

П. П. Гамбарян и Р. Г. Рухкян

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АППАРАТА
ДВИЖЕНИЯ БЕЛИЧЬИХ (SCIURIDAE)

Сообщение 1. Биомеханика и работа мышц задних конечностей в фазе
попоры обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*)

В В Е Д Е Н И Е

В ряде работ, посвященных беличьим, дается описание и функцио-
нальная характеристика аппарата движения (Parsons, 1894; Pe-
rnerca, 1937; Bryant, 1945; Гамбарян, 1960; Соколов, 1964; Клеба-
нова, 1964; Громов, 1965). Однако, функциональную характеристику
скелетно-мышечного аппарата этих животных нельзя было назвать дос-
таточной в связи с тем, что в распоряжении этих исследователей не
было точных биомеханических показателей движения беличьих. Поэто-
му мы считаем необходимым восполнить, в первую очередь, этот про-
бел.

Анализ механики движения чрезвычайно трудоемок и сложен, и по-
этому целесообразно проводить исследование по этапам. В первую
очередь изучалась работа двигательных органов какого-либо предста-
вителя семейства в самых характерных и общих для всего семейства
движениях.

По всей вероятности предки всех беличьих были лазающими. При ла-
зании они приспосабливались к прыжкам с ветки на ветку. Такой
тип движения до сих пор сохранился у современных бурундуков и белок.
Из современных беличьих наиболее приспособлены к прыжкам по вет-
кам деревьев белки рода *Sciurus*. И то, что и наземные и древес-
ные беличьи при беге по земле передвигаются галопом, можно объяс-
нить как результат приспособления этих животных к лазанию (Гамбарян,
1967 а, 1968). Галоп это прыжковый аллюр, где стадию полета, возни-
кающую после толчка задними конечностями, можно сравнить с прыж-
ками с ветки на ветку. Теоретически, исходя из механики движения, сле-
дует то, что один прыжок произойдет с меньшей затратой энергии, если
его траектория будет крутой. Наоборот, при продвижении вперед рядом
последовательных прыжков будет выгоднее пологая траектория каждого
из них (Rashevsky, 1948, 1960). Отсюда следует ожидать, что

основное отличие галопа белки от прыжков с ветки на ветку — в траектории. Величина прыжков в обоих случаях зависит от работы задних конечностей в фазе опоры.

В предлагаемом сообщении исследуется работа аппарата движения задних конечностей в фазе опоры перед прыжком у белки. В следующих сообщениях будут даны сведения о разных особенностях механики движения других представителей семейства беличьих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение механики движения проводилось на живых белках — *Sciurus vulgaris*, а для морфологического анализа были взяты тушки этих зверьков, фиксированные в 5% формалине. Мышцы задних конечностей отпрепаровывались, зарисовывались места их прикрепления на костях, затем каждая мышца взвешивалась на торсионных весах. Эти данные были необходимы для детальных исследований изменения топографии мышц и их действия во время движения животных.

Для того, чтобы проследить механику движения, животных заставляли бегать в прогонном коридоре, где они перепрыгивали с одной площадки на другую на заданное расстояние. Прыжок фиксировался кинокамерой СКС-1 со скоростью до 600 кадров в секунду. С полученных серий кадров прыжка делались отпечатки определенного масштаба и в них врисовывался скелет, положение которого контролировалось с помощью рентгеноскопии. Изменение положения костей в последовательных кадрах позволяло судить о динамике изменения углов в суставах конечностей.

Для определения перемещения центра тяжести во время движения животное в последовательных кадрах прыжка увеличивалось до своей нормальной величины. Затем на основании этих кадров были сделаны картонные модели животного и определялся их общий центр тяжести по методу определения центра тяжести у неправильных геометрических фигур. После этого каждая фигура накладывалась на фон, соответствующий фону, имевшемуся при съемках, и центр тяжести проектировался на этом фоне. Таким образом получали траекторию перемещения центра тяжести во времени.

О работе мышц судили по косвенным показателям. В первую очередь, использовались данные по динамике изменения их длин на протяжении фазы опоры. Для этой цели на врисованные скелеты наносились точки прикрепления мышц. Длину мышц в каждом кадре получали прямыми измерениями между их началом и концом. Полученные таким образом данные о мышцах в ряде последовательных кадров давали понятие о динамике изменения длины мышц в фазе опоры.

Известно, что мышцы развивают максимальную мощность, сокращаясь не более, чем на 30% своей первоначальной длины, дальнейшее их сокращение ведет к резкому уменьшению развиваемой мощности (Hill, 1948). Поэтому динамика изменения длин мышц давала возможность судить о пределах оптимального режима их работы. В свое время проводилось параллельное исследование изменений длин мышц и их электрической активности на домашней кошке (Гамбарян и др., 1970). Этими исследованиями было доказано, что существует глубокая взаимосвязь работы мышц,

их относительного веса и топографии. У белок может быть аналогичная взаимосвязь топографии мышц с соотношениями относительных весов отдельных компонентов исследуемых мышечных комплексов, близких тем соотношениям, которые наблюдались у кошки. Если это так, то проведенная на кошке работа поможет понять режим работы ряда мышц белки. Итак, для того чтобы судить о работе мышц, мы использовали их относительный вес, топографические связи и динамику изменения их длин на протяжении фазы опоры.

БИОМЕХАНИКА ФАЗЫ ОПОРЫ

а. Общие сведения о беге и прыжках белок

Как уже было сказано, перебежки по земле белки совершают галопом. По нашим наблюдениям, во время галопа белка может развивать скорости от 1,5 до 7 м/сек. При малых скоростях она передвигается небольшими прыжками в 20–30 см и часто останавливается в поисках корма. При максимальных скоростях, когда белка бежит от опасности, ее прыжки достигают 120–150 см. Такими прыжками она несется до ближайшего дерева, на котором и спасается от врагов. Больших по размеру прыжков при перепрыгивании белки с ветку на ветку не наблюдалось. В указании Огнева (1940) о прыжках белки в три и более метров по горизонтали, к сожалению, не говорится о том как они измерялись; во всяком случае они, вероятно, близки к максимально возможным. Во время наших наблюдений прыжки животного, превышающие 2 м по горизонтали, шли по пологой траектории. Естественно, что белка, прыгающая на ветку, расположенную ниже ее уровня, способна прыгнуть на большее расстояние, чем тогда, когда ветка будет на ее уровне, или, тем более, выше ее. Учитывая, что во время галопа белка обычно несется прыжками в 70–80 см, а при максимальных скоростях прыжки доходят до 150–160 см, а также то, что максимальные прыжки белки вряд ли намного превышают двухметровое расстояние, необходимо было рассмотреть механику движения в фазе опоры, по крайней мере, трех прыжков: на 80, 120 и 160 см.*

Весь цикл галопа у белок состоит из четырех стадий: задней опоры (рис. 1_{1,2}), растянутого полета (рис. 1₃), передней опоры (рис. 1_{4,5}), прекрещенного полета (рис. 1₆). Интересно отметить, что во время стадии растянутого полета у белок наблюдается заметный занос задних конечностей в воздухе, при этом при увеличении прыжка степень заноса задних конечностей в воздухе возрастает. В среднем получается, что во время прыжка в 0,80 м задние конечности приближаются к передним до 29,0 см, соответственно во время прыжка на 1,20 м – 20,3 см, а при

* Каждый из этих прыжков проанализирован трехкратно, что позволяло судить о вариативности работы аппарата движения при всех трех прыжках.

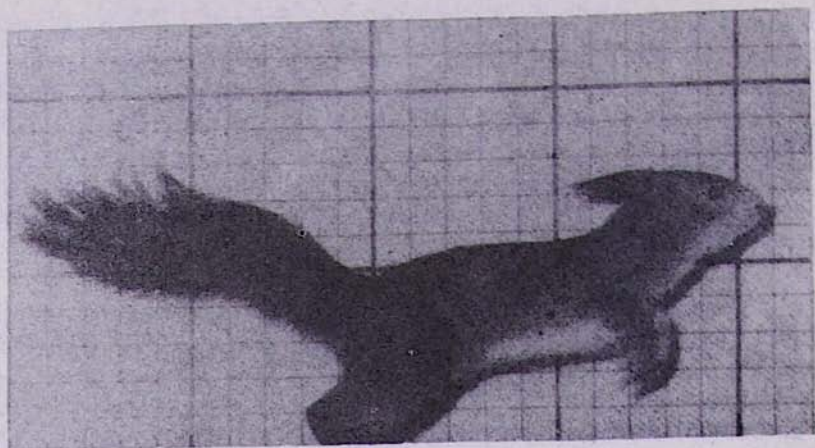


Рис. 1,1

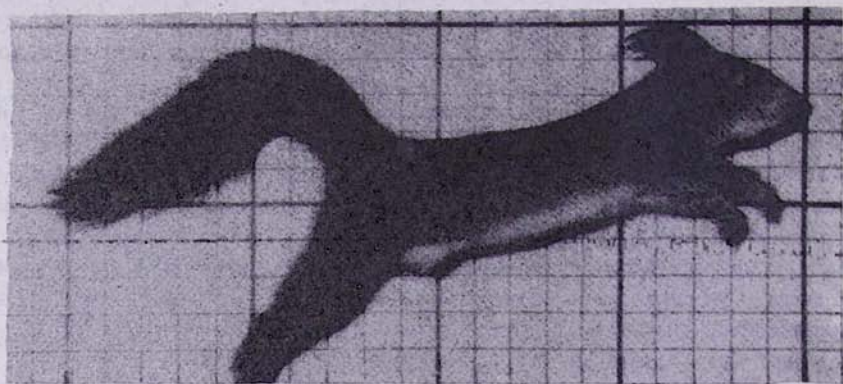


Рис. 1,2

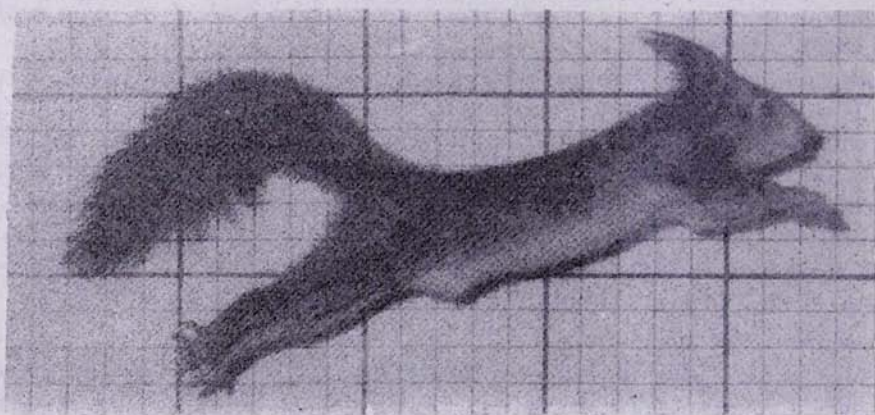


Рис. 1,3

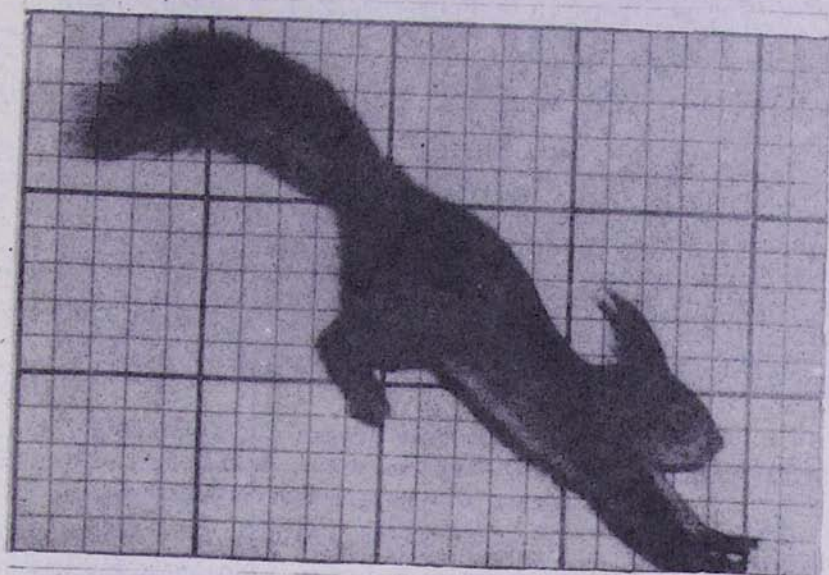


Рис. 1,4

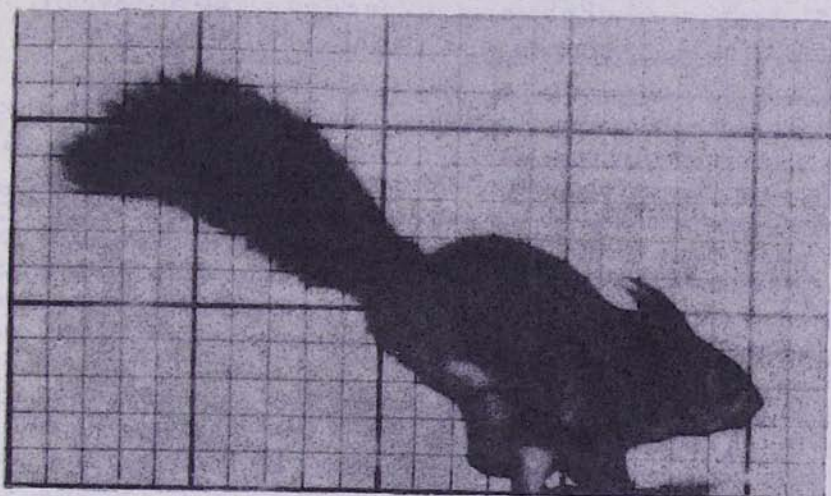


Рис. 1,5

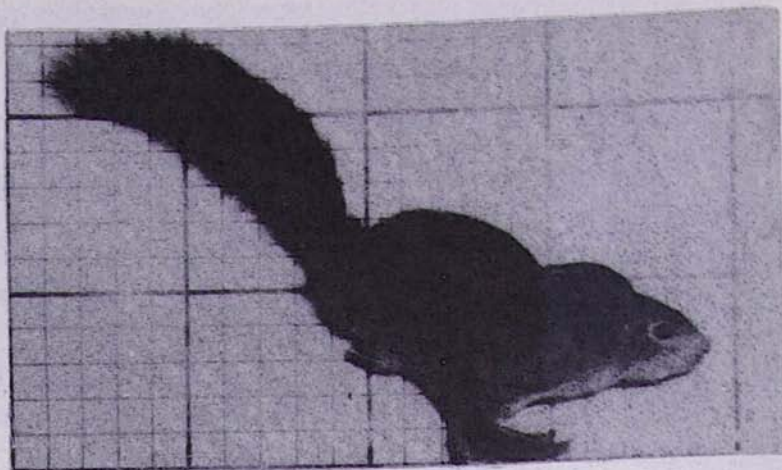


Рис. 1. Последовательные стадии галопа белки.
1, 2 – задней опоры, 3 – растянутого полета, 4, 5 – передней опоры, 6 – перекрещенного полета

прыжке на 1,60 – 15,9.

Таким образом, для белок характерен галоп, в котором торможение переноса задних конечностей вперед в стадии растянутого полета выражено значительно слабее, чем это наблюдается у высокоспециализированных в галопе животных.

6. Динамика перемещения центра тяжести в фазе опоры во время прыжков разной величины

Исследовалась динамика перемещения центра тяжести в фазе опоры перед прыжками разной величины: на 0,8; 1,2 и 1,6 м. До обсуждения экспериментальных данных считаем полезным привести некоторые предварительные расчеты. По баллистической формуле $l = \frac{v^2 \sin^2 \alpha}{g}$, где l – величина прыжка, v – скорость, развиваемая белкой к концу фазы опоры, g – сила земного притяжения, можно рассчитать зависимость между величиной прыжка, скоростью и углом вылета центра тяжести животного. Ясно, что с уменьшением угла вылета должна заметно повышаться скорость, развиваемая к концу фазы опоры (табл. 1).

При помощи показателя конечной скорости по баллистической формуле рассчитан примерный угол вылета центра тяжести. Этот же угол вылета получен пересечением линии перемещения центра тяжести в последних трех кадрах с горизонтальной плоскостью. По этим показателям видно, что и рассчитанный угол вылета, и определенный графически, мало отличаются друг от друга. При этом для прыжков на 0,8 и 1,2 м графический угол обычно меньше расчетного, а при прыжке на 1,6 м – наоборот.

Анализируя полученные таким образом данные табл. 1, мы видим, что белка может перепрыгивать заданное расстояние по-разному. Особенно

Таблица 1

Обработка экспериментальных данных по исследованию
перемещения центра тяжести в фазе опоры при разных прыжках

Величина прыжка в м	Время про- хождения по тром тяжести отрез- ка пути в сек (t)	Длина этого пути в см	Скорость в м/сек			Ускорение в м/сек ²		Угол вылета	
			на- чаль- ная v_0	сред- няя v	конеч- ная v_t	по дан- ным опыта	сред- нее по форму- ле $\frac{v_t - v_0}{t}$	рас- чет- ный	по дан- ным опыт
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,8	0,027	6,5	2,40	2,41	3,63	—	17,0	18,5	14,5
	0,027	7,1		2,63		8,15			
	0,019	6,2		3,27		29,8			
	0,073	19,8							
0,8	0,0195	6,4	3,14	3,28	3,67	—	10,0	17,5	14,0
	0,0195	6,7		3,44		8,2			
	0,0139	5,0		3,60		9,1			
	0,0529	18,1							
0,8	0,0150	4,0	2,66	2,66	3,78	—	19,5	17,0	13,0
	0,0225	6,1		2,71		2,7			
	0,0200	6,9		3,44		36,5			
	0,0575	17,0							
1,2	0,0214	7,0	2,80	3,27	4,20	—	26,0	21,0	17,0
	0,0214	7,2		3,37		4,7			
	0,0107	4,3		4,02		38,2			
	0,0535	18,5							
1,2	0,024	5,9	1,85	2,46	3,72	—	25,0	29,0	24,0
	0,024	6,5		2,70		10,0			
	0,019	6,5		3,42		32,5			
	0,067	18,9							
1,2	0,025	5,9	2,24	2,36	3,50	—	19,2	35,0	34,0
	0,025	7,0		2,80		17,5			
	0,0156	5,15		3,30		24,5			
	0,0656	18,05							
1,6	0,02	6,7	3,20	3,35	4,50	—	26,0	25,0	29,0
	0,02	7,4		3,70		17,5			
	0,01	4,3		4,30		40,0			
	0,05	18,4							

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1,6	0,0176	6,5	3,60	3,63	4,75	-	25,3	22,0	24,0
	0,0176	6,7		3,81		10,2			
	0,0098	4,4		4,50		50,0			
	0,0450	17,5							
1,6	0,0167	6,2	3,65	3,70	4,65	-	22,0	23,0	27,0
	0,0167	6,6		3,95		15,0			
	0,0117	5,2		4,45		35,0			
	0,0451	18,0							

вариабильны биомеханические показатели во время прыжка на 1,2 м. Вероятно, это происходит потому, что мелкие прыжки совершаются без особых усилий, необходимых для резкого поднятия центра тяжести (увеличение угла вылета), или сильного возрастания скорости. Уже для прыжка на 1,2 м нужно или развивать более значительные скорости или же достаточно резко поднять центр тяжести для увеличения размеров угла вылета. Оба способа достаточно эффективны и оба они используются при средних по размерам прыжках. Максимальные же прыжки уже требуют мобилизации всех возможностей и не позволяют производить их с резкими отклонениями в биомеханических показателях. Один прыжок на 1,2 м белка сделала при пологой траектории перемещения центра тяжести в фазе опоры, развивая конечную скорость в 4,2 м/сек, а другой прыжок по крутой траектории, с конечной скоростью всего в 3,5 м/сек. Средние по размеру прыжки в опытах белка делала при максимальных разностях в конечной и начальной скоростях, т. е. они больше всего по типу подходили к прыжкам с места.

Для всех рассматриваемых прыжков характерно нарастание ускорения на протяжении фазы опоры, а тем самым и увеличение мощности (рис. 2)

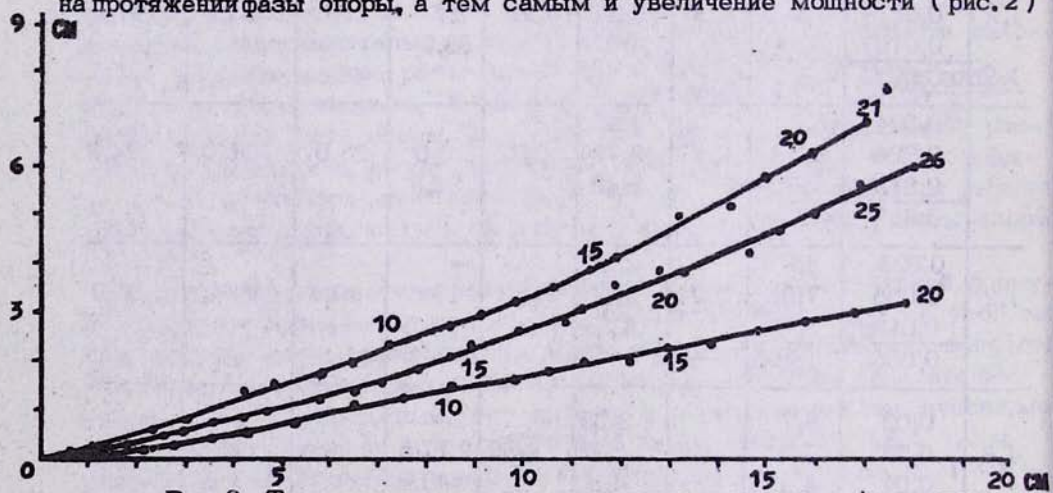


Рис. 2. Траектория перемещения центра тяжести в фазе опоры у белки перед прыжками разных размеров. Сверху — прыжок на 1,6 м, в середине — на 1,2 м, снизу — на 0,8 м. Точки соответствуют положению центра тяжести в каждом кадре (По осям расстояние в см)

развиваемой мышцами. Аналогичное нарастание ускорения наблюдалось и во время прыжков кошки (Гамбарян и др. 1970). Максимальное ускорение, наблюдаемое у белки в наших опытах, равнялось $50,0 \text{ м/сек.}^2$. При этом мышцы конечностей должны были развивать силы пяти-, шестикратные весу тела.

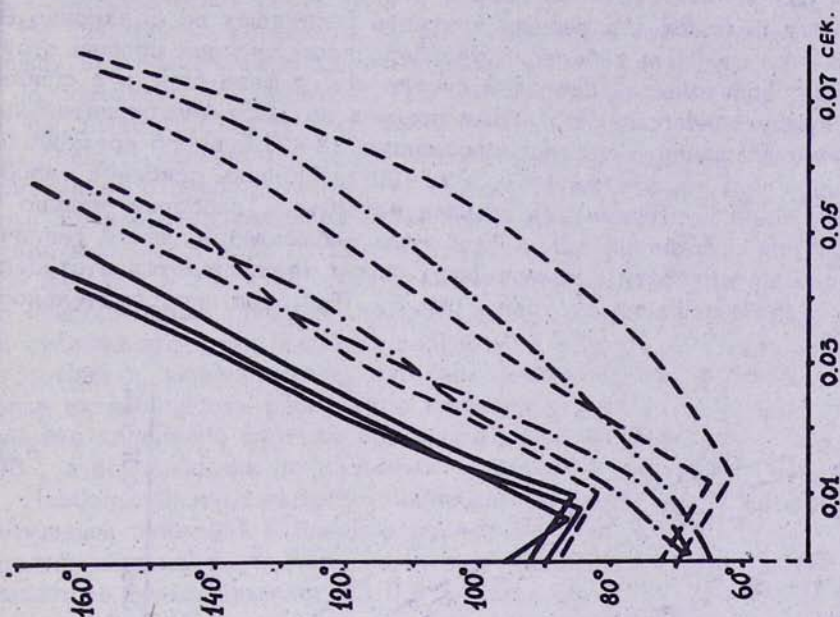


Рис. 3,1

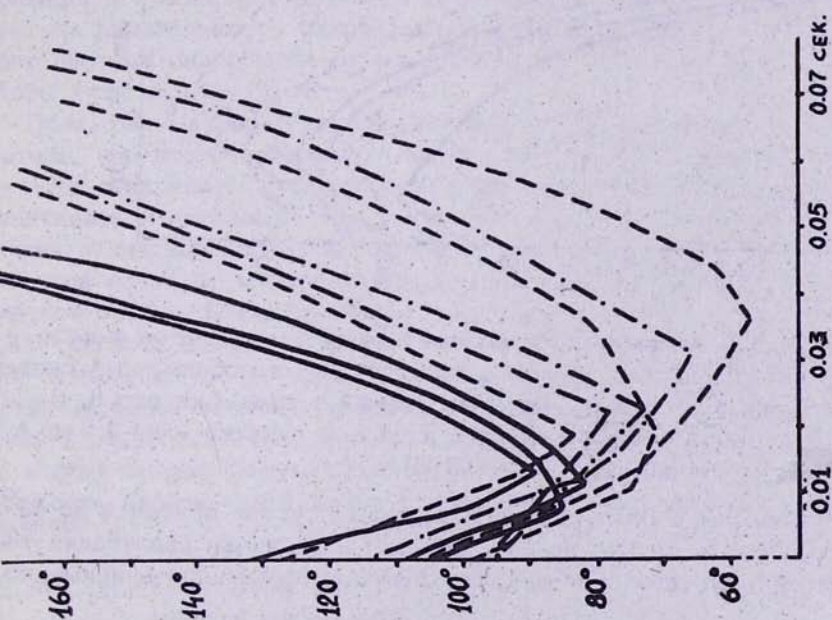


Рис. 3,2

в. Кинематика суставов задней конечности на протяжении фазы опоры во время прыжков разных размеров

В фазе опоры можно различать два периода: подготовительный и разгонный. В подготовительном периоде происходит сгибание, а в разгонном – разгибание суставов задней конечности. У белки при всех прыжках эти периоды для разных суставов наступают не синхронно. В время прыжка на 0,8 м у белки в тазобедренном суставе вообще отсутствует подготовительный период и сустав еще в фазе переноса сгибается на нужную величину. Во время прыжка на 1,2 м подготовительный период в тазобедренном суставе составляет 18–27% всего времени фазы опоры, а при прыжке на 1,6 м – 22–26%. Степень сгибания тазобедренного сустава постоянна для прыжка на 1,6 м и, наоборот, сильно варьирует для прыжка на 1,2 м. При этом наблюдается, что с увеличением продолжительности времени фазы опоры увеличивается и степень сгибания тазобедренного сустава (рис. 3). Так, при продолжительности

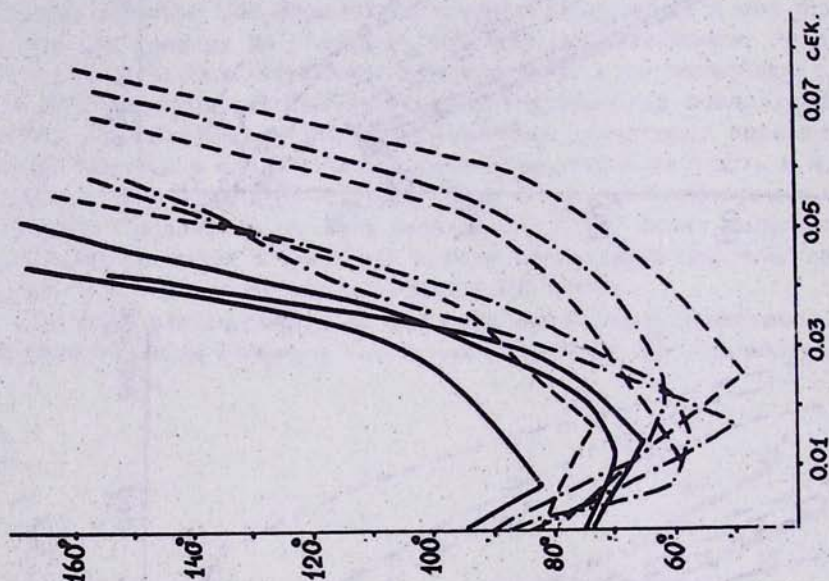


Рис. 3. Кинематика изменения величины суставов в фазе опоры перед прыжком разных размеров. 1 – тазобедренный сустав, 2 – коленный сустав, 3 – голеностопный сустав (на рис. 3, 6–11, 13–17 сплошные линии – прыжок на 1,6 м, пунктир – на 1,2 м, а точки тире – на 0,8 м).

всей фазы опоры в 0,078 сек тазобедренный сустав сгибался до 62° , а при 0,058 сек – только до 82° . Общая же величина разгибания тазобедренного сустава при всех трех прыжках оказывалась примерно

равной; во всяком случае, никакой зависимости между степенью разгибания этого сустава и величиной прыжков отметить нельзя. Тот же график (рис. 3₁) позволяет судить об интенсивности разгибания тазобедренного сустава. При прыжках на 1,6 м в начале разгонного периода эта величина максимальна. В прыжках меньшей длины интенсивность разгибания тазобедренного сустава на всем протяжении разгонного периода более постоянна.

В кинематике коленного сустава еще более выражена зависимость между продолжительностью всей фазы опоры и степенью его сгибания в подготовительном периоде. Так, он сгибается до 57°, когда фаза опоры длится 0,078 сек и только до 84° когда фаза опоры протекает за 0,058 сек. В коленном суставе относительная продолжительность подготовительного периода варьирует значительно больше, чем в тазобедренном. Во время прыжков на 0,8 м подготовительный период может составлять 34–43% всей продолжительности фазы опоры, во время прыжков на 1,2 м – 27–45%, а во время прыжков на 1,6 м – 18–30%. Судя по наклону линий графика (рис. 3₂) интенсивность разгибания коленного сустава при всех прыжках возрастает вплоть до отрыва животного от земли; и, можно видеть, что чем больше подготовительный период, тем выше интенсивность разгибания коленного сустава. Общая степень разгибания коленного сустава при максимальном прыжке составляет 170–175°, а при меньших по размерам прыжках – 162–168°.

Наибольшая изменчивость наблюдается в режиме сгибательно-разгибательных движений в голеностопном суставе, у которого степень и продолжительность сгибания в подготовительном периоде варьируют не только во время прыжков на 0,8 и 1,2 м, но и при максимальных прыжках на 1,6 м. Интенсивность разгибания голеностопного сустава, как и коленного, возрастает до конца фазы опоры. Однако, если в коленном суставе интенсивность разгибания почти равномерная, то у голеностопного сустава она обычно резко повышается в последней четверти фазы опоры (рис. 3₃).

Итак, рассматривая кинематику всех трех суставов, мы можем отметить, что подготовительный период всегда оканчивается раньше всего в тазобедренном суставе, в коленном же и голеностопном он может оканчиваться синхронно, или же в каком-либо из них немного раньше. Общая величина разгибания всех трех суставов при всех трех величинах прыжков почти не меняется. Однако время разгибания тазобедренного сустава прямо пропорционально уменьшению прыжка. Для прыжка на 0,8 м оно в среднем равно 0,064 сек, для прыжка на 1,2 м – 0,056 сек., а для прыжка на 1,6 м – 0,036 сек. В связи с тем, что именно бедренная кость передает толчок туловищу, увеличение интенсивности разгибания тазобедренного сустава и обеспечивает соответственное ускорение белка в фазе опоры. Полученное же ускорение, в свою очередь, дает возможность развить необходимую скорость для преодоления заданного расстояния.

г. Работа мышц задней конечности белки во время прыжков разной величины

Работа мышц задних конечностей белок очень разнообразна. Лазанье, висение на задних лапах, бег, прыжки с ветки на ветку – все это дви-

жения, имеющие свои особенности и отражающиеся на работе аппарата движения задних конечностей. При лазанье белка нередко сильно отводит конечности в стороны. Когда она висит на задних лапках, то задние конечности так отводятся, что оказываются расположенными в одной плоскости с животом. При этом белка сильно выворачивает стопу наружу, кончики пальцев которой в это время цепляются за шероховатости коры. Во время прыжков и бега конечности работают в парасагиттальной плоскости, и во всех суставах задних конечностей происходят сгибательно-разгибательные движения. В этой статье функции приведения и отведения в тазобедренном суставе и вращения стопы рассматриваются только вскользь, хотя при некоторых движениях, характерных для белок, они имеют большое значение. Дело в том, что мышцы, отводящие и приводящие бедро, при совместном действии играют немаловажную роль в разгибании тазобедренного сустава, а вращатели стопы — в сгибании голеностопного, поэтому они рассматриваются как работающие во время прыжков с указанием их другой роли при других движениях.

Как уже указывалось, в фазе опоры перед прыжком на 0,8 м тазобедренный сустав все время разгибается, а во время прыжков на 1,2 и 1,6 м он в самом начале сгибается, а затем разгибается. Сгибание коленного и голеностопного сустава в подготовительном периоде фазы опоры улучшает условия работы разгибателей этих суставов к разгонному периоду. Для исследуемых прыжков основное значение имеют сгибательно-разгибательные движения в этих суставах и поэтому рассмотрим работу всех мышц с точки зрения участия их в сгибательно-разгибательных движениях.

Сгибатели тазобедренного сустава

К собственно сгибателям тазобедренного сустава можно отнести только одну подвздошную мышцу — *m.iliacus*. Эта мышца объединяется с большой поясничной мышцей — *m.psoas major* в общую подвздошно-поясничную мышцу — *m.ilio-psoas*, однако последняя, кроме сгибания тазобедренного сустава, действует и на поясничные позвонки. Косвенно на сгибание тазобедренного сустава могут влиять и наружная ягодичная мышца, и напрягатель широкой фасции бедра, а также передняя стройная мышца и прямая мышца бедра, но если первые две описываются в группе сгибателей тазобедренного сустава, то остальные пойдут в другие группы. Прежде чем начать описание сгибателей тазобедренного сустава, даем описание малой поясничной мышцы, хотя она и не относится к сгибателям тазобедренного сустава.

1. Малая поясничная мышца — *m.psoas minor** начинается от ventральной поверхности тел первых четырех поясничных позвонков. Оканчи-

*

Во всех рисунках номера обозначений соответствуют номеру мышц в тексте и общей таблице относительных весов мышц (табл 2).

вается на лонном бугре (рис. 4). Хотя эту мышцу обычно рассматривают вместе с мускулатурой конечностей, но фактически она действует как сгибатель поясницы или пояснично-крестцового отдела.

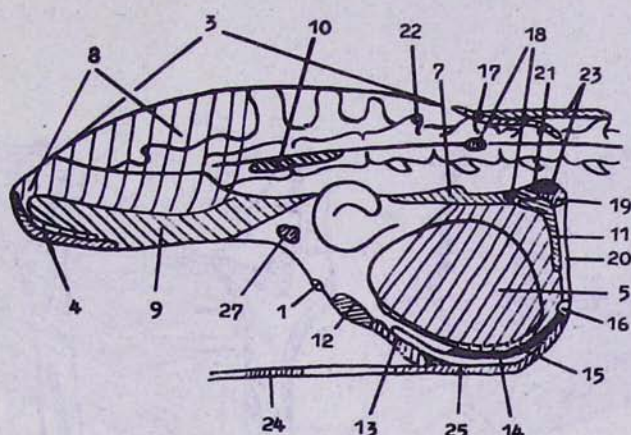


Рис. 4. Места прикрепления мышц на костях таза и позвоночника у обыкновенной белки (на рис. 9–24 номера мышц соответствуют приведенным в тексте и таблице 2)

2. Подвздошно-поясничная мышца — **m. ilio-psoas**. Начинается в виде большой поясничной мышцы — **m. psoas major** — от вентральной поверхности тел всех поясничных позвонков и как подвздошная мышца — **m. iliacus** — от вентральной поверхности медиальной стороны подвздошной кости. Обе части объединяются и в виде плотного сухожилия оканчиваются на малом вертеле бедренной кости (рис. 5). Эта мышца представляет собой основной сгибатель тазобедренного сустава. Судя по топографии этой мышцы, она в фазе опоры не должна быть активной. Электромиография мышц конечностей кошки показала, что эта мышца у кошки действительно не активна в фазе опоры (Гамбарян и др., 1970). По всей вероятности, и у белок она активно не работает в этой фазе. Поскольку она является единственным сгибателем тазобедренного сустава, не удивительно ее относительно сильное развитие (табл. 2).

3. и 4. Наружная ягодичная мышца — **m. gluteus superficialis** — и напрягатель широкой фасции бедра — **m. tensor fasciae latae** (рис. 6) начинаются одним апоневрозом по средней линии крестца на уровне остистых отростков от первого хвостового до первого крестцового позвонков от краниальной и передней четверти вентрального края подвздошной кости (рис. 4). Пучки, начинающиеся на вентральном крае подвздошной кости, должны быть гомологизированы напрягателю широкой фасции бедра. Оканчивается эта мышца на гребне большого вертлуга

бедренной кости (рис. 5) и широкой фасции бедра. Пучки наружной ягодичной мышцы, граничащие с напрягателем широкой фасции бедра, дают мощный апоневроз к середине переднего края задней двуглавой мышцы бедра (рис. 6), а несколько выше расположенные пуч-

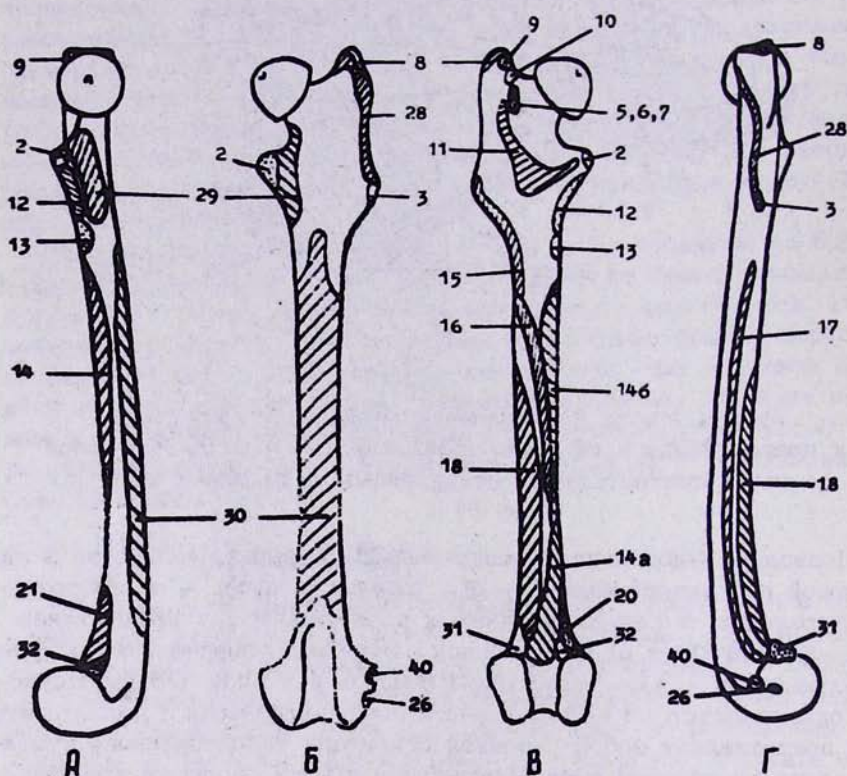


Рис. 5. Места прикрепления мышц на бедренной кости. А - вид с медиальной, Б - вид спереди, В - вид сзади, Г - вид с латеральной стороны (обозначение мышц см. в табл. 2)

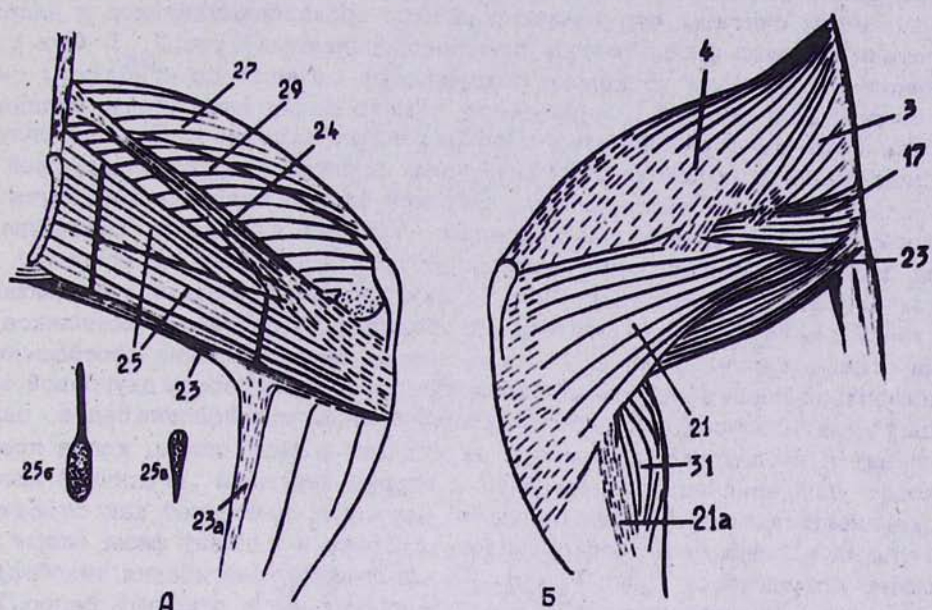


Рис. 6. Поверхностные мышцы задней конечности белки. А - вид с медиальной, Б - вид с латеральной стороны. 21 а, 23 а - сухожильные оттяжки к пяточному бугру; 25 б, 25 в - поперечный разрез: 25 б - проксимальный конец, 25 в - дистальный конец (обозначение мышц см. в табл. 2)

ки — апоневроз к передней двуглавой мышце бедра (рис. 6). Сама широкая бедренная фасция оканчивается как на переднем крае задней двуглавой мышцы, так и на коленной чашечке. Отдельные порции поверхностной ягодичной мышцы находятся в очень разных условиях работы. По-видимому этим объясняется некоторое истончение ее средних пучков. Наиболее каудальные и граничащие с напрягателем широкой фасции бедра пучки этой мышцы более развиты, чем средние. Рассматривая изменение длины пучков поверхностной ягодичной мышцы, мы можем считать, что характер работы краниальных пучков и напрягателя широкой фасции бедра, примерно одинаковы (рис. 7^{3а}). Они в начале фазы опоры несколько сокращаются (вместе со сгибанием тазобедренного сустава), а затем до самого конца фазы опоры удлиняются (вместе с разгибанием тазобедренного сустава). Т.е. по типу удлинения и сокращения длин мышечных волокон эта часть наружной ягодичной мышцы и напрягатель широкой фасции бедра должны быть отнесены к сгибателям тазобедренного сустава. Однако их окончание на двуглавой мышце бедра заставляет думать, что они не работают как сгибатели, а действуют как вспомогательные мышцы, улучшающие работу важнейшего разгибателя тазобедренного сустава — комплекса двуглавых мышц бедра. Эту мысль подтверждает изучение соотношений изменения длины напрягателя широкой фасции бедра и работы двуглавой мышцы у кошки. У кошек, как и у белок, напрягатель широкой фасции бедра оканчивается на двуглавой мышце и он активен в фазе опоры, когда происходит удлинение его пучков. Задняя порция наружной ягодичной мышцы оканчивающаяся на гребне большого вертлуга, действует как самостоятельный разгибатель тазобедренного сустава и к концу фазы опоры заметно сокращается (рис. 7^{3а,б}). Кроме функции разгибания тазобедренного сустава, наружная ягодичная мышца может и отводить бедро. Поэтому в ней сохраняются все пучки (краниальные, каудальные и средние). Как разгибатель тазобедренного сустава, она работает в режиме синергистов с приводящими мышцами, а как отводящая — в режиме антагонистов.

Прежде чем перейти к описанию групп собственно разгибателей тазобедренного сустава, рассмотрим строение трех мышц, оканчивающихся в вертлужной ямке.

5. Наружная запирательная мышца — **m. obturator externus** — начинается от костей окружающих запирательное отверстие и перекрывающей его соединительнотканной мембраны (рис. 4).

6. Внутренняя запирательная мышца — **m. obturator internus** — начинается от медиальной поверхности седалищной кости, перекидывается через специальную вырезку на теле седалищной кости.

7. Близнецные мышцы — **m. gemelli** — представляют собой одну нераздельную мышцу, начинающуюся на седалищной кости (рис. 4) и оканчивающуюся между двумя запирательными мышцами в вертлужной впадине бедра (рис. 5). Обе запирательные мышцы, вероятно, работают в антагонистическом режиме, наружная запирательная приводит, а внутренняя вместе с близнецными отводит бедро. Однако очень близкое к центру движения окончание этих мышц затрудняет точное определение их функций.

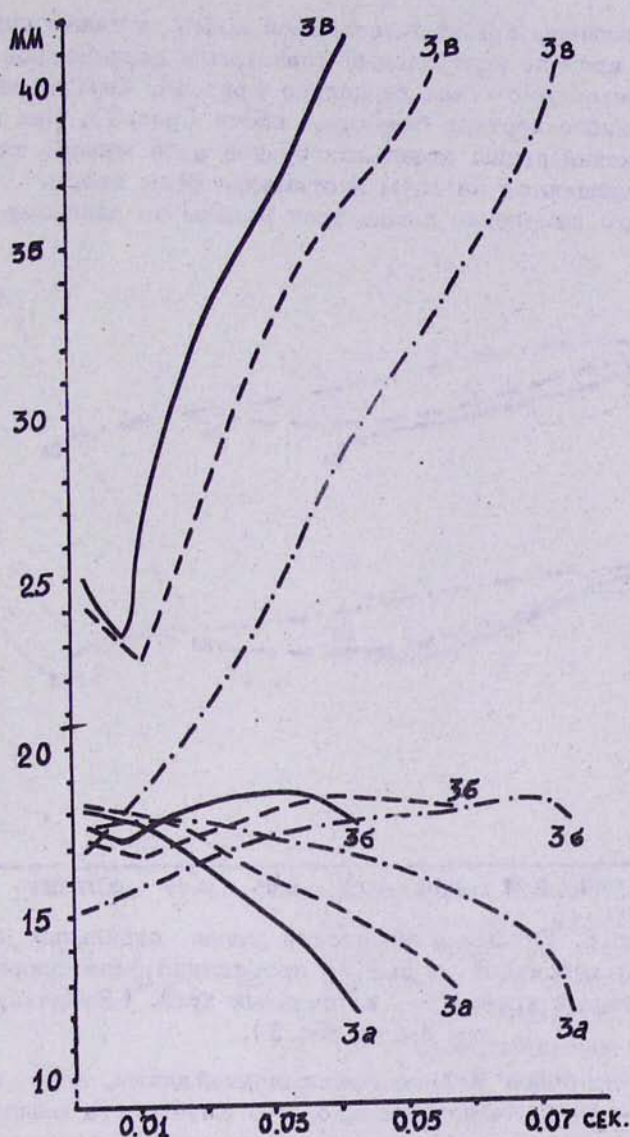


Рис. 7. Динамика изменения длины отдельных пучков поверхностной ягодичной мышцы в фазе опоры. 3а, 3б — каудальной части: 3а — задний край, 3б — передний край, 3в — краниальной части (величину прыжков см. на рис. 3).

Разгибатели тазобедренного сустава. Состоят из трех групп мышц: ягодичной, короткой и длинной заднебедренных. Ягодичная группа мышц у белок представлена тремя почти самостоятельными мышцами.

8. Средняя ягодичная мышца — *m. gluteus medius* — начинается от фасции поднимателей хвоста на уровне трех первых крестцовых позвонков от поперечных отростков этих же позвонков и от прокси-

мальной половины крыла подвздошной кости, а также спускается по переднему краю на вентральный край крыла подвздошной кости, проникая по нему на 6-7 мм каудально (рис. 4). Оканчивается на вершухе большого вертела бедренной кости (рис. 5). Как видно из графика изменения длины отдельных пучков этой мышцы, они почти одинаково сокращаются на всем протяжении фазы опоры.

При этом изменение длины этой мышцы по длинному краю (рис. 8^{8a})

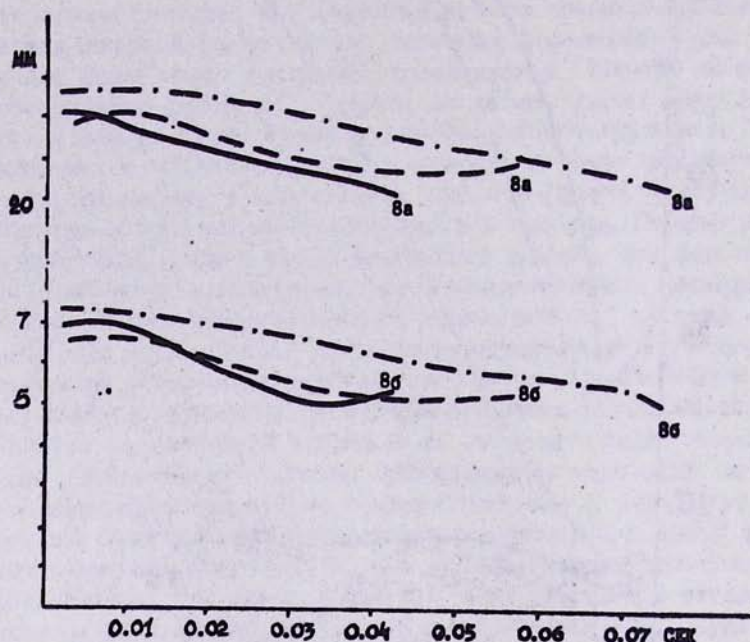


Рис. 8. Динамика изменения длины отдельных пучков средней ягодичной мышцы на протяжении фазы опоры. 8a — краниальный край; 8б — каудальный край. (Величину прыжков см. на рис. 3).

составляет не более 10% ее максимальной длины, а по короткому (рис. 8^{8a}) — 18%. Не удивительно, что именно эта мышца среди разгибателей тазобедренного сустава смогла стать перистой. Перистая структура и ее большой относительный вес (табл. 2) делают среднюю ягодичную мышцу белки одной из основных в разгибателях тазобедренного сустава.

9. Глубокая или малая ягодичная мышца — *m. gluteus profundus seunior* начинается от вентральной ямки крыла подвздошной кости (рис. 4) и оканчивается на большом вертеле бедренной кости (рис. 5). Находясь под средней ягодичной мышцей, она способствует более успешной работе последней. Дело в том, что сокращение малой ягодичной мышцы делает ее более выпуклой и растягивает волокна расположенной более поверхностно средней ягодичной мышцы, чем еще значительно уменьшается относительное сокращение ее волокон на про-

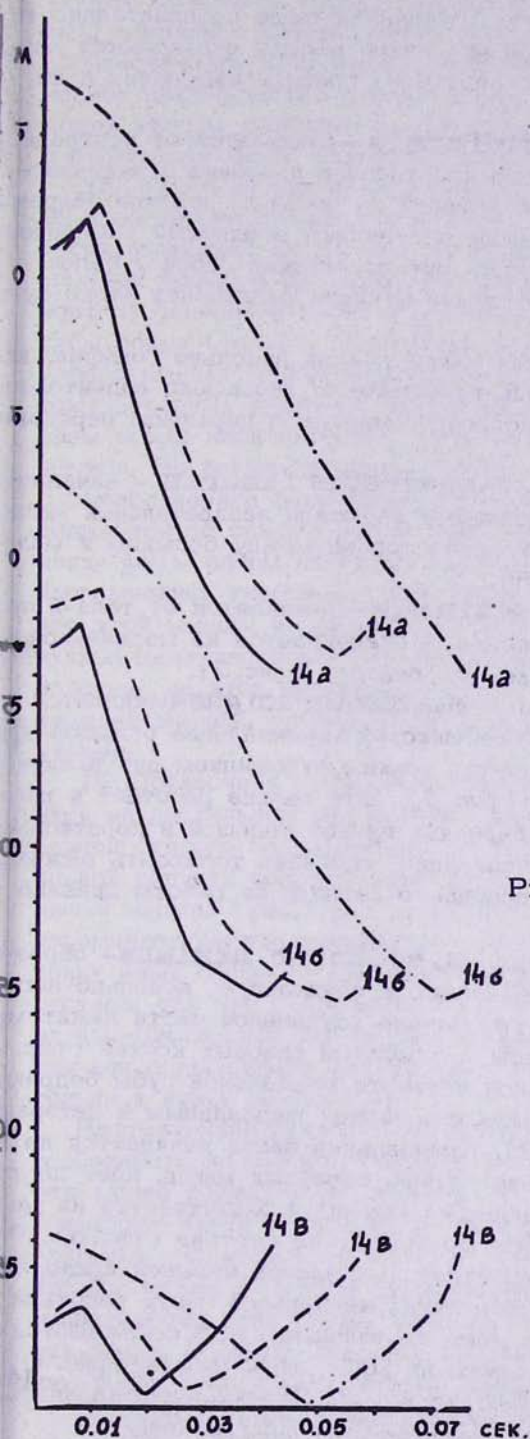


Рис.9. Динамика изменения длин пучков большой приводящей мышцы. 14а, 14б - каудальной части: 14а - дистальных, 14б - проксимальных пучков; 14в - проксимальных пучков краниальной части (величину прыжков см. на рис.3)

тяжении фазы опоры. В результате, отмеченная выше незначительность относительного сокращения средней ягодичной мышцы оказывается еще более выраженной, чем это можно видеть на графике изменения длин волокон этой мышцы (рис. 8).

10. Грушевидная мышца — **m. piriformis** — начинается от вентральной поверхности второго и третьего крестцового позвонка и оканчивается вместе со средней ягодичной мышцей на большом вертеле бедренной кости. Все три названные мышцы составляют ягодичный комплекс разгибателей тазобедренного сустава, представляющий собой у белок один из важнейших компонентов в общей функции разгибания этого сустава.

Группа коротких заднебедренных мышц у белок довольно обширна, к ней мы относим: квадратную бедра, гребешковую, комплекс аддукторов переднюю двуглавую бедра, предполуперепончатую и переднюю перепончатую мышцы.

11. Квадратная мышца бедра — **m. quadratus femoris** — начинается от тела седалищной кости каудальнее наружной запирающей мышцы (рис. 4) и оканчивается на плантарной стороне между большим и малым вертелом бедренной кости (рис. 5).

12. Гребешковая мышца — **m. pectineus** — начинается от тела и седалищной ветви лонной кости (рис. 4) и оканчивается на медиальной губе бедренной кости, дистальнее малого вертела (рис. 5).

13. Длинная приводящая мышца — **m. adductor longus** — начинается на лонной кости каудальнее начала гребешковой и краниальнее большой приводящей мышц (рис. 4). Оканчивается тонким сухожилием дистальнее малого вертела бедренной кости (рис. 5). Эта мышца работает в режиме, сходном с режимом работы передних пучков большой и короткой приводящих мышц, но раньше, чем последние, начинает тормозить разгибание тазобедренного сустава. Подробнее о деталях ее работы сказано же.

14. Большая приводящая мышца — **m. adductor maximus** — образует две самостоятельные части: краниальную и каудальную, довольно легко дифференцирующиеся друг от друга. Начало каудальной части лежит между дистальным седалищным бугром и симфизом тазовых костей (рис. 4) — конец же ее тянется от дистальной четверти медиальной губы бедренной кости и по всей плантарной поверхности между медиальным и латеральным надмышелками бедра (рис. 5). Краниальная часть начинается на симфизе тазовых костей несколько глубже стройных мышц, идет по телу лонной кости около длинной приводящей мышцы и оканчивается на медиальной губе бедренной кости почти до малого ее вертела (рис. 5). Рассматривая график изменения длин отдельных частей большой приводящей мышцы (рис. 9) мы видим, что все пучки каудальной части работают примерно в равном режиме. При этом дистальные пучки сокращаются в протяжении фазы опоры не более чем на 20% длины мышцы (рис. 9), а проксимальные — почти на 50% (рис. 9¹⁴⁶). Об изменении краниальной порции большого аддуктора бедра можно судить по графикам (рис. 9^{146, в}). Эта мышца активно работает на протяжении двух третей фазы опоры. Ее проксимальные пучки в последней трети фазы на —

чинают тормозить эффект разгибания тазобедренного сустава, а дистальные, в связи с чрезвычайным сокращением их пучков, не могут активно воздействовать на функцию разгибания тазобедренного сустава. Несомненное преимущество в режиме работы каудальной части большой приводящей мышцы приводит к тому, что именно она наиболее сильно развита и составляет более половины всей ее массы (табл. 2).

15. Короткая приводящая мышца — **m.adductor brevis** — начинается от дистального седалищного бугра, тянется по симфизной ветви лонной кости несколько дистальнее наружной запирающей мышцы и проксимальнее большой приводящей мышцы (рис. 4) и оканчивается на третьем вертеле бедренной кости и несколько дистальнее его, около латеральной губы бедра (рис. 5). Изменение длин крайних краниопроксимальных и каудодистальных пучков этой мышцы указывает на то, что эти части работают в разных режимах. Во время прыжков на 1,2 и 1,6 м они вначале фазы опоры незначительно удлиняются с тем, чтобы затем начать сокращаться. Во время прыжков на 0,8 м сокращение этих пучков начинается с самого начала фазы опоры. Сокращение каудодистальных пучков продолжается до самого конца фазы опоры, а крахиопроксимальные пучки к концу фазы опоры начинают вновь удлиняться. К концу же фазы опоры чрезвычайное укорочение каудальных пучков ослабляет возможное действие этой мышцы на разгибание, а начавшееся удлинение краниальных пучков даже несколько тормозит разгибание этого сустава. Аналогичное действие на этот сустав оказывают пучки и вышеупомянутой длинной приводящей мышцы, однако ее тормозящее действие проявляется несколько раньше.

16. Добавочная приводящая мышца — **m.adductor accessorius** — начинается на дистальном седалищном бугре (рис. 4) и оканчивается на плантарной стороне бедра, между окончанием предполуперепончатой и краниальной порцией большой приводящей мышцы, дистальнее короткой приводящей мышцы (рис. 5). Режим работы проксимальных пучков этой мышцы напоминает режим каудальных пучков короткой приводящей мышцы и к концу фазы опоры не оказывает влияния на разгибание тазобедренного сустава, так как сокращается более, чем на 60 % своей первоначальной длины. Дистальные же пучки находятся в более благоприятных условиях, так как сокращаются не более чем на 50 % их первоначальной длины и то только к концу фазы опоры.

Рассматривая группу приводящих мышц в целом, нужно отметить две особенности их работы. Первое: чем проксимальнее окончание этих мышц, тем менее проявлено их влияние на разгибание тазобедренного сустава и поэтому почти в каждой из приводящих мышц наблюдается заметное усиление дистальных их пучков, а иногда и начало их обособления, как это мы видим в большой приводящей мышце. Второе: чем проксимальнее оканчиваются приводящие мышцы, тем сильнее их влияние на приведение бедра. Большое значение приведения бедра у белок ведет к сохранению у них ряда проксимальных приводящих мышц.

17. Передняя двуглавая мышца — **m.biceps femoris anterior** — начинается от поперечного отростка второго хвостового позвонка и фасции поднимателей хвоста на уровне первого хвостового позвонка (рис. 4) и

оканчивается на латеральной губе бедренной кости, дистальное третье-го вертела вплоть до латеральной сесамовидной косточки (рис. 5). Дистальные пучки этой мышцы сокращаются на протяжении фазы опоры на 30% своей первоначальной длины (рис. 10₁₇₆). Проксимальные же на

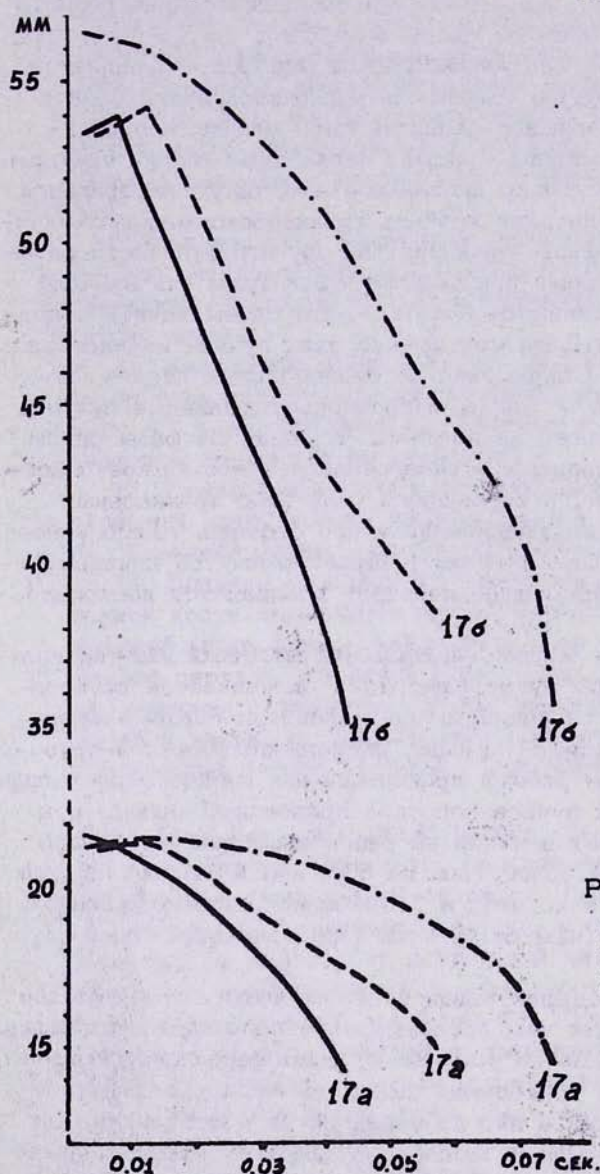


Рис. 10. Динамика изменения длин волокон передней двуглавой мышцы бедра 17а — проксимальные, 176 — дистальные пучки (величину прыжков см. на рис. 3)

35–36% (рис. 10_{17а}). На проксимальных пучках оканчивается сухожилие наружной ягодичной мышцы, которая сильно удлиняется во время фазы опоры, что приводит к натяжению проксимальных пучков двуглавой передней мышцы. В связи с этим режим сокращения проксимальных пучков становится сходным с сокращением дистальных пучков. В связи с таким расположением пучков двуглавой мышцы она становит-

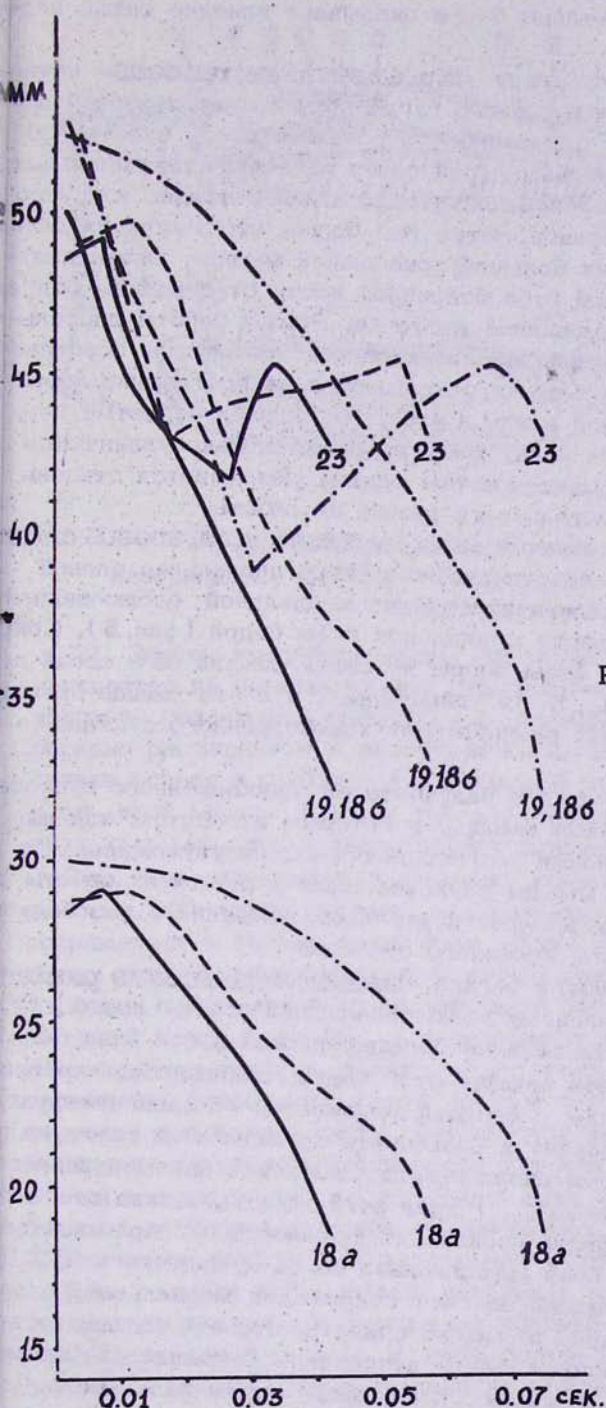


Рис. 11. Динамика изменения длин волокон предполуперепончатой, полуперепончатой передней и полусухожильных мышц на протяжении фазы опоры. 18а — проксимальных, 186 и 19 — дистальных пучков предполуперепончатой и передней полуперепончатой; 23 — полусухожильной (величину прыжка см. на рис. 3)

ся у белок сильно развитой и вполне самостоятельной (табл. 2). На работу передней двуглавой мышцы бедра оказывает влияние также поднятие хвоста (см. ниже).

18. Предполуперепончатая мышца — *m. praesemimembranosus* — начинается от проксимального седалищного бугра краниальнее передней полуперепончатой мышцы и от поперечного отростка второго хвостового позвонка (рис. 4). Ее краниальный край почти на всем протяжении плотно срастается с передней полуперепончатой мышцей и только у своего окончания они хорошо дифференцируются тем более, что между их окончаниями прикрепляются пучки большой приводящей мышцы. Оканчивается эта мышца на латеральной губе бедренной кости от середины бедра вплоть до латеральной сесамовидной косточки. Режим работы дистальных пучков этой мышцы и передней полуперепончатой мышцы совпадает (см. ниже), а проксимальные пучки сокращаются на протяжении фазы опоры до 40% первоначальной длины (рис. 11_{18a}). Интересно отметить, что из-за поднятия хвоста к концу фазы опоры несколько удлиняются пучки предполуперепончатой мышцы, и тем самым уменьшается степень сокращения этой мышцы и улучшается режим их работы.

19. Передняя полуперепончатая мышца — *m. semimembranosus anterior* — начинается от проксимального седалищного бугра дистальнее задней двуглавой мышцы (рис. 4), оканчивается на медиальной сесамовидной косточке и дистальной четверти медиальной губы бедра (рис. 5). Сокращается на протяжении всей фазы опоры не более чем на 35% своей первоначальной длины (рис. 11₁₉). Не удивительно, что эта мышца представляет собой один из основных разгибателей тазобедренного сустава (табл. 2).

Следующей важнейшей группой разгибателей тазобедренного сустава будут длинные заднебедренные мышцы, к которым относятся: задняя двуглавая мышца бедра, задняя полуперепончатая, полусухожильная и стройная мышцы. Все эти мышцы двухсуставные и режим их работы зависит не только от сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе, но и от работы коленного сустава.

20. Задняя полуперепончатая мышца — *m. semimembranosus posterior* — начинается по всему каудальному краю седалищной кости (рис. 4). Оканчивается на медиальном надмыщелке большеберцовой кости (рис. 12). На протяжении дистальной трети брюшка этой мышцы наблюдается крепкое сращение ее наружной фасции с фасцией медиальной головки четырехглавой мышцы бедра, что приводит к взаимному влиянию этих мышц на протяжении фазы опоры. Рассматривая график изменения длины переднего (рис. 13_{20б}) и заднего (рис. 13_{20а}) края этой мышцы, можно отметить, что на протяжении фазы опоры происходит равномерное сокращение всех ее пучков, для переднего края максимально на 34%, заднего — 32%. Если учесть натяжение, возникающее за счет сокращения медиальной головки четырехглавой мышцы бедра, то можно считать, что вся мышца на протяжении фазы опоры в равной степени постепенно сокращается. Кроме того, нужно считать, что до самого конца фазы опоры она может развивать максимальную мощность, так как общая степень сокращения этой мышцы только в незначительной степени превышает рубеж 30% оптимального развития мощности мышцы (Hill, 1948).

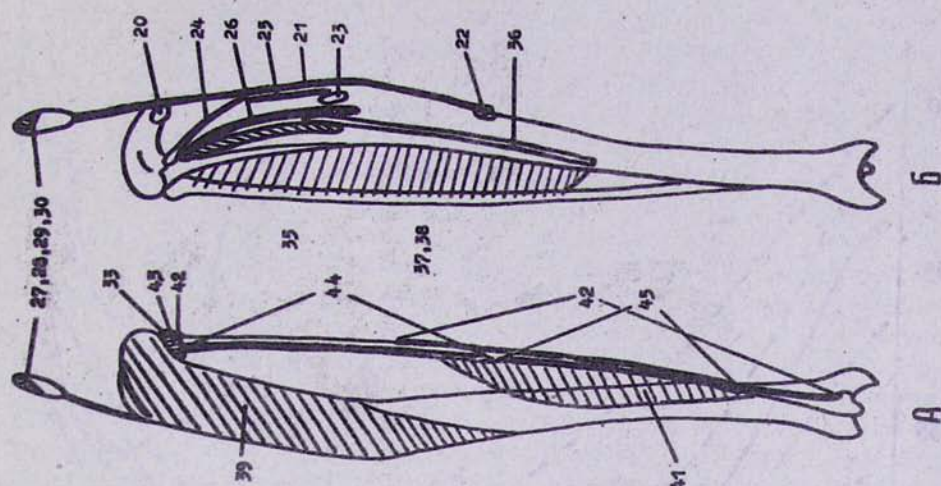


Рис. 12. Окончание мышц на костях голени. А – вид с латеральной, Б – вид с медиальной стороны (обозначение мышц см. в табл. 2)

21. Задняя двуглавая мышца бедра – *m. biceps femoris posterior* – начинается на проксимальном седалищном бугре, непосредственно кра-ниальнее седалищной головки полусухожильной мышцы (рис. 4), вееро-образно расширяется и оканчивается на коленной чашечке, прямой связке колена и гребне большеберцовой кости (рис. 12). Краниальная часть этой мышцы почти в три раза мощнее каудальной (табл. 2). По-видимому каудальная часть играет вспомогательную роль в работе всей мышцы. При рассмотрении динамики изменения длин волокон этой мыш-цы (рис. 14) можно увидеть, что каудальная часть (рис. 14_{21в}) резко сокращается в первой трети фазы опоры, а к концу ее удлинняется поч-ти до первоначальной длины. О работе краниальной части можно судить по линии, проведенной от седалищного бугра до середины гребня больше-берцовой кости (рис. 14_{21б}) и переднего края этой мышцы (рис. 14_{21в}). Как видно из графика, задние пучки краниальной части сокращаются на протяжении фазы опоры всего на 25% своей первоначальной длины, а передние пучки этой части сокращаются на 35% первоначальной длины. Окончание сухожилия напрягателя широкой фасции бедра и наружной яго-дичной мышцы влияет на удлинение этих пучков и тем самым в еще большей степени сокращает общий размах их сокращения в фазе опоры. Аналогичную роль играет каудальная часть двуглавой мышцы на крани-альную, так как наблюдаемое удлинение этой части к концу фазы опоры фактически служит для улучшения условий работы краниальной части задней двуглавой мышцы. В этом случае нужно ожидать, что вся задняя двуглавая мышца будет активна на протяжении всей фазы опоры всеми своими частями, даже теми, которые удлинняются к концу фазы опоры. Аналогичную работу отдельных частей задней двуглавой мышцы удалось доказать при исследовании электромиографии мышц задних конечностей

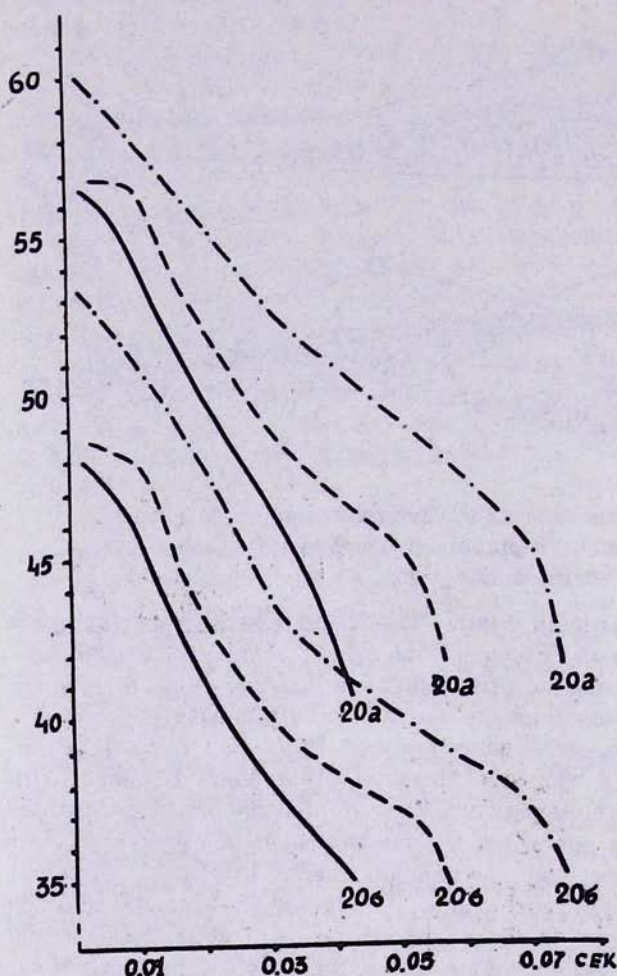


Рис. 13. Динамика изменения длин волокон задней полуперепончатой мышцы. 20а — каудальные пучки, 20б — краниальные пучки (величину прыжка см. на рис. 3)

у кошки (Гамбарян и др., 1970). Кстати, у последней, так же как и у белки, наблюдается значительная разница в относительном весе передней и задней части задней двуглавой мышцы бедра.

22. Тончайшая мышца — *m. tenuissimus* — начинается на поперечном отростке первого хвостового позвонка (рис. 4), оканчивается на гребне большеберцовой кости у дистального окончания задней двуглавой мышцы бедра (рис. 12). Очень слабая (табл. 2) редуцирующаяся мышца, не имеющая особого значения в работе мышц задних конечностей. Действует совместно с двуглавой мышцей.

23. Полусухожильная мышца — *m. semitendinosus* — начинается двумя вполне самостоятельными головками — позвоночной и седалишной. Позвоночная головка начинается от фасции поднимателей хвоста на уровне третьего, четвертого позвонков и идет к седалишной головке, с которой соединяется несколько дистальнее тазовых костей. Седалишная головка на

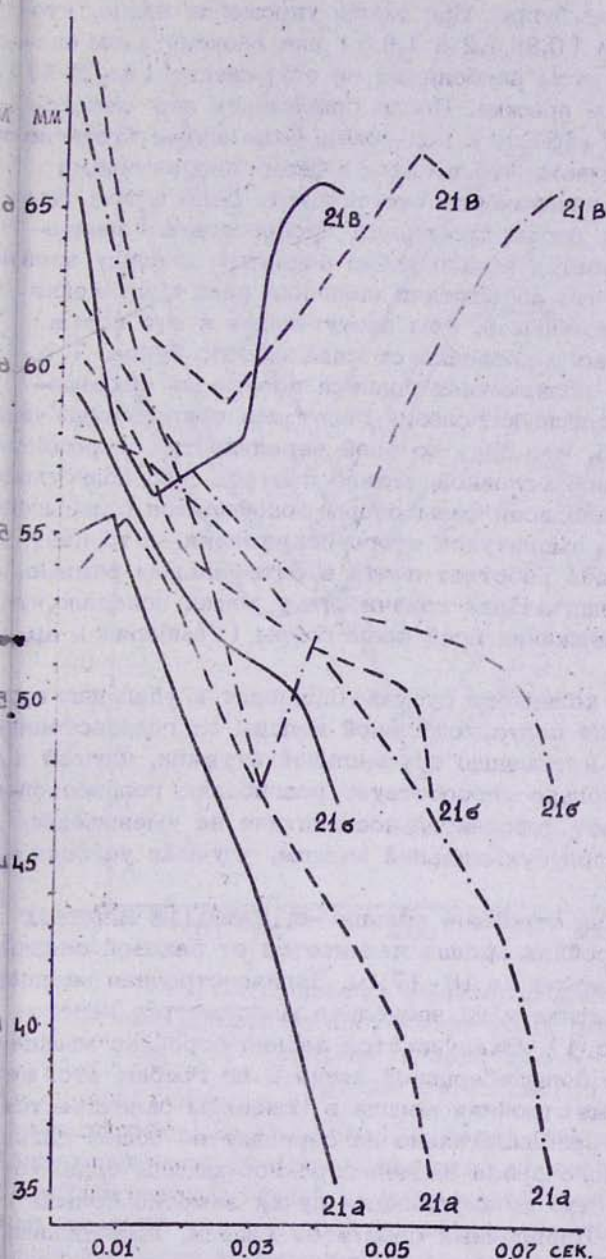


Рис. 14. Динамика изменения длин волокон задней двуглавой мышцы бедра на протяжении фазы опоры. 21a — краниальных пучков; 21б — средних пучков, 21в — каудальных пучков (величину прыжка см. на рис. 3)

инается от проксимального седалищного бугра каудальнее начала зад-
ней двуглавой мышцы (рис. 4). Брюшко мышцы идет к голени и оканчи-
вается мощным сухожилием на гребне большеберцовой кости (рис. 12).
У основания сухожилия к этой мышце прикрепляется апоневроз, прости-
рающийся к пяточному бугру (рис. 6, ^{23a}). На графике (рис. 11, ²³) изобра-
жена схема хода изменения длин волокон седалищной головки полусухо-
жильной мышцы без учета влияния на нее позвоночной головки и сухо-

жильной оттяжки к пяточному бугру. При таком упрощении видно, что во время всех трех прыжков (0,8; 1,2 и 1,6 м) она вначале фазы опоры резко сокращается. При этом наибольшее ее сокращение (на 28%) наблюдается при наименьшем прыжке. После сокращения она некоторое время удлиняется (на 7-15%), а под конец фазы опоры вторично сокращается. Однако мы думаем, что во время фазы изображенный на графике пик сокращения практически отсутствует. Дело в том, что у белки на протяжении фазы опоры происходит прогрессивное задиранье хвоста, который оказывается максимально поднятым к концу этой фазы. Интересно отметить, что абсолютная величина пика сокращения в миллиметрах оказывается меньшей, чем наступающее в это время удаление четвертого хвостового позвонка от седалищного бугра. Т.е. если даже представить, что позвоночная головка вообще не сокращается, то ее влияние на седалищную головку гасит пик сокращения. Учитывая же то обстоятельство, что она, по всей вероятности, сокращается одновременно с седалищной головкой, можно считать, что полусухожильная мышца на протяжении всей фазы опоры сокращается с меньшей, чем изображено на графике, амплитудой этого сокращения. Это дает основание считать, что мышца работает почти в оптимальном режиме. Исследование миографий мышц задней конечности у кошки показало, что эта мышца работает на протяжении всей фазы опоры (Гамбарян и др., 1970).

Кроме того, разгибание коленного сустава приводит к удалению проксимального конца сухожилия полусухожильной мышцы от голеностопного сустава и тем самым к натяжению сухожильной оттяжки, идущей к пяточному бугру. Это не только способствует разгибанию голеностопного сустава, но и оказывает дополнительное влияние на уменьшение степени сокращения самой полусухожильной мышцы, улучшая условия ее работы.

24, 25. Передняя и задняя стройные мышцы — *m. gracilis anterior et posterior*. Передняя стройная мышца начинается от паховой связки живота отступая от края симфиза на 15-17 мм. Задняя стройная мышца начинается вдоль всего симфиза и на несколько миллиметров переходит на паховую связку (рис. 4). Оканчивается задняя стройная мышца на медиальном надмыщелке большеберцовой кости и по гребню этой же кости (рис. 12). Передняя же стройная мышца в основном оканчивается на задней стройной мышце приблизительно на середине ее общей длины. При рассмотрении поперечного среза задней стройной мышцы близко от симфиза (рис. 8_{25б}) видно, что ее каудальные пучки заметно больше развиты, чем краниальные. Поперечный срез этой мышцы, проведенный ближе к голени, наоборот, показывает на утолщение краниальных пучков (рис. 8_{25в}). При этом к утолщенной каудальной части подходят пучки передней стройной мышцы.

Для того чтобы судить о работе стройной мышцы, рассматриваем изменение длины трех линий: заднего края (рис. 15_{25а}), переднего края (рис. 15_{25в}) и переднего края каудальной утолщенной части (рис. 15_{25б}). Как видно из графиков, все эти три части в начале фазы опоры несколько сокращаются (на 15-31% перед прыжком на 0,8 м, на 8-29% перед

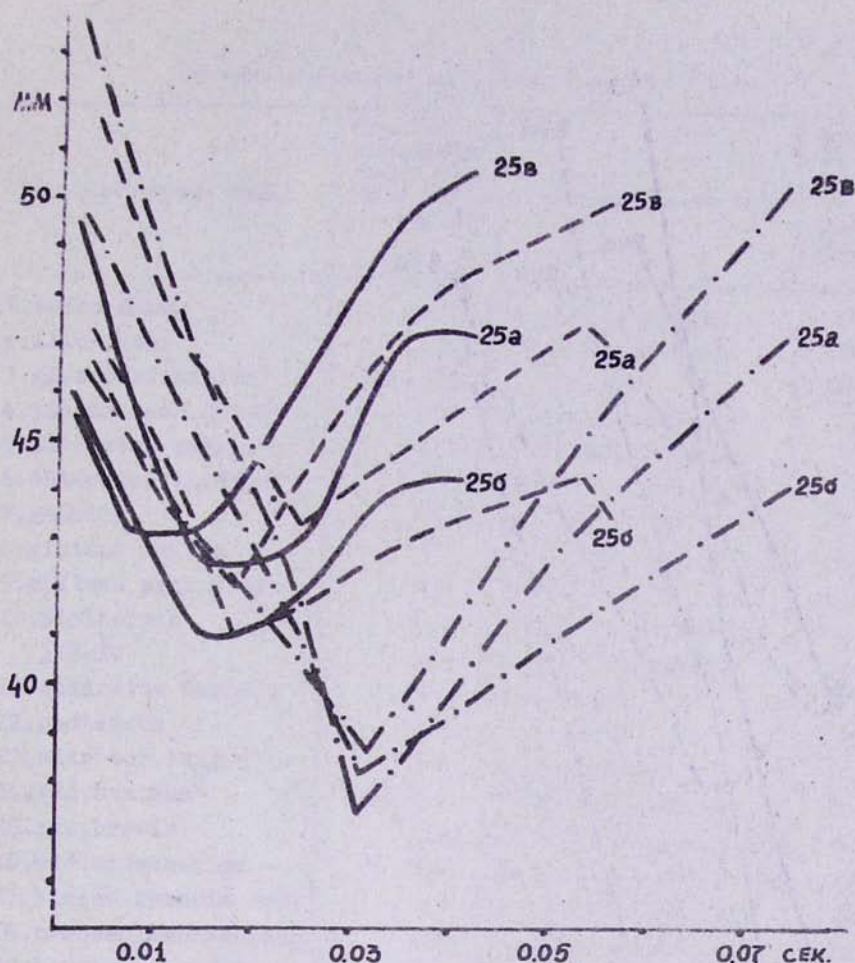


Рис. 15. Динамика изменения длин волокон задней стройной мышцы на протяжении фазы опоры. 25а — передних пучков, 25б — средних пучков, 25в — задних пучков (величину прыжка см. на рис. 3)

прыжком на 1,2 м и на 2–15% перед прыжком на 1,6 м). При этом наименьшее сокращение приходится на задний край этой мышцы, а наибольшее сокращение — на передний край этой мышцы. Затем мышца начинает удлиняться и удлинение переднего края утолщенной каудальной части мышцы выражено меньше всего. Передняя стройная мышца (рис. 16) в начале фазы опоры немного сокращается, а к ее концу удлиняется (передний край на 30–32%, а задний край на 50–60%). Передняя стройная мышца представляет собой тонкую пленку и ее относительный вес очень незначителен (в 25 раз меньше относительного веса задней стройной мышцы). Естественно, что она играет роль лишь вспомогательного образования, которое улучшает условия работы задней стройной мышцы, уменьшая степень сокращения мышцы и удлиняя период сокращения за счет периода удлинения мышцы.

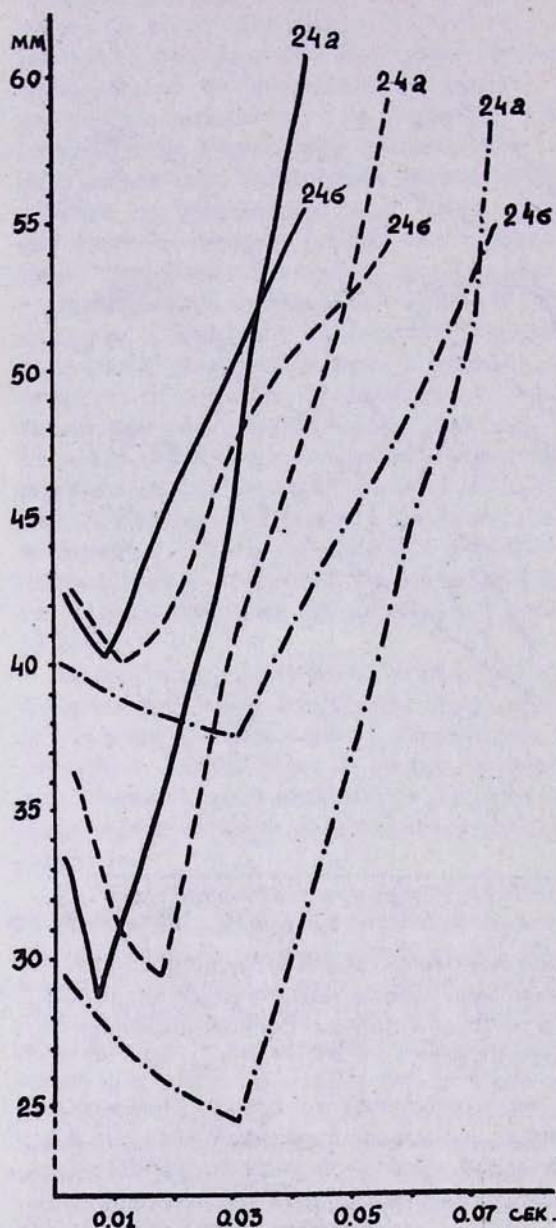


Рис. 16. Динамика изменения длин волокон передней стройной мышцы на протяжении фазы опоры, 24а — передних, 24б — задних пучков (величину прыжков см. на рис. 3).

В целом для группы длинных заднебедренных мышц характерна зависимость режима их работы от движений как в коленном, так и голеностопном суставах. В связи с этим многие из них на протяжении всей фазы опоры находятся в оптимальном режиме работы. Особенно благоприятно на их работу отражаются всякие вспомогательные механизмы, нивелирующие некоторые отрицательные пики увеличения длины их волокон. Неудивительно поэтому, что именно эта группа мышц разгибателей тазобедренного сустава у белок оказывается наиболее сильно развитой (табл. 2).

Таблица 2

Относительное развитие мышц задней конечности у белки

№ и наименования мышц	Процентное отношение к сумме весов мышц задних конечностей	№ и наименования мышц	Процентное отношение к сумме весов мышц задних конечностей
I.psoas minor	0.9	24.gracilis ant.	0.1
2.ilio-psoas	7.4	25.gracilis post.	3.7
3.gl.superficialis ^I	1.6+1.5	Σ 20-25	20.0
4.tensor fasc.latae	1.2	26.popliteus	0.7
5.obturator externus	1.3	27.rectus femoris	5.8
6.obturator internus	0.7	28.vastus lateralis	9.2
7.gemelli	0.2	29.v.medialis	2.8
8.gluteus medius	4.2	30.v.intermedius	1.1
9.gluteus profundus	1.2	Σ 28-30	13.1
10.piriformis	0.4	31.gastr.lateralis	3.9
Σ 8-10	5.8	32.gastr.medialis	3.0
11.quadratus femoris	0.8	33.soleus	0.6
12.pectineus	0.6	Σ 31-33	7.5
13.adductor longus	0.4	34.plantarius	2.6
14.add.maximus ²	2.2+2.4	35.tibialis post.	0.4
15.add.brevis	1.8	36.t.post.accessorius	0.4
16.add.accessorius	0.6	37.fl.digit.longus	2.9
17.biceps femoris ant.	3.5	38.fl.hall.longus	4.2
18.praesemimembranosus	1.8	39.tibialis ant.	1.1
19.semimembranosus ant.	4.3	40.ext.digit.longus	0.2
Σ 11-19	18.4	41.ext.hall.longus	0.5
20.semimembranosus post.	6.0	42.peroneus brevis	1.1
21.biceps femoris post.	4.6+1.7	43.peroneus longus	0.3
22.tenuissimus	0.2	44.p.digiti quinti	0.2
23.semitendinosus ⁴	3.0+0.7	45.p.digiti quarti	

I- pars anterior + pars posterior; 2- pars cranialis + pars caudalis; 3- pars cranialis + pars caudalis; 4- caput vertebralis + caput ischiadicus.

Важнейшее значение разгибания тазобедренного сустава для прыжка приводит к тому, что относительный вес суммы разгибателей тазобедренного сустава составляет почти 50% веса всех мышц задних конечностей (табл. 2).

Прежде чем перейти к описанию разгибателей коленного сустава, следует рассмотреть мышцы, функцию которых трудно определить. Подколенная и прямая мышцы бедра не могут быть отнесены ни к разгибателям коленного сустава, ни к собственно его сгибателям.

26. Подколенная мышца — **m. popliteus** — начинается на латеральном надмыщелке бедренной кости (рис. 5) и оканчивается на медиальной губе большеберцовой кости (рис. 12). Кроме сгибания коленного сустава, влияет на вращение голени вокруг оси. По-видимому сгибание коленного сустава в фазе переноса осуществляется за счет действия длинных заднебедренных мышц. В фазе же опоры сгибание коленного сустава, по всей вероятности, происходит за счет инерционных сил. Перед приземлением белки на землю ее центр тяжести имеет определенную скорость движения, с направленностью под углом вниз к горизонтальной плоскости. Включившиеся в активную работу разгибатели суставов задней конечности должны сменить направление движения центра тяжести от направленного вниз к направленному вверх. Пока этого не произойдет, при малых прыжках, коленный и голеностопный суставы сгибаются, несмотря на активную работу разгибателей этих суставов, а при больших прыжках к ним присоединяется и тазобедренный сустав.

27. Прямая мышца — **m. rectus femoris** — начинается на специальном бугре подвздошной кости (рис. 4) и оканчивается вместе с тремя головками четырехглавой мышцы бедра на верхушке коленной чашечки. Эта особая головка четырехглавой мышцы бедра, кроме разгибания коленного сустава, может оказывать влияние на сгибание тазобедренного сустава, поэтому мы ее исключаем из состава собственно разгибателей коленного сустава.

Разгибатели коленного сустава. К собственно разгибателям коленного сустава относятся три бедренные головки четырехглавой мышцы бедра.

28. Латеральная головка — **m. vastus lateralis** — начинается от передней поверхности большого вертела и латеральной губы бедра (рис. 5).

29. Медиальная головка — **m. vastus medialis** — начинается от медиальной губы бедренной кости дистальнее малого вертела (рис. 5).

30. Промежуточная головка — **m. vastus intermedius** — начинается от всей дорзальной поверхности бедренной кости. Все эти три мышцы вместе с прямой мышцей бедра оканчиваются на коленной чашечке (рис. 12).

При рассмотрении динамики изменения длины прямой (рис. 17²⁷) и латеральной (рис. 17²⁸) головок четырехглавой мышцы бедра видно, что прямая головка удлиняется больше и в более длительный период фазы опоры, а к концу этой фазы сокращается несколько меньше, чем латеральная головка. Интересно отметить, что примерно та же разница в динамике удлинения этих двух частей четырехглавой мышцы бедра наблюдалась и у кошки (Гамбарян и др., 1970). Поэтому мы думаем

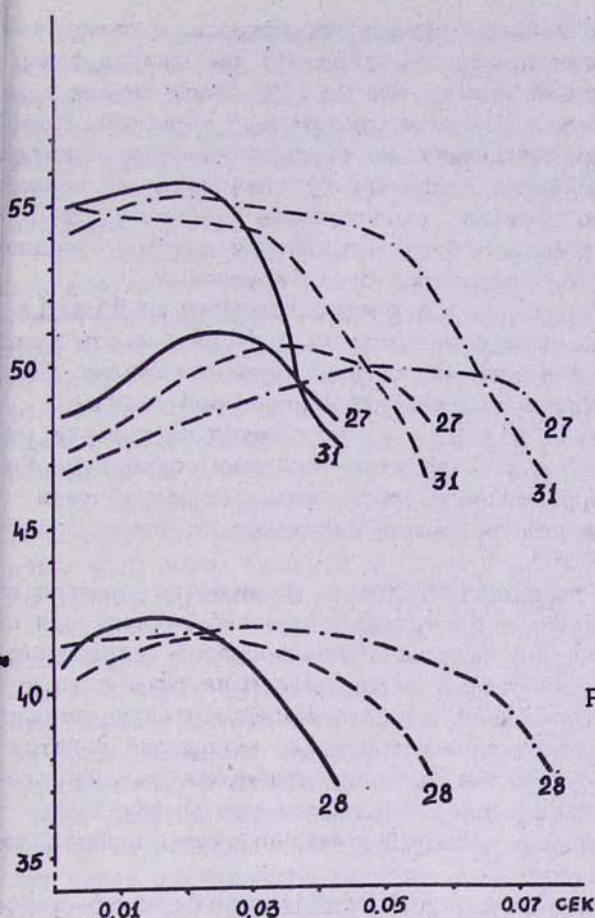


Рис. 17. Динамика изменения пучков прямой бедра (27), латеральной головки четырехглавой мышцы бедра (28) и икроножной латеральной мышцы (31) на протяжении фазы опоры (величину см. на рис. 3)

ем, что прямая головка, так же как и у кошки, работает в несколько ином режиме, чем латеральная головка и к концу фазы опоры работает как синергист сгибателей тазобедренного сустава. Иными словами, она тормозит его чрезмерное разгибание, в то время как все три бедренные головки работают почти до конца фазы опоры как активные разгибатели коленного сустава.

Разгибатели голеностопного сустава. Важнейшим разгибателем голеностопного сустава является трехглавая мышца голени, к которой относятся две икроножные мышцы и пяточная; кроме того, на разгибание голеностопного сустава косвенно могут влиять, с одной стороны, подошвенная мышца, сращенная с коротким сгибателем пальцев, задние большеберцовые и длинные сгибатели пальцев; с другой стороны, разгибанию голеностопного сустава отчасти помогают сухожильные оттяжки, простирающиеся от полусухожильной, стройной и двухглавой мышц до пяточного бугра.

31. Латеральная икроножная мышца — *m. gastrocnemius lateralis* начинается от латеральной сесамовидной (везалиевой) косточки бедра

(рис. 5) и оканчивается на ахилловом сухожилии, которое, в свою очередь, прикрепляется к верхушке пяточного бугра. На протяжении фазы опоры эта мышца сокращается не более, чем на 15% своей первоначальной длины (рис. 17³¹), поэтому она может становиться перистой. Прикрепление латеральной икроножной мышцы на сесамовидной косточке бедра приводит к тому, что разгибание коленного сустава почти не влияет на разгибание голеностопного сустава (см. подробнее Гамбарян, 1960). В связи с этим икроножная мышца у белки становится довольно мощной, как собственно разгибатель голеностопного сустава (табл. 2).

32. Медиальная икроножная мышца — **m. gastrocnemius medialis** начинается от медиальной сесамовидной косточки бедренной кости (рис. 5) и оканчивается вместе с латеральной на ахилловом сухожилии. Ее функция аналогична описанной для латеральной икроножной мышцы.

33. Пяточная мышца — **m. soleus** — начинается от головки малоберцовой кости (рис. 12) и оканчивается на ахилловом сухожилии. Если две предыдущие мышцы представляли собою основные разгибатели голеностопного сустава, то пяточная мышца действует на них по принципу растяжки (Гамбарян, 1957).

34. Подошвенная мышца — **m. plantarius** — начинается вместе с латеральной икроножной мышцей от латеральной везалиевой косточки и идет к ахилловому сухожилию, которое она спиралеобразно охватывает, перекидывается через пяточный бугор и оканчивается на сухожилии короткого сгибателя пальцев. Последний, в свою очередь, оканчивается на трех средних пальцах. Перед окончанием каждое из сухожилий делится на два, пропуская конечное сухожилие длинного сгибателя пальцев и закрепляясь на проксимальном конце второй фаланги. Эта мышца представляет собой сгибатель пальцев, который косвенно может влиять на разгибание голеностопного сустава.

35. Задняя большеберцовая мышца — **m. tibialis posterior** — начинается от проксимального конца плантарной поверхности большеберцовой кости, оканчивается на проксимальном конце первой предплюсневой кости. Может вместе с икроножными мышцами влиять на разгибание голеностопного сустава и приводить в медиальную сторону стопу.

36. Дополнительная задняя большеберцовая мышца — **m. tibialis posterior accessorius** — начинается на медиальной поверхности большеберцовой кости и тянется дистальнее предыдущей (рис. 12). Оканчивается на медиальной сесамовидной косточке предплюсны. В еще большей степени, чем предыдущая, влияет на приведение в медиальную сторону стопы. Немного выворачивает стопу внутрь, чем облегчает захватывание веток.

37 и 38. Длинные сгибатели пальцев — **m. fl. digitorum et hallucis longi**. У белки длинный сгибатель пальцев и длинный сгибатель большого пальца полностью срослись друг с другом в единую мышцу, берущую начало от межкостного промежутка голени (рис. 12) и оканчивающуюся на когтевых фалангах всех пяти пальцев. Кроме сгибания пальцев, может косвенно влиять на разгибание голеностопного сустава.

Сгибатели голеностопного сустава. К сгибателям голеностопного сустава относятся передняя большеберцовая мышца. Косвенно к этой же функции причастны малоберцовые мышцы и разгибатели пальцев.

39. Передняя большеберцовая мышца - **m. tibialis anterior** - начинается от переднего края и всей латеральной поверхности большеберцовой кости (рис. 12). Прикрывает длинный разгибатель пальцев. Оканчивается на планто-медиальной поверхности первой заплюсневой кости. Действуя вместе с малоберцовыми мышцами, она сгибает голеностопный сустав, а при самостоятельном действии приводит в медиальную сторону стопу.

40. Длинный пальцевый разгибатель - **m. ext. digitorum longus** - начинается от латерального надмыщелка бедренной кости (рис. 5). Вместе с предыдущей проходит под специальной связкой заплюсны и идет к когтевым фалангам четырех латеральных пальцев. По дороге от каждого сухожилия к суставным сумкам межфаланговых и плюсне-фаланговых суставов отходят соединительнотканые отростки. Эта мышца представляет собой основный разгибатель пальцев, косвенно влияющий на сгибание голеностопного сустава.

41. Длинный разгибатель большого пальца - **m. ext. hallucis longus** - начинается от межкостной мембраны костей голени дистальнее половины всей кости (рис. 12). Оканчивается на когтевой фаланге первого пальца. Функционально схож с предыдущим.

42. Короткая малоберцовая мышца - **m. peroneus brevis** - начинается вдоль дистальных двух третей передней поверхности малоберцовой кости, а также сухожилием от ее головки. Проходит сквозь специальную вырезку латеральной лодыжки и оканчивается на латеральной стороне проксимального конца пятой плюсневой кости. Основная мышца, отводящая стопу в латеральную сторону.

43. Длинная малоберцовая мышца - **m. peroneus longus** - начинается от головки малоберцовой кости (рис. 12). Ее сухожилие проходит через специальную вырезку латеральной лодыжки и по плантарной стороне стопы под всеми сгибателями пальцев проникает к проксимальному концу второй предплюсневой кости. Мышца отводит стопу в латеральную сторону и выворачивает ее. При совместном действии с передней большеберцовой мышцей и предыдущей они вместе сгибают голеностопный сустав.

44. Малоберцовая мышца пятого пальца - **m. peroneus digiti quinti** - начинается на латеральной стороне малоберцовой кости на ее проксимальной половине и оканчивается на когтевой фаланге пятого пальца.

45. Малоберцовая мышца четвертого пальца - **m. p. digiti quarti** - начинается на дистальной половине латеральной поверхности малоберцовой кости (рис. 12) и оканчивается на когтевой фаланге четвертого пальца.

Все приведенные малоберцовые мышцы при совместном действии с передней большеберцовой мышцей оказываются сгибателями голеностопного сустава. Действуя самостоятельно, они отводят стопу в сторону, разгибают четвертый и пятый палец и выворачивают стопу.

Заключение

Белки рода *Sciurus* наиболее специализированные к лазанию представители семейства белчих. Основной тип передвижения для них — перепрыгивание с ветки на ветку. В поисках пищи, во время перебежек от дерева к дереву белки нередко бегают по земле, передвигаясь при этом своеобразным парным галопом. У них при ускорении бега вначале возрастает только растянутая стадия полета при сохранении неизменной величины перекрешенной стадии полета. Лишь при очень больших скоростях, когда растянутая стадия полета увеличивается свыше 120–130 см, начинает удлиняться и перекрешенная стадия полета. Такой характер изменения стадий бега в зависимости от увеличения скорости объясняется тем, что у белок торможение переноса задних конечностей вперед во время растянутой стадии полета выражено очень слабо. Поэтому оно может быть обнаружено только при максимальных скоростях бега.

Исследованные нами прыжки на 0,8; 1,2 и 1,6 м близки к естественным при галопе по земле, а последние, вероятно, близки к максимальным при прыжках с ветки на ветку. Характерные белкам иные движения: перелезание, лазанье по стволу, висенье вниз головой на задних лапках и т.д. не требуют особой мощности в действии мышц. Поэтому исследованные движения могут считаться основными, определяющими общее развитие и топографию мышц белок. Однако способность к иным движениям, в свою очередь, накладывает отпечаток на строение аппарата движения.

Эффект работы ряда мышц задних конечностей может быть весьма разнообразен и это разнообразие в основном зависит от действия других мышц, включающихся одновременно или последовательно с первыми. Так белкам при многих движениях (висенье, лазанье по стволу и т.д.) необходимы движения отведения и приведения в тазобедренном суставе. Отведение могут исполнять наружная ягодичная и передняя двуглавая мышцы, а приведение — весь комплекс приводящих и портняжная мышцы. При одновременной работе обеих групп тазобедренный сустав разгибается, а при поочередной бедро в тазобедренном суставе отводится и приводится. Аналогично передняя большеберцовая мышца приводит, а малоберцовые мышцы отводят стопу, при совместном же их действии они сгибают голеностопный сустав. Т.е. рассмотренные группы действуют как синергисты при совместной работе и как антагонисты при попеременной.

Оценка работы мышц проводилась разными методами. Судить о необходимой мощности толчка, развиваемого мышцами конечности белки, можно по исследованию динамики перемещения центра тяжести на протяжении фазы опоры. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что белка в фазе опоры перед прыжком на 1,6 м развивает пяти-, шестикратные весу тела силы. Кинематика суставов задних конечностей в фазе опоры перед прыжком на 0,8; 1,2 и 1,6 м позволяет судить о возрастании или уменьшении интенсивности сгибательно-разгибательных движений и зависимости работы в них от величины прыжков, длительности фазы опоры и т.д. Однако наиболее важными для изу-

чения работы мышц являются данные по динамике изменения их длин на протяжении фазы опоры, хотя эти данные не позволяют непосредственно судить о функции мышц, так как уменьшение их длины не адекватно активному сокращению, а удлинение не всегда соответствует расслаблению. Тем не менее учитывать динамику изменения длин мышц чрезвычайно полезно для оценки условий их работы. Во-первых, как сказано выше, мышцы развивают максимальную мощность, сокращаясь в пределах 30% их максимальной длины. Имея же данные о динамике изменения длин мышц мы можем судить, какие мышцы в какой фазе имеют оптимальный режим работы. Во-вторых, в связи с топографией и степенью сгибательно-разгибательных движений в суставах конечностей мышцы на протяжении фазы опоры могут все время сокращаться или удлиняться, т.е. работать в равномерном режиме на протяжении всей фазы работы. Другие же мышцы, наоборот, скачкообразно меняют режим работы на протяжении одной фазы. Это тоже указывает на оптимальность режима работы мышц. В-третьих, динамика изменения длин мышц позволяет судить о взаимном влиянии мышц в комплексах. Комплексными мышцами мы называем такие группы, отдельные компоненты которых имеют глубокие морфологические связи (плавно переходят друг в друга, срастаются, имеют сухожильные мостики и т.д.) и одновременно работают в разных условиях сокращения и удлинения. В этих морфофункциональных комплексах всегда имеются главные (основные) и вспомогательные мышцы. Первые обеспечивают основную работу в соответствующем суставе, а вторые только улучшают условия работы первых. Вспомогательные мышцы во всех случаях без исключения во много раз слабее основных (о чем можно судить по их относительным весам). В работе этих комплексов нередко наблюдается, что если основная мышца в рабочем периоде сокращается, то вспомогательные могут даже удлиняться и в этом случае, вероятно, работают в уступающем режиме, улучшая работу основных мышц.

По своей природе сокращение поперечнополосатых мышц не может сопровождаться удлинением их волокон. Вероятно, поэтому все вспомогательные мышцы имеют сходную структуру. Их начало и конец имеют широкие апоневрозы, сами они расширены и тонки, нередко пленкообразны и волокна мышцы перемежаются соединительнотканными волокнами. Такая структура мышцы позволяет, при общем удлинении ее в целом, сокращаться отдельным мышечным волокнам и работать всей мышце в уступающем режиме, тем самым дополнительно значительно увеличивать напряжение конечных сухожилий или апоневрозов, улучшая условия работы основных мышц комплекса, на которых оканчиваются эти апоневрозы.

С этой точки зрения обсуждается работа двуглавой мышцы бедра, на улучшение условий работы передней части которой влияет работа в уступающем режиме напрягателя широкой фасции бедра, передней части наружной ягодичной мышцы и задней части самой двуглавой мышцы. Все эти вспомогательные мышцы удлиняются и тем не менее, вероятно, должны быть активными. Только в этом случае они обеспечат оптимальный режим работы основного компонента комплекса — передней

части двуглавой мышцы бедра. Мысль о вспомогательном действии отдельных мышц высказывалась и ранее (Гамбарян, 1964), однако ее экспериментальное доказательство было получено только в последнее время (Гамбарян и др., 1970) при исследовании динамики длины и электромиографии при разных аллюрах кошки. Конечно, данные опытов на кошке нельзя прямо использовать для доказательства работы мышц белки. Однако соотношение относительных весов, морфологические связи и динамика изменения длин отдельных компонентов этих комплексов у белки и кошки оказываются столь схожими, что позволяют нам решиться на широкие аналогии.

Вторым исследованным комплексом был комплекс стройных мышц, в котором работающая в уступающем режиме передняя стройная мышца обеспечивала более длительный период работы задней стройной мышцы в режиме сокращения. Динамика изменения длин мышц, кроме того, позволяла судить о влиянии на работу мышц сухожильных оттяжек, которые, с одной стороны, тоже улучшали режим работы самой мышцы, а с другой — могли влиять на работу других суставов. Так, сухожильные оттяжки от полусухожильной, стройной и двуглавой задней мышц, кроме влияния на них самих, помогают разгибанию голеностопного сустава.

Особенно интересно то обстоятельство, что динамика изменения длин мышц позволила судить о сравнительной оптимальности условий работы отдельных мышц, и как раз мышцы, работающие в наиболее оптимальных условиях, у белки оказались наиболее развитыми. Так, одно из важнейших функций для бега и прыжков белки будет разгибание тазобедренного сустава. Из всех его разгибателей (их без вспомогательных мышц насчитывается 16) наиболее оптимальны условия работы у обеих полуперепончатых и передней части двуглавой бедра (последняя с учетом действия ряда компонентов комплекса). Относительный вес этих трех мышц составляет более трети относительного веса всех разгибателей тазобедренного сустава вместе взятых.

Данные по динамике изменения длин мышц позволили сделать также интересное заключение о роли хвоста во время прыжков. Оказалось, что прикрепление ряда мышц (полусухожильная, предполуперепончатая, двуглавая передняя) на корне хвоста от первого до четвертого хвостового позвонка играет не малую роль. Дело в том, что во время прыжков белка задирает хвост к концу фазы опоры, увеличивая напряжение этих мышц. При этом задираание хвоста наиболее выражено при максимальных прыжках, а при минимальных прыжках может произойти и без включения дополнительного механизма хвоста.

Нашими исследованиями показано, что работа аппарата движения при максимальных нагрузках (максимальные прыжки, наибольшие скорости бега и др.) позволяют особенно ясно представить роль и работу отдельных компонентов этого аппарата. Как раз максимальные прыжки белки позволяют оценить характер и степень работы мышц, а если учесть и возможное разнообразие движений, совершаемых при иных требующих меньших затрат энергии движениях, то именно эти исследования помогли нам разобраться в вопросах о причинах развития и топографических связях отдельных мышц.

Պ.Պ.ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, Ռ.Հ.ՈՐՈՒԿՅԱՆ

ՍԿՅՈՒՈՆԵՐԻ ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՑԵՂԱԿԱՐԺՍԱՆ ԱՊԱՐԱՏԻ
ՍՈՐՔՈՔՈՒՆԵԿՑԻՈՒՄԸ ՈՒՆՈՒՄԱԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Չորրորդում 1. Սկզբնական սկյուռի /*Sciurus vulgaris*/
տեսին վերջավորության մկանների աշխատանքը և բխան-
մանիկան հրման ֆազայում:

Ա մ փ ո լ մ

Սկյուռներին բնորոշ շարժման և՛ը համարվում է
տառաորդի վազքը, որն իր մեջ ընդգրկում է պարբերաբար
վերադարձ խաչված և տարածված ցատկեր:
Չորրորդից ճյուղ տեղաշարժ կատարելիս սկյուռներն իրա-
դրոժում են մինչև 2 մ ցատկեր, իսկ զետնի վրա, սովորա-
ման վազքի ժամանակ, նրանց ցատկերը լինում են 0,5-2 մ
երկարության: Ներկա աշխատանքում հետազոտված է սովոր-
ական սկյուռի հրման ֆազայի շարժման մեխանիկան 0,8,
2 և 1,6 մ երկարության ցատկերի դեպքում: Հետազոտ-
վել է մարմնի ճանրության կենտրոնի տեղաշարժման դի-
նամիկան, դա հնարավորություն է տվել հաշվելու հրման
ժամանակը, որը զարգացնում է սկյուռը տարբեր երկարության
ցատկերի ժամանակ: Հոգնվածում տրված է հետին վերջավոր-
ության հոդերի և մկանների աշխատանքը: