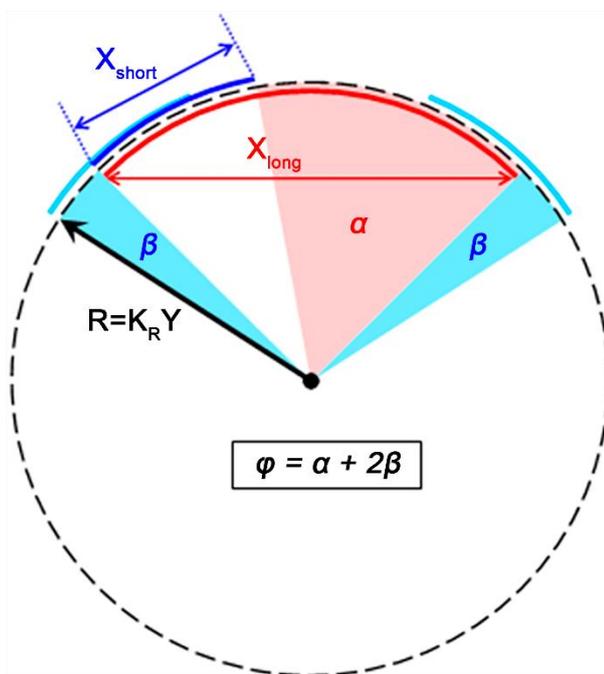


Рис. 7. Схематичное изображение механистической модели для расчета aROM в межпозвоночных суставах на базе остеометрии позвонков. В плоскости каждого из типов движения фасетки зигапофизов двух последовательных позвонков рассматриваются как дуги, принадлежащие к единому радиусу R (черная стрелка). Одна 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} . В некоторых межпозвоночных суставах большая фасетка относится к постзигапофизам более краниального позвонка в суставе, а в других суставах, наоборот, большая фасетка относится к презигапофизам более каудального позвонка. 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 . Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

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

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

Помимо исходного шаблона формулы было протестировано два дополнительных варианта. Шаблон [B] вида:

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

α

А также близкий к шаблону [A] шаблон [C] вида:

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

α β

Помимо этого, была проведена проверка множителя для знаменателя вида $2 \cdot K_R \cdot Y + b$, в котором b было третьей величиной, значение которой подбиралось процедурой “Поиск решений”.

Ни одно из измерений позвонка (Рис. 9, 10) в точности не соответствует истинному радиусу вращения в суставе. Поэтому в тригонометрических формулах используемые измерения умножаются на коэффициент K_R . Физический смысл различных значений коэффициента K_R объясняется на Рис. 8 г-е. Другой калибровочный коэффициент K_S отражает долю более короткой фасетки, которая выходит за пределы более длинной в двух крайних положениях (Рис. 8 а-в). Фактически K_S является коэффициентом для числителя, а K_R – для знаменателя.

Наилучшее соответствие между расчетными и модельными данными обеспечивается путем эмпирического поиска оптимальных пар числитель/знаменатель и соответствующих им коэффициентов K_S и K_R . В качестве критерия для определения наилучших формул использовалось минимальное значение стандартного отклонения (SD) между эталонными (предположительно истинными) и расчетными значениями aROM. Размер выборки n для расчета SD представлял собой общее количество суставов у всех особей, участвующих в расчете. Подбор коэффициентов осуществлялся с помощью процедуры “Поиск решения” (Microsoft Excel Solver Add-In). Инструмент “Поиск решения” используется для расчетов по формулам, в которых присутствуют переменные. Он подбирает оптимальные значения переменных (в этом исследовании это значения коэффициентов K_S и K_R) для наилучшего соответствия результатов расчета выбранному критерию (в нашем случае это минимальный SD между рассчитанными и модельными данными). Наконец, оптимальная формула

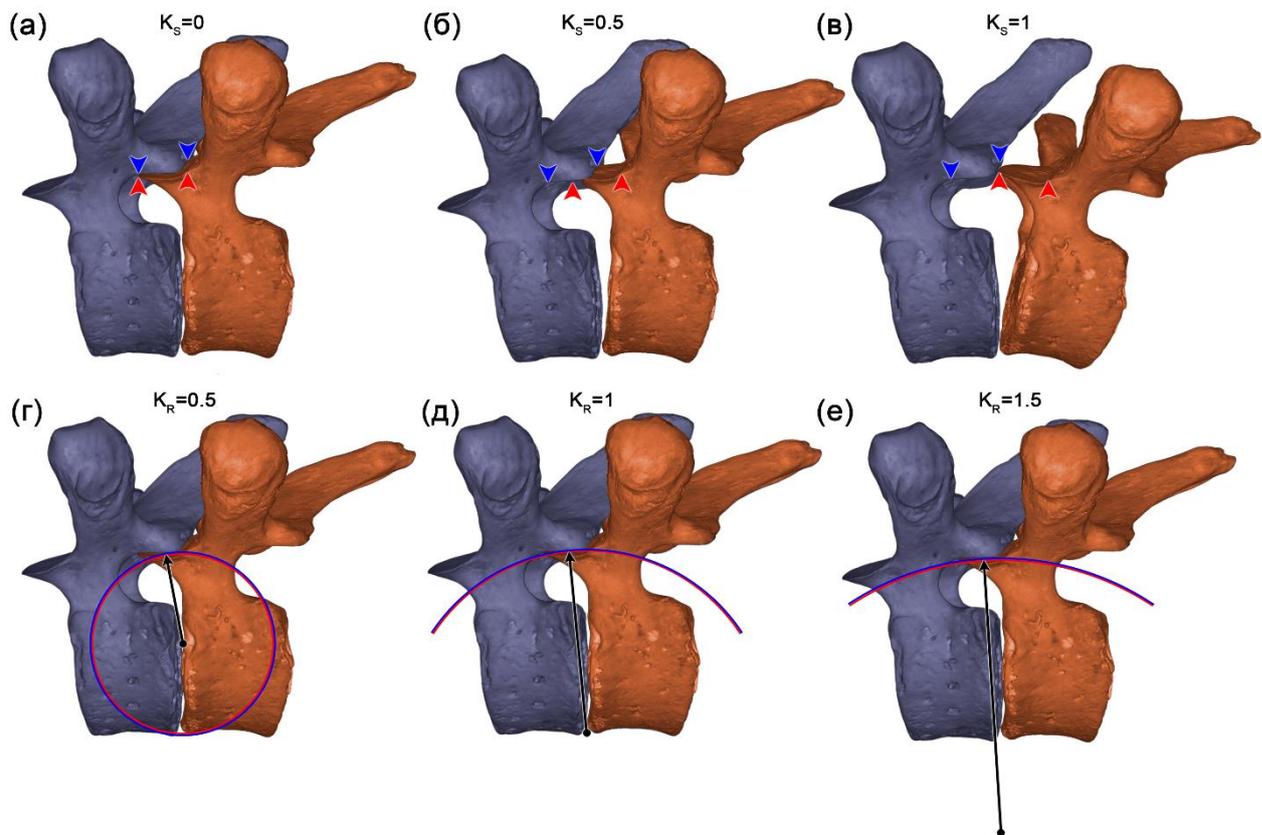


Рис. 8. Физический смысл различных значений коэффициентов K_s (а-в) и K_R (г-е), используемых в тригонометрических формулах, на примере сагиттальной гибкости (SB) в суставе T5-T6 у человека при виде с левой стороны. (а-в) показаны относительные положения краев фасеток зигапофизов, отмеченные наконечниками стрелок. (г-е) показаны центр (черная точка), радиус (черная стрелка) и круговую траекторию движения фасеток зигапофизов друг относительно друга (синяя и красная дуга). Синий цвет соответствует T5, красный - T6. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

формируется из пары числитель/знаменатель (выбранной путем сравнения всех доступных комбинаций) и значений коэффициентов K_s и K_R (найденных с помощью Microsoft Excel Solver Add-In), которые вместе дают значения aROM с минимальным SD от эталонных амплитуд aROM на всей выборке измеренных сухих скелетов.

Стоит отметить, что калибровочные коэффициенты подбирались не для каждого межпозвоночного сочленения по отдельности (это лишило бы смысла всю процедуру, так как тогда калибровочные коэффициенты нельзя было бы использовать в качестве универсальных констант для всего позвоночника), а для всех суставов из определенного отдела позвоночного столба с определенным типом фасеток сочленовных отростков.

2.3.2 Выбор числителя и знаменателя

Остеометрические параметры, используемые для подбора числителя и знаменателя, подбирались не только из соображений соответствия теоретической геометрической модели

поворота позвонков друг относительно друга, но и из соображений удобства измерения на скелетном материале. Схема измерений позвонков из различных отделов представлена на примере овцы на Рис. 9, и на примере человека на Рис. 10. Подробное описание измерений и рассчитываемых на их основе параметров в сравнении с Кузнецовым и Терещенко (2010) представлена в Таблице 2.

Таблица 2. Замеры и рассчитываемые параметры (см. Рис. 9, 10)

	Исследование		Описание
	2010 *	2021 **	
Замеры	L _{pre_left} L _{pre_right} L _{post_left} L _{post_right}		длины фасеток левых и правых пре- и постзигапофизов
	D _{pre} D _{post}	D _{max_pre} D _{max_post}	Наибольшая ширина между латеральными краями фасеток пары левого и правого пре- и постзигапофизов
	нет	D _{min_pre} D _{min_post}	наименьшая ширина между медиальными краями фасеток пары левого и правого пре- и постзигапофизов
	нет	V _{pre} V _{post}	Наибольшая ширина переднего и заднего торца тела позвонка
	Q _{pre_right} Q _{pre_left} Q _{post_right} Q _{post_left}		Расстояние между нижней точкой переднего или заднего торца тела позвонка и наиболее удаленной частью фасетки левого и правого презигапофиза (в случае переднего торца тела позвонка) или постзигапофиза (в случае заднего торца)
Рассчитываемые переменные	нет	W _{pre} W _{post}	Ширина фасеток пре- и постзигапофизов
	R _{vert}		Теоретический радиус сагиттального вращения
	D/2	R _{lat}	Теоретический радиус латерального вращения
* Кузнецов и Терещенко, 2010			
** Belyaev et al., 2021a			

При подборе оптимального числителя проверялись те параметры, которые могли бы отражать хорды фасеточных дуг при движении. В основном эти замеры связаны с фасетками на парах пре-/постзигапофизов двух соседних позвонков. Так, проверялась их длина (L_{post} и L_{pre}) и ширина (W_{post} и W_{pre}; D_{max_post} и D_{max_pre}). Также для числителя проверялась ширина концевых пластинок тел позвонков (V_{post} и V_{pre}). Для знаменателя проверялись все удобные замеры, которые могут отражать радиус вращения (Q, D_{max}/2, V, R_{vert}, R_{lat}) (см. Рис 9 и 10).

Для числителя пары D_{max_post} и D_{max_pre}, а также V_{post} и V_{pre} использовались без дополнительных расчетов. Для двусторонних замеров в расчетах используются средние значения левой и правой сторон, которое обычно незначительно отличаются друг от друга:

$$L_{pre} = (L_{pre_left} + L_{pre_right})/2, L_{post} = (L_{post_left} + L_{post_right})/2$$

$$W_{pre} = (D_{max_pre} - D_{min_pre})/2, W_{post} = (D_{max_post} - D_{min_post})/2$$

В паре соответствующих друг другу размеров двух соседних позвонков ("post" - впередилежащего и "pre" - позадилежащего) большее значение рассматривается как "long", а меньшее - как "short" для числителей формул:

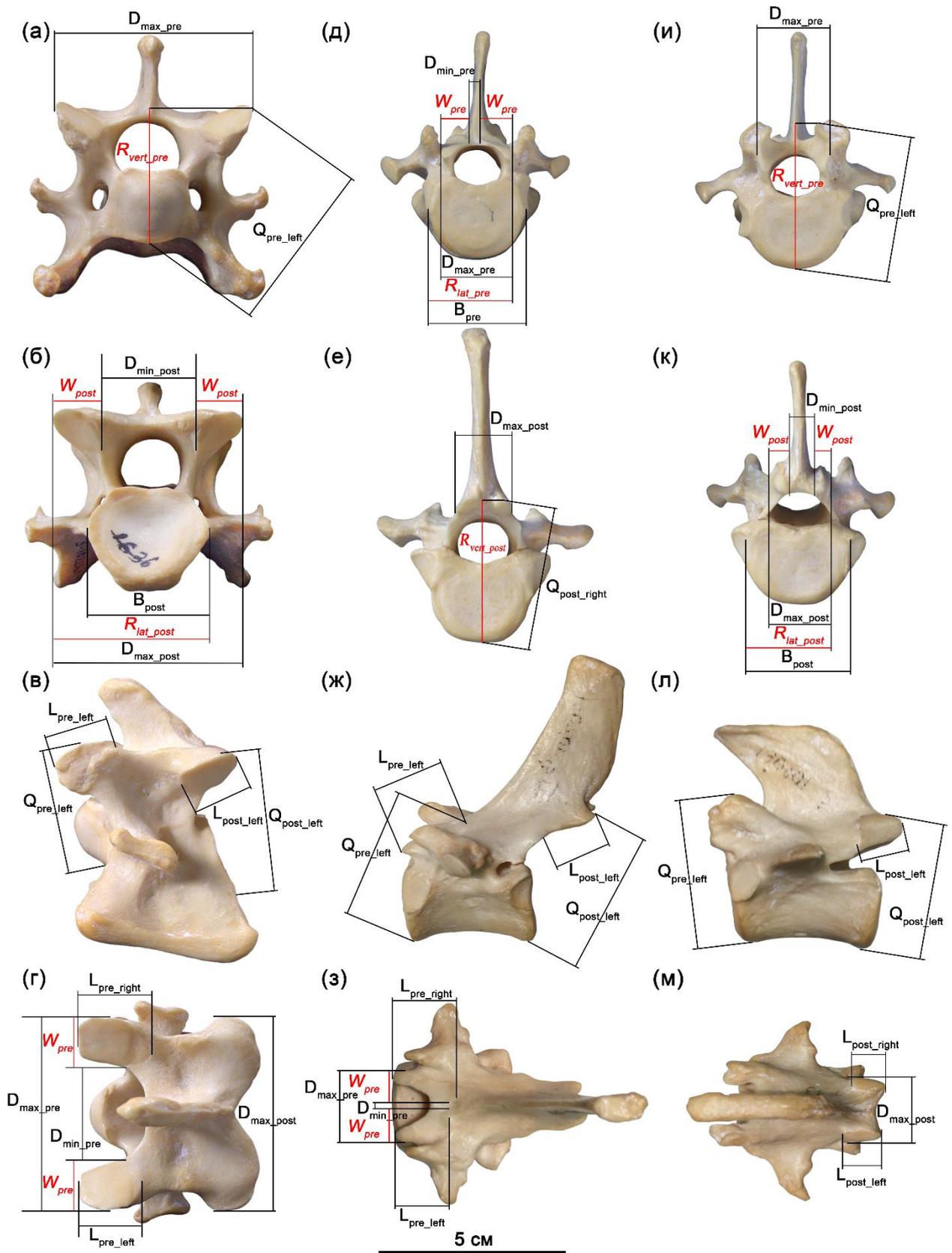


Рис. 9. Измерения позвонков. Позвонки овцы *Ovis aries* (ZMMU S-102061) C6 (Rf суставы; левая колонка: а-г), Т9 (Тf суставы; средняя колонка: д-з) и Т13 (RfL суставы; правая колонка: и-м), изображенные в одном масштабе спереди (верхний ряд: а, д, и), сзади (второй ряд: б, е, к), с левого бока (третий ряд: в, ж, л) и сверху (нижний ряд: г, з, м; передняя сторона слева). Измерения показаны черным, рассчитываемые на их основе параметры показаны красным и выделены курсивом. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

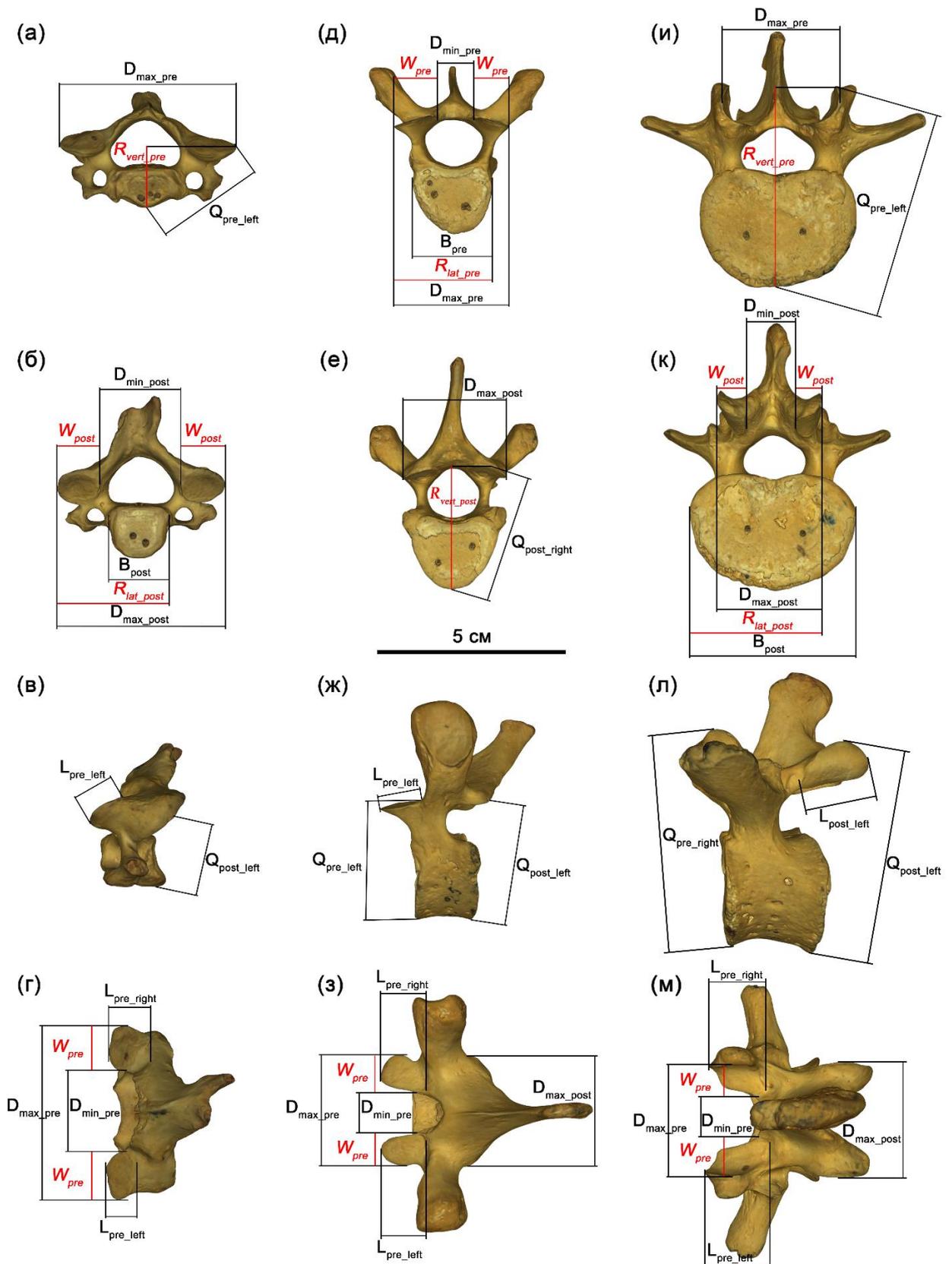


Рис. 10. Измерения позвонков. Позвонки человека *Homo sapiens* (КА 25) C4 (Rf суставы; левая колонка: а-г), Т4 (Тf суставы; средняя колонка: д-з) и L4 (RfL суставы; правая колонка: и-м), изображенные в одном масштабе спереди (верхний ряд: а, д, и), сзади (второй ряд: б, е, к), с левого бока (третий ряд: в, ж, л) и сверху (нижний ряд: г, з, м; передняя сторона слева). Измерения показаны черным, рассчитываемые на их основе параметры показаны красным и выделены курсивом. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

$$L_{\text{long}} = \text{MAX}(L_{\text{post}}:L_{\text{pre}}), L_{\text{short}} = \text{MIN}(L_{\text{post}}:L_{\text{pre}}).$$

$$W_{\text{long}} = \text{MAX}(W_{\text{post}}:W_{\text{pre}}), W_{\text{short}} = \text{MIN}(W_{\text{post}}:W_{\text{pre}})$$

$$D_{\text{max_long}} = \text{MAX}(D_{\text{max_post}}:D_{\text{max_pre}}), D_{\text{max_short}} = \text{MIN}(D_{\text{max_post}}:D_{\text{max_pre}})$$

$$B_{\text{long}} = \text{MAX}(B_{\text{post}}:B_{\text{pre}}), B_{\text{short}} = \text{MIN}(B_{\text{post}}:B_{\text{pre}})$$

В качестве знаменателя использовались все замеры, которые способны выступать в качестве радиуса при вращении. В число возможных знаменателей вошли как средние значения (усреднение производится между соответствующими замерами на обращенных друг к другу торцах смежных позвонков), полученные из прямых замеров Q, D, B, так и рассчитанные на их основе R_{vert} , R_{lat} . D_{max} для знаменателя делится на два, чтобы использовать его в качестве радиуса:

$$D_{\text{max}}/2 = (D_{\text{max_post}} + D_{\text{max_pre}})/4$$

$$B = (B_{\text{post}} + B_{\text{pre}})/2$$

$$Q = (Q_{\text{post_left}} + Q_{\text{post_right}} + Q_{\text{pre_left}} + Q_{\text{pre_right}})/4$$

$$R_{\text{lat}} = B + (D_{\text{max}} - B)/2$$

$$R_{\text{vert}} = \sqrt{\left(Q^2 - \frac{D_{\text{max}}^2}{4}\right)}$$

Для каждого типа фасеток зигапофизов (3 типа) или отдела позвоночника (3 отдела), а также для каждой составляющей межпозвонковой подвижности (3 типа) были протестированы все возможные комбинации числителя/знаменателя (20 комбинаций) в различных комбинациях исследуемых видов (12 подвыборок, включая различные подвыборки по набору овец и свиней). При выборе итоговых формул предпочтение отдавалось формулам с низким SD между рассчитанными и *in vitro* амплитудами aROM для разных видов, при этом имеющие одинаковые пары числитель/знаменатель и одинаковые значения K_S и K_R .

2.3.3 Модифицированная формула для межпозвонковых суставов, оснащенных ограничителем сагиттального разгибания

Особенностью пояснично-крестцового сустава у парнокопытных является значительное увеличение глубины зафасеточного пространства позади презигапофизов первого крестцового позвонка (S1). Позади зигапофизов располагается обширная зафасеточная ямка. Ее задняя стенка образует стопор для постзигапофиза последнего поясничного позвонка (Рис. 11 г). Таким образом, постзигапофиз последнего поясничного позвонка может проскальзывать по презигапофизу первого поясничного и существенно выезжать за границы его суставной фасетки. При этом задняя стенка зафасеточной ямки представляет собой костный механический ограничитель такого выдвигания.

Изменение геометрии S1 связано с развитием сагиттальной гибкости в пояснично-крестцовом суставе, что характерно как для парнокопытных (Гамбарян, 1972; Пылыпчук, 1975; Gál, 1993) (см. Рис. 11 д-з), так и для других групп млекопитающих (Пылыпчук, 1975; Townsend et al., 1983; Yamamoto et al., 1989; Gál, 1993; Panjabi et al., 1994; Faber et al., 2001; Haussler et al., 2001; Benninger et al., 2004; Schilling & Hackert, 2006). Причем, данные Дж. Гал (Gál, 1993) для овцы показывают, что увеличение амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе происходит у парнокопытных в первую очередь за счет дорсальной экстензии, а не вентральной флексии.

В стандартной формуле для расчета SB aROM размах движения в суставе складывается из двух компонент (Рис. 11 а), первая компонента представляет собой угловую разницу α между длинами дуг фасеток постзигапофов и презигапофизов двух позвонков в суставе. Второй компонент – это угловая доля β более короткой фасетки, которая выходит за границы более длинной фасетки в двух крайних положениях (определяется коэффициентом K_S); этот угол удваивается, поскольку одна крайняя точка обусловлена сгибанием, а другая – разгибанием. Углы рассчитываются из отношения длин L_{long} и L_{short} двух фасеток, измеренных в сагиттальной плоскости, к расстоянию (радиусу) $K_R \cdot R_{vert}$ от центра вращения SB в суставе до дуги суставных поверхностей.

В суставе с крестцом, благодаря наличию стопорной ямки, можно очень точно определить угол гиперэкстензии в пояснично-крестцовом суставе, поскольку стопорная ямка, расположенная за презигапофизами S1 однозначно определяет положение фасеток постзигапофизов последнего поясничного позвонка при максимально возможной дорсальной экстензии в суставе. Для расчета SB aROM в пояснично-крестцовом суставе вводится специальная формула, имеющая два варианта. Использование того или иного варианта зависит от того, какая хорда дуги больше: длина L_{post} фасеток постзигапофов последнего поясничного позвонка или длина L_{pre} фасеток презигапофизов S1 (обе длины усредняются для левой и правой фасеток). Когда $L_{post} < L_{pre}$, то есть $L_{short} = L_{post}$ и $L_{long} = L_{pre}$ (Рис. 11 б), SB aROM рассчитывается в радианах как:

$$\varphi = \underbrace{[2\arcsin(L_{pre}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert})) - 2\arcsin(L_{post}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert}))]}_{\alpha} + \underbrace{K_S \cdot 2\arcsin(L_{post}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert}))}_{\beta} + \underbrace{2\arcsin(L_{fossa}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert}))}_{\gamma} \quad [5]$$

Когда $L_{post} \geq L_{pre}$, то есть $L_{long} = L_{post}$ и $L_{short} = L_{pre}$ (Рис. 11 в), SB aROM рассчитывается в радианах как:

$$\varphi = \underbrace{K_S \cdot 2\arcsin(L_{pre}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert}))}_{\beta} + \underbrace{2\arcsin(L_{fossa}/(2 \cdot K_R \cdot R_{vert}))}_{\gamma} \quad [6]$$

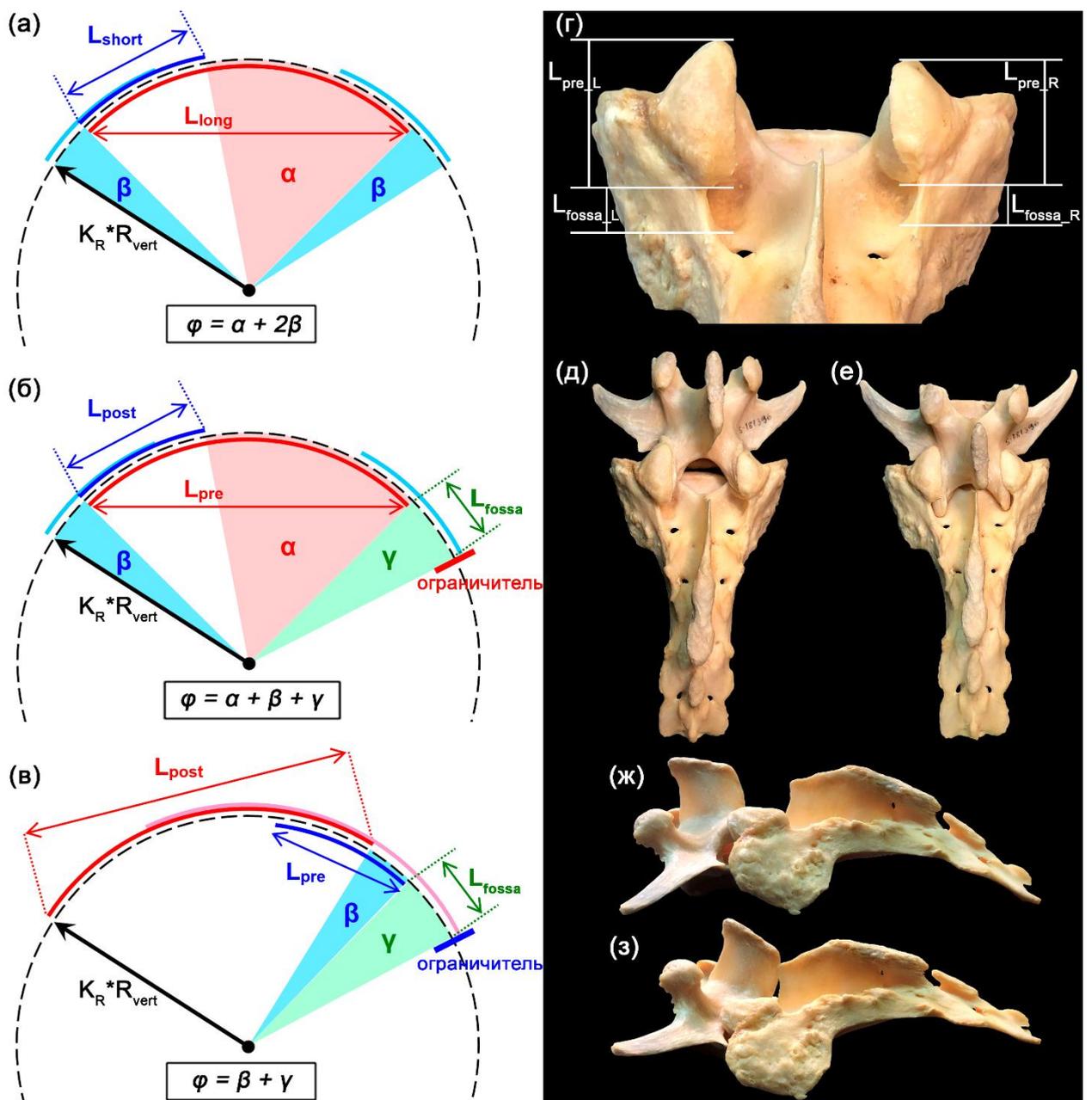


Рис. 11. Гиперэкстензия в пояснично-крестцовом суставе. Левая колонка - механистические схемы (при виде сбоку) для расчета SB aROM с использованием длин фасеток зигапофизов: (а) общий случай без ограничителя для сгибания и разгибания; (б, в) два случая с ограничителем экстензии, расположенном на каудальном позвонке в паре (здесь первый крестцовый позвонок) на расстоянии L_{fossa} позади его фасетки презигапофизов; стопор ограничивает скольжение назад постзигапофизов впередилежащего позвонка пары (здесь последний поясничный); (б) фасетки презигапофизов позадилежащего позвонка длиннее фасеток постзигапофизов впередилежащего позвонка ($L_{post} < L_{pre}$); (в) противоположное соотношение длин ($L_{post} \geq L_{pre}$). Правая колонка отображает строение пояснично-крестцового сустава у *Capra falconeri* (ZMMU S-181396): измерение длины зафасеточных ямок (L_{fossa}) на первом крестцовом позвонке на виде сверху (г) и пределы разгибания (е, з) и сгибания (д, ж) на виде сверху (д, е) и на виде слева (ж, з). Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

L_{fossa} – это длина зафасеточных ямок презигапофизов, взятая как среднее значение соответствующих измерений на левой и правой стороне S1 (Рис. 11 г).

В случае $L_{post} \geq L_{pre}$ (Рис. 11 в), суммарный SB aROM в пояснично-крестцовом суставе [5] равен сумме угла γ , соответствующего длине L_{fossa} зафасеточной ямки, и угла β , соответствующего доле K_s более короткой фасетки, на которой она теряет контакт с более длинной фасеткой во время вентральной флексии. В пояснично-крестцовом суставе используется то же значение K_s , что и во всех впередилежащих суставах с RfL типом фасеток. При $L_{post} < L_{pre}$ (Рис. 11 б) результирующий SB aROM в пояснично-крестцовом суставе равен [4] сумме углов γ , β и α , что соответствует разнице в длине более короткой и более длинной фасеток.

Для бегемотов характерна схожая с пояснично-крестцовым суставом специализация в отделе Tf суставов (девять краниальных грудных суставов) (Рис. 12). В каждом Tf суставе презигапофизы имеют глубокие зафасеточные ямки, задняя стенка которых служит ограничителем для выдвижения постзигапофизов впередилежащего позвонка и, соответственно, ограничителем экстензии в суставе. Для таких суставов у бегемота амплитуды SB aROM были рассчитаны по методу, обоснованному выше для пояснично-крестцового сустава. При расчете использовались значения коэффициентов K_R и K_S для Tf суставов.

2.3.4 Формулы для позвоночного столба, различных отделов позвоночника и различных типов фасеток зигапофизов

Изначально А.Н. Кузнецовым и В.С. Терещенко была предпринята попытка подбора универсальных формул для расчета различных составляющих межпозвонковой подвижности для всех суставов позвоночного столба (начиная от второго шейного сустава и заканчивая последним поясничным суставом; Кузнецов и Терещенко, 2010). Однако использование универсальных формул не позволили достаточно точно рассчитывать LB и AR aROM.

Поэтому помимо поиска общих формул в нашей работе (Belyaev et al., 2021a) осуществлялся подбор отдельных формул для различных отделов позвоночного столба и суставов с различным типом фасеток зигапофизов. В ходе работы с материалом было отмечено, что число позвонков в позвоночном столбе и его отделах, так же как число суставов с фасетками определенного типа и границы их переходов могут варьировать. Количество шейных, грудных и поясничных позвонков, а также переходы от одного типа фасеток зигапофизов к другому в модельных данных и у отдельных изученных скелетов представлены в Таблице 3.

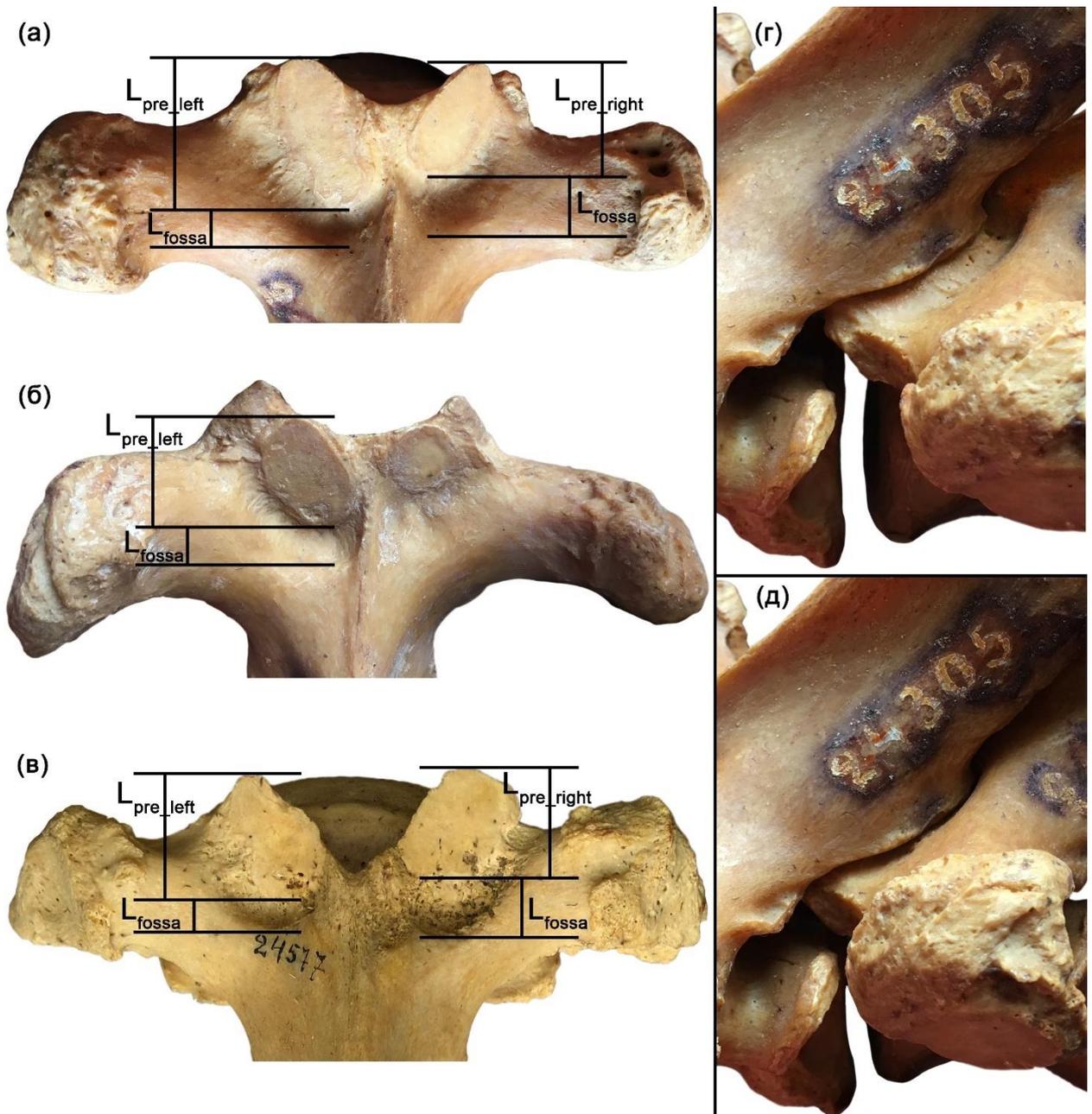


Рис. 12. Фасетки презигапофизов в грудном отделе у гиппопотама при виде сверху (а-в), грудные позвонки разных особей. Сустав грудного отдела (*Hippopotamus amphibius* ZIN 24305), вид слева: стопорная ямка в нейтральном положении (г), при максимальной дорсальной экстензии (д). Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

Стандартные шейные суставы млекопитающих (C2-C7) характеризуются Rf фасетками (Рис. 1в, Рис. 2в, Рис. 9а-г), переход между Rf и Tf типом обычно происходит на первом грудном позвонке (T1). У людей радиальные суставы в шейном отделе отличаются от Tf суставов грудного отдела менее отчетливо, чем у других млекопитающих (Рис. 9 а-г, Рис. 10 а-г). Сустав C7-T1 характеризуется радиальными, а сустав T1-T2 тангенциальными фасетками зигапофизов. Это справедливо для всех модельных видов, подвижность позвоночного столба у которых была изучена *in vitro*. RfL фасетки (Рис. 2д, Рис. 9 и-м, Рис.

10 и-м, Рис. 11) характерны для всех поясничных суставов, а у некоторых видов и для нескольких последних грудных суставов. Среди модельных видов переход от Tf к RfL суставам совпадает с переходом от грудного к поясничному отделу позвоночника только у человека (RfL суставы в грудном отделе отсутствуют). Напротив, у всех модельных парнокопытных переход от Tf к RfL суставам расположен на несколько суставов впереди от границы между грудным (несущим ребра) и поясничным (не имеющим ребер) отделами позвоночника. Переходным позвонком, для которого характерны Tf презигапофизы и RfL постзигапофизы, является (считая с конца) третий грудной позвонок у *Bos*, со 2-го по 4-й у *Ovis* и с 4-го по 6-й у *Sus* (Табл. 3). Индивидуальная изменчивость в числе грудных и поясничных позвонков, а также в переходе от Tf к RfL суставам у одного вида различается не более чем на один или два позвонка (сустава).

Таблица 3. Регионализация позвоночного столба у изученных особей. Отклонения изученного материала от эталонных данных обозначено жирным шрифтом.

Вид	Коллекционный номер	Позвоночная формула		Переход между типами фасеток		
		Модельные	Особь	Rf к Tf	Tf к RfL	
					Модельные	Особь
<i>Homo sapiens</i>	КА 25	7C+12T+5L	7C+ 13T +5L	T1	T12	T13
	КА 5		7C+12T+5L	T1		T12
	КА 36		7C+12T+5L	T1		T12
	КА 20		7C+12T+5L	T1		T12
	КА 38		7C+ 13T +5L	T1		T12
<i>Ovis aries</i>	ZIN 11693	7C+13T+7L	7C+13T+7L	T1	T11 / T10	T11
	ZIN 11694		7C+13T+7L	T1		T11
	ZIN 11864		7C+13T+7L	T1		T12
	ZMMU S-102061		7C+13T+7L	T1		T11
	IEE 2964		7C+13T+ 6L	T1		T10
<i>Sus scrofa</i>	ZMMU S-106943	7C+14T+6L	7C+14T+6L	T1	T10	T9
	ZIN 16901		7C+14T+6L	T1		T10
	ZIN 10485		7C+ 13T +6L	T1		T10
	IEE 1633		7C+14T+ 4L	T1		T10
<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	7C+13T+6L	7C+ 14T +6L	T1	T12	T12
	IEE 1932		7C+ 14T +6L	T1		T12

Рассогласование в переходе между грудным/поясничным отделом и Tf/RfL суставами у парнокопытных было использовано для проверки точности расчета aROM с использованием формул, адаптированных для различных отделов позвоночника и различных типов фасеток зигапофизов. Обе пары формул сравнивались с универсальными формулами, оптимизированными для всей туловищной части позвоночника (Таблица 4).

Расчет амплитуд aROM осуществлялся для всей выборки парнокопытных. Поскольку для каждого из видов было изучено разное количество суставов, критерием для определения оптимальной формулы был наименьшее среднее SD между рассчитанными и эталонными амплитудами aROM у трех видов, т.е. $(SD\ Ovis + SD\ Sus + SD\ Bos) / 3$. Это позволило

избежать перекоса при подборе калибровочных коэффициентов в пользу тех видов, для которых было изучено большее количество суставов. Такой перекоп произошел бы, если бы оптимизация проводилась путем минимизации общего SD, т.е. $SD(Ovis + Sus + Bos)$.

Перед калибровкой коэффициентов в формулах осуществлялся контроль соответствия числа грудных/поясничных позвонков и Tf/RfL суставов у изученных скелетов и модельных животных. Если переход между Tf и RfL типом суставов или грудным и поясничным отделом позвоночника находится у изученных скелетов каудальнее, чем у модельных животных, то избыточные предпереходные суставы у скелетов исключались из расчетов. Если переход происходит краниальнее, чем у модельных животных, то исключались избыточные предпереходные эталонные суставы. Другими словами, из расчета исключались все "избыточные" пред- и постпереходные Tf суставы (для формул, адаптированных к типам фасеток) или "лишние" грудные суставы (для формул, адаптированных к отделам позвоночника). Стоит отметить, что эталонные данные осевого скручивания для сустава T10-T11 у овец (Wilke et al., 1997а, б) представляют собой смесь особей с Tf и RfL типом фасеток. Поэтому мы исключили этот сустав овец из процедуры калибровки формул.

2.3.5 Подбор коэффициентов

В результате использования инструмента "Поиск решений" оптимальные (обеспечивающие минимальное SD) значения коэффициентов K_S и K_R часто оказываются неестественно большими ($\gg 1$). Геометрически $K_R \gg 1$ означает, что ось вращения расположена далеко за пределами межпозвонкового диска (Рис. 8 е), что противоречит имеющимся экспериментальным данным о поведении мгновенных осей в межпозвонковых суставах (Qiu et al., 2003, 2006; Schmidt et al., 2008). $K_S > 1$ означает полную потерю взаимного налегания суставных поверхностей пре- и постзигапофизов, что является для млекопитающих невозможным (случай $K_S = 1$ показан на Рис. 8 в). Оба эти варианта мы рассматриваем как невозможные.

Поэтому были введены ограничения для возможных значений коэффициентов K_S и K_R . Было установлено, что значения коэффициентов K_S и K_R монотонно взаимосвязаны: чем выше значение K_S , тем выше соответствующее ему оптимальное значение K_R , при этом всегда $K_R > K_S$. Если "Поиск решений" показывал, что минимальное SD достигается при $K_R \leq 1$ (примеры показаны на Рис. 8 г, д), то $K_S < 1$ (пример показан на Рис. 8 а, б), и значения обоих коэффициентов фиксировались как окончательное решение. Однако, если оптимальное значение $K_R > 1$, то значение этого коэффициента устанавливалось равным 1 (Рис. 8 г), а оптимальное значение коэффициента K_S независимо подбиралось с помощью "Поиска решений".

2.3.6 Подбор формул для различных групп животных

Очевидным образом, наибольшую точность расчета амплитуд aROM обеспечивают формулы, адаптированные (наилучшее сочетание числитель/знаменатель) и откалиброванные (коэффициенты K_S и K_R) для конкретных видов. Однако, эффективность большинства из этих вариантов оказывается весьма низкой при переходе от одного модельного животного к другому – комбинации, дающие низкую SD у одних объектов, дают высокую SD у других. Это связано, в том числе, с существенными отличиями в оптимальных значениях пары коэффициентов K_R и K_S между разными видами модельных животных. Как следствие, подобные формулы имеют очень низкий потенциал для расчета подвижности у других видов животных, для которых мы не имеем модельных данных. По этой причине при подборе итоговых расчетных формул отдавалось предпочтение более универсальным сочетаниям, которые способны показывать высокое приближение на различных модельных видах при использовании общих для всех коэффициентов. В поисках более общих формул для aROM мы протестировали различные подвыборки по человеку и парнокопытным. Коровы использовались для оптимизации формул только для грудного/поясничного отделов и Tf/RfL суставов из-за отсутствия *in vitro* данных для шейного отдела позвоночника (Таблица 1).

Для предотвращения ошибки, связанной с использованием для поиска итоговых коэффициентов таких данных, которые могут заключать в себе систематическое отклонение от модельных (детерминированное, предположительно, узкой биологической специализацией), наименьшая SD независимо оценивалась в различных наборах животных. Изученные овцы и свиньи были разбиты на несколько подвыборок, поскольку изученные скелеты отличались от животных в эталонных исследованиях по полу или породе. Три из исследованных скелетов овец принадлежали самцам породы меринос, два – самкам неизвестной породы. Модельные данные получены на скелетно-связочных препаратах самок породы меринос (Wilke et al., 1997a). Поэтому скелеты овец были проанализированы в трех подвыборках: все овцы, только самцы овец породы меринос, только самки овец неизвестной породы.

Два из четырех исследованных скелетов свиней принадлежали домашним свиньям, два других – диким кабанам. Все свиньи в модельном исследовании были домашними (Wilke et al., 2011). Таким образом, свиньи были проанализированы в двух отдельных подвыборках: все свиньи и только домашние свиньи.

Наиболее удачным решением, в теории, является одна и та же пара числитель/знаменатель с одинаковыми значениями K_S и K_R , которая давала бы минимальный SD между рассчитанными и модельными данными в каждом наборе

животных. В действительности это условие никогда не выполняется. Поэтому для достижения достаточно высокой универсальности в качестве наилучших решений выбирались формулы, которые дают более или менее одинаково малое SD для каждого набора модельных животных с одной и той же парой числитель/знаменатель. Оптимальные коэффициенты, выбранные для этих универсальных пар числитель/знаменатель, немного отличались в разных наборах животных. Окончательный выбор значений K_S и K_R был сделан в пользу подвыборок, исключаящих самцов овец мериносов и диких кабанов, поскольку они наиболее сильно отличаются от модельных животных.

2.3.7 “Проблемные суставы”

Итоговая сумма квадратов разницы, из которой впоследствии рассчитывается SD между модельными и рассчитанными амплитудами, часто складывается на большую свою часть из нескольких больших отклонений, которые получены всего в нескольких суставах, которые можно рассматривать как выбросы. Чтобы получить значения коэффициентов K_S и K_R , которые будут оптимальными для большинства суставов, мы исключали из рассмотрения такие суставы-выбросы. Критерием исключения сустава является отклонение рассчитанного aROM от эталонного более чем на $\pm 2SD$, но не менее чем на $\pm 5^\circ$.

Большое количество исключений является негативной характеристикой расчетной формулы и свидетельствует против ее надежности и универсальности. Поэтому мы ограничили число суставов, которые допустимо исключить при подборе формул: не более трех на весь позвоночник и не более двух на каждый регион позвоночника или тип фасеток. Если количество исключаемых суставов превышало оговоренные ограничения, из рассмотрения исключались только наиболее сильно отклонившиеся от модельных значений. Данные по исключенным суставам приведены в Приложении 1 (Таблица 1-6).

2.4 Результаты верификации тригонометрических формул

2.4.1 Оптимальный шаблон формулы

В ходе проверки было показано, что практически во всех сочетаниях числителя и знаменателя шаблон [A] обладает более высокой расчетной точностью, чем шаблоны [B] и [C] (Табл. 4).

В зависимости от типа фасеток зигапофизов и сочетания числителя и знаменателя шаблон [C] может довольно близко приближаться по SD к оптимальному для расчёта шаблону [A]. Однако, данные формулы [C] имеют два существенных недостатка: во-первых, они практически никогда не демонстрируют более высокой расчетной точности; во-вторых, не обладают устойчивостью шаблона [A] и могут демонстрировать SD превышающую таковую из аналогичной формулы из шаблона [A] в несколько раз.

Таблица 4. Сравнение точности трех шаблонов формулы ([A], [B], [C]) на примере четырех различных сочетаний числителя и знаменателя для расчета LB и AR, и двух сочетаний числителя и знаменателя для расчета SB. SD – стандартное отклонение (°) между рассчитанными и модельными значениями aROM (в ячейках указан диапазон для различных подвыборок животных); Diff – разница в процентах от лучшего шаблона (X) в строке таблицы.

Сост-ая движения	Тип фасеток	Числитель/знаменатель	Шаблон формулы					
			[A]		[B]		[C]	
			SD (°)	Diff	SD (°)	Diff	SD (°)	Diff
SB	Rf	L / Rvert	3,44-3,9	X	5,46-5,77	+59%	3,71-4,18	+8%
		L / Q	3,54-4,09	X	5,37-5,77	+52%	3,61-4,15	+2%
	Tf	L / Rvert	1,52-1,82	X	3,65-4,18	+140%	1,97-2,37	+30%
		L / Q	1,48-1,82	X	3,61-4,16	+144%	1,9-2,32	+28%
	RfL	L / Rvert	1,58-1,95	X	4,42-4,5	+180%	2,02-2,57	+28%
		L / Q	1,61-2,05	X	4,4-4,5	+173%	2,14-2,55	+33%
LB	Rf	L / D/2	3,87-4,83	+3%	7,81	+108%	3,75-4,89	X
		L / Rlat	3,56-4,23	X	7,81	+119%	3,79-4,55	+6%
		W / D/2	4,56-5,13	X	12,37	+171%	4,56-5,31	X
		W / Rlat	3,97-4,63	X	11,49	+189%	4,05-4,84	+2%
	Tf	L / D/2	2,95-3,29	X	7,75	+163%	3,3-3,62	+12%
		L / Rlat	2,81-2,98	X	6,56	+133%	3,52-3,71	+25%
		W / D/2	3,19-3,24	X	7,07	+122%	3,24-3,27	+2%
		W / Rlat	2,24-2,43	X	6,63	+196%	2,72-2,93	+21%
	RfL	L / D/2	1,76-2,21	X	7,07	+302%	2,12-2,97	+20%
		L / Rlat	2,35-2,76	X	6,24	+166%	2,66-3,78	+13%
		W / D/2	2,95-3,07	+2%	7,07	+145%	2,88-3,16	X
		W / Rlat	1,67-1,9	X	4,21	+152%	2,14-2,74	+28%
AR	Rf	W / Rvert	1,95–2,49	X	4,02	+106%	2,47-2,93	+27%
		W / D/2	2-2,65	X	4,09-4,11	+105%	2,37-2,77	+19%
		L / Rvert	2,95-3,13	X	3,41-5,49	+16%	4,47-4,8	+52%
		D / D/2	3,16-3,32	X	4,14-4,4	+31%	3,99-4,05	+26%
	Tf	W / Q	2,93-3,26	X	6,86	+134%	2,95-3,42	+1%
		W / D/2	2,24-2,77	X	6,48	+189%	2,98-3,49	+33%
		D / Q	3,33-3,73	X	8,17	+145%	3,56-3,92	+7%
		D / D/2	2,66-3,27	X	6,56	+147%	4,45-4,67	+67%
	RfL	W / Q	1,26-1,73	X	1,76-2,21	+40%	1,9-2,1	+51%
		W / D/2	1,82-2,02	X	1,84-2,28	+1%	3,19-3,63	+75%
		D / Q	1,05-1,55	X	1,34-1,67	+28%	1,73-2,26	+65%
		D / D/2	1,41-1,84	+16%	1,22-1,55	X	4,43-5,06	+263%

Проверка множителя для знаменателя вида $2 \cdot K_R \cdot Y + b$ (вместо $2 \cdot K_R \cdot Y$), где b было третьей величиной, значение которой подбиралось процедурой “Поиск решений” показало, что значение переменной b для всех проверенных формул принимает значение 0. Таким образом этот знаменатель приобретает исходный вид $2 \cdot K_R \cdot Y$.

2.4.2 Типы фасеток зигапофизов предпочтительны перед отделами позвоночника при оптимизации формулы

В Таблице 5 сведены результаты сравнений формул, оптимизированных для расчета амплитуд aROM в туловищной части позвоночного столба. Сравнения показывают, 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 отделов позвоночного столба, а наименее точными – формулы,

Таблица 5. Сравнение точности расчета aROM для туловищной части позвоночника у исследованных парнокопытных с использованием трех наборов формул: первый набор откалиброван для различных типов фасеток зигапофизов (Tf и RfL), второй – для различных отделов позвоночника (грудной и поясничной), третий – откалиброван для всей туловищной части позвоночника. Сами формулы даны в Таблице 6. SD – стандартное отклонение (измеренное в градусах, как и сам aROM) между эталонными и рассчитанными значениями aROM во всех межпозвоночных суставах грудного и поясничного отделов. Выделенные полужирным строки "Средняя" представляют собой среднее SD, рассчитанное как $(SD\ Ovis + SD\ Sus + SD\ Bos)/3$, минимальное значение которого было критерием для оптимизации формулы. В каждой строке ячейка с лучшим значением оставлена белой, с промежуточным значением выделена бледно-серым, а с худшим значением выделена темно-серым.

Тип движения		SD (°)		
		Различные формулы для Tf и RfL суставов	Различные формулы для грудного и поясничного отделов	Общая формула для туловищной части позвоночника
SB	<i>Ovis</i>	1,86	1,73	2,0
	<i>Sus</i>	1,9	2,37	2,53
	<i>Bos</i>	1,29	1,15	1,27
	Средняя	1,68	1,75	1,93
LB	<i>Ovis</i>	3,6	3,43	3,98
	<i>Sus</i>	1,82	2,65	2,08
	<i>Bos</i>	1,36	1,51	1,74
	Средняя	2,26	2,53	2,6
AR	<i>Ovis</i>	2,37	2,94	4,54
	<i>Sus</i>	2,06	2,16	2,97
	<i>Bos</i>	1,73	2,61	3,81
	Средняя	2,05	2,57	3,77

откалиброванные для всей туловищной части позвоночника. Это верно для всех трех составляющих межпозвоночной подвижности, но в различной степени. В Таблице 5 показано, что в случае SB, выигрыш в точности расчета с помощью формул, оптимизированных для различных типов фасеток характерен только для свиней, однако он достаточно велик, чтобы компенсировать некоторые потери в точности для коров и овец. Это обстоятельство объясняется тем, что для свиней характерно наибольшее расхождение между границами грудного отдела и отдела Tf суставов. Так, обычно для свиней характерно четыре RfL сустава в грудном отделе против одного у овец и коров. В случае LB, формулы, оптимизированные для типа фасеток, являются более точными не только для свиньи, но и для коровы. А в случае AR, они более точны для каждого из трех видов модельных парнокопытных, и имеют наибольший выигрыш в точности расчета по сравнению с SB и LB. Так, расчет AR aROM в туловищной части позвоночника парнокопытных с помощью оптимальных формул для фасеток зигапофизов дает почти в 2 раза меньший SD от эталонных данных, чем универсальная формула для туловищного отдела. Преимущество формул, откалиброванных для конкретных типов фасеток зигапофизов над формулами,

откалиброванными для отделов позвоночника, указывает на то, что тип фасеток является более важным предиктором, определяющим биомеханику позвоночника, чем наличие или отсутствие свободных ребер.

Оптимальные формулы, оптимизированные для различных типов фасеток зигапофизов (Tf и RfL), отделов позвоночника (грудной и поясничной) и общие формулы для туловищной части позвоночника, которые были протестированы для расчетов aROM у парнокопытных, представлены в Таблице 6.

2.4.3 Итоговые формулы

Лучшие формулы, подобранные в процессе калибровки модели представлены в Таблице 7. Значения SD между всеми рассчитанными и средними эталонными данными указаны в Таблице 8. Коэффициент корреляции Пирсона (r) и t -тест Стьюдента (p) для парных выборок между средними рассчитанными и средними эталонными амплитудами aROM указан в таблице 9. Визуализация рассчитанных и модельных значений aROM показана на Рис. 13, 14.

Для расчета SB пара числитель/знаменатель L/R_{vert} , предложенная Кузнецовым и Терещенко (2010), оказалась наилучшей из проверенных. Однако, калибровка формул показала, что для всех трех типов фасеток зигапофизов, а также для людей и парнокопытных лучше использовать различные значения коэффициентов K_S и K_R . Примечательно, что для Tf и RfL суставов значения коэффициента K_S у человека значительно выше, чем у парнокопытных. Это обозначает, что у парнокопытных сохраняется относительно большее перекрытие между фасетками пре- и постзигапофизов двух последовательных позвонков во время максимальной флексии и экстензии в суставе, что, очевидно, более важно для их четвероногого галопа, чем для двуногой локомоции у человека.

Для расчета LB пара числитель/знаменатель $L/(D_{\text{max}}/2)$, предложенная Кузнецовым и Терещенко (2010), оказалась не лучшим решением. Для шейных (Rf) позвонков лучшим сочетанием числителя и знаменателя является пара L/R_{lat} , для грудных Tf суставов – W/R_{lat} (т.е. движение ограничивается шириной фасеток, а не их длиной), а для RfL суставов – $D_{\text{max}}/R_{\text{lat}}$. Последнюю пару сложнее всего выразить геометрически, как, например, на Рис. 8. В отличие от SB, для наиболее точного расчета LB aROM у овец должна быть использована другая пара коэффициентов K_S и K_R в Rf и Tf суставах. Значения aROM для свиней и коров успешно рассчитываются по общим с человеком значениям коэффициентов. Для овец же требуются более высокие значения K_S ; 0,42 против 0,29 в случае Rf суставов и 0,33 против 0,21 в случае Tf суставов. Только в RfL суставах общая формула LB aROM для овец вместе со всеми остальными модельными объектами работает хорошо.

Таблица 6. Оптимальные формулы для расчета aROM в туловищной части позвоночника, грудном и поясничном отделах спины и суставах с различным типом фасеток зигапофизов.

Тип движен	Тип фасеток	Регион	Формула
Универс формула для туловища	SB	Тулов	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,14 - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	LB	Тулов	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,08 - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	AR	Тулов	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,16 - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
Различные формулы для грудного и поясничного отделов	SB	T	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,13 - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
		L	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,17 - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	LB	T	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,23 - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
		L	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,07 - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	AR	T	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,21 - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
		L	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,00 - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
Различные формулы для Tf и RfL суставов	SB	Tf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,12 - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
		RfL	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})) + (2 \cdot 0,18 - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	LB	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,24 - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
		RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,07 - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	AR	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,23 - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
		RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})) + (2 \cdot 0,00 - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot 1 \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$

Для расчета амплитуд AR aROM во всех типах суставов у всех модельных объектов можно использовать формулы с одинаковыми значениями коэффициентов K_S и K_R . Для шейных Rf суставов лучшей парой числитель/знаменатель является W/R_{vert} , для грудных Tf суставов – W/R_{lat} , а для RfL суставов – D_{max}/R_{lat} . Выглядит вполне логичным, что в Tf суставах значения коэффициента K_S выше, чем в Rf суставах, а в RfL суставах значение этого коэффициента и вовсе падает до нуля (т.е. края фасеток не смещаются друг относительно друга за пределы ”замков”).

Для большинства типов фасеток и групп модельных объектов (Таблица 7) значение коэффициента K_R удерживается на максимально допустимом значении (1) и никогда не падает ниже 0,69 (SB в Rf суставах у парнокопытных).

Итоговые формулы для расчета SB aROM в суставах Tf со стоппером (для краниальной части грудного отдела гиппопотама) и RfL суставов (для пояснично-крестцового сустава у всех парнокопытных) представлены в Таблице 10. Расчет по этим формулам (Рис. 11 б, в) может давать большие или меньшие значения SB aROM, чем расчет по стандартным формулам (Рис. 11 а). Это будет означать, что ямка с ограничителем экстензии позволяет, соответственно, уменьшить или увеличить перекрытие фасеток и,

следовательно, увеличить или уменьшить давление фасеток друг на друга в положение максимальной дорсальной экстензии по сравнению со стандартными межпозвонковыми суставами без ограничителей.

Таблица 7. 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>	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,17} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,2} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	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		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,12} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	RfL		$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,18} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
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>	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,29} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	<i>Ovis</i>	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,33} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
		<i>Homo, Sus, Bos</i>	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,21} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
RfL	Все виды	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,08} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$	
AR	Rf	Все виды	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,16} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	Все виды	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,23} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	Все виды	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$

Зафасеточный стопор не влияет на расчет амплитуд LB и AR aROM, так как числитель в формулах, представленных в Таблице 7 для LB и AR aROM для RfL фасеток — это ширина (D_{max}) между латеральными краями фасеток в поперечной плоскости (см. Рис. 9 и 10) и поэтому не зависит от морфологии зафасеточных ямок. Это утверждение было проверено при сравнении рассчитанных амплитуд с амплитудами, замеренными *in vitro* в пояснично-крестцовом суставе человека (Yamamoto et al., 1989).

2.4.4 Сравнение формул для расчета SB, LB и AR aROM

Верификация модели показала, что подбор пары числитель/знаменатель и калибровочных коэффициентов для расчета aROM для различных типов фасеток зигапофизов позволяет достичь более высокой точности расчета, чем использование универсальной формулы для всего позвоночника или формул для различных отделов спины (Табл. 5). Параметры R_{vert} и R_{lat} оказались оптимальными знаменателями для любого типа фасеток зигапофизов при расчете амплитуд SB и LB aROM соответственно. Стоит отметить, что R_{vert} и R_{lat} были выборами на роль знаменателя по умолчанию, и тот факт, что они

оказались лучше альтернативных параметров, подтверждает общую обоснованность механистической модели, изображенной на Рис. 7 и 11.

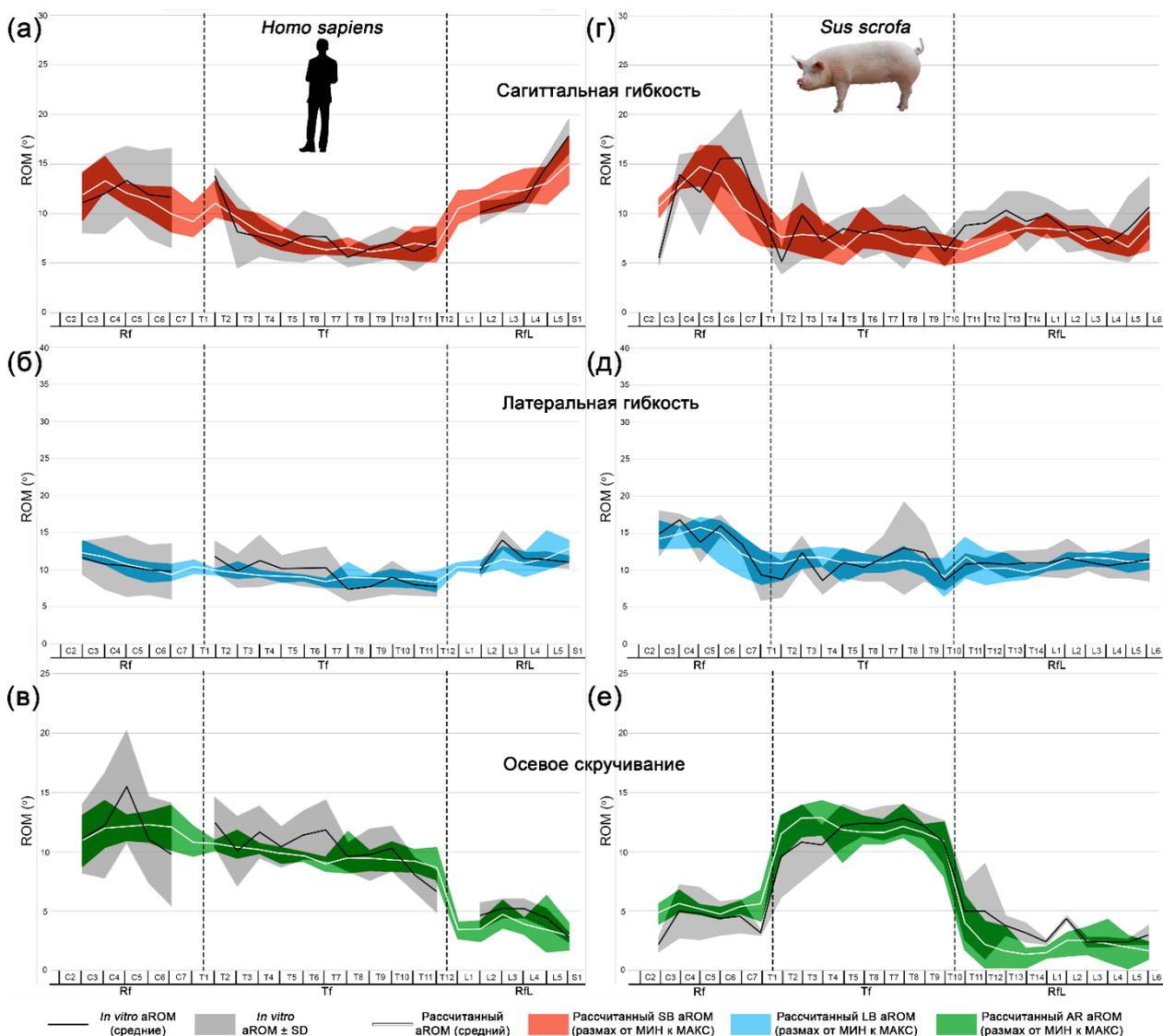


Рис. 13. Рассчитанные по тригонометрическим формулам и измеренные *in vitro* значения aROM в межпозвоночных суставах предкрестцового отдела позвоночника человека (а-в) и свиньи (г-е). Верхний ряд (а, г) SB aROM; средний ряд (б, д) LB aROM, нижний ряд (в, е) AR aROM. Ось абсцисс на каждом графике градуирована 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 (Табл. 1); 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 цветной зоной (диапазон от максимума до минимума) вокруг нее. Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

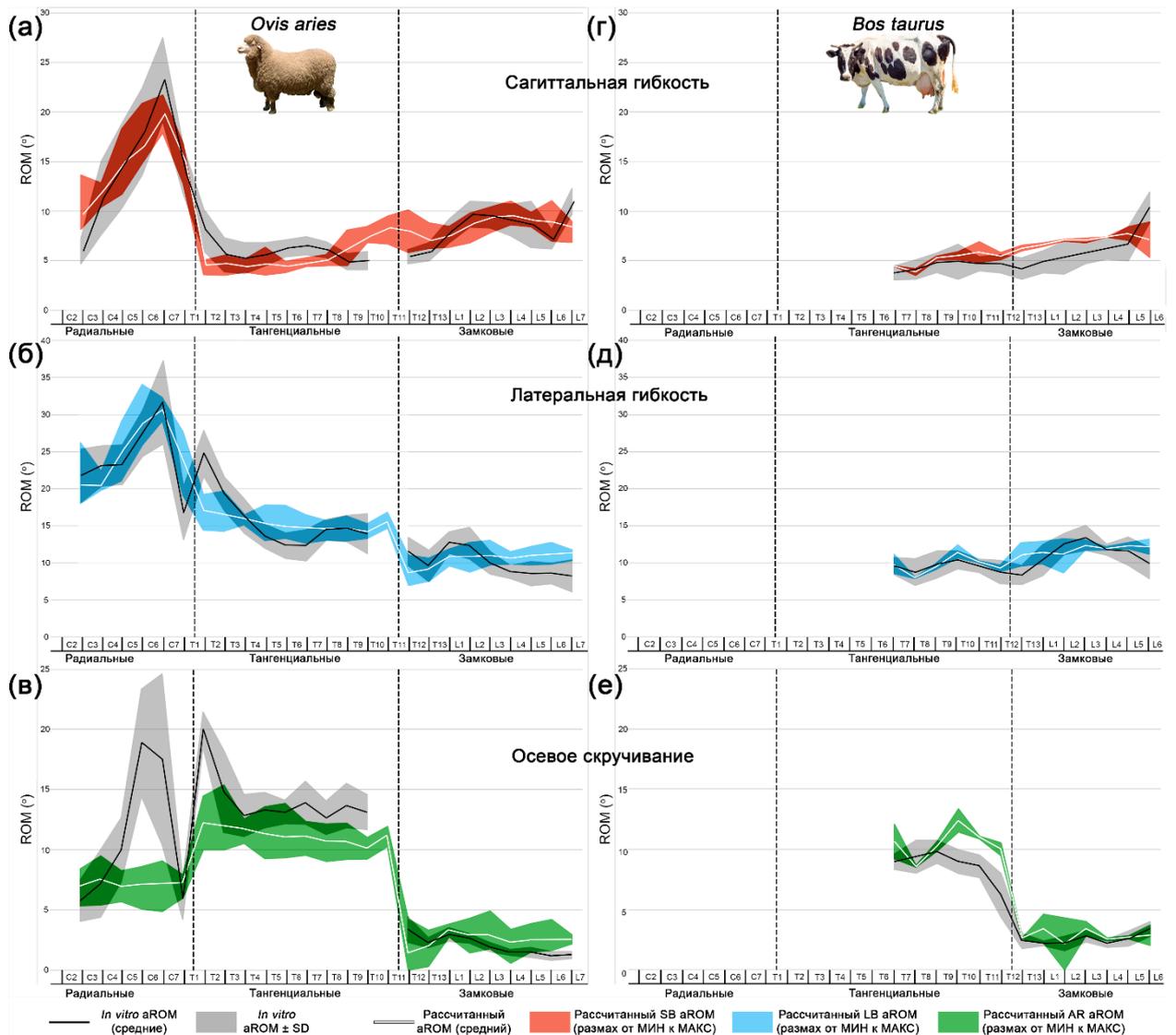


Рис. 14. Рассчитанные по тригонометрическим формулам и измеренный *in vitro* значения aROM в межпозвоночных суставах предкрестцового отдела позвоночника овец (а-в) и коров (г-е). Обозначения такие же, как на Рис. 13. Пробелы на графиках *in vitro* aROM соответствуют межпозвоночным суставам, для которых нет эталонных данных (корова) или они недостоверны из-за смешения типов фасеток зигапофизов в суставах (овца). Из Belyaev et al., 2021a с изменениями.

Точный расчет амплитуд SB aROM требует различных значений коэффициентов K_s и K_R для людей и парнокопытных, а также для каждого из трех типов фасеток зигапофизов. Однако оптимальная пара числитель/знаменатель для расчета SB всегда одинакова – это L/R_{vert} , независимо от вида и типа фасеток зигапофизов. В случае SB наблюдается наименьший выигрыш в точности расчета амплитуд aROM благодаря использованию формул, откалиброванных для типа фасеток (Табл. 5). Значительный прирост в точности расчета характерен только для свиней. Очевидно, это связано с существенно большим количеством RfL суставов в грудном отделе позвоночника у этих животных.

Напротив, в случае расчета амплитуд AR aROM лучшие пары числитель/знаменатель различны для разных типов фасеток, но для каждого типа фасеток можно использовать общую формулу (одинаковые числитель/знаменатель, одинаковые значения коэффициентов K_S и K_R) для человека и парнокопытных. Именно в случае AR наблюдается наибольший выигрыш в точности расчета амплитуд aROM при использовании формул, откалиброванных для типа фасеток зигапофизов (Таблица 5).

Таблица 8. Значения стандартных отклонений (измеренные в градусах) для всей выборки значений aROM, рассчитанных по формулам из Таблицы 7, от средних эталонных значений aROM полученных *in vitro*

Тип движен	Тип фасеток	SD (°)			
		<i>Homo</i>	<i>Sus</i>	<i>Bos</i>	<i>Ovis</i>
SB	Rf	1,76	3,18	N/A	2,51
		2,87			
	Tf	1,47	1,98	0,88	1,92
		1,67			
	RfL	2,14	1,81	1,58	1,83
		1,74			
Все суставы	1,71	2,26	1,29	2,06	
				1,92	
LB	Rf	1,41	2,39	N/A	2,37
		1,89			
	Tf	1,44	2,03	0,98	2,44
		1,54			
	RfL	1,89	1,48	1,53	2,3
		1,83			
Все суставы	1,49	1,96	1,46	2,27	
	1,66				
AR	Rf	2,24	3,13	N/A	2,14
		2,54			
	Tf	1,61	1,85	2,54	2,72
		2,23			
	RfL	1,35	1,95	1,04	1,45
		1,48			
Все суставы	1,73	2,28	1,92	2,14	
	2,03				

Для расчета LB aROM наблюдается промежуточная ситуация. Лучший знаменатель (R_{lat}) одинаков для всех типов фасеток, но числитель зависит от типа суставов зигапофизов. Общая формула у человека и всех модельных парнокопытных эффективна для расчета aROM в RfL суставах. Однако для находящихся краниальнее суставов (Rf и Tf) общие формулы подходят только для эклектической группы человек+свинья+корова, в то время как для овец требуется другая пара коэффициентов K_S и K_R , с более высокими значениями коэффициента K_S .

Таблица 9. Значения коэффициента корреляции Пирсона (r) и уровень значимости (p) t -теста Стьюдента для парных выборок между средними амплитудами рассчитанного aROM и средними амплитудами эталонных *in vitro* aROM в межпозвоночных суставах. Расхождения носят локальный характер, поэтому чем больше размер выборки (например, все виды, все суставы, все составляющие движения), тем выше положительная корреляция r и тем реже встречаются статистически значимые различия подсчитанных и модельных амплитуд ($p < 0,05$). Наиболее репрезентативные ячейки выделены жирным, ключевые ячейки выделены черным.

Тип движен	Тип фасеток	Коэффициент корреляции Пирсона (r)					t -тест Стьюдента для парных выборок (p)				
		<i>Homo</i>	<i>Ovis</i>	<i>Sus</i>	<i>Bos</i>	Все виды	<i>Homo</i>	<i>Ovis</i>	<i>Sus</i>	<i>Bos</i>	Все виды
SB	Rf	0,257	0,993	0,391	N/A	0,806	0,655	0,882	0,923	N/A	0,901
	Tf	0,827	-0,515	0,075	0,824	0,699	0,729	0,223	0,400	0,027	0,288
	RfL	0,968	0,545	0,446	0,480	0,773	0,869	0,665	0,004	0,279	0,680
	Все суставы	0,902	0,915	0,683	0,623	0,872	0,744	0,675	0,096	0,079	0,380
LB	Rf	0,964	0,730	0,785	N/A	0,945	0,256	0,681	0,778	N/A	0,658
	Tf	0,668	0,882	0,347	0,883	0,843	0,169	0,728	0,720	0,046	0,987
	RfL	0,172	-0,292	0,153	0,344	0,154	0,824	0,567	0,740	0,365	0,466
	Все суставы	0,688	0,900	0,786	0,648	0,909	0,261	0,674	0,970	0,852	0,517
AR	Rf	0,200	-0,223	0,265	N/A	0,567	0,969	0,189	0,037	N/A	0,395
	Tf	0,626	0,646	-0,093	0,021	0,468	0,209	0,002	0,438	0,053	0,174
	RfL	0,824	-0,159	0,528	0,277	0,431	0,039	0,249	0,003	0,223	0,107
	Все суставы	0,901	0,859	0,943	0,944	0,856	0,129	0,018	0,825	0,029	0,053
Все сост-ие	Rf	0,443	0,840	0,901	N/A	0,871	0,997	0,367	0,599	N/A	0,578
	Tf	0,808	0,869	0,761	0,876	0,846	0,724	0,005	0,858	0,178	0,140
	RfL	0,953	0,907	0,963	0,935	0,927	0,486	0,244	0,000	0,076	0,587
	Все суставы	0,879	0,897	0,902	0,919	0,900	0,530	0,078	0,201	0,025	0,137

Таблица 10. Формулы для расчетов aROM, использованные в данном исследовании. Использованные оптимизированные значения коэффициентов указаны в правых колонках

Тип движен	Тип фасеток	Случай	Формула
SB	Tf	$L_{post} < L_{pre}$	$\varphi = [\arcsin(L_{pre}/2R_{vert}) - \mathbf{0,88}\arcsin(L_{post}/2R_{vert}) + \arcsin(L_{fossa}/2R_{vert})] \cdot 360/\pi$
		$L_{post} \geq L_{pre}$	$\varphi = [\mathbf{0,12}\arcsin(L_{pre}/2R_{vert}) + \arcsin(L_{fossa}/2R_{vert})] \cdot 360/\pi$
	RfL	$L_{post} < L_{pre}$	$\varphi = [\arcsin(L_{pre}/2R_{vert}) - \mathbf{0,82}\arcsin(L_{post}/2R_{vert}) + \arcsin(L_{fossa}/2R_{vert})] \cdot 360/\pi$
		$L_{post} \geq L_{pre}$	$\varphi = [\mathbf{0,18}\arcsin(L_{pre}/2R_{vert}) + \arcsin(L_{fossa}/2R_{vert})] \cdot 360/\pi$

2.5 Использование модели

2.5.1 Регионализация позвоночного столба

Выше было показано, что использование формул, откалиброванных для различных типов фасеток зигапофизов имеет преимущество над формулами, откалиброванными для отделов позвоночника, причем для всех трех составляющих межпозвоноковой подвижности (SB, LB, AR) (Табл. 5). Это указывает на существование взаимосвязи между морфологией суставов зигапофизов и амплитудой aROM, и в целом на большую важность для биомеханики спины типа суставов зигапофизов, чем наличия/отсутствия свободных ребер

(на чем традиционно основано разграничение отделов позвоночника у млекопитающих). У парнокопытных, свободные ребра могут быть приурочены как к суставам с тангенциальным типом фасеток, так и к суставам с “замковым” типом фасеток. Несмотря на то, что оба типа фасеток совместимы с ребрами, для Tf и RfL суставов лучше использовать два разных набора формул. С другой стороны, для парнокопытных характерно наличие RfL суставов как в грудном отделе, так и в поясничном отделе. Тем не менее, для обоих случаев подходят одни и те же формулы. Следует отметить, что во всех *in vitro* исследованиях подвижности, использованных в качестве эталонного набора данных, измерения aROM проводились на так называемых FSU, которые представляют собой пары или тройки позвонков, очищенных от мускулатуры, но с полным сохранением костной структуры и связочного аппарата. В исследовании по свиньям (Wilke et al., 2011) авторы указывают, что головки ребер не были удалены перед экспериментами и оставались *in situ*. Исследование, проведенное на скелетно-связочных препаратах лошадей до и после удаления ребер и грудины (Townsend et al., 1983), показало, что удаление ребер оказывает некоторое влияние на амплитуду AR aROM только в краниальной половине грудного отдела (амплитуды AR увеличиваются до +3 градусов на сустав). Таким образом тип сустава зигапофизов превосходит наличие и отсутствие ребер в качестве детерминанты биомеханики позвоночного столба.

Наибольший выигрыш в точности расчета по формулам, откалиброванным для различных типов фасеток зигапофизов, дает расчет AR aROM (см. Табл. 5). Это может указывать на то, что именно специализация осевого скручивания больше всего повлияла на дифференциацию типов фасеток зигапофизов в эволюции млекопитающих. Ярко выраженное понижение амплитуд AR при переходе от Tf к RfL суставам давно теоретически предсказано ориентацией фасеток относительно центра позвонка (Rockwell et al., 1938; Gregersen & Lucas, 1967) и экспериментально подтверждено в *in vitro* исследованиях биомеханики позвоночника у различных млекопитающих (Townsend et al., 1983, Yamamoto et al., 1989, White & Panjabi, 1990, Panjabi et al., 1994, Wilke et al., 1997a, c, 2011, 2017, Haussler et al., 2001, Busscher et al., 2010; Jones et al., 2020). В итоговых формулах, разработанных для расчета AR (Таблица 7), разница между Tf и RfL суставами выражается в использовании разных морфометрических величин и калибровочных коэффициентах. Во-первых, для Tf суставов числитель представлен шириной фасетки в трансверсальной плоскости (W), а для RfL суставов – максимальной шириной (D_{max}), измеренной между боковыми краями левой и правой фасеток (Рис. 9, 10). Таким образом, в процессе осевого скручивания фасетки замкового типа (RfL) фактически действуют как одна единственная фасетка, закрытая бортиками и замками слева и справа. Во-вторых, для Tf суставов значение коэффициента $K_s=0,23$, а для RfL суставов $K_s=0$ (как на Рис. 8 а), то есть в первом случае

границы фасеток при максимальном повороте вправо или влево выдвигаются друг относительно друга почти на четверть длины дуги меньшей из них, а во втором случае они вообще не выдвигаются за края. Такое ограничение не было обнаружено ни для какой другой комбинации типа движения и типа фасеток (во всех остальных случаях $K_s > 0$; Табл. 6). Подобная ситуация была ожидаема, поскольку жесткие костные “замки” парнокопытных строго задают крайние положения для подвижности в суставе.

В отличие от осевого скручивания, расчет амплитуд SB aROM дает наименьший выигрыш в точности с использованием формул, откалиброванных для различных типов фасеток зигапофизов (см. Табл. 5). Помимо этого, SB уникальна тем, что оптимальная пара числитель/знаменатель остается неизменной независимо от типа фасеток (это всегда сочетание L/R_{vert} ; см. Табл. 6). Эти две особенности могут указывать на то, что специфическая для млекопитающих дифференциация типов фасеток в предкрестцовом отделе позвоночника не была связана в эволюции с приобретением способности к сагиттальной гибкости в спине. SB в туловищной части позвоночника у млекопитающих в основном используется для специфического для этих животных аллюра – галопа. Исследование SB uROM во время галопа у ряда мелких млекопитающих показало, что высокоамплитудные движения в межпозвонковых суставах каудальной части позвоночника не связаны напрямую с переходом к RfL суставам (Schilling & Hackert, 2006). Так, у рыжеватой пищухи (*Ochotona rufescens*), обыкновенной тупайи (*Tupaia glis*) и опоссума (*Monodelphis domestica*) самый краниальный сустав с высокой амплитудой SB uROM во время галопа находится в середине RfL части грудного отдела позвоночника. У гребнехвостой сумчатой крысы (*Dasyuroides byrnei*) и обыкновенного куи (*Galea musteloides*) он находится в краниальной части поясничной области. По-видимому, у всех этих животных располагаемый SB aROM краниальных RfL суставов (грудного или грудного и поясничного отделов) неполностью используется во время галопа.

2.5.2 Ограничения модели

Как было сказано выше, межпозвонковые суставы многоосны. SB, LB и AR aROM являются составляющими межпозвонковой подвижности. Однако, движение в межпозвонковых суставах в реальной жизни не сводится к трем “чистым” составляющим подвижности. В ходе жизни животные используют сложные движения, состоящие из совокупности сагиттальной, латеральной и осевой составляющих подвижности. Поэтому, плоские амплитуды SB, LB и AR aROM могут не отражать полную способность животного к движению и способность к движению в одной плоскости может увеличиваться при движении в других плоскостях. Это предположение нашло свое экспериментальное подтверждение при исследовании шеи у индейки (Kambic et al., 2018). Более того,

амплитуда сложных движений может значительно отличаться от простых. Так, уникальная способность сов совершать поворот (вращение) головы на 360° лишь на 160° обеспечивается осевым скручиванием ($\sim 90^\circ$ из них приходится на суставы между головой и эпистрофеем), а остальные 200° состоят из совместного использования дорсального и латерального сгибания (Грицышина и др., 2016). Однако, данные *in vitro* исследований, которые мы используем для калибровки модели, предоставляют информацию только о трех ортогональных составляющих движения. Таким образом, наибольшие амплитуды aROM в суставах могут быть несколько выше, чем рассчитанные по предложенным формулам.

Оценка амплитуд сложных движений в последние годы была осуществлена в нескольких так называемых *in silico* исследованиях, в которых проводились контролируемые (по заранее описанной процедуре) манипуляции с 3D-моделями позвонков в редакторе Maya. Такие исследования были проведены для шеи совы (Klings et al., 2017) и сустава, соединяющего шею и туловище (C7-T1) у широкого круга парнокопытных (Müller et al., 2021). Проблемой обоих исследований выступают совершенно не реалистичные итоговые данные по подвижности. Так при сравнении *in silico* 3D манипуляций у птиц и млекопитающих с соответствующими данными *in vitro* исследований (Stolworthy et al., 2015; Gunji and Endo, 2016; Грицышина и др., 2016) наблюдается 2-3 кратное завышение амплитуд по сравнению с подвижностью настоящего тела.

При анализе полученных результатов было отмечено несколько случаев систематических расхождений между модельными и расчетными данными. Большинство из этих случаев обнаружено у овец. Для удобства эти случаи будут описаны в кранио-каудальном направлении:

Первое расхождение обнаружено в шейной области овец (Rf суставы), где наблюдается значительный скачок в амплитудах AR в эталонных *in vitro* данных (Рис. 14 в). Для сравнения, у людей и свиней модельные показатели ротации в шейном отделе устойчивые, без резких перепадов. Среднее значение AR aROM в Rf суставах у людей варьируется от $9,8^\circ$ до 15° , а у свиней - от $2,2^\circ$ до 5° (Wen et al., 1993; Wilke et al., 2011). У овец, напротив, в начале и конце шейного отдела значения AR aROM довольно низкие (средняя амплитуда $5,8^\circ$ между C2-C3 и $5,9^\circ$ между C7-T1), но в середине шейного отдела AR aROM резко увеличивается в три раза ($18,9^\circ$ в суставах C5-C6 и $17,5^\circ$ в суставах C6-C7) (Wilke et al., 1997a). Гипотетически, подобный перепад может быть связан с толщиной и механическими свойствами межпозвонковых дисков. К сожалению, этот эффект не проявлен в каких бы то ни было геометрических характеристиках межпозвонковых суставов, на которых основывались разработанные формулы. Поэтому эти скачки подвижности не могут быть

учтены с их помощью, а расчет AR aROM в шейном отделе (Rf) может дать чрезмерно сглаженный профиль у некоторых видов млекопитающих.

Второе расхождение было обнаружено у самцов и самок овец в SB и LB aROM в последнем шейном суставе (C7-T1). Модельные данные (Wilke et al., 1997a) были получены при изучении позвоночных столбов самок овец породы меринос. В процессе валидации формулы было отмечено, что рассчитанный aROM у самок домашних овец в суставе C7-T1 ($n = 2$, SB = 13,25°, LB = 17,7°) заметно ниже, чем у самцов ($n = 3$, SB = 16,27°, LB = 23,13°). Небольшое количество исследованных животных не позволяет сделать выводы о статистической значимости этих наблюдений. Однако это позволяет предположить существование различий в подвижности между самцами и самками у турнирных видов парнокопытных, в первую очередь козых, для которых характерны бои со столкновениями головами.

Третье расхождение было обнаружено в двух первых грудных суставах (T1-T2, T2-T3) во всех трех составляющих движения (SB, LB и AR) не только у овец (Рис. 14 а, б, в), но и у людей (Рис. 13 а, б, в) непосредственно после перехода от Rf к Tf типу зигапофизов. Это связано с неожиданно высокими амплитудами *in vitro* aROM в этом локусе у овец и человека по сравнению с остальными Tf суставами (Wilke et al., 1997a, 2017). Соответственно, рассчитанные значения aROM в этих суставах ниже по сравнению с данными *in vitro* исследований. Стоит отметить, что у человека в краниальной трети грудного отдела AR aROM, замеренный *in vitro* (Wilke et al., 2017) неожиданно значительно превышает AR uROM, замеренный *in vivo* (Willems et al., 1996). Вероятной причиной высоких амплитуд *in vitro* aROM в этом локусе является специфика методологии замеров aROM на скелетно-связочном материале. Как отмечалось выше, во всех *in vitro* исследованиях, использованных здесь в качестве эталонного набора данных, измерения aROM проводились на FSU. Авторы указывают, что в исследовании по свиньям (Wilke et al., 2011) они сохраняли ребра *in situ*, однако для остальных животных эта информация недоступна. Исследование, проведенное на лошадях Townsend et al., (1983), показало, что удаление ребер с грудиной оказывает заметное влияние на амплитуды aROM в краниальной части грудного отдела. Так после удаления ребер, амплитуды AR aROM в краниальной половине грудного отдела увеличиваются у лошадей почти вдвое (до 3 градусов на сустав); в то же время, SB и LB aROM также увеличиваются в краниальной трети грудного отдела, но не так сильно (не более чем на 1 градус на сустав). Причиной этих изменений может быть то, что самые короткие и самые жесткие ребра связанные друг с другом с помощью грудины относятся именно к наиболее краниальным суставам грудного отдела. Роль грудной клетки как ограничителя и как управляющего механизма для движений грудного отдела позвоночника

требует специальных исследований; некоторые подходы для этого были предложены для человека (Lee, 1993).

Четвертое расхождение связано с необычной морфологией фасеток зигапофизов в последних 3-4 Tf суставах у овец (Рис. 14 а). Фасетки в этой части позвоночника становятся сильно вытянутыми в каудальном направлении от межпозвонкового диска (Рис. 9 ж, з). В формулах для расчета SB aROM (Табл. 6) в качестве числителя используется длина фасеток зигапофизов (L), которая напрямую взаимосвязана с рассчитанными амплитудами aROM. При пропорциональном увеличении абсолютной длины как более короткой, так и более длинной фасетки зигапофизов, часть более короткой фасетки, выходящая за пределы более длинной в двух крайних позициях, также увеличивается, что приводит к увеличению той составляющей движения, которая была названа углом β (Рис. 7), что в свою очередь приводит к увеличению амплитуды рассчитанного SB aROM. Однако в модельных экспериментах не было обнаружено увеличения подвижности SB в этом локусе позвоночника овцы (Wilke et al., 1997a). Такие необычные Tf суставы в каудальной части грудного отдела отсутствуют у других модельных парнокопытных. Однако, такого рода удлиненные фасетки характерны для большинства козых (Caprinae), а также для жирафов, кабарги, оленьков и некоторых других парнокопытных. Таким образом, весьма вероятно, формулы, использованные для расчета, неизбежно завышают значения SB aROM для этих животных в каудальной части грудного отдела.

Наконец, как было сказано выше, амплитуды aROM и uROM в суставах должны быть примерно равны. Это обозначает, что рассчитанные амплитуды aROM автоматически показывают суммарные амплитуды uROM во всех видах жизненной активности. Стоит отметить, что наибольшая подвижность в различных DoF может достигаться при различных видах активности. Например, наибольший LB может быть использован при груминге, наибольший SB – при галопе и прыжках, а наибольший AR – при маневрировании.

2.5.3 Применение модели для широкого скрининга остеологических коллекций

В разработанной модели расчет амплитуд aROM состоит из двух процедур. Первая – это обработка геометрических характеристик межпозвонковых суставов, в первую очередь касающихся фасеток зигапофизов. Вторая процедура – калибровка расчета с помощью коэффициентов K_S и K_R , из которых коэффициент K_S определяет долю меньшей фасетки, которая способна выезжать за пределы большей в двух крайних положениях. Правильно подобранные из числа геометрических характеристик суставов числитель и знаменатель гарантируют, что общий профиль рассчитанных aROM в последовательности межпозвонковых суставов соответствуют профилю эталонных данных. Коэффициенты K_S и K_R обеспечивают более точное соответствие профилю эталонных данных, они

поднимают/опускают рассчитанный профиль aROM по оси ординат, а также способны заострять и сглаживать колебания профиля. Достаточно точное совпадение профиля рассчитанных и эталонных aROM по всей длине предкрестцового отдела позвоночника подтверждается высокими значениями коэффициента корреляции Пирсона (см. r в левой части Таблицы 9). А уровни значимости ($p > 0,05$ в правой части Табл. 9) t -теста Стьюдента для парных выборок показывают, что различия между средними значениями рассчитанных и эталонных aROM не являются значимыми. Это подтверждает высокую точность разработанной модели для модельных видов млекопитающих. Однако, возникает вопрос о применимости разработанных формул для тех групп млекопитающих, для которых отсутствуют данные *in vitro* исследований.

Автор работы считает, что разработанные формулы очевидным образом достаточно надежны для расчета доступной подвижности в межпозвонковых суставах у современных и ископаемых приматов и копытных (парно- и непарнокопытных). Для приматов все необходимые формулы с готовыми к использованию коэффициентами представлены в Таблице 7. Для расчета aROM у копытных можно использовать формулы со значениями коэффициентов, которые были откалиброваны для трех изученных видов парнокопытных (Таблица 11). 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 7). Человек и парнокопытные настолько сильно отличаются друг от друга, как в отношении биомеханики, так и филогении, что универсальность формул для расчета AR и LB в RfL суставах обещает применимость к широкому кругу различных млекопитающих. Другие формулы в Таблице 6 не настолько универсальны. Они имеют одинаковую структуру (т.е. сочетание числителя и знаменателя) для человека и парнокопытных, но значения калибровочных коэффициентов в них различаются. Поэтому, можно предложить два варианта расчета для SB aROM и LB aROM в Rf и Tf суставах. Первый вариант (для получения точечной оценки) заключается в использовании значений коэффициентов, которые были оптимизированы для всех четырех модельных видов вместе (Таблица 12). Второй вариант (для получения интервальных оценок) – рассчитать амплитуды aROM, используя два набора значений коэффициентов, представленных в Таблице 6 (для человека и парнокопытных для SB; овцы и других для LB-Rf и LB-Tf); это позволит получить диапазон вероятных значений aROM. С появлением новых надежных данных *in vitro* исследований для 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 7. Это позволит адаптировать данный подход к конкретной группе млекопитающих. Однако такие данные никогда не будут доступны для полностью вымерших таксонов млекопитающих, и приближение "человек-парнокопытные" является достаточно хорошим решением для них в настоящий момент.

Таблица 11. Формулы, оптимизированные для расчёта aROM у парнокопытных. Значения коэффициентов (K_S для числителя и K_R для знаменателя) отмечены жирным

Тип движения	Тип фасеток	Формула
SB	Rf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,69} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,14} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,69} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,12} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,18} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
LB	Rf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,41} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,24} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,07} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
AR	Rf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,13} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,23} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$

Таблица 12. Формулы, оптимизированные для расчёта aROM у всех четырех модельных животных (человека и парнокопытных). Значения коэффициентов (K_S для числителя и K_R для знаменателя) отмечены жирным

Тип движения	Тип фасеток	Формула
SB	Rf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,68} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,12} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,68} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,14} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,22} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
LB	Rf	$\varphi = [\arcsin(L_{long}/(2 \cdot \mathbf{0,65} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,2} - 1) \cdot (\arcsin(L_{short}/(2 \cdot \mathbf{0,65} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,25} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,08} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
AR	Rf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})) + (2 \cdot \mathbf{0,16} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{vert})))] \cdot 360/\pi$
	Tf	$\varphi = [\arcsin(W_{long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0,23} - 1) \cdot (\arcsin(W_{short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$
	RfL	$\varphi = [\arcsin(D_{max_long}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})) + (2 \cdot \mathbf{0} - 1) \cdot (\arcsin(D_{max_short}/(2 \cdot \mathbf{1} \cdot R_{lat})))] \cdot 360/\pi$

Разработанный подход может быть использован для расчета подвижности межпозвонковых суставов у ископаемых млекопитающих. Однако, применение 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. Например, если на одном из двух последовательных позвонков левая и правая фасетки зигапофизов обломаны в продольном направлении, то для расчетов нельзя использовать формулы с числителем L; если же у позвонка латерально сжата невральная дуга, несущая зигапофизы, то нельзя использовать формулы с числителем D_{max} .

ГЛАВА 3. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У ПАРНОКОПЫТНЫХ

3.1 Исследования подвижности позвоночного столба у парнокопытных

Парнокопытные (представители отряда Artiodactyla) – это очень большая и крайне разнообразная, с точки зрения размеров, пропорций тела и адаптаций к среде обитания, группа крупных млекопитающих. Молекулярные данные показывают, что парнокопытные как отряд появляются еще в конце мелового/начале палеогенового периода (Meredith et al., 2011). К этой группе относятся как весьма консервативные по своей анатомии виды (свиньи, пекари, оленьки), которые весьма похожи на своих палеогеновых предков, так и крайне специализированные формы. К последним относятся китообразные, которые за миллионы лет эволюции практически полностью потеряли схожесть со своими наземными предками, обитавшими в палеогене на побережье индийского океана (Thewissen et al., 2007). К наземным парнокопытным относятся как одомашненные виды: свиньи, овцы, козы и коровы, так и разнообразные дикие формы, такие как жирафы, бегемоты, верблюды, бизоны и олени. Сегодня наземные парнокопытные распространены на всех континентах кроме Антарктиды (а их потомки, китообразные, во всех океанах планеты) и доминируют в экологической нише растительноядных млекопитающих среднего и крупного размера (Соколов, 1979; Wilson and Mittermeier, 2011). Размеры современных наземных парнокопытных варьируют от весящих всего несколько килограмм оленьков, дукеров и дикиков до достигающих массы в несколько тонн самцов жирафов и бегемотов.

Парнокопытные характеризуются своими исключительными способностями к скоростному и выносливому бегу, умению маневрировать на высокой скорости, а также совершать прыжки через препятствия. Причем парнокопытные сохраняют эти способности в широком диапазоне размеров, массы и пропорций тела. В процессе локомоции активно участвуют не только ноги, но и позвоночный столб, который приспособлен для эффективного движения в сагиттальной плоскости. Сагиттальная гибкость спины позволяет им использовать для передвижения такой эффективный способ бега как галоп. Работа каудальной части туловищного отдела позвоночника у млекопитающих синхронизирована с действием задних конечностей. Во время галопа момент максимального сгибания позвоночника непосредственно предшествует приземлению задних конечностей на землю, а момент максимального разгибания происходит вскоре после отрыва задних конечностей от земли (Гамбарян, 1972; Schilling & Hackert, 2006). Подобная синхронизация позволяет четвероногим млекопитающим увеличивать длину шага (Hildebrand, 1959) за счет синхронного сокращения разгибателей задних конечностей и позвоночника.

Позвоночный столб у парнокопытных менее подвижен, чем у хищных, которые соревнуются с ними в беге в ролях охотника и жертвы. Разница в беге настолько выражена, что П.П. Гамбарян (1972) противопоставил копытных и хищных как животных использующих "дорсостабильный" и "дорсомобильный" галоп, соответственно. Однако Р.М. Александр и коллеги (Alexander et al., 1985) показали, что четвероногие млекопитающие способны использовать эластичность тканей спины для того, чтобы запасать и использовать кинетическую энергию во время галопа. Во время вентральной флексии в апоневрозах мышц поясницы (в первую очередь апоневрозе *m. longissimus thoracis et lumborum*) запасается большое количество энергии, которая высвобождается во время дорсальной экстензии. Это позволяет млекопитающим снизить метаболические затраты во время бега и делает галоп наиболее энергоэффективным аллюром на высокой скорости. Причем это характерно как для хищных (показано на примере домашней собаки), так и для парнокопытных (показано на примере лани; Alexander et al., 1985).

Не только поясничные, но и каудальные грудные суставы активно участвуют в сагиттальном сгибании-разгибании спины во время галопа. Это показали Н. Шиллинг и Р. Хакерт (Schilling & Hackert, 2006), на примере различных мелких млекопитающих (*Ochotona rufescens*, *Tupaia glis*, *Monodelphis domestica*). Таким образом активная область спины не ограничивается поясничным отделом. Высокие амплитуды SB ROM в каудальной части туловищного отдела позвоночного столба не соответствуют в точности изменению типа фасеток зигапофизов от образующих Tf суставы с сочленовной поверхностью во фронтальной плоскости на образующие RfL суставы с сочленовной поверхностью в парасагиттальной плоскости. Наиболее краниальной и каудальный переход от Tf к RfL суставам различается у парнокопытных как минимум на 6 суставов (от T9-T10 до T14-T15) (Belyaev et al., 2021б). Число грудных RfL суставов у разных видов может характеризовать начало области позвоночного столба, которая активно задействуется во время галопа. Так, у свиней переход от Tf к RfL суставам происходит наиболее краниально среди парнокопытных. Результаты исследований показывают, что у скелетно-связочных препаратов эта часть туловищного отдела характеризуется повышенными амплитудами SB по сравнению со средней частью грудного отдела (Busscher et al., 2010; Wilke et al., 2011).

Исследования подвижности позвоночника парнокопытных редки и фрагментарны. Имеющиеся данные по uROM для живых парнокопытных представляют собой грубые оценки общей кривизны поясничного отдела позвоночного столба у некоторых парнокопытных в сагиттальной плоскости (например, Alexander et al., 1985) и шейного отдела в сагиттальной и боковой плоскостях (Dzemski and Christian, 2007).

Первое широкомасштабное исследование aROM *in vitro* проведено О.Я. Пылыпчуком (1975). В этом исследовании амплитуды подвижности измерялись с помощью рентгеновских снимков скелетно-связочных препаратов поясничных и пояснично-крестцовых суставов у шести видов млекопитающих. Пояснично-крестцовый отдел сгибали в сагиттальном (SB) и боковом (LB) направлениях как единое целое, без сегментации на FSU. Приложенный сгибающий момент еще не был стандартизирован по величине. Позднее Дж.М. Гал (Gál, 1993) приблизила процедуру к стандартам хорошо зарекомендовавших себя медицинских исследований биомеханики позвоночника человека (см. White and Panjabi, 1990), используя специальный станок для точного приложения соответствующей нагрузки к пояснично-крестцовому отделу позвоночника. В результате этих исследований были получены данные по SB и LB aROM в поясничном отделе и пояснично-крестцовом суставе *Capra hircus* (3 особи; Пылыпчук, 1975), SB aROM в поясничном отделе и пояснично-крестцовом суставе *Ovis aries* (1 особь; Gál, 1993).

Наиболее точные и подробные исследования амплитуд aROM у парнокопытных были проведены позже в качестве побочного продукта медицинских исследований биомеханики позвоночника и свойств межпозвоночных дисков у человека. Домашние парнокопытные стали модельными животными в этой области исследований (Smit, 2002; Szotek et al., 2004; Alini et al., 2008). На новом этапе исследований aROM во всех трех составляющих подвижности (SB, LB, AR) изучался с помощью станков (Рис. 6) для тестирования позвоночника с фиксированными значениями прилагаемой силы, прикладываемого к каждому FSU с выборкой 5-6 особей на сустав. Существует несколько работ, которые содержат точные числовые данные по амплитудам aROM по всем трем составляющим подвижности для каждого предкрестцового сустава позвоночного столба парнокопытных, за исключением затылочного и пояснично-крестцового суставов. Это статьи по овцам породы меринос (Wilke et al., 1997a) и домашней свинье (Wilke et al., 2011). В исследованиях по корове (Wilke et al., 1997b) и благородному оленю (Kumar et al., 2002) подвижность была изучена только для туловищной части позвоночника. Существуют также альтернативные, но менее полные исследования по aROM у овец (Kandziora et al., 2001) и свиней (Busscher et al., 2010). В нескольких других работах методический подход несколько отличался от вышеописанного. Так в исследовании aROM в шейном отделе у ламы и альпаки (Stolworthy et al., 2015) перед измерениями была удалена выйная связка. В нескольких исследованиях поясничного отдела у коз не стояла цель оценки aROM, поэтому экспериментальные данные сильно отличаются от предыдущих. Так в исследовании межпозвоночных имплантов использовались заметно более низкие значения нагрузки на сустав (Krijnen et al., 2006), а в исследовании свойств межпозвоночных дисков перед анализом у позвонков были удалены

остистые и поперечные отростки (Detiger et al., 2012). В исследовании aROM в шейном отделе у жирафа и окапи (Gunji and Endo, 2016) исследователи использовали в качестве материала не очищенные от мышц шеи животных, измеряя таким образом амплитуды миологического SB aROM.

Кроме того, некоторые исследователи пытались приблизительно оценить амплитуды uROM и aROM у парнокопытных с помощью фотографий, видеозаписей и манипуляций с сухими позвонками (Dzemski and Christian, 2007). Точность таких оценок амплитуд в отдельных суставах сомнительна, особенно в отношении LB и AR.

В дополнение к исследованиям, в которых проводились измерения амплитуд aROM и uROM на перпаратах, в некоторых новейших исследованиях моделировались амплитуды ROM на основе манипуляций с 3D-моделями позвонков (*in silico* исследования). Используя этот подход, были изучены все три составляющие подвижности в суставе C7-T1 у 37 видов парнокопытных (Müller et al., 2021), а также SB и LB в шейном отделе позвоночника у жирафа (Vidal et al., 2020). Более строгим, но и более близким к реальным амплитудам межпозвонковой подвижности методом, который также условно можно отнести к *in silico* исследованиям, является Finite Element Analysis. Подобная модель была построена для шейного отдела у овцы (Watson et al., 2014).

В целом, доступные в литературе измерения aROM у парнокопытных представлены в Таблице 13. Они 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).

Таблица 13. Исследования подвижности позвоночного столба у парнокопытных

Семейство	Вид	Шейный			Грудной			Поясничный		
		SB	LB	AR	SB	LB	AR	SB	LB	AR
Suidae	<i>Sus scrofa domestica</i>	10	10	10	9, 10	9, 10	9, 10	9, 10	9, 10	9, 10
Tayassuidae	N/A	N/A								
Hippopotamidae	N/A	N/A								
Camelidae	<i>Camelus bactrianus</i> <i>Lama glama</i> <i>Vicugna pacos</i>	8, 12	8, 12	12	N/A					
Tragulidae	N/A	N/A								
Antilocapridae	N/A	N/A								
Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i> <i>Okapia johnstoni</i>	8, 13	8	N/A						
Cervidae	<i>Cervus elaphus</i>	N/A			6	6	6	6	6	6
Moschidae	N/A	N/A								
Bovidae	<i>Bos taurus</i> <i>Capra hircus</i> <i>Ovis aries</i>	3, 5	3, 5	3, 5	3, 4	3, 4	3, 4	1, 2, 3, 4, 7, 11	1, 3, 4, 7, 11	3, 4, 7, 11
1. Пылыпчук, 1975 - <i>in vitro</i> 2. Gál, 1993 - <i>in vitro</i> 3. Wilke et al., 1997a - <i>in vitro</i> 4. Wilke et al., 1997b - <i>in vitro</i> 5. Kandziora et al., 2001 - <i>in vitro</i> 6. Kumar et al., 2002 - <i>in vitro</i>		7. Krijnen et al., 2006 - <i>in vitro</i> 8. Dzemski and Christian, 2007 - video, manipulation 9. Busscher et al., 2010 - <i>in vitro</i> 10. Wilke et al., 2011 - <i>in vitro</i> 11. Detiger et al., 2012 - <i>in vitro</i> 12. Stolworthy et al., 2015 - <i>in vitro</i> 13. Gunji and Endo, 2016 - <i>in vitro</i>								

Особый интерес в исследованиях подвижности позвоночника уделялся подвижности в пояснично-крестцовом суставе. Этот сустав является одним из наиболее важных в теле млекопитающего, поскольку он соединяет два функциональных блока тела. С одной стороны, это грудной и поясничный отделы спины, с другой – крестец. На крестце при помощи тугоподвижного сочленения закреплен таз, который является опорой для задних конечностей. Пояснично-крестцовый сустав адаптирован у быстробегающих четвероногих млекопитающих к гиперподвижности в сагиттальной плоскости. В проведенных *in vitro* исследованиях подвижности (Пылыпчук, 1975; White & Panjabi, 1978; Townsend et al., 1983; Yamamoto et al., 1989; Gál, 1993; Panjabi et al., 1994; Benninger et al., 2004; Jones et al., 2020) и *in vivo* исследованиях движения (Pearcy et al., 1984; Plamondon et al., 1988; Hayes et al., 1989; Faber et al., 2001; Haussler et al., 2001; Rozumalski et al., 2008; Nyakatura & Fischer, 2010) было показано, что разнообразие амплитуд SB aROM в пояснично-крестцовом суставе у различных млекопитающих очень высокое. У животных, которые не задействуют позвоночный столб во время галопа и прыжков, амплитуда SB в пояснично-крестцовом суставе довольно низкая. Наиболее показательным примером является двупалый ленивец (~4°) (Nyakatura & Fischer, 2010). У обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*) и европейского крота (*Talpa europaea*) подвижность в пояснично-крестцовом суставе не отличается от подвижности в поясничных суставах позвоночника (Пылыпчук, 1975). У человека (White & Panjabi, 1978; Pearcy et al., 1984; Plamondon et al., 1988; Hayes et al., 1989; Yamamoto et al., 1989; Panjabi et al., 1994; Rozumalski et al., 2008) и макаки-крабоеда (*Macaca fascicularis*) амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе высокие, но не намного превышают подвижность в поясничных суставах (Gál, 1993). У четвероногих млекопитающих, которые активно задействуют SB в каудальной части туловищного отдела позвоночного столба во время галопа, мы находим примеры развития сагиттальной гиперподвижности в пояснично-крестцовом суставе. Так, это характерно для волка (*Canis lupus*), собаки (*C. lupus familiaris*), барсука (*Meles meles*), кошки (*Felis catus*), тигра (*Panthera tigris*), ягуара (*Panthera onca*), лошади (*Equus ferus caballus*), овцы (*Ovis aries*), козы (*Capra aegagrus hircus*), кролика (*Oryctolagus cuniculus*) и рыже-серого валлаби (*Notamacropus rufogriseus*) (Пылыпчук, 1975; Townsend et al., 1983; Gál, 1993; Grauer et al., 2000; Faber et al., 2001; Haussler et al., 2001; Benninger et al., 2004; Jones et al., 2020). У всех этих териевых млекопитающих амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе (20-45°) значительно превышают таковые в суставах внутри поясничного отдела.

3.2 Исследованный материал

Исследование подвижности предкрестцового отдела позвоночника охватывает представителей всех 10 современных семейств парнокопытных, относящихся к 32 родам,

38 видам. Полный список исследованных животных представлен в Таблице 1 (см. Приложение 2).

Исследование подвижности пояснично-крестцового сустава охватывает представителей всех 10 современных семейств парнокопытных, относящихся к 57 родам, 78 видам, 233 особям. У 183 особей была изучена только подвижность в пояснично-крестцовом суставе. Еще у 50 особей была изучена подвижность во всем предкрестцовом отделе позвоночного столба. Полный список исследованных животных представлен в Таблице 3 (см. Приложение 2).

Изученный материал хранится в коллекциях: Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (ИЕЕ), Россия, Москва; Королевского музея Центральной Африки (RMCA), Тервюрен, Бельгия; Зоологического института РАН (ZIN), Россия, Санкт-Петербург; Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ZMMU), Россия, Москва.

Измерения изученного материала проводились в соответствии со схемой замеров, представленной на Рис. 9 и Рис. 10 и подробно описанной в разделе 2.3.2. Измерения проводились электронным штангенциркулем, замер фиксировался с точностью до одной десятой миллиметра.

3.3 Методика анализа

3.3.1 Используемые формулы

Все 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.

Для расчета $aROM$ использовались формулы, оптимизированные для трех видов модельных парнокопытных: свиней, овец и коров (Wilke et al., 1997a, в, 2011). Используемые формулы представлены в Таблице 11. Для, вероятно, большей точности расчета можно было использовать в тригонометрических формулах значения коэффициентов, откалиброванные для домашней свиньи для всех представителей Suidae, откалиброванные для овец – для всех Caprinae, а откалиброванные для коров – для всех Bovini (Рис. 15). Однако для других групп парнокопытных (например, Camelidae) невозможно подобрать оптимальные значения коэффициентов. Использование универсальных коэффициентов, откалиброванных для трех видов парнокопытных, гарантирует, что все межвидовые различия в $aROM$, выявленные в данном исследовании, связаны с геометрией позвонков, а не с различиями в используемых коэффициентах. Недостатком использования универсальных коэффициентов для всех видов является

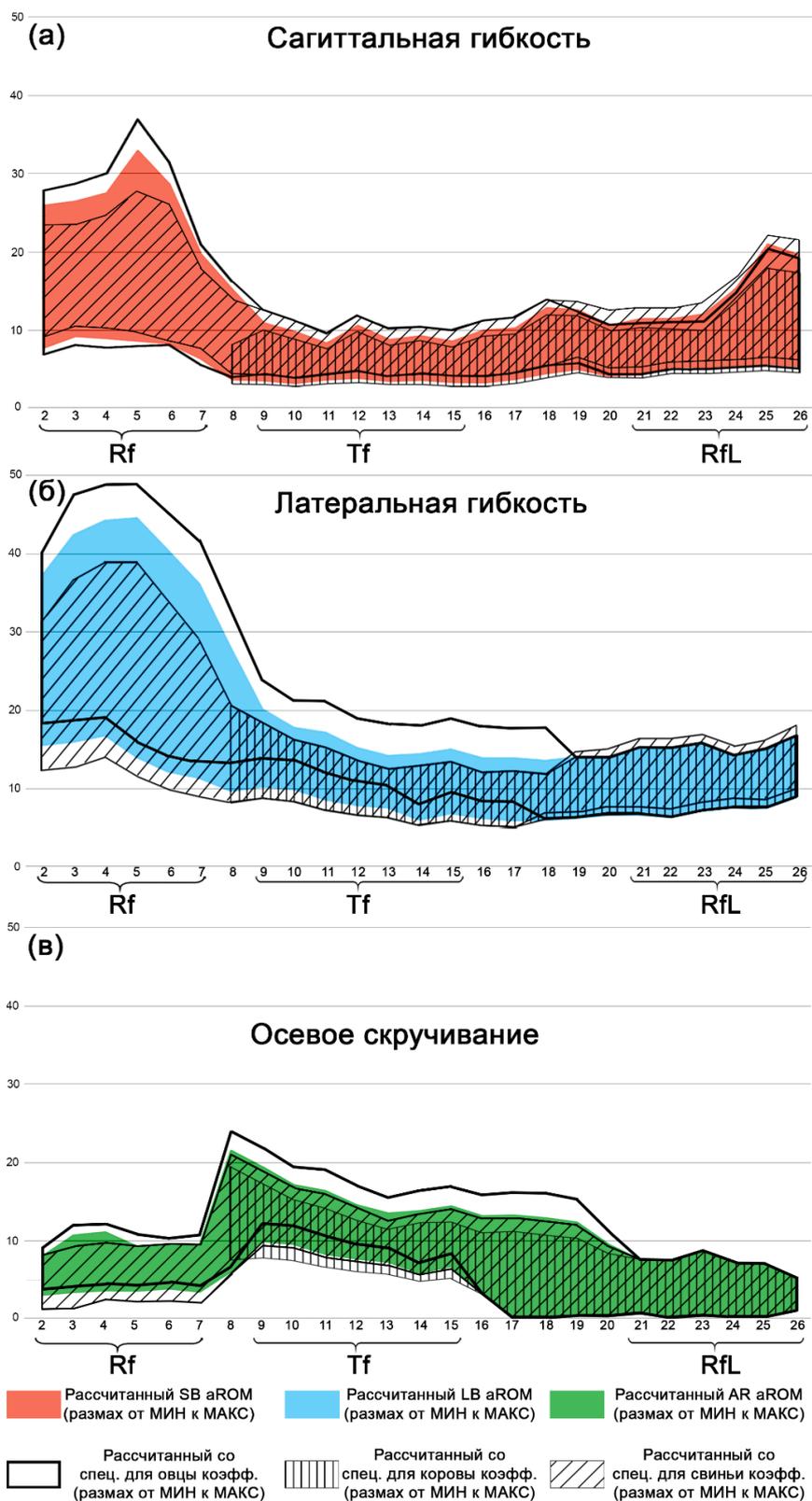


Рис. 15. Изменчивость aROM (диапазон от максимума до минимума) в суставах предкрестцового отдела позвоночного столба у парнокопытных. Амплитуды рассчитаны с различными значениями коэффициентов K_R и K_S в формулах. aROM, рассчитанный с общими для трех модельных видов парнокопытных коэффициентами, показан цветным полигоном. (а) SB aROM; (б) LB aROM, (в) AR aROM. Ось абсцисс градуирована по номерам суставов. Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

некоторая потеря точности рассчитанных значений aROM у Caprinae, Bovini и Suidae. Для представителей этих трех таксонов значения aROM были дополнительно рассчитаны с использованием видо-специфических коэффициентов (эти данные представлены в Таблице S3 в Belyaev et al., 2021б), но они не использовались для анализа данных. Различия в значениях aROM, рассчитанных с помощью различных коэффициентов, представлены для всей выборки изученных парнокопытных на Рис. 15.

3.3.2 Измерения и расчет пропорций

Были измерены длины отделов (шейный, грудной, поясничный, крестцовый) и областей с различным типом фасеток (Rf, Tf, RfL) позвоночного столба для изучения взаимосвязи между линейными размерами позвоночника и межпозвонковой подвижностью. Замеры представлены в Таблицах 2 и 4 (Приложение 2). Длина измерялась на сочлененном позвоночнике вдоль вентральной линии тел позвонков. Например, длина шейного отдела измерялась от переднего края C1 (атланта) до заднего края C7 и т.д (Рис. 1, 2).

На основании этих измерений были рассчитаны следующие пропорции:

- длина шейного отдела / длина туловищной части позвоночника (T+L+S);
- длина грудного отдела / длина T+L;
- длина поясничного отдела / длина T+L; длина Tf области / длина T+L;
- длина RfL области / длина T+L.

3.3.3 Размер и возраст изученных парнокопытных

Эталонные данные *in vitro* исследований, использованные при валидации модели относятся к млекопитающим среднего и крупного размера. Поэтому неизвестно, насколько эффективно используемая модель способна рассчитывать амплитуды aROM у млекопитающих небольшого размера. С уменьшением размеров тела и позвонков, в частности, возрастает влияние случайных ошибок при измерении материала штангенциркулем на точность окончательных расчетов. Поэтому проведенное исследование сконцентрировано в основном на парнокопытных среднего и крупного размера.

Также стоит отметить, что геометрия позвонка и его суставных отростков может заметно отличаться у ювенильных и взрослых животных, что ранее было описано для собак (Benninger et al., 2006). У ювенильных особей некоторые морфологические особенности костей еще не полностью развиты по сравнению со взрослыми животными. Для более точного анализа данных в этом исследовании мы прибегали к использованию ювенильных особей только в случае отсутствия необходимого материала для взрослых особей.

3.3.4 Процедура анализа данных

Данные анализировались в программе IBM SPSS Statistics 23. У 183 из 233 исследованных особей были изучены 5 метрических характеристик: количество крестцовых позвонков, длина крестца (мм), SB aROM в пояснично-крестцовом суставе (°), LB aROM в пояснично-крестцовом суставе (°), AR aROM в пояснично-крестцовом суставе (°). У остальных 50 особей была изучена подвижность во всем предкрестцовом отделе позвоночного столба, а также многие метрические характеристики позвоночника. При анализе данных учитывались ограничения модели, подробно описанные в разделе 2.5.2.

Перед анализом данных переменные были проверены на нормальность распределения с помощью теста Колмогорова — Смирнова (K-S тест). Результаты K-S теста показаны, как отдельный столбец во всех таблицах с характеристиками позвоночного столба и подвижности в суставах. В случае, если K-S тест показывал, что распределение переменной является нормальным, то для дальнейшего анализа использовались параметрические критерии. Так, для сравнения подвижности в различных отделах позвоночного столба использовался *t*-тест Стьюдента для парных выборок. Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) использовался для сравнения подвижности позвоночного столба среди различных групп парнокопытных. Если K-S тест показывал, что выборка не имеет нормального распределения, то для дальнейшего анализа использовались непараметрические критерии. Так, для сравнения подвижности в различных частях позвоночного столба использовался критерий знаковых рангов Вилкоксона. Критерий Краскела — Уоллиса использовался для сравнения подвижности позвоночного столба среди различных групп парнокопытных. Коэффициент корреляции Пирсона (*r*) использовался для изучения линейных взаимосвязей между различными метрическими переменными.

При анализе данных суставов, расположенный между последним грудным позвонком и L1 считался относящимся к поясничному отделу позвоночника. В тех случаях, когда область Tf суставов разбивалась для анализа на краниальную и каудальную половины при четном количестве Tf суставов, они делились поровну между краниальной и каудальной половиной; при нечетном количестве Tf суставов 'лишний' сустав относился к краниальной половине Tf отдела.

Вместе с ANOVA использовались три метода апостериорных множественных сравнений: Duncan, Scheffé и Tukey's HSD. В качестве группирующих переменных для ANOVA использовались: таксономическая группировка, форма бега (по Гамбаряну, 1972), среда обитания и тип питания.

Таксономический анализ

Из-за различного количества особей, вошедших в исследования пояснично-крестцового сустава и всего предкрестцового отдела, мы использовали разные таксономические группировки в статистическом анализе. Для пояснично-крестцового сустава используемые в анализе таксономические группы включают семейства: Camelidae, Suidae, Tayassuidae, Tragulidae, Hippopotamidae, Giraffidae, Antilocapridae, Cervidae и Moschidae. Из-за большого количества представителей и разнообразия форм, семейство Bovidae было разделено на четыре подгруппы: (1) подсемейство Caprinae, (2) триба Bovini; (3) крупные антилопы (представители Alcelaphinae, Boselaphini, Hippotraginae, Tragelaphini) и (4) мелкие антилопы (представители Antilopini, Cephalophinae, Neotragini). При анализе связи таксономической составляющей с подвижностью в предкрестцовом отделе представители моновидовых семейств были рассмотрены совместно: Moschidae вместе с Cervidae, Antilocapridae вместе с Antilopinae. Пекари (Tayassuidae) анализировались вместе с Suidae. Итоговые группы для предкрестцового отдела: Suina (Suidae + Tayassuidae), Camelidae, Hippopotamidae, Giraffidae, Cervidae (+ Moschidae), Caprinae, Antilopinae (+ Antilocapridae), Bovini, крупные антилопы (Alcelaphinae, Hippotraginae, Tragelaphini). Представители Tragulidae не были проанализированы вместе с остальными парнокопытными из-за опасений, что малые размеры скажутся на точности измерений (см. 3.3.3). Тем не менее, специфика aROM в предкрестцовом отделе позвоночника у оленька была рассмотрена отдельно в разделе 3.5.7.

Локомоторный анализ

П.П. Гамбарян (1972) выделил следующие шесть форм бега у копытных:

1. Скоростная форма – является адаптацией к жизни в открытых ландшафтах, характеризуется высокой скоростью и выносливостью бега. Ее отличительными чертами являются более пологая траектория бега с незначительными колебаниями центра тяжести во время безопорных стадий галопа, и, наоборот, большими углами вылета и вертикальными колебаниями во время более медленных аллюров – рыси и иноходи. Увеличение скорости бега происходит в основном за счет увеличения частоты шагов, а не за счет длины шага (типичные представители – северный олень, гну, вилорог, сайгак).

2. Прыжково-скоростная форма – также быстрая, но менее выносливая, чем скоростная форма бега, характеризующаяся более крутой траекторией (большими углами вылета) центра тяжести тела на безопорных стадиях во время галопа, и, наоборот, более низкими колебаниями центра тяжести во время рыси. Увеличение скорости бега достигается в основном за счет увеличения длины шага (за счет удлинения безопорных фаз) вместо увеличения частоты шагов. Эта форма бега характерна для легко-сложенных лесных копытных (типичные представители – джейран, лань, косуля, оленьки).

3. Прыжковая форма – бег, характерный для некоторых горных видов парнокопытных. Эта форма бега связана с адаптацией к длинным одиночным прыжкам (типичные представители – мархур, серна, горный козел).

4. Полутяжелая форма – бег, характерный для крупных и тяжелых копытных (например, бычьих). Отличается дополнительным снижением вертикальных колебаний центра тяжести тела по сравнению со скоростной формой. Опорная фаза конечностей характеризуется понижением амплитуд подвижности в суставах конечностей и уменьшением угла шага (т.е. угла, на который конечность в целом поворачивается вокруг точки контакта с землей).

5. Таранная форма – характерна для массивных лесных копытных (такие как, пекари, свиньи). Особенности таранного бега сходны с особенностями прыжково-скоростной формы. Разница не была четко сформулирована Гамбаряном, за исключением несколько более высоких амплитуд движения в суставах конечностей, чем при прыжково-скоростном беге, но сам термин "таранная" подразумевает низкую маневренность этих животных.

6. Ходульная форма – бег на очень высоких конечностях, остающихся выпрямленными в фазе опоры (типичные представители – жираф, верблюд, лось).

Среда обитания и тип питания

Среда обитания была разделена на четыре подгруппы: открытые пространства, лес, горы и полуводная. Характер питания был разделен на четыре подгруппы: всеядные, листоядные, травоядные, смешанное питание (листья/травоядные). Среда обитания и тип питания у парнокопытных определялись по литературным данным (Соколов, 1979; Janis, 1982; Wilson and Mittermeier, 2011).

Иерархический кластерный анализ (HC) (Z-оценки, Метод межгрупповых связей, Евклидово расстояние) был проведен с использованием девяти переменных aROM (суммарный SB, LB и AR aROM в Rf, Tf и RfL суставах).

Для пояснично-крестцового сустава была построена степенная регрессия между подвижностью в пояснично-крестцовом суставе и массой тела. Оценки массы тела у изучаемых видов были основаны на литературе (Соколов, 1979; Wilson & Mittermeier, 2011). Если был известен пол изучаемой особи, то использовалась средняя масса тела характерная для самца или самки. Если пол особи был неизвестен, то использовалось среднее значение массы тела для самцов и самок. Для подростков (subadult) использовался нижний предел массы тела для соответствующего пола.

Была проведена независимая оценка влияния формы бега и аллометрии, связанной с массой тела, на подвижность пояснично-крестцового сустава. Для этого была отобрана подвыборка парнокопытных среднего размера от 34,5 до 139 кг, которая включает всех

изученных копытных с прыжковой формой бега, а также большинство изученных представителей скоростной, прыжково-скоростной и таранной форм бега (Рис. 22 а, в). В эту подвыборку не вошли представители полутяжелой и ходульной форм бега, для которых характерна более высокая масса тела.

3.4 Характеристики позвоночного столба у парнокопытных

Фотографии позвоночных столбов у 35 видов парнокопытных представлены онлайн по адресу <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13302365.v4>.

Число предкрестцовых позвонков во всех семействах парнокопытных достаточно стабильно (25-27; Табл. 14). Позвоночная формула у представителей одного вида обычно отличается не более чем на один позвонок в грудном и/или поясничном отделах (Таблица 2 в Приложении 2).

Таблица 14. Числовые характеристики и пропорции позвоночного столба у парнокопытных. N – число особей, у которых изучена соответствующая переменная.

Переменная	N	Мин	Макс	Средн	SD	K-S тест (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
C+T+L позвонков	50	25	27	26,14	,50	,000	Несколько	Несколько	Несколько	Несколько
T позвонков	50	12	15	13,32	,77	,000	<i>Camelidae</i>	<i>Hippopotamidae</i>	Несколько	Несколько
L позвонков	50	4	7	5,82	,85	,000	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Camelidae</i>	Несколько	Несколько
S позвонков	208	3	7	4,41	,65	,000	Giraffidae	Bovini	Multiple	<i>T. pecari</i>
Rf суставов	53	6	7	6,11	,32	,000	Несколько	Несколько	Несколько	Несколько
Tf суставов	50	8	13	10,10	1,00	,000	<i>Suina</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>O. johnstoni</i>
RfL суставов	50	6	12	8,94	1,13	,000	<i>Giraffidae</i>	<i>Suina</i>	<i>G. camelopardalis</i>	<i>S. scrofa dom.</i>
C/(T+L+S) (%)	47	20,4	118,8	44,8	22,0	,000	<i>Giraffidae</i>	<i>Suina</i>	<i>G. camelopardalis</i>	<i>S. scrofa dom.</i>
T/(T+L) (%)	49	54,5	77,8	64,7	5,7	,010	<i>Tragulidae</i>	<i>Hippopotamidae</i>	<i>T. javanicus</i>	<i>G. camelopardalis</i>
L/(T+L) (%)	49	22,2	45,5	35,3	5,7	,010	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Tragulidae</i>	<i>G. camelopardalis</i>	<i>T. javanicus</i>
Tf/(T+L) (%)	42	38,9	73,0	53,5	7,5	,058	<i>Tragulidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>G. camelopardalis</i>
RfL/(T+L) (%)	42	27,0	61,1	46,5	7,5	,058	<i>Giraffidae</i>	<i>Tragulidae</i>	<i>G. camelopardalis</i>	<i>S. scrofa dom.</i>
Длина крестца (мм)	221	30	295	120,0	52,65	,000	Tragulidae	Bovini	<i>M. saltiana</i>	<i>B. bonasus</i>
$R_{vert} LS/R_{vert}$ Lumb ^a (%)	50	73,4	103,4	85,3	6,66	,200	<i>Suina</i>	Крупн антилопы	<i>P. africanus</i>	<i>C. gnou</i>
$L_{post} LS/L_{post}$ Lumb ^b (%)	50	96,7	218,5	143,4	28,98	,074	Hippopotamidae	Camelidae	<i>H. amphibius</i>	<i>O. ammon</i>

^a – R_{vert} в поясничнокрестцовом суставе/средняя R_{vert} в поясничных суставах

^b – L_{post} в поясничнокрестцовом суставе/средняя L_{post} в поясничных суставах

Шейный отдел позвоночника у всех парнокопытных состоит из 7 позвонков (Рис. 16).

Переход от радиального (Rf) типа фасеток к тангенциальному (Tf) типу фасеток у

большинства представителей происходит на первом грудном позвонке (Т1). Более каудальный переход от Rf суставов к Tf суставам на Т2, отмечен только у пекари (*Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*), одного из двух изученных карликовых бегемотов (*Choeropsis liberiensis*) и всех трех изученных жирафов (но не окапи).

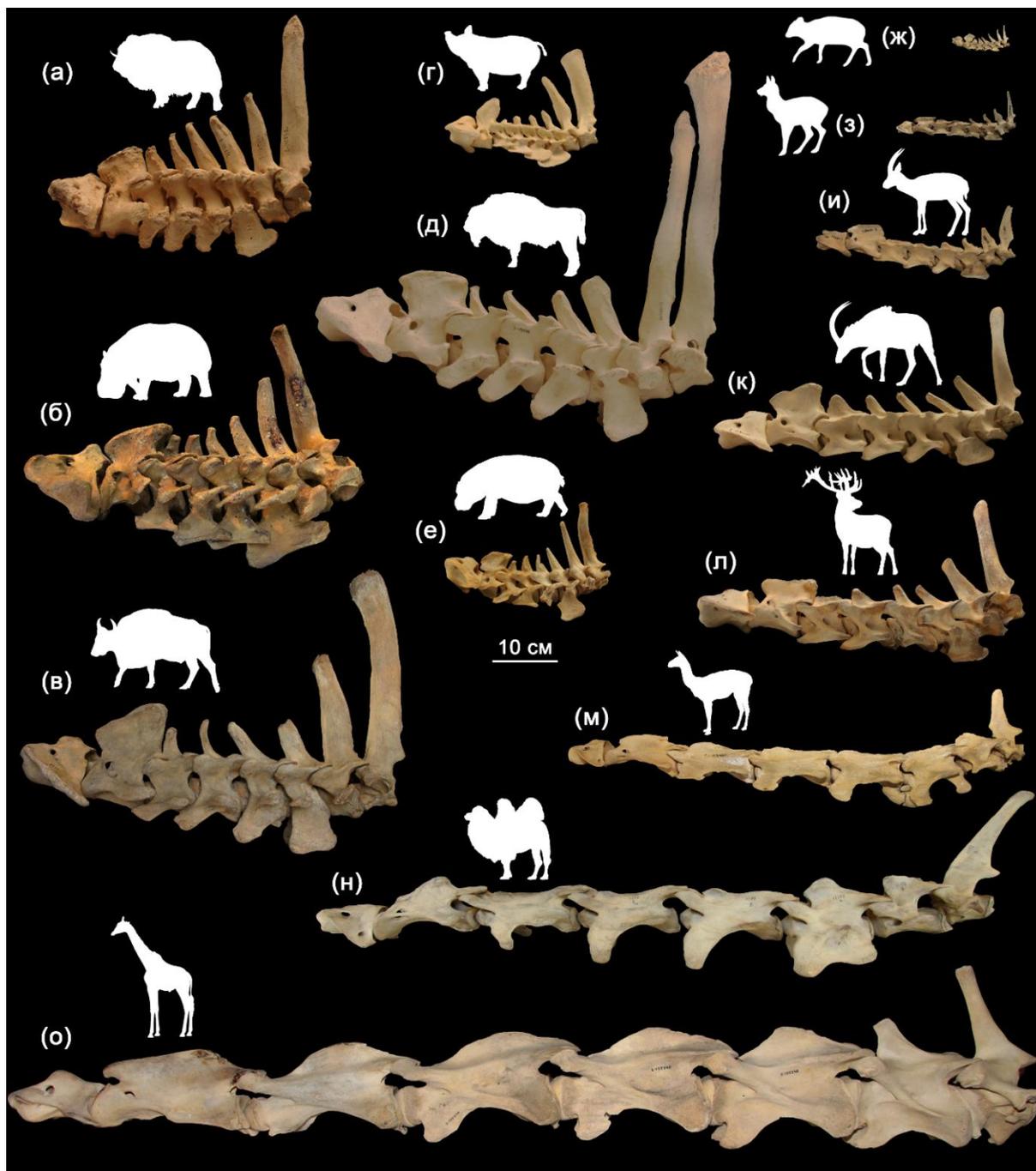


Рис. 16. Шейный отдел (С1-Т1) у различных парнокопытных. (а) *Ovibos moschatus* (ZMMU S-135832), (б) *Hippopotamus amphibius* (ZIN 24305), (в) *Bos gaurus* (ZIN 8827), (г) *Sus scrofa domestica* (ZMMU S-106943), (д) *Bison bonasus* (ZMMU S-193088), (е) *Choeropsis liberiensis* (ZMMU S-166224), (ж) *Tragulus javanicus* (ZMMU S-175329), (з) *Moschus moschiferus* (ZMMU S-191852), (и) *Gazella subgutturosa* (ZMMU S-150883), (к) *Hippotragus niger* (ZMMU S-163601), (л) *Cervus elaphus* (ZMMU S-149937), (м) *Lama guanicoe* (ZMMU S-113400), (н) *Camelus bactrianus* (ZIN 11173), (о) *Giraffa camelopardalis* (ZMMU S-175340). Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

Грудной отдел у парнокопытных состоит из 12-15 позвонков, поясничный – из 4-7 позвонков (Таблица 2 в Приложении 2; Рис. 17). Критерий Краскела — Уоллиса показывает, что в различных группах парнокопытных статистически значимо различается как число грудных ($\chi^2 = 36,805$, $p < 0,001$), так и число поясничных позвонков ($\chi^2 = 33,365$, $p < 0,001$). Семейством с наименьшим числом грудных позвонков и наибольшим числом поясничных позвонков является Camelidae (**T**: mean = 12; **L**: mean = 7). Семействами с наибольшим числом грудных позвонков и наименьшим числом поясничных являются Giraffidae (**T**: mean = 14,67; **L**: mean = 4,67) и Hippopotamidae (**T**: mean = 15; **L**: mean = 4).

Переход от Tf к RfL суставам всегда происходит спереди от границы между грудным и поясничным отделами позвоночного столба (эта граница определяется по исчезновению свободных ребер). Наиболее краниальный переход отмечен на T9 у одной из двух исследованных домашних свиней, наиболее каудальный – на T13, T14 у зубра и Giraffidae (Таблица 2 в Приложении 2).

Число Tf суставов у парнокопытных составляет 8-13, число RfL суставов от 6 до 12 суставов (Табл. 14). Критерий Краскела — Уоллиса показывает, что в различных группах парнокопытных статистически значимо различается как число Tf ($\chi^2 = 33,686$, $p < 0,001$), так и число RfL суставов ($\chi^2 = 25,998$, $p = 0,001$). Группой с наименьшим числом Tf и наибольшим числом RfL суставов является Suina (**Tf**: mean = 8,83; **RfL**: mean = 10,17). Группами с наибольшим числом Tf суставов и наименьшим числом RfL суставов являются Bovini (**Tf**: mean = 11,14; **RfL**: mean = 7,86) и Giraffidae (**Tf**: mean = 12; **RfL**: mean = 6,67).

Длина шейного отдела по отношению к длине туловищной части позвоночника у различных парнокопытных отличается почти в шесть раз (Таблица 14). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в различных группах парнокопытных ($\chi^2 = 40,392$, $p < 0,001$). Апостериорные множественные сравнения показывают, что Giraffidae образуют подмножество с максимальным удлинением шеи (mean = 101,2%); из копытных только у жирафов длина шеи превышает длину туловищной части позвоночника (106,2-118,8%). Camelidae образуют второе подмножество по удлинению шеи (mean = 69,8%). В пределах Camelidae длина шеи у представителей рода *Lama* (69,9-77,1%) немного превышает таковую у верблюдов (61,2-65,4%) и окапи (61,5%). К подмножеству с самой короткой шеей относятся Suina, Hippopotamidae и Tragulidae (mean = 24,2%, 26,4% и 28,9% соответственно).

Изученный материал показывает, что длина грудного отдела у парнокопытных превышает длину поясничного отдела в среднем почти в два раза (Таблица 2 в Приложении 2, Таблица 14). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые

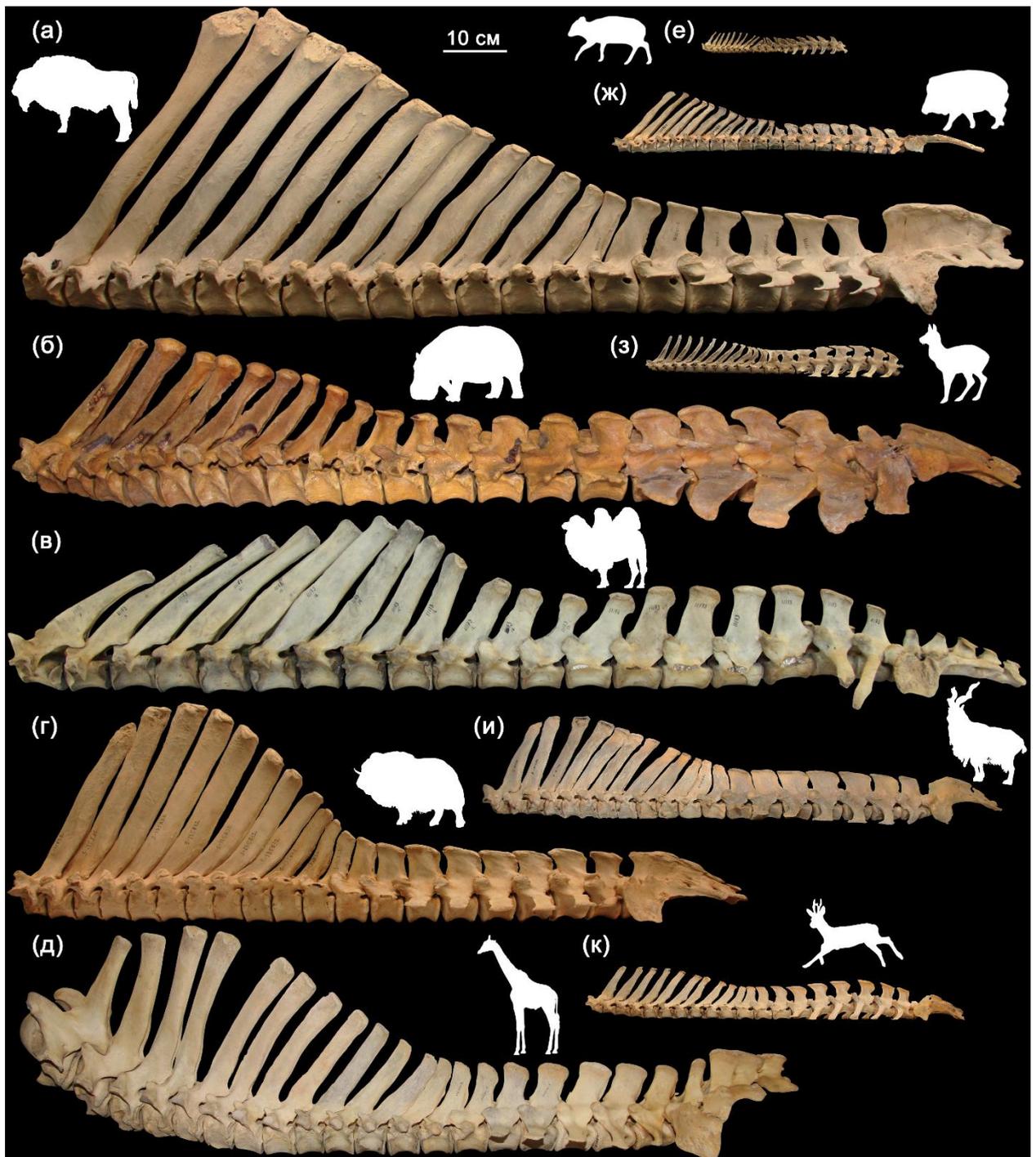


Рис. 17. Туловищный отдел позвоночника (от Т1 до крестца) у различных парнокопытных. (а) *Bison bonasus* (ZMMU S-193088), (б) *Hippopotamus amphibius* (ZIN 24305), (в) *Camelus bactrianus* (ZIN 11173), (г) *Ovibos moschatus* (ZMMU S-135832), (д) *Giraffa camelopardalis* (ZMMU S-175340), (е) *Tragulus javanicus* (ZMMU S-175329), (ж) *Tayassu pecari* (ZIN 30967), (з) *Moschus moschiferus* (ZMMU S-191852), (и) *Capra falconeri* (ZMMU S-181396), (к) *Cervus elaphus* (ZMMU S-149937), (л) *Capreolus capreolus* (ZMMU S-117768). Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

различия в различных группах парнокопытных ($\chi^2 = 32,307$, $p < 0,001$). Грудной отдел составляет наибольшую часть туловищной части позвоночника у Bovini, Giraffidae и

Hippopotamidae (mean = 68,9%, 74,8% и 75,5%, соответственно). Поясничный отдел составляет наибольшую часть туловищной области позвоночника у Camelidae, Caprinae и Tragulidae (mean = 39,1%, 40,1% и 43,4%, соответственно). Наиболее удлиненная поясничная область (45,5%) отмечена у *Tragulus javanicus*.

Отдел Tf суставов немного короче, а отдел RfL суставов немного длиннее по сравнению с грудным и поясничным отделами, соответственно (Таблица 2 в Приложении 2, Таблица 14). ANOVA указывает на статистически значимые различия соотношений длины отделов Tf и RfL суставов в различных группах парнокопытных ($F = 8,337$, $p < 0,001$). У Tragulidae, Suina и Hippopotamidae (mean = 44%, 46,7% и 47,5%, соответственно) отдел Tf суставов в среднем короче, чем отдел RfL суставов. Наиболее длинный отдел RfL суставов отмечен у одной из двух исследованных домашних свиней (61,1%). Bovini и Giraffidae (mean = 63,6% и 68,3%) принадлежат к подмножеству с самым относительно длинным отделом Tf суставов.

Количество позвонков в крестце у парнокопытных варьирует в районе 4-5 (Таблица 4 в Приложении 2). Три крестцовых позвонка отмечены у 4,8% исследованных особей, четыре крестцовых позвонка - у 53,4%, пять крестцовых позвонков - у 38,5%, шесть крестцовых позвонков - у 2,9%. *Tayassu pecari* (ZIN 30967) является единственным исследованным парнокопытным с семью позвонками в крестце.

t-тест Стьюдента для парных выборок показал, что радиус SB (R_{vert}) в пояснично-крестцовом суставе статистически значимо короче, чем средний R_{vert} во внутрипоясничных суставах ($n = 50$, mean diff = -7,3 мм, $t = -11,067$, $p < 0,001$, 95% CI: от -8,67 до -6,00 мм). В среднем радиус SB (R_{vert}) в пояснично-крестцовом суставе на 14,7% короче, чем R_{vert} во внутрипоясничных суставах (Табл. 14).

t-тест Стьюдента для парных выборок показал, что фасетки постзигапофизов последнего поясничного позвонка статистически значимо длиннее средней длины постзигапофизов других поясничных позвонков ($n = 50$, mean diff = 6,77 мм, $t = 8,501$, $p < 0,001$, 95% CI: 5,17-8,37 мм). В среднем постзигапофизы последнего поясничного позвонка на 43,4% длиннее, чем у других поясничных позвонков (Табл. 14).

3.4.1 Сращения между позвонками и потеря фасеток зигапофизов в суставах

В некоторых суставах расчет всех трех составляющих межпозвонковой подвижности (или части составляющих) был невозможен в связи со сращениями между позвонками и потерей фасеток зигапофизов в суставах.

В изученной выборке было отмечено только три случая сращения позвонков друг с другом с полной потерей подвижности в суставе. Все эти случаи относятся к туловищной части позвоночника. Два случая приходятся на грудной отдел: (1) сустав T4-T5 у дромедара,

(2) суставе T11-T12 у карликового бегемота. Один случай в RfL суставе на границе грудного и поясничного отделов (T12-L1) у ламы. Во всех трех суставах сращение происходит вдоль вентральной части тел позвонков, а в случае ламы, также и между левыми зигапофизами.

Также было отмечено несколько случаев исчезновения правой или левой пар фасеток зигапофизов (потеря соответствующих фасеток пост- и презигапофизов у двух последовательных позвонков) в отделе Tf суставов: в суставе T9-T10 у зубра (ZMMU S-193088) и на промежутке T6-T10 у жирафа (ZMMU S-175340).

3.5 Подвижность позвоночного столба у парнокопытных

Самые высокие амплитуды подвижности в суставах и наибольший размах изменчивости у парнокопытных характерны для SB и LB aROM в шейном отделе (Рис. 15а, б). Наибольшие амплитуды AR aROM характерны для краниальной части грудного отдела, который состоит из Tf суставов. Наибольшая изменчивость AR aROM наблюдается в суставах 16-20, которые у одних видов относятся к Tf, а у других к RfL типу суставов (Рис. 15в).

Результаты иерархического кластерного анализа показывают, что представители семейств Antilocapridae, Cervidae и подсемейств Caprinae и Antilopinae характеризуются наиболее схожими с точки зрения биомеханики позвоночными столбами (Рис. 18). Эти таксоны объединяют мелких и средних по размеру парнокопытных, которые имеют довольно сходное строение тела, но приспособлены к различным условиям обитания.

Из всех групп парнокопытных, относящихся к Ресога только Giraffidae существенно отличается от остальных таксонов с точки зрения подвижности позвоночного столба. Жирафы уникальны среди других парнокопытных очень высокой подвижностью в шейном отделе (SB и LB aROM) и очень низкой подвижностью в отделе RfL суставов (SB и LB aROM).

3.5.1 Отдел Rf суставов

K-S тест показывает, что SB и LB aROM в суставах шейного отдела в исследованной выборке не имеют нормального распределения (**SB**: $n = 324$, $p < 0,001$; **LB**: $n = 312$, $p = 0,001$). Коэффициент Фишера-Пирсона (**SB**: 0,884; **LB**: 0,752) указывает на то, что распределение скошено вправо, что может быть связано с большим количеством изученных жирафов и мозолоногих. Амплитуды aROM в суставах шейного отдела распределены неравномерно. Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в средних значениях aROM в суставах (**SB**: $\chi^2 = 37,992$, $p < 0,001$; **LB**: $\chi^2 = 29,488$, $p < 0,001$). Средние ранги амплитуд подвижности в суставах средней части шеи C4-C7 (**SB**: 186,46-198,83; **LB**: 169,03-187,16) заметно выше, чем в суставах C2-C4 и C7-T1 (**SB**: 120,44-147,13; **LB**: 105,82-159,23). Апостериорные множественные сравнения указывают два или

три однородных подмножества среди суставов шейного отдела. Суставы C2-C3, C3-C4 и C7-T1 относятся к подмножеству с более низкой подвижностью (**SB**: mean = 13,3-14,8°; **LB**: mean = 21,8-25,0°). Суставы C4-C5, C5-C6 и C6-C7 относятся к подмножеству с более высокой подвижностью (**SB**: mean = 16,5-17,1°; **LB**: mean = 26,1-26,8°).

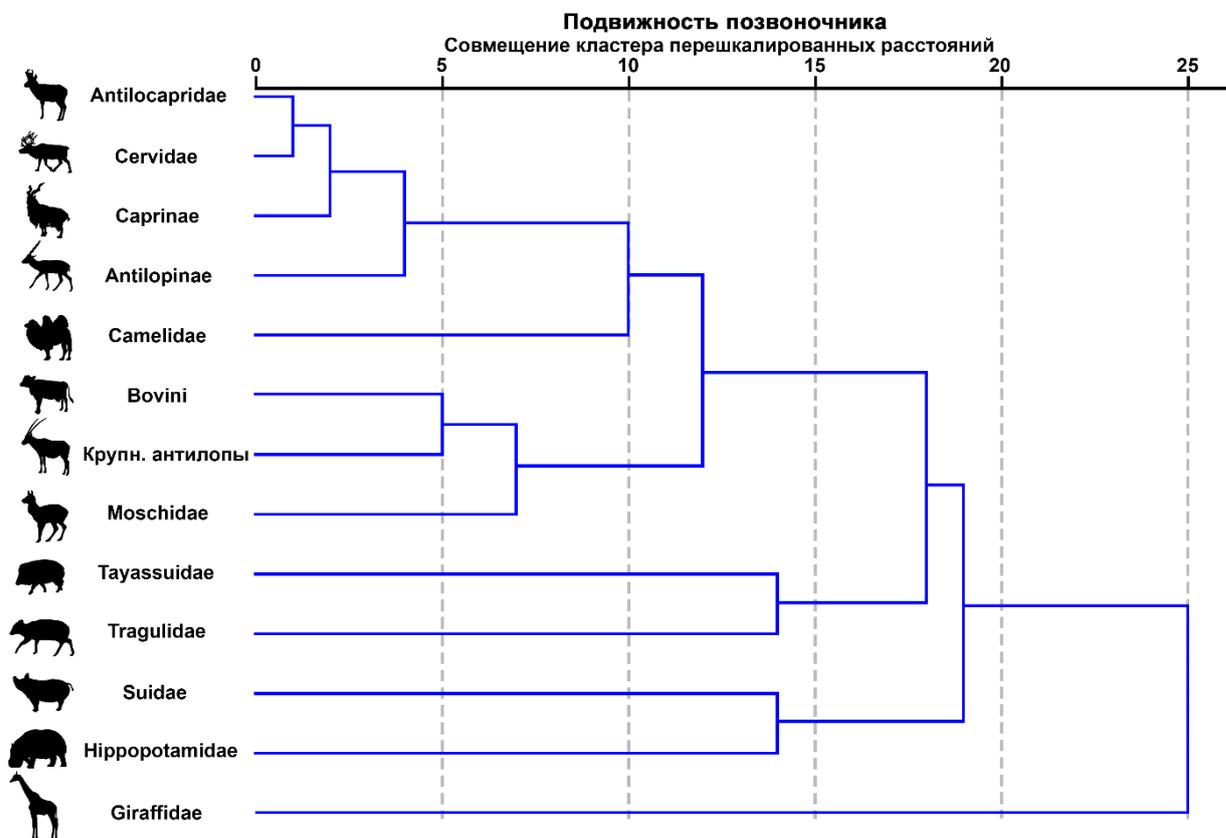


Рис. 18. Дендрограмма иерархического кластерного анализа. Сравнение подвижности позвоночного столба у различных крупных групп парнокопытных. Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

3.5.1.1 Амплитуда SB aROM

Суммарный SB aROM в отделе Rf суставов различается у парнокопытных более чем в два раза (Таблица 15). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в различных группах парнокопытных ($\chi^2 = 27,890$, $p < 0,001$). Самые низкие средние ранги характерны для Hippopotamidae, Bovini и Suina (13, 15,79 и 18,93; mean = 75,5°, 80,5° и 83,1°, соответственно), а самые высокие для Camelidae и Giraffidae (47 и 50; mean = 122.1° и 128.3°, соответственно).

3.5.1.2 Амплитуда LB aROM

Размах суммарных LB aROM в отделе Rf суставов различается у парнокопытных почти в три раза (Таблица 15). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в различных группах парнокопытных ($\chi^2 = 36,878$, $p < 0,001$). Самые

низкие средние ранги характерны для Hippopotamidae и Suina (7,33 и 11,71; mean = 119,1° и 123,8°, соответственно), а самые высокие для Camelidae и Giraffidae (45,33 и 50). Апостериорные множественные сравнения показывают, что Giraffidae (mean = 246.5°) принадлежат к подгруппе с самой высокой суммарной aROM. Camelidae (mean = 193.1°) попадают во вторую подгруппу с высокой подвижностью.

Таблица 15. Амплитуды aROM в отделе Rf суставов позвоночного столба

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB средн	53	10,2	21,4	15,31	2,89	,042	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>L. guanicoe</i>
SB сум	53	61,1	136,5	93,66	19,21	,024	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>G. camelopardalis</i>
LB средн	51	15,1	38,0	25,03	4,92	,033	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>G. camelopardalis</i>
LB сум	51	90,4	266,1	153,4	34,19	,000	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>G. camelopardalis</i>
AR средн	52	4,0	7,9	5,92	1,01	,200	<i>Suina</i>	Крупн антилопы	<i>G. camelopardalis</i>	<i>T. eurycerus</i>
AR сум	52	24,6	47,1	36,14	6,04	,056	<i>Suina</i>	Крупн антилопы	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>T. eurycerus</i>

сум – суммарная; средн – средняя

Амплитуды SB и LB aROM имеют высокие положительные корреляции (Пирсон $r > 0,5$) с абсолютной длиной шеи (мм) и особенно с длиной шеи относительно длины туловищной части позвоночника (Таблица 16), а также друг с другом (Таблица 17).

3.5.1.3 Амплитуда AR aROM

Амплитуды суммарного AR aROM у различных парнокопытных находится в интервале 25° (от 24,6° до 47,1°). ANOVA указывает на статистически значимые различия в амплитудах суммарных aROM у различных групп парнокопытных ($F = 3,186$, $p = 0,005$). Однако апостериорные множественные сравнения позволяет выделить только свиней (для которых характерен минимальный средний AR 30.9°) и крупных антилоп (mean = 43.1°).

3.5.2 Отдел Tf суставов

t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что средний LB aROM в суставах краниальной половины отдела Tf суставов статистически значимо выше, чем aROM в каудальной половине ($n=48$, mean diff = 2,1°, $t = 9,155$, $p < 0,001$, 95% CI: от 1.6° до 2.5°) (Таблица 18).

3.5.2.1 Амплитуда SB aROM

Средняя подвижность в краниальной половине отдела Tf суставов у парнокопытных различается более чем в два раза (Таблица 18). Наибольшая средняя подвижность отмечена у кабанов, гну, бегемотов, бизонов, зубров и бородавочника (6,5-9,2°), наименьшая – у Antilopinae и овец (<5°).

Таблица 16. Коэффициент корреляции Пирсона (*r*) между амплитудами aROM в суставах различных отделов (строки таблицы) с числовыми и метрическими характеристиками позвоночного столба (столбцы таблицы). Чем выше положительная корреляция, тем темнее коричневый цвет в ячейке, чем выше величина отрицательной корреляции, тем темнее синий цвет в ячейке. Ячейки с незначимыми корреляциями оставлены белыми.

	aROM	Число позвонков		Число суставов			Длина									Пропорции длины			Масса тела
		T	L	Rf	Tf	RfL	C	T	L	S	Rf	Tf	RfL	T+L+S	T+L	C/(T+L+S)	T/(T+L)	Tf/(T+L)	
Rf	SB сум	-,175	,164	,437	,132	-,207	,617	,006	,045	-,200	,577	,008	-,161	-,045	,018	,762	-,017	,156	-,035
	LB сум	-,157	,058	,519	,365	-,466	,826	,288	,272	,117	,805	,309	-,015	,224	,295	,883	,135	,415	,199
	AR сум	-,239	,187	-,172	,391	-,411	-,084	-,034	,049	-,056	-,018	-,086	-,177	-,068	-,010	-,167	-,183	,009	-,015
Tf	SB средн ^a	,067	-,184	-,087	-,139	,046	-,141	,143	,041	,233	-,134	,121	,103	,176	,118	-,316	,194	-,013	,105
	SB сум	,060	-,108	-,033	,274	-,296	-,020	,183	,061	,251	-,022	,258	-,069	,203	,153	-,181	,148	,192	,137
	LB средн	-,187	,205	-,121	,225	-,114	,099	-,112	-,013	-,193	,099	-,012	-,148	-,078	-,086	,253	-,216	,020	-,135
	LB сум	-,118	,096	,020	,627	-,534	,244	,122	,141	,044	,228	,319	-,169	,132	,133	,292	-,028	,544	,085
	AR средн	-,162	,105	-,132	-,008	,011	-,057	-,109	-,066	-,084	-,047	-,012	-,147	-,045	-,100	,007	-,123	-,026	-,203
Суставы 16-20	SB сум	-,386	,454	-,221	-,381	,462	-,336	-,470	-,268	-,393	-,323	-,414	-,270	-,406	-,428	-,180	-,548	-,486	-,356
	LB сум	-,176	,202	-,196	,281	-,140	-,142	,020	,122	,063	-,142	,143	-,086	,086	,053	-,172	-,233	,212	-,025
	AR сум	,008	-,031	,099	,785	-,678	,272	,353	,308	,297	,256	,484	-,035	,347	,354	,142	,107	-,696	,277
RfL	SB RfL средн	-,400	,425	-,225	-,079	,170	-,145	-,467	-,220	-,473	-,155	-,394	-,321	-,431	-,414	,160	-,492	-,221	-,519
	SB L средн	-,338	,330	-,225	-,129	,185	-,162	-,411	-,216	-,426	-,179	-,402	-,255	-,411	-,371	,091	-,404	-,269	-,482
	SB RfL сум	-,370	,531	-,314	-,593	,749	-,413	-,594	-,246	-,531	-,405	-,625	-,108	-,511	-,515	-,129	-,632	-,723	-,576
	SB L сум	-,685	,783	-,407	-,123	,326	-,119	-,447	,038	-,459	-,141	-,365	-,181	-,358	-,317	,097	-,778	-,316	-,558
	LB RfL средн	,132	-,112	,189	,216	-,225	-,092	-,001	-,054	-,010	-,078	,097	-,167	,008	-,016	-,072	,098	,295	-,113
	LB L средн	,179	-,216	,232	,054	-,150	-,184	-,013	-,130	-,028	-,174	,054	-,150	-,039	-,050	-,200	,182	,197	-,133
	LB RfL сум	,029	,228	-,086	-,528	,656	-,469	-,366	-,182	-,312	-,466	-,395	-,004	-,308	-,326	-,401	-,301	-,523	-,387
	LB L сум	-,514	,648	-,241	,028	,192	-,162	-,246	,169	-,272	-,170	-,083	-,101	-,140	-,128	-,102	-,605	-,047	-,407
	AR RfL средн	,148	-,119	,308	,225	-,257	,066	,118	,036	,049	,079	,157	-,080	,094	,098	,041	,175	,308	,072
	AR L средн	,073	-,053	,307	,137	-,184	,009	,032	-,009	-,041	,019	,092	-,123	,004	,021	,001	,099	,236	-,012
	AR RfL сум	,114	,021	,211	-,046	,078	-,102	-,030	-,008	-,045	-,075	-,023	-,029	-,006	-,024	-,090	,008	,012	-,058
	AR L сум	-,137	,217	,123	,121	-,057	-,008	-,033	,095	-,108	-,004	,056	-,077	-,018	,006	-,006	-,153	,143	-,098
Lumbosacral	SB	-,299	,352	-,170	-,399	,457	-,484	-,675	-,414	-,617	-,475	-,656	-,363	-,631	-,623	-,148	-,605	-,582	-,531
	LB	,099	,065	,292	-,245	,237	,067	-,183	-,157	-,312	,149	-,161	-,126	-,198	-,182	,308	-,023	-,066	-,208
	AR	,205	-,004	,462	-,004	,009	,271	,000	-,043	-,156	-,338	,035	-,075	-,018	-,013	,389	,103	,139	-,021

a – средняя SB была учтена только для краниальной половине Tf отдела позвоночника; другие сокращения те же, что и в Таблицах 3 и 4

Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в SB aROM в различных группах парнокопытных в краниальной половине отдела Tf суставов ($\chi^2 = 23,616$, $p = 0,003$). Самые низкие значения средних рангов характерны для Antilopinae и Giraffidae (9,9 и 13,5; mean = 4,6° и 4,9°, соответственно), а самые высокие для Hippopotamidae и Suina (38 и 39,43; mean = 6,2° и 6,7°, соответственно). Подвижность в краниальной половине отдела Tf суставов имеет значимую отрицательную корреляцию ($r =$

Таблица 17. Коэффициент корреляции Пирсона (*r*) между амплитудами aROM в различных отделах позвоночного столба. Аббревиатуры и цвета такие же как в таблице 16.

		Rf			Tf				Суставы 16-20	RfL									Lumbo-sacral											
		SB сум	LB сум	AR сум	SB сум	LB средн	LB сум	AR средн	AR сум	SB сум	LB сум	AR сум	SB RfL средн	SB L средн	SB RfL сум	SB L сум	LB RfL средн	LB L средн	LB RfL сум	LB L сум	AR RfL средн	AR L средн	AR RfL сум	AR L сум	SB	LB	AR			
Rf	SB сум																													
	LB сум	.860																												
	AR сум	.179	.143																											
Tf	SB средн ^a	-.248	-.248																											
	SB сум	-.174	-.041	.179																										
	LB средн	.040	.182	-.041																										
	LB сум	.101	.390	.138	.704																									
	AR средн	.081	.197	.008	.113	.286																								
	AR сум	-.027	.129	.240	.045	.371	.264	.783																						
	AR сум	-.027	.129	.240	.045	.371	.264	.783	.726																					
Суставы 16-20	SB сум	.094	-.087	.028	-.009	.210	.278	.277																						
	LB сум	-.024	.036	.202	.020	.316	.210	.277	.736																					
	AR сум	.148	.362	.425	-.082	.368	.201	.241	.736	.611																				
RfL	SB RfL средн	.248	-.040	.202	-.272	-.128	.074	.093	.611	-.004	.736																			
	SB L средн	.191	-.010	.188	-.260	-.180	.021	.031	.484	-.122	.736	-.147																		
	SB RfL сум	.049	-.252	-.106	-.140	-.252	.029	-.176	.708	.957	-.086	.778	-.147																	
	SB L сум	.222	.029	.180	-.309	-.188	.079	.096	.570	.873	.017	.778	.778	-.147																
	LB RfL средн	.039	.049	.118	.131	.203	.206	.306	.031	.293	.704	.293	.293	-.147																
	LB L средн	-.020	-.050	.049	.226	.203	.184	.245	.031	.406	.017	.556	.556	-.147																
	LB RfL сум	-.126	-.333	-.236	.130	-.067	.137	-.095	.380	.842	.421	.778	.778	-.147																
	LB L сум	.121	-.008	.113	-.028	.079	.247	.301	.380	.756	.617	.778	.778	-.147																
	AR RfL средн	.121	.150	.138	.088	.100	.050	-.142	-.142	.957	.617	.778	.778	-.147																
	AR L средн	.119	.122	.110	.081	.090	.078	.181	-.074	.756	.495	.778	.778	-.147																
	AR RfL сум	.043	-.012	.009	.081	.002	.048	.045	-.074	.756	.495	.778	.778	-.147																
	AR L сум	.140	.098	.111	.030	.064	.116	.211	.051	.756	.495	.778	.778	-.147																
Lumbo-sacral	SB	-.024	-.245	-.024	-.272	-.309	.090	.045	.024	-.286	.507	.507	-.147																	
	LB	.188	.120	-.239	.119	-.044	.213	-.058	.048	.467	.361	.361	-.147																	
	AR	-.069	.039	.033	-.042	.045	.051	-.020	-.066	.080	.151	.151	-.147																	

-0,316, $p = 0,035$) с длиной шеи относительно длины туловищной части позвоночника (Таблица 16) и суммарной амплитудой SB aROM в поясничном отделе ($r = -0,309$, $p = 0,031$) (Таблица 17).

Таблица 18. Амплитуды aROM в отделе Tf суставов позвоночного столба

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB средн ^a	50	4,00	9,10	5,48	1,03	,004	<i>Antilopinae</i>	<i>Suina</i>	<i>S. tatarica</i>	<i>S. scrofa</i>
SB сум	50	42,5	79,1	56,47	9,54	,200	<i>Camelidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>O. aries</i>	<i>B. bonasus</i>
LB средн	49	9,25	13,93	11,80	1,11	,054	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>C. liberiensis</i>	<i>O. leucoryx</i>
LB средн ^a	48	9,71	15,41	12,71	1,32	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>M. moschiferus</i>
LB средн ^b	48	8,03	13,42	10,78	1,33	,080	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>O. moschatus</i>	<i>S. scrofa dom.</i>
LB сум	49	76,0	145,5	116,93	16,73	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>H. amphibius</i>	<i>B. bonasus</i>
AR средн	48	8,90	13,50	11,35	1,12	,044	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>C. liberiensis</i>	<i>O. leucoryx</i>
AR средн ^a	48	8,98	15,00	12,22	1,37	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>M. moschiferus</i>
AR средн ^b	48	7,70	13,00	10,37	1,28	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>O. moschatus</i>	<i>S. tatarica</i>
AR сум	48	73,1	140,2	111,58	16,79	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>H. amphibius</i>	<i>B. bonasus</i>

a – в краниальной половине Tf отдела; b в каудальной половине Tf отдела

Суммарный SB aROM в отделе Tf суставов различается у парнокопытных почти в два раза (Таблица 18). ANOVA указывает на статистически значимые различия в суммарном aROM в различных группах ($F = 2,457$, $p = 0,025$). Однако в однородных подмножествах (и только по Duncan) возможно отличить только Camelidae и Antilopinae (с наименьшими mean = 47,9°) от Bovini (с наибольшим mean = 65,5°).

3.5.2.2 Амплитуда LB aROM

Суммарный LB aROM в отделе Tf суставов у парнокопытных различается в два раза, а средний LB aROM различается менее чем в два раза (Таблица 18). ANOVA указывает на статистически значимые различия в суммарном LB aROM в различных группах парнокопытных ($F = 8,385$, $p < 0,001$). Апостериорные множественные сравнения показывают, что в подмножество с низким суммарным aROM попадают Hippopotamidae (mean = 84,5°) с высоким суммарным aROM крупные антилопы, Giraffidae и Bovini (mean = 131,7°, 133,5° и 136,3°). Напротив, средний LB aROM в отделе Tf суставов различается статистически незначимо ($F = 2,088$, $p = 0,055$). Апостериорные множественные сравнения выделяют только подмножество с самым низким aROM, представленное Hippopotamidae (mean = 9,7°) в.

3.5.2.3 Амплитуда AR aROM

Суммарный AR aROM в отделе Tf суставов у парнокопытных различается в два раза, средний несколько меньше чем в два раза (Таблица 18). Как средняя ($F = 2,510$, $p = 0,023$),

так и суммарная ($F = 6,682, p < 0,001$) амплитуды AR aROM различаются статистически значимо в различных группах парнокопытных. По апостериорным множественным сравнениям (по Tukey's HSD и Duncan) к подмножеству с низким средним AR aROM относятся Hippopotamidae (mean = 9.0°). Подмножество с низким суммарным aROM также включает Hippopotamidae (mean = 78.4°), подмножество с высокой суммарной aROM включает крупных антилоп и Bovini (mean = 127.0° и 131.5°).

3.5.3 aROM в переходном отделе от Tf к RfL суставам

Переход между Tf и RfL типом суставов зигапофизов происходит у изученных парнокопытных начиная с 16-го сустава (T9-T10) и заканчивая 20-м суставом (T13-T14) (Таблица 2 в Приложении 2).

3.5.3.1 Амплитуда SB aROM

Суммарный SB aROM в переходной области у исследованных парнокопытных различается в два с половиной раза (Таблица 19). ANOVA указывает на статистически значимые различия между группами копытных ($F = 3,139, p = 0,008$). Апостериорные множественные сравнения показывают (по Tukey's HSD и Duncan), что подмножество с наименьшим суммарным aROM включает Hippopotamidae и Giraffidae (mean = 26,2° и 26,6°, соответственно). Подмножество с наибольшим суммарным aROM включает Cervidae и Caprinae (mean = 36,3° и 37,8°, соответственно). ANOVA указывает на статистически значимые различия в суммарном aROM у парнокопытных, использующих различную форму бега ($F = 2,696, p = 0,035$). Апостериорные множественные сравнения показывают (по Tukey's HSD и Duncan), что прыжковая форма бега (mean = 41,8°) относится к подмножеству с самым высоким суммарным aROM.

Таблица 19. Амплитуды aROM в переходном от Tf к RfL отделе позвоночного столба

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB сум	47	17,8	47,5	33,37	5,53	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Caprinae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>C. capreolus</i>
LB сум	48	26,6	59,9	48,19	6,84	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>B. gaurus</i>
AR сум	48	10,6	46,4	28,62	9,13	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Bovini</i>	<i>S. scrofa dom.</i>	<i>B. bonasus</i>

SB aROM в переходном отделе имеет значимые отрицательные корреляции почти со всеми линейными характеристиками позвоночника (r от -0,323 до -0,47) (Табл. 16), а также высокие положительные корреляции со средним и суммарным SB aROM в RfL суставах и поясничном отделе (r от 0,484 до 0,708) (Таблица 17).

3.5.3.2 Амплитуда LB aROM

Суммарный LB aROM в переходном отделе различается в два раза (Таблица 19). ANOVA указывает на статистически значимые различия между разными группами парнокопытных ($F = 7,583$, $p < 0,001$). Апостериорные множественные сравнения показывают, что подмножество с самым низким суммарным aROM включает Hippopotamidae (mean = $33,6^\circ$), а с самым высоким крупных антилоп и Bovini (mean = $53,2^\circ$ и $55,9^\circ$, соответственно). По форме бега ANOVA также указывает на значимые различия ($F = 3,378$, $p = 0,012$). К подгруппе с наименьшим aROM относится ходульная форма бега (mean = $44,1^\circ$), к подмножеству с самым высоким полутяжелая форма бега (mean = $54,8^\circ$).

3.5.2.3 Амплитуда AR aROM

Суммарный AR aROM в переходном отделе различается почти в пять раз (Таблица 19). ANOVA указывает на статистически значимые различия между различными группами парнокопытных ($F = 8,007$, $p < 0,001$). Апостериорные множественные сравнения показывают, что к подмножеству с наименьшим суммарным aROM относятся Hippopotamidae и Suina (mean = $16,3^\circ$ и $21,7^\circ$, соответственно), к подмножеству с самым высоким aROM крупные антилопы, Giraffidae и Bovini (mean = $35,6^\circ$, $38,53^\circ$ и $42,34^\circ$, соответственно). По форме бега ANOVA также указывает на значимые различия ($F = 5,323$, $p = 0,001$). К подмножеству с наименьшим aROM относится таранная форма бега (mean = $21,7^\circ$), к подмножеству с самым высоким aROM полутяжелая форма бега (mean = $40,6^\circ$).

AR aROM в переходном отделе имеет высокую отрицательную корреляцию с суммарным SB aROM в отделе RfL суставов ($r = -0,510$) (Таблица 17).

3.5.4 Отдел RfL суставов

Отдел RfL суставов рассматривается здесь как полностью, так и отдельно для грудных и поясничных RfL суставов. Пояснично-крестцовый сустав рассмотрен отдельно.

t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что средняя SB aROM в отделе RfL суставов статистически значимо превышает SB aROM в отделе Tf суставов ($n = 50$, mean diff = $2,5^\circ$, $t = 10,476$, $p < 0,001$, 95% CI: от $2,0^\circ$ до $3,0^\circ$); LB и AR aROM, напротив, в отделе RfL суставов статистически значимо уступают амплитудам в отделе Tf суставов (**LB**: $n = 48$, mean diff = -2° , $t = -8,518$, $p < 0,001$, 95% CI: от $-2,5^\circ$ до $-1,5^\circ$; **AR**: $n = 48$, mean diff = $-8,8^\circ$, $t = -36,719$, $p < 0,001$, 95% CI: от $-9,3^\circ$ до $-8,4^\circ$).

t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что средняя aROM в поясничном отделе незначительно, но статистически значимо, превышает aROM в грудных RfL суставах как в SB ($n = 50$, mean diff = $0,8^\circ$, $t = 3,986$, $p < 0,001$, 95% CI: от $0,4^\circ$ до $1,2^\circ$), так и в LB ($n = 47$, mean diff = $0,9^\circ$, $t = 4,265$, $p < 0,001$, 95% CI: от $0,5^\circ$ до $1,3^\circ$).

3.5.4.1 Амплитуда SB aROM

Среди различных парнокопытных суммарный SB aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе различается более чем в два раза, а средний SB aROM менее чем в два раза (Табл. 20, 21).

Таблица 20. Амплитуды aROM в отделе RfL суставов, включая грудные RfL суставы

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB средн	48	5,96	10,71	8,01	1,18	,026	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>O. ammon</i>	<i>C. falconeri</i>
SB средн ^a	48	5,15	10,33	7,43	1,18	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Caprinae</i>	<i>C. bactrianus</i>	<i>C. capreolus</i>
SB сум	48	36,3	86,3	63,45	13,58	,200	<i>Giraffidae</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>B. bison</i>	<i>C. capreolus</i>
SB сум ^a	48	5,9	39,6	15,49	8,33	,049	<i>Giraffidae</i>	<i>Suina</i>	<i>S. caffer</i>	<i>S. scrofa</i>
LB средн	46	7,75	13,93	9,80	1,35	,200	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>A. cervicapra</i>	<i>C. gnou</i>
LB средн ^a	46	6,7	13,9	9,20	1,63	,096	<i>Camelidae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>O. aries</i>	<i>S. caffer</i>
LB сум	46	54,4	114,3	77,65	13,55	,090	<i>Giraffidae</i>	<i>Suina</i>	<i>G. camelopardalis</i>	<i>S. scrofa dom.</i>
LB сум ^a	46	6,9	52,3	19,42	10,12	,009	<i>Camelidae</i>	<i>Suina</i>	<i>S. scrofa</i>	<i>L. guanicoe</i>
AR средн	46	0,79	6,74	2,55	1,25	,022	<i>Antilopinae</i>	<i>Giraffidae</i>	<i>P. gutturosa</i>	<i>C. gnou</i>
AR сум	46	6,3	49,5	19,96	9,26	,038	<i>Antilopinae</i>	Крупн антилопы	<i>P. gutturosa</i>	<i>T. pecari</i>

a – в грудных RfL суставах.

Таблица 21. Амплитуды aROM в поясничном отделе позвоночного столба

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB средн	48	5,94	11,02	8,22	1,36	,192	<i>Bovini</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>T. pecari</i>	<i>A. cervicapra</i>
SB сум	48	25,6	75,7	47,91	11,83	,200	<i>Hippopotamidae</i>	<i>Antilopinae</i>	<i>C. liberiensis</i>	<i>L. guanicoe</i>
LB средн	46	7,72	14,54	10,10	1,48	,200	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>A. cervicapra</i>	<i>T. pecari</i>
LB сум	46	33,4	85,2	58,35	10,29	,090	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>C. liberiensis</i>	<i>C. gnou</i>
AR средн	46	0,56	6,91	2,51	1,36	,020	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>A. cervicapra</i>	<i>C. gnou</i>
AR сум	46	2,26	41,46	14,54	7,75	,200	<i>Hippopotamidae</i>	Крупн антилопы	<i>H. amphibius</i>	<i>C. gnou</i>

ANOVA показывает, что средние амплитуды SB aROM в группах парнокопытных статистически значимо отличаются как по суммарным (**RfL:** $F = 6,606$, $p < 0,001$; **поясничный отдел:** $F = 7,448$, $p < 0,001$), так и по средним значениям aROM (**RfL:** $F = 2,983$, $p = 0,010$; **поясничный отдел:** $F = 3,172$, $p = 0,007$).

Отдел RfL суставов. Апостериорные множественные сравнения (по Tukey's HSD и Duncan) показывают, что к подмножеству копытных с самыми низкими средними значениями aROM относятся *Hippopotamidae* и *Bovini* (mean = 6,9° и 7,1°, соответственно). К подмножеству копытных с самыми низкими суммарными амплитудами aROM относятся *Giraffidae* и *Bovini* (mean = 42,2° и 48,4°, соответственно). Подсемейство *Antilopinae*

относится к подмножеству с самым высоким средним и суммарным aROM (mean = 9.5° и 75.7°). ANOVA показывает, что средний и суммарный SB aROM статистически значимо отличаются у парнокопытных, использующих различные формы бега (Средний aROM: F = 3,180, p = 0,017; Суммарный aROM: F = 4,583, p = 0,002). Подмножество с наименьшей подвижностью в суставах включает виды, адаптированные к полутяжелой форме бега (Средний aROM: 7,1°; Суммарный aROM: 50,0°). Подмножество с наибольшей подвижностью в суставах включает виды, адаптированные к прыжково-скоростной и прыжковой (Средний aROM: 8,6° и 9,8°; Суммарный aROM: 71,9° и 73,4°) формам бега.

Поясничный отдел. Апостериорные множественные сравнения показывают, что к подмножеству копытных с наименьшими средними амплитудами aROM относятся Bovini (mean = 7,1°). К подмножеству копытных с самыми низкими суммарными амплитудами aROM относятся Hippopotamidae и Giraffidae (mean = 30,5° и 34,6°, соответственно). Подсемейство Antilopinae относится к подмножеству с самым высоким средним и суммарным aROM (Средний aROM: 10,2°, Суммарный aROM: 61,1°). Вместе с Antilopinae к подмножеству с самым высоким суммарным aROM относятся Caprinae и Camelidae (mean = 54,8° и 60,3°, соответственно). ANOVA показывает, что средний и суммарный SB aROM статистически значимо отличаются у парнокопытных, использующих различные формы бега (Средний aROM: F = 2,500, p = 0,047; Суммарный aROM: F = 3,317, p = 0,014). Виды, адаптированные к полутяжелой форме бега (Средний aROM: 7,1°; Суммарный aROM: 40,2°), принадлежат к подмножеству с наименьшей aROM. К подмножеству с наибольшим aROM относятся виды, адаптированные к прыжково-скоростной и прыжковой (Средний aROM: 8,9° и 9,7°; Суммарный aROM: 56,5° и 58,4°) формам бега. В контексте среды обитания (ANOVA: F = 4,314, p = 0,009), горные виды (mean = 56,1°) принадлежат к подмножеству с более высокой амплитудой суммарного aROM.

Как средняя, так и суммарная SB aROM имеет значимые отрицательные корреляции со всеми переменными, отражающими линейные размеры позвоночного столба (Пирсон r от -0,317 до -0,625) (Таблица 16), а также отрицательные корреляции с AR aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе (r от -0,297 до -0,437, p от 0,045 до 0,003) (Таблица 17).

3.5.4.2 Амплитуда LB aROM

Суммарный LB aROM как в поясничном отделе, так и в отделе RfL суставов различается у парнокопытных более чем вдвое, средний LB aROM менее чем в два раза (Таблица 20, 21).

ANOVA показывает, что средние значения в различных группах парнокопытных различаются статистически значимо только по суммарным aROM (RfL: F = 3,430, p = 0,005; Поясница: F = 5,324, p < 0,001).

Отдел RfL суставов. Апостериорные множественные сравнения показывают, что к подмножеству с наименьшим суммарным LB aROM относятся Giraffidae (mean = 55,2°), к подмножеству с наибольшим Suina (mean = 94,3°).

Поясничный отдел. Апостериорные множественные сравнения показывают, что к подмножеству с минимальным суммарным LB aROM относятся Hippopotamidae и Giraffidae (mean = 36.3° и 43.6°, соответственно), к подмножеству с максимальным крупные антилопы (mean = 67.0°).

Суммарный LB aROM в отделе RfL суставов имеет отрицательную корреляцию с линейными размерами позвоночного столба (Пирсон r от -0,308 до -0,469) (Таблица 16).

3.5.4.3 Амплитуда AR aROM

Как средняя, так и суммарная AR aROM в отделе RfL суставов низкая (Таблица 20, 21). ANOVA не показывает статистически значимых различий в средних значениях AR aROM среди различных групп парнокопытных (как в средних, так и в суммарных амплитудах AR aROM) ни по одной из группирующих переменных.

Средний AR aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе имеет значимые отрицательные корреляции со средними и суммарными SB aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе (r от -0,297 до -0,437, p от 0,047 до 0,003) (Таблица 17).

3.5.5 Пояснично-крестцовый сустав

t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что SB aROM в пояснично-крестцовом суставе, рассчитанный по специализированной формуле, в среднем незначительно, но статистически значимо превышает SB aROM, рассчитанный по стандартной формуле ($n = 233$, mean diff = 2,1°, $t = 7,286$, $p < 0,001$, 95% CI: 1,5°-2,7°). У 157 особей SB aROM, рассчитанный по специализированной формуле, больше, чем рассчитанный по стандартной формуле, а у 73 образцов меньше. Амплитуды aROM, рассчитанные по разным формулам, статистически значимо коррелируют друг с другом (Пирсон $r = 0,373$, $p < 0,001$).

Было проанализировано отдельно две подвыборки: $L_{\text{post}} < L_{\text{pre}}$ (Рис. 11 б) и $L_{\text{post}} \geq L_{\text{pre}}$ (Рис. 11 в). В первом случае угол γ , соответствующий глубине зафасеточной ямки, сравнивался с углом β в соответствии с различающимися членами в использованных для расчета формулах. Во втором случае угол γ сравнивался с угловой суммой $\alpha + \beta$ в соответствии с отличием второй формулы от стандартной.

В подвыборке $L_{\text{post}} < L_{\text{pre}}$ среднее значение угла γ в пояснично-крестцовом суставе составляет 6,7°. t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что угол γ немного, но статистически значимо превышает угол β ($n = 66$, mean diff = 1,21°, $t = 2,261$, $p = 0,027$, 95%

CI: 0,1-2,3°). У 38 особей угол γ больше, чем угол β , а у 28 особей он меньше. Углы γ и β не имеют статистически значимой корреляции между собой (Pearson $r = -0,211$, $p = 0,089$).

В подвыборке $L_{\text{post}} \geq L_{\text{pre}}$ среднее значение угла γ в пояснично-крестцовом суставе составляет 11,4°. t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что угол γ значительно превышает сумму углов $\alpha + \beta$, причем разница примерно в два раза больше, чем в предыдущем случае ($n = 157$, mean diff = 2,8°, $t = 8,744$, $p < 0,001$, 95% CI: 2,2-3,4°). У 118 особей угол γ больше, чем сумма углов $\alpha + \beta$, а у 39 особей он меньше. Углы γ и $\alpha + \beta$ статистически значимо коррелируют между собой (Пирсон $r = 0,325$, $p < 0,001$).

Отличие угла γ от β (в подвыборке $L_{\text{post}} < L_{\text{pre}}$) и от $\alpha + \beta$ (в подвыборке $L_{\text{post}} \geq L_{\text{pre}}$) в различных таксономических группах парнокопытных показало, что стопорная ямка оказывает существенное влияние на амплитуду SB aROM (Рис. 19). Зафасеточное пространство существенно увеличивает aROM у представителей Tragulidae, мелких антилоп, Tayassuidae и Moschidae (увеличение в среднем составляет от 5,0° до 7,8°). Напротив, у Camelidae, Giraffidae, Suidae и Bovini амплитуды SB aROM сокращаются (уменьшение в среднем составляет от 0,7° до 1,4°).

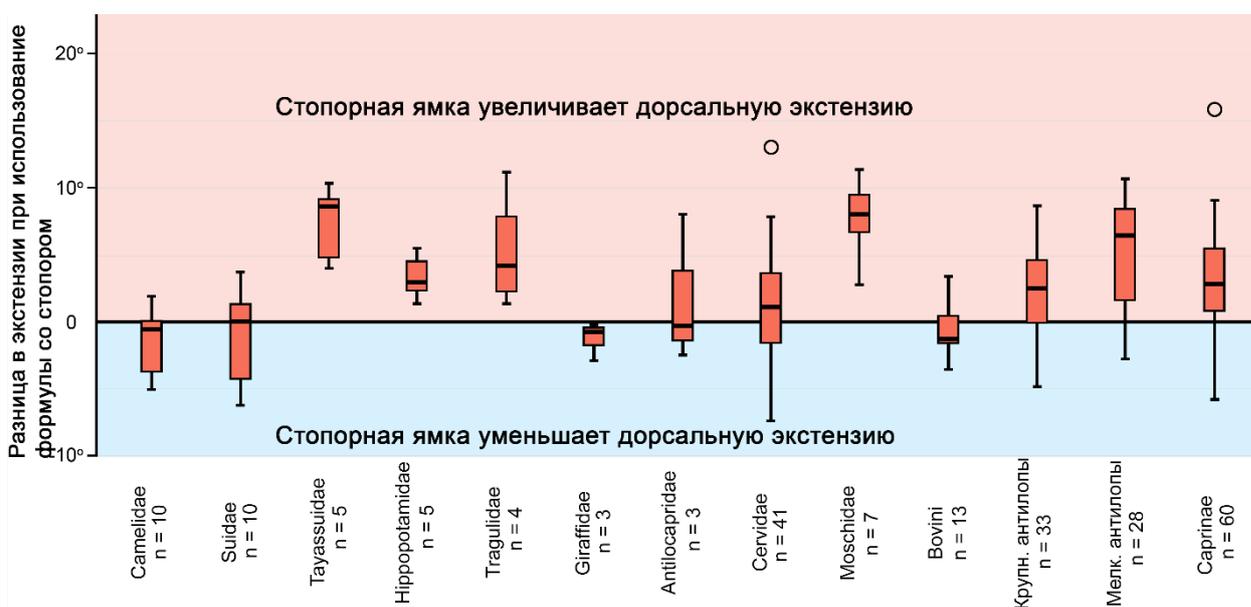


Рис. 19. Разница между амплитудами SB aROM подсчитанными по стандартной формуле для RfL суставов и по формуле для суставов с ограничителем дорсальной экстензии в различных группах парнокопытных. Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

3.5.5.1 Амплитуда SB aROM

Подвижность в пояснично-крестцовом суставе характеризуется у парнокопытных развитием дорсальной гиперэкстензии. t -тест Стьюдента для парных выборок показывает, что SB aROM в пояснично-крестцовом суставе в среднем на 6° выше, чем подвижность в

обычных поясничных суставах ($n = 50$, $\text{mean diff} = 6,0^\circ$, $t = 11,150$, $p < 0,001$, $95\% \text{ CI}: 5,0-7,1^\circ$) (Рис. 20).

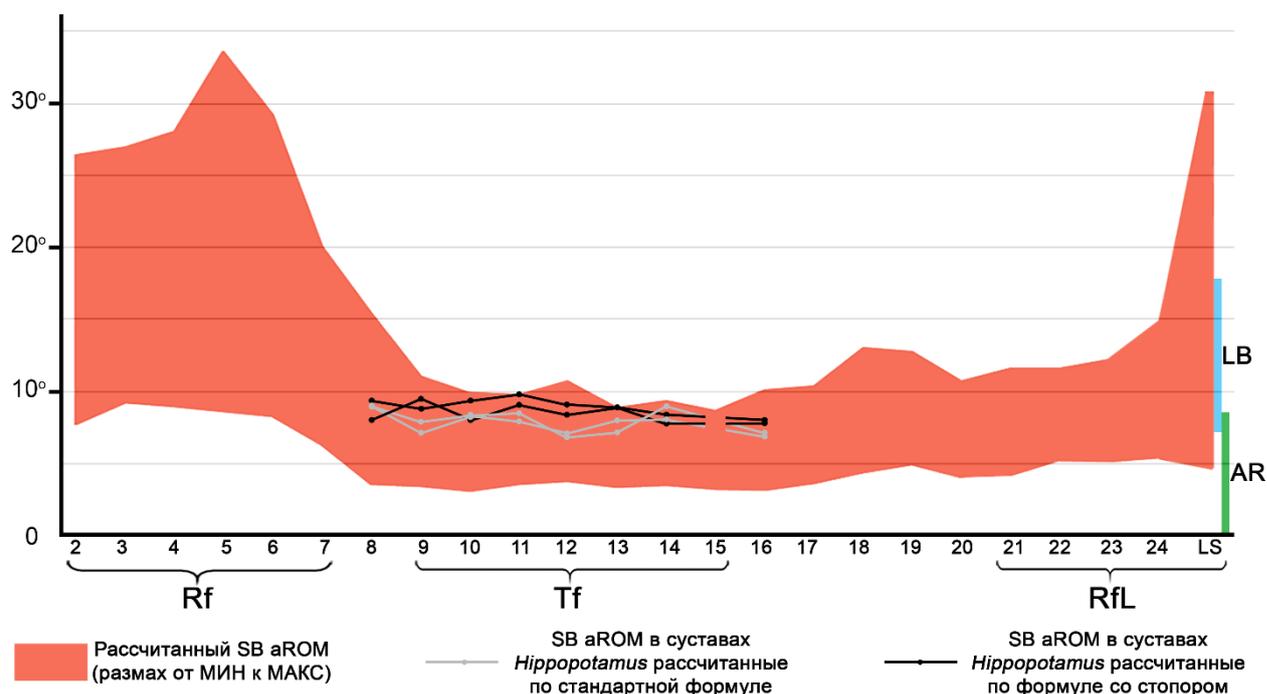


Рис. 20. Изменчивость SB aROM (диапазон от максимума до минимума) в предкрестцовых межпозвоночных суставах у парнокопытных. Ось абсцисс градуирована по номерам суставов. Rf – радиальные фасетки; Tf – тангенциальные фасетки; RfL – радиальные фасетки с замком. Амплитуды aROM в пояснично-крестцовом суставе были рассчитаны по специализированным формулам. Черные линии представляют SB aROM в Tf суставах бегемота, рассчитанные по специализированным формулам; серые линии представляют SB aROM в Tf суставах бегемота, рассчитанные по стандартной формуле для Tf суставов. Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

Амплитуда SB aROM в пояснично-крестцовом суставе различается у парнокопытных почти в семь раз (Таблица 22, Таблица 4 в Приложении 2). Вариабельность SB в пояснично-крестцовом суставе выше, чем в шейных суставах (SD : $4,34^\circ$ против $2,95^\circ$). Минимальная амплитуда SB в пояснично-крестцовом суставе была отмечена у жирафа, окапи, лося, кистеухой свиньи, овцебыка и бегемота ($4,5-7,9^\circ$), а максимальная у джейрана, сомалийской газели, голубого дукера, ориби, архара и дик-дика ($23,1-31,2^\circ$) (Рис. 21 а).

Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия SB aROM в пояснично-крестцовом суставе в различных группах парнокопытных ($n = 232$, $\chi^2 = 91,933$, $p < 0,001$). Наименьший средний ранг подвижности характерен для Giraffidae, Bovini и Hippopotamidae ($9,83-41,60$; $\text{mean}: 7,4-11,0^\circ$), наибольший средний ранг характерен для мелких антилоп и Moschidae ($178,66-199,36$; $\text{mean} = 20,2-20,3^\circ$) (Рис. 21 б). Относительно формы бега ($n = 219$, $\chi^2 = 82.770$, $p < 0,001$), самый низкий средний ранг характерен для видов, адаптированных к ходульной и полутяжелой формам бега ($38,23-49,89$; $\text{mean} = 11,0-$

11,2°), а самый высокий средний ранг отмечен у видов, адаптированных к прыжковой и прыжково-скоростной формам бега (129,02-148,06; mean = 16,9-18,6°). Относительно среды обитания (n = 219, $\chi^2 = 82,770$, p < 0,001), самый высокий средний ранг отмечен у горных видов (134,47; mean = 17,1°).

Таблица 22. aROMs в пояснично-крестцовом суставе

Переменная	N	Мин	Макс	Средн	SD	K-S test (p)	Семейство		Вид	
							Мин	Макс	Мин	Макс
SB	233	4,53	31,19	15,68	4,34	,037	Giraffidae	Antilopinae	<i>G. camelopardalis</i>	<i>M. saltiana</i>
LB	232	7,32	17,96	10,54	1,44	,000	Hippopotamidae	Suina	<i>R. tarandus</i>	<i>P. tajacu</i>
AR	231	,0	8,49	2,14	1,2	,000	Antilopinae	Giraffidae	Несколько	<i>P. tajacu</i>
LS /Lumb ^a	50	11,0	31,5	22,9	5,2	,200	Camelidae	Hippopotamidae	<i>A. alces</i>	<i>S. scrofa</i>

^a – SB aROM в поясничнокрестцовом суставе/суммарная SB aROM в поясничном отделе, включая поясничнокрестцовый сустав

SB aROM в пояснично-крестцовом суставе имеет положительные корреляции с количеством поясничных (Pearson $r = 0,352$) и RfL суставов ($r = 0,457$) (Таблица 16), а также с SB aROM (средней и суммарной) в отделе RfL суставов и поясничном отделе ($r = 0,467-0,617$) (Таблица 17). Подвижность в пояснично-крестцовом суставе также имеет отрицательные корреляции с линейными размерами позвоночного столба (r от -0,363 до -0,675) и массой тела ($r = -0,531$) (табл. 16).

В подвыборке парнокопытных среднего размера (масса между 34,5-139 кг), ANOVA указывает на значительные различия в амплитудах SB aROM в пояснично-крестцовом суставе в зависимости от формы бега ($F = 8,778$, p < 0,001). Подмножество с более низким SB aROM включает виды, адаптированные к скоростной и таранной формам бега (mean = 13,5-13,9°), а под множество с более высоким SB aROM включает виды, адаптированные к прыжковой и прыжково-скоростной формам бега (mean = 16,9-17,3°) (Рис. 22 в). Корреляция между амплитудой SB aROM в пояснично-крестцовом суставе и массой тела в подвыборке парнокопытных среднего размера не является статистически значимой (Пирсон $r = -0,140$, p = 0,170).

Степенная регрессия между SB aROM (°) в пояснично-крестцовом суставе и массой тела (кг), построенная для всей выборки ($SB\ aROM = 28,913 \cdot m^{-0,146}$) демонстрирует статистически значимое значение $R^2 = 0,367$ ($F=133,158$, p < 0,001) (Рис. 22 б). Регрессии построенные для подвыборок копытных, для которых характерны различные формы бега оказались статистически не значимыми для скоростной, прыжковой, полутяжелой и таранной форм бега ($R^2 = 0,000-0,049$, p = 0,312-0,903). Только у прыжково-скоростной и ходульной форм бега регрессия оказалась статистически значимой ($R^2 = 0,203$ и $0,273$, p <

0,001 и 0,013, соответственно), но доля объясненной дисперсии в этих подвыборках заметно ниже, чем в общей совокупности. В подвыборке парнокопытных среднего размера (34,5-139 кг) регрессия не является статистически значимой ($R^2 = 0,031$, $F = 2,992$, $p = 0,087$).

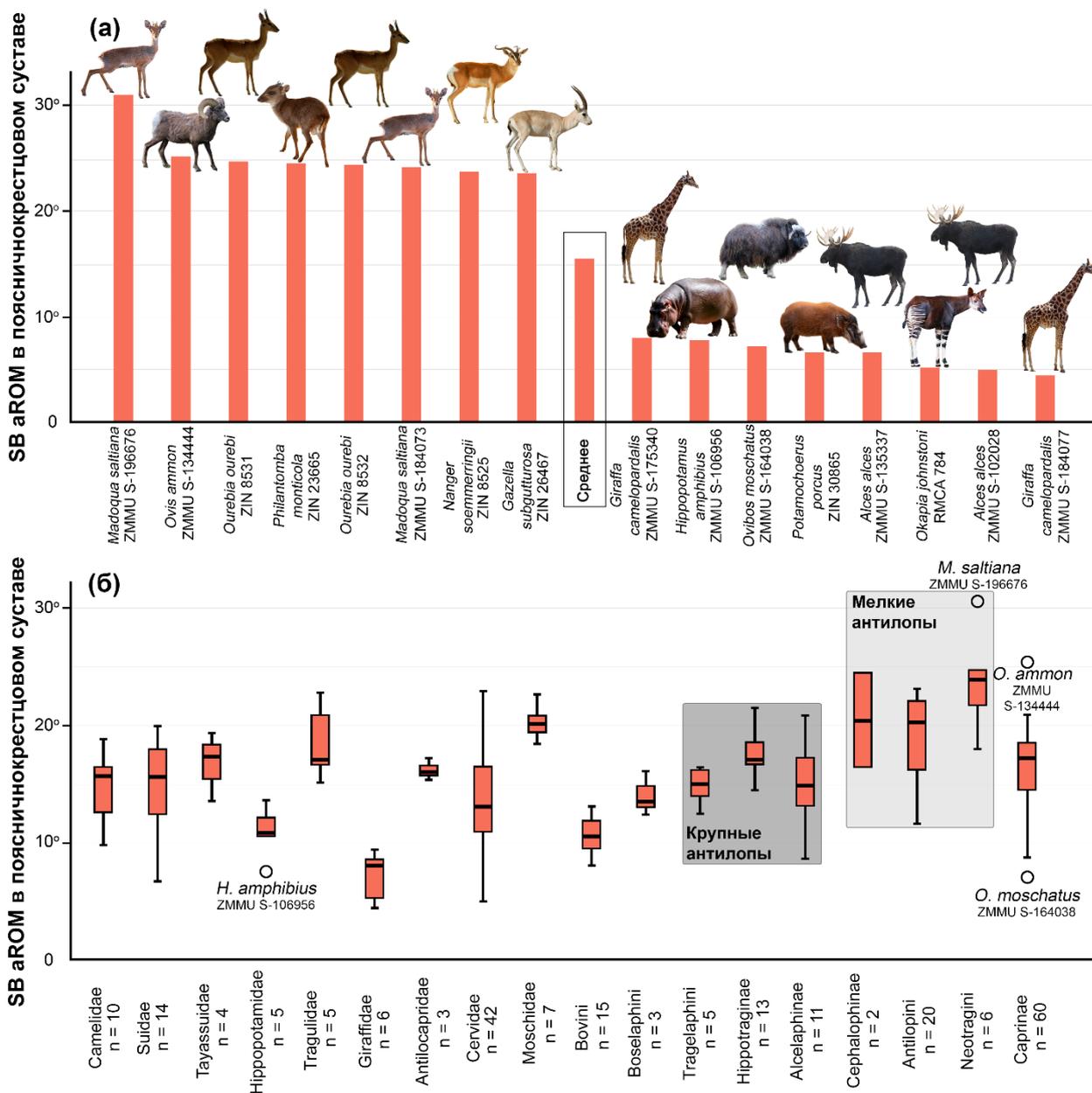


Рис. 21. (а) Парнокопытные с самым высоким и самым низким SB aROM в пояснично-крестцовом суставе. На диаграмме показаны восемь максимальных и восемь минимальных значений среди исследованных особей. (б) Разнообразие SB aROM в пояснично-крестцовом суставе у различных групп парнокопытных. Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

3.5.5.2 Амплитуда LB aROM

Критерий Вилкоксона для связанных выборок показывает, что LB aROM в пояснично-крестцовом суставе статистически не отличается от LB aROM в поясничных суставах ($n = 48$, $p = 0,080$). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в средних значениях LB aROM в пояснично-крестцовом суставе в различных

группах парнокопытных ($n = 230$, $\chi^2 = 85,302$, $p < 0,001$). Самый низкий средний ранг характерен для Hipporotamidae и Bovini (27,60-58,54; mean = 9,1-9,6°), самый высокий средний ранг отмечен у Tragulidae, Antilocapridae, Suidae, Camelidae и Tayassuidae (160-221; mean = 11,1-13,8°). Относительно формы бега ($n = 217$, $\chi^2 = 49,837$, $p < 0,001$), самый низкий средний ранг характерен для полутяжелой формы бега (59,63; mean = 9,6°), а самый высокий средний ранг отмечен для таранной формы (185; mean = 12,6°).

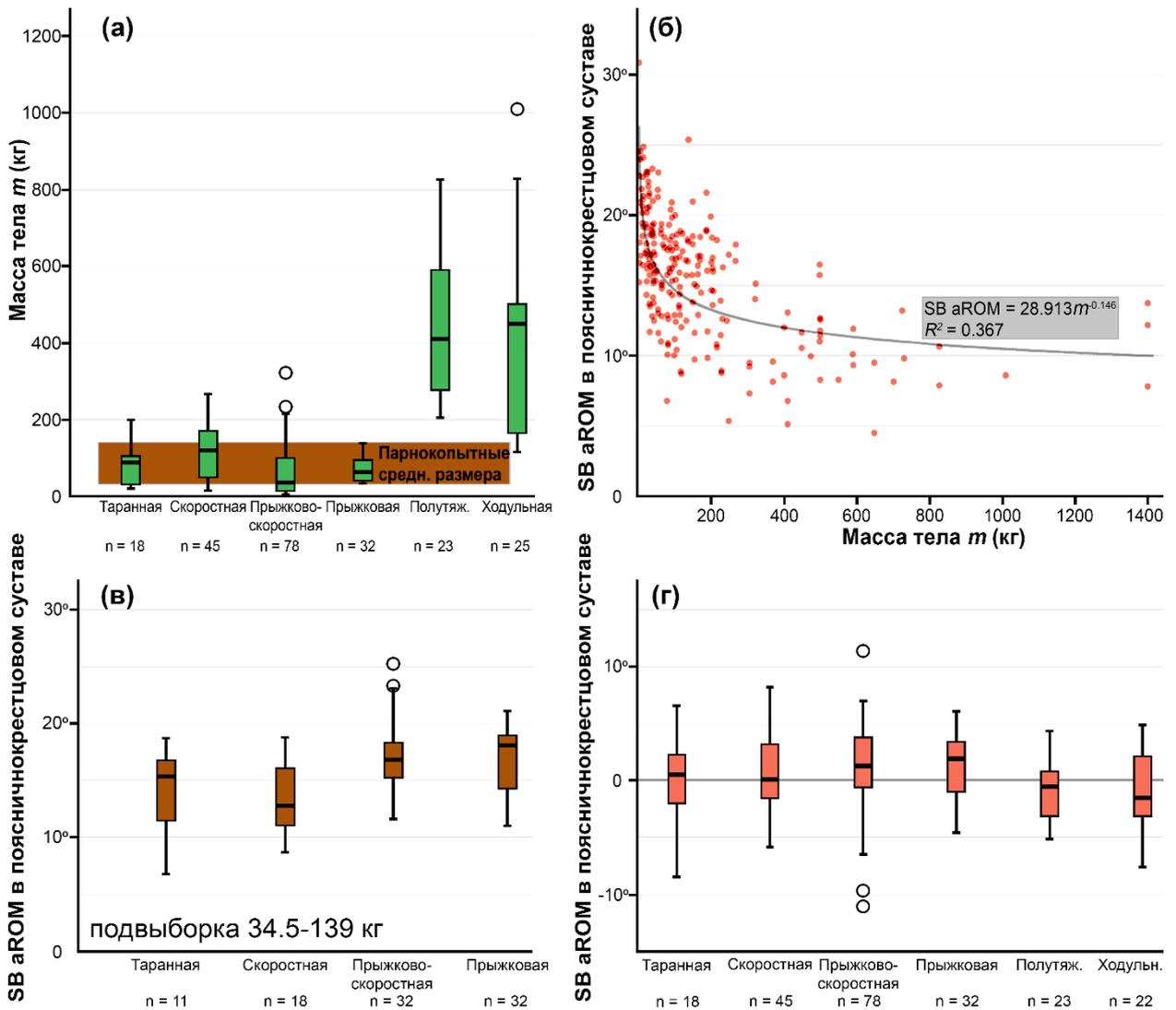


Рис. 22. (а) Масса тела (в кг) изученных парнокопытных: подвыборка парнокопытных среднего размера (коричневый прямоугольник). (б) Степенная регрессия между SB aROM и массой тела. (в) Изменчивость SB aROM в пояснично-крестцовом суставе в подвыборке парнокопытных среднего размера (34,5-139 кг), использующих различные формы бега. (г) Отклонения амплитуд SB aROM в пояснично-крестцовом суставе у парнокопытных, использующих различные формы бега, от аллометрической линии регрессии, показанной на (б). Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

3.5.5.3 Амплитуда AR aROM

Критерий Вилкоксона для связанных выборок показывает, что AR aROM в пояснично-крестцовом суставе не отличается статистически от AR aROM в поясничных суставах того же животного ($n = 48$, $p = 0,388$). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия в среднем AR aROM в пояснично-крестцовом суставе в различных группах парнокопытных ($n = 230$, $\chi^2 = 53,020$, $p < 0,001$). Самый низкий средний ранг характерен для крупных антилоп, Bovini, Hippopotamidae и Cervidae (79,15-93,5; mean = 1,6-1,8°), самый высокий средний ранг характерен для Tragulidae, Camelidae, Giraffidae и Tayassuidae (162,1-212; mean = 2,7-4,6°). Относительно формы бега ($n = 217$, $\chi^2 = 24,269$, $p < 0,001$), самый низкий средний ранг отмечен у представителей полутяжелой формы бега (79; mean = 1,7°), а самый высокий для представителей таранной (123,86; mean = 2,8°) и ходульной (150,26; mean = 2,8°) форм бега.

3.5.6 Сагиттальная подвижность в Tf суставах бегемота

Как было отмечено в методике, в каждом из девяти Tf суставов у бегемота (ZIN 24305 и ZIN 24577) презигапофизы имеют глубокую зафасеточную ямку с отчетливой задней стенкой, выполняющей роль ограничителя против гиперэкстензии для постзигапофиза предыдущего позвонка (Рис. 12). Это позволило рассчитать SB aROM для этих суставов, используя как стандартную формулу, так и специализированную формулу, подобную той, что была разработана для пояснично-крестцового сустава (Раздел 2.3.3).

Среднее значение SB aROM в Tf суставах гиппопотама при использовании стандартной формулы составляет 5,8°, а при использовании специализированной формулы 7,5°. *t*-тест Стьюдента для парных выборок показывает, что эти значения отличаются статистически значимо ($n = 16$, mean diff = 1,6°, $t = 3,828$, $p = 0,002$, 95% CI: 0,7-2,6°; Рис. 20).

3.5.7 Подвижность позвоночника у Tragulidae

В отделах Rf и Tf суставов не обнаружено каких-либо примечательных особенностей рассчитанных aROM у Tragulidae. Однако, Tragulidae сильно выделяются относительно других парнокопытных по подвижности в переходном отделе (16-20й суставы) и в отделе RfL суставов. Суммарная SB aROM в переходном локусе позвоночного столба у Tragulidae самая высокая среди всех изученных видов (mean = 47,3°). Эта амплитуда почти на 10° выше соответствующего максимума среди других парнокопытных (Caprinae mean = 37,8°). Суммарный LB aROM в переходном отделе у Tragulidae (mean = 55,8°) находится на уровне максимума у других парнокопытных (53,2-55,9° у крупных антилоп и Bovini).

Суммарные и средние амплитуды SB и LB aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе позвоночника являются самыми высокими среди парнокопытных. Суммарный SB

aROM в отделе RfL суставов у Tragulidae (mean = 94,4°) превышает соответствующее значение у Antilopinae на ~19° и Caprinae на ~24°. Суммарный LB aROM в отделе RfL суставов у Tragulidae (mean = 103,0°) превышает соответствующее значение у Suina на ~9° и у крупных антилоп на ~22°. Суммарный SB aROM в поясничном отделе (mean = 70,7°) превышает это значение у Antilopinae на ~9,5° и у Camelidae на ~10,5°; суммарный LB aROM в поясничной области (mean = 75,7°) превышает это значение у крупных антилоп на ~ 8,5° и у Camelidae на ~ 12°.

Помимо этого, морфология остистых отростков в поясничном отделе у Tragulidae заметно отличается от других парнокопытных. У них нет выраженного расширения отростков в кранио-каудальном направлении, и визуально их остистые отростки больше похожи на таковые у хищников. Это может быть связано с небольшим размером и весом оленьков, которые не требуют развития массивного связочного аппарата для укрепления позвоночного столба и, в частности, поясничного отдела.

3.6 Чувствительность формул к травмам и патологиям

Среди изученных особей особое внимание привлекает экземпляр гуанако (ZMMU S-113400), для которого характерны последствия серьезной прижизненной травмы в межпозвоновом суставе C5-C6 (см. Рис. 17 м). Травма представлена крупным разрастанием костной ткани на вентральной стороне тел позвонков C5 и C6. Разрастание сильно ограничивала подвижность в суставе, но не лишала его подвижности полностью. Как результат это повреждение повлияло на размер фасеток зигапофизов. Амплитуда SB и LB в суставе C5-C6 этого экземпляра гуанако (SB = 12,5°; LB = 22,5°) значительно ниже, чем подвижность в этом суставе (C5-C6) у всех других исследованных Camelidae (n = 5: SB = 20,8-32,4°; LB = 34,5-41,6°).

Этот пример показывает, что у взрослых животных с патологиями в суставах позвоночного столба эти патологии могут отражаться на размере и геометрии фасеток зигапофизов. Как показано выше, влияние этих повреждений на aROM может быть оценено с помощью механистической модели, используемой в этом исследовании.

3.7 Функциональный анализ шейного отдела у парнокопытных

Шейный отдел является наиболее мобильной частью позвоночника с точки зрения SB и LB aROM (Рис. 16 а, б, Рис. 20). Средние амплитуды SB (15,3°) и LB (25,0°) в Rf суставах значительно превышают средние амплитуды SB и LB в Tf (SB: 5,5°; LB: 11,8°) и RfL суставах (SB: 8,0°; LB: 9,8°). Это неудивительно, поскольку шея у парнокопытных является основным манипулятором для взаимодействия со средой обитания.

Относительная длина шейного отдела различается у парнокопытных почти в шесть раз (фотографии позвоночника приведены в Belyaev et al., 2021в). 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, оленьков 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. 16).

Наиболее подвижным суставом шейного отдела у млекопитающих является сустав между атлантом и эпистрофеем (Wilke et al., 1997a, 2011), который в отличие от всех остальных межпозвоночных суставов млекопитающих является синовиальным (Табл. 23). AR aROM в суставе между атлантом и эпистрофеем превышает суммарный AR aROM во всех остальных суставах шейного отдела. SB aROM варьирует от среднего для шейных суставов (у лошадей и свиней) до очень высокого (у овец) (Таблица 23). LB aROM превышает средний LB aROM в шейном отделе только у овец.

Таблица 23. Сравнение амплитуд *in vitro* aROM в суставе между атлантом и эпистрофеем (C1-C2) и других суставах (Rf тип) в шейном отделе у млекопитающих

Вид	SB aROM (°)		LB aROM (°)		AR aROM (°)	
	C1-C2	Rf суставы (средняя)	C1-C2	Rf суставы (средняя)	C1-C2	Rf суставы (средняя)
<i>Homo sapiens</i> ^a	23,8	11,98	8,3	10,54	75,9	11,92
<i>Equus ferus caballus</i> ^б	16,2	27,72	3,9	31,87	107,5	1,68
<i>Ovis aries</i> ^в	50,3	14,53	34,5	24,02	98,0	10,88
<i>Sus scrofa</i> ^г	15,1	12,18	9,0	14,1	58,2	4,03

a – Wen et al., 1993; б – Clayton & Townsend, 1989б; в – Wilke et al., 1997a; г – Wilke et al., 2011.

Радиальный (Rf) тип суставов зигапофизов характерен для типичных шейных суставов (C2-T1) у парнокопытных (Virchow, 1907; Slijper, 1946). Почти у всех парнокопытных переход от радиального к тангенциальному типу фасеток происходит на первом грудном позвонке (T1). Исключение составляют жирафы (но не окапи), пекари и один из двух изученных карликовых бегемотов. У этих копытных сустав T1-T2 имеет Rf тип зигапофизов, переход от Rf к Tf типу суставов происходит у них на втором грудном позвонке (T2), таким образом у них имеется дополнительный сустав шейного типа.

В Rf суставах шейного отдела подвижность у парнокопытных распределена неравномерно (Рис. 15 а, б). Более высокие амплитуды SB и LB aROM наблюдаются в каудальных шейных суставах (C4-C5, C5-C6 и C6-C7). В более краниальных суставах (C2-

С3 и С3-С4) и в суставе между шей и туловищем (С7-Т1) амплитуды aROM в среднем на 2,5-3,5° ниже.

SB и LB aROM имеют максимальную вариабельность именно в суставах шейного отдела позвоночника. Амплитуда SB в Rf суставах имеет SD = 2,9°, LB SD = 4,9°. Во всех остальных отделах позвоночника SD строго ниже 2°.

Суммарная подвижность в отделе Rf суставов у различных парнокопытных различается в SB aROM более чем вдвое, а в LB aROM почти втрое. При этом, подвижность в шейном отделе имеет очень высокую положительную корреляцию с удлинённостью шейного отдела относительно длины туловищной части позвоночника (Рис. 23). При этом, корреляция удлинённости шеи с LB aROM (Pearson $r = 0,884$) несколько выше, чем с SB aROM (Pearson $r = 0,781$).

Наименее подвижные Rf суставы характерны для животных с короткой шей и большой, тяжелой головой: Suina, Hippopotamidae и Bovini (Рис. 23). Аналогично, низкая подвижность шеи была ранее отмечена у черного носорога (Беляев, 2018). Интересно отметить, что у некоторых Bovini, в частности у африканского и азиатского буйволов, один сустав имеет заметно повышенный aROM (особенно SB), что морфологически выражено в заметном увеличении длины суставных фасеток постзигапофизов впередилежащего позвонка в суставе. Так, у африканского буйвола SB aROM в C4-C5 составляет 23° против mean = 11,7° в пяти остальных суставах, у азиатского буйвола SB aROM в C5-C6 составляет 22,4° против mean = 11,0° в пяти остальных суставах, у гаура SB aROM в C7-T1 составляет 18,2° против mean = 12,5° в пяти остальных суставах.

Наиболее подвижные Rf суставы характерны для самых длинношеих парнокопытных – Camelidae и Giraffidae (Рис. 23). Это согласуется с данными других исследований (Dzemski and Christian, 2007; Stolworthy et al., 2015; Müller et al., 2021). Рассчитанные значения aROM (SB, LB и AR) для лам и гуанако очень близки к *in vitro* данным для лам и альпаки, полученным Stolworthy et al., (2015) (Табл. 24). Это подтверждает обоснованность выбора общих для парнокопытных значений коэффициентов K_R и K_S для расчета aROM.

Интересно отметить, что 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 R^2 (0,013, $p = 0,420$ и 0,016, $p = 0,384$, соответственно). Это не удивительно, учитывая, что наиболее подвижные шеи характерны для таких огромных животных, как жирафы и верблюды. Это указывает на то, что аллометрический рост не является препятствием для увеличения подвижности шейного отдела.

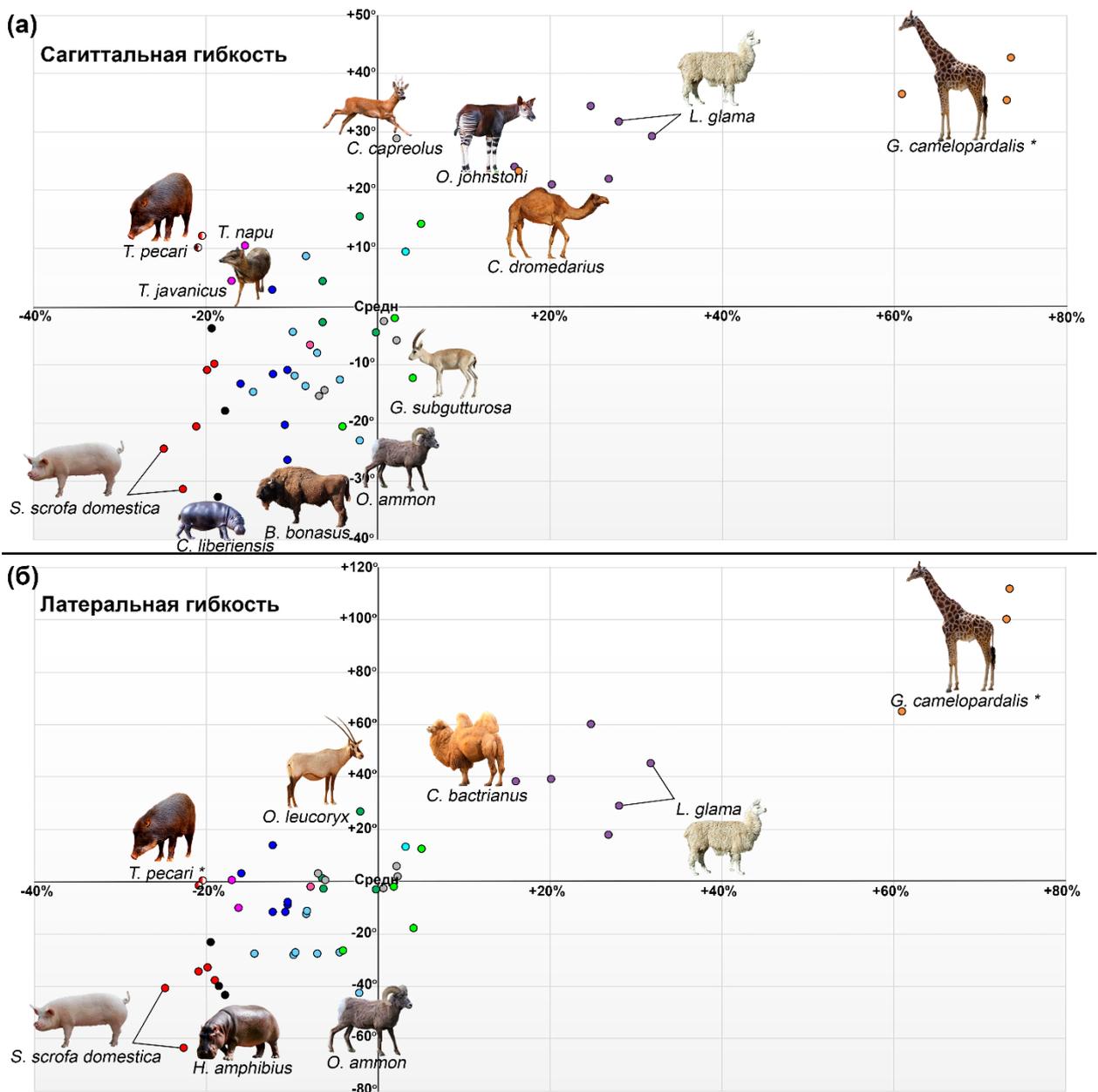


Рис. 23. Подвижность в шейном отделе у парнокопытных. (а) SB aROM; (б) LB aROM. На оси абсцисс находится удлиненность шеи как пропорция (в %) длины шеи к длине туловищной части позвоночника (Т+L+S). На оси ординат находится суммарная подвижность (°) в Rf суставах. За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов (относительная длина шеи 44,8%; суммарный SB aROM 93,66°; суммарный LB aROM 153,4°). Цвет кружков указывает на таксономическую группу: Suidae (красный), Tayassuidae (красный/белый), Camelidae (фиолетовый), Giraffidae (оранжевый), Hipporotamidae (черный), Tragulidae (сиреневый), Antilocapridae (бирюзовый), Moschidae (розовый), Caprinae (голубой), Antilopinae (салатовый), Bovini (синий), крупные антилопы (зеленый). Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

У всех исследованных нами жирафов Rf тип суставов зигапофизов, характерен для дополнительного сустава T1-T2. Уникальная морфология позвонков и суставов в локусе С6-T2 у жирафов рассматривалась исследователями как адаптация для увеличения длины и

подвижности шейного отдела. Так, Р. Ланкастер (Lankester, 1908) считал, что первый туловищный позвонок у жирафа (T1) цервикализирован, а Н. Солониас (Solounias, 1999) полагал, что шея жирафа действительно имеет один дополнительный позвонок, ‘добавленный’ в шейный отдел на участке C2-C6. Морфометрические аргументы в пользу цервикализации T1 были представлены в нескольких недавних исследованиях (Danowitz and Solounias, 2015; Müller et al., 2021). М. Гунджи и Х. Эндо (Gunji и Endo, 2016) показали, что у жирафа, в отличие от родственного ему окапи, происходит смещение прикрепления наиболее каудальных пучков *m. longus colli* на один сустав каудальнее (от C7 к T1). Амплитуда SB aROM в суставе T1-T2 несколько снижена по сравнению с впередилежащими суставами (C6-C7, C7-T1), но все же в три раза превышает aROM в последующих грудных суставах. Таким образом, подвижность сустава T1-T2 у жирафов типична скорее для шейного отдела. Рассчитанные данные хорошо согласуются с данными М. Гунджи и Х. Эндо (Gunji и Endo, 2016), в среднем SB и LB aROM, рассчитанные для сустава T1-T2 ($n = 3$, **SB**: mean = 10,8°; **LB**: mean = 25,9°) у жирафов ниже, чем в других Rf суставах (**SB**: mean = 15-25,8°; **LB**: mean = 30,5-41,8°), но существенно выше, чем в трех последующих Tf суставах грудного отдела (**SB**: mean = 4,8-6,0°; **LB**: mean = 12,7-14,7°). Интересно отметить, что оценки SB aROM, сделанные с помощью манипуляций 3D моделями позвонков (Müller et al., 2021) в суставе C7-T1 у жирафа (55,2°), по меньшей мере, в два раза завышены по сравнению с экспериментальными и рассчитанными данными.

Таблица 24. Сравнение латеральной подвижности в шейном отделе у ламы и альпаки полученной за мерами на скелетно-связочных препаратах и рассчитанной в данной работе.

Вид	LB aROM (°)											
	<i>In vitro</i> ^a			Различные значения коэффициентов K_R и K_S								
				<i>Sus</i> коэффициенты			<i>Ovis</i> коэффициенты			Общие коэффициенты		
	Мин	Макс	Средн	Мин	Макс	Средн	Мин	Макс	Средн	Мин	Макс	Средн
<i>Lama glama</i>	29,7	35,0	32,8	15,8	36,1	27,99	21,7	47,3	37,51	19,2	41,6	33,02
<i>Lama guanicoe</i>	N/A	N/A	N/A	17,8	33,8	25,91	25,7	46,0	35,48	22,5	40,3	32,57
<i>Vicugna pacos</i>	13,3	36,4	28,4	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A

^a – Stolworthy et al., 2015; суставы 2, 3, 5 были исследованы для *L. glama*, и 3-7 для *V. pacos*, однако амплитуды aROM для отдельных суставов не представлены

3.7.1 Особенности морфологии суставов в шейном отделе у Giraffidae и Camelidae

Интересно отметить, что морфологические адаптации к наибольшему среди парнокопытных увеличению амплитуд SB и LB aROM реализуются различным образом у Giraffidae и Camelidae.

Сочленение тел позвонков. У верблюдов и лам передние и задние торцы тел шейных позвонков являются слегка выпуклыми (Рис. 16 м, н). При такой конструкции наибольшая толщина межпозвоночных дисков (и, соответственно, длина коллагеновых волокон, их

образующих) наблюдается в области фиброзного кольца, а наименьшая в области пульпарного ядра (Stolworthy et al., 2015). Увеличение длины волокон *annulus fibrosus* приводит к увеличению амплитуды растяжения этих волокон и как следствие к увеличению возможного смещения тел позвонков друг относительно друга. У жирафов и окапи тела позвонков имеют ярко выраженную опистоцельную форму с вогнутыми задними и выпуклыми передними торцами. Эта выпуклость является наиболее сильной среди всех парнокопытных (см. Рис. 16 о).

Механическим преимуществом обоих типов морфологии по сравнению с плоскими торцами платицельных позвонков является уменьшение радиуса вращения в суставе. Сокращение радиуса вращения характерно для любых высококомобильных суставов (см. дополнительные объяснения для пояснично-крестцового сустава в разделе 3.9), поскольку это позволяет достичь большего углового отклонения при той же амплитуде движения в суставе зигапофизов. Выпуклые тела позвонков позволяют 'зафиксировать' мгновенную ось вращения вокруг точки максимальной кривизны торца схожим образом с тем, как это происходит в синовиальных суставах. Не удивительно, что только для шейного отдела позвоночника млекопитающих (для которого характерны более или менее выпуклые торцы тел позвонков) значение калибровочного коэффициента K_R оказалось ниже 1 ($K_R = 0,69$). В суставах с плоскими торцами тел позвонков мгновенные оси могут гораздо свободнее передвигаться в пределах межпозвонковых дисков.

Сочленение суставных отростков. У Camelidae увеличение длины дуги движения происходит за счет увеличения длины фасеток презигапофизов позадилежащего позвонка в суставе. *t*-тест Стьюдента для парных выборок показывает, что длина фасеток презигапофизов в шейных суставах значительно превышает длину фасеток постзигапофизов предыдущего позвонка ($n = 72$, mean diff = 5,59 мм, $t = 9,802$, $p < 0,001$, 95% CI: от 4,46 до 6,73 мм). У Giraffidae, напротив, увеличение aROM происходит за счет увеличения длины фасеток постзигапофизов впередилежащего позвонка. *t*-тест Стьюдента для парных выборок показывает, что длина фасеток постзигапофизов значительно превышает длину фасеток презигапофизов ($n = 48$, mean diff = 9,93 мм, $t = 8,135$, $p < 0,001$, 95% CI: от 7,46 до 12,38 мм).

Геометрически центр взаимодействия фасеток постзигапофизов с фасетками презигапофизов последующего позвонка находится в центре меньшей из них. Таким образом, при сгибании и разгибании шеи в сагиттальной плоскости центр взаимодействия двух сочленовных фасеток не смещается относительно тела позвонка, несущего меньшую из них. То есть, у жирафов этот центр неподвижен по отношению к более каудальному позвонку, а у верблюдов по отношению к более краниальному. Причиной таких различий в

конструкции может быть связан с уровнем, на котором животное питается. Представители Camelidae питаются подножным кормом на уровне земли (высота питания <0,5 м), а Giraffidae листьями деревьев на уровне выше сочленения шеи с туловищем. В обоих случаях центр взаимодействия фасеток в каждом суставе шейных позвонков фиксирован относительно того позвонка, который расположен ниже. В чем заключается преимущество такого расположения является вопросом для будущих исследований.

3.7.2 Турнирные бои и морфология шейных позвонков у Caprinae

Специфическая морфологическая адаптация была отмечена в шейном отделе у всех исследованных особей подсемейства Caprinae (*Capra falconeri*, *Ovibos moschatus*, *Ovis ammon*, *Ovis aries*). Передние и задние торцы позвонков у представителей Caprinae практически плоские (платицельные). Передние торцы тел шейных позвонков в вентральной части имеют парные выросты, направленные латерокраниально (Рис. 24). Задние торцы имеют соответствующие по форме углубления, которые через межпозвонковый диск соединяются с вышеупомянутыми выростами позадилежащего позвонка. Такая конструкция позволяет увеличить площадь соприкосновения тел позвонков. Причиной для такого строения могут являться перегрузки, испытываемые шейным отделом у представителей этого подсемейства полорогих во время турнирных боев. У других турнирных видов (Cervidae, Bovini, антилопы) тела шейных позвонков имеют скорее опистоцельный вид и не характеризуются дополнительными выростами на торцах. Это различие может быть связано со спецификой турнирных боев среди Caprinae, которые характеризуются жесткими столкновениями головами. Их форма турнирных боев характеризуется как таранная (ramming) и фехтовальная (fencing), а не колющие удары (stabbing) и борьба (wrestling), как у других турнирных видов (Vander Linden & Dumont, 2019). Вероятно, что столкновения головами могут требовать формирования дополнительных механизмов для предотвращения травм шейных суставов.

Для тех видов парнокопытных, которые используют ramming как форму турнирных боев характерны более короткие и широкие тела позвонков и более высокие невральные дуги, чем у видов, адаптированных к другим формам боя (Vander Linden & Dumont, 2019). Такая морфология позвонков может способствовать поглощению высоких ударных нагрузок на сустав во время столкновения головами. Увеличение ширины и уменьшение длины тел позвонков не приводит у Caprinae к значительному уменьшению длины шеи по отношению к длине туловища. В исследованной выборке средняя длина шеи относительно длины туловищной части позвоночника у Caprinae (mean = 37,2%) лишь немного уступает крупным антилопам (mean = 40,8%) и Cervidae (mean = 41,9%). Единственным

представителем Caprinae со значительно укороченной шеей является овцебык (30,8%), длина шеи которого соответствует таковой у бычьих (29,3-34,7%).

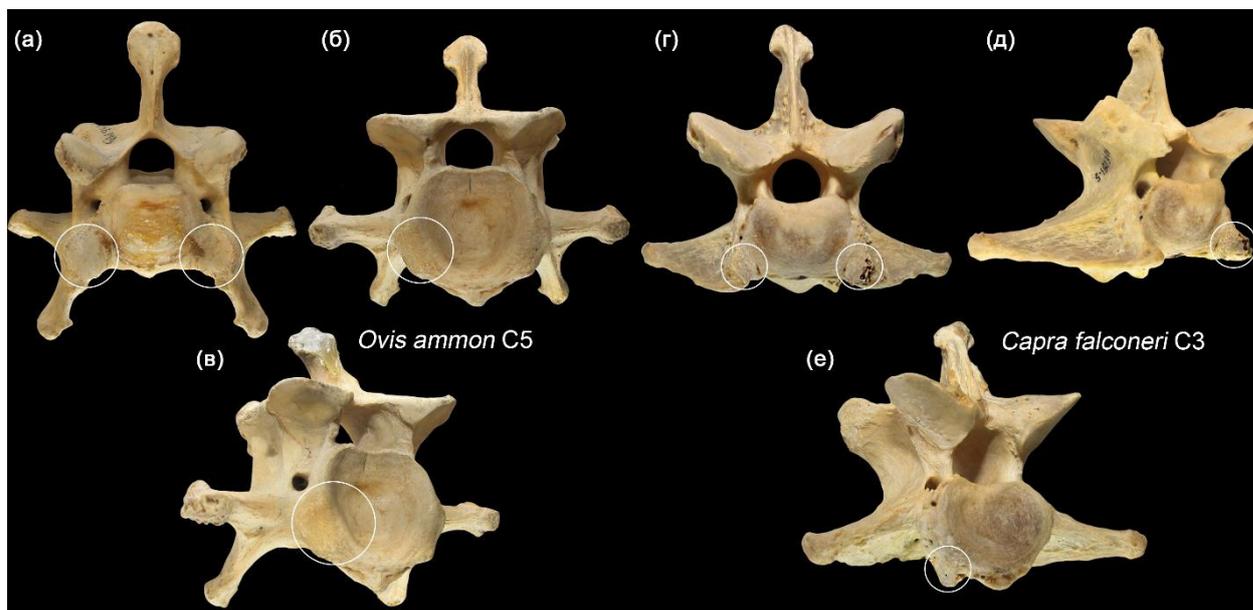


Рис. 24. Дополнительные выросты на торцах тел шейных позвонков у Caprinae. *Ovis ammon* (ZMMU S-146149): вид спереди (а), вид сзади (б), вид сзади и сбоку (в). *Capra falconeri* (ZMMU S-181396): вид спереди (г), вид спереди и сбоку (д), вид сзади и сбоку (е). Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

Стоит отметить, что суставы C5-C6 и C6-C7 у овец характеризуются чрезвычайно высокими (для млекопитающих) значениями AR aROM (в среднем 18,9° и 17,5°) (Wilke et al., 1997a). Две другие составляющие подвижности (SB и LB aROM) также достигают наибольших величин в этих двух суставах. Это может указывать на то, что Caprinae используют активную амортизацию возникающих перегрузок во время лобовых столкновений в турнирных боях задействуя все три компонента межпозвонковой подвижности.

3.8 Комплексная роль грудного отдела

3.8.1 Поглощение кинетической энергии в области холки

Наиболее яркой анатомической особенностью грудного отдела у парнокопытных является увеличение длины остистых отростков позвонков (см. Рис. 17; также см. Belyaev et al., 2021в), выраженное тем сильнее, чем крупнее становится животное. Так у бизонов и зубров длина остистых отростков первых грудных позвонков может превосходить 50 см (Зубр, 1979). Подобная специализация связана с высокими нагрузками, которые испытывает эта область позвоночника. Источником этой нагрузки является совместное действие двух факторов: амортизация тела при приземлении на передние конечности и поддержка головы

и шеи. Передняя конечность у парнокопытных не имеет костного сочленения с туловищем (у человека подобное сочленение сохранилось, но лишь в виде ключицы) и соединяется с ним только через мускулатуру (Гамбарян, 1960). Грудная клетка копытного подвешена на передних конечностях с помощью вентральной зубчатой мышцы, которая соединяет внутреннюю сторону лопатки и ребра. В момент приземления передней конечности, когда она начинает опираться на землю, грудная клетка, и сочлененные с ней тяжелая голова и шея (их масса составляет примерно 10% от массы тела), продолжают свое движение к земле, т.е. "проваливаются" между лопатками. Возникшая сила действует на вентральное сгибание позвоночного столба в области холки. Таким образом холка является точкой опоры для всей передней части тела у копытных (Kummer, 1959a, b, Гамбарян, 1972; Schilling and Hackert, 2006). Сокращаясь, зубчатый мускул амортизирует 'падение' туловища между конечностями, плавно тормозя голову и грудную клетку. Для правильного распределения весовой нагрузки на позвоночник, зубчатому мускулу нужна помощь, которую ему оказывает выйная связка, которая через остистые отростки позвонков соединяет голову и шею с областью холки. Голова и шея у млекопитающих с помощью выйной связки интегрированы с туловищем наподобие подвесного моста. Причем местом крепления выйной связки в туловищном отделе выступает именно область холки. Помимо поддержки выйная связка позволяет копытным накапливать и высвобождать упругую энергию при вертикальных колебаниях головы и шеи, которые непрерывно происходят при ходьбе и беге (Loscher et al., 2016), что позволяет идущей шагом лошади экономить до 60% энергии, используемой для поддержания положения головы (Gellman & Bertram, 2002). Вместе с удлинением остистых отростков позвонков также происходит утолщение надостистой связки и увеличение числа волокон межостистых связок (Гамбарян, 1972). П.П. Гамбарян считал всю эту конструкцию "органом жесткости" копытных млекопитающих.

Самым простым способом решить проблему нежелательного сгибания спины было бы простое сращение позвонков в области холки для их полной консолидации. Похожая конструкция характерна, например, для птиц, у которых поясничные, крестцовые и часть хвостовых позвонков срастаются с последними грудными позвонками и костями таза, образуя единую кость – сложный крестец (Ромер и Парсонс, 1992). Однако подобная консолидация никогда не происходит у копытных. Более того, хотя SB aROM в отделе T_f суставов заметно ниже, чем в шейном отделе, наибольших суммарных и средних значений в области холки SB aROM достигает у крупных, тяжелых копытных с массивной передней частью туловища и крупной головой (бегемот, зубр, гну, кабан, свинья; Belyaev et al., 2021b), а самые низкие значения рассчитанного SB aROM характерны для мелких антилоп. Это может свидетельствовать о том, что холка является не органом жесткости, а органом

поглощения кинетической энергии тела при приземлении на передние конечности. Укрепление области холки с помощью более длинных остистых отростков и более мощного связочного аппарата направлены на противодействие нежелательной вентральной флексии. При этом связочный аппарат обеспечивает сравнительно мягкую амортизацию в отличие от прямого механического ограничения, которое может достигаться путем сращения позвонков. Увеличение амплитуды SB aROM приводит к увеличению тормозного пути головы и шеи. Эти составляющие напрямую взаимосвязаны и увеличивают количество механической энергии, которая может быть рассеяна в области холки. Таким образом, увеличение SB aROM как фактор, улучшающий амортизационные свойства холки, положительно коррелирует с увеличением размеров тела.

3.8.2 Вероятная роль зафасеточных ямок в краниальной части грудного отдела у бегемота

Наличие зафасеточных ямок, схожих с пояснично-крестцовым суставом, на презигапофизах в грудных Tf суставах у бегемота является уникальным морфологическим признаком, выделяющим бегемотов среди всех парнокопытных. Основной составляющей подвижности в Tf суставах является AR, а не SB (Belyaev et al., 2021a, б). Однако именно для бегемота, среди всех парнокопытных, характерна практически максимальная амплитуда SB aROM в отделе Tf суставов. Причем, именно зафасеточное пространство обеспечивает дополнительный прирост, в среднем, на $1,64^\circ$ в суставе (Рис. 20). Формирование зафасеточной ямки один из немногих способов увеличения диапазона разгибания в Tf суставах. Это связано с тем, что в отличие от Rf и RfL суставов, тангенциальные фасетки расположены непосредственно на невральной дуге, а не на суставных отростках. Из-за этого фасетка постзигапофиза впередилежащего позвонка при экстензии спины, перемещаясь в границах фасетки презигапофиза позадилежащего позвонка, вскоре сталкивается с невральной дугой в том случае, если последняя не имеет соответствующей ямки.

Что может быть причиной появления подобных ямок в Tf суставах бегемота? Примечательно, что эта же морфологическая особенность характерна как для настоящих, так и для ушастых тюленей (неопубликованные данные). Специфической особенностью передвижения в водной среде, не характерной для движения на суше, является использование маневров в вертикальной (сагиттальной) плоскости. Эти маневры можно разделить на маневры "головой вверх" и "головой вниз", при которых происходит разгибание и сгибание позвоночника, соответственно. У бегемотов подводные маневры с поднятием головы вверх, вероятно, ограничиваются всплытием. Это особенно интересно в связи с тем, что отдел Tf суставов позвоночника вероятно является наиболее важным для маневров при наземной локомоции у млекопитающих благодаря увеличению амплитуд AR

aROM (Belyaev et al., 2021б). Неожиданная морфологическая адаптация бегемота может указывать на то, что этот же отдел может быть важен для вертикальных маневров при подводном передвижении благодаря увеличению амплитуд SB aROM за счет формирования зафасеточных ямок.

3.8.3 Функциональное назначение тангенциальных фасеток

Для парнокопытных, как и для других млекопитающих, характерно изменение ориентации фасеток зигапофизов в туловищной части позвоночника. Изменение типа суставов происходит на T1, или иногда на T2 (Таблица 1 в Приложении 2). На переднем торце переходного позвонка фасетки ориентированы косо между сагиттальной и фронтальной плоскостью, а на заднем торце переходного позвонка фасетки ориентированы уже во фронтальной плоскости. В случае Tf суставов презигапофизы не имеют выростов, а суставные фасетки расположены непосредственно на невральных дугах позвонков (Virchow, 1907; Slijper, 1946). Этот структурный тип практически не встречается среди тетрапода за пределами млекопитающих. Если лишь редкие исключения, например горизонтальные суставы в нескольких предкрестцовых суставах у парейазавров (Kuznetsov, 2020).

Проведенное исследование позвоночника парнокопытных позволяет уточнить функциональные свойства отдела Tf суставов. Он всегда включает суставы 9-15, а также чаще всего 8й (первый грудной) сустав, и у различных парнокопытных суставы вплоть до 20го. В отделе Tf суставов амплитуды SB aROM являются самыми низкими во всем предкрестцовом отделе позвоночника (Рис. 15 а), в то время как амплитуды AR aROM являются самыми высокими (Рис. 15 в). Амплитуда AR существенно выше, чем SB aROM и приблизительно равны LB aROM (Рис. 15 б). Латеральная гибкость в Tf суставах несколько выше, чем в более заднем отделе RfL суставов. Профили LB и AR aROM в отделе Tf суставов параллельны друг другу. Это связано с тем, что оптимальные формулы для обоих составляющих движения имеют здесь одну и ту же пару числитель/знаменатель – W/R_{lat} . Существует лишь небольшая разница в отрицательном множителе второго члена в расчетных формулах: -0,52 для LB и -0,54 для AR. В результате, в каждом межпозвоночном Tf суставе LB и AR aROM примерно равны друг другу. Обе составляющие достигают своих наибольших значений в краниальной половине отдела, которая несколько более подвижна в LB и AR (но не в SB), чем каудальная половина. Наиболее подвижными являются самые краниальные суставы. Копытными с наиболее подвижными Tf суставами в краниальной половине отдела являются такие маневренные бегуны как олени, кабарга, вилорог, крупные и мелкие антилопы. Наименьшие амплитуды LB и AR aROM характерны для Hippopotamidae.

Функциональное значение изменения структурного типа суставов зигапофизов в грудном отделе связано с развитием повышенной AR подвижности, вместо SB, в этой части позвоночного столба. Позвонок, в котором происходит вторая смена фасеток зигапофизов (с Tf типа на RfL) в литературе традиционно называется 'диафрагмальным' (Slijper, 1946). Гипотетическое совпадение отдела Tf суставов и области крепления диафрагмы к позвоночнику наводит на мысль о связи AR-способных Tf суставов с преддиафрагмальной частью туловища млекопитающих. Это предполагает наличие связи осевой ротации с дыхательными движениями, однако трудно представить себе использование ротации туловища в процессе дыхания.

На данный момент существует два предположения об адаптивном значении осевого скручивания в тангенциальных суставах: локомоторное и не локомоторное. Последнее было недавно предложено К. Джонс с соавторами (Jones et al., 2020, 2021) и предполагает использование скручивания тела как возможную адаптацию к грумингу в целях терморегуляции. Однако у четвероногих млекопитающих при вылизывании используется скорее латеральная гибкость шеи и туловища, чем ротация. А эта составляющая движения является исходно хорошо развитой у всех амниот (Zarnik, 1926; Jones et al., 2020) в качестве наследства от способа локомоции включающего боковые изгибы туловища, характерного практически для всех ископаемых и современных рыб.

Локомоторная гипотеза предполагает, что предки млекопитающих могли использовать осевое скручивание в грудных суставах наподобие того, как это делает современная проехидна (Gambaryan and Kuznetsov, 2013). Для этого представителя однопроходных характерен специфический аллюр – схожая с иноходью ходьба с несколько разобщенными шагами передней и задней конечностей. При этом спина проехидны выгнута дугой, а специфический аллюр осуществляется в том числе за счет ротации в верхней точке этой дуги. Ротация позволяет каудальной части туловища раскачиваться из стороны в сторону с некоторой задержкой по сравнению с краниальной частью туловища. Эта рассинхронность важна для достижения динамического равновесия животным, передвигающимися иноходью на низкой скорости. Для ехидновых характерен аллюр, который в терминологии В.Б. Суханова (1968) надо называть медленным шагом в диагональной последовательности со сдвигом в сторону иноходи. В отличие от настоящей иноходи передняя и задняя ноги одной стороны шагают несколько асинхронно. Данный аллюр может быть типичной техникой ходьбы для ранних млекопитающих, для которых была характерна латеральная ориентация конечностей (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997), как и у современных однопроходных (Кузнецов, 1999; Gambaryan and Kuznetsov, 2013). Близкий тип

передвижения был позже обоснован для парейазавров на основании анализа следовых дорожек, а также наличием Tf суставов в предкрестцовом отделе спины (Kuznetsov, 2020).

Повышенная амплитуда AR aROM в грудном отделе благодаря наличию Tf суставов используется и в локомоции териевых млекопитающих, а не только в своеобразной архаичной ходьбе однопроходных. Ключевой функцией ротации в грудном отделе является возможность вращать плоскость передних конечностей в ту или иную сторону относительно плоскости задних конечностей. Поскольку конечности териевых млекопитающих имеют парасагиттальную ориентацию – парасагиттальная плоскость является основной плоскостью, в которой происходят движения внутри конечности, и этой же плоскости проходят основные силы реакции опоры. Так при рытье норы задние конечности роющих передними конечностями млекопитающих неподвижно стоят на земле, а передние копают землю. Осевая ротация в туловище при этом позволяет животному рыть не только перед собой, но и сбоку. Другим примером использования ротации в отделе Tf суставах является маневрирование при беге. Так, независимое вращение краниальной и каудальной половин туловища в левую или правую сторону позволяет зайцам осуществлять резкие смены направления бега (Kuznetsov et al., 2017). Резкие изменения направления движения необходимы растительноядным млекопитающим как механизм обмана преследующего их хищника (Рис. 25). Необходимо отметить, что ребра являются очень удобными рычагами для контроля над осевым скручиванием в суставах.



Рис. 25. Газель Гранта (*Nanger granti*) изменяет направление бега, пытаясь обмануть преследующего ее гепарда (*Acinonyx jubatus*), используя вращение в грудном отделе позвоночника

3.8.4 Активная роль каудальной части грудного отдела во время галопа

Переход от Tf к RfL типу суставов зигапофизов у млекопитающих может либо совпадать (например, у человека) с границей грудного и поясничного отделов, либо располагаться краниальнее (хищные) или каудальнее этой границы (тапиры, носороги). У парнокопытных переход от Tf к RfL суставам всегда происходит строго краниальнее границы между грудным и поясничным отделами (Таблица 2 в Приложении 2). Самый

краниальный и самый каудальный переход различается у исследованных парнокопытных на 6 суставов (от T9-T10 до T14-T15 или от 16^{го} до 21^{го} сустава, соответственно).

Изменение ориентации остистых отростков позвонков (точка антиклинции) от наклона назад на наклон вперед у парнокопытных может совпадать или не совпадать с изменением типа фасеток зигапофизов (Рис. 17). У мелких видов эти два перехода хорошо согласуются друг с другом. У многих крупных видов антиклинция остистых отростков позвонков характерна уже либо для поясничной области, позади не только от Tf-RfL, но даже от грудопоясничного перехода (у Bovini и Camelidae), либо вообще не выражена (у жирафов) (Рис. 17 а, в, д).

Более краниальный или каудальный переход к отделу RfL суставов у разных видов может характеризовать ту область позвоночного столба, в которой активно задействуется сагиттальная гибкость во время бега галопом. Как показали Н. Шиллинг и Р. Хакерт (Schilling & Hackert, 2006), у различных мелких млекопитающих (*Ochotona rufescens*, *Tupaia glis*, *Monodelphis domestica*) во время галопа активно сгибаются не только поясничные, но и некоторые грудные RfL суставы. Того же можно ожидать и для более крупных животных, использующих галоп.

Высокие амплитуды SB aROM в переходной области (16-20^й суставы) характерны для мелких парнокопытных (статистически значимые отрицательные корреляции почти со всеми линейными размерными позвоночника Табл. 16), которые имеют высокую SB подвижность в отделе RfL суставов и, собственно, в поясничном отделе (Табл. 17). Самые низкие амплитуды характерны для самых крупных парнокопытных (Giraffidae и Hippopotamidae). Относительно формы бега, наибольшая суммарная SB aROM в этой области характерна для видов, приспособленных к прыжковой форме бега.

Самые низкие значения AR aROM в этой области характерны для бегемотов и свиней, использующих таранную форму бега. Они характеризуются наиболее краниальным положением перехода от Tf к RfL суставам. Сокращение числа Tf суставов приводит к снижению располагаемой амплитуды осевого скручивания и как следствие к снижению маневренности, что соответствует таранному бегу. Ожидаемо, высокие амплитуды AR aROM в переходных суставах характерны для видов с более каудальным переходом (Giraffidae и Bovini).

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. После отрыва пары задних конечностей от земли млекопитающие выносят их вперед для

приземления и нового толчка. Поясница при этом сгибается, что увеличивает вынос задних конечностей вперед. В этот момент сухожилия мышц разгибателей спины растягиваются, за счет чего в них накапливается существенное количество потенциальной энергии. После приземления задних конечностей, они начинают разгибаться синхронно с позвоночником, при этом накопленная в сухожилиях спинных мышц потенциальная энергия переходит в кинетическую. Как было показано Робертом Александером (Alexander et al., 1985), задействование энергии, которая накапливается в сухожилиях мышц поясничного отдела позвоночника при его сгибании, позволяет млекопитающим существенным образом сократить энергетические затраты при беге, что делает галоп наиболее энергоэффективным аллюром на высоких скоростях. Как было отмечено выше, большая часть грудного отдела позвоночника является достаточно статичной в плане SB aROM, высокая сагиттальная подвижность приходится на отдел RfL суставов.

Морфологически RfL суставы у парнокопытных характеризуются почти вертикальной (парасагиттальной) ориентацией основной поверхности фасеток зигапофизов. Морфология RfL суставов у парнокопытных достаточно разнообразна. Так, у овцебыка в конце грудного отдела фасетки являются практически совершенно вертикальными (Рис. 26 а), а у жирафов в конце поясницы близки к простому Rf типу (V-образный вид пары фасеток без замков). У других парнокопытных презигапофизы имеют гребни и бортики различной формы, которые охватывают постзигапофизы впередилежащего позвонка, выполняя роль "замков" (Рис. 26).

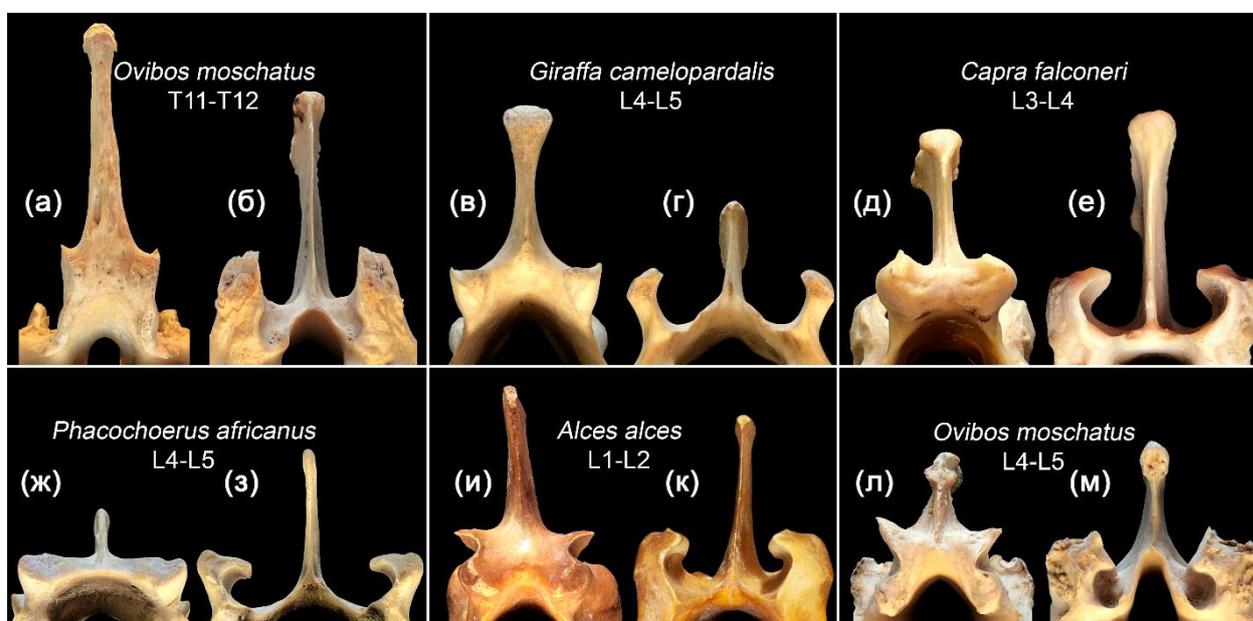


Рис. 26. Морфология "замков" пре- и постзигапофизов в RfL суставах у различных парнокопытных. Постзигапофизы краниального позвонка в паре (а, в, д, ж, и, л), презигапофизы каудального позвонка в паре (б, г, е, з, к, м). Примеры показаны в последовательности увеличения сложности замков. (а, б) *Ovibos moschatus*; (в, г) *Giraffa camelopardalis*; (д, е) *Capra falconeri*; (ж, з) *Phacochoerus africanus*; (и, к) *Alces alces*; (л, м) *Ovibos moschatus*. Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

SB aROM в грудных RfL суставах у парнокопытных несколько ниже, чем во внутрипоясничных суставах (mean diff = 0,8°). Как суммарный, так и средний SB aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе имеет высокие отрицательные корреляции с линейными размерами позвоночного столба (Табл. 16). Самые низкие амплитуды SB aROM характерны для самых крупных представителей парнокопытных – Hippopotamidae, Bovini и Giraffidae (Рис. 27). Для этих животных характерна дорсостабильность позвоночного столба в понимании П.П. Гамбаряна (1972).

SB aROM (как суммарный, так и средний) в отделе RfL суставов и поясничном отделе позвоночника имеет очень высокую положительную корреляцию с удлинением поясничного отдела относительно общей длины туловищной части позвоночника ($r = 0,404-0,778$, $p = 0,005-0,000$) (Табл. 17). Это говорит о том, что увеличение подвижности поясницы сопровождается и 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.

Это хорошо согласуется с классификацией форм бега, предложенной Петром Гамбаряном (1972) для копытных. Парнокопытные, приспособленные к прыжковой и прыжково-скоростной формам бега, характеризуются наиболее подвижной спиной в сагиттальной плоскости (Рис. 27). Копытные, приспособленные к скоростной форме бега, характеризуются средней подвижностью в отделе RfL суставов и поясничном отделе. Самая низкая подвижность характерна для животных, использующих полутяжелую форму бега (Рис. 27).

Горная среда обитания также является фактором, способствующим увеличению подвижности в поясничной области, которую животные способны использовать во время прыжков. Горные виды в среднем на 7° SB aROM превышают соответствующий максимум среди не горных парнокопытных.

Остистые отростки позвонков у парнокопытных в отделе RfL суставов представляют собой широкие костные пластины, вершины которых вытянуты в кранио-каудальном направлении (Рис. 17). К остистым отросткам прикрепляются короткие межостистые связки, которые предотвращают чрезмерную вентральную флексию без затрат мышечной энергии. Участки надостистой связки между отростками, как и межостистые связки, становятся очень короткими. При этом, чем выше остистые отростки, тем меньше угол сгибания, который возможно достичь при одинаковой длине связок, соединяющих их верхушки (Гамбарян, 1972). Наиболее вытянутые в переднезаднем направлении остистые

отростки по отношению к длине тела позвонка в поясничной области наблюдаются у кабарги и представителей семейства Cervinae (Рис. 17; см. картинки в Belyaev et al., 2021в).

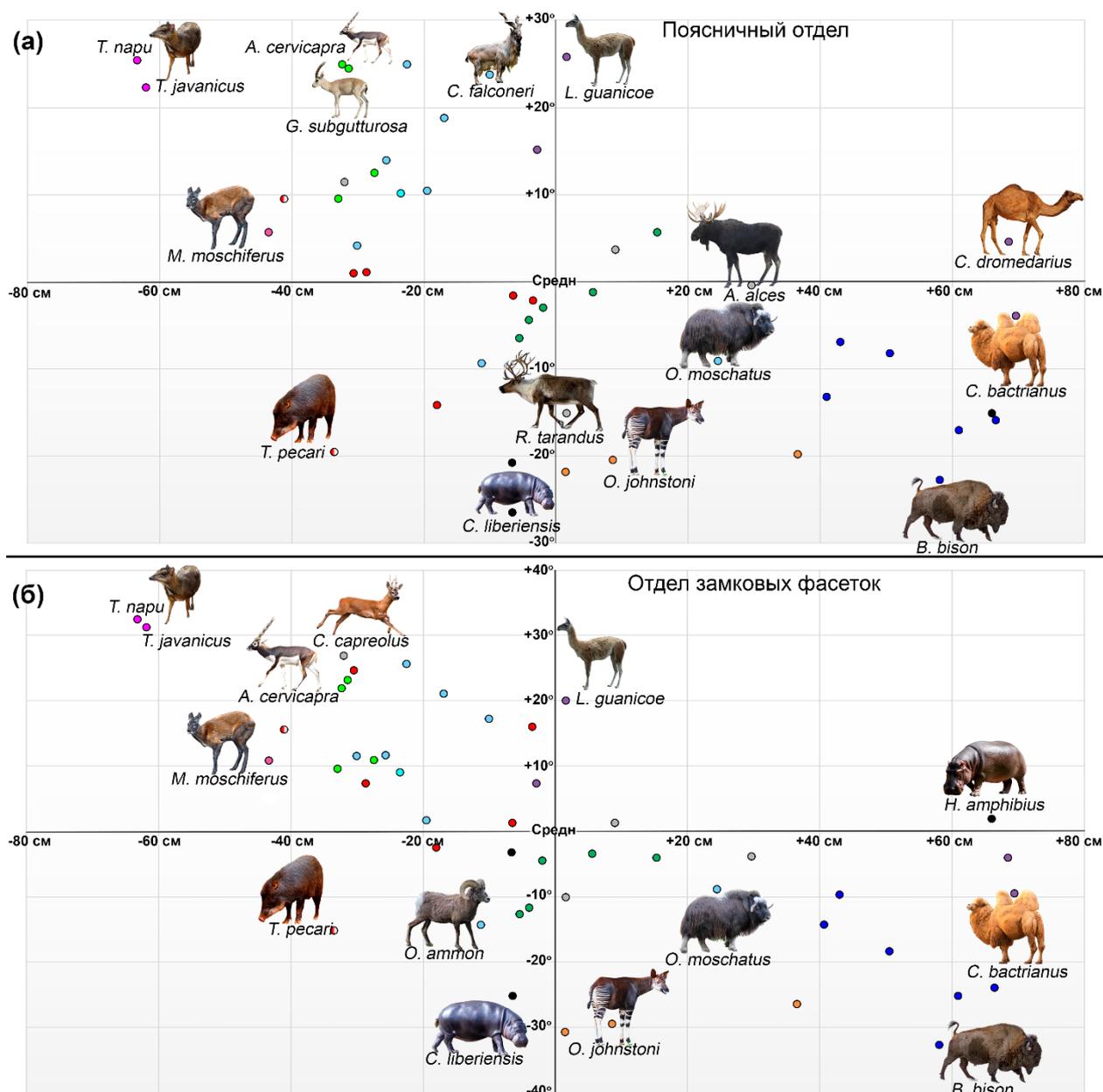


Рис. 27. Сагиттальная подвижность в поясничной области (а) и отделе RfL суставов (б) у парнокопытных (без учета подвижности в пояснично-крестцовом суставе). По оси абсцисс представлена абсолютная длина (мм) туловищной части позвоночника (Т+L+S). По оси ординат представлена суммарная SB aROM (°) в поясничном отделе (а) и в отделе RfL суставов (б). За точку пересечения осей взяты средние значения этих переменных для всех изученных видов (длина Т+L+S 893,8 мм; суммарный SB aROM в поясничной области 47,9°; суммарный SB aROM в отделе RfL суставов 63,5°). Цвета кружков обозначают таксономическую группу, как на Рис. 19. Из Belyaev et al., 2021б с изменениями.

Амплитуды AR aROM в отделе RfL суставов у всех парнокопытных чрезвычайно низкие. Средний AR aROM в отделе RfL суставов имеет отрицательную корреляцию с амплитудой SB aROM в отделе RfL суставов и поясничном отделе (Табл. 17). Это указывает на то, что при увеличении амплитуд SB aROM в пояснице у парнокопытных происходит уменьшение амплитуд AR aROM. Это достаточно ожидаемо, поскольку сагиттальная гибкость в пояснице является основой для галопа и регионализация полезного AR в той же части позвоночного столба является нежелательной. Похоже, что именно поэтому полезное осевое скручивание, необходимое для маневров, расположено в другой части позвоночного столба – в отделе Tf суставов.

3.9.1 Роль зафасеточной ямки в пояснично-крестцовом суставе

Наличие ограничителя дорсальной экстензии изменяет SB aROM в пояснично-крестцовом суставе по сравнению со стандартными RfL суставами (Рис. 19). У различных мелких и средних по размерам парнокопытных зафасеточная ямка обеспечивает значительный прирост располагаемой дорсальной экстензии в пояснично-крестцовом суставе по сравнению с внутripоясничными суставами. Так, у представителей *Tragulidae*, мелких антилоп, *Tayassuidae* и *Moschidae* увеличение дорсальной экстензии составляет в среднем более 5°. Напротив, у многих крупных представителей парнокопытных зафасеточная ямка уменьшает располагаемую амплитуду разгибания в пояснично-крестцовом суставе, но незначительно, в среднем на 1°.

Исходя из этого можно предположить, что формирование зафасеточной ямки является способом увеличения амплитуды дорсального разгибания в пояснично-крестцовом суставе по сравнению с внутripоясничными суставами. Внутripоясничные суставы парнокопытных лишены подобных ямок и способны лишь незначительно выходить за пределы нейтрального положения позвоночника при дорсальном разгибании (Wilke et al., 1997a, в, 2011). В пояснично-крестцовом суставе это достигается благодаря тому, что постзигапофизы последнего поясничного позвонка способны выходить далеко за пределы презигапофизов первого крестцового позвонка, попадая в соответствующую зафасеточную ямку, а не сразу упираясь в основание невральнoй дуги. Такая ямка имеет заднюю границу, которая в конечном итоге действует как стопор гиперэкстензии. Однако стопорная функция этой границы выглядит скорее как побочный продукт ее формирования. Поэтому наиболее вероятной ролью этой морфологической особенности является увеличение SB aROM в направлении разгибания, а не ограничение. Ограничительная роль проявляется при уменьшении длины ямки у самых крупных парнокопытных использующих дорсостабильную форму галопа.

3.9.2 Связь морфологии пояснично-крестцового сустава с подвижностью

Сагиттальная подвижность в пояснично-крестцовом суставе в среднем существенно выше, чем во внутрипоясничных суставах. Этот вывод хорошо согласуется с ранее опубликованными исследованиями (Пылыпчук, 1975; Townsend et al., 1983; Yamamoto et al., 1989; Gál, 1993; Panjabi et al., 1994; Faber et al., 2001; Haussler et al., 2001; Benninger et al., 2004; Schilling & Hackert, 2006; Беляев, 2018; Jones et al., 2020). В среднем у парнокопытных подвижность в пояснично-крестцовом суставе составляет почти четверть (22,9%) от суммарной подвижности в поясничной области (поясница + пояснично-крестцовый сустав) (Табл. 22). У большинства изученных парнокопытных (42 из 50) SB aROM в пояснично-крестцовом суставе является самым высоким во всей туловищной части позвоночника, а у некоторых (6 из 50) он является самым высоким во всем предкрестцовом отделе позвоночного столба, включая шею. Это обе исследованные особи *Sus scrofa domestica* (16,6° против 12,9° в C4-C5 у ZMMU S-106943 и 19,9° против 15,3° в C5-C6 у ZIN 16901), *Capra falconeri* (21,0° против 15,1° в C6-C7), *Gazella subgutturosa* (21,6° против 20,6° в C6-C7), *Ovis ammon* (16,7° против 14,8° в C4-C5), *Saiga tatarica* (16,1° против 12,8° в C5-C6).

Увеличение амплитуды сагиттальной подвижности в пояснично-крестцовом суставе сопровождается у парнокопытных специализацией морфологии позвонков и связочного аппарата. Последний поясничный позвонок характеризуется удлинением фасеток постзигапофизов по сравнению с обычными поясничными позвонками. В среднем, у последнего поясничного позвонка фасетки постзигапофизов длиннее на 43,4%. Также, тела последнего поясничного и первого крестцового позвонков у парнокопытных уплощены дорсовентрально. Благодаря этому в пояснично-крестцовом суставе у парнокопытных происходит сокращение длины (в среднем на 15%) радиуса вращения в сагиттальной плоскости (R_{vert}) по сравнению с внутрипоясничными суставами. Такое укорочение радиуса обеспечивает угловое увеличение амплитуды SB на единицу длины дуги движения на 17,6%. Связочный аппарат этого сустава характеризуется увеличением длины надостистой связки на участке между последним поясничным и первым крестцовым позвонками за счет противоположного наклона их остистых отростков у большинства парнокопытных (Гамбарян, 1972, Belyaev et al., 2021б; Рис. 17). Более длинные связки способны растягиваться сильнее. У некоторых парнокопытных происходит уменьшение высоты остистого отростка S1. В результате у родов *Capra* (Гаспарян, 1969) и *Ovis* (Belyaev et al., 2021б) надостистая связка проходит от остистого отростка последнего поясничного позвонка до остистого отростка второго поясничного позвонка (S2), вместо S1. Увеличение длины дорсальных связок между позвонками означает, что SB aROM в пояснично-крестцовом суставе увеличивается также и в вентральном направлении (флексия). Кроме

того, толщина межпозвонкового диска в пояснично-крестцовом суставе увеличивается по сравнению с поясничным отделом (т.е. увеличивается длина волокон, образующих диск). Очевидно, что все вышеперечисленные признаки (удлинение фасеток постзигапофизов, сокращение радиуса вращения, увеличение длины дорсальных связок, увеличение толщины межпозвонковых дисков) являются взаимосвязанными в соответствии с принципом Кьюве о корреляции частей и способствуют увеличению амплитуды SB aROM в пояснично-крестцовом суставе.

3.9.3 Аллометрия и подвижность

Сагиттальная подвижность в пояснично-крестцовом суставе связана как с размерами тела (аллометрически), так и с формой бега. 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 ($r = -0,531$) (Табл. 16). Это обозначает, что, с точки зрения общего тренда, чем крупнее животное, тем менее гибким является его пояснично-крестцовый сустав в сагиттальной плоскости. Корреляция между SB aROM и массой тела во всей выборке выше, чем корреляция в любой подвыборке по форме бега (более того, в 4 из 6 подвыборок форм бега значения Пирсон r являются статистически незначимыми).

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 Caprinae, овцебыка, характерна полутяжелая форма бега, которая точно является вторично возникшей в этом подсемействе. Самые тяжелые из парнокопытных, бегемоты, используют галоп для передвижения под водой (Coughlin & Fish, 2009), но передвигаются с помощью рыси и ходьбы на суше. Это можно рассматривать как крайний вариант полутяжелой формы бега, который приближается к гравипортальному передвижению слонов, которые вторично потеряли способность к бегу, и наиболее скоростным аллюром для которых является быстрый шаг (Гамбарян, 1972).

С другой стороны, было показано, что в подвыборке парнокопытных со средней массой (диапазон 34,5-139 кг) SB aROM в пояснично-крестцовом суставе статистически значимо различается у представителей с различными формами бега. Наибольшие амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе характерны для парнокопытных, использующих прыжковую и прыжково-скоростную форму бега (Рис. 22 в). Влияние

аллометрии на SB aROM в пояснично-крестцовом суставе сильно снижается в подвыборках парнокопытных, которые не имеют большого разброса по массе тела. Так, в подвыборке копытных от 34,5 до 139 кг связь подвижности и массы тела недостоверна (коэффициент корреляции Пирсона уменьшается до -0,140, а R^2 в степенной регрессии до 0,031). Это показывает, что у копытных сходного размера амплитуда SB в пояснично-крестцовом суставе в первую очередь связана с локомоторной специализацией.

Среди мелких антилоп (включая вилорога) более высокие значения SB aROM в пояснично-крестцовом суставе были отмечены у видов *Antilope cervicapra*, *Gazella gazella*, *Gazella subgutturosa*, *Madoqua saltiana*, *Nanger soemmerringii*, *Ourebia ourebi*, *Philantomba maxwellii*, *Philantomba monticola*, *Raphicerus* sp., использующих прыжково-скоростную форму бега ($n = 19$, mean = 22,3°, 95% CI: 20,7-23,8°), тогда как у видов, приспособленных к выносливому скоростному бегу (*Antilocapra americana*, *Procapra gutturosa*, *Procapra picticaudata*, *Saiga tatarica*), подвижность в пояснично-крестцовом суставе заметно ниже ($n = 12$, mean = 16,0°, 95% CI: 14,6-17,5°) (Рис. 24). Этот вывод подтверждается при сравнении северного оленя ($n = 8$, mean = 11,2°, 95% CI: 10,1-12,3°), использующего скоростной галоп и других видов семейства Cervidae (исключая бегающих ходульной формой лосей) ($n = 21$, mean = 16,9°, 95% CI: 15,5-18,3°), использующих 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). При использовании скоростной формы бега у копытных скорость галопа увеличивается в основном за счет увеличения частоты шагов (Гамбарян, 1972). И наоборот, при прыжково-скоростной и прыжковой формах бега скорость увеличивается в основном за счет увеличения длины шага, что обеспечивается увеличением амплитуд SB ROM в суставах конечностей и спины (Рис. 28 а, б).

Пояснично-крестцовый сустав у крупных парнокопытных маломобилен (Таблица 4 в Приложении 2). Среди Bovini и Hippopotamidae средняя амплитуда SB в пояснично-крестцовом суставе (mean = 10,7-11,0°) лишь в полтора раза превышает среднюю подвижность в поясничных суставах (mean = 7,1-7,6°). Наименьшие амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе характерны для животных, использующих ходульную и полутяжелую форму бега. Так, у изученных Giraffidae, SB aROM в пояснично-крестцовом суставе (mean = 7,4°) даже ниже, чем средняя SB aROM в поясничных суставах (mean = 7,5°), что характерно и для лося (8,6° против 9,3°) (Рис. 21 а).

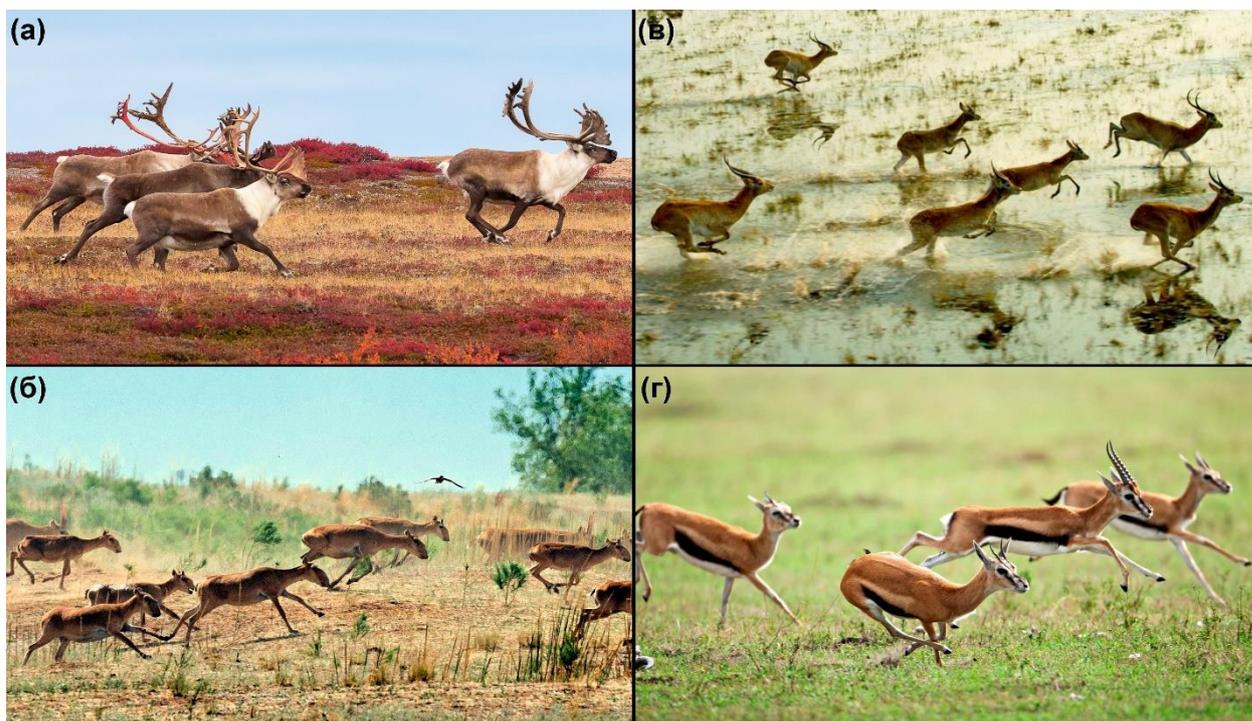


Рис. 28. Галоп у некоторых парнокопытных. Левая колонка (а, б) "дорсостабильный" галоп, правая колонка (в, г) – "дорсомобильный" галоп. (а) северный олень *Rangifer tarandus* (Фотография предоставлена Кевином Лисотой, <https://kevinlisota.photography>); (б) сайгак *Saiga tatarica* (Фотография предоставлена 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 галоп. Из Belyaev et al., 2022a с изменениями.

Причиной такого понижения сагиттальной гибкости у крупных и тяжелых парнокопытных является аллометрический рост животных. При изменении размеров тела без каких-либо изменений пропорций (изометрический рост) линейные размеры тела увеличиваются линейно, а вес тела растет кубически (так, при увеличении линейных размеров вдвое, вес тела увеличится в 8 раз). При этом мышцы животного должны оказаться слишком слабыми для такого нового тела. Чтобы компенсировать избыток веса более крупные животные имеют тенденцию к перестройке своего локомоторного аппарата. Благодаря этому, нагрузки, возникающие при быстрой локомоции в костях, мышцах и сухожилиях у крупных животных (таких как буйвол и слон), не превышают эти нагрузки у различных более мелких млекопитающих (Alexander et al., 1979). Их конечности становятся более короткими, углы между костями в суставах становятся более тупыми (ближе к 180°), сокращается относительная длина, и как следствие, амплитуда сокращения мускульных волокон (Гамбарян, 1972; Viewener, 2005). Из-за этого уменьшается амплитуда движения в

суставах конечностей. В результате снижаются частота циклов и амплитуда вертикальных колебаний тела во время бега. Также для представителей ходульной и полутяжелой форм бега характерно уменьшение амплитуд подвижности в поясничных (Belyaev et al, 2021б) и пояснично-крестцовом (Belyaev et al, 2022а) суставах. Таким образом, большинство крупных парнокопытных можно считать "дорсостабильными" животными в понимании П.П. Гамбаряна (1972).

Высокие амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе характерны для мелких и проворных парнокопытных. Для этих животных также характерна высокая суммарная и средняя SB подвижность в отделе RfL суставов и поясничном отделе позвоночника (Табл. 17). Наибольшая амплитуда SB подвижности характерна для видов, использующих прыжковую и прыжково-скоростную формы бега. Наибольшие амплитуды SB в пояснично-крестцовом суставе у парнокопытных (Рис. 21) 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). Более того, подвижность в одном только пояснично-крестцовом суставе этих парнокопытных приближается к суммарному SB aROM во всей поясничной области у таких крупных и тяжелых копытных, как Giraffidae и Hippopotamidae (30,5-34,6°) (Belyaev et al, 2021б). Таким образом, многие мелкие и средние по размеру парнокопытные могут считаться "дорсомобильными" в терминах Гамбаряна (1972) (Рис. 28 в, г).

Можно подчеркнуть следующую закономерность – у парнокопытных, у которых SB aROM в поясничных суставах высокий, он высок и в пояснично-крестцовом суставе, причем в этом суставе SB aROM превосходит таковой во внутripоясничных суставах. Если же подвижность поясницы низкая, то SB aROM в пояснично-крестцовом суставе находится на том же уровне или лишь незначительно превосходит подвижность во внутripоясничных суставах.

ГЛАВА 4. ПОДВИЖНОСТЬ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У НЕПАРНОКОПЫТНЫХ

4.1 Исследования подвижности позвоночного столба у непарнокопытных

Perissodactyla – это древний и в прошлом крайне разнообразный отряд млекопитающих (Simpson, 1945; Meredith et al., 2011; Steiner & Ryder, 2011). В отличие от парнокопытных, основная адаптивная радиация среди непарнокопытных происходит уже в раннем эоцене (Prothero & Schoch, 2002); современные непарнокопытные представляют собой лишь скромные остатки некогда существовавшего разнообразия. Рецентные непарнокопытные включают представителей средних и крупных по размеру растительноядных млекопитающих, принадлежащих к трем семействам: *Tapiridae*, *Rhinocerotidae* и *Equidae*. Их представители довольно сильно отличаются друг от друга и имеют специфический и легко различимый экстерьер.

Семейство *Tapiridae* представлено в современной фауне относительно коротконогими животными среднего и крупного размера (вес до 400 кг у малайского тапира), которые в основном обитают в лесных биотопах (Wilson & Mittermeier, 2011). Морфология посткраниального скелета тапиров архаична, она очень схожа с морфологией мелких палеогеновых непарнокопытных и привлекает внимание исследователей уже на протяжении 150 лет (Cope, 1873; Radinsky, 1965; Rose, 1996; Holbrook, 2001; MacLaren & Nauwelaerts, 2020). Для внешнего вида тапиров характерна сильная искривленность пояснично-крестцового отдела позвоночника, в результате чего их спина выглядит акрообразной.

Представители семейства *Rhinocerotidae* являются одними из самых крупных наземных млекопитающих, существующих сегодня. Более того, белый и индийские носороги – это самые крупные из ныне живущих млекопитающих, сохранившие способность использовать специфический асимметричный аллюр – галоп (Alexander & Pond, 1992). Другие крупнейшие наземные млекопитающие больше не используют для передвижения галоп. Так слоны вообще не способны к бегу, их наиболее скоростным аллюром является быстрый шаг, в котором отсутствуют безопорные фазы (Гамбарян, 1972; Гамбарян & Рухкян, 1974; Hutchinson et al., 2003). Основным наземным аллюром обыкновенного бегемота является рысь, хотя эти животные все еще используют галоп для передвижения под водой (Coughlin & Fish, 2009).

Представители семейства *Equidae* хорошо известны своей скоростью бега и выносливостью. Лошади являются классическим примером дорсостабильного галопа, который традиционно противопоставляется дорсомобильному галопу хищников (Hildebrand, 1959; Гамбарян, 1972).

Исследования биомеханики позвоночника, и, в частности, диапазона движения в межпозвонковых суставах (ROM), имеют у непарнокопытных долгую историю, но все эти исследования были посвящены только одному виду – домашней лошади (*Equus ferus caballus*). Для изучения ROM у лошадей проводились как *in vivo*, так и *in vitro* исследования.

В первом исследовании межпозвонковой подвижности у домашней лошади было изучено SB aROM в пояснично-крестцовом суставе (Пылыпчук, 1975). В этой работе амплитуда подвижности измерялась на рентгеновских снимках. В более поздних исследованиях были изучены все три составляющие подвижности (SB, LB и AR) во всей туловищной части позвоночника (Townsend et al., 1983), а также подвижность шейного отдела (Clayton & Townsend, 1989а, б). Авторы этих работ фиксировали изменение положения маркеров, закрепленных на остистых отростках позвонков с помощью булавок Штаймана, до и после сгибания на фотографиях. В этих исследованиях еще не использовался стандарт медицинских исследований биомеханики позвоночника у человека, предполагающий использование специального станка, который обеспечивает фиксируемую нагрузку на каждый сустав со стандартизированным значением крутящего момента (см. White & Panjabi, 1990). Сгибание поясничного отдела (Пылыпчук, 1975) или даже всей туловищной части позвоночника (Townsend et al, 1983) проводилось без сегментации на FSU (пары или тройки позвонков, используемые в подобных экспериментах сегодня).

In vivo исследования используемого ROM (uROM) у домашних лошадей проводились с помощью анализа кинематики маркеров, закрепленных на коже или имплантированных в верхушки остистых отростков позвонков. В многочисленных исследованиях были получены данные об амплитудах SB, LB и AR во время ходьбы, рыси и галопа у лошадей, передвигающихся на беговой дорожке (Audigie et al, 1999; Pourcelot et al, 1998; Haussler et al, 1999, 2001; Faber et al, 2000, 2001а, б, 2002; Wennerstrand et al, 2009). В большинстве этих работ основное внимание уделялось поясничному отделу позвоночного столба. Маркеры фиксировались либо на определенных позвонках в грудном, поясничном и крестцовом отделах (Audigie et al, 1999; Pourcelot et al, 1998; Faber et al, 2000, 2001а, б, 2002; Wennerstrand et al, 2009), либо на нескольких последовательных позвонках в одном отделе позвоночного столба (Haussler et al, 1999, 2001). В первом случае оценивалась региональная кинематика позвоночника, а во втором межпозвонковая кинематика.

Подвижность позвоночного столба у Tapiridae, Rhinocerotidae и большинства Equidae, ранее вообще не изучались.

4.2 Исследованный материал

Исследование подвижности предкрестцового отдела позвоночника охватывает представителей всех 3 современных семейств непарнокопытных: 3 из 4 видов тапиров, все

5 видов носорогов и все 7 видов лошадей (Wilson & Mittermeier, 2011; Vilstrup et al., 2012; Ruíz-García et al., 2016). Полный список исследованных животных представлен в Таблице 5 (см. Приложение 2).

Изученный материал относится к следующим коллекциям: Naturhistorisches Museum Wien (NMW), Вена, Австрия; Зоопарк Ростова-на-Дону (RZ), Ростов-на-Дону; Зоологический институт РАН (ZIN), Санкт-Петербург; Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ZMMU), Москва. В качестве сравнительного материала использовалась база данных по 53 особям парнокопытных, для которых ранее была изучена подвижность во всем предкрестцовом отделе позвоночника (Belyaev et al., 2021б, 2022а). Все изученные особи представлены взрослыми животными, поскольку морфология позвонков молодых особей не до конца сформирована и отличается от взрослых особей (Benninger et al., 2006).

Большинство изученных непарнокопытных (как и парнокопытных) представлены животными, содержащимися в неволе. Жизнь в неволе может быть связана с увеличением числа патологий (включая патологии позвоночника) и изменениями в морфологии костей скелета по сравнению с животными, жившими в дикой природе (O'Regan & Kitchener, 2005; Canington et al., 2018). Таким образом, полученные в настоящем исследовании результаты могут до некоторой степени отличаться от данных для тех же видов, живущих в дикой природе.

4.3 Методика

4.3.1 Используемые формулы

Как и в нашем исследовании по парнокопытным (Belyaev et al., 2021б), использованные для расчета формулы были откалиброваны по *in vitro* данным для овец, свиней и коров (Wilke et al., 1997а, в, 2011). Это связано с тем, что ни для одного из непарнокопытных, даже для домашней лошади, нет аналогичных по полноте и достоверности данных *in vitro* исследований по подвижности позвоночника. Использование для калибровки модели данных *in vivo* исследований также невозможно, поскольку у лошадей такие исследования проводятся на беговой дорожке, что значительно ограничивает возможности животного продемонстрировать полный uROM во всех трех составляющих движения (особенно в LB и AR). Прямое сравнение данных *in vivo* (Haussler et al., 1999, 2001; Faber et al., 2000, 2001а, б; Wennerstrand et al., 2009) и *in vitro* исследований (Пылыпчук, 1975; Townsend et al., 1983) показывает, что амплитуды SB и LB uROM всегда значительно ниже, чем aROM. Эта диспропорция между uROM и aROM является артефактом экспериментов на беговой дорожке. Максимальные амплитуды uROM могут быть продемонстрированы животным только во время бега, прыжков (SB) и

маневрирования (LB и AR) на пределе его возможностей, что невозможно в экспериментах на беговой дорожке. В лабораторных условиях только человек может произвольно продемонстрировать наибольшие амплитуды uROM, что необходимо для корректного сравнения с aROM. Именно для человека, результаты различных медицинских исследований биомеханики позвоночника показывают, что значения uROM и aROM в основном схожи (Yamamoto et al., 1992; Panjabi et al., 1994, 2001; Wilke et al., 2017).

Использование одних и тех же коэффициентов для расчета aROM у парно- и непарнокопытных гарантирует, что все межгрупповые/межвидовые различия в амплитудах aROM, выявленные в данном исследовании, связаны только с геометрией позвонков и их суставных поверхностей. Используемые формулы представлены в Таблице 11. Стоит отметить, что формула, адаптированная для расчета SB в пояснично-крестцовом суставе парнокопытных (Belyaev et al., 2022a), не подходит для использования у непарнокопытных, поскольку у исследуемых животных отсутствует хорошо выраженная зафасеточная ямка со стопорами. Таким образом, SB aROM в пояснично-крестцовых суставах у непарнокопытных не может быть рассчитан так же точно, как у парнокопытных.

Длины и пропорции были измерены и рассчитаны также, как описано в разделе 3.3.2 для парнокопытных.

4.3.2 Процедура анализа данных

Анализ данных соответствует описанному в разделе 3.3.4. Данные по непарнокопытным (n=29) были проанализированы в сравнении с данными по парнокопытным (n=53).

Метод Хольма-Бонферрони использовался для контроля уровня ошибок между группами копытных при использовании ANOVA. Для определения типа местообитания и питания использовались литературные данные (Соколов, 1979; Janis, 1982; Wilson & Mittermeier, 2011).

По классификации форм бега П.П. Гамбаряна (1972) Equidae относятся к скоростной форме бега, Rhinocerotidae к полутяжелой, а Tapiridae к таранной. Описание всех форм бега дано в разделе 3.3.4.

4.4 Характеристика позвоночного столба

Фотографии позвоночных столбов у 14 видов непарнокопытных представлены онлайн в <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.21276723>.

Число предкрестцовых позвонков у непарнокопытных существенно выше, чем у парнокопытных (29-32 против 25-27; среднее 30,25 против 26,14) из-за большего числа грудных позвонков (Таблица 25). Количество предкрестцовых позвонков у лошадей в среднем больше, чем у носорогов и тапиров (mean = 30,8 против 30,2 и 29,25) за счет

большого количества поясничных позвонков. Грудной отдел у непарнокопытных состоит из 18-20 позвонков, поясничный – из 3-6 позвонков (Таблица 6 в Приложении 2). Наибольшее (20) количество грудных и наименьшее (3) количество поясничных позвонков характерно для носорогов; наибольшее количество (6) поясничных позвонков характерно для лошадиных. Грудной отдел позвоночного столба у непарнокопытных (Рис. 26) включает в среднем на пять позвонков больше (mean diff = 5,18), чем у парнокопытных. Напротив, количество поясничных позвонков у непарнокопытных в нашей выборке примерно на один меньше, чем у парнокопытных (mean diff = 1,06). У парнокопытных число T_f суставов лишь немного превышает число R_{fL} суставов (mean 10,10 против 8,94, соответственно). Напротив, у непарнокопытных число T_f суставов (mean = 17,59) значительно больше ($Z = -4,555, p < 0,001$), чем число R_{fL} суставов (mean = 4,93).

Таблица 25. Числовые характеристики и пропорции длин позвоночного столба у непарнокопытных. N - количество скелетов, исследованных для соответствующего измерения

Переменная	N	Мин	Макс	Средн	SD	K-S test (p)	Вид	
							Мин	Макс
C+T+L позвонков	29	28	32	30.17	.96	.001	Multiple	<i>Eq. f. przewalsii</i>
T позвонков	28	18	20	18.5	.69	.000	Multiple	Multiple
L позвонков	29	3	6	4.76	1.22	.001	Multiple	Multiple
S позвонков	25	4	7	5.4	.91	.002	Multiple	Multiple
R _f суставов	29	6	7	6.72	.46	.000	Multiple	Multiple
T _f суставов	27	14	22	17.59	2.79	.000	<i>Eq. f. caballus</i>	<i>D. bicornis</i>
R _{fL} суставов	28	1	9	4.93	3.02	.000	Multiple	<i>Eq. f. caballus</i>
C/(T+L+S) (%)	29	21,5	51,0	37,3	9,6	.005	<i>T. bardii</i>	<i>Eq. kiang</i>
T/(T+L) (%)	29	71,2	88,0	77,9	5,6	.000	<i>Eq. kiang</i>	<i>D. bicornis</i>
L/(T+L) (%)	29	12,0	28,8	22,1	5,6	.000	<i>D. bicornis</i>	<i>Eq. kiang</i>
T _f /(T+L) (%)	29	61,7	96,2	79,2	13,0	.000	<i>Eq. f. caballus</i>	<i>D. sumatrensis</i>
R _{fL} /(T+L) (%)	29	3,8	38,3	20,8	13,0	.000	<i>D. sumatrensis</i>	<i>Eq. f. caballus</i>

У непарнокопытных длина шейного отдела по отношению к длине туловищной части позвоночника (T + L + S) различается в два с половиной раза (Табл. 25). У лошадиных относительная длина шеи (min = 40,9%, mean = 45,2%, max = 50,1%) практически не отличается от средней длины шеи у парнокопытных (44,8%). Показатели лошадей находятся между крупными антилопами, Cervidae, и мелкими антилопами (среднее 40,8%, 41,9% и 47,2%, соответственно; Рис. 25). Представители семейств Rhinocerotidae (min = 28,1%, mean = 30,1%, max = 31,4%) и особенно Tapiridae (min = 21,5%, mean = 23,4%, max = 25%) обладают очень короткой шеей (Рис. 29). Относительная длина шеи у тапиров и носорогов

сопоставима с минимальными значениями среди парнокопытных, такими как у Suina, Hippopotamidae и Tragulidae (mean 24,2%, 26,4% и 28,9%, соответственно).

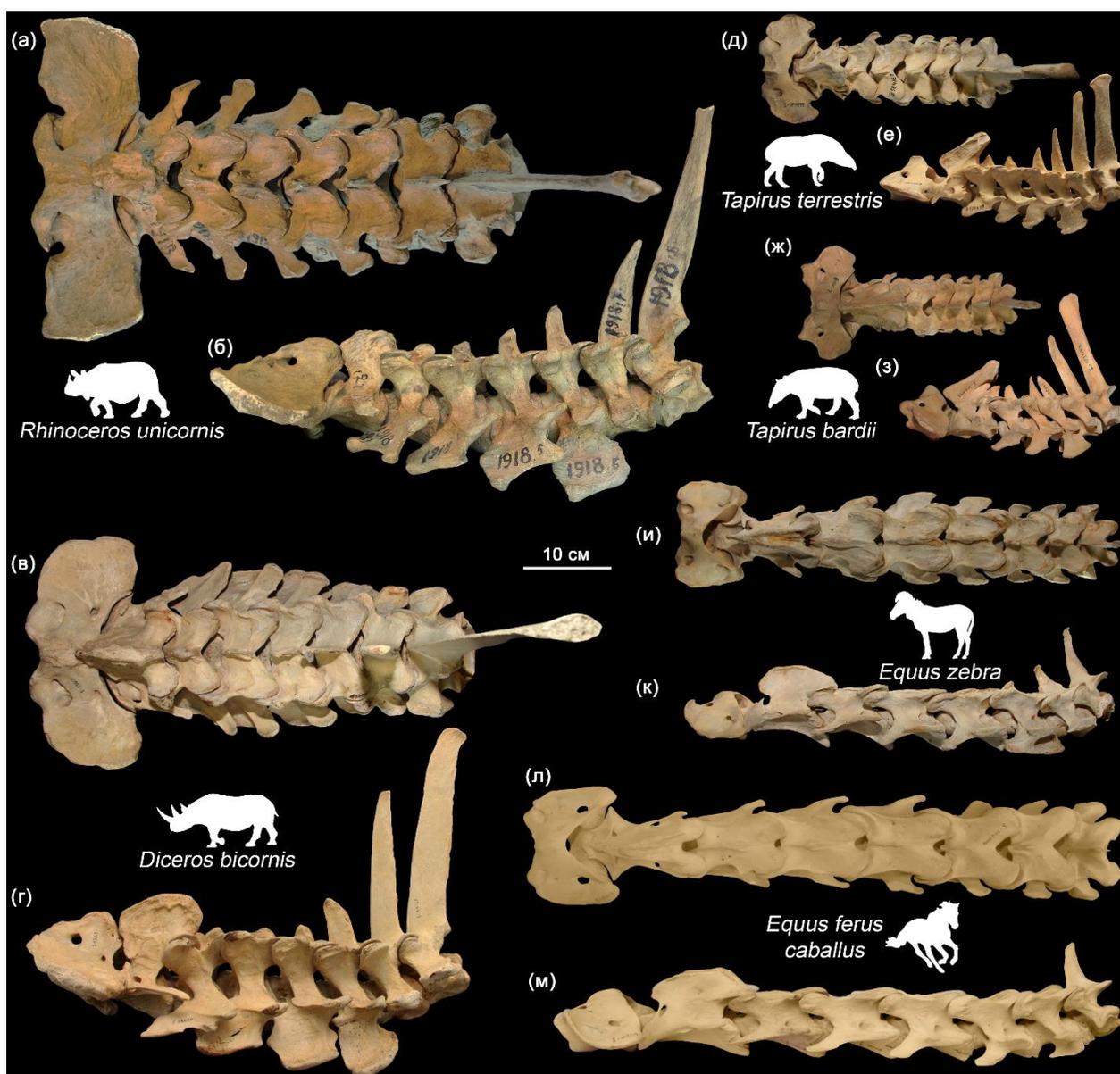


Рис. 29. Шейный отдел (С1-Т1) у различных непарнокопытных в верхнем (а, в, д, ж, и, л) и левостороннем (б, г, е, з, к, м) видах. (а-б) *Rhinoceros unicornis* (ZIN 1918); (в-г) *Diceros bicornis* (ZMMU S-93020); (д-е) *Tapirus terrestris* (ZMMU S-184859); (ж-з) *Tapirus indicus* (ZIN 26435); (и-к) *Equus zebra* (ZMMU S-105152); (л-м) *Equus ferus caballus* (ZMMU S-102019). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

Длина грудного отдела превышает длину поясничного отдела в среднем более чем в три раза (Табл. 25, Рис. 30). Относительная длина поясничной области у Equidae и Tapiridae (mean = 26,3% и 21,3%, соответственно) сходна с таковой у Giraffidae и Hippopotamidae (mean = 25,2% и 24,5%), которые представляют собой минимум среди парнокопытных, поясничная область у Rhinocerotidae еще короче (mean = 14,1%; Рис. 30).

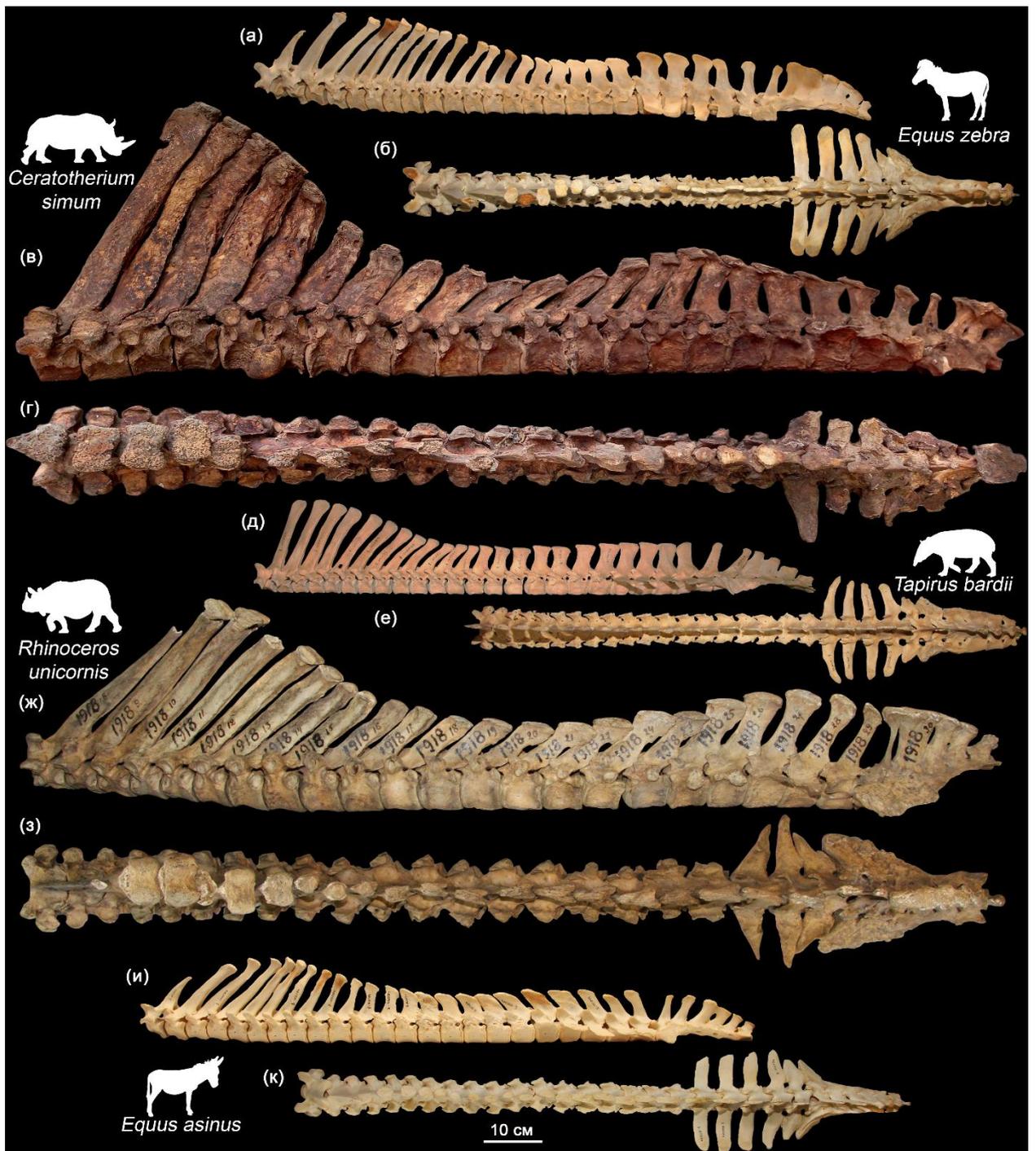


Рис. 30. Туловищная часть позвоночника (Т1-С) у различных непарнокопытных в левостороннем (а, в, д, ж, и) и верхнем (б, г, е, з, к) видах. (а-б) *Equus zebra* (ZMMU S-105152); (в-г) *Ceratotherium simum* (RZ 1); (д-е) *Tapirus terrestris* (ZMMU S-184859); (ж-з) *Diceros bicornis* (ZMMU S-93020); (и-к) *Equus asinus* (ZMMU S-74814). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

Переход от Rf к Tf типу суставов зигапофизов у носорогов, как и у большинства парнокопытных, почти всегда происходит на первом грудном позвонке. У лошадей и тапиров он происходит на втором грудном позвонке (за исключением перехода на Т1 у *Tapirus terrestris* ZMMU S- 93416).

Переход от Tf к RfL типу суставов у Equidae происходит на предпоследнем (у 13 из 16 особей) или на последнем (у 3 из 16 особей) грудном позвонке. У тапиров и носорогов переход происходит либо на предпоследнем (у 7 из 13 особей), либо на последнем (у 6 из 13 особей) поясничном позвонке (Таблица 6 в Приложении 2). Таким образом, у некоторых тапиров и носорогов только пояснично-крестцовый сустав имеет RfL тип суставов.

Число Tf суставов у непарнокопытных значительно выше, чем у парнокопытных (mean diff = 7,49), а количество RfL суставов значительно ниже (mean diff = -4,01). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия между различными группами парно- и непарнокопытных в числе Tf ($\chi^2 = 69,840$, $p < 0,001$) и RfL суставов ($\chi^2 = 63,670$, $p < 0,001$). Апостериорные множественные сравнения показывают, что к подмножеству с наибольшим числом Tf и наименьшим числом RfL суставов относятся Rhinocerotidae (Tf: mean = 20,75; RfL: mean = 1,38) и Tapiridae (Tf: mean = 20,25; RfL: mean = 2). По числу Tf суставов Equidae (mean = 15,2) образуют отдельное подмножество между парнокопытными (среднее число Tf суставов, у которых варьирует в диапазоне от 8,83 до 12) и остальными непарнокопытными. По количеству RfL суставов Equidae (mean = 7,44) находятся между Giraffidae (минимальное среднее значение у парнокопытных – 6,67) и Bovini (mean = 7,86).

Важнейшей особенностью поясничного отдела непарнокопытных является наличие межпоперечных суставов. Эти суставы образуются между поперечными отростками наиболее каудальных поясничных позвонков, а также в пояснично-крестцовом суставе между поперечными отростками последнего поясничного позвонка и крестцово-подвздошным сращением. Межпоперечные суставы делают межпозвонковые суставы более жесткими и менее подвижными и часто являются местом сращения между позвонками; у лошадей эти сращения происходят достаточно часто между последними поясничными позвонками и в редких случаях в пояснично-крестцовом суставе (Sproormakers et al., 2021).

4.4.1 Сращения между позвонками

В отличие от парнокопытных (Belyaev et al., 2021b), у изученных непарнокопытных наблюдается большое число сращений позвонков друг с другом с полной потерей подвижности (Рис. 31). Причем сращения были отмечены во всех отделах позвоночного столба.

Единственное сращение в шейном отделе было отмечено у центральноамериканского тапира (Рис. 31 а, б). Сращение в суставе C2-C3 произошло как по вентральной стороне тел позвонков, так и вдоль невральных дуг. Интересно отметить, что у этой особи наблюдается компенсаторная повышенная подвижность в следующем шейном суставе. LB aROM в суставе C3-C4 (27,6°) значительно выше, чем в других Rf суставах C4-T2 (19,2-22,7°), а SB

aROM в этом суставе ($15,3^\circ$) является самым высоким в отделе Rf суставов среди всех исследованных тапиров.

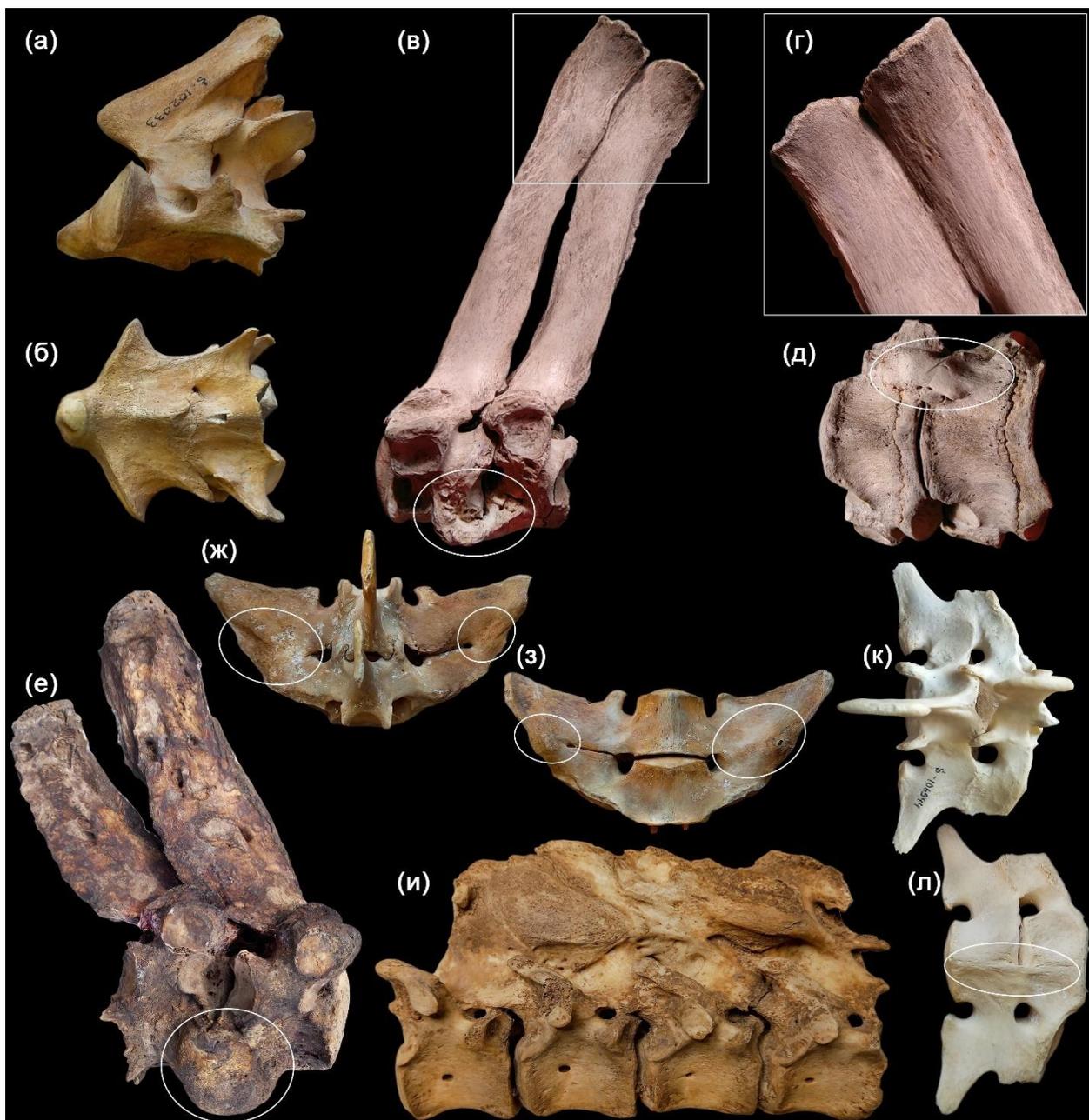


Рис. 31. Сращения в позвоночном столбе у непарнокопытных в боковом (а, в, г, е, и), вентральном (б, д, з, л) и дорсальном (ж, к) видах. (а, б) - C2-C3 у *Tapirus bardii* (ZMMU S-102033); (в-д) - T3-T4 у *Ceratotherium simum* (NMW 3086); (е) - T5-T6 у *Ceratotherium simum* (RZ N/A); (ж, з) - L5-L6 у *Equus ferus przewalskii* (ZMMU S-158572); (и) - T15-T16 у *Equus asinus* (ZMMU S-74814); (к, л) - L5-L6 у *Equus ferus caballus* (ZMMU S-106944). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

В отделе Tf суставов сращения отмечены у обоих изученных белых носорогов: на вентральной стороне тел позвонков и верхней части остистых отростков в суставе T3-T4

(NWM 3086) (Рис 31 в-д) и в виде большого травматического нароста на вентральной стороне тел позвонков в T5-T6 (RZ N/A) (Рис 31 е). У *Equus asinus* (ZMMU S-74814) отмечено обширное сращение между остистыми отростками четырех каудальных грудных позвонков (T15-T18) (Рис. 31 и).

В отделе RfL суставов были отмечены сращения между поперечными отростками в суставе L4-L5 у кулана (ZMMU S-102029), между поперечными отростками и на вентральной стороне тел позвонков в L5-L6 у пони (ZMMU S-106944) (Рис. 31 к, л), и между поперечными отростками в L5-L6 у лошади Пржевальского (ZMMU S-158572) (Рис. 31 ж, з).

Большое количество патологий в межпозвонковых суставах может быть связано с содержанием исследованных животных в неволе, отсутствием активности и возрастными изменениями (O'Regan & Kitchener, 2005; Gunji et al., 2014). Хотя большинство изученных нами парнокопытных также являются зоопарковыми животными, для них характерно значительно меньшее количество сращений между позвонками с полной потерей подвижности (у 7 из 30 особей непарнокопытных, у 3 из 53 особей парнокопытных).

4.5 Подвижность позвоночного столба у непарнокопытных

4.5.1 Отдел Rf суставов

К-S тест показал, что подвижность в суставах шейного отдела в исследованной выборке не имеет нормального распределения (SB: $n = 195$, $p = 0,016$; LB: $n = 169$, $p = 0,004$). Коэффициент Фишера-Пирсона (SB: $-0,030$; LB: $-0,682$) показал, что распределение скошено влево, в сторону более низких амплитуд aROM (за счет тапиров и носорогов). В отличие от парнокопытных, значения aROM в суставах шейного отдела у непарнокопытных распределены почти равномерно (Рис. 32). Критерий Краскела — Уоллиса показал, что различия в средних значениях aROM в суставах шеи различаются статистически значимо только в LB aROM (SB: $\chi^2 = 5,489$, $p = 0,483$; LB: $\chi^2 = 37,403$, $p < 0,001$). Ни один из методов апостериорных множественных сравнений не позволяет выделить различные однородные подмножества суставов по SB aROM ($\min = 11,1^\circ$, $\text{mean} = 12,4^\circ$, $\text{max} = 13,0^\circ$). По амплитудам LB средние ранги в суставе между шеей и туловищем (C7-T1) и первом внутригрудном (T1-T2) суставе (LB: 57,98 и 37,43, соответственно) существенно ниже, чем в суставах на участке C2-C7 (LB: 91,93-108,17). Апостериорные множественные сравнения выделяют два или три однородных подмножества среди суставов шейного отдела по LB aROM. Суставы C2-C7 относятся к подгруппе с более высокими амплитудами LB aROM (средние значения варьируются от $26,9^\circ$ до $29,3^\circ$), суставы C7-T2 относятся к подгруппе с более низкими значениями LB aROM (средние значения $24,2^\circ$ и $21,7^\circ$) (Рис. 32 б).

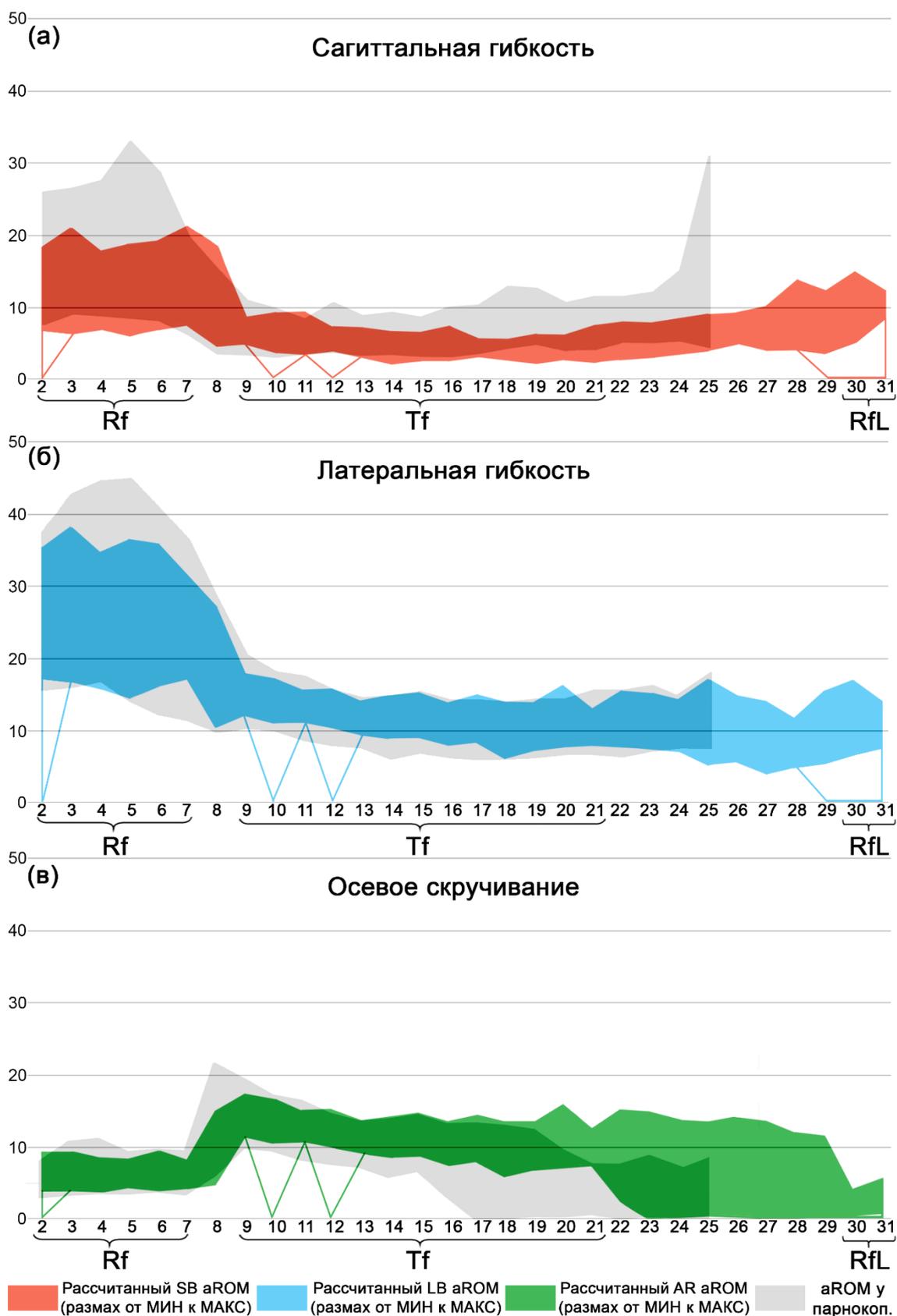


Рис. 32. Изменчивость амплитуд aROM (диапазон от максимума до минимума) в предкрестцовых суставах у непарнокопытных. (а) SB aROM; (б) LB aROM; (в) AR aROM. Ось абсцисс градуирована по номерам суставов. Для сравнения, диапазоны aROM парнокопытных показаны в виде серых полигонов. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

У лошадей и большинства тапиров (4 из 5 особей) первый внутригрудной сустав (T1-T2) имеет Rf тип зигапофизов. *t*-тест Стьюдента для независимых выборок показал, что средний aROM в суставе T1-T2 у этих особей лошадей и тапиров несколько ниже по сравнению с суставом между шеей и туловищем (C7-T1) как в SB (mean diff = -2,6°, *t* = -2,707, *p* = 0,010, 95% CI: от -4,5° до -0,6°), так и в LB aROM (mean diff = -3,2°, *t* = -3,185, *p* = 0,003, 95% CI: от -5,2° до -1,2°).

4.5.1.1 Амплитуда SB aROM

Суммарный SB aROM в отделе Rf суставов у непарнокопытных различается более чем в два раза (Таблица 26). *U*-тест Манна-Уитни показывает, что суммарный SB aROM у непарнокопытных статистически незначимо ниже, чем у парнокопытных (*U* = 597, *p* = 0,096, mean diff = -10,2°). Критерий Краскела — Уоллиса показывает статистически значимые различия между группами парно- и непарнокопытных ($\chi^2 = 63,50$, *p* < 0,001). Апостериорные множественные сравнения выделяют Rhinocerotidae (57,4°) и Tapiridae (66,6°) в подмножество с самым низким SB aROM; суммарный SB aROM у свиней, бегемотов и бычьих несколько выше (среднее 74,3°, 75,5° и 80,3°, соответственно; Рис. 33 а). У Equidae суммарная амплитуда SB aROM в шейном отделе выше среднего для копытных (mean = 101,7°) и находится на одном уровне с крупными антилопами, Tragulidae и Tayassuidae (среднее 94,8°, 101,1° и 105,0°; Рис. 33 а). Это заметно ниже, чем у Camelidae и Giraffidae (среднее 122,1° и 128,3°, соответственно).

4.5.1.2 Амплитуда LB aROM

Диапазон суммарного LB aROM в отделе Rf суставов различается у непарнокопытных более чем в два раза (Табл. 26). *U*-тест Манна-Уитни показывает, что суммарный SB aROM у непарнокопытных статистически значимо выше, чем у парнокопытных (*U* = 347, *p* = 0,001, mean diff = 28,38°). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия между группами парно- и непарнокопытных ($\chi^2 = 62,472$, *p* < 0,001). Апостериорные множественные сравнения демонстрируют, что Tapiridae и Rhinocerotidae (mean = 136,7° и 143,7°) имеют средние для копытных амплитуды суммарных LB aROM, сходные с Bovini (mean = 150,1°; Рис. 33 б). Заметно более низкий LB aROM характерен для Hippopotamidae и Suina (mean = 119,1° и 123,8°). В среднем по суммарному LB aROM Equidae уступают только жирафам (mean = 205,4° против 246,5° у Giraffidae). Стоит отметить, что Equidae имеют такое же количество Rf суставов, как и жирафы (7), и на один Rf сустав больше, чем большинство копытных, включая Camelidae.

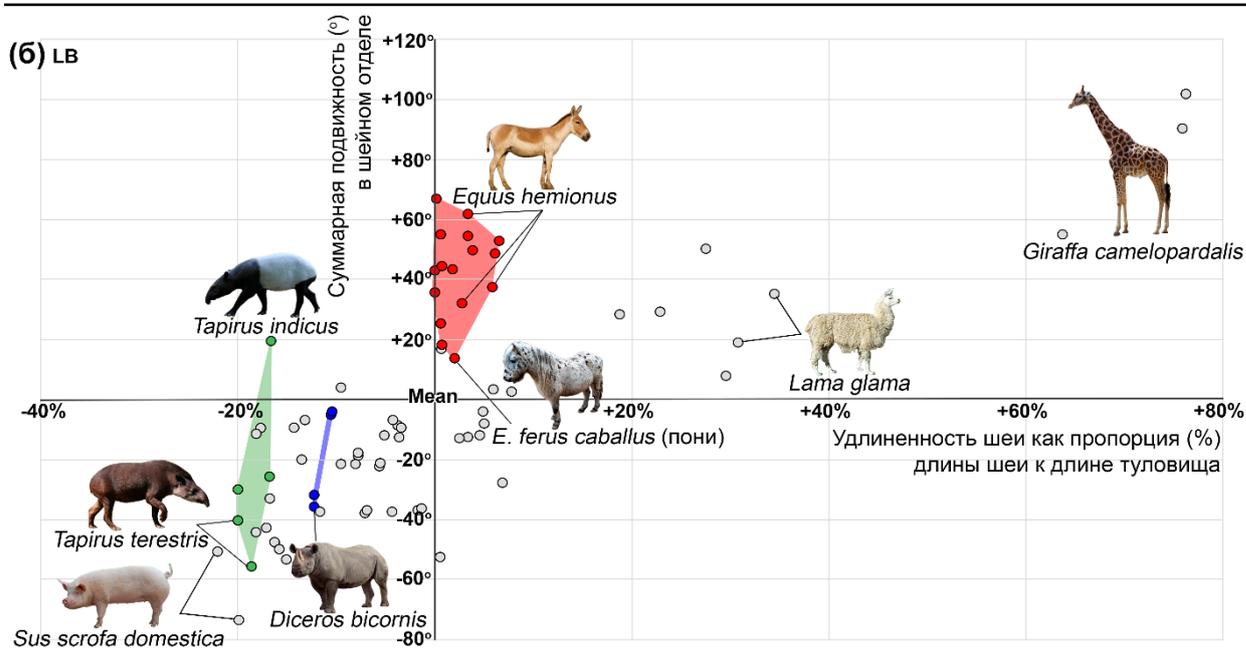
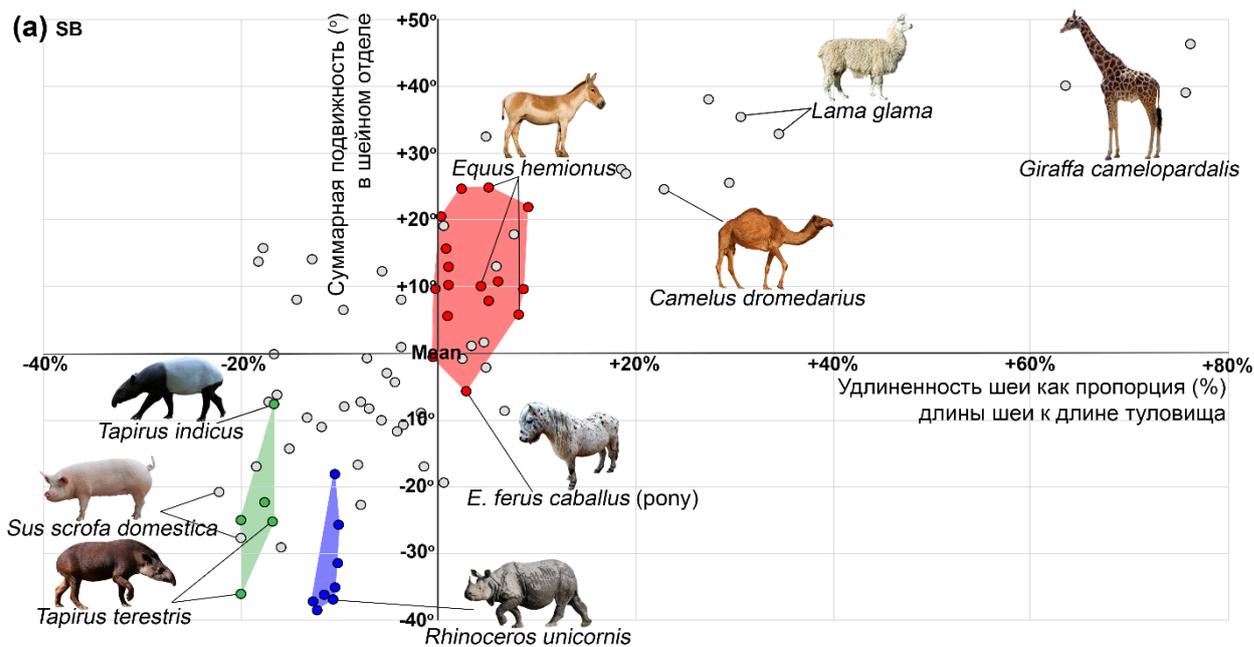


Рис. 33. Подвижность в шейном отделе у непарнокопытных в сравнении с парнокопытными. (а) SB aROM; (б) LB aROM. По оси абсцисс представлена относительная длина шеи как отношение (%) длины шеи к длине туловищной части позвоночника (Т+L+S). По оси ординат представлена суммарная подвижность (°) в Rf суставах. За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов парно- и непарнокопытных (длина шеи 41,7%; суммарный SB aROM 90,1°; 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). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

4.5.1.3 Амплитуда AR aROM

Диапазон суммарного AR aROM у непарнокопытных находится в пределах 25° (28.6-50.8°) (Таблица 26, Рис. 32в). *t*-тест Стьюдента для независимых выборок показывает, что

суммарный AR aROM у непарнокопытных статистически значимо выше, чем у парнокопытных (mean diff = 5,0°, t = 3,348, p = 0,002, 95% CI: 2,2 – 8,0°). ANOVA указывает на статистически значимую разницу в суммарном aROM в различных группах парно- и непарнокопытных (F = 7,994, p < 0,001). Апостериорные множественные сравнения указывают, что у Equidae суммарные значения AR aROM несколько выше, чем у всех других копытных (mean = 43,8°).

Таблица 26. aROM в отделе Rf суставов позвоночного столба у непарнокопытных

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (P)	Вид	
							Мин	Макс
SB средн	29	7,56	16,48	12,36	2,77	,023	<i>T. terrestris</i>	<i>Eq. hemionus</i>
SB сум	29	51,1	115,4	83,46	22,43	,005	<i>D. bicornis</i>	<i>Eq. hemionus</i>
LB средн	25	17,46	32,70	26,88	4,15	,200	<i>T. terrestris</i>	<i>Eq. f. przewalsii</i>
LB сум	25	105,6	228,9	181,78	36,69	,042	<i>T. terrestris</i>	<i>Eq. f. przewalsii</i>
AR средн	25	4,76	7,25	6,06	,68	,200	<i>C. simum</i>	<i>Eq. f. przewalsii</i>
AR сум	25	28,6	50,75	41,13	6,18	,200	<i>C. simum</i>	<i>Eq. f. przewalsii</i>

сум – суммарная; средн – средняя

4.5.2 Отдел Tf суставов

t-тест Стьюдента для парных выборок показывает, что средние значения aROM в суставах краниальной половины отдела Tf суставов не намного, но статистически значимо превосходят aROM в каудальной половине этого отдела во всех трех составляющих подвижности (SB: n = 21, mean diff = 0,63°, t = 3,504, p = 0,002, 95% CI: 0,3° – 1,0°; LB: n = 17, mean diff = 1,4°, t = 4,292, p = 0,001, 95% CI: 0,7° – 2,1°; AR: n = 17, mean diff = 1,3°, t = 4,197, p = 0,001, 95% CI: 0,7° – 2,0°).

4.5.2.1 Амплитуда SB aROM

Как средний, так и суммарный SB aROM в отделе Tf суставов различается у непарнокопытных менее чем в два раза (Таблица 27, Рис. 32 а). Критерий Краскела — Уоллиса указывает на статистически значимые различия SB aROM в каудальной части грудного отдела между группами парно- и непарнокопытных ($\chi^2 = 41,500$, p < 0,001). Средние значения SB aROM в каудальной части грудного отдела у Equidae и Rhinocerotidae (mean = 4,5° и 4,6°) являются самыми низкими среди всех семейств изученных копытных. Для сравнения, наибольший средний SB aROM в каудальной половине отдела Tf суставов характерен для Tragulidae (mean = 8,2°).

ANOVA показывает, что суммарный SB aROM в группах парно- и непарнокопытных различается статистически значимо (F = 22,897, p < 0,001). Rhinocerotidae и Tapiridae (mean = 103,5° и 107,5°, соответственно) образуют подгруппу с самым высоким суммарным SB

aROM. Equidae (mean = 75,7°) заметно уступают по суммарному SB aROM и находятся ближе всего к Bovini (mean = 65,5°).

Таблица 27. aROM в отделе Tf суставов у непарнокопытных

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (P)	Вид	
							Мин	Макс
SB средн	21	3,67	6,17	5,02	,57	,200	<i>D. sumatrensis</i>	<i>R. sondaicus</i>
SB сум	21	65,2	123,3	92,37	18,42	,200	<i>E. asinus</i>	<i>R. sondaicus</i>
LB средн	17	8,6	12,96	11,52	1,08	,015	<i>T. terrestris</i>	<i>R. sondaicus</i>
LB сум	17	169,1	259,1	203,56	28,47	,200	<i>E. grevyi</i>	<i>R. sondaicus</i>
AR средн	17	8,29	12,51	11,13	1,05	,010	<i>T. terrestris</i>	<i>R. sondaicus</i>
AR сум	17	163,6	250,2	196,61	27,36	,161	<i>E. grevyi</i>	<i>R. sondaicus</i>

4.5.2.2 Амплитуда LB и AR aROM

Как средние, так и суммарные LB и AR aROM в отделе Tf суставов различаются у непарнокопытных в полтора раза (Таблица 27). U-тест Манна-Уитни показывает, что средние значения LB и AR aROM в Tf суставах у парно- и непарнокопытных различаются статистически незначимо (LB: U = 321, p = 0,161; AR: U = 335, p = 0,276). Количество Tf суставов у непарнокопытных значительно превышает таковое у парнокопытных вследствие чего суммарные LB и AR aROM у непарнокопытных в среднем более чем на 80° выше, чем у парнокопытных (LB: t = 14,469, p < 0,001; AR: t = 14,755, p < 0,001).

4.5.3 Поясничная область, включая пояснично-крестцовый сустав

4.5.3.1 Амплитуда SB aROM

Средние амплитуды SB aROM в поясничной области (включая пояснично-крестцовый сустав) у непарнокопытных различаются в два раза, суммарный SB aROM демонстрирует более чем трехкратный размах (Таблица 28). ANOVA показывает, что SB aROM в поясничной области (включая пояснично-крестцовый сустав) в группах парно- и непарнокопытных значимо отличается как по суммарным (F = 17,994, p < 0,001), так и по средним значениям (F = 6,583, p < 0,001). Апостериорные множественные сравнения указывают, что все три семейства непарнокопытных принадлежат к подмножеству с самыми низкими средними амплитудами SB aROM (средние варьируют от 7,1° до 7,7°) вместе с такими крупными парнокопытными, как Giraffidae, Bovini и Hippopotamidae (средние варьируют от 7,5° до 8,4°; Рис. 32). Суммарный SB aROM в поясничном отделе также низок, причем носороги характеризуются самыми низкими значениями (mean = 29,6°) среди всех изученных парно- и непарнокопытных. Поясничный отдел у тапиров в среднем на 10° подвижнее, чем у носорогов и близок к Giraffidae и Hippopotamidae, для которых характерны минимальные суммарные значения SB aROM в поясничном отделе среди парнокопытных

(среднее значения 42,2° в обоих семействах). Equidae в среднем на 10° превосходят Tapiridae и имеют такой же суммарный SB aROM, как и бычьи и в среднем на 10° уступают крупным антилопам (Рис. 34).

Таблица 28. aROM в поясничном отделе позвоночного столба у непарнокопытных

Переменная	N	Мин (°)	Макс (°)	Средн (°)	SD (°)	K-S test (P)	Вид	
							Мин	Макс
SB средн	29	4,98	10,03	7,45	1,17	,200	<i>D. sumatrensis</i>	<i>Eq. hemionus</i>
SB сум	29	19,91	61,4	42,82	11,58	,200	<i>D. sumatrensis</i>	<i>Eq. kiang</i>
LB средн	25	5,8	12,44	9,43	1,54	,200	<i>Eq. f. przewalsii</i>	<i>T. bardii</i>
LB сум	25	39,8	74,6	55,67	9,47	,200	<i>D. bicornis</i>	<i>T. bardii</i>
AR средн	25	0,71	9,16	4,02	2,68	,088	<i>Eq. f. przewalsii</i>	<i>Rh. sondaicus</i>
AR сум	25	4,96	49,14	22,34	12,47	,200	<i>Eq. f. przewalsii</i>	<i>T. bardii</i>

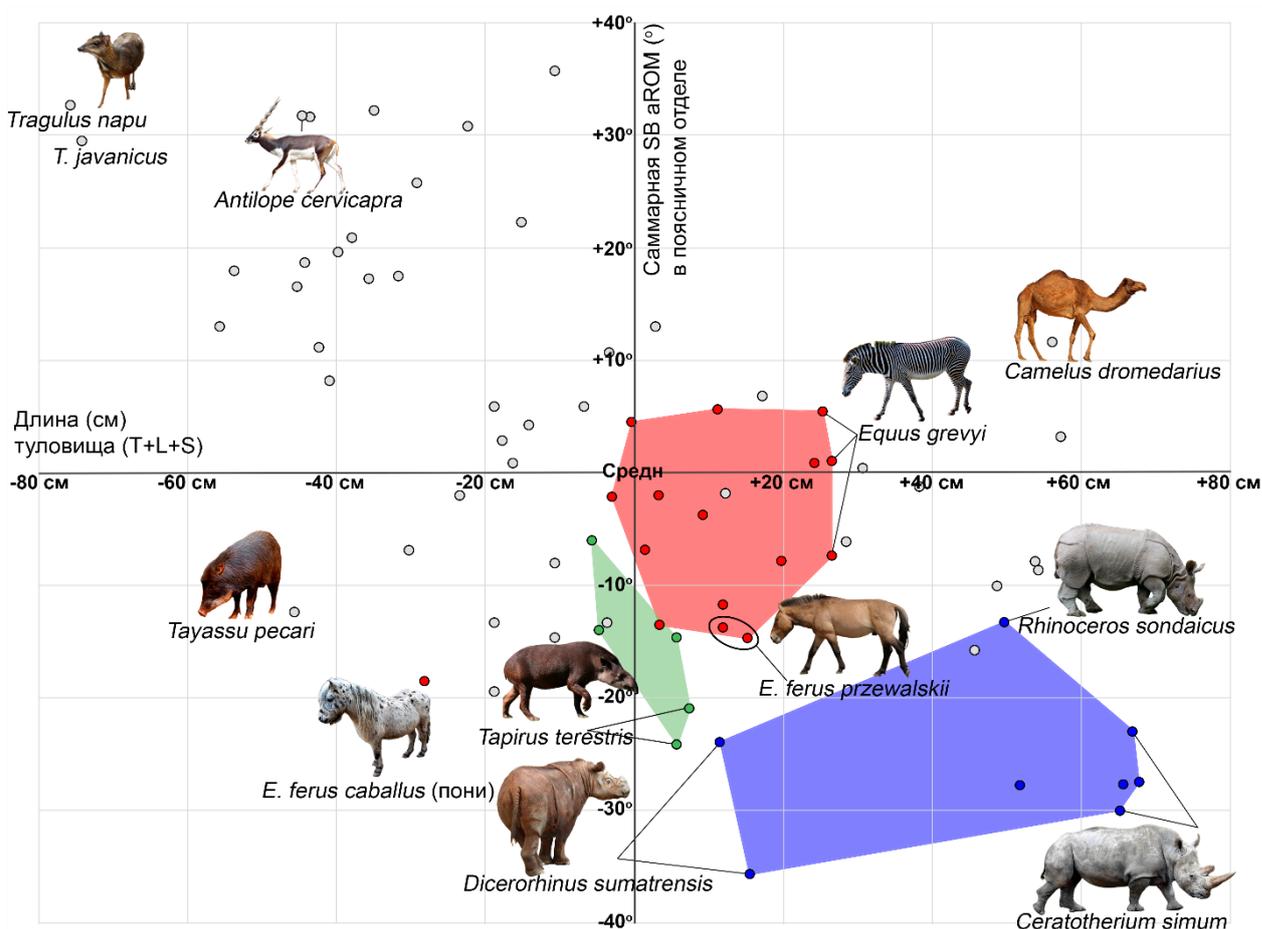


Рис. 34. Сагиттальная подвижность в пояснично-крестцовом отделе у непарнокопытных в сравнение с парнокопытными. По оси абсцисс представлена абсолютная длина (см) туловищной части позвоночника (T+L+S). По оси ординат представлен суммарный SB aROM (°). За точку пересечения осей взяты средние значения для всех изученных видов парно- и непарнокопытных (средняя длина T+L+S 101,3 см; суммарный SB aROM 55,7°). Цвет кружков указывает на таксономическую группу, как на Рис. 33. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

t-тест Стьюдента для парных выборок показывает, что средние амплитуды SB aROM в поясничных Tf суставах у тапиров и носорогов значительно выше, чем в каудальной половине грудных Tf суставов ($n = 11$, mean diff = $1,4^\circ$, $t = 3,82$, $p = 0,003$, 95% CI: $0,6^\circ - 2,1^\circ$) (Рис. 32а).

t-тест Стьюдента для независимых выборок показывает, что суммарный SB aROM в поясничной области у Equidae значительно ниже, чем у парнокопытных, которые используют скоростную форму бега (mean diff = $-12,7^\circ$, $t = -3,264$, $p = 0,007$, 95% CI: от $-21,3^\circ$ до $-4,2^\circ$), Tapiridae имеют значимо более низкий суммарный SB aROM, чем использующие таранную форму бега Suina (mean diff = $-19,7^\circ$, $t = -3,970$, $p = 0,003$, 95% CI: $-30,7^\circ$ до $-8,6^\circ$), и Rhinocerotidae имеют значительно более низкий суммарный SB aROM, чем использующие полутяжелую форму бега Bovini (mean diff = $-20,8^\circ$, $t = -6,762$, $p = 0,000$, 95% CI: $-27,5^\circ$ до $-14,2^\circ$).

Суммарный SB aROM в отделе RfL суставов сильно различается из-за разницы в количестве RfL суставов. Из-за сокращенного числа RfL суставов (1-2), суммарный SB aROM у Rhinocerotidae (mean = $12,7^\circ$) и Tapiridae (mean = $20,6^\circ$) значительно ниже, чем у любого из парнокопытных (минимальный SB aROM характерен для Giraffidae mean = $49,8^\circ$). Суммарный SB aROM у Equidae (mean = $56,4^\circ$) немного превосходит Giraffidae и ближе всего к Bovini (mean = $58,8^\circ$). Интересно отметить, что наименьшая средняя SB aROM в RfL суставах среди всех исследованных копытных характерна для пони (ZMMU S-106944, mean = $5,2^\circ$) и обеих исследованных лошадей Пржевальского (mean = $5,8^\circ$ и $5,9^\circ$).

4.5.3.2 Амплитуда LB aROM

Средний LB aROM в поясничной области (включая пояснично-крестцовый сустав) у непарнокопытных различается более чем в два раза, суммарный LB aROM различается менее чем в два раза (Таблица 28). ANOVA показывает, что LB aROM в поясничной области в группах парно- и непарнокопытных статистически значимо отличаются как по суммарным ($F = 7,809$, $p < 0,001$), так и по средним амплитудам aROM ($F = 5,141$, $p < 0,001$). Для Equidae характерны самые низкие средние амплитуды LB aROM в суставах поясничной области (mean = $8,6^\circ$). В то время как Rhinocerotidae (mean = $46,8^\circ$) характеризуются самыми низкими амплитудами суммарного LB aROM в поясничной области, их суммарный LB aROM сопоставим с Hippopotamidae (mean = $45,2^\circ$). Суммарный LB aROM у Equidae и Tapiridae (mean = $57,3^\circ$ и $57,7^\circ$) несколько выше, чем у носорогов и находится на уровне с Giraffidae (mean = $56,7^\circ$).

4.5.3.3 Амплитуда AR aROM

Суммарный AR aROM у Equidae (mean = $15,3^\circ$) близок к Suidae, Cervidae и Caprinae (среднее $13,3^\circ$, $16,0^\circ$ и $17,6^\circ$, соответственно). У Rhinocerotidae и Tapiridae, благодаря

наличию Tf суставов в поясничной области, как средние (6,6° и 7,7°, соответственно), так и суммарные (33,3° и 36,1°, соответственно) значения aROM в поясничной области являются самыми высокими среди копытных.

4.6 Регионализация позвоночного столба у непарнокопытных

4.6.1 Переход от радиального к тангенциальному типу суставов

Почти у всех парнокопытных переход от радиального к тангенциальному типу зигапофизов происходит на первом грудном позвонке (T1) (Belyaev et al., 2021б). Это же справедливо для носорогов, но у лошадей и тапиров этот переход происходит на втором грудном позвонке (T2), из-за чего у этих непарнокопытных сустав T1-T2 имеет Rf тип зигапофизов. Межпозвонковый диск в суставе T1-T2 у домашней лошади в среднем более чем в два раза толще, чем в остальных грудных суставах (Townsend & Leach, 1984). Как результат, SB aROM в суставе T1-T2 у лошадей более чем в три раза выше, чем в остальных грудных суставах (Townsend et al., 1983). Аналогичная специализация сустава T1-T2 была показана для жирафа (Gunji & Endo, 2016). Полученные в нашем исследовании данные (Belyaev et al., 2023) показывают, что сустав T1-T2 у непарнокопытных в среднем лишь немного менее подвижен 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 (Рис. 32 б). Специализация первого грудного сустава обеспечивает шее лошадей дополнительную подвижность как в сагиттальной, так и в горизонтальной плоскости, делая ее еще более подвижным манипулятором.

4.6.2 Переход от тангенциального к замковому типу суставов

У парнокопытных каудальная часть грудного отдела характеризуется переходом от Tf к RfL типу суставов зигапофизов (Belyaev et al., 2021б). В отличие от парнокопытных, у непарнокопытных каудальная часть грудного отдела сохраняет Tf суставы, за исключением некоторых Equidae, у которых имеется один наиболее каудальный грудной RfL сустав. У носорогов и тапиров имеется лишь несколько RfL суставов (в среднем 1,38 и 2, соответственно), у эквид – 6-9 RfL суставов, у различных парнокопытных – 6-12 RfL суставов. У раннеэоценового *Arenahippus grangeri* (UM 115547; ранее *Hyracotherium grangeri*) переход от Tf к RfL суставам происходит на T15 (Wood et al., 2011), таким образом, для этого эквида было характерно 10 RfL суставов. Это указывает на то, что значительное уменьшение числа RfL суставов в пользу Tf суставов, вероятно, является вторично возникшей в ходе эволюции особенностью носорогов и тапиров.

Среди непарнокопытных суставы зигапофизов в поясничном отделе имеют U-образный вид в трансверсальной плоскости (RfL тип) только у представителей семейства

Equidae (Рис. 35 д, е). Морфология “замков” у Equidae очень простая по сравнению с таковой у парнокопытных: презигапофизы полностью лишены дорсальных гребней, охватывающих постзигапофизы предыдущего позвонка у парнокопытных (Рис. 35 ж-м). Более того, морфология замков у современных лошадиных упрощена по сравнению с палеогеновым *A. grangeri* (см. Рис. 8 в Wood et al., 2011). Морфология зигапофизов в поясничном отделе у тапиров и носорогов еще более примитивная, чем у современных Equidae. Так, у Tapiridae и Rhinocerotidae только несколько самых каудальных поясничных суставов характеризуются V-образным или U-образным видом на трансверсальном сечении (Рис. 35а-г), в то время как большинство поясничных суставов имеют Tf-тип фасеток зигапофизов. Таким образом, среди непарнокопытных только представители семейства Equidae обладают RfL суставами во всей поясничной области (Рис. 35). Наличие RfL суставов практически полностью исключают AR в пользу SB, необходимой для галопа.

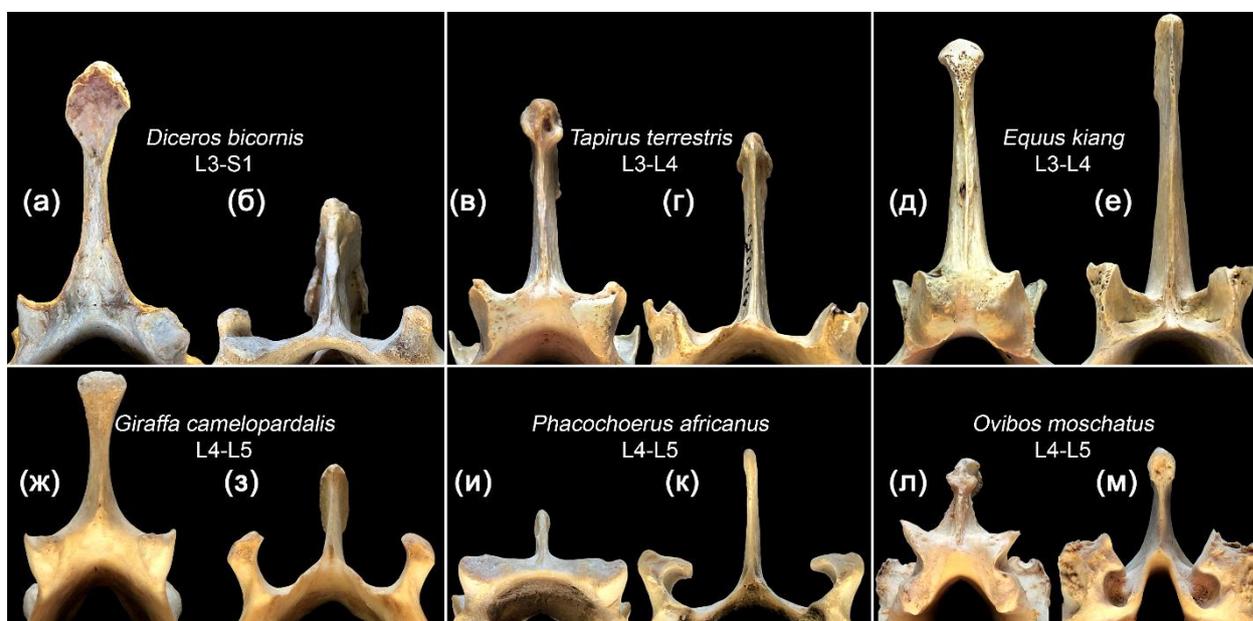


Рис. 35. Морфология “замков” в RfL суставах у различных копытных: Вид сзади на постзигапофизы краниального позвонка в паре (а, в, д, ж, и, л) и вид спереди на соответствующие презигапофизы каудального позвонка в паре (б, г, е, з, к, м). Примеры показаны в последовательности нарастания сложности и жесткости “замка”. (а, б) *Diceros bicornis* (ZMMU S-93020); (в, г) *Tapirus terrestris* (ZMMU S-184859); (д, е) *Equus kiang* (ZMMU S-166817); (ж, з) *Giraffa camelopardalis* (ZMMU S-175340); (и, к) *Phacochoerus africanus* (ZMMU S-171945); (л, м) *Oribos moschatus* (ZMMU S-135832). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

4.7 Функциональный анализ шейного отдела у непарнокопытных

Шея у млекопитающих является основным манипулятором для взаимодействия со средой обитания и выполняет ту же функцию, что и рука у человека. Шейный отдел является наиболее подвижной областью предкрестцового отдела спины по SB и LB aROM.

Средние значения SB и LB aROM в Rf суставах (12,4° и 26,9°, соответственно) значительно превышают подвижность в Tf (5,0° и 11,5°, соответственно) и RfL суставах (8,4° и 9,3°, соответственно) (Рис. 32 а, б). Причем средний LB aROM (26,9°) в Rf суставах более чем в два раза превышает средний SB aROM (12,4°). У парнокопытных эта диспропорция в среднем ниже (25,0° против 15,3°) (Belyaev et al., 2021б). Вероятно, это связано с меньшим радиусом латеральной (R_{lat}) и большим радиусом сагиттальной гибкости (R_{vert}), относительно размеров фасеток зигапофизов у непарнокопытных, по сравнению с парнокопытными.

У парнокопытных длина шейного отдела относительно длины туловищной части позвоночника различается почти в шесть раз (Belyaev et al., 2021б). У современных непарнокопытных, напротив, существует только две морфологические группы по длине шеи (Рис. 33; см. фотографии позвончиков в Belyaev et al., 2022б). 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.

Данные Х. Клейтон и Х. Таунсенда (Clayton & Townsend, 1989а, б) показывают, что существенная часть подвижности шейного отдела сконцентрирована в двух синовиальных суставах: суставе между затылочной костью и атлантом, а также атлантом и эпистрофеем. Так на эти два сустава приходится 93% от суммарной AR (mean = 26,9° в затылочно-атлантном суставе, mean = 107,5° в C1-C2), 38,6% от суммарной SB (86,4° и 16,2°, соответственно) и 20% от суммарной LB (43,9° и 3,9°, соответственно) в шейном отделе. Причем затылочно-атлантный сустав отвечает за SB и LB, а C1-C2 за AR.

Настоящее исследование является единственным, в котором изучена подвижность шейного отдела у всех современных семейств непарнокопытных (Belyaev et al., 2023). Ранее было показано, что у парнокопытных каудальные шейные суставы (C4-C7) значительно более подвижны (в среднем на 2,5-3,5°) по сравнению с более краниальными (C2-C4) и суставом между шеей и туловищем (C7-T1) в SB и LB aROM (Belyaev et al., 2021б). У непарнокопытных подвижность в шейном отделе распределена почти равномерно (Рис. 32 а, б). Только амплитуда LB aROM в суставе между шеей и туловищем значительно ниже, чем боковая подвижность в обычных шейных суставах (в среднем на 2,7-5,1°).

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 (Рис.

33 а). 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. 33 б). 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. На основании измерений А. Вуда и коллег (Wood et al., 2011) и 3D моделей скелета с сайта UMORF¹ относительная длина шеи у *A. grangeri* составляла 23,5% от длины туловища. Эта пропорция находится на уровне самых низких значений для всех парно- и непарнокопытных. На основе 3D-моделей низкого разрешения с сайта UMORF были приблизительно рассчитаны значения aROM для сустава C5-C6 у *Arenahippus*: 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 относительная длина шеи, так и подвижность в шейных суставах у базальных эквоидов были значительно ниже, чем у современных лошадиных. Это очень напоминает оленьков, для которых также характерна очень короткая шея с достаточно невысокой подвижностью в суставах. Вероятно, что короткая шея является наиболее функциональным решением для мелких животных, которые при питании способны подгибать передние конечности в суставах. С увеличением размеров, массы тела, времени питания и массы потребляемой пищи у копытных происходит удлинение шеи.

Подводя итог, можно сказать, что шея непарнокопытных характеризуется значительным преобладанием горизонтальной подвижности над вертикальной (в 2,17 раза), что значительно выше, чем у парнокопытных (в 1,63 раза; Belyaev et al., 2021б), и тем более у домашней кошки и человека (SB и LB примерно равны; Wen et al., 1993; Jones et al., 2020). Относительно короткая шея носорогов характеризуется низкой подвижностью и отсутствием гиперподвижных межпозвонковых суставов. Жесткость шеи носорогов, вероятно, связана с тяжелой головой, которая активно используется во внутривидовых и

¹ https://umorf.ummp.lsa.umich.edu/wp/specimen-data/?Model_ID=1675

межвидовых боях (Wilson & Mittermeier, 2011). В отличие от носорогов, относительно длинная шея лошадей выполняет в основном манипулятивную функцию; она характеризуется довольно высокой подвижностью (особенно в LB) и функционально удлинена за счет первого грудного сустава (T1-T2), который отличается существенно повышенной подвижностью по сравнению с последующими грудными суставами.

4.8 Особенности грудного отдела у непарнокопытных

Амплитуды SB aROM в отделе T1 суставов заметно ниже по сравнению с Rf суставами шеи (в среднем 5,0° против 12,4°). Краниальная часть грудного отдела (холка) у непарнокопытных характеризуется значительным удлинением остистых отростков позвонков (Рис. 30; см. фотографии позвончиков в Belyaev et al., 2022b). Это способствует поддержанию веса тяжелой головы, шеи и туловища (Гамбарян, 1972). Верхушки остистых отростков холки являются местом прикрепления выйной связки, которая способна накапливать и высвобождать упругую энергию во время вертикальных колебаний головы при ходьбе. У идущей лошади выйная связка позволяет экономить до 60% энергии, которая тратится на поддержание головы (Gellman & Vertram, 2002).

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 эквидов была характерна позвоночная формула 7C+17T+7L. Стандартная позвоночная формула у домашней лошади – 7C+18T+6L с относительно частым отклонением в сторону 7C+18T+5L и относительно редким отклонением в сторону 7C+17T+6L, 7C+17T+7L, 7C+18T+7L, 7C+19T+5L и 7C+19T+6L (Spoormakers et al., 2021; Таблица 6 в Приложении 2). 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), до 3-4 у современных видов. Этот сдвиг в сторону грудных позвонков, вероятно, обусловлен гомеозисными генами и сдвигом в экспрессии гомеобоксных белков, контролирующими кранио-каудальную регионализацию осевого скелета (Iimura et al., 2009).

Средние значения SB aROM в каудальной части грудного отдела у Equidae и Rhinocerotidae являются самыми низкими среди всех семейств копытных. На первый взгляд может показаться противоречивым, что непарнокопытные характеризуются пониженными

амплитудами межпозвонковой подвижности в грудном отделе по сравнению с парнокопытными, но имеют существенно большее число грудных позвонков. Это повышенное число грудных позвонков было приобретено непарнокопытными конвергентно с афротериями (Narita & Kuratani, 2005; Sánchez-Villagra et al., 2007). Кажущееся несоответствие между уменьшением подвижности и увеличением числа позвонков в грудном отделе у непарнокопытных имеет очевидное 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 удлинённый 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

Специализация четвероногих млекопитающих к галопу проявляется, в частности, в способности поясничного отдела позвоночного столба сгибаться и разгибаться в сагиттальной плоскости. Исследования кинематики позвоночника у лошадей подтверждают этот тезис. Лошади задействуют SB поясничного отдела только во время ассиметричных аллюров (представленных в экспериментах на беговых дорожках кантером, а не галопом) (Faber et al., 2001б; Haussler et al., 2001), и практически не задействуют ее при ходьбе и рыси (Faber et al., 2000; Haussler et al., 2001).

Однако сагиттальная гибкость поясницы лошадей невелика. Лошади являются классическим примером дорсостабильного галопа (Hildebrand, 1959). П.П. Гамбарян (1972) относит галоп лошадей к скоростной форме бега; он характеризуется уменьшением вертикальных колебаний центра тяжести (так вертикальные колебания у пони не превышают 6% от высоты в холке при скорости галопа в 45 км/ч), уменьшением uROM в суставах конечностей и увеличением частоты шагов (Гамбарян, 1972). Суммарный SB

aROM в пояснично-крестцовой области у эквид ($\text{mean} = 50,4^\circ$) 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; Рис. 34). Таким образом, с точки зрения дорсостабильности позвоночника лошади очень похожи на бычьих и некоторых представителей скоростной формы бега, таких как северный олень и гну.

П.П. Гамбарян (1972) относит галоп тапиров к таранной форме бега; он характеризуется относительно высокими вертикальными колебаниями центра тяжести (более 14% от высоты в холке при скорости галопа в 35 км/ч у *T. terrestris*) и высокими uROM в суставах конечностей (Гамбарян, 1972). Для этих животных характерен аркообразный профиль пояснично-крестцового отдела позвоночника. Аналогичная форма спины наблюдается у некоторых парнокопытных (оленьки, многие мелкие антилопы, козули и т.д.), которые имеют очень высокий суммарный SB aROM в пояснично-крестцовом отделе ($75-90^\circ$; отметим, что у этих парнокопытных есть вдобавок в грудном отделе несколько RfL суставов с потенциально высоким SB). У тапиров, напротив, несмотря на сходную кривизну позвоночника, подвижность в пояснично-крестцовой области примерно вдвое ниже, чем у этих парнокопытных ($\sim 40^\circ$). Имеющиеся видеозаписи и изображения (Гамбарян, 1972) галопирующих тапиров подтверждают этот вывод. Приблизительная оценка суммарного угла наклона пояснично-крестцового отдела позвоночника во время медленного бега тяжелым латеральным галопом у *T. indicus* составляет $\sim 29^\circ$, а во время легкого латерального галопа у *T. terrestris* – $\sim 34^\circ$ (Рис. 36). Оба значения приближаются к рассчитанному суммарному SB aROM ($\sim 40^\circ$) этой части позвоночника и в три раза ниже, чем амплитуды движения при дорсомобильном галопе у борзых (Muybridge, 1887; Alexander et al., 1985). Вполне логично, что во время легкого и более быстрого галопа разница между суммарным uROM и aROM меньше, чем во время более медленного и тяжелого галопа ($\sim 6^\circ$ против $\sim 11^\circ$).

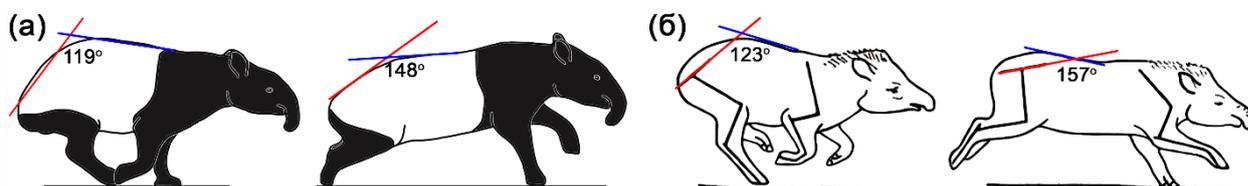


Рис. 36. Размах сагиттальной подвижности в пояснично-крестцовой области спины, используемый тапирами во время галопа. (а) Медленный латеральный галоп у *Tapirus indicus* (с сайта <https://www.youtube.com/watch?v=UX70MCvtmu0>); (б) быстрый латеральный галоп у *Tapirus terrestris* (из Гамбарян, 1972 с изменениями). Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

П.П. Гамбарян (1972) относит галоп носорогов к полутяжелой форме бега. Современные носороги являются самыми крупными животными, регулярно использующими галоп для передвижения. Суммарный SB aROM в поясничном отделе у Rhinocerotidae самый низкий (в среднем = 29,6°) среди всех изученных парно- и непарнокопытных. Для белого носорога, в отличие от других современных носорогов, характерно изменение ориентации (антиклина) остистых отростков позвонков от наклона назад наклон вперед (Рис. 30 в, г; см. фотографии позвоночников в Belyaev et al., 2022б). У других носорогов все остистые отростки позвонков в туловищном и крестцовом отделах имеют наклон назад (Рис. 30 ж, з). У *Ceratotherium simum* 16^й грудной позвонок имеет вертикальную ориентацию остистого отростка, а два последних грудных (T17 и T18) и два из трех поясничных позвонков характеризуются остистыми отростками, направленными вперед. Однако эта морфологическая особенность не влияет на рассчитанную амплитуду SB aROM; пояснично-крестцовый отдел *Ceratotherium simum* имеет такую же подвижность, как и у других носорогов. Скорее всего антиклина остистых отростков у белого носорога связана с распределением действующих сил. Наклон вперед остистых отростков у каудальных предкрестцовых позвонков сокращает расстояния между вершинами отростков. Это, в свою очередь, сокращает длину межостистых связок и участков надостистой связки, которая соединяет вершины отростков, подобное сокращение без затрат мышечной энергии ограничивает вентральное сгибание каудальной части спины. За счет этого возрастает жесткость спины на той стадии галопа, когда на земле находятся только задние конечности, а позвоночник выполняет поддерживающую функцию для краниальной части тела и головы. Можно предположить, что антиклина остистых отростков у белого носорога связана с иным распределением массы вдоль туловища, возможно, с более тяжелой передней частью тела и головой, чем у других носорогов.

В целом, у Equidae, Tapiridae и Rhinocerotidae суммарный SB aROM в пояснично-крестцовой области значительно ниже, чем у парнокопытных, использующих те же формы бега. Однако непарнокопытные демонстрируют сходство с парнокопытными в том, что скоростной бег характеризуется самой высокой, а полутяжелый – самой низкой суммарной SB aROM. Подводя итог, сагиттальная подвижность поясничной области, которая может быть использована во время галопа, ограничена у всех современных непарнокопытных. Представителей всех трех семейств можно считать "дорсостабильными" животными в терминах П.П. Гамбаряна (1972). Среди парнокопытных подобное состояние встречается у наиболее крупных и тяжелых представителей в результате аллометрического роста (Belyaev et al., 2022а). В этом контексте, неудивительно, что подвижность поясничной области у

самых крупных галопирующих млекопитающих – носорогов, ниже, чем у всех исследованных парнокопытных.

Как было показано ранее для парнокопытных (Belyaev et al., 2021б), увеличение SB aROM (как суммарного, так и среднего) в поясничном отделе позвоночника сопровождается удлинением поясничного отдела относительно туловищной части позвоночника в целом, а уменьшение SB aROM, наоборот, укорочением. Непарнокопытные с их маломобильным поясничным отделом, также следуют этому правилу. Относительная длина поясничной области у Equidae и Tapiridae аналогична таковой у Giraffidae и Hippopotamidae, которые представляют минимум среди парнокопытных, а у Rhinocerotidae поясничная область даже более короткая (среднее = 14,1%).

Таким образом, лошади могут считаться наименее дорсостабильными из всех современных непарнокопытных. Если упорядочить всех копытных по этому признаку от наиболее SB-мобильной до наиболее SB-стабильной поясничной области, то за мелкими парнокопытными следуют крупные вместе с лошадьми, а наиболее стабильными формами являются тапиры и носороги (Рис. 37).

Все описанное выше приводит нас к вопросу о том почему пояснично-крестцовый отдел у непарнокопытных является настолько малоподвижным в сагиттальной плоскости? Является ли это исходным или вторично возникшим состоянием для представителей отряда? 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). К. Джонс (Jones, 2016), основываясь на морфологии межпозвонковых суставов, показала, что увеличение размеров тела у лошадиных коррелирует с более высокой, более сердцевидной формой тел позвонков и более дорсально расположенными зигапофизами, что приводит к уменьшению амплитуды SB aROM. Этот вывод, скорее всего, соответствует действительности, поскольку увеличение относительной высоты тела позвонка и высоты невральная дуги приводит к увеличению радиуса сагиттального движения в суставе, а увеличение радиуса сагиттального движения приводит к уменьшению SB aROM (Niemeyer et al., 2012; Belyaev et al., 2022a). Согласно измерениям А. Вуда и коллег (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). 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 лошадиными, несколько меньшая высота тел позвонков и суставов зигапофизов позволяет предположить, что поясничная область у мелких палеогеновых эквоидов была достаточно высоко подвижной. Такое же предположение ранее было сделано в нескольких других исследованиях (Preuschoft & Franzen, 2012; Jones, 2016). Более подвижная пояснично-крестцовая область была характерна и для легко сложенных палеогеновых представителей Ceratomorpha. Так, позвоночная формула плезиоморфного эоценового риноцеротоида *Hyrachyus eximius* (7C+18T+7L) характеризуется большим количеством поясничных позвонков (Cope, 1873; Hayden, 1883). Основываясь на замерах Э.Д. Копа (Cope, 1873), относительная длина поясничного отдела у *H. eximius* (41,5%) даже больше, чем у *A. grangeri*, и почти в 3 раза больше, чем у современных носорогов.

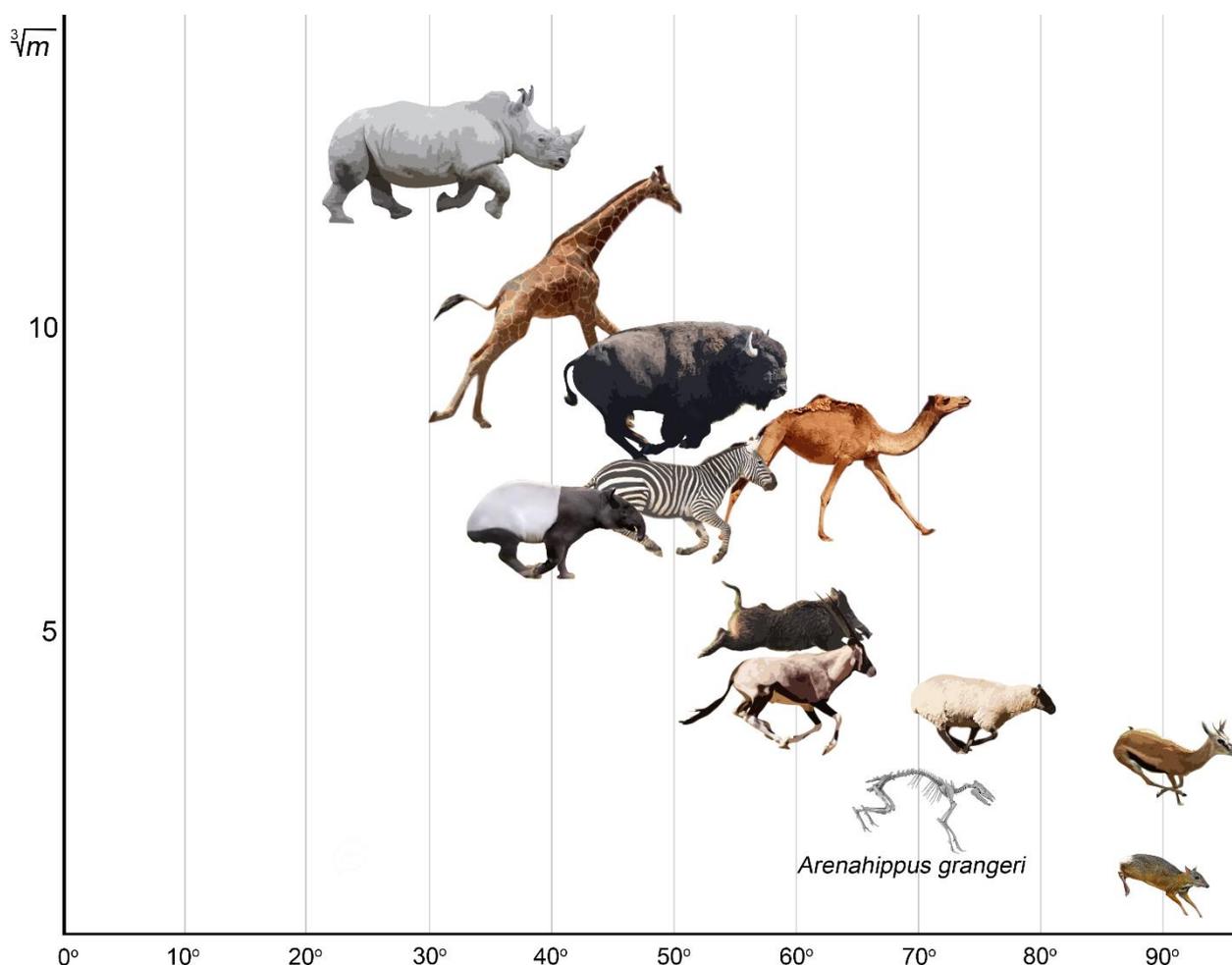


Рис. 37. Взаимосвязь суммарной сагиттальной подвижности в поясничном отделе позвоночного столба и кубического корня массы тела у парно- и непарнокопытных. Из Belyaev et al., 2023 с изменениями.

Для количественной оценки подвижности в пояснично-крестцовом отделе позвоночника у базальных непарнокопытных были использованы 3D-модели позвонков *A.*

grangeri (UMMP VP 115547): модель низкого разрешения с сайта UMORF для T17 и модели высокого разрешения для L1 (<https://doi.org/10.7302/rh9g-7359>) и L2-S1 (<https://doi.org/10.7302/81eq-6x84>). В результате были рассчитаны приблизительные оценки SB aROM 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 разумно предположить, что у *Arenahippus* было по крайней мере 10° дополнительной SB подвижности в пояснично-крестцовом суставе по сравнению с внутрипоясничными суставами, то суммарный SB aROM в пояснично-крестцовой части позвоночного столба у этого животного должен был превышать 70° (Рис. 37).

Все написанное выше позволяет предположить, что дорсостабильность всех современных непарнокопытных является производной чертой и возникла конвергентно во всех трех семействах. Два основных предиктора SB aROM в пояснично-крестцовой области у копытных – это масса тела (аллометрия) и форма бега (Belyaev et al., 2021б, 2022а). Наиболее дорсомобильные формы бега (прыжковая и прыжково-скоростная) имеют верхний предел массы тела (200-300 кг и 200-400 кг, соответственно). По мере увеличения массы тела до соответствующих пределов копытные переходят на более соответствующие для их новых размеров формы бега. Все современные виды непарнокопытных – это животные со средним и крупным размером тела. Увеличение размеров тела у всех групп непарнокопытных в ходе эволюции очевидным образом сопровождалось увеличением потребности в пище, что привело к увеличению высоты зубных коронок и морфологии жевательной поверхности щечных зубов (Janis, 1995; Muhlbachler et al., 2011) и, скорее всего, привело к усложнению пищеварительной системы и углублению специализации к ферментации целлюлозы в кишечнике. Вероятно, увеличение размеров тела и нарастающая адаптация к ферментации целлюлозы в кишечнике привели к увеличению числа грудных позвонков. Чем тяжелее становилась пищеварительная система и длиннее туловище, тем большую нагрузку испытывали поясничные мышцы. Поэтому необходимо было либо увеличить массу этих мышц, либо, что предпочтительнее, ограничить размах их сокращения для выигрыша в силе. Таким образом, диапазон сокращения поясничных мышц у непарнокопытных был ограничен за счет уменьшения SB aROM в каудальных грудных и поясничных суставах. Это привело к почти полному исчезновению RfL суставов у тапиров и носорогов. Таким образом, дорсостабильность позволила непарнокопытным без заметного увеличения массы осевой мускулатуры значительно нарастить массу пищеварительной системы.

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. Так, 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 эквоида *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 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).

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 внутривпоясничных 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 она 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Беляев Р.И.* Вертикальная межпозвонковая подвижность у представителей отряда непарнокопытных (*Perissodactyla*) // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018». 2018. С. 1-2.
2. *Гамбарян П.П.* Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих / Ереван: Издательство Академии наук Армянской ССР. 1960. 195 с.
3. *Гамбарян П.П.* Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения / Ленинград: Наука, Ленинградское отделение. 1972. 334 с.
4. *Гамбарян П.П., Рухкян Р.Г.* Морфофункциональный анализ мышц конечностей слона *Elephas indicus* и *Loxodonta africana* // Труды Зоологического Института АН СССР. 1974. Т. 54. С. 190–265.
5. *Грицышина Е.Е., Кузнецов А.Н., Панюткина А.А.* Кинематические составляющие экстремального поворота головы серой неясыти (*Strix aluco*) по данным компьютерной томографии // Доклады Академии Наук. 2016. Т. 466, №4. С. 496–499.
6. *Зубр.* Морфология, систематика, эволюция, экология. Ред. Соколов В.Е. Москва: Наука. 1979. 496 с.
7. *Климов А.Ф., Акаевский А.И.* Анатомия домашних животных: Учебное пособие. 7-е изд. Санкт-Петербург: Издательство (Лань). 2003. 1040 с.
8. *Кузнецов А.Н.* Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод // Зоологические исследования. 1999. №3. С. 1–94.
9. *Кузнецов А.Н., Терещенко В.С.* Методика расчета боковой и вертикальной подвижности между платицельными позвонками у тетрапод // Палеонтологический Журнал. 2010. №2. С. 83–99.
10. *Неттер Ф.* Атлас анатомии человека: Уч. пос.-атлас. 2-е издание. Москва: ГЭОТАР-МЕД. 2003. 600 с.
11. *Павлинов И.Я.* Систематика современных млекопитающих (2-е издание). Москва: Издательство МГУ. 2006. 297 с.
12. *Пылыпчук О.Я.* Рентгенографическое исследование подвижности скелета пояснично-крестцового отдела позвоночника некоторых млекопитающих // Вестник Зоологии. 1975. №5. С. 34-38.
13. *Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных. Том 1. Москва: Мир. 1992. 358 с.
14. *Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих (китообразные, хищные, ластоногие, трубкозубые, хоботные, даманы, сирены, парнокопытные, мозолоногие, непарнокопытные). Москва: Высшая школа. 1979. 528 с.

15. Суханов В.Б. Общая система симметричной локомоции и особенности передвижения низших тетрапод / Ленинград: Наука. 1968. 225 с.
16. Терещенко В.С. К реконструкции позвоночного столба протоцератопса // Палеонтологический журнал. 1991. № 2. С. 86–96.
17. Alexander R.M. The relative merits of foregut and hindgut fermentation // Journal of Zoology. 1993. Vol. 231. P. 391-401.
18. Alexander R.M., Maloiy G.M.O., Hunter B., Jayes A.S., Nturibi J. Mechanical stresses in fast locomotion of buffalo (*Syncerus caffer*) and elephant (*Loxodonta africana*) // Journal of Zoology. 1979. Vol. 189. P. 135-144.
19. Alexander R.M., Dimery N.J., Ker R.F. Elastic structures in the back and their role in galloping in some mammals // Journal of Zoology. 1985. Vol. 207. P. 467-482.
20. Alexander R.M., Pond C.M. Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum* // Journal of Zoology. 1992. Vol. 227. P. 63-69.
21. Alini M., Eisenstein S.M., Ito K., Little C., Kettler A.A., Masuda K., Melrose J., Ralphs J., Stokes I., Wilke H.-J. Are animal models useful for studying human disc disorders/degeneration? // European Spine Journal. 2008. Vol. 17, №1. P. 2-19.
22. Audigié F., Pourcelot P., Degueurce C., Denoix J.M., Geiger D. Kinematics of the equine back: flexion-extension movements in sound trotting horses // Equine veterinary journal. Supplement. 1999. Vol. 30. P. 210-213.
23. Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E. A mechanistic approach for the calculation of intervertebral mobility in mammals based on vertebrae osteometry // Journal of Anatomy. 2021a. Vol. 238. P. 113–130.
24. Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E. How the even-toed ungulate vertebral column works: Comparison of intervertebral mobility in 33 genera // Journal of Anatomy. 2021b. Vol. 239. P. 1370–1399.
25. Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E. From dorsomobility to dorsostability: A study of lumbosacral joint range of motion in artiodactyls // Journal of Anatomy. 2022a. Vol. 241. P. 420–436.
26. Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E. Truly dorsostable runners: Vertebral mobility in rhinoceroses, tapirs and horses // Journal of Anatomy. 2023. P. 1-24. DOI: 10.1111/joa.13799
27. Benninger M.I., Seiler G.S., Robinson L.E., Ferguson S.J., Bonel H.M., Busato A.R., Lang J. Three-dimensional motion pattern of the caudal lumbar and lumbosacral portions of the vertebral column of dogs // American Journal of Veterinary Research. 2004. Vol. 65. P. 544–551.

28. Biewener A.A. Biomechanical consequences of scaling // *Journal of Experimental Biology*. 2005. Vol. 208, №9. P. 1665-1676.
29. Busscher I., van der Veen A.J., van Dieën J.H., Kingma I., Verkerke G.J., Veldhuizen A.G. *In vitro* biomechanical characteristics of the spine: a comparison between human and porcine spinal segments // *Spine*. 2010. Vol. 35, №2. P. 35-42.
30. Canington S.L., Sylvester A.D., Burgess M.L., Junno J.-A., Ruff C.B. Long bone diaphyseal shape follows different ontogenetic trajectories in captive and wild gorillas // *American Journal of Biological Anthropology*. 2018. Vol. 167. P. 366– 376.
31. Clayton H. M., Townsend H. G. G. Kinematics of the cervical spine of the adult horse // *Equine Veterinary Journal*. 1989. 21(3), 189–192.
32. Clayton H. M., Townsend H. G. G. Cervical spinal kinematics: a comparison between foals and adult horses // *Equine Veterinary Journal*. 1989. 21(3), 193–195.
33. Cogley M.J., Rayfield E.J., Barrett P.M. Inter-vertebral flexibility of the ostrich neck: implications for estimating sauropod neck flexibility // *PLoS One*. 2013. 8(8). e72187.
34. Cope E.D. On the osteology of the extinct tapiroid *Hyrachyus* // *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1873. Vol. 13, №90. P. 212-224.
35. Coughlin B.L., Fish F.E. Hippopotamus Underwater Locomotion: Reduced-Gravity Movements for a Massive Mammal // *Journal of Mammalogy*. 2009. Vol. 90, №3. P. 675–679
36. Danowitz M., Solounias N. The cervical osteology of *Okapia johnstoni* and *Giraffa camelopardalis* // *PLoS ONE*. 2015. 10(8): e0136552.
37. DeVries Watson N.A., Gandhi A.A., Fredericks D.C., Smucker J.D., Grosland N.M. Sheep cervical spine biomechanics: a finite element study // *The Iowa orthopaedic journal*. 2014. Vol. 34. P. 137-43.
38. Detiger S.E., Hoogendoorn R.J., van der Veen A.J., van Royen B.J., Helder M.N., Koenderink G.H., Smit T.H. Biomechanical and rheological characterization of mild intervertebral disc degeneration in a large animal model // *Journal of Orthopaedic Research*. 2013. Vol. 31, №5. P. 703-709.
39. Dzemski G., Christian A. Flexibility along the neck of the ostrich (*Struthio camelus*) and consequences for the reconstruction of dinosaurs with extreme neck length // *Journal of Morphology*. 2007. Vol. 268, №8. P. 701-714.
40. Faber M., Schamhardt H., van Weeren R., Johnston C., Roepstorff L., Barneveld A. Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses walking on a treadmill // *American Journal of Veterinary Research*. 2000. Vol. 61, №4. P. 399-406.

41. *Faber M., Johnston C., Schamhardt H., van Weeren R., Roepstorff L., Barneveld A.* Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses trotting on a treadmill // *American Journal of Veterinary Research.* 2001a. Vol. 62. P. 757-764.
42. *Faber M., Johnston C., Schamhardt H., van Weeren R., Roepstorff L., Barneveld A.* Three-dimensional kinematics of the equine spine during canter // *Equine Veterinary Journal.* 2001b. 33. P. 145-149.
43. *Faber M., Johnston C., van Weeren P.R., Barneveld A.* Repeatability of back kinematics in horses during treadmill locomotion // *Equine Veterinary Journal.* 2002. Vol. 34, №3. P. 235-241.
44. *Fick R.* Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der Bewegenden Muskeln. Erster Teil: Anatomie der Gelenke. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 1904. 512 p.
45. *Fick R.* Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der Bewegenden Muskeln. Zweiter Teil: Allgemeine Gelenk- und Muskelmechanik. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 1910. 376 p.
46. *Fick R.* Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der Bewegenden Muskeln. Dritter Teil: Spezielle Gelenk- und Muskelmechanik. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 1911. 688 p.
47. *Filler A.G.* Axial character seriation in mammals: an historical and morphological exploration of the origin, development, use, and current collapse of the homology paradigm. Boca Raton: BrownWalker Press. 2007. 349 p.
48. *Gál J.M.* Mammalian spinal biomechanics. I. Static and dynamic mechanical properties of intact intervertebral joints // *Journal of Experimental Biology.* 1993. Vol. 174. P. 247-280.
49. *Gambaryan P.P., Kielan-Jaworowska Z.* Sprawling versus parasagittal stance in multituberculate mammals // *Acta Palaeontologica Polonica.* 1997. Vol. 42, №1. P. 13-44.
50. *Gambaryan P.P., Kuznetsov A.N.* An evolutionary perspective on the walking gait of the long-beaked echidna // *Journal of Zoology.* 2013. Vol. 290, №1. P. 58-67.
51. *Gellman K.S., Bertram J.E.A.* The equine nuchal ligament 2, passive dynamic energy exchange in locomotion // *Veterinary and Comparative Orthopaedics and Traumatology.* 2002. Vol. 15. P. 7-14.
52. *Gradner G., Bockstahler B., Peham C., Henninger W., Podbregar I.* Kinematic study of back movement in clinically sound Malinois dogs with consideration of the effect of radiographic changes in the lumbosacral junction // *Veterinary Surgery.* 2007. Vol. 36. P. 472-481.

53. *Grauer J.N., Erulkar J.S., Patel T.C., Panjabi M.M.* Biomechanical evaluation of the New Zealand white rabbit lumbar spine: a physiologic characterization // *European Spine Journal*. 2000. Vol. 9, №3. P. 250-255.
54. *Gregersen G.G., Lucas D.B.* An *in vivo* study of the axial rotation of the human thoracolumbar spine // *The Journal of Bone & Joint Surgery*. 1967. Vol. 49, №2. P. 247-262.
55. *Grood E.S., Suntay W.J.* A joint coordinate system for the clinical description of three-dimensional motions: application to the knee // *Journal of biomechanical engineering*. 1983. Vol. 105, №2. P. 136-144.
56. *Gunji M., Endo H.* Functional cervicothoracic boundary modified by anatomical shifts in the neck of giraffes // *Royal Society Open Science*. 2016. Vol. 3: 150604.
57. *Gunji M., Takai A., Endo H.* Deformations of the Cervical and Cranial Thoracic Vertebrae in a Bedridden Asian Elephant // *Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 2014. Vol. 19 №3. P. 79-86.
58. *Halpert A.P., Jenkins F.A., Franks H.* Structure and scaling of the lumbar vertebrae in African bovids (Mammalia: Artiodactyla). *Journal of Zoology*. 1987. Vol. 211. P. 239–258.
59. *Haussler K.K., Bertram J.E.A., Gellman K.* *In vivo* segmental kinematics of the thoracolumbar spinal region in horses and effects of chiropractic manipulations // *Proceedings of the Annual Convention of the AAEP*. 1999. Vol. 45. P. 327-329.
60. *Haussler K.K., Bertram J.E.A., Gellman K., Hermanson J.W.* Segmental *in vivo* vertebral kinematics at the walk, trot and canter: a preliminary study // *Equine Veterinary Journal*. 2001. Vol. 33. P. 160-164.
61. *Hayden F.V.* Report of the United States Geological Survey of the Territories. Volume III: The vertebrata of the tertiary formations of the West Book I. Washington: Government Printing Office. 1883. 1009 p.
62. *Hayes M.A., Howard T.C., Gruel C.R., Kopta J.A.* Roentgenographic evaluations of lumbar spine flexion-extension in asymptomatic individuals // *Spine*. 1989. Vol. 14. P. 327-331.
63. *Hildebrand M.* Motions of the running cheetah and horse // *Journal of Mammalogy*. 1959. Vol. 40. P. 481-495.
64. *Holbrook L.T.* Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia, Perissodactyla) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2001. Vol. 132. P. 1-54.
65. *Hutchinson J.R., Famini D., Lair R., Kram R.* Are fast-moving elephants really running? // *Nature*. 2003. Vol. 422, №6931. P. 493-494.
66. *Imura, T., Denans N., Pourquié O.* Establishment of Hox vertebral identities in the embryonic spine precursors // *Current Topics in Developmental Biology*. 2009. Vol. 88. P. 201–234.

67. *Janis C.M.* Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology // *Biological Reviews*. 1982. Vol. 57. P. 261-318.
68. *Janis C.M.* Correlation between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. In: Thomason J.J. (Ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge: Cambridge University Press. 1995. 76-98.
69. *Jones K.E.* New insights on equid locomotor evolution from the lumbar region of fossil horses // *Proceedings of the Royal Society London B*. 2016. Vol. 283: 20152947.
70. *Jones K.E., Gonzalez S., Angielczyk K.D., Pierce S.E.* Regionalization of the axial skeleton predates functional adaptation in the forerunners of mammals // *Nature ecology & evolution*. 2020. Vol. 4. P. 470-478.
71. *Jones K.E., Dickson B.V., Angielczyk K.D., Pierce S.E.* Adaptive landscapes challenge the “lateral-to-sagittal” paradigm for mammalian vertebral evolution // *Current Biology*. 2021. Vol. 31. P. 1-10.
72. *Jones K.E., Brocklehurst R.J., Pierce S.E.* AutoBend: An automated approach for estimating intervertebral joint function from bone-only digital models // *Integrative Organismal Biology*. 2021. Vol. 3 №1, obab026.
73. *Kambic R.E., Biewener A.A., Pierce S.E.* Experimental determination of three-dimensional cervical joint mobility in the avian neck // *Frontiers in zoology*. 2017. Vol. 14, №37. P. 1-15.
74. *Kandziora F., Pflugmacher R., Scholz M., Schnake K., Lucke M., Schröder R., Mittlmeier T.* Comparison between sheep and human cervical spines: an anatomic, radiographic, bone mineral density, and biomechanical study // *Spine*. 2001. Vol. 26, №9. P. 1028-1037.
75. *Krijnen M.R., Mensch D., van Dieen J.H., Wuisman P.I., Smit T.H.* Primary spinal segment stability with a stand-alone cage: *In vitro* evaluation of a successful goat model // *Acta Orthopaedica*. 2006. Vol. 77, №3. P. 454-461.
76. *Krings M., Nyakatura J.A., Boumans M.L., Fischer M.S., Wagner H.* Barn owls maximize head rotations by a combination of yawing and rolling in functionally diverse regions of the neck // *Journal of Anatomy*. 2017. Vol. 231, № 1. P. 12-22.
77. *Kumar N., Kukreti S., Ishaque M., Sengupta D.K., Mulholland R.C.* Functional anatomy of the deer spine: an appropriate biomechanical model for the human spine? // *Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 266. P. 108–117.
78. *Kummer B.* *Bauprinzipien des Säugerskeletes*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag. 1959a. 235 p.
79. *Kummer B.* *Biomechanik des Säugetierskeletts*. *Hanb Zool*. 1959b. Vol. 8, №6. P. 1-80.

80. *Kuznetsov A.N.* Passive-dynamic walkers of the late Paleozoic // *Ameghiniana*. 2020. Vol. 57, №6. P. 591-615.
81. *Kuznetsov A.N.* How big can a walking fish be? A theoretical inference based on observations on four land-dwelling fish genera of South Vietnam // *Integrative Zoology*. 2022. Vol. 17. P. 849–878.
82. *Kuznetsov A.N., Luchkina O.S., Panyutina A.A., Kryukova N.V.* Observations on escape runs in wild European hare as a basis for mechanical concept of extreme cornering with special inference of a role of peculiar subclavian muscle // *Mammalian Biology*. 2017. Vol. 84. P. 61-72.
83. *Kuznetsov A.N., Panyutina A.A.* A full head turn in owls. Is it really possible? // *Journal of Anatomy*. In Press.
84. *Lankester R.* On certain points in the structure of the cervical vertebrae of the okapi and the giraffe // *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1908. Vol. 78, №2. P. 320-334.
85. *Lee D.* Biomechanics of the thorax: a clinical mode of *in vivo* function // *Journal of Manual & Manipulative Therapy*. 1993. Vol. 1, №1. P. 13-21.
86. *Maclaren J., Nauwelaerts S.* Modern Tapirs as Morphofunctional Analogues for Locomotion in Endemic Eocene European Perissodactyls // *Journal of Mammalian Evolution*. 2020. Vol. 27, №2. P. 245-263.
87. *Matsumoto R., Fujiwara S.-I., Evans S.E.* Feeding behaviour and functional morphology of the neck in the long-snouted aquatic fossil reptile *Champsosaurus* (Reptilia: Diapsida) in comparison with the modern crocodylian *Gavialis gangeticus* // *Journal of Anatomy*. 2022. Vol. 240. P. 893– 913.
88. *Meredith R., Janečka J.E., Gatesy L., Ryder O.A., Fisher C.A., Teeling E.C., Goodbla A., Eizirik E., Simão T.L.L., Stadler T., Rabosky D.L., Honeycutt R.L., Flynn J.J., Ingram C.M., Steiner C., Williams T.L., Robinson T.J., Burk-Herrick A., Westerman M., Ayoub N.A., Springer M.S., Murphy W.J.* Revolution and KPg extinction on mammal diversification // *Science*. 2011. Vol. 334, №6055. P. 521–524.
89. *Mihlbachler M.C., Rivals F., Solounias N., Semprebon G.M.* Dietary Change and Evolution of Horses in North America // *Science*. 2011. Vol. 331, №6021. P. 1178-81
90. *Müller M.A., Merten L.J.F., Böhmer C., Nyakatura J.A.* Pushing the boundary? Testing the “functional elongation hypothesis” of the giraffe's neck // *Evolution*. 2021. Vol. 75. P. 641-655.
91. *Muybridge E.* Animal locomotion: an electrophotographic investigation of consecutive phases of animal movements. Philadelphia: University of Pennsylvania. 1887.

92. *Narita Y., Kuratani S.* Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints // *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2005. Vol. 304, №2. P. 91-106.
93. *Niemeyer F., Wilke H.-J., Schmidt H.* Geometry strongly influences the response of numerical models of the lumbar spine — a probabilistic finite element analysis // *Journal of Biomechanics* 2012. Vol. 45, №8. P. 1414-1423.
94. *Nyakatura J.A., Fischer M.S.* Functional morphology and three-dimensional kinematics of the thoraco-lumbar region of the spine of the two-toed sloth // *Journal of Experimental Biology*. 2010. Vol. 213, №24. P. 4278–4290.
95. *Qiu T.X., Teo E.C., Lee K.K., Ng H.-W., Yang K.* Validation of T10-T11 finite element model and determination of instantaneous axes of rotations in three anatomical planes // *Spine*. 2003. Vol. 28, №24. P. 2694–2699.
96. *Qiu T.X., Teo E.C., Zhang Q.H.* Comparison of kinematics between thoracolumbar T11–T12 and T12–L1 functional spinal units // *Journal of Engineering in Medicine* 2006. Vol. 220, №4. P. 493–504.
97. *O'Regan H.J., Kitchener A.C.* The effects of captivity on the morphology of captive, domesticated and feral mammals // *Mammal Review*, 2005. Vol. 35, №3-4. P. 215–230.
98. *Panjabi M.M., Oxland T.R., Yamamoto I., Crisco J.J.* Mechanical behavior of the human lumbar and lumbosacral spine as shown by three-dimensional load-displacement curves // *Journal of Bone & Joint Surgery*. 1994. Vol. 76, №3. P. 413-424.
99. *Panjabi M.M., Crisco J.J., Vasavada A., Oda T., Cholewicki J., Nibu K., Shin E.* Mechanical Properties of the Human Cervical Spine as Shown by Three-Dimensional Load–Displacement Curves // *Spine*. 2001. Vol. 26, №24. P. 2692–2700.
100. *Panyutina A.A., Kuznetsov A.N., Korzun L.P.* Kinematics of chiropteran shoulder girdle in flight // *The Anatomical Record*, 2013. Vol. 296, №3. P. 382-394.
101. *Pearcy M.J., Portek I., Shepherd J.* Three-dimensional X-ray analysis of normal movement in the lumbar spine // *Spine*. 1984. Vol. 9. P. 294-297.
102. *Plamondon A., Gagnon M., Maurais G.* Application of a stereoradiographic method for the study of intervertebral motion // *Spine*. 1988. Vol. 13, №9. P. 1027-1032.
103. *Porter M.E., Roque C.M., Long Jr. J.H.* Turning maneuvers in sharks: predicting body curvature from axial morphology // *Journal of Morphology*. 2009. Vol. 270, №8. P. 954-965.
104. *Pourcelot P., Audigié F., Degueurce C., Denoix J.M., Geiger D.* Kinematics of the equine back: a method to study the thoracolumbar flexion-extension movements at the trot // *Veterinary Research*. 1998. Vol. 9, №6. P. 519-525.

105. *Preuschoft H., Franzen J.L.* Locomotion and biomechanics in Eocene mammals from Messel // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2012. Vol. 92. P. 459–476.
106. *Prothero D., Schoch R.* Horns, Tusks, and Flippers. The Evolution of Hoofed Mammals. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. 2002. 311 p.
107. *Radinsky L.B.* Evolution of the tapiroid skeleton from *Heptodon* to *Tapirus* // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*. 1965. Vol. 134. P. 69-106.
108. *Radinsky L.B.* Evolution of brain size in carnivores and ungulates // *American Naturalist*. 1978. Vol. 112, №987. 815–831.
109. *Regnault S., Fahn-Lai P., Pierce S.E.* Validation of an Echidna Forelimb Musculoskeletal Model Using XROMM and diceCT // *Frontiers in bioengineering and biotechnology*. 2021. doi: 10.3389/fbioe.2021.751518
110. *Rockwell H., Evans F.G., Pheasant H.C* The comparative morphology of the vertebrate spinal column. Its form as related to function. *Journal of Morphology*. 1938. Vol. 63, №1. P. 87-117.
111. *Rousseau M.A., Bradford D.S., Hadi T.M., Pedersen K.L., Lotz J.C.* The instant axis of rotation influences facet forces at L5/S1 during flexion/extension and lateral bending // *European Spine Journal*. 2006. Vol. 15, №3. P. 299-307.
112. *Rozumalski A., Schwartz M.H., Wervey R., Swanson A., Dykes D.C., Novacheck T.* The in vivo three-dimensional motion of the human lumbar spine during gait // *Gait Posture*. 2008. Vol. 28, №3. P. 378-384.
113. *Ruiz-García M., Castellanos A., Bernal L.A., Pinedo-Castro M., Kaston F., Shostell J.M.* Mitogenomics of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*, Tapiridae, Perissodactyla, Mammalia) in Colombia and Ecuador: Phylogeography and insights into the origin and systematics of the South American tapirs // *Mammalian Biology*. 2016. Vol. 81. P. 163–175.
114. *Sánchez-Villagra M.R., Narita Y., Kuratani S.* Thoracolumbar vertebral number: the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals // *Systematics and Biodiversity*. 2007. Vol. 5, №1. P. 1-7.
115. *Schilling N., Hackert R.* Sagittal spine movements of small therian mammals during asymmetrical gaits // *Journal of Experimental Biology*. 2006. Vol. 209. P. 3925–3939.
116. *Schmidt H., Heuer F., Claes L., Wilke H.-J.* The relation between the instantaneous center of rotation and facet joint forces – A finite element analysis // *Journal of Clinical Biomechanics*. 2008. Vol. 23, №3. P. 270–278.
117. *Scott W.B., Jepsen G.L., Wood A.E.* The Mammalian Fauna of the White River Oligocene: Part V. Perissodactyla. Philadelphia: Transactions of the American Philosophical Society, New Series. 1941. 980 p.

118. *Simpson G.C.* The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History. 1945. Vol. 85. 350 p.
119. *Slijper E.* Comparative biologic anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. 1946. 128 p.
120. *Smit T.H.* The use of a quadruped as an in vivo model for the study of the spine – biomechanical considerations // *European Spine Journal*. 2002. Vol. 11. P. 137–144.
121. *Solounias N.* The remarkable anatomy of the giraffe's neck // *Journal of Zoology*. 1999. Vol. 247. P. 257-268.
122. *Stolworthy D.K., Fullwood R.A., Merrell T.M., Bridgewater L.C., Bowden A.E.* Biomechanical analysis of the camelid cervical intervertebral disc // *Journal of Orthopaedic Translation*. 2015. Vol. 3, №1. P. 34-43.
123. *Spoormakers T.J., Veraa S., Graat E.A., van Weeren P.R., Brommer H.* A comparative study of breed differences in the anatomical configuration of the equine vertebral column // *Journal of Anatomy*. 2021. Vol. 239. P. 829–838.
124. *Steiner C.C., Ryder O.A.* Molecular phylogeny and evolution of the Perissodactyla // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2011. Vol. 163, №4. P. 1289–1303.
125. *Szotek S., Szust A., Pezowicz S., Majcher P., Romuald B.* Animal models in biomechanical spine investigations // *Bulletin- Veterinary Institute in Pulawy*. 2004. Vol. 48. P. 163-168.
126. *Tambussi C.P., de Mendoza R., Degrange F.J., Picasso M.B.* Flexibility along the Neck of the Neogene Terror Bird *Andalgalornis steulleti* (Aves, Phorusrhacidae) // *PLoS One*. 2012. Vol. 7(5), e37701.
127. *Thewissen J.G.M., Cooper L.N., Clementz M.T., Bajpai S., Tiwari B.N.* Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India // *Nature*. 2007. Vol. 450, №7173. P. 1190–1194.
128. *Townsend H.G., Leach D.H., Fretz P.B.* Kinematics of the equine thoracolumbar spine // *Equine veterinary journal*. 1983. Vol. 15, №2. P. 117-122.
129. *Townsend H.G., Leach D.H.* Relationship between intervertebral joint morphology and mobility in the equine thoracolumbar spine // *Equine veterinary journal*. 1984. Vol. 16, №5. P. 461-465.
130. *Vander Linden A., Dumont E.R.* Intraspecific male combat behavior predicts morphology of cervical vertebrae in ruminant mammals // *Proceedings of the Royal Society London B*. 2019. Vol. 286: 20192199. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2199>

131. *Vidal D., Mocho P., Páramo A., Sanz J.L., Ortega F.* Ontogenetic similarities between giraffe and sauropod neck osteological mobility // *PLoS One*. 2020. Vol. 15(1): e0227537. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227537>
132. *Virchow H.* Die wirbelsäule des löwen nach form zusammengesetzt. *Sitzungsber. Ges. Berlin: Naturf. Freunde*. 1907. 43 p.
133. *Vilstrup J.T., Seguin-Orlando A., Stiller M., Ginolhac A., Raghavan M., Nielsen S.C.A., Weinstock J., Froese D., Vasiliev S.K., Ovodov N.D., Clary J., Helgen K.M., Fleischer R.C.,*
134. *Cooper A., Shapiro B., Orlando L.* Mitochondrial Phylogenomics of Modern and Ancient Equids // *PLOS ONE*. 2013. Vol. 8(2), e55950. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055950>
135. *Wachs K., Fischer M.S., Schilling N.* Three-dimensional movements of the pelvis and the lumbar intervertebral joints in walking and trotting dogs // *Veterinary Journal*. 2016. Vol. 210. P. 46-55.
136. *Wen N., Lavaste F., Santin J.J., Lassau J.P.* Three-dimensional biomechanical properties of the human cervical spine *in vitro* // *European Spine Journal*. 1993. Vol. 2, №1. P. 2-11.
137. *Wennerstrand J., Gomez Alvarez C.B., Meulenbelt R., Johnston C., Van Weeren P.R., Roethlisberger-Holm K., Drevemo S.* Spinal kinematics in horses with induced back pain // *Veterinary and Comparative Orthopaedics and Traumatology*. 2009. Vol. 22. P. 448–454.
138. *Werneburg I., Hinz J.K., Gumpenberger M., Volpato V., Natchev N., Joyce W.G.* Modeling neck mobility in fossil turtles // *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2014. Vol. 324, №3. P. 230–243.
139. *White A.A., Panjabi M.M.* The basic kinematics of the human spine. A review of past and current knowledge // *Spine*. 1978. Vol. 3, №1. P. 12-20.
140. *White A.A., Panjabi M.M.* *Clinical Biomechanics of the Spine Ed 2*. Philadelphia: JB Lippincott. 1990. 752 p.
141. *Wilke H.-J., Geppert J., Kienle A.* Biomechanical *in vitro* evaluation of the complete porcine spine in comparison with data of the human spine // *European Spine Journal*. 2011. Vol. 20. P. 1859–1868.
142. *Wilke H.-J., Herkommer A., Werner K., Liebsch C.* *In vitro* analysis of the segmental flexibility of the thoracic spine // *PLOS ONE*. 2017. Vol. 12(5), e0177823. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0177823>.
143. *Wilke H.-J., Kettler A., Claes L.E.* Are sheep spines a valid biomechanical model for human spines? // *Spine*. 1997a. Vol. 22. P. 2365–2374.
144. *Wilke H.-J., Kettler A., Wenger K.H., Claes L.E.* Anatomy of the Sheep Spine and Its Comparison to the Human Spine // *The Anatomical Record*. 1997b. Vol. 247. P. 542–555.

145. *Wilke H.-J., Krischak S.T., Wenger K.H., Claes L.E.* Load-displacement properties of the thoracolumbar calf spine: Experimental results and comparison to known human data // *European Spine Journal*. 1997B. Vol. 6. P. 129-137.
146. *Willems J.M., Jull G.A., J K.F.* An *in vivo* study of the primary and coupled rotations of the thoracic spine // *Clinical Biomechanics* 1996. Vol. 11, №6. P. 311-316.
147. *Wilson D.E., Mittermeier R.A.* Handbook of the Mammals of the World – Volume 2: Hoofed Mammals. Barcelona: Lynx Ediciones. 2011. 886 p.
148. *Wilson D.E., Reeder D.M.* Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. 2005. 2142 p.
149. *Wintrich T., Scaal M., Böhmer C., Schellhorn R., Kogan I., van der Reest A., Sander P.M.* Palaeontological evidence reveals convergent evolution of intervertebral joint types in amniotes // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. 14106. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70751-2>
150. *Wood A.R., Bebej R.M., Manz C.L., Begun D.L., Gingerich P.D.* Postcranial functional morphology of *Hyracotherium* (Equidae, Perissodactyla) and locomotion in the earliest horses // *Journal of Mammalian Evolution*. 2011. Vol. 18. P. 1–32.
151. *Wood K.B., Schendel M.J., Pashman R.S., Buttermann G.R., Lewis J.L., Ogilvie J.W., Bradford D.S.* *In vivo* analysis of canine intervertebral and facet motion // *Spine*. 1992. Vol. 17. P. 1180–1186.
152. *Wu G., Siegler S., Allard P., Kirtley C., Leardini A., Rosenbaum D., Whittle M., D’Lima D., Cristofolini L., Witte H., Schmid O.* ISB recommendation on definitions of joint coordinate system of various joints for the reporting of human joint motion—part I: ankle, hip, and spine // *Journal of biomechanics*. 2002. Vol. 35, №4. P. 543-548.
153. *Wu G., Van der Helm F.C., Veeger H.D., Makhsous M., Van Roy P., Anglin C., Nagels J., Karduna A.R., McQuade K., Wang X., Werner F.W.* ISB recommendation on definitions of joint coordinate systems of various joints for the reporting of human joint motion—Part II: shoulder, elbow, wrist and hand // *Journal of biomechanics*. 2005. Vol. 38, №5. P. 981-992.
154. *Yamamoto I., Panjabi M.M., Crisco T., Oxland T.* Three-Dimensional Movements of the Whole Lumbar Spine and Lumbosacral Joint // *Spine*. 1989. Vol. 14, №11. P. 1256-1260.
155. Yamamoto I, Kaneda K, Panjabi MM (1992) Three-dimensional kinematic analysis of the human whole lumbar spine and natural lumbosacral spondylolysis. In: Niwa S, Perren SM, Hattori T (Eds.) *Biomechanics in orthopedics*, Tokyo: Springer-Verlag, 194–203.
156. *Zarnik B.* On the ethology of plesiosaurs with contributions to the mechanism of the cervical vertebrae of recent sauropsids // *Societas Scientiarum Naturalium Croatica*. 1926. Vol. 37–38. P. 424–479.

Рукописи

1. *Гаспарян К.М.* Экология безоарового козла и морфофункциональные особенности органов движения некоторых Bovidae. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук: АН Армянской ССР. Отделение биологических наук, Ереван 1969. 19 с.
2. *Winchester L.A.* Development & morphology of vertebrae & intervertebral joints in lizards and snakes. Ph.D. Thesis, University of London. 1978. 521 p.

Онлайн источники

1. *Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E.* Figures of various artiodactyls vertebral column. 2021в. Figshare. Figure. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13302365.v4>
2. *Belyaev R.I., Kuznetsov A.N., Prilepskaya N.E.* Figures of various perissodactyls vertebral column. 2022б. figshare. Figures. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.21276723>
3. *Hyracotherium grangeri* (UMMP VP 115547) 3D skeleton (partial) https://umorf.ummp.lsa.umich.edu/wp/specimen-data/?Model_ID=1675
4. University of Michigan Museum of Paleontology, CTEES. (2022). CT Data of UMMP VP 115547, *Sifrhippus grangeri* L1 vertebra [Data set], University of Michigan - Deep Blue Data. <https://doi.org/10.7302/rh9g-7359>
5. University of Michigan Museum of Paleontology, CTEES. (2022). CT Data of UMMP VP 115547, *Sifrhippus grangeri* L2-S1 vertebrae [Data set], University of Michigan - Deep Blue Data. <https://doi.org/10.7302/81eq-6x84>

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Заливка таблиц

	Нет модельных данных
	0-1 SD
	1-2 SD
	Более чем 2 SD, но менее 5 градусов
	Более чем 5 градусов, но менее 2 SD
	Проблемный сустав: более чем 2 SD, более чем 5 градусов
	Исключенный сустав

Таблица 1. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными SB aROM в градусах. *Homo sapiens*: 1 – КА 25, 2 – КА 5, 3 – КА 36, 4 – КА20, 5 – КА 38. *Sus scrofa*: 1 – ZMMU S-106943, 2 – ZIN 16901, 3 – ZIN 10485, 4 – IEE 1633. *Bos taurus*: 1 – ZMMU S-102026, 2 – IEE 1932. *Ovies aries*: 1 – ZMMU S-102061, 2 – IEE 2964, 3 – ZIN 11693, 4 – ZIN 11694, 5 – ZIN 11864.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovies aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	3,08	0,35	2,18	0,06	-1,75	5,68	6,02	4,14	5,28			2,78	3,21	10,00	2,92	2,25
C3-C4	0,36	0,31	1,56	0,36	3,74	-1,25	-1,41	-1,17	-0,34			1,53	-0,84	1,05	1,45	1,30
C4-C5	-0,33	-2,49	-1,63	-1,18	-0,67	1,94	0,73	3,03	4,75			-2,80	0,28	3,75	-1,89	2,32
C5-C6	0,82	-2,30	0,04	-0,04	-1,13	-0,35	-5,23	-1,97	1,32			-2,46	-2,99	2,85	-1,33	-3,15
C6-C7	-1,11	1,07	-2,58	-3,44	-2,07	-7,74	-7,10	-3,75	-1,13			-3,29	-5,35	-2,26	-1,58	-4,84
C7-T1						-1,85	-3,74	-0,38	0,22			-1,29	-0,28	2,65	2,66	0,90
T1-T2	-4,09	-0,48	-2,99	-3,57	-2,67	2,63	1,41	3,60	1,67			-3,17	-3,74	-3,04	-3,05	-4,48
T2-T3	1,00	1,91	1,28	1,00	2,33	-3,89	-2,85	1,21	-2,28			-0,57	-1,00	-0,72	-0,07	-2,07
T3-T4	2,36	-0,42	-0,04	-0,25	1,09	-1,68	0,61	2,18	1,33			-0,14	-1,39	-1,25	-0,86	-0,42
T4-T5	0,58	-0,30	2,00	1,66	0,67	-3,54	-2,24	-0,65	-1,68			-1,25	-2,05	-0,71	0,71	-1,46
T5-T6	-0,09	-1,75	-0,41	-1,47	-0,53	2,62	-1,10	0,47	-1,45			-1,57	-2,41	-1,56	-1,31	-2,07
T6-T7	-0,54	-1,54	-1,72	-1,19	-1,45	-2,07	-0,96	0,38	0,41	0,67	0,69	-1,85	-1,58	-2,07	-1,20	-1,80
T7-T8	1,93	0,31	1,22	0,24	1,14	-2,43	-1,44	0,47	-1,78	-0,54	0,11	-0,64	-1,43	-0,50	-1,59	-0,93
T8-T9	-0,21	-0,73	0,25	-0,70	0,30	-2,64	-3,23	-0,43	-0,96	0,28	0,65	1,75	0,81	1,28	-0,37	3,19
T9-T10	-1,59	-0,69	-0,96	-0,08	-0,01		-1,41	0,28	1,35	0,21	1,00	2,20	1,89	2,44	3,47	2,17
T10-T11	-0,86	0,45	2,54	1,42	0,59	-2,05	-1,77	-3,63	-2,12	0,12	2,22					
T11-T12	0,07	-0,98	-1,99	-0,95	1,52	-1,01	-0,69	-2,43	-3,08	0,44	1,13	1,46	2,22	4,72	4,19	2,72
T12-T13						-1,77	-0,64	-3,38	-3,55	2,35	1,80	1,06	0,38	0,37	2,91	1,23
T13-T14						-0,65	-0,53		-0,95							
T-L1						-2,27	-2,08	-1,26	0,24	1,90	1,55	0,02	-1,09	0,46	-0,05	-1,62
L1-L2	1,38	0,91	1,66	-0,15	2,33	-0,32	0,55	-0,44	0,52	1,86	1,65	-1,12	-0,09	-1,22	0,12	-2,87
L2-L3	1,33	2,97	-0,49	0,49	2,32	-1,81	-1,30	0,31	-1,85	1,03	1,47	-0,20	-1,77	0,79	0,01	0,02
L3-L4	1,18	3,28	-0,02	0,21	1,05	-0,77	1,02	1,52	1,29	1,18	1,20	0,88	0,23	1,90	-0,44	-0,32
L4-L5	-1,61	-0,02	-3,73	-1,74	-1,24	-2,71	-1,97	-0,71		1,71	0,36	0,35	-0,12	0,99	1,23	-0,19
L5-L6						-0,44	-4,30	-0,83		-5,03	-1,50	1,14	-0,15	3,90	2,72	1,09
L6-L7												-2,26		-2,04	-2,08	-4,12
L-S1	-0,13		-4,75	-4,77	-1,49											

Таблица 2. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными SB aROM в числе SD. Остальное также как в таблице 1.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovis aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	1,75	0,20	1,24	0,03	-0,99	1,66	1,76	1,21	1,54			0,81	0,94	2,92	0,85	0,65
C3-C4	0,20	0,18	0,89	0,21	2,12	-0,36	-0,41	-0,34	-0,10			0,45	-0,25	0,31	0,42	0,38
C4-C5	-0,19	-1,42	-0,93	-0,67	-0,38	0,57	0,21	0,88	1,38			-0,82	0,08	1,09	-0,55	0,68
C5-C6	0,46	-1,31	0,02	-0,02	-0,64	-0,10	-1,52	-0,57	0,38			-0,72	-0,87	0,83	-0,39	-0,92
C6-C7	-0,63	0,61	-1,47	-1,96	-1,18	-2,26	-2,07	-1,09	-0,33			-0,96	-1,56	-0,66	-0,46	-1,41
C7-T1						-0,54	-1,09	-0,11	0,06			-0,38	-0,08	0,77	0,77	0,26
T1-T2	-2,79	-0,33	-2,04	-2,44	-1,82	1,57	0,84	2,15	1,00			-1,90	-2,24	-1,82	-1,82	-2,68
T2-T3	0,69	1,31	0,88	0,69	1,60	-2,33	-1,70	0,73	-1,37			-0,34	-0,60	-0,43	-0,04	-1,24
T3-T4	1,61	-0,29	-0,03	-0,17	0,74	-1,00	0,36	1,31	0,80			-0,08	-0,83	-0,75	-0,52	-0,25
T4-T5	0,39	-0,20	1,37	1,13	0,46	-2,12	-1,34	-0,39	-1,01			-0,75	-1,23	-0,42	0,43	-0,88
T5-T6	-0,06	-1,20	-0,28	-1,00	-0,37	1,57	-0,66	0,28	-0,86			-0,94	-1,44	-0,93	-0,79	-1,24
T6-T7	-0,37	-1,05	-1,17	-0,82	-0,99	-1,24	-0,57	0,23	0,24	0,40	0,41	-1,11	-0,95	-1,24	-0,72	-1,08
T7-T8	1,32	0,21	0,83	0,16	0,78	-1,46	-0,86	0,28	-1,07	-0,33	0,06	-0,38	-0,86	-0,30	-0,95	-0,56
T8-T9	-0,15	-0,50	0,17	-0,48	0,21	-1,58	-1,93	-0,26	-0,58	0,17	0,39	1,05	0,48	0,77	-0,22	1,91
T9-T10	-1,09	-0,47	-0,66	-0,06	-0,01		-0,84	0,17	0,81	0,13	0,60	1,31	1,13	1,46	2,07	1,30
T10-T11	-0,59	0,31	1,74	0,97	0,40	-1,08	-0,94	-1,92	-1,12	0,07	1,33					
T11-T12	0,05	-0,67	-1,36	-0,65	1,04	-0,54	-0,36	-1,29	-1,63	0,26	0,67	0,77	1,17	2,49	2,21	1,44
T12-T13						-0,93	-0,34	-1,78	-1,88	1,24	0,95	0,56	0,20	0,19	1,54	0,65
T13-T14						-0,34	-0,28		-0,50							
T-L1						-1,20	-1,10	-0,67	0,13	1,00	0,82	0,01	-0,57	0,24	-0,03	-0,85
L1-L2	0,65	0,43	0,78	-0,07	1,09	-0,17	0,29	-0,23	0,28	0,98	0,87	-0,59	-0,05	-0,64	0,06	-1,51
L2-L3	0,62	1,39	-0,23	0,23	1,09	-0,95	-0,69	0,17	-0,98	0,54	0,78	-0,10	-0,93	0,42	0,01	0,01
L3-L4	0,55	1,54	-0,01	0,10	0,49	-0,41	0,54	0,80	0,68	0,62	0,63	0,47	0,12	1,01	-0,23	-0,17
L4-L5	-0,76	-0,01	-1,75	-0,82	-0,58	-1,43	-1,04	-0,37		0,90	0,19	0,19	-0,06	0,53	0,65	-0,10
L5-L6						-0,23	-2,27	-0,44		-2,65	-0,79	0,60	-0,08	2,06	1,44	0,57
L6-L7												-1,19		-1,08	-1,10	-2,17
L-S1	-0,06		-2,23	-2,24	-0,70											

Таблица 3. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными LB aROM в градусах. Остальное также как в таблице 1.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovis aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	2,30	0,44	0,55	0,16	-0,09	1,66	-1,07	-2,04	-1,54			-1,08	-2,45	4,17	-3,83	-3,92
C3-C4	1,03	-0,09	0,81	1,05	1,86	-1,57	-3,83	-0,95	-1,20			-0,91	-3,46	-3,21	-3,46	-3,12
C4-C5	0,76	-1,30	-0,05	0,72	0,99	2,31	-0,59	3,36	2,96			-2,39	2,96	5,55	-2,05	3,10
C5-C6	0,93	-1,63	0,83	0,77	-0,30	0,42	-5,13	0,64	0,28			-0,37	2,40	6,19	-1,59	-1,98
C6-C7	0,10	0,94	-1,17	-1,24	-0,67	-3,01	-4,34	0,92	1,23			0,25	-1,46	-2,88	-0,90	-1,82
C7-T1						1,57	-1,24	3,24	3,18			4,52	2,12	10,45	10,6	7,35
T1-T2	-2,50	-1,79	-1,98	-1,72	-1,85	3,37	0,92	-0,05	3,45			-4,81	-6,77	-8,09	-4,82	-9,58
T2-T3	1,17	-0,85	-1,06	-0,53	-0,06	-2,05	-0,97	0,30	0,37			-2,09	-2,08	-4,36	1,06	-2,71
T3-T4	-2,11	-1,85	-1,76	-2,18	-1,33	2,09	2,06	4,49	4,54			-0,38	0,96	0,75	0,78	0,10
T4-T5	-0,69	-0,80	-1,81	-0,64	-1,39	-2,50	0,13	1,86	0,67			0,29	2,95	3,74	4,92	0,02
T5-T6	-1,09	-1,05	-0,92	-1,67	-1,50	1,79	0,02	0,47	-0,64			5,99	1,66	3,33	3,44	1,80
T6-T7	-1,59	-1,99	-2,49	-1,56	-2,61	0,15	-1,78	-1,14	-0,55	1,56	-1,11	4,05	2,47	4,77	2,95	0,81
T7-T8	0,82	0,68	3,56	1,49	0,15	0,19	-2,28	-2,61	-2,33	-0,97	-0,86	1,79	-0,79	1,45	1,26	0,21
T8-T9	1,57	0,02	1,62	0,97	0,97	-0,86	-1,60	-3,05	-1,04	0,14	-0,74	0,71	0,11	-1,02	1,29	2,38
T9-T10	-0,62	-0,09	-1,02	1,06	-1,27		3,02	-1,30	3,01	2,03	0,23	2,07	0,18	0,84	0,04	2,00
T10-T11	-0,42	0,45	0,81	0,27	1,55	0,43	3,56	-1,79	1,78	0,63	0,39					
T11-T12	0,90	-0,38	-0,15	-0,69	1,99	1,67	0,51	-2,88	-2,35	-0,05	0,90	-4,54	-2,41	-0,62	-3,85	-0,32
T12-T13						1,47	0,54	-2,00	-2,23	2,51	1,20	0,19	-0,09	-1,43	-2,01	0,96
T13-T14						-0,64	-0,27		-2,17							
T-L1						-0,38	-0,08	-1,99	-0,83	2,45	-0,46	-1,44	-1,34	-3,10	-2,83	-0,93
L1-L2	0,69	1,32	-0,26	-0,34	0,50	-0,29	0,76	-1,64	0,44	0,66		-0,64	0,32	-2,20	-3,55	-1,82
L2-L3	-2,87	-2,13	-3,83	-3,48	-0,89	1,07	1,02	-0,95	7,72	-0,39	-1,68	2,90	1,51	-0,26	0,04	0,32
L3-L4	-0,21	-0,49	-2,39	-0,46	0,90	2,01	2,00	0,05	-0,02	0,37	-0,05	2,67	1,07	2,15	1,88	1,38
L4-L5	-0,73	-1,39	-0,29	3,80	-0,90	0,50	1,32	-0,54		1,09	0,32	3,59	3,36	1,78	1,21	2,14
L5-L6						-1,21	0,79	-1,61		3,17	1,23	4,05	3,62	1,99	1,26	1,98
L6-L7												3,45		2,10	3,23	3,42
L-S1	2,96		0,07	2,34	1,95											

Таблица 4. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными SB aROM в числе SD. Остальное также как в таблице 1.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovis aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	1,25	0,24	0,30	0,09	-0,05	0,91	-0,59	-1,11	-0,84			-0,46	-1,03	1,76	-1,62	-1,65
C3-C4	0,56	-0,05	0,44	0,57	1,01	-0,86	-2,09	-0,52	-0,65			-0,38	-1,46	-1,35	-1,46	-1,32
C4-C5	0,41	-0,71	-0,03	0,39	0,54	1,26	-0,32	1,83	1,61			-1,01	1,25	2,34	-0,86	1,31
C5-C6	0,51	-0,89	0,45	0,42	-0,16	0,23	-2,80	0,35	0,16			-0,16	1,01	2,61	-0,67	-0,84
C6-C7	0,05	0,51	-0,64	-0,68	-0,37	-1,64	-2,36	0,50	0,67			0,11	-0,61	-1,21	-0,38	-0,77
C7-T1						0,86	-0,68	1,76	1,73			1,91	0,89	4,41	4,46	3,10
T1-T2	-1,62	-1,16	-1,29	-1,12	-1,20	2,18	0,60	-0,04	2,24			-1,42	-2,00	-2,39	-1,43	-2,84
T2-T3	0,76	-0,55	-0,69	-0,34	-0,04	-1,33	-0,63	0,19	0,24			-0,62	-0,62	-1,29	0,31	-0,80
T3-T4	-1,37	-1,20	-1,14	-1,41	-0,86	1,36	1,34	2,91	2,95			-0,11	0,28	0,22	0,23	0,03
T4-T5	-0,44	-0,52	-1,18	-0,42	-0,90	-1,62	0,09	1,21	0,43			0,09	0,87	1,11	1,46	0,01
T5-T6	-0,71	-0,68	-0,59	-1,08	-0,97	1,16	0,01	0,30	-0,42			1,77	0,49	0,98	1,02	0,53
T6-T7	-1,03	-1,29	-1,61	-1,01	-1,69	0,10	-1,15	-0,74	-0,36	1,01	-0,72	1,20	0,73	1,41	0,87	0,24
T7-T8	0,53	0,44	2,31	0,97	0,10	0,13	-1,48	-1,69	-1,51	-0,63	-0,56	0,53	-0,23	0,43	0,37	0,06
T8-T9	1,02	0,01	1,05	0,63	0,63	-0,56	-1,04	-1,98	-0,67	0,09	-0,48	0,21	0,03	-0,30	0,38	0,70
T9-T10	-0,40	-0,06	-0,66	0,69	-0,83		1,96	-0,84	1,95	1,31	0,15	0,61	0,05	0,25	0,01	0,59
T10-T11	-0,27	0,29	0,53	0,18	1,01	0,22	1,84	-0,93	0,92	0,41	0,25					
T11-T12	0,58	-0,24	-0,10	-0,45	1,29	0,86	0,26	-1,49	-1,22	-0,03	0,59	-2,35	-1,25	-0,32	-1,99	-0,17
T12-T13						0,76	0,28	-1,03	-1,15	1,30	0,62	0,10	-0,05	-0,74	-1,04	0,50
T13-T14						-0,33	-0,14		-1,12							
T-L1						-0,20	-0,04	-1,03	-0,43	1,27	-0,24	-0,74	-0,69	-1,61	-1,46	-0,48
L1-L2	0,36	0,68	-0,14	-0,17	0,26	-0,15	0,39	-0,85	0,23	0,34		-0,33	0,16	-1,14	-1,83	-0,94
L2-L3	-1,49	-1,10	-1,98	-1,80	-0,46	0,55	0,53	-0,49	4,00	-0,20	-0,87	1,50	0,78	-0,13	0,02	0,16
L3-L4	-0,11	-0,26	-1,24	-0,24	0,46	1,04	1,04	0,03	-0,01	0,19	-0,03	1,38	0,55	1,11	0,97	0,72
L4-L5	-0,38	-0,72	-0,15	1,96	-0,46	0,26	0,68	-0,28		0,57	0,17	1,86	1,74	0,92	0,62	1,11
L5-L6						-0,63	0,41	-0,84		1,64	0,64	2,10	1,87	1,03	0,65	1,02
L6-L7												1,79		1,09	1,67	1,77
L-S1	1,53		0,04	1,21	1,01											

Таблица 5. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными AR aROM в градусах. Остальное также как в таблице 1.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovis aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	1,93	-2,30	0,43	0,15	-0,89	1,71	2,62	3,11	3,43			0,74	-0,40	2,27	2,67	1,04
C3-C4	2,08	-0,22	-1,02	-1,80	-0,11	0,29	-0,07	1,75	0,60			-1,80	-1,27	2,07	0,59	2,29
C4-C5	-2,81	-2,44	-4,54	-3,65	-3,43	0,14	-0,05	0,75	0,76			-4,31	-4,03	-1,76	-2,97	-2,03
C5-C6	1,30	2,21	2,38	0,47	-0,17	-0,06	0,46	0,06	0,90			-13,0	-13,8	-10,32	-11,1	-10,7
C6-C7	4,08	3,40	1,61	1,95	0,37	0,21	0,77	1,24	1,00			-11,4	-12,7	-8,47	-9,55	-9,58
C7-T1						3,08	0,95	2,11	3,55			0,98	0,08	1,99	1,85	1,90
T1-T2	-2,30	-1,58	-1,89	-1,49	-1,64	3,36	0,97	-0,06	3,49			-6,34	-8,11	-8,76	-5,53	-10,0
T2-T3	1,73	-0,22	-0,55	0,03	0,64	0,49	1,69	3,01	3,07			-3,40	-3,47	-4,86	0,50	-3,01
T3-T4	-1,72	-1,44	-1,49	-1,76	-0,98	0,81	1,02	3,55	3,68			-2,34	-0,82	-0,66	-0,31	-1,45
T4-T5	-0,12	-0,24	-1,36	-0,08	-0,91	-3,08	-0,20	1,54	0,43			-4,03	-1,28	-0,70	0,26	-3,97
T5-T6	-1,54	-1,54	-1,48	-2,19	-2,07	0,60	-1,12	-0,67	-1,72			0,71	-3,79	-2,48	-1,90	-2,85
T6-T7	-2,31	-2,75	-3,29	-2,29	-3,44	0,30	-1,72	-1,16	-0,50	3,08	0,24	-1,55	-3,34	-1,56	-2,91	-4,36
T7-T8	-0,55	-0,72	2,14	0,11	-1,30	1,19	-1,17	-1,57	-1,16	-0,86	-0,77	-0,52	-3,64	-1,57	-1,37	-2,33
T8-T9	0,29	-1,33	0,24	-0,33	-0,44	0,11	-0,48	-2,12	0,10	0,86	0,07	-2,80	-3,52	-4,47	-2,45	-1,47
T9-T10	-1,21	-0,65	-1,71	0,56	-1,87		1,41	-2,88	1,71	4,34	2,46	-2,12	-3,42	-3,35	-3,89	-2,29
T10-T11	0,20	1,02	1,44	0,89	2,08	-1,77	1,33	-3,24	-0,10	2,47	2,27					
T11-T12	2,71	1,32	1,45	1,00	3,68	-0,87	-2,70	-4,77	-2,87	3,29	4,35	-3,36	-2,05	0,87	-3,36	1,59
T12-T13						-0,10	-1,55	-3,35	-3,55	0,23	0,19	0,59	-0,99	-0,24	-2,00	1,02
T13-T14						-1,32	-1,32		-1,76							
T-L1						-0,38	-0,81	-2,19	-0,99	2,43	0,05	0,86	0,17	0,43	-0,20	0,77
L1-L2	-0,74	-0,45	-1,18	-2,14	-1,08	-1,56	-1,51	-3,35	-1,20	2,12		0,94	1,67	0,64	-1,20	-0,52
L2-L3	-0,87	0,02	-0,79	-1,59	0,68	1,25	0,13	-1,17	7,68	1,21	0,07	3,01	0,79	0,70	0,55	-0,13
L3-L4	-0,94	-1,00	-2,15	-1,79	-0,83	1,91	0,53	-1,03	-1,28	0,47	0,21	1,82	-0,88	1,91	1,15	0,25
L4-L5	-1,88	-1,87	-0,38	1,88	-2,83	0,54	0,41	-1,67		0,22	-0,01	2,40	1,22	0,97	0,02	0,64
L5-L6						-2,02	-0,60	-2,83		0,32	-1,35	2,99	1,29	1,30	0,44	0,57
L6-L7												1,67		0,94	1,41	1,18
L-S1	1,14		-1,05	-0,07	0,36											

Таблица 6. Проблемные суставы. Разница между модельными и рассчитанными AR aROM в числе SD. Остальное также как в таблице 1.

Сустав	<i>Homo sapiens</i>					<i>Sus scrofa</i>				<i>Bos taurus</i>		<i>Ovis aries</i>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	5
C2-C3	0,43	-0,52	0,10	0,03	-0,20	0,43	0,65	0,77	0,85			0,17	-0,09	0,51	0,60	0,23
C3-C4	0,47	-0,05	-0,23	-0,41	-0,02	0,13	0,05	0,48	0,21			-0,40	-0,28	0,46	0,13	0,51
C4-C5	-0,63	-0,55	-1,02	-0,82	-0,77	0,09	0,05	0,23	0,25			-0,97	-0,90	-0,40	-0,67	-0,46
C5-C6	0,29	0,50	0,53	0,11	-0,04	0,04	0,16	0,08	0,28			-2,92	-3,10	-2,32	-2,48	-2,41
C6-C7	0,92	0,76	0,36	0,44	0,08	0,10	0,22	0,34	0,30			-2,56	-2,84	-1,90	-2,14	-2,15
C7-T1						0,78	0,27	0,54	0,89			0,22	0,02	0,45	0,42	0,43
T1-T2	-0,73	-0,45	-0,60	-0,41	-0,47	1,48	0,55	0,13	1,54			-2,29	-2,99	-3,27	-2,00	-3,77
T2-T3	0,83	0,08	-0,08	0,16	0,43	0,38	0,87	1,40	1,43			-1,15	-1,17	-1,75	0,36	-1,03
T3-T4	-0,51	-0,40	-0,45	-0,52	-0,23	0,46	0,59	1,61	1,68			-0,74	-0,15	-0,10	0,03	-0,41
T4-T5	0,12	0,07	-0,39	0,13	-0,21	-1,09	0,09	0,78	0,36			-1,44	-0,36	-0,12	0,26	-1,42
T5-T6	-0,44	-0,45	-0,44	-0,71	-0,67	0,40	-0,27	-0,09	-0,50			0,43	-1,34	-0,81	-0,60	-0,99
T6-T7	-0,75	-0,94	-1,15	-0,74	-1,22	0,31	-0,51	-0,30	-0,03	1,39	0,24	-0,48	-1,17	-0,46	-1,00	-1,60
T7-T8	-0,07	-0,14	0,98	0,19	-0,38	0,62	-0,28	-0,46	-0,27	-0,20	-0,17	-0,07	-1,28	-0,46	-0,39	-0,77
T8-T9	0,27	-0,38	0,23	0,02	-0,04	0,20	0,00	-0,69	0,22	0,48	0,19	-0,96	-1,23	-1,61	-0,81	-0,42
T9-T10	-0,34	-0,11	-0,55	0,38	-0,60		0,32	-1,01	0,85	1,89	1,13	-0,67	-1,20	-1,16	-1,37	-0,73
T10-T11	0,22	0,53	0,71	0,49	0,94	-1,10	0,83	-2,02	-0,06	2,47	2,27					
T11-T12	1,21	0,65	0,68	0,52	1,58	-0,54	-1,68	-2,97	-1,79	3,29	4,35	-2,09	-1,28	0,54	-2,09	0,99
T12-T13						-0,06	-0,97	-2,09	-2,21	0,15	0,12	0,37	-0,61	-0,15	-1,24	0,63
T13-T14						-0,82	-0,82		-1,10							
T-L1						-0,24	-0,51	-1,36	-0,62	1,51	0,03	0,53	0,11	0,27	-0,12	0,48
L1-L2	-0,46	-0,28	-0,74	-1,34	-0,67	-0,97	-0,94	-2,09	-0,75	1,32		0,59	1,04	0,40	-0,75	-0,33
L2-L3	-0,54	0,01	-0,49	-0,99	0,42	0,78	0,08	-0,73	1,79	0,75	0,04	1,87	0,49	0,43	0,34	-0,08
L3-L4	-0,58	-0,62	-1,34	-1,12	-0,52	1,19	0,33	-0,64	-0,80	0,29	0,13	1,14	-0,55	1,19	0,72	0,16
L4-L5	-1,17	-1,17	-0,24	1,17	-1,77	0,34	0,26	-1,04		0,14	0,00	1,49	0,76	0,60	0,01	0,40
L5-L6						-1,26	-0,37	-1,77		0,20	-0,84	1,86	0,81	0,81	0,27	0,35
L6-L7												1,04		0,58	0,88	0,74
L-S1	0,71		-0,66	-0,05	0,22											

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица 1. Парнокопытные, у которых проведено исследование подвижности всех предкрестцовых суставов позвоночника

Семейство	Вид	Номер	Пол	Возраст	Биом	Форма бега	Диета	
Suidae	<i>Phacochoerus africanus</i>	ZMMU S-171945	М	ad	Открытый	Таранная	Травоядная	
	<i>Sus scrofa domestica</i>	ZMMU S-106943	N/A	sad	Лес	Таранная	Всеядная	
		ZIN 16901	N/A	ad	Лес	Таранная		
	<i>Sus scrofa</i>	ZIN 10485	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная	
IEE 1633		N/A	Лес		Таранная			
Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	ZIN 30967	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная	
	<i>Pecari tajacu</i>	ZIN 32784	N/A					
Hippopotamidae	<i>Choeropsis liberiensis</i>	ZMMU S-166224	Ж	ad	Полуводный		Листоядная	
		ZMMU S-138766	N/A					
	<i>Hippopotamus amphibius</i>	ZIN 24305	N/A	ad	Полуводный		Травоядная	
Camelidae	<i>Camelus bactrianus</i>	ZIN 11173	Ж	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная	
	<i>Camelus dromedarius</i>	ZIN 24636	М	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная	
	<i>Lama glama</i>	ZMMU S-106946	N/A	ad	Открытый	Ходульная	Травоядная	
		ZMMU S-106955	N/A		Открытый	Ходульная		
	<i>Lama guanicoe</i>	ZMMU S-113400	Ж	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная	
ZMMU S-113046		М	Открытый		Ходульная			
Tragulidae	<i>Tragulus javanicus</i>	ZMMU S-175329	N/A	ad	Лес	Прыжк.-Скор.	Всеядная	
	<i>Tragulus napu</i>	ZMMU S-197060	Ж	ad		Прыжк.-Скор.		
Antilocapridae	<i>Antilocapra americana</i>	ZIN 26877	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	ZMMU S-175340	Ж	ad	Открытый	Ходульная	Листоядная	
		ZMMU S-134443	Ж	juv		Ходульная		
		ZIN 26970	М			Ходульная		
	<i>Okapia johnstoni</i>	RMCA 784	М	ad	Лес	Ходульная	Листоядная	
Cervidae	<i>Alces alces</i>	ZMMU S-135337	Ж	ad	Лес	Ходульная	Листоядная	
	<i>Capreolus capreolus</i>	ZMMU S-117768	М	ad	Лес	Прыжк.-Скор.	Листоядная	
		ZMMU S-117769	Ж			Прыжк.-Скор.		
	<i>Cervus elaphus</i>	ZMMU S-149937	М	ad	Лес	Прыжк.-Скор.	Смешанная	
	<i>Rangifer tarandus</i>	ZMMU S-111308	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
Moschidae	<i>Moschus moschiferus</i>	ZMMU S-191852	М	ad	Лес	Прыжк.-Скор.	Травоядная	
Bovidae	<i>Antilope cervicapra</i>	ZMMU S-115392	Ж	ad	Открытый	Прыжк.-Скор.	Травоядная	
	<i>Bison bison</i>	ZMMU S-107024	М	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная	
		ZMMU S-102017	Ж		Открытый	Полутяжелая		
	<i>Bison bonasus</i>	ZMMU S-193088	М	ad	Лес	Полутяжелая	Смешанная	
	<i>Bos gaurus</i>	ZIN 8827	М	ad	Лес	Полутяжелая	Листоядная	
	<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	Ж	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная	
		IEE 1932	Ж		Открытый	Полутяжелая		
	<i>Bubalus bubalis</i>	ZMMU S-102006	М	sad	Полуводный	Полутяжелая	Травоядная	
	<i>Capra falconeri</i>	ZMMU S-181396	М	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная	
	<i>Connochaetes gnou</i>	ZMMU S-180906	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
		ZMMU S- 155771	N/A	ad		Скоростная		
	<i>Gazella subgutturosa</i>	ZMMU S-150883	М	ad	Открытый	Прыжк.-Скор.	Смешанная	
	<i>Hippotragus niger</i>	ZMMU S-163601	М	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
	<i>Oreamnos americanus</i>	ZMMU S-167397	N/A	juv	Горы	Прыжковая	Смешанная	
	<i>Oryx leucoryx</i>	ZIN 8486	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная	
	<i>Ovibos moschatus</i>	ZMMU S-135832	М	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная	
	<i>Ovis ammon</i>	ZMMU S-146149	М	ad	Горы	Прыжк.-Скор.	Травоядная	
	<i>Ovis aries</i>	ZIN 11693	М	ad		Горы	Прыжк.-Скор.	Травоядная
		ZIN 11694	М			Горы	Прыжк.-Скор.	
		ZMMU S-102061	Ж			Горы	Прыжк.-Скор.	
		ZIN 11864	М			Горы	Прыжк.-Скор.	
		IEE 2964	Ж			Горы	Прыжк.-Скор.	
	<i>Procapra gutturosa</i>	ZIN 26948	М	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная	
<i>Saiga tatarica</i>	ZIN 26799	М	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная		
<i>Syncerus caffer</i>	ZIN 4945	М	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная		
<i>Tragelaphus eurycerus</i>	ZMMU S-178805	Ж	ad	Лес	Прыжк.-Скор.	Листоядная		

Возраст: ad – взрослый (adult), sad – подросток (subadult), juv – молодой (juvenile).

Таблица 2. Характеристики позвоночного столба изученных парнокопытных

Вид	Номер	Позвон-ая формула	Смена типа фасеток		Длина отдела (мм)				Длина отдела фасеток (мм)		
			Rf к Tf	Tf к RfL	C	T	L	S	Rf	Tf	RfL
<i>Phacochoerus africanus</i>	ZMMU S-171945	7C+13T+6L	T1	T10	154	331	186	86	154	241	276
<i>Sus scrofa domestica</i>	ZMMU S-106943	7C+14T+6L	T1	T9	193	425	270	N/A	193	252	443
	ZIN 16901		T1	T10	119	306	168	N/A	119	N/A	
<i>Sus scrofa</i>	ZIN 10485	7C+13T+6L	T1	T10	200	420	245	160	200	325	340
	IEE 1633	7C+14T+4L	T1	T10	186	425	163	122	186	N/A	
<i>Tayassu pecari</i>	ZIN 30967	7C+14T+5L	T2	T11	135	300	135	120	152	228	211
<i>Pecari tajacu</i>	ZIN 32784	7C+14T+5L	T2	T11	124	264	121	90	140	184	185
<i>Choeropsis liberiensis</i>	ZMMU S-166224	7C+15T+4L	T1	T12	220	500	165	162	220	390	275
	ZMMU S-138766		T2	T10	206	521	159	143	237	263	386
<i>Hippopotamus amphibius</i>	ZIN 24305	7C+15T+4L	T1	T10	425	955	325	270	425	555	725
<i>Camelus bactrianus</i>	ZIN 11173	7C+12T+7L	T1	T10	970	855	500	230	970	715	640
<i>Camelus dromedarius</i>	ZIN 24636	7C+12T+7L	T1	T11	1030	890	515	170	1030	820	585
<i>Lama glama</i>	ZMMU S-106946	7C+12T+7L	T1	T11	630	439	310	111	630	391	358
	ZMMU S-106955		T1	T11	655	452	285	N/A	655	N/A	
<i>Lama guanicoe</i>	ZMMU S-113400	7C+12T+7L	T1	T11	652	455	324	126	652	412	367
	ZMMU S-113046	N/A	T1	N/A	N/A				N/A		
<i>Tragulus javanicus</i>	ZMMU S-175329	7C+13T+7L	T1	T10	75	120	100	50	75	90	130
<i>Tragulus napu</i>	ZMMU S-197060	7C+13T+6L	T1	T11	76	121	85	50	76	97	109
<i>Antilocapra americana</i>	ZIN 26877	7C+13T+6L	T1	T11	317	350	205	100	317	280	275
<i>Giraffa camelopardalis</i>	ZMMU S-175340	7C+14T+5L	T2	T13	1485	775	280	200	1578	638	324
	ZMMU S-134443	N/A	T2	N/A	1075	905			N/A		
	ZIN 26970	7C+15T+4L	T2	T14	960	610	174	120	1018	572	212
<i>Okapia johnstoni</i>	RMCA 784	7C+15T+5L	T1	T14	600	610	225	140	600	566	269
<i>Alces alces</i>	ZMMU S-135337	7C+13T+6L	T1	T11	455	625	345	215	455	525	445
<i>Capreolus capreolus</i>	ZMMU S-117768	7C+13T+6L	T1	T10	270	313	178	79	270	233	258
	ZMMU S-117769	N/A	T1	N/A	285	318	198	105	285	N/A	
<i>Cervus elaphus</i>	ZMMU S-149937	7C+13T+6L	T1	T11	465	535	290	155	465	450	375
<i>Rangifer tarandus</i>	ZMMU S-111308	7C+14T+5L	T1	T11	353	538	232	135	353	413	357
<i>Moschus moschiferus</i>	ZMMU S-191852	7C+13T+6L	T1	T11	170	228	165	62	170	183	210
<i>Antilope cervicapra</i>	ZMMU S-115392	7C+13T+6L	T1	T11	285	298	180	89	285	245	233
<i>Bison bison</i>	ZMMU S-107024	7C+13T+5L	T1	T12	505	885	345	240	505	822	408
	ZMMU S-102017	N/A	T1	N/A	N/A				N/A		
<i>Bison bonasus</i>	ZMMU S-193088	7C+14T+5L	T1	T13	540	940	360	255	540	875	425
<i>Bos gaurus</i>	ZIN 8827	7C+13T+5L	T1	T12	520	880	360	260	520	805	435
<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	7C+14T+6L	T1	T12	380	705	365	227	380	605	465
	IEE 1932		T1	T12	435	735	390	195	435	N/A	
<i>Bubalus bubalis</i>	ZMMU S-102006	7C+13T+6L	T1	T12	N/A				N/A		
<i>Capra falconeri</i>	ZMMU S-181396	7C+13T+6L	T1	T12	290	405	257	127	290	370	292
<i>Connochaetes gnou</i>	ZMMU S-180906	7C+13T+6L	T1	T12	330	485	260	105	330	445	300
	ZMMU S-155771		T1	T12	317	414	296	125	317	376	334
<i>Gazella subgutturosa</i>	ZMMU S-150883	7C+13T+6L	T1	T11	284	300	190	86	284	245	245
<i>Hippotragus niger</i>	ZMMU S-163601	7C+13T+6L	T1	T11	425	505	300	140	425	414	391
<i>Oreamnos americanus</i>	ZMMU S-167397	7C+13T+6L	T1	T11	200	297	180	N/A	200	N/A	
<i>Oryx leucoryx</i>	ZIN 8486	7C+13T+6L	T1	T11	375	460	275	135	375	385	350
<i>Ovibos moschatus</i>	ZMMU S-135832	7C+13T+6L	T1	T11	350	595	335	205	350	505	425
<i>Ovis ammon</i>	ZMMU S-146149	7C+13T+6L	T1	T11	335	410	247	121	335	340	317
<i>Ovis aries</i>	ZIN 11693	7C+13T+7L	T1	T11	245	327	240	97	245	273	294
	ZIN 11694		T1	T11	255	353	265	103	255	N/A	
	ZMMU S-102061		T1	T11	265	345	270	80	265	N/A	
	ZIN 11864		T1	T12	225	310	234	89	225	255	289
	IEE 2964		7C+13T+6L	T1	T10	240	310	193	86	240	N/A
<i>Procapra gutturosa</i>	ZIN 26948	7C+13T+6L	T1	T11	290	340	185	90	290	285	240
<i>Saiga tatarica</i>	ZIN 26799	7C+13T+6L	T1	T11	230	300	187	73	230	242	245
<i>Syncerus caffer</i>	ZIN 4945	7C+13T+6L	T1	T12	460	795	395	205	460	740	450
<i>Tragelaphus eurycerus</i>	ZMMU S-178805	7C+13T+6L	T1	T12	405	530	315	198	405	488	357

Таблица 3. Парнокопытные, у которых проведено исследование подвижности пояснично-крестцового сустава

Семейство	Вид	Номер	Пол	Возр	Биом	Форма бега	Диета
Suidae	<i>Potamochoerus porcus</i>	ZMMU S-180579	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная
		ZIN 30865	N/A				
		ZIN 1674	Ж				
	<i>Phacochoerus africanus</i>	ZMMU S-159329	М	ad	Открытый	Таранная	Травоядная
		ZMMU S-138880	N/A				
		ZIN 3526	М				
	ZMMU S-171945	М					
	<i>Sus scrofa cristatus</i>	ZIN 14762	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная
	<i>Sus scrofa domestica</i>	ZMMU S-106943	N/A	sad	Лес	Таранная	Всеядная
		ZIN 16901	N/A	ad			
<i>Sus scrofa</i>	ZIN 10485	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная	
	ZIN 14758	Ж					
	IEE 1633	N/A					
Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	ZMMU S-101999	N/A	sad	Лес	Таранная	Всеядная
		ZIN 35401	N/A	ad			
		ZIN 14529	N/A				
		ZIN 32784	N/A				
	<i>Tayassu pecari</i>	ZIN 30967	N/A	ad	Лес	Таранная	Всеядная
Hippopotamidae	<i>Choeropsis liberiensis</i>	ZMMU S-166224	Ж	ad	Полуводный		Листоядная
		ZMMU S-138766	N/A				
	<i>Hippopotamus amphibius</i>	ZMMU S-106956	N/A	sad	Полуводный		Травоядная
		ZIN 24577	N/A	ad			
		ZIN 24305	N/A				
Camelidae	<i>Camelus bactrianus</i>	ZIN 11173	Ж	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная
	<i>Camelus dromedarius</i>	ZIN 24636	М	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная
		ZIN 13408	N/A				
		ZIN 10826	N/A				
		ZIN 35217	N/A				
	<i>Lama glama</i>	ZMMU S-106952	N/A	ad	Открытый	Ходульная	Травоядная
		ZMMU S-106948	N/A				
		ZMMU S-106946	N/A				
<i>Lama guanicoe</i>	ZMMU S-113046	М	ad	Открытый	Ходульная	Смешанная	
	ZMMU S-113400	Ж					
Tragulidae	<i>Tragulus javanicus</i>	ZMMU S-459	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная
		ZMMU S-175329	N/A				
	<i>Tragulus kanchil</i>	ZIN 2190	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная
	<i>Tragulus napu</i>	ZMMU S-197060	Ж	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная
<i>Tragulus sp.</i>	ZMMU S-1764	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная	
Antilocapridae	<i>Antilocapra americana</i>	ZMMU S-65570	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Листоядная
		ZIN 27208					
		ZIN 26877					
Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	ZMMU S-175340	Ж	ad	Открытый	Ходульная	Листоядная
		ZMMU S-122542	N/A	ad			
		ZMMU S-184077	М	sad			
		ZMMU S-106953	N/A	sad			
	ZIN 26970	М	juv				
<i>Okapia johnstoni</i>	RMCA 784	М	ad	Лес	Ходульная	Листоядная	
Cervidae	<i>Alces alces</i>	ZMMU S-107437	Ж	ad	Лес	Ходульная	Листоядная
		ZMMU S-102028	N/A				
		ZMMU S-115389	М				
		ZMMU S-118513	Ж				
		ZMMU S-138241	М				
		ZMMU S-135337	Ж				
	<i>Capreolus capreolus</i>	ZMMU S-197955	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Листоядная
		ZMMU S-139395	М				
		ZMMU S-117766	М				
		ZMMU S-117767	N/A				
		ZMMU S-117768	М				
	ZMMU S-117769	Ж					
	<i>Cervus elaphus</i>	ZMMU S-139318	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Смешанная
ZMMU S-149937		М					
<i>Cervus nippon</i>	ZMMU S-106958	Ж	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Смешанная	

		ZMMU S-111306	Ж				
		ZMMU S-164810	Ж				
		ZMMU S-165607	М				
		ZMMU S-165410	Ж				
	<i>Dama dama</i>	ZMMU S-67975	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Смешанная
		ZMMU S-134612	Ж				
		ZMMU S-113002	М				
		ZMMU S-160943	М				
	<i>Elaphurus davidianus</i>	ZMMU S-114150	N/A	ad			
		ZMMU S-137315	Ж				
		ZMMU S-137314	Ж				
		ZMMU S-135033	М				
		ZMMU S-157878	Ж				
		ZMMU S-112954	М				
		ZMMU S-137316	М				
	<i>Hydropotes inermis</i>	ZIN 29855	М	ad		Прыжк-Скор.	Смешанная
		ZIN 26724	N/A				
	<i>Muntiacus muntjak</i>	ZIN 15447	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Смешанная
	<i>Rangifer tarandus</i>	ZIN 26101	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZIN 18266	Ж				
		ZIN 24565	М				
		ZIN 10222	М				
		ZMMU S-106964	Ж				
		ZMMU S-113003	N/A				
		ZMMU S-102073	N/A				
		ZMMU S-111308	N/A				
	<i>Rusa unicolor</i>	ZMMU S-78475	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Смешанная
Moschidae	<i>Moschus moschiferus</i>	ZMMU S-136361	Ж	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Травоядная
		ZMMU S-102056	Ж				
		ZMMU S-143562	N/A				
		ZMMU S-122536	Ж				
		ZMMU S-195363	N/A				
		ZMMU S-195364	N/A				
		ZMMU S-191852	М				
	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	ZIN 23810	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZIN 8253	М				
		ZIN 8252	N/A				
	<i>Ammotragus lervia</i>	ZMMU S-95533	N/A	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
		ZMMU S-95534	N/A				
		ZMMU S-130272	Ж				
		ZMMU S-132369	М				
	<i>Antilope cervicapra</i>	ZMMU S-115392	Ж	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Травоядная
		ZMMU S-113584	М				
		ZMMU S-109999	Ж				
	<i>Bison bison</i>	ZMMU S-107024	М	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная
		ZMMU S-102022	N/A				
		ZMMU S-102017	N/A				
	<i>Bison bonasus</i>	ZMMU S-115899	N/A	ad	Лес	Полутяжелая	Смешанная
		ZMMU S-102011	Ж				
		ZMMU S-102008	N/A				
		ZMMU S-102015	N/A				
		ZMMU S-102005	N/A				
		ZMMU S-193088	М				
	<i>Bos frontalis</i>	ZMMU S-102010	N/A	ad	Лес	Полутяжелая	Смешанная
	<i>Bos gaurus</i>	ZIN 8827	М	ad	Лес	Полутяжелая	Листопадная
	<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	Ж	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная
		IEE 1932	Ж				
	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	ZMMU S-100405	N/A	ad	Лес	Полутяжелая	Смешанная
		ZMMU S-106933	М				
		ZMMU S-102018	N/A				
	<i>Bubalus bubalis</i>	ZMMU S-102006	М	sad	Полуводный	Полутяжелая	Травоядная
	<i>Budorcas taxicolor</i>	ZMMU S-184744	Ж	ad	Горы	Полутяжелая	Листопадная
	<i>Capra caucasica</i>	ZMMU S-191641	Ж	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
		ZMMU S-109418	Ж				
		ZMMU S-585734	М				
		ZMMU S-107438	М	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная

<i>Capra cylindricornis</i>	ZMMU S-3302	N/A				
	ZMMU S-65569	M				
<i>Capra falconeri</i>	ZMMU S-153892	M	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
	ZMMU S-161591	M				
	ZMMU S-167631	Ж				
	ZMMU S-65346	Ж				
	ZMMU S-105082	M				
	ZMMU S-84895	M				
	ZMMU S-136362	Ж				
<i>Capra sibirica</i>	ZMMU S-181396	M	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
	ZMMU S-107435	Ж				
	ZMMU S-54728	Ж				
	ZMMU S-106962	Ж				
<i>Capricornis sumatraensis</i>	ZMMU S-102031	M	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
	ZIN 7826	N/A				
<i>Connochaetes gnou</i>	ZMMU S-180906	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	ZMMU S-102023	N/A				
	ZMMU S-155771	N/A				
<i>Connocoetes taurinus</i>	ZMMU S-109784	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	ZMMU S-106947	N/A				
<i>Damaliscus lunatus</i>	ZIN 8265	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
<i>Damaliscus sp.</i>	ZMMU S-132662	M	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	ZMMU S-113583	M				
<i>Gazella gazella</i>	ZIN 8475	N/A	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Смешанная
	ZIN	Ж				
<i>Gazella subgutturosa</i>	ZMMU S-143568	N/A	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Смешанная
	ZMMU S-150883	M				
	ZIN 26467	Ж				
	ZIN 26568	N/A				
	ZIN 32684	N/A				
<i>Hemitragus jemlahicus</i>	ZIN 26730	N/A	ad	Горы		Смешанная
<i>Hippotragus equinus</i>	ZIN 8476	M	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	ZIN 8477	M				
<i>Hippotragus niger</i>	ZMMU S-148489	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	ZMMU S-158570	M				
	ZMMU S-148919	Ж				
	ZMMU S-143559	N/A				
	ZMMU S-107026	N/A				
	ZMMU S-93078	N/A				
	ZMMU S-160257	M				
	ZMMU S-155685	Ж				
ZMMU S-163601	M					
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	ZIN 21032	N/A	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Травоядная
<i>Madoqua saltiana</i>	ZMMU S-196676	Ж	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Листоядная
	ZMMU S-184073	N/A				
	ZMMU S-184073	M				
<i>Naemoredus caudatus</i>	ZMMU S-165272	Ж	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
<i>Naemoredus goral</i>	ZMMU S-162046	Ж	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
	ZMMU S-173286	M				
	ZMMU S-159328	N/A				
	ZMMU S-162731	N/A				
<i>Nanger soemmerringii</i>	ZIN 8525	M	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Смешанная
<i>Oreamnos americanus</i>	ZMMU S-167397	N/A	juv	Горы	Прыжковая	Смешанная
	ZIN 27209	N/A	sad			
	ZIN 16922	N/A	juv			
<i>Oryx gazella</i>	ZIN 31162	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
<i>Oryx leucoryx</i>	ZIN 8486	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
<i>Ourebia ourebi</i>	ZIN 8531	M	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Травоядная
	ZIN 8532	N/A				
<i>Ovibos moschatus</i>	ZMMU S-136379	M	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная
	ZMMU S-164038	M				

	ZMMU S-138893	Ж				
	ZMMU S-164376	Ж				
	ZMMU S-135832	М				
<i>Ovis ammon</i>	ZMMU S-54726	N/A	ad	Горы	Прыжк-Скор.	Травоядная
	ZMMU S-134534	М				
	ZMMU S-106961	Ж				
	ZMMU S-106941	N/A				
	ZMMU S-196079	Ж				
	ZMMU S-92015	N/A				
	ZMMU S-54722	N/A				
	ZMMU S-54723	N/A				
	ZMMU S-134444	М				
	ZMMU S-146149	М				
<i>Ovis aries</i>	ZIN 11693	М	ad	Горы	Прыжк-Скор.	Травоядная
	ZIN 11694	М				
	ZMMU S-196629	N/A				
	ZMMU S-102061	Ж				
	ZIN 11864	М				
IEE 2964	Ж					
<i>Ovis nivicola</i>	ZMMU S-136668	N/A	ad	Горы	Прыжк-Скор.	Травоядная
	ZMMU S-133807	Ж				
	ZMMU S-143565	М				
<i>Pantholops hodgsonii</i>	ZIN 23685	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
<i>Philantomba maxwellii</i>	ZIN 4935	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная
<i>Philantomba monticola</i>	ZIN 23665	N/A	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Всеядная
<i>Procapra gutturosa</i>	ZIN 26948	М	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
	ZIN 15221	N/A				
<i>Procapra peticaudata</i>	ZIN 8334	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
<i>Pseudois nayaur</i>	ZMMU S-175435	М	ad	Горы	Прыжк-Скор.	Травоядная
<i>Raphicerus sp.</i>	ZIN	Ж	ad	Открытый	Прыжк-Скор.	Листоядная
<i>Redunca redunca</i>	ZIN 8314	Ж	ad	Открытый		Травоядная
<i>Rupicapra rupicapra</i>	ZIN 26963	М	ad	Горы	Прыжковая	Смешанная
<i>Saiga tatarica</i>	ZMMU S-50481	М	ad	Открытый	Скоростная	Смешанная
	ZMMU S-113115	Ж				
	ZIN 1805	М				
	ZIN 26389	Ж				
	ZIN 26388	Ж				
ZIN 26799	М					
<i>Syncerus caffer</i>	ZIN 4945	М	ad	Открытый	Полутяжелая	Травоядная
<i>Tragelaphus eurycerus</i>	ZMMU S-167359	М	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Листоядная
	ZMMU S-179921	М				
	ZMMU S-178882	Ж				
	ZMMU S-178805	Ж				
<i>Tragelaphus spekii</i>	ZMMU S-107434	М	ad	Лес	Прыжк-Скор.	Листоядная

Таблица 4. Амплитуды подвижности и некоторые характеристики пояснично-крестцового сустава изученных парнокопытных

Вид	Номер	~масса тела (кг)	Крестц. позв.	Длина крестца (мм)	aROM (°)		
					SB	LB	AR
<i>Potamochoerus porcus</i>	ZMMU S-180579	80	4	82	15,85	11,95	2,05
	ZIN 30865	80	4	90	6,75	11,92	1,87
	ZIN 1674	80	4	86	10,12	12,03	1,17
<i>Phacochoerus africanus</i>	ZMMU S-159329	105	4	102	16,88	10,20	1,20
	ZMMU S-138880	83,75	N/A	N/A	17,97	11,88	1,96
	ZIN 3526	105	5	95	17,70	10,81	1,97
	ZMMU S-171945	105	4	86	10,40	11,10	1,61
<i>Sus scrofa cristatus</i>	ZIN 14762	113,5	4	137	13,71	12,05	1,34
<i>Sus scrofa domestica</i>	ZMMU S-106943	200	N/A	N/A	12,63	13,69	4,14
	ZIN 16901	200	N/A	N/A	15,36	11,05	1,27
<i>Sus scrofa</i>	ZIN 10485	102,5	5	160	19,88	17,10	5,17
	ZIN 14758	92,5	4	116	15,33	11,23	1,15
	IEE 1633	102,5	N/A	122	16,57	12,44	2,44
<i>Pecari tajacu</i>	ZMMU S-101999	21,5	3	39	17,03	17,96	8,49
	ZIN 35401	21,5	5	90	19,38	12,88	3,44
	ZIN 14529	21,5	5	89	17,46	12,34	3,46
	ZIN 32784	21,5	5	90	19,44	12,30	2,89
<i>Tayassu pecari</i>	ZIN 30967	32,5	7	120	13,64	13,59	4,52
<i>Choeropsis liberiensis</i>	ZMMU S-166224	215	N/A	162	10,80	8,64	1,24
	ZMMU S-138766	215	N/A	143	10,59	9,28	2,28
<i>Hippopotamus amphibius</i>	ZMMU S-106956	1400	N/A	N/A	7,79	8,76	1,69
	ZIN 24577	1400	5	268	12,14	9,66	2,75
	ZIN 24305	1400	5	270	13,77	8,92	0,76
<i>Camelus bactrianus</i>	ZIN 11173	475	5	230	9,86	13,14	3,43
<i>Camelus dromedarius</i>	ZIN 24636	500	4	170	12,63	11,98	3,42
	ZIN 13408	500	4	164	11,76	10,84	2,10
	ZIN 10826	500	4	162	15,73	11,51	2,51
	ZIN 35217	500	4	175	16,51	11,97	2,68
<i>Lama glama</i>	ZMMU S-106952	165	4	87	17,29	11,99	2,85
	ZMMU S-106948	165	4	81	15,81	12,25	3,51
	ZMMU S-106946	165	4	111	16,39	12,34	2,86
<i>Lama guanicoe</i>	ZMMU S-113046	115	4	110	15,78	10,81	1,64
	ZMMU S-113400	115	5	126	18,90	11,36	2,36
<i>Tragulus javanicus</i>	ZMMU S-459	1,9	4	43	16,63	11,60	4,08
	ZMMU S-175329	1,9	N/A	50	15,21	11,79	3,45
<i>Tragulus kanchil</i>	ZIN 2190	2	4	40	22,82	9,93	0,57
<i>Tragulus napu</i>	ZMMU S-197060	4	N/A	50	17,07	10,96	2,64
<i>Tragulus sp.</i>	ZMMU S-1764	3	4	41	20,89	11,16	3,05
<i>Antilocapra americana</i>	ZMMU S-65570	46	5	85	15,90	12,34	2,79
	ZIN 27208	46	4	89	15,40	12,63	3,70
	ZIN 26877	46	N/A	100	17,16	10,39	1,66
<i>Giraffa camelopardalis</i>	ZMMU S-175340	828	4	200	7,86	10,81	3,77
	ZMMU S-122542	1010	4	172	8,58	9,85	2,96
	ZMMU S-184077	648	3	139	4,53	8,85	2,09
	ZMMU S-106953	550	4	150	8,33	10,41	2,74
	ZIN 26970	648	N/A	120	9,50	15,26	7,11
<i>Okapia johnstoni</i>	RMCA 784	250	N/A	140	5,31		
<i>Alces alces</i>	ZMMU S-107437	370	N/A	N/A	8,19	10,32	2,02
	ZMMU S-102028	410	4	110	5,08	8,96	1,10
	ZMMU S-115389	450	5	87	10,54	9,35	2,10
	ZMMU S-118513	370	5	81	9,68	9,27	2,27
	ZMMU S-138241	450	4	85	11,67	10,06	2,19
	ZMMU S-135337	370	5	215	6,87	9,64	2,39
<i>Capreolus capreolus</i>	ZMMU S-197955	24	5	104	14,43	10,39	1,92
	ZMMU S-139395	25	5	92	16,44	9,75	1,02
	ZMMU S-117766	25	4	84	15,31	10,94	2,65
	ZMMU S-117767	24	4	85	20,51	9,59	1,78
	ZMMU S-117768	25	4	79	19,10	8,23	0,77
	ZMMU S-117769	23	N/A	105	18,02	9,64	1,68
<i>Cervus elaphus</i>	ZMMU S-139318	131,25	5	160	15,71	10,91	1,87

	ZMMU S-149937	165	5	155	12,90	10,56	1,72
<i>Cervus nippon</i>	ZMMU S-106958	55	3	97	23,03	10,88	2,07
	ZMMU S-111306	55	4	122	11,70	9,18	0,30
	ZMMU S-164810	55	N/A	N/A	21,83	10,88	1,97
	ZMMU S-165607	85	4	116	14,55	10,15	1,44
	ZMMU S-165410	55	4	111	21,31	10,16	1,30
<i>Dama dama</i>	ZMMU S-67975	53,75	4	88	13,60	8,67	0,53
	ZMMU S-134612	42,5	4	97	17,35	10,52	2,21
	ZMMU S-113002	65	4	97	12,94	8,03	0,00
	ZMMU S-160943	65	4	100	15,11	8,75	0,81
<i>Elaphurus davidianus</i>	ZMMU S-114150	172,5	N/A	N/A	14,52	9,68	1,54
	ZMMU S-137315	155	4	138	9,74	9,49	1,98
	ZMMU S-137314	155	5	152	15,40	10,27	1,95
	ZMMU S-135033	190	4	137	16,12	10,30	2,03
	ZMMU S-157878	155	4	114	11,82	9,14	0,55
	ZMMU S-112954	190	4	142	9,78	9,49	1,38
	ZMMU S-137316	190	4	143	11,90	11,11	3,20
<i>Hydropotes inermis</i>	ZIN 29855	13,4	5	82	16,54	11,67	3,24
	ZIN 26724	13	4	67	19,20	10,80	1,77
<i>Muntiacus muntjak</i>	ZIN 15447	24	4	85	17,25	10,97	2,28
<i>Rangifer tarandus</i>	ZIN 26101	82,5	4	113	12,62	9,03	1,45
	ZIN 18266	82,5	5	130	10,93	9,37	1,54
	ZIN 24565	117,5	5	128	12,06	10,56	1,81
	ZIN 10222	117,5	4	122	8,88	10,05	2,32
	ZMMU S-106964	82,5	4	109	10,78	7,32	0,00
	ZMMU S-113003	100	5	128	11,21	10,13	2,45
	ZMMU S-102073	100	4	113	10,01	9,78	1,70
	ZMMU S-111308	100	5	135	12,87	11,88	4,08
<i>Rusa unicolor</i>	ZMMU S-78475	202,5	4	113	18,38	10,18	1,95
<i>Moschus moschiferus</i>	ZMMU S-136361	12	4	58	19,39	10,87	2,01
	ZMMU S-102056	12	5	66	20,60	10,70	2,54
	ZMMU S-143562	12	5	64	19,37	10,29	1,80
	ZMMU S-122536	12	5	57	22,66	10,73	2,84
	ZMMU S-195363	12	4	50	21,14	11,76	3,29
	ZMMU S-195364	12	5	60	18,53	10,73	2,69
	ZMMU S-191852	12	N/A	62	18,26	9,00	0,60
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	ZIN 23810	150	4	120	18,02	9,86	1,61
	ZIN 8253	160	4	122	15,15	10,04	1,57
	ZIN 8252	150	4	115	13,80	10,02	1,55
<i>Ammotragus lervia</i>	ZMMU S-95533	61,65	5	100	11,20	10,28	1,68
	ZMMU S-95534	61,65	5	114	19,02	10,46	2,08
	ZMMU S-130272	41,3	N/A	N/A	18,54	10,28	2,34
	ZMMU S-132369	82	4	119	12,78	8,59	1,71
<i>Antilope cervicapra</i>	ZMMU S-115392	30	5	89	21,43	9,84	1,62
	ZMMU S-113584	30	4	67	20,59	9,39	1,30
	ZMMU S-109999	30	5	88	16,92	11,24	2,79
<i>Bison bison</i>	ZMMU S-107024	729	5	240	9,77	8,65	0,94
	ZMMU S-102022	590,5	5	229	9,31	9,39	1,55
	ZMMU S-102017	590,5	5	230	11,88	9,33	1,10
<i>Bison bonasus</i>	ZMMU S-115899	500	5	250	11,05	9,95	1,48
	ZMMU S-102011	410	5	228	13,08	10,16	2,06
	ZMMU S-102008	500	5	244	8,28	9,77	1,89
	ZMMU S-102015	500	6	295	11,41	9,93	1,79
	ZMMU S-102005	500	5	284	12,74	9,92	1,76
	ZMMU S-193088	590	5	255	10,11	9,91	2,11
<i>Bos frontalis</i>	ZMMU S-102010	N/A	5	203	10,21	8,94	0,53
<i>Bos gaurus</i>	ZIN 8827	825	5	260	10,56	9,38	1,60
<i>Bos taurus</i>	ZMMU S-102026	400	5	227	8,62	11,53	3,33
	IEE 1932	400	N/A	195	12,02	8,83	1,10
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	ZMMU S-100405	205	4	155	13,60	10,01	0,94
	ZMMU S-106933	244	5	207	12,50	9,94	1,06
	ZMMU S-102018	205	4	160	16,18	9,26	0,52
<i>Bubalus bubalis</i>	ZMMU S-102006	725	N/A	N/A	13,20		
<i>Budorcas taxicolor</i>	ZMMU S-184744	250	5	189	17,21	11,14	3,05
<i>Capra caucasica</i>	ZMMU S-191641	64,5	5	105	19,44	10,36	2,20
	ZMMU S-109418	64,5	4	99	14,82	9,64	2,15

	ZMMU S-585734	139	N/A	N/A	18,06	10,86	2,23
<i>Capra cylindricornis</i>	ZMMU S-107438	121,5	5	97	18,74	10,91	2,62
	ZMMU S-3302	56	4	90	13,04	11,75	3,14
	ZMMU S-65569	121,5	5	124	17,40	10,65	2,63
	ZMMU S-153892	94	6	128	18,51	11,83	3,00
<i>Capra falconeri</i>	ZMMU S-161591	94	5	125	19,90	10,48	1,40
	ZMMU S-167631	41	4	71	15,65	11,65	2,27
	ZMMU S-65346	41	5	89	20,99	11,45	2,48
	ZMMU S-105082	94	5	119	17,70	10,74	2,13
	ZMMU S-84895	94	4	96	14,40	10,31	1,80
	ZMMU S-136362	41	3	58	14,09	10,28	1,17
	ZMMU S-181396	94	5	127	20,95	10,81	2,99
	ZMMU S-107435	43	5	101	19,44	10,66	2,15
<i>Capra sibirica</i>	ZMMU S-54728	43	4	90	17,97	9,36	1,05
	ZMMU S-106962	43	4	85	12,55	10,75	2,59
	ZMMU S-102031	95	4	85	16,87	10,74	2,02
<i>Capricornis sumatraensis</i>	ZIN 7826	112,5	5	137	13,59	9,97	2,06
<i>Connochaetes gnou</i>	ZMMU S-180906	120	N/A	105	8,68	11,72	3,24
	ZMMU S-102023	132	4	148	12,54	8,40	0,36
	ZMMU S-155771	132	3	125	16,90	8,89	0,95
<i>Connocoetes taurinus</i>	ZMMU S-109784	226,75	4	156	13,86	9,65	1,60
	ZMMU S-106947	226,75	4	122	11,54	10,61	2,81
<i>Damaliscus lunatus</i>	ZIN 8265	147	4	132	15,74	9,40	0,64
<i>Damaliscus sp.</i>	ZMMU S-132662	150	4	112	18,48	10,41	1,76
	ZMMU S-113583	150	4	111	20,96	9,58	1,03
<i>Gazella gazella</i>	ZIN 8475	23,5	4	56	20,18	11,39	2,95
	ZIN	23,5	4	57	22,86	12,33	3,81
<i>Gazella subgutturosa</i>	ZMMU S-143568	28,25	4	57	22,17	15,41	7,39
	ZMMU S-150883	31	5	86	21,58	10,47	1,95
	ZIN 26467	25,5	4	67	23,13	9,19	0,99
	ZIN 26568	28,25	4	57	22,37	9,08	0,89
	ZIN 32684	28,25	4	68	23,12	10,22	1,52
<i>Hemitragus jemlahicus</i>	ZIN 26730	85,25	5	130	17,72	12,92	4,51
<i>Hippotragus equinus</i>	ZIN 8476	267,5	5	157	18,02	9,30	0,82
	ZIN 8477	267,5	3	128	16,74	9,11	0,93
<i>Hippotragus niger</i>	ZMMU S-148489	170	4	128	16,80	9,87	1,53
	ZMMU S-158570	205	4	140	14,55	8,82	0,96
	ZMMU S-148919	170	5	167	18,43	10,11	2,02
	ZMMU S-143559	187,5	4	119	18,83	10,39	2,23
	ZMMU S-107026	187,5	4	127	18,91	10,04	2,19
	ZMMU S-93078	187,5	4	131	21,64	10,47	1,67
	ZMMU S-160257	205	4	138	15,98	10,04	2,09
	ZMMU S-155685	170	3	102	17,11	11,54	3,35
ZMMU S-163601	205	4	140	16,96	9,36	1,23	
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	ZIN 21032	216	5	186	18,21	9,37	0,34
<i>Madoqua saltiana</i>	ZMMU S-196676	3,25	4	30	31,19	16,02	7,67
	ZMMU S-184073	3,25	4	41	18,13	10,29	1,99
	ZMMU S-184073	3,25	5	35	24,00	10,53	1,65
<i>Naemorhedus caudatus</i>	ZMMU S-165272	34,5	5	111	18,55	12,47	3,74
<i>Naemorhedus goral</i>	ZMMU S-162046	38,5	5	106	19,34	12,23	3,12
	ZMMU S-173286	38,5	5	103	18,63	11,24	2,55
	ZMMU S-159328	38,5	4	81	18,95	11,18	1,98
	ZMMU S-162731	38,5	6	124	12,82	13,10	4,33
<i>Nanger soemmerringii</i>	ZIN 8525	40	4	88	23,27	9,38	1,63
<i>Oreamnos americanus</i>	ZMMU S-167397	86,25	N/A	N/A	19,31	10,18	1,96
	ZIN 27209	86,25	4	104	15,93	10,20	2,29
	ZIN 16922	86,25	3	94	18,26	11,07	2,39
<i>Oryx gazella</i>	ZIN 31162	200	5	155	14,63	11,54	3,33
<i>Oryx leucoryx</i>	ZIN 8486	62	4	135	18,69	9,62	1,72
<i>Ourebia ourebi</i>	ZIN 8531	14	4	63	24,87	10,19	1,26
	ZIN 8532	13,13	4	58	24,12	11,22	1,72
<i>Ovibos moschatus</i>	ZMMU S-136379	305	6	212	9,22	7,40	0,49
	ZMMU S-164038	305	5	196	7,35	12,30	5,19
	ZMMU S-138893	229	6	213	8,95	9,78	2,31
	ZMMU S-164376	229	6	205	8,85	9,66	2,30
	ZMMU S-135832	305	5	205	9,49	7,65	0,38

<i>Ovis ammon</i>	ZMMU S-54726	114	4	98	16,99	9,78	1,27
	ZMMU S-134534	138	5	105	18,15	10,36	2,35
	ZMMU S-106961	90	4	97	20,41	10,60	2,66
	ZMMU S-106941	114	5	106	14,45	9,97	1,51
	ZMMU S-196079	90	5	120	16,17	9,99	1,77
	ZMMU S-92015	114	4	80	14,91	10,03	1,96
	ZMMU S-54722	114	5	116	15,92	9,68	1,38
	ZMMU S-54723	114	4	97	14,36	9,85	1,76
	ZMMU S-134444	138	5	99	25,44	11,32	2,65
<i>Ovis aries</i>	ZMMU S-146149	138	5	121	16,76	10,18	2,23
	ZIN 11693	102,5	4	97	18,40	10,94	3,28
	ZIN 11694	102,5	N/A	103	17,65	9,86	1,85
	ZMMU S-196629	87,5	N/A	N/A	16,23	10,17	2,20
	ZMMU S-102061	72,5	N/A	80	19,96	10,51	2,42
	ZIN 11864	102,5	4	89	16,91	10,96	3,18
<i>Ovis nivicola</i>	IEE 2964	72,5	N/A	86	17,97	10,57	2,73
	ZMMU S-136668	65,5	4	104	15,27	11,15	2,71
	ZMMU S-133807	50,5	4	88	15,99	10,85	2,30
<i>Pantholops hodgsonii</i>	ZMMU S-143565	80,5	5	108	17,46	10,34	1,86
<i>Philantomba hodgsonii</i>	ZIN 23685	33	4	85	17,22	11,08	2,02
<i>Philantomba maxwellii</i>	ZIN 4935	7,95	4	58	16,53	10,98	2,22
<i>Philantomba monticola</i>	ZIN 23665	4,5	4	55	24,56	11,09	2,59
<i>Procapra gutturosa</i>	ZIN 26948	31,5	N/A	90	13,78	13,28	1,43
	ZIN 15221	27,75	5	89	16,56	10,29	1,84
<i>Procapra picticaudata</i>	ZIN 8334	14,5	4	60	21,40	10,36	2,04
<i>Pseudois nayaur</i>	ZMMU S-175435	67,5	5	92	17,91	9,75	1,85
<i>Raphicerus sp.</i>	ZIN	10	4	61	21,84	12,13	3,14
<i>Redunca redunca</i>	ZIN 8314	40	4	92	18,76	10,36	1,23
<i>Rupicapra rupicapra</i>	ZIN 26963	42,5	5	97	13,76	10,83	2,96
<i>Saiga tatarica</i>	ZMMU S-50481	41,75	4	62	15,16	12,17	3,59
	ZMMU S-113115	31,15	5	67	11,66	12,11	3,17
	ZIN 1805	41,75	4	78	16,16	8,61	0,00
	ZIN 26389	31,15	4	66	16,82	8,41	0,19
	ZIN 26388	31,15	4	69	15,88	10,06	1,75
<i>Syncerus caffer</i>	ZIN 26799	41,75	4	73	16,42	9,71	0,45
	ZIN 4945	700	4	205	8,06	8,38	1,88
<i>Tragelaphus eurycerus</i>	ZMMU S-167359	322,5	3	111	15,12	10,43	2,16
	ZMMU S-179921	322,5	4	170	13,97	9,59	1,81
	ZMMU S-178882	231,5	3	133	16,35	10,16	1,78
	ZMMU S-178805	231,5	5	198	12,64	10,73	2,21
<i>Tragelaphus spekii</i>	ZMMU S-107434	100	5	126	16,87	7,66	0,00

Таблица 5. Исследованные непарнокопытные

Семейство	Вид	Номер	Пол	Возр	Биом	Форма бега	Диета
<i>Tapiridae</i>	<i>Tapirus bardii</i>	ZMMU S-102033	N/A	ad	Лес	Таранная	Листоядная
	<i>Tapirus indicus</i>	ZIN 26435	М	ad	Лес	Таранная	Листоядная
	<i>Tapirus terrestris</i>	ZMMU S-184859	Ж	ad	Смешанный	Таранная	Листоядная
		ZMMU S-93416	N/A				
		ZMMU S-102024	М				
<i>Rhinocerotidae</i>	<i>Ceratotherium simum</i>	NMW 3086	М	ad	Открытый	Полутяжел	Травоядная
		RZ N/A	Ж	ad			
	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	NMW 1500	М	ad	Лес	Полутяжел	Листоядная
		NMW 3082	Ж				
	<i>Diceros bicornis</i>	ZMMU S-93020	Ж	ad	Открытый	Полутяжел	Листоядная
		NMW 55210	М				
	<i>Rhinoceros sondaicus</i>	ZIN 122	N/A	ad	Лес	Полутяжел	Листоядная
<i>Rhinoceros unicornis</i>	ZIN 1918	N/A	ad	Смешанный	Полутяжел	Травоядная	
<i>Equidae</i>	<i>Equus asinus</i>	ZMMU S-74814	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
	<i>Equus ferus caballus</i>	ZMMU S-102019	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZMMU S-106944	N/A				
	<i>Equus grevyi</i>	ZMMU S-168479	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZMMU S-178883	Ж				
		ZMMU S-172784	М				
	<i>Equus hemionus</i>	ZMMU S-102029	М	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZMMU S-93053	N/A				
		ZMMU S-74803	N/A				
	<i>Equus kiang</i>	ZMMU S-166817	М	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная
		ZMMU S-160757	Ж				
ZMMU S-158571		М					
<i>Equus ferus przewalskii</i>	ZMMU S-158572	Ж	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
	ZMMU S-187005	М					
<i>Equus quagga</i>	ZMMU S-168478	N/A	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	
<i>Equus zebra</i>	ZMMU S-105152	М	ad	Открытый	Скоростная	Травоядная	

Таблица 6. Характеристики позвоночного столба изученных непарнокопытных

Вид	Номер	Позвон-ая формула	Смена типа фасеток		Длина отдела (мм)				Длина отдела фасеток (мм)		
			Rf κ Tf	Tf κ RfL	C	T	L	S	Rf	Tf	RfL
<i>Tapirus bardi</i>	ZMMU S-102033	7C+19T+5L	T2	L4	205	590	180	185	233	705	65
<i>Tapirus indicus</i>	ZIN 26435	7C+19T+4L	T2	L3	267	683	167	220	303	772	78
<i>Tapirus terrestris</i>	ZMMU S-184859	7C+18T+5L	T2	L4	240	580	185	200	270	697	68
	ZMMU S-93416	7C+19T+4L	T1	L3	260	665	161	224	260	782	44
	ZMMU S-102024	7C+19T+4L	T2	L3	230	670	165	235	260	765	40
<i>Ceratotherium simum</i>	NMW 3086	7C+19T+3L	T1	L3	523	1297	223	162	523	1390	130
	RZ N/A	7C+18T+3L			510	1284	204	178	510	1420	68
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	NMW 1500	7C+19T+3L	T2	L3	354	868	143	117	394	971	40
	NMW 3082		T1		347	901	144	123	347	1005	40
<i>Diceros bicornis</i>	ZMMU S-93020	7C+20T+3L	T1	L3	438	1170	160	200	438	1230	100
	NMW 55210				511	1291	194	205	511	1385	100
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	ZIN 122	7C+18T+4L	T1	L3	465	1085	245	175	465	1225	110
<i>Rhinoceros unicornis</i>	ZIN 1918	7C+20T+3L	T1	L2	470	1240	180	250	470	1305	115
<i>Equus asinus</i>	ZMMU S-74814	7C+18T+5L	T2	T17	420	627	200	200	452	592	235
<i>Equus ferus caballus</i>	ZMMU S-102019	7C+18T+6L	T2	T17	590	785	290	180	630	752	323
	ZMMU S-106944			T16	323	470	156	105	352	386	211
<i>Equus grevyi</i>	ZMMU S-168479	7C+18T+6L	T2	T17	540	755	290	220	580	712	333
	ZMMU S-178883				525	770	293	215	570	685	333
	ZMMU S-172784				560	765	297	217	601	685	336
<i>Equus hemionus</i>	ZMMU S-102029	7C+18T+5L	T2	T17	480	637	215	195	512	602	250
	ZMMU S-93053	7C+16?T+5L		T15	489	583	206	194	528	505	245
	ZMMU S-74803	7C+18T+5L		T17	475	618	207	185	510	550	240
<i>Equus kiang</i>	ZMMU S-166817	7C+18T+6L	T2	T18	540	680	275	170	573	680	275
	ZMMU S-160757			T17	563	696	266	143	599	621	308
	ZMMU S-158571				7C+18T+5L	568	728	235	167	607	650
<i>Equus ferus przewalskii</i>	ZMMU S-158572	7C+19T+6L	T2	T18	490	730	255	147	525	690	295
	ZMMU S-187005	7C+18T+6L			494	720	255	190	525	720	255
<i>Equus quagga</i>	ZMMU S-168478	7C+18T+6L	T2	T17	520	720	275	215	565	635	315
<i>Equus zebra</i>	ZMMU S-105152	7C+18T+6L	T2	T18	450	625	210	210	483	625	210