ОСОБЕННОСТИ МЕЖПОЗВОНКОВОЙ ПОДВИЖНОСТИ У РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА ПАРНОКОПЫТНЫХ.

Прилепская Наталья Евгеньевна

Беляев Руслан Игоревич

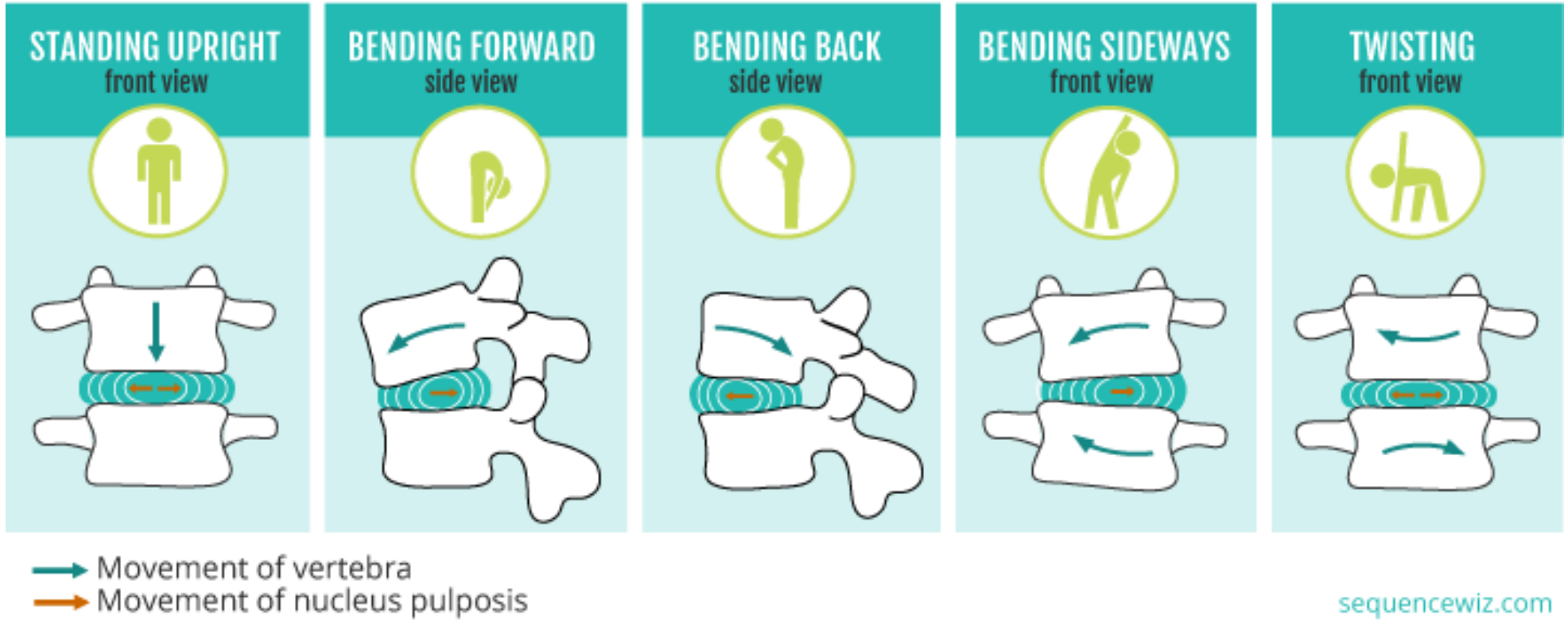
МГУ. Кафедра палеонтологии

Подвижность позвоночного столба у копытных

Дилокомоторный дорзостабильный
бег антилопы гну

Дилокомоторный дорзомобильный
бег гепарда

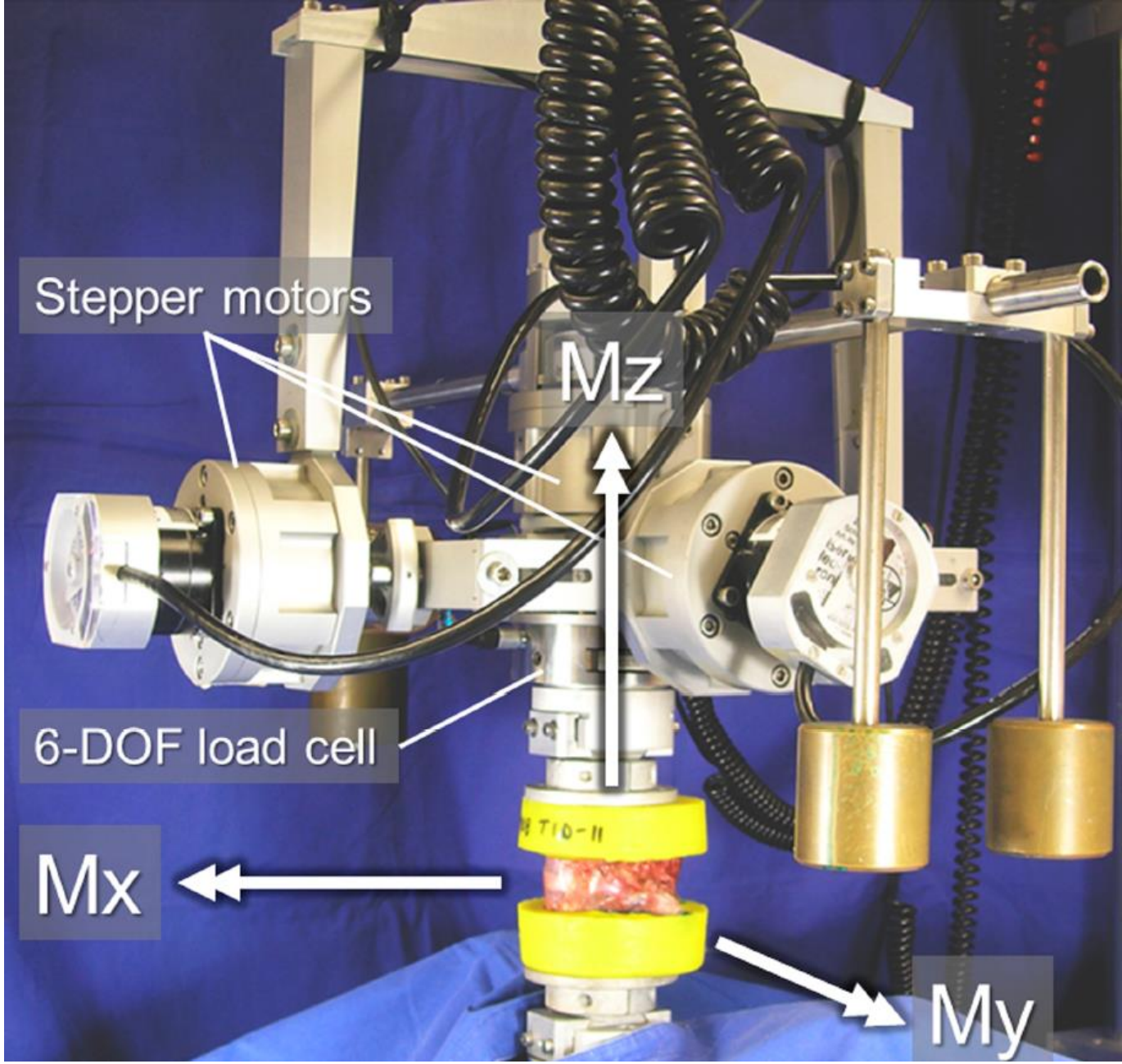
Подвижность в суставах позвоночного столба



Реакции межпозвоночного диска на различные движения

Модельные данные

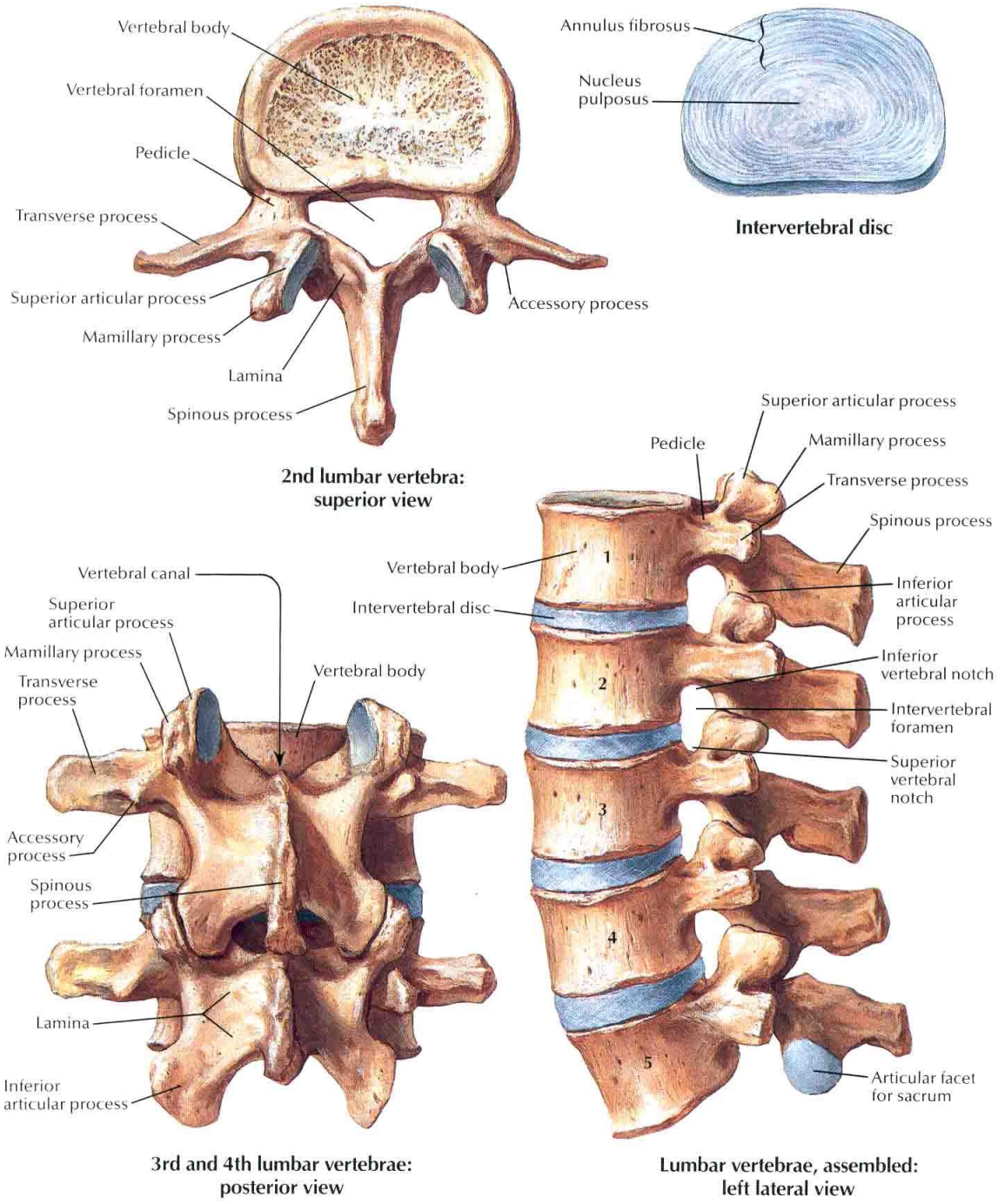
- Позволяет замерить при фиксируемой нагрузкой три составляющие движения между двумя позвонками: флексию/экстензию, латеральную флексию и осевое скручивание;
- Для замеров используются синдесмологические препараты;
- Исследования на подобных аппаратах проводились в медицинских целях;
- Число исследованных животных ограничено.



Станок для замеров амплитуды движения между двумя последовательными позвонками, из Wilke et al., 2017

Соединение позвонков

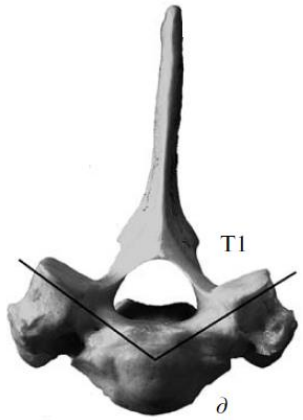
- Тела позвонков и межпозвоночные диски;
- Пара фасеток сочленовных отростков (зигапофизов).



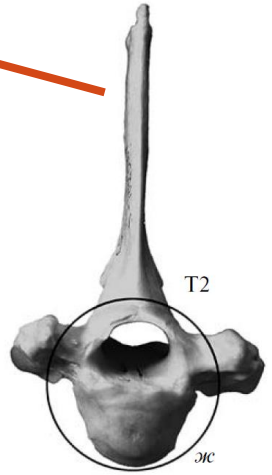
Поясничный отдел позвоночника человека, из Netter, 2014

Изменения типа фасеток в позвоночном столбе парнокопытных

Позвоночный столб Ovis aries ZMMU S-102061



Радиальный тип фасеток, из Кузнецов и Терещенко, 2010



Тангенциальный тип фасеток, из Кузнецов и Терещенко, 2010

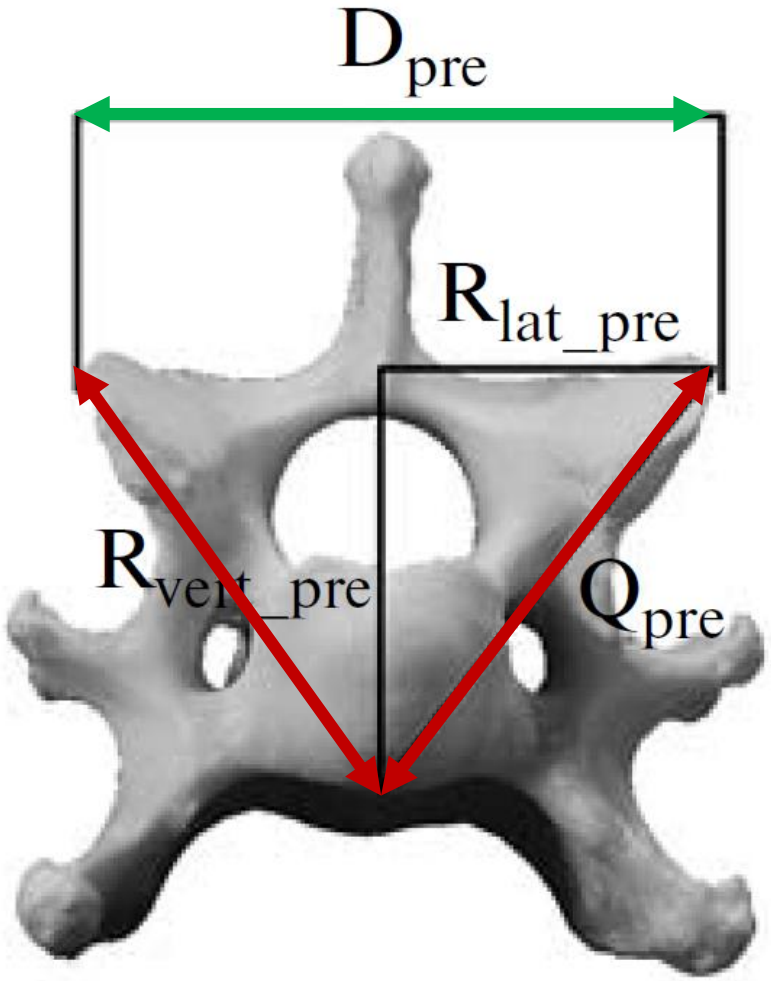
Радиальный тип фасеток с замками, из Кузнецов и Терещенко, 2010

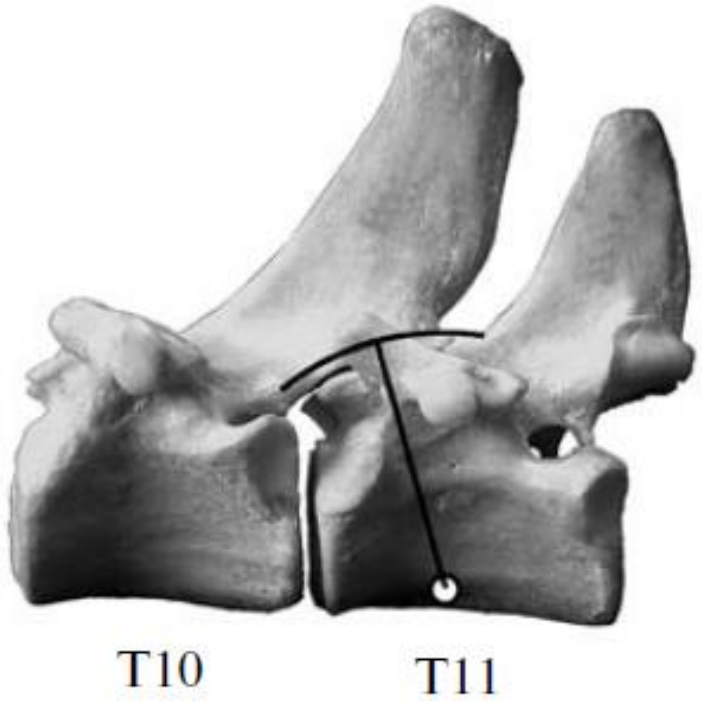
Что исследовалось?

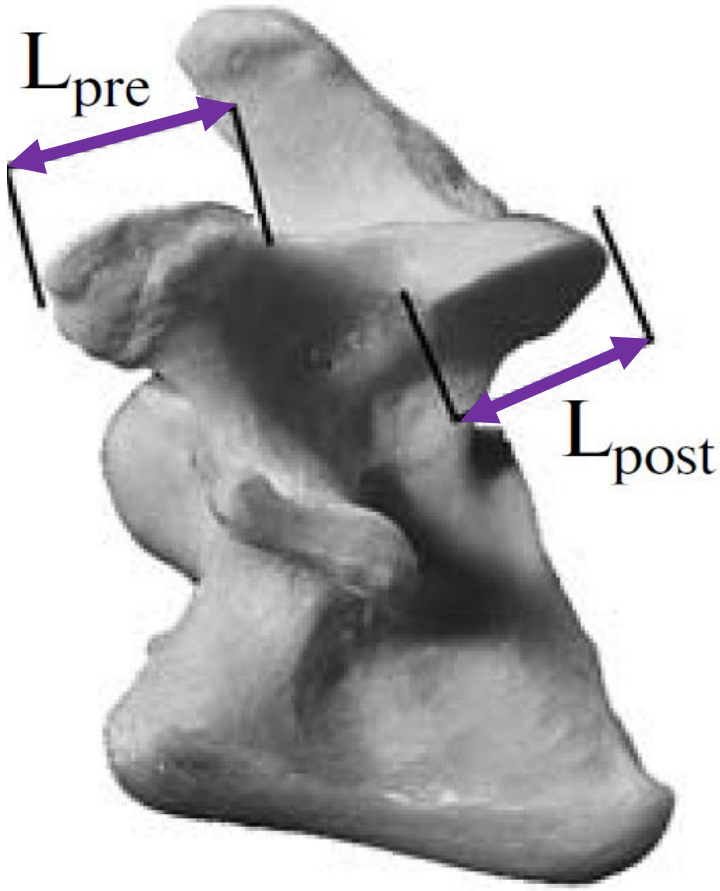
Тип движения / Отдел	Вертикальная флексия/экстензия	Латеральная флексия	Осевое скручивание
Шейный			
Грудной			
Поясничный			

Методика замеров

Промеры позвонков,
(из Кузнецов и Терещенко, 2010)

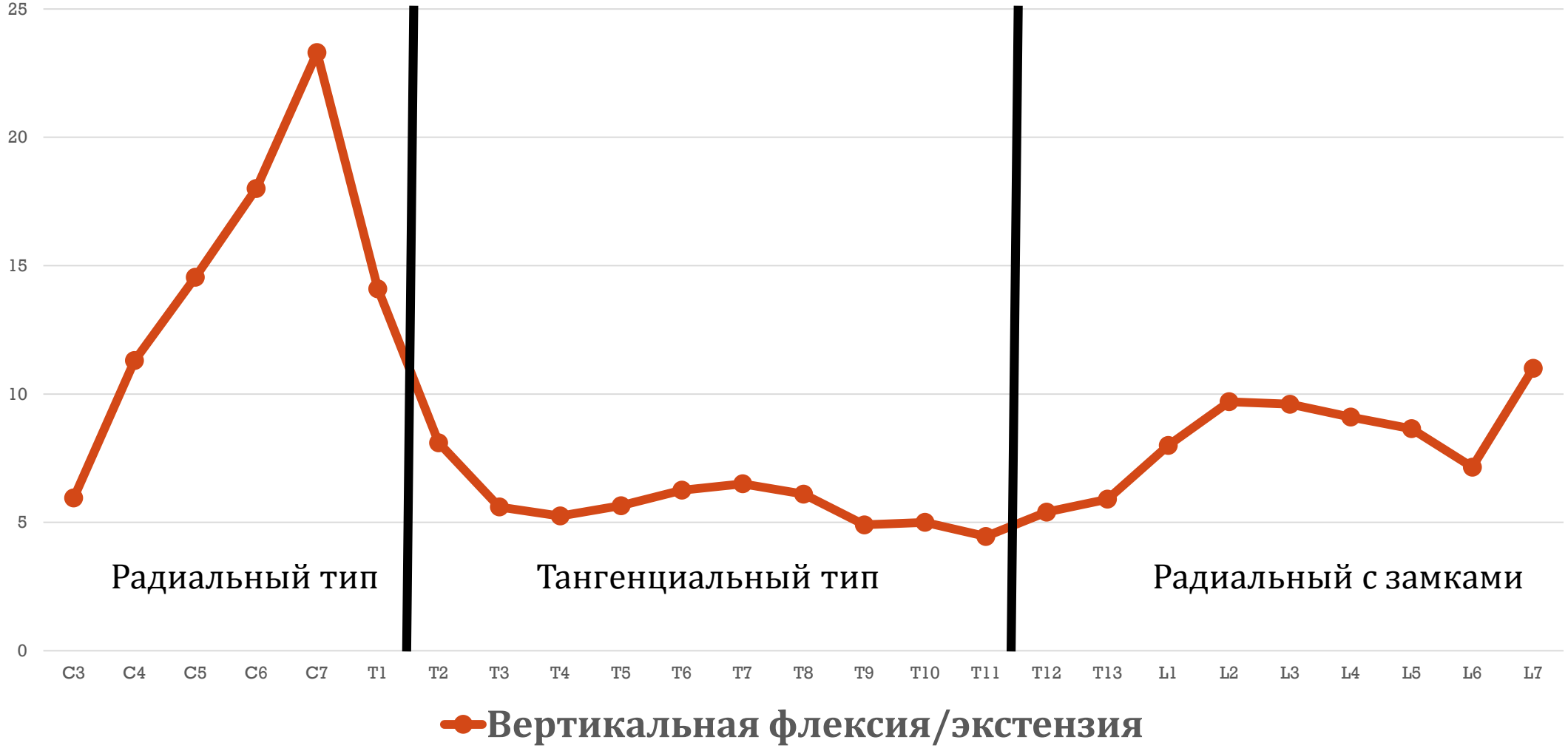






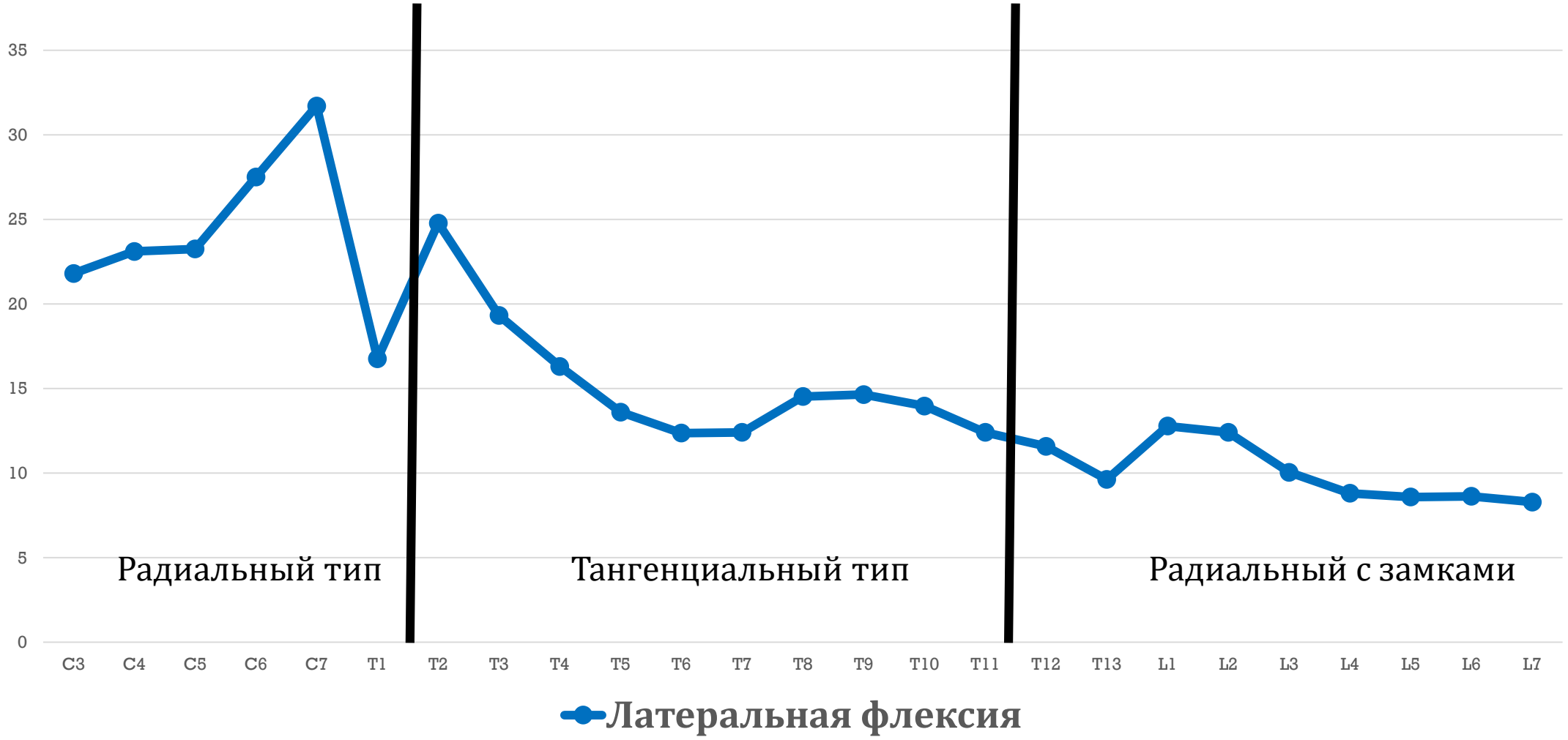
$$\alpha^\circ = \frac{360^\circ}{\pi}\left[\arcsin\frac{Llong}{KR_{vert} * \sqrt{4Q^2 - D^2}} + (2KS_{vert} - 1)\arcsin\frac{Lshort}{KRvert * \sqrt{4Q^2 - D^2}}\right]$$

Подвижность в суставах позвоночного столба. *Вертикальная флексия/экстензия*



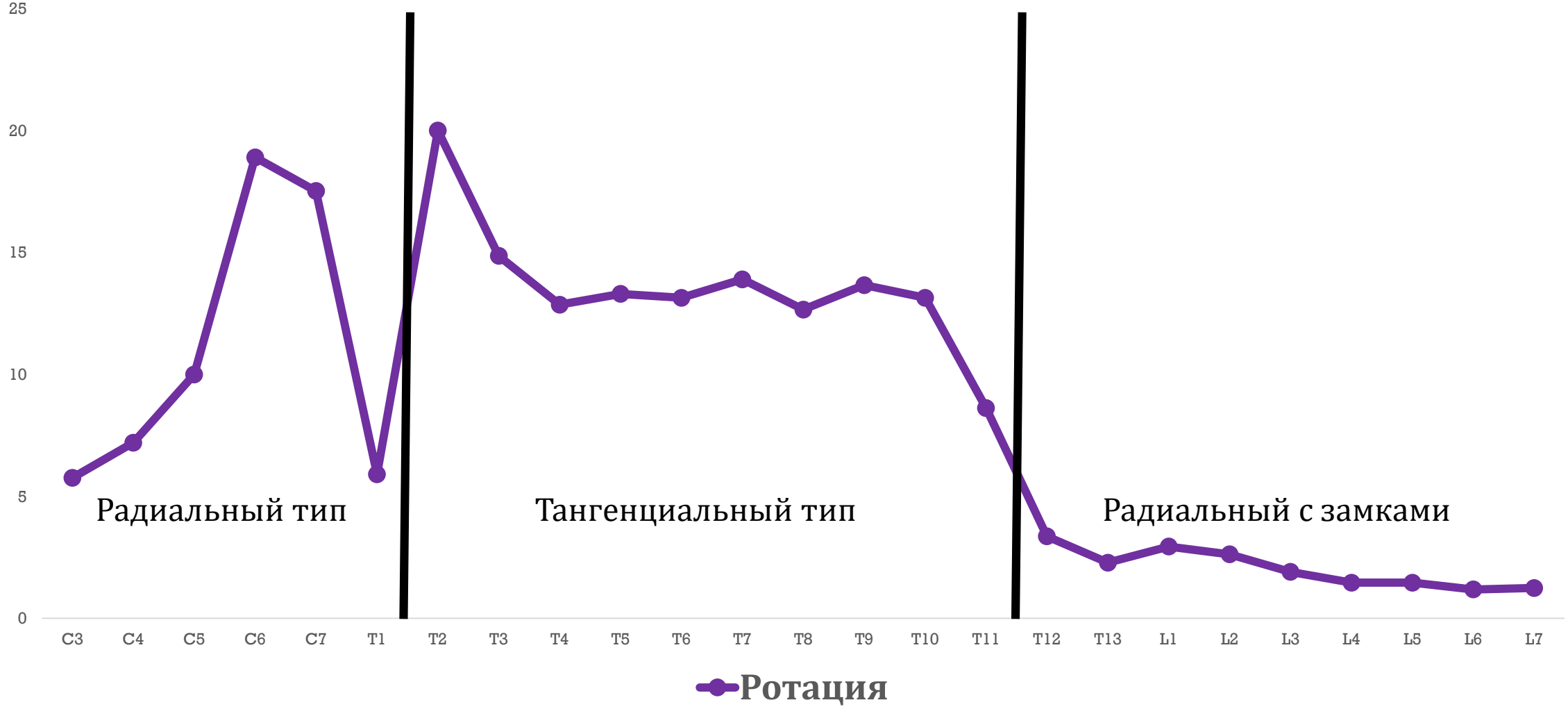
Модельные данные подвижности в вертикальной плоскости, по овце из Wilke et al., 1997

Подвижность в суставах позвоночного столба. *Латеральная флексия*



Модельные данные подвижности в латеральной плоскости, по овце из Wilke et al., 1997

Подвижность в суставах позвоночного столба. *Осевое скручивание*



Модельные данные по ротации, по овце из Wilke et al., 1997

Валидность метода

- Модельные показатели получены на специальном станке для замеров движения на синдесмологических препаратах при дозируемой нагрузке (Wilke et al., 1997);
- Модельными животными выступали овцы породы меринос;

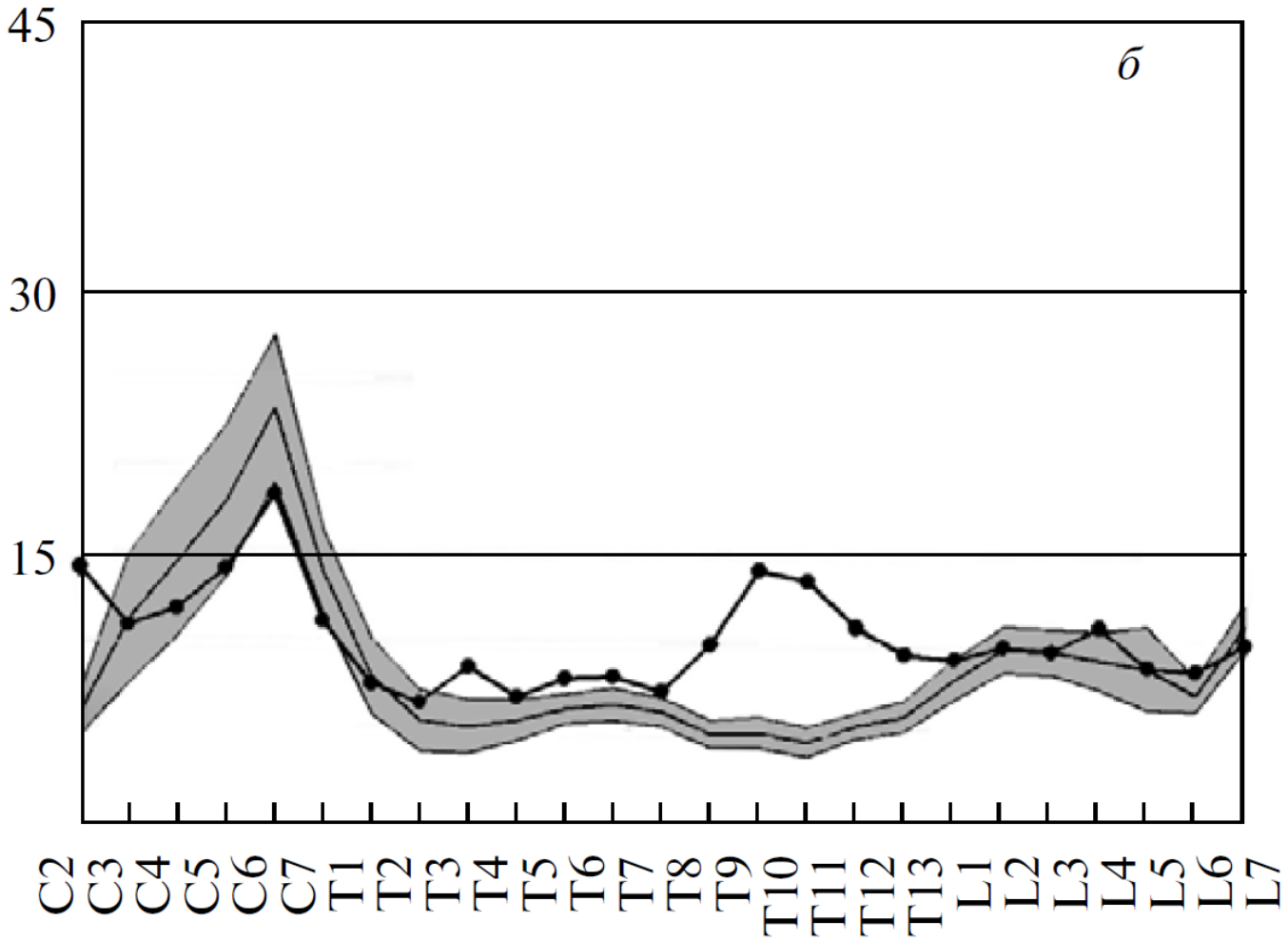


График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом отделе овцы (C2-L7). Серым эталон, черным данные по Кузнецову и Терещенко (2010)

Валидность метода

- Модельные показатели получены на специальном станке для замеров движения на синдесмологических препаратах при дозируемой нагрузке (Wilke et al., 1997);
- Модельными животными выступали овцы породы меринос;

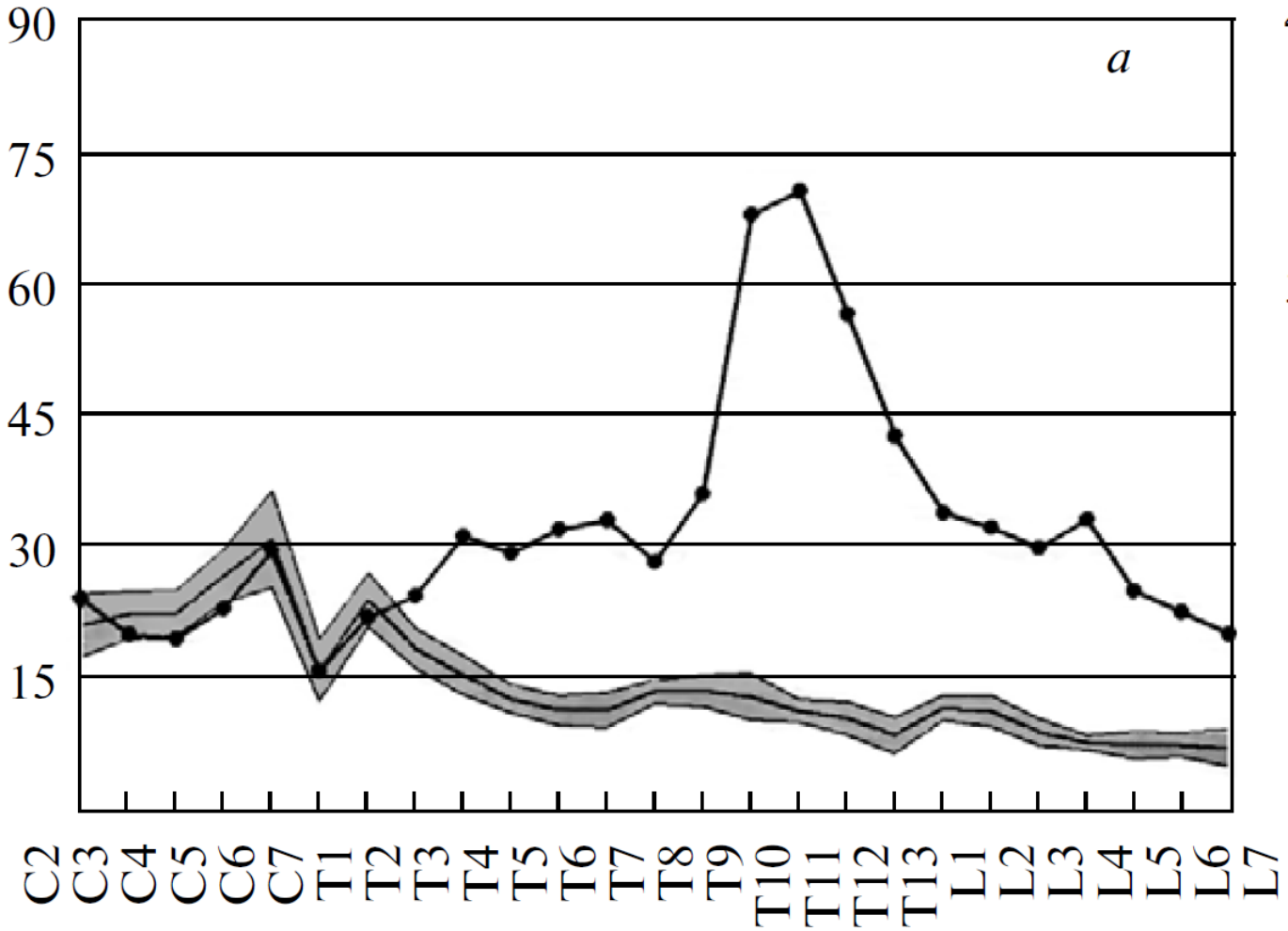


График латеральной подвижности (град.) в предкрестцовом отделе овцы (C2-L7). Серым эталон, черным данные по Кузнецову и Терещенко (2010)

Модельные животные

Отдел / Животное	Шейный	Грудной	Поясничный	Сустав с крестцом
Ovis aries				
Bos taurus				
Sus scrofa				
Homo sapiens				

Надежность оценки вертикальной подвижности

Овцы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 5 овцах (3 породы меринос) из коллекций ЗММУ, ЗИН, ИПЭЭ

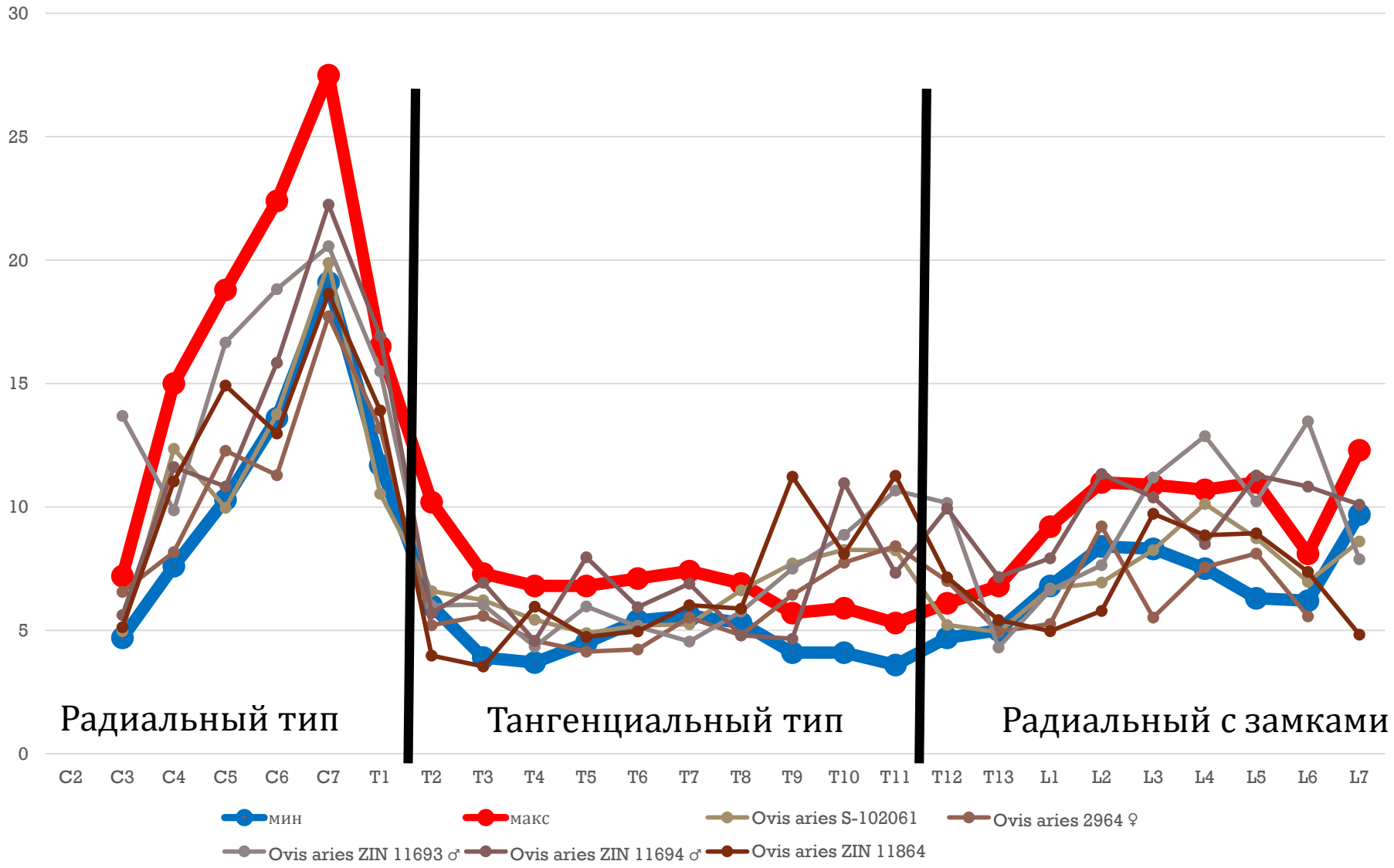


График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом (C2-L7) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки вертикальной подвижности

Коровы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 2 коровах из коллекций ЗММУ и ИПЭЭ

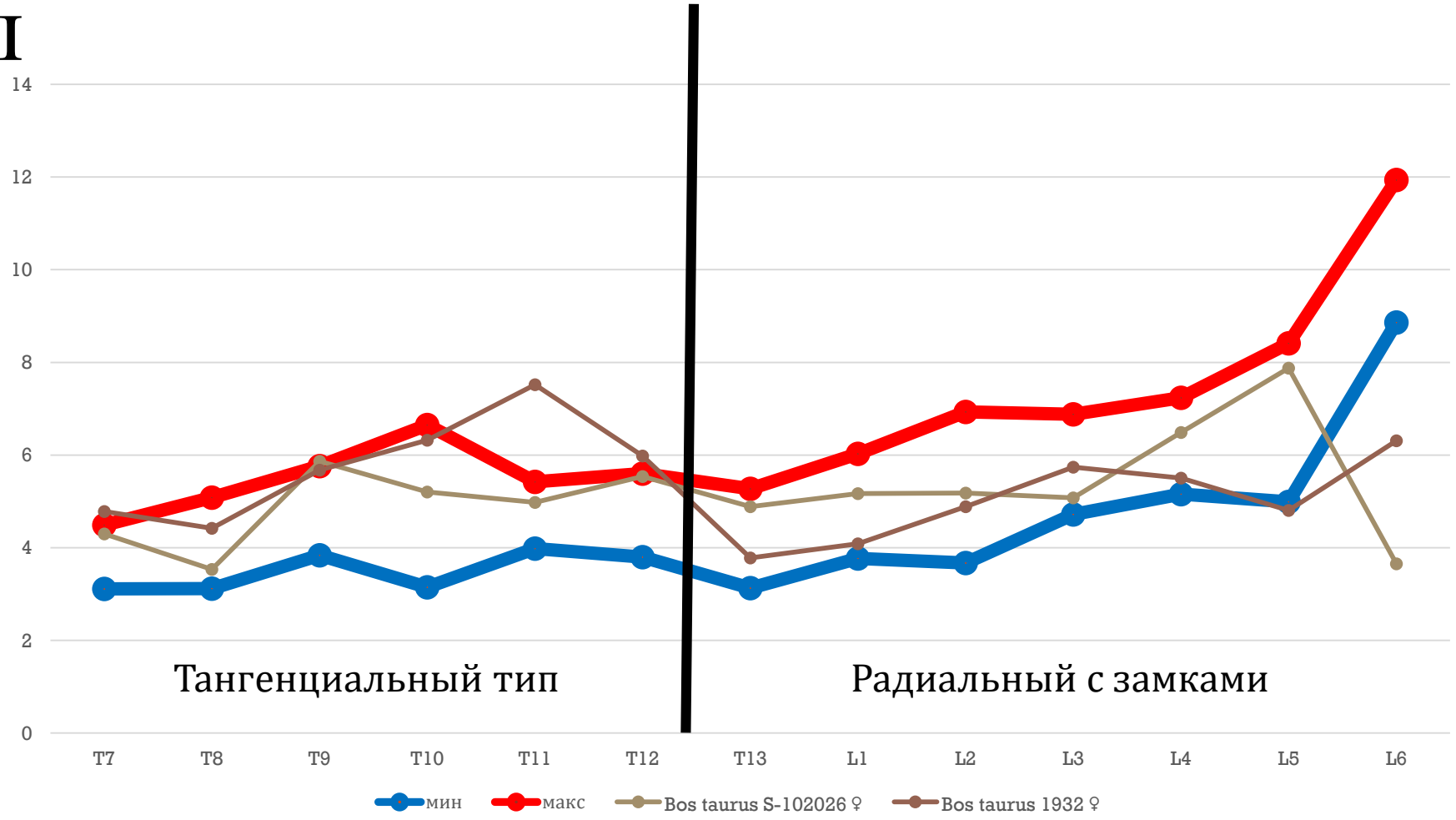


График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом (T7-L6) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки вертикальной подвижности

Свиньи

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 2011);
- Проверена замерами на 2 домашних свиньях и 2 кабанах из коллекций ЗММУ, ЗИН и ИПЭЭ

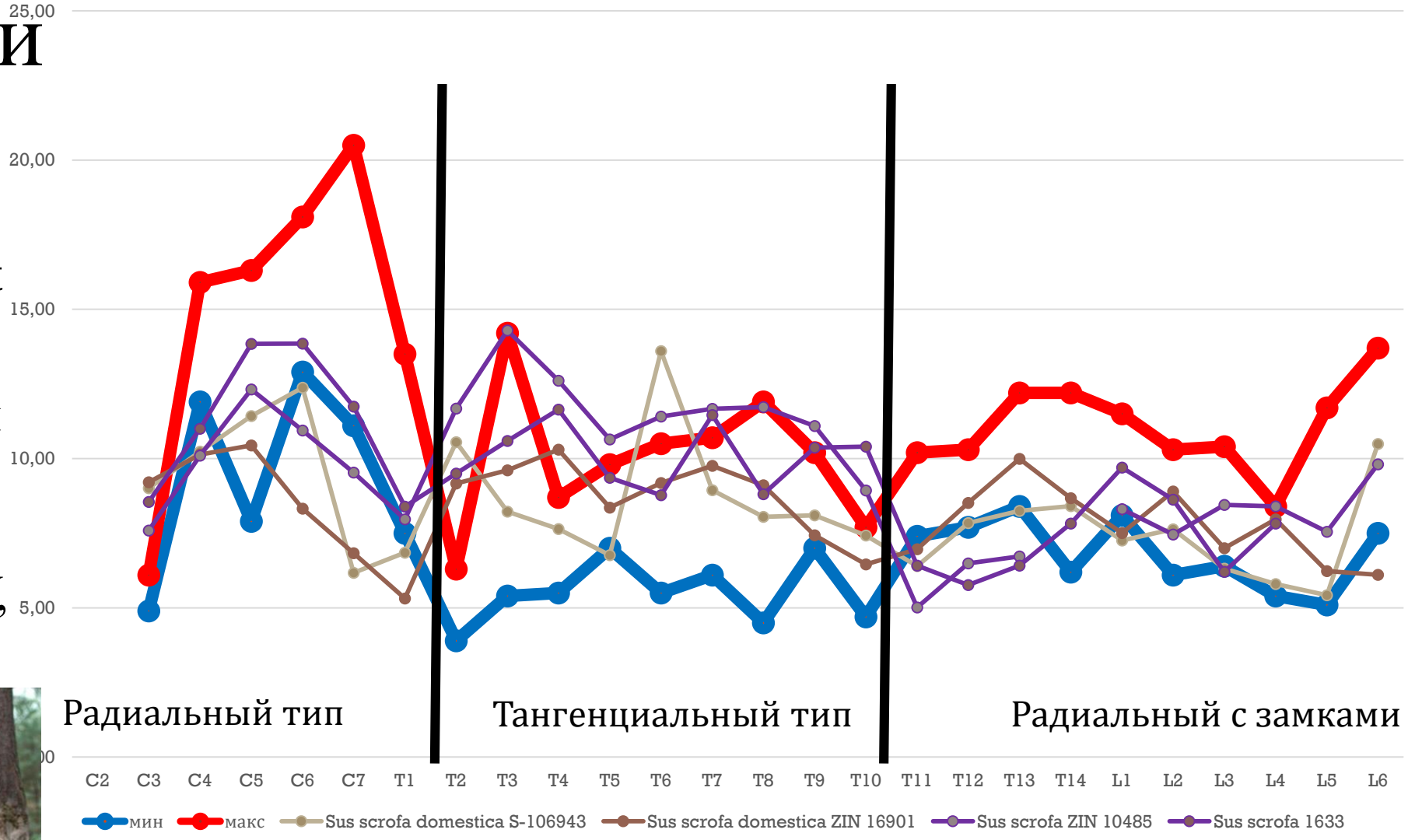


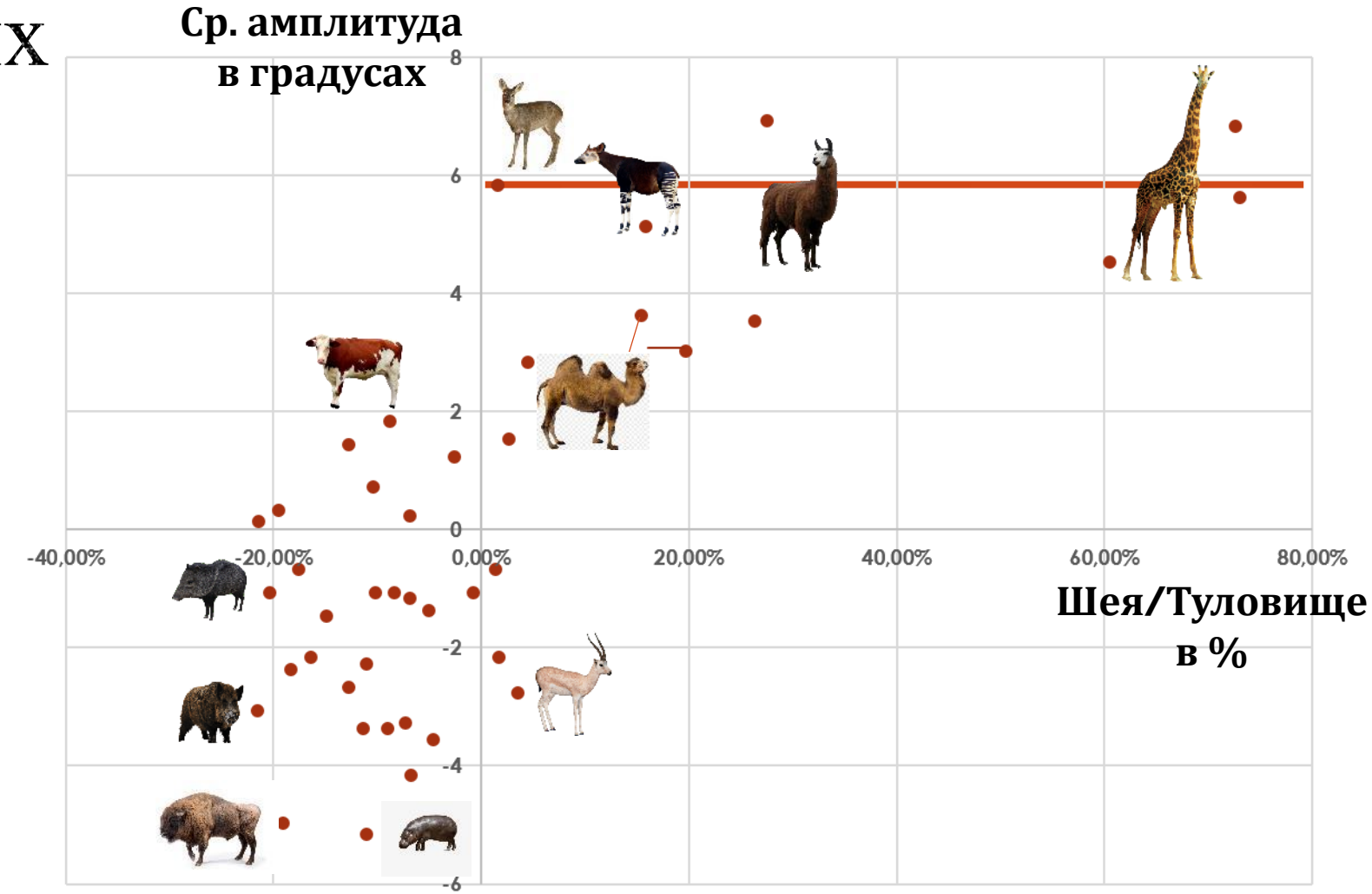
График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом (C2-L6) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Материал

- 48 позвоночных столбов 37 видов парнокопытных из коллекций ЗММУ, ЗИН РАН, ИПЭЭ РАН, Royal Museum for Central Africa.
- Охвачены представители всех крупных групп современных парнокопытных (за исключением китообразных): мозоленогие, свиньи, пекариевые, бегемотовые, жвачные (оленьковые, кабарговые, оленьи, жирафовые, вилороговые, бычьи, антилопы, козьи)

Вертикальная подвижность в шейном отделе среди парнокопытных

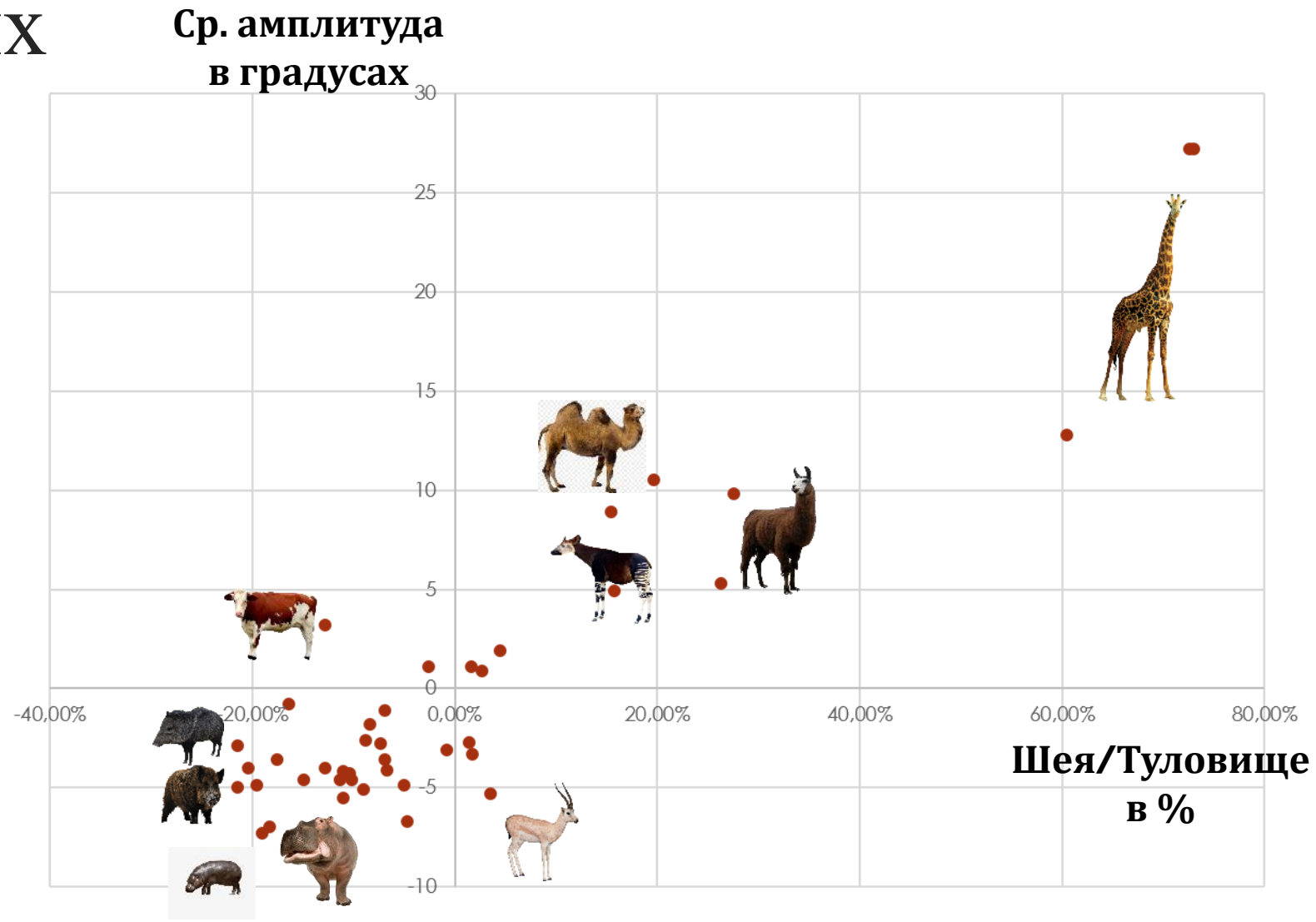
- В точке 0. Средняя вертикальная амплитуда 11,3º; пропорция шея/туловище 45,7%;
- Увеличение относительной длины шеи в целом сопровождается нарастанием амплитуды флексии/экстензии в суставах;
- На наибольших значениях прироста амплитуда выходит на плато.



Вертикальная подвижность в шейном отделе среди непарнокопытных. Красным – лошади, желтым – тапиры, синим – носороги.

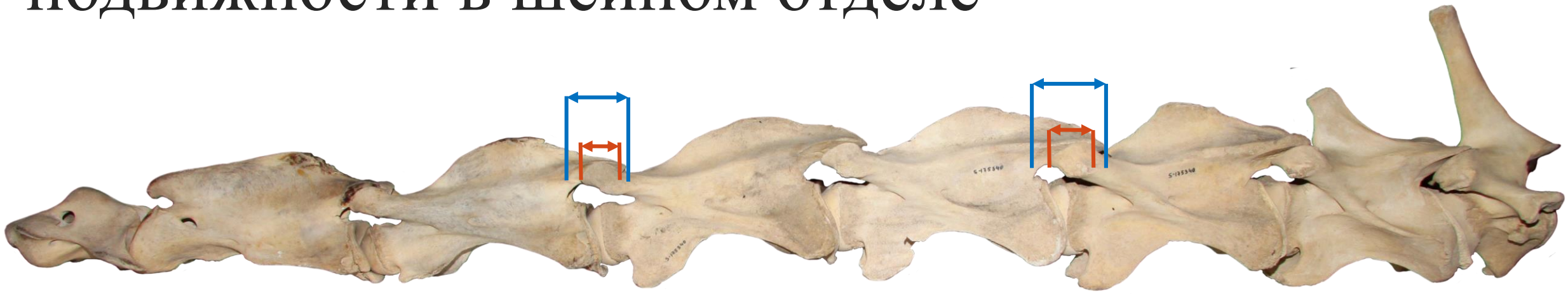
Латеральная подвижность в шейном отделе среди парнокопытных

- В точке 0. Средняя вертикальная амплитуда 23,2º; пропорция шея/туловище 45,7%;
- Увеличение относительной длины шеи сопровождается нарастанием амплитуды латеральной флексии в суставах;
- На больших значениях оба показателя растут монотонно.



Латеральная подвижность в шейном отделе среди непарнокопытных. Красным – лошади, желтым – тапиры, синим – носороги.

Различные способы увеличения подвижности в шейном отделе



Giraffa camelopardalis

Lama guanaco

Различные способы увеличения подвижности в шейном отделе

Giraffa camelopardalis

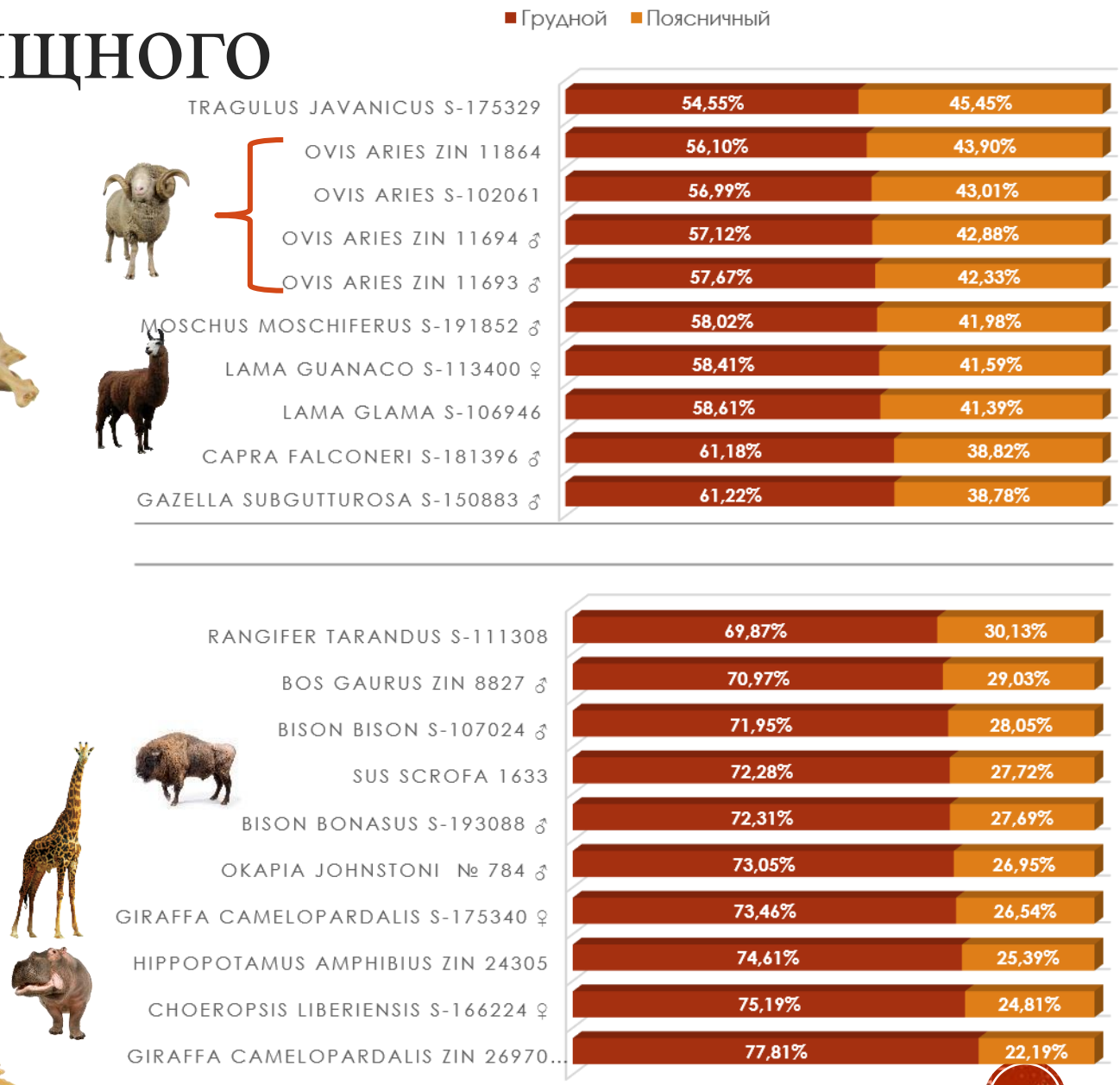
Lama guanaco

Пропорции туловищного отдела

Рис.. Позвоночный столб Tragulus javanicus

- Более длинный поясничный отдел: оленьки, козьи, мелкие антилопы, мозоленогие;
- Более короткие поясничные отделы: жирафовые, бегемотовые и бычьи.

Рис.. Позвоночный столб Choeropsis liberiensis



Пропорции грудного/поясничного отдела среди парнокопытных

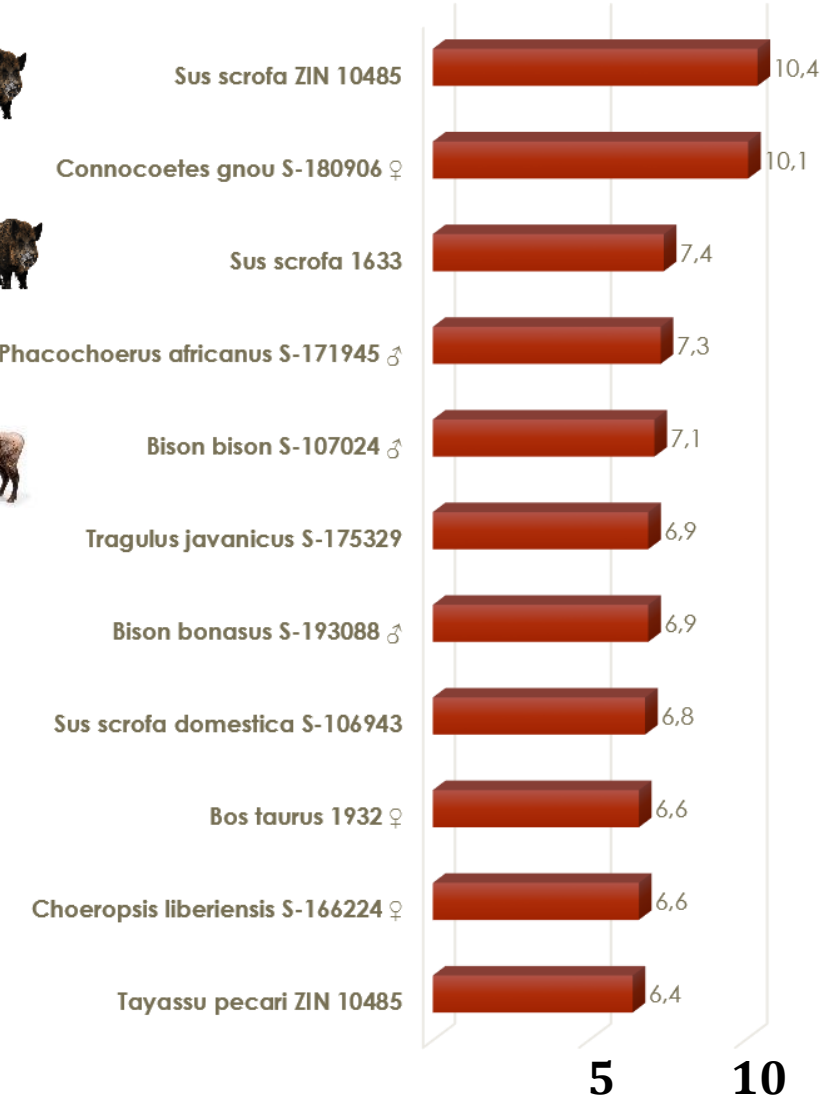
Вертикальная подвижность в грудном отделе

- В передней части грудного отдела наибольшие амплитуды движения характерны для свинообразных, бычьих и бегемотовых;
- Причины:

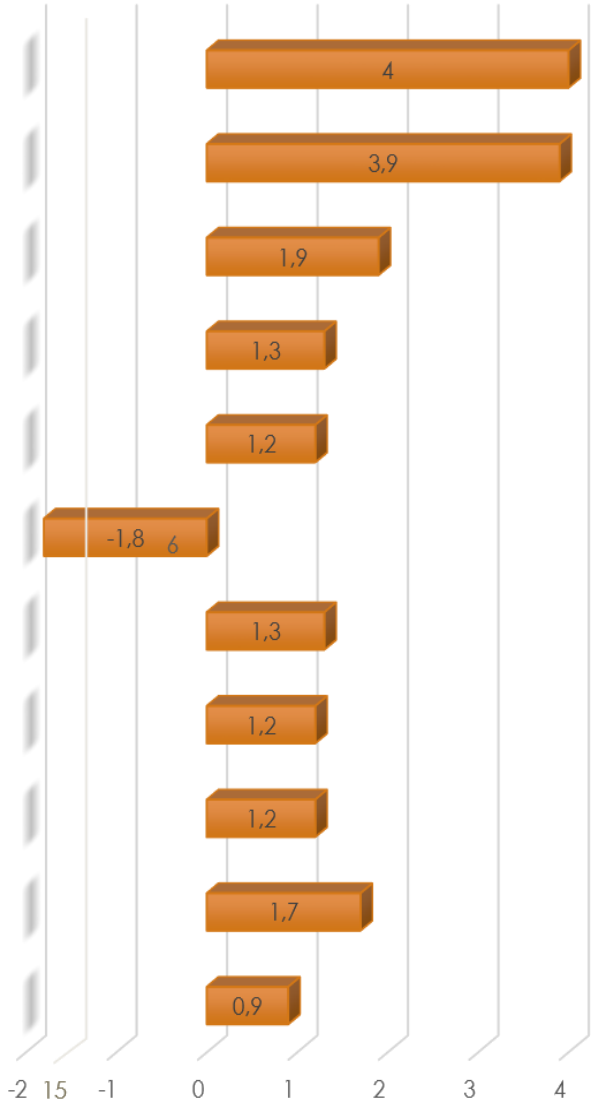
Необходимость амортизация при тяжелой форме бега;

Массивные головы;

Особенности мускулатуры позвоночного столба.

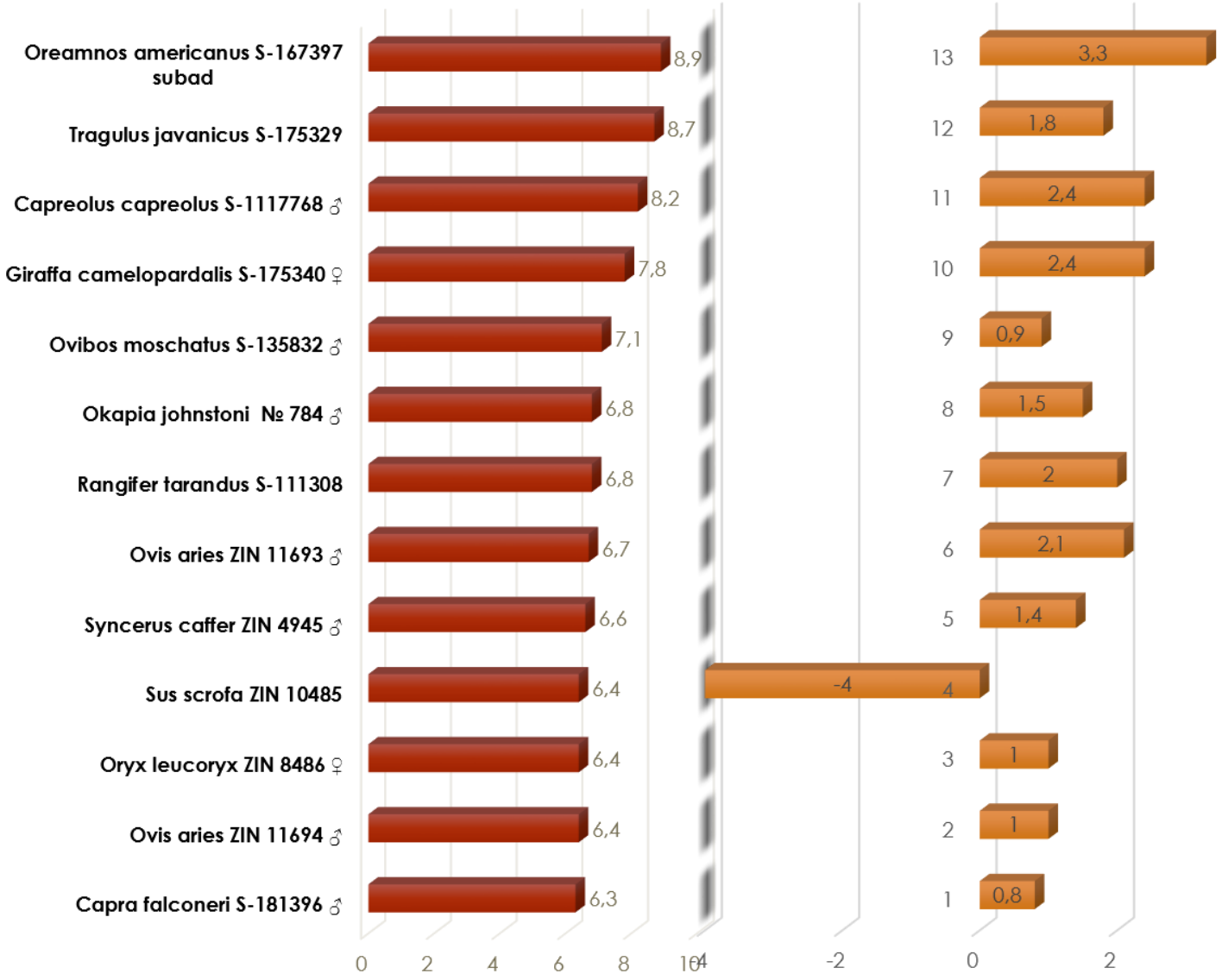


Средняя подвижность по передней половине грудного отдела, в град.



Разница средних по передней и задней половине в град.

Вертикальная подвижность в грудном отделе



Средняя подвижность по задней половине грудного отдела

Разница средних по задней и передней половине

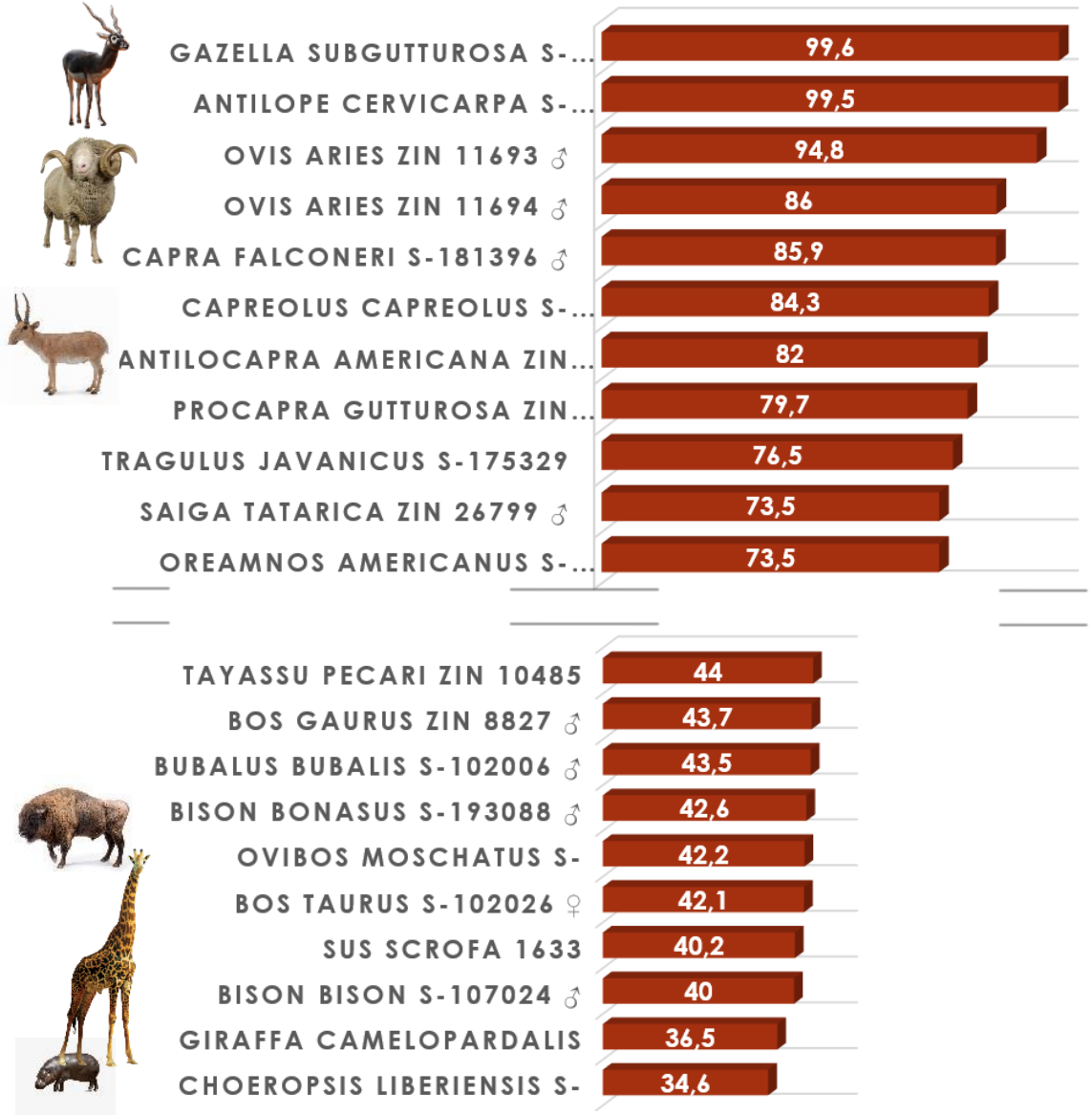
Роль поясничного отдела при беге

Прыжковая форма бега у гарны

Прыжково-скоростная форма бега
у импалы

Вертикальная подвижность в поясничном отделе

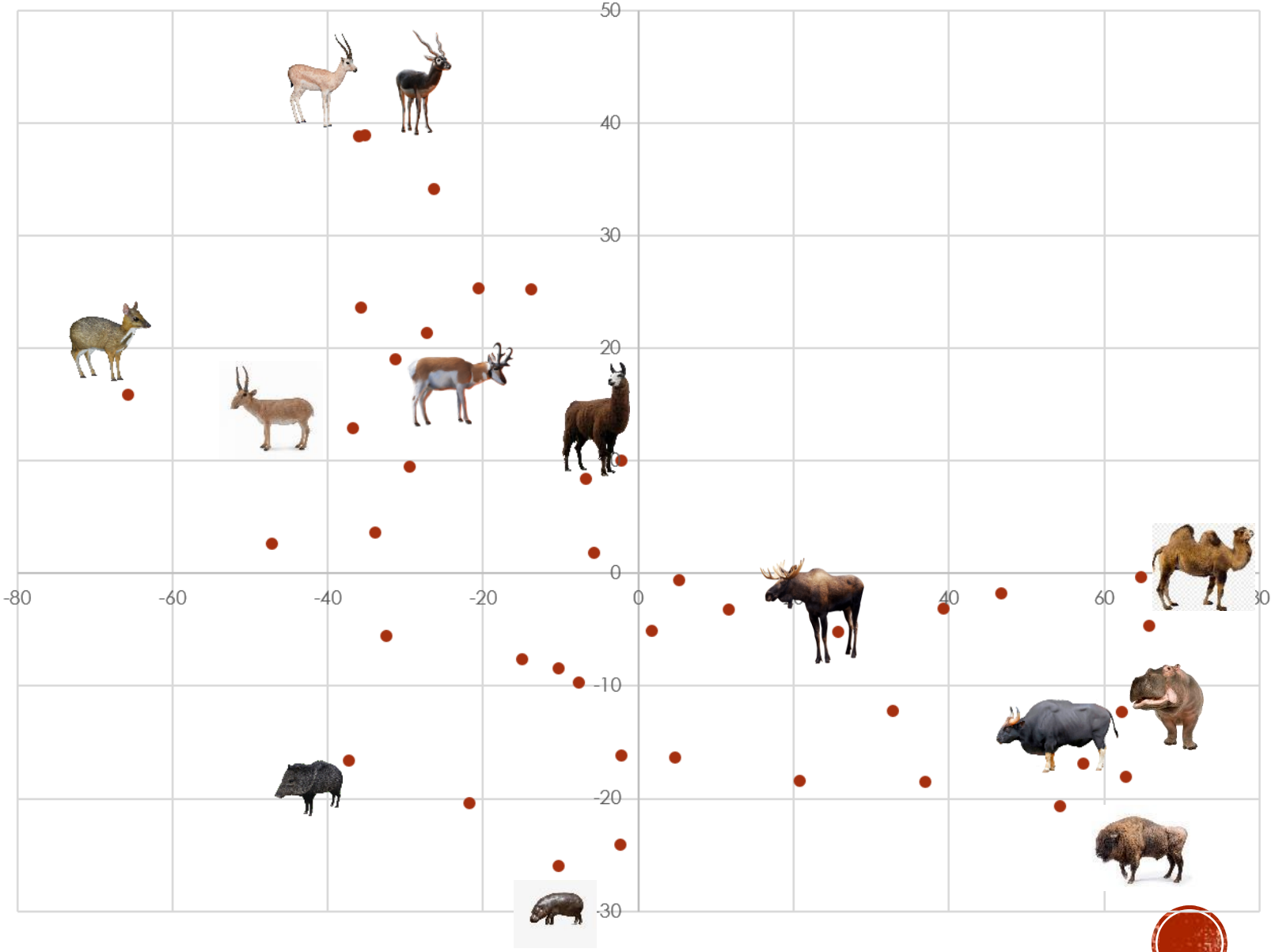
- Максимальная подвижность характерна для мелких антилоп с прыжковой и прыжково скоростной формой бега;
- У мелких антилоп, для которых характерна скоростная форма бега суммарная подвижность заметно ниже (от -26,1° до -17,6°), уступает также показателям козьих;
- Наиболее сокращена подвижность в поясничном отделе у крупных форм: бычьи, бегемоты, жирафы.



Суммарная амплитуда доступной подвижности в поясничном отделе, в град.

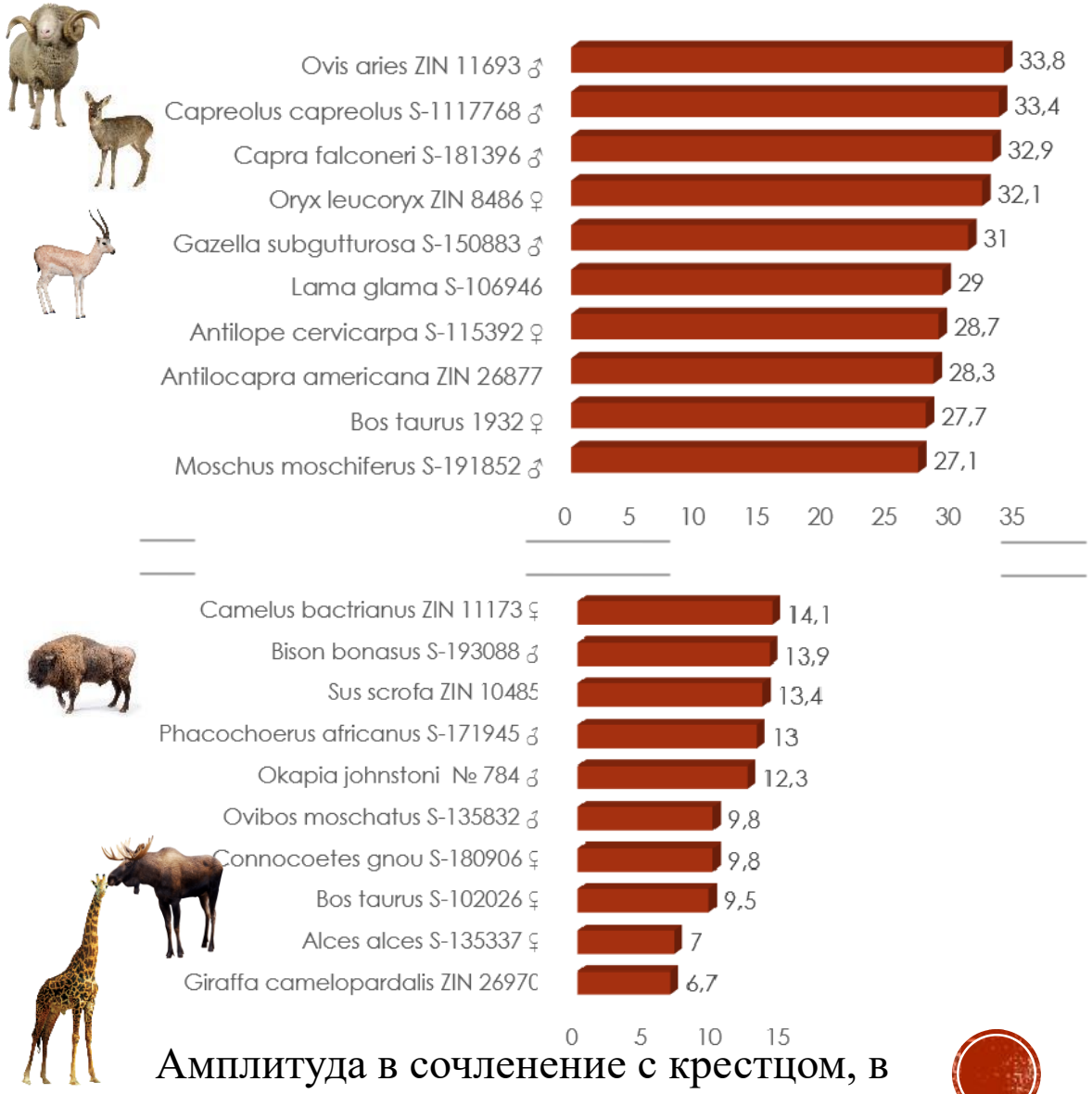
Вертикальная подвижность в поясничном отделе

- Экстремально высокие значения характерны для небольших животных;
- При увеличение размеров тела среди представителей родственных групп падают показатели подвижности;
- Среди крупных форм наибольшие амплитуды подвижности характеризуют верблюдов.



Вертикальная подвижность в суставе с крестцом

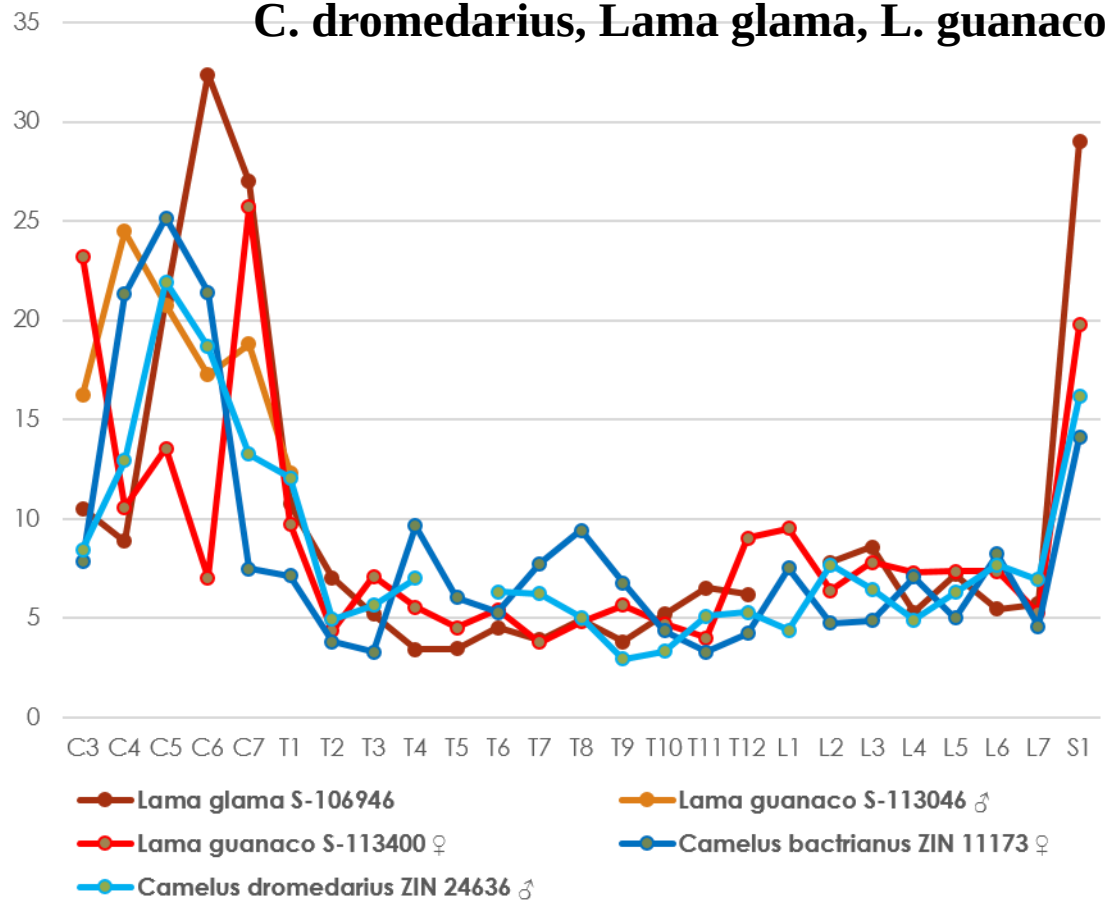
- Характерна для животных тяготеющих к прыжковой и прыжково-скоростной форме бега;
- Наиболее сокращена у массивных форм и животных передвигающихся высокоэффективными полутяжелыми формами галопа.



Амплитуда в сочленение с крестцом, в град.

Мозоленогие

Изучены Camelus bactrianus, C. dromedarius, Lama glama, L. guanaco



Шейный и туловищный отдел у Lama guanaco здесь и далее C1-T1; T1-S1.

- Шейный отдел:

Сильно удлинен (+15-27%) от среднего по отряду;

Средняя амплитуда повышена как по вертикальной (+3,5 º +7,3 º), так и по латеральной (+5,1º +10,5º) компоненте;

Обе тенденции сильнее проявлены у лам.

- Туловищный отдел:

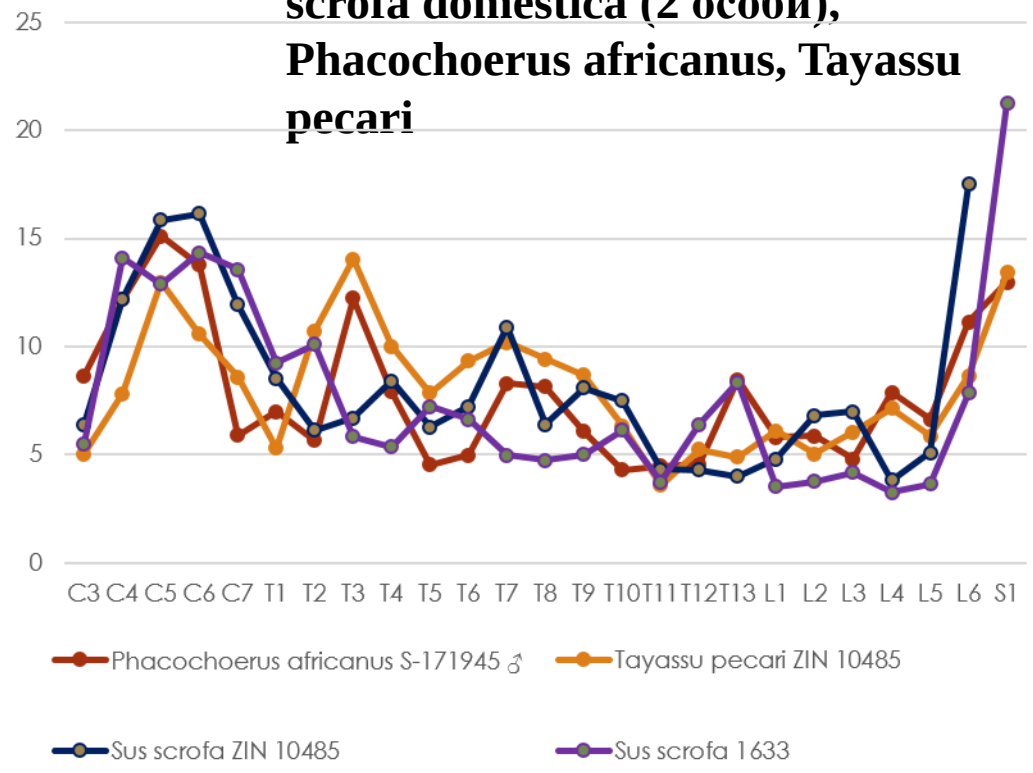
Поясничная часть удлинена (35-37% у верблюдов, ~41% у лам), содержит по 7 позвонков;

В грудном отделе у верблюдов средняя вертикальная подвижность выше в передней, а у лам в задней половине;

В поясничном отделе у лам заметно выше, чем у верблюдов, как суммарная подвижность (~70 º против 56 º и 60,3 º), так и подвижность в суставе с крестцом (29 º и 19,8 º против ~15 º);

Свиньи и пекари

Изучены: Sus scrofa (2 особи), S. scrofa domestica (2 особи), Phacochoerus africanus, Tayassu pecari



- Шейный отдел:

Сильно укорочен у всех представителей (~(-20%));

Амплитуда латеральной флексии ниже среднего (от -8,3 º до -2 º)) у всех представителей;

Вертикальная в целом понижена (от -3,7 º до 0,5 º);

- Туловищный отдел:

Доля поясничного отдела на среднем уровне по отряду (35,5-36,8%) при 6 поясничных позвонках или несколько укорочена (31 и 27,7%) при 5 (пекари) или 4 позвонках (один из кабанов);

У всех представителей для передней части грудного отдела характерны более высокие амплитуды вертикальной подвижности;

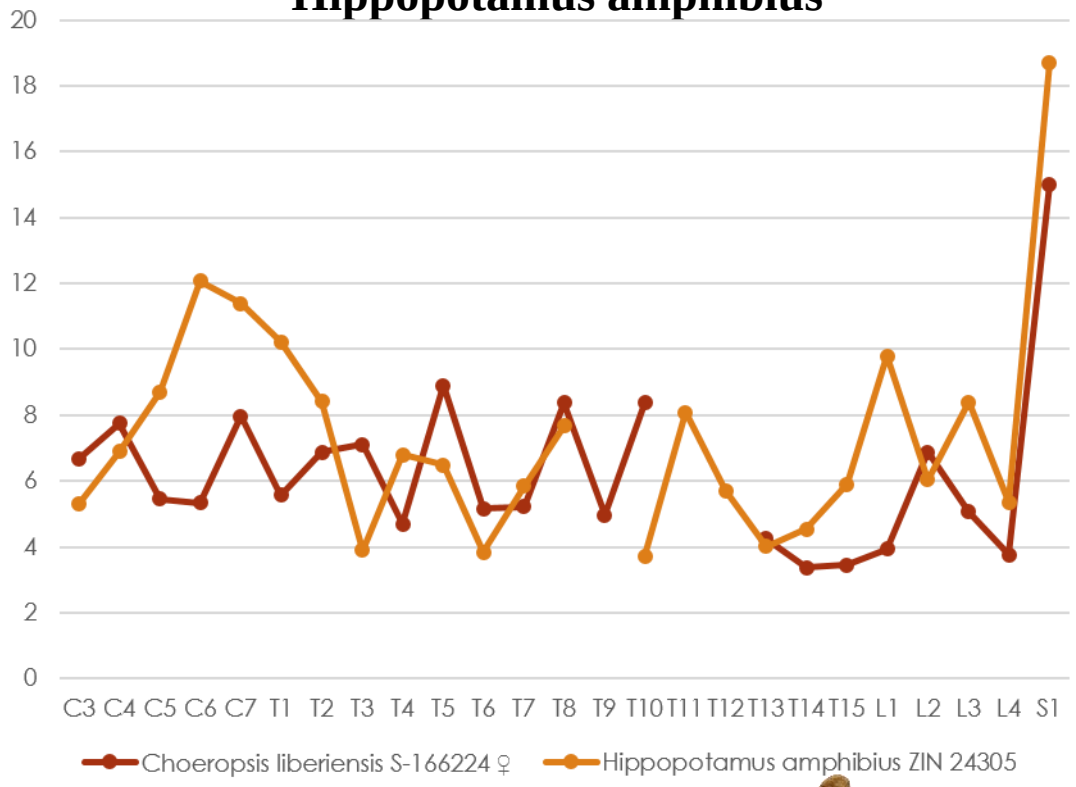
Для всех представителей характерна пониженная суммарная подвижность в поясничном отделе (от -16,6 º у пекари до -4,9 º у бородавочника);

Шея и область холки у домашних свиней менее подвижна, чем у кабанов.

Шейный и туловищный отдел у Sus scrofa

Гиппопотамы

Изучены: Choeropsis liberiensis, Hippopotamus amphibius



- Шейный отдел:

Сильно укорочен у всех представителей (~(-20%));

Амплитуды вертикальной и латеральной флексии ниже среднего (-2,2 º и -6,1 º у H. amphibius; -4,8 º и -6,5 º у C. liberiensis);

- Туловищный отдел:

Доля поясничного отдела наименьшая по отряду (24,8-25,4%);

Для передней части грудного отдела характерны более высокие амплитуды вертикальной подвижности (+1,2 º и +1,7 º);

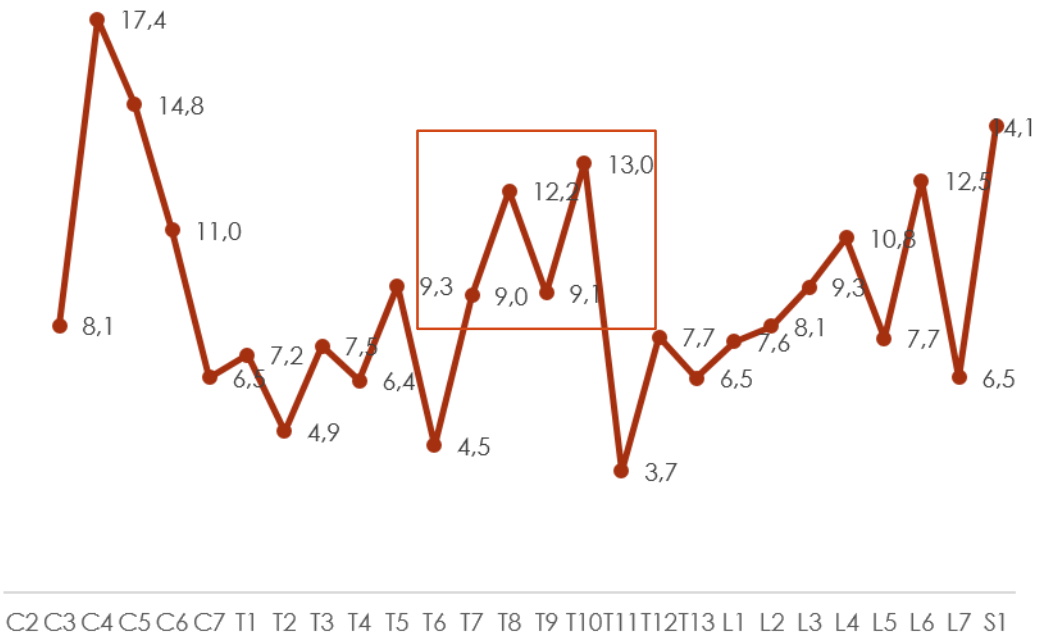
Подвижность в поясничном отделе понижена (-12,3 º у обыкновенного и -16 º у карликового);

Заметная доля этой подвижности приходится на сустав с крестцом (38,7% у обычного и 43,4% у карликового).

Шейный и туловищный отдел у Choeropsis liberiensis

Оленек

Изучен: Tragulus javanicus



- Шейный отдел:

Сильно укорочен (-17,9%);

Амплитуды вертикальной и латеральной флексии ниже среднего (-0,5 º и -2,7 º);

- Туловищный отдел:

Доля поясничного отдела наибольшая по отряду (45,5%);

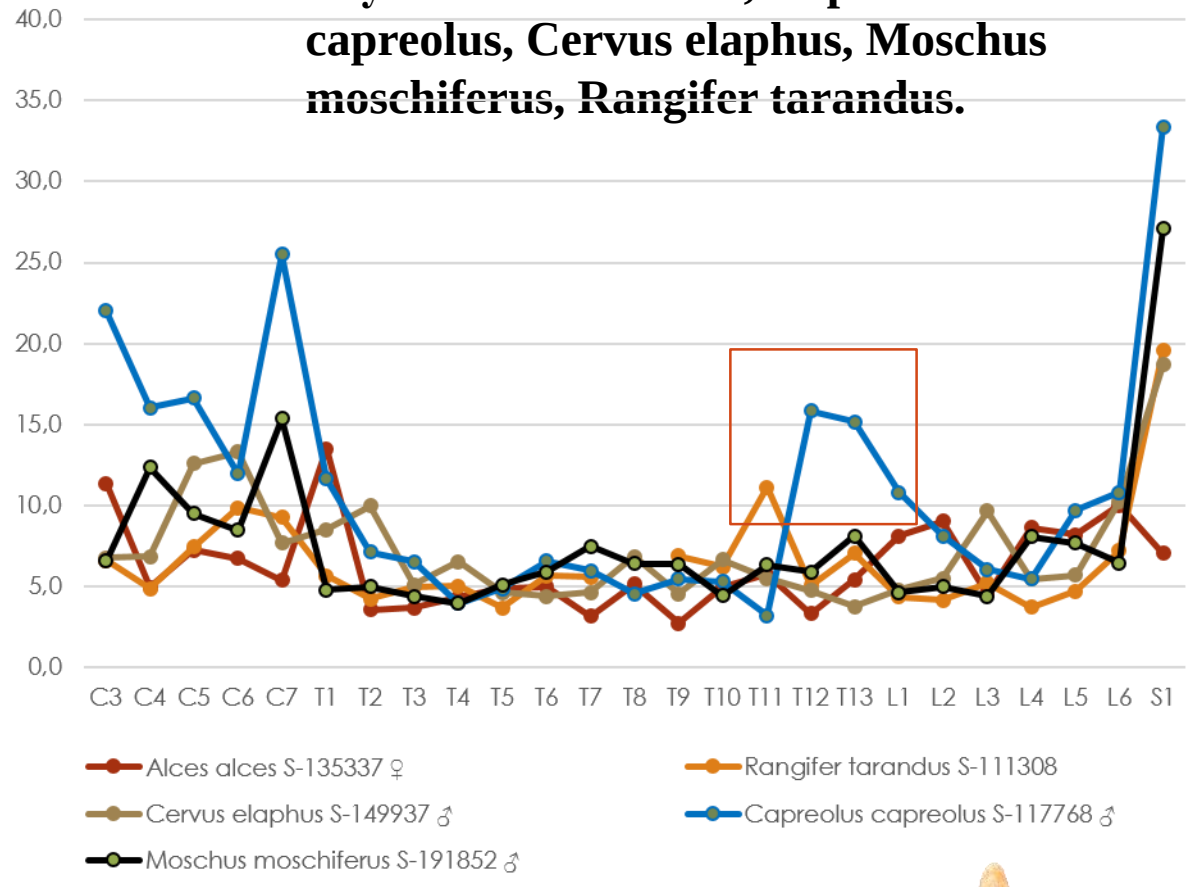
Подвижность в поясничном отделе высокая (+15,9 º);

При этом подвижность в суставе с крестцом, напротив, несколько понижена (-5,8 º).

Шейный и туловищный отдел у Tragulus javanicus

Оленьи и кабарга

Изучены: Alces alces, Capreolus capreolus, Cervus elaphus, Moschus moschiferus, Rangifer tarandus.



- Шейный отдел:

От несколько укороченного у кабарги, лося и северного оленя (от -7% до -8,65%) до среднего по отряду у косули и благородного оленя;

Относительно среднего более подвижной шеей обладает лишь косуля (+6 º и +2 º), у остальных оленей (от -4 º до -2 º vert и от -2 º до -3,2 º lat) и кабарги (оба -0,9 º) амплитуды ниже среднего;

- Туловищный отдел:

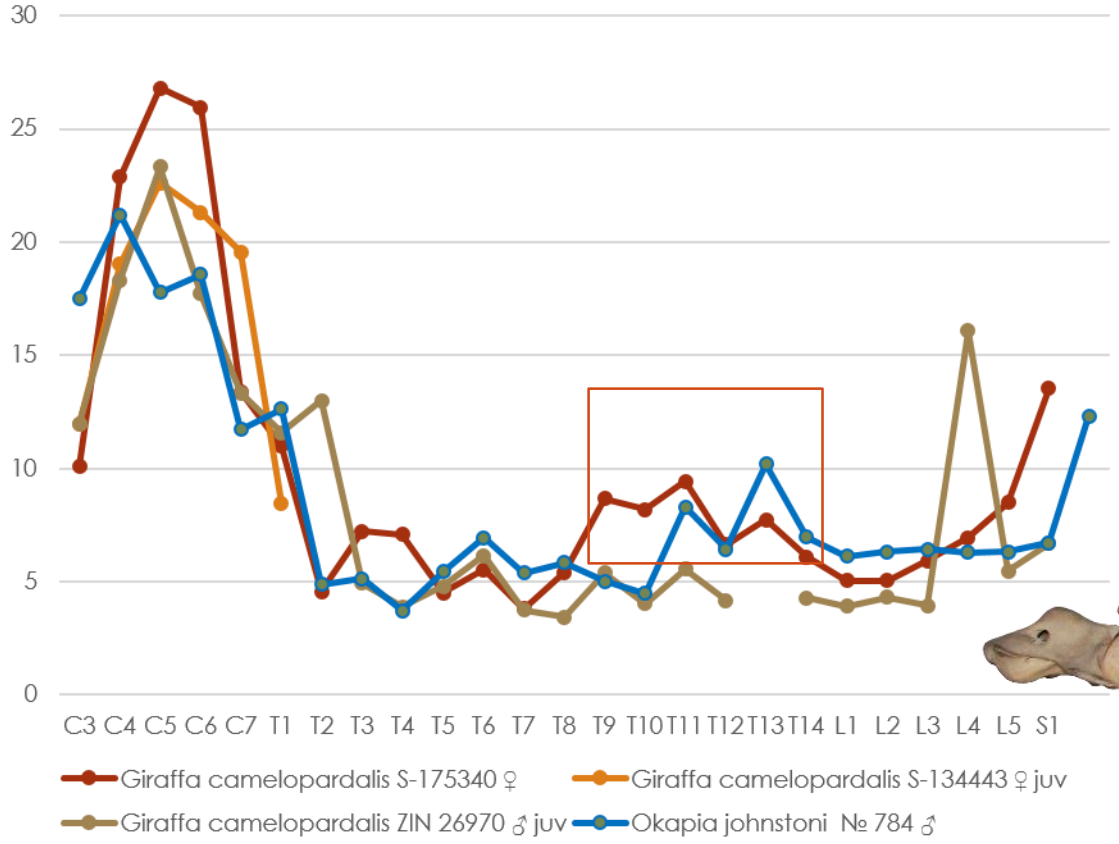
Доля поясничного отдела у оленей средняя по отряду (от -0,3 до +0,8%; у северного оленя -5,3%, но на 1 позвонок меньше), у кабарги высокая (+6,5%);

Подвижность в поясничном отделе высокая у косули (+23,7 º), средняя по отряду у благородного оленя и кабарги (-0,6 º; +2,7 º) и пониженная у лося и северного оленя (-5,2 º; -16,1 º).

Шейный и туловищный отдел у Cervus elaphus

Жирафовые

Изучены: Giraffa camelopardalis (3 особи), Okapia johnstoni.



- Шейный отдел:

Наиболее удлиненные в отряде (+15,5% у окапи; +60,2, 72,3, 72,8% у жирафов);

Подвижность очень высокая, особенно в горизонтальной плоскости (+4,7-7 º vert; +5,8 º у окапи и +13,7 º и дважды +28,1 º);

- Туловищный отдел:

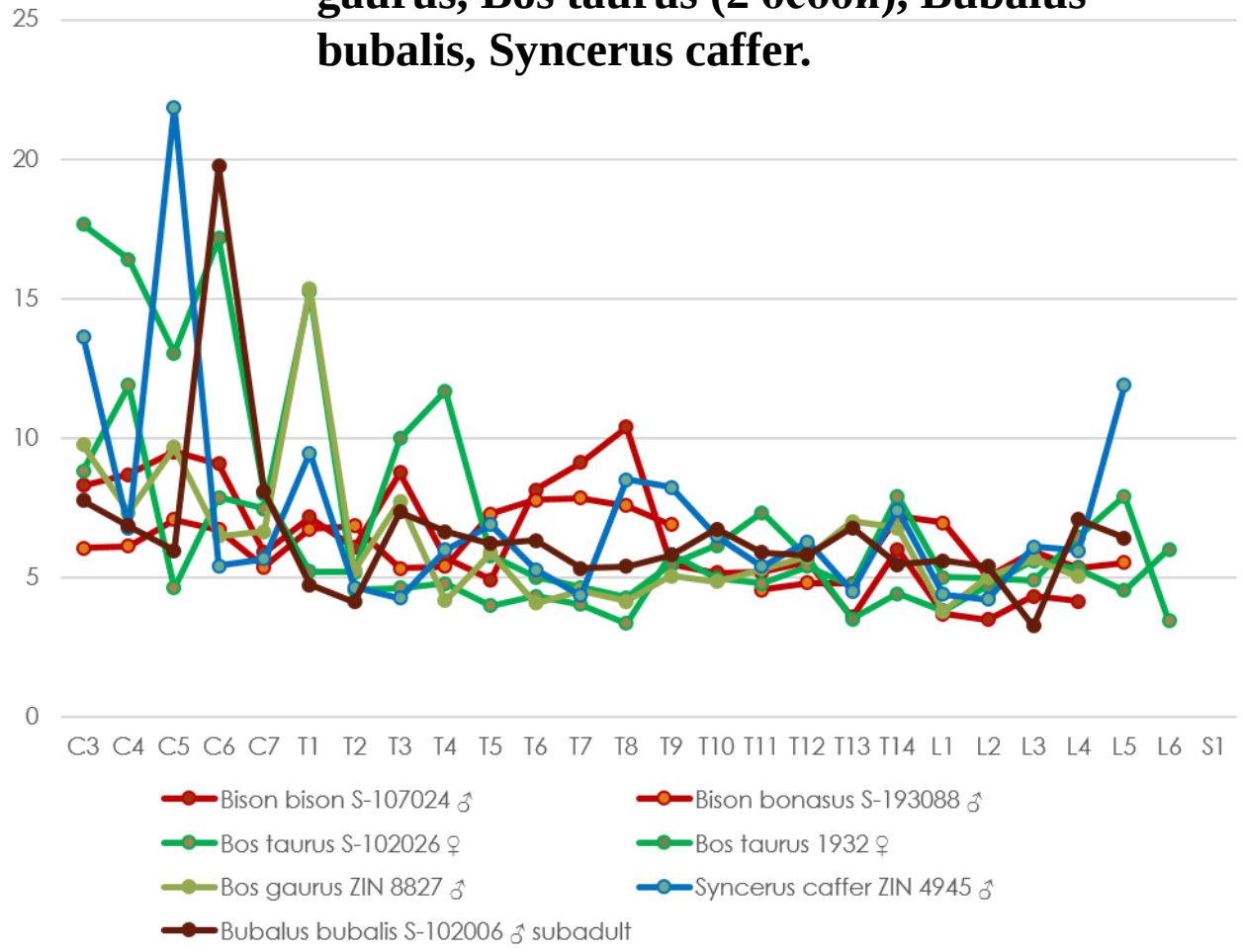
Поясничный отдел сильно укорочен (от -8,5 до -13,3%);

Подвижность в пояснице (-15,5 º у взрослого жирафа, -16,5 º у окапи) и суставе с крестцом сильно ограничена (-6,3 º и -7,5 º);

Шейный и туловищный отдел у Giraffa camelopardalis

Бычьи

Изучены: Bison bison, Bison bonasus, Bos gaurus, Bos taurus (2 особи), Bubalus bubalis, Syncerus caffer.



- Шейный отдел:

Сильно укорочен (от -16,7% у коровы до -11,3% у зубра и гаура);

Подвижность, за исключением одной из коров (+1,6 vert; +4 lat), понижена (от -5,3 º до -1,2 º vert; от -4,7 º до 0 º lat);

- Туловищный отдел:

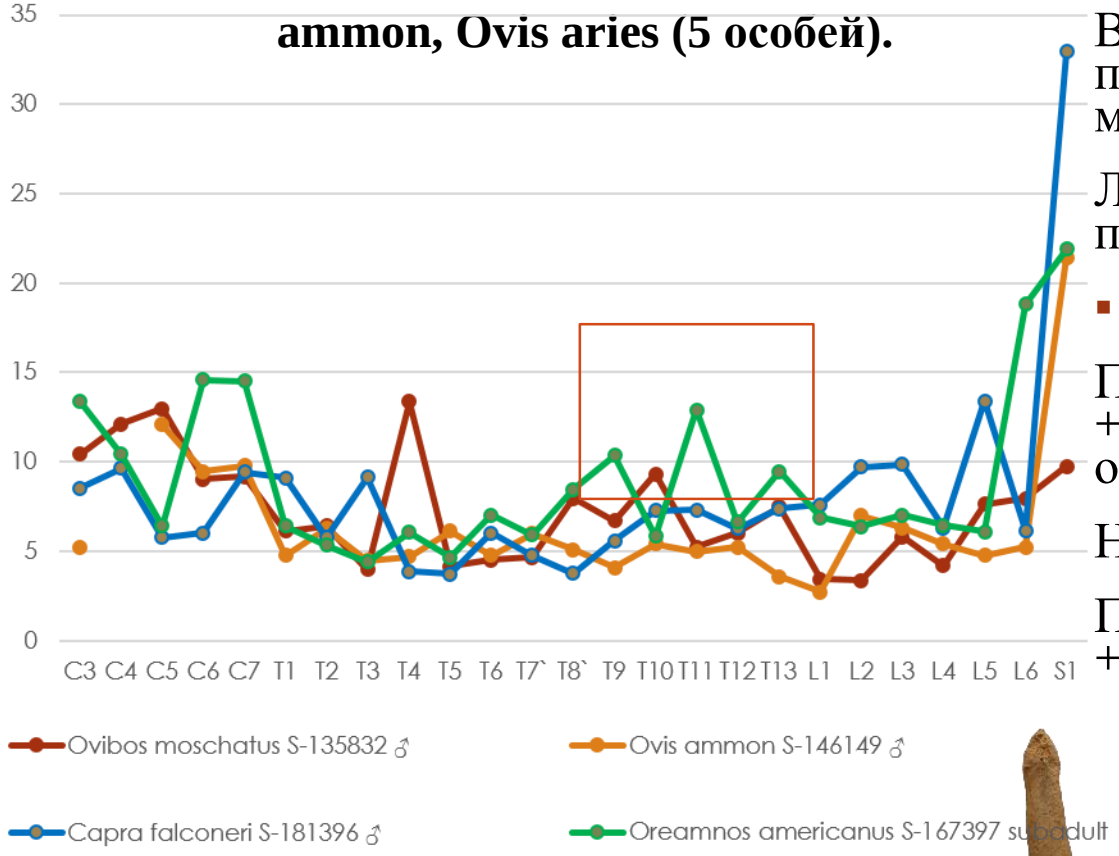
Поясничный отдел средний по отряду при 6 поясничных позвонках (коровы -0,8%, -1,2%, африканский буйвол -2,2%), сокращен при 5 (бизон, зубр ~-7,5%) и 4 позвонках (гаур -6,3%);

Подвижность в пояснице (до -20 º у бизона, зубра, гаура, азиатского буйвола и одной из коров) и суставе с крестцом сильно ограничена;

Шейный и туловищный отдел у Syncerus caffer

Козьи

Изучены: Capra falconeri, Oreamnos americanus, Ovibos moschatus, Ovis ammon, Ovis aries (5 особей).



- Шейный отдел:

Укорочен у всех представителей; сильно у овцебыка (от -15,2%), в меньшей степени у овец, снежной козы, мархура (от -10,7% до -7,9%) и архара (-3%);

Вертикальная составляющая подвижности понижена у диких представителей (от -3,3 º до -0,3 º) и несколько повышена у мериносов (+0,9 º; +1,4 º; +2,2 º);

Латеральная понижена у всех (от -5,8 º до -3,7 º у диких) представителей, кроме снежной козы (+0,6 º).

- Туловищный отдел:

Поясничный отдел удлинен у овец при L1-L7 (от +6,9 до +8,5%), слегка удлинена у всех прочих при L1-L6 (от +0,7% у овцебыка до +3,5% у мархура);

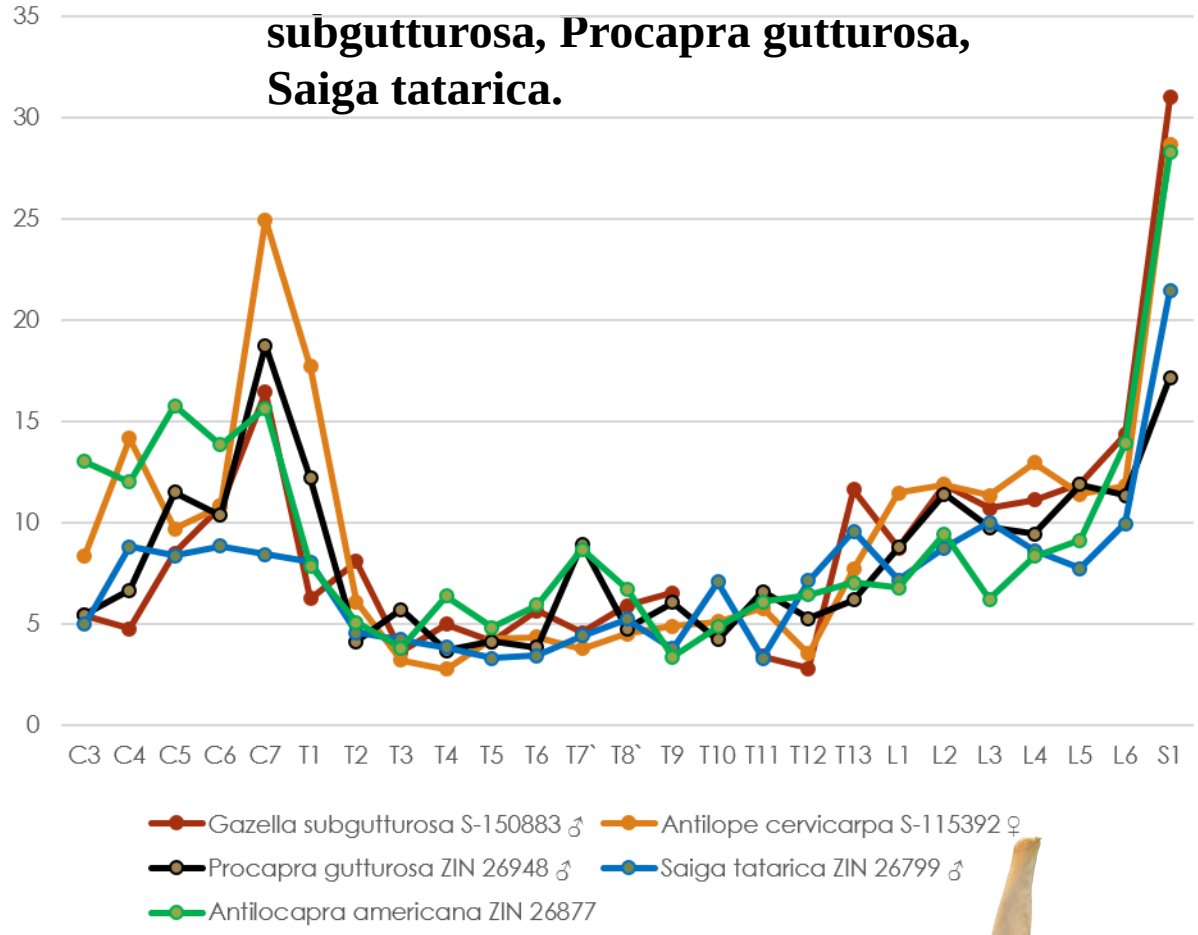
Наибольшая подвижность в области холки у овцебыка;

Подвижность в крестце увеличена у всех представителей (от +1,7 º до +14 º), кроме овцебыка (-10 º);

Шейный и туловищный отдел у Ovibos moschatus

Мелкие антилопы и вилорог

Изучены: Antilocapra americana, Antilope cervicarpa, Gazella subgutturosa, Procapra gutturosa, Saiga tatarica.



- Шейный отдел:

Несколько укорочен у сайгака (-4,6%); несколько удлинен у остальных (от +1,4 до +4,6%);

Подвижность заметно понижена у сайгака и джейрана (-3,4º и -2,6 º vert; -5,8 º и -4,4 º lat) и несколько повышена у вилорога и гарны (+1,7 º и +3 º vert; +1,8 º и 2,8 º lat)

- Туловищный отдел:

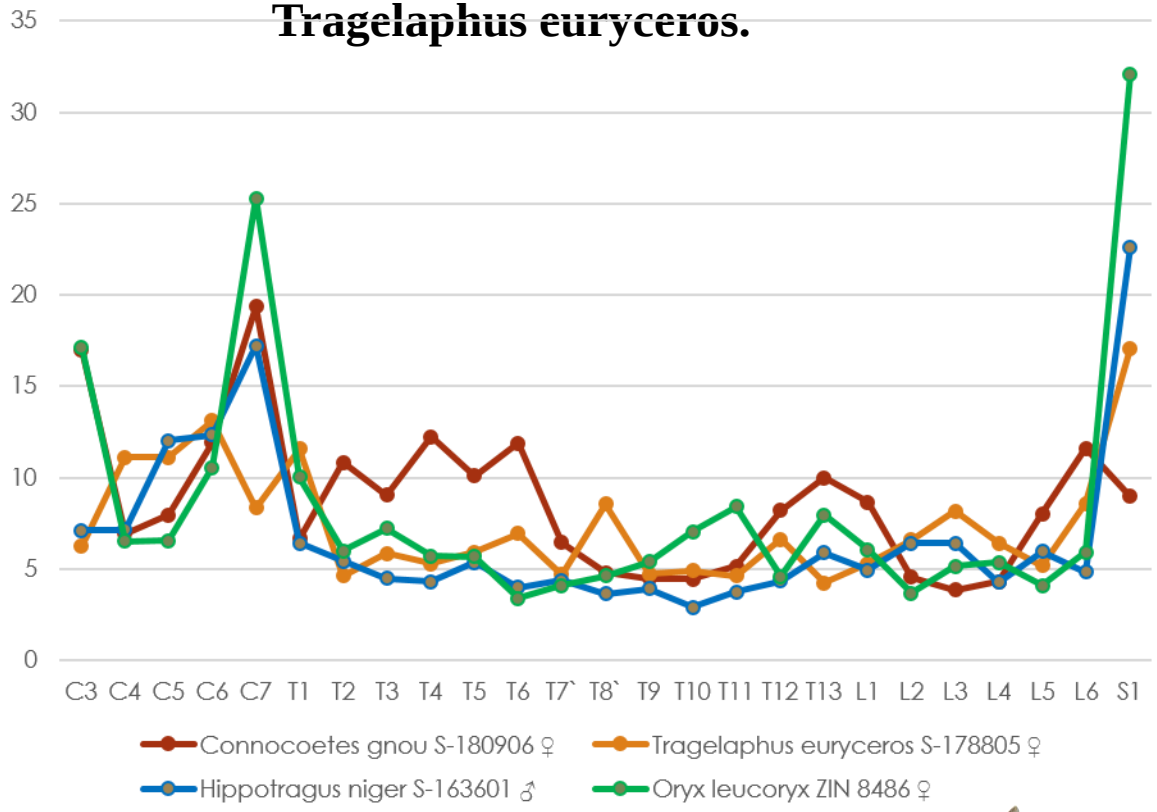
Поясничный отдел несколько удлинен (от +1,6% до +3,4%);

Суммарная подвижность в пояснице наибольшая в отряде среди адаптированных к прыжково-скоростной форме бега джейрана и гарны (+39 º), заметно ниже у бегающих скоростной формой (+13 º у сайгака, ~+20 º у вилорога и дзерена);

Шейный и туловищный отдел у Saiga tatarica

Крупные антилопы

Изучены: Connocoetes gnou, Hippotragus niger, Oryx leucoryx, Tragelaphus euryceros.



- Шейный отдел:

На уровне средних у черной антилопы и орикса (-2,6%; -0,7%), укорочены у бонго и гну (-6,9%);

Подвижность несколько понижена у черной антилопы и бонго (-0,9 º vert; -2,2 º и -2,7 º lat) и несколько повышена у орикса и гну (+1,4 º и +0,4 º vert; +2 º и +0 º lat)

- Туловищный отдел:

Поясничный отдел средний по отряду (-0,5% у гну +2% у остальных);

Для гну характерна заметно повышенная подвижность в области холки;

Суммарная подвижность в пояснице заметно сокращена у адаптированного к полутяжелой форме бега гну (-9,6 º), несколько снижена у черной антилопы и бонго (-5 º; -3,1 º), несколько повышена у орикса (+2 º);

В сочленение с крестцом у гну подвижность сильно ограничена (-10 º), а у орикса, напротив, заметно повышена (+12,3 º).

Шейный и туловищный отдел у Connocoetes gnou

Надежность оценки латеральной подвижности

Овцы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 5 овцах (3 породы меринос) из коллекций ЗММУ, ЗИН, ИПЭЭ

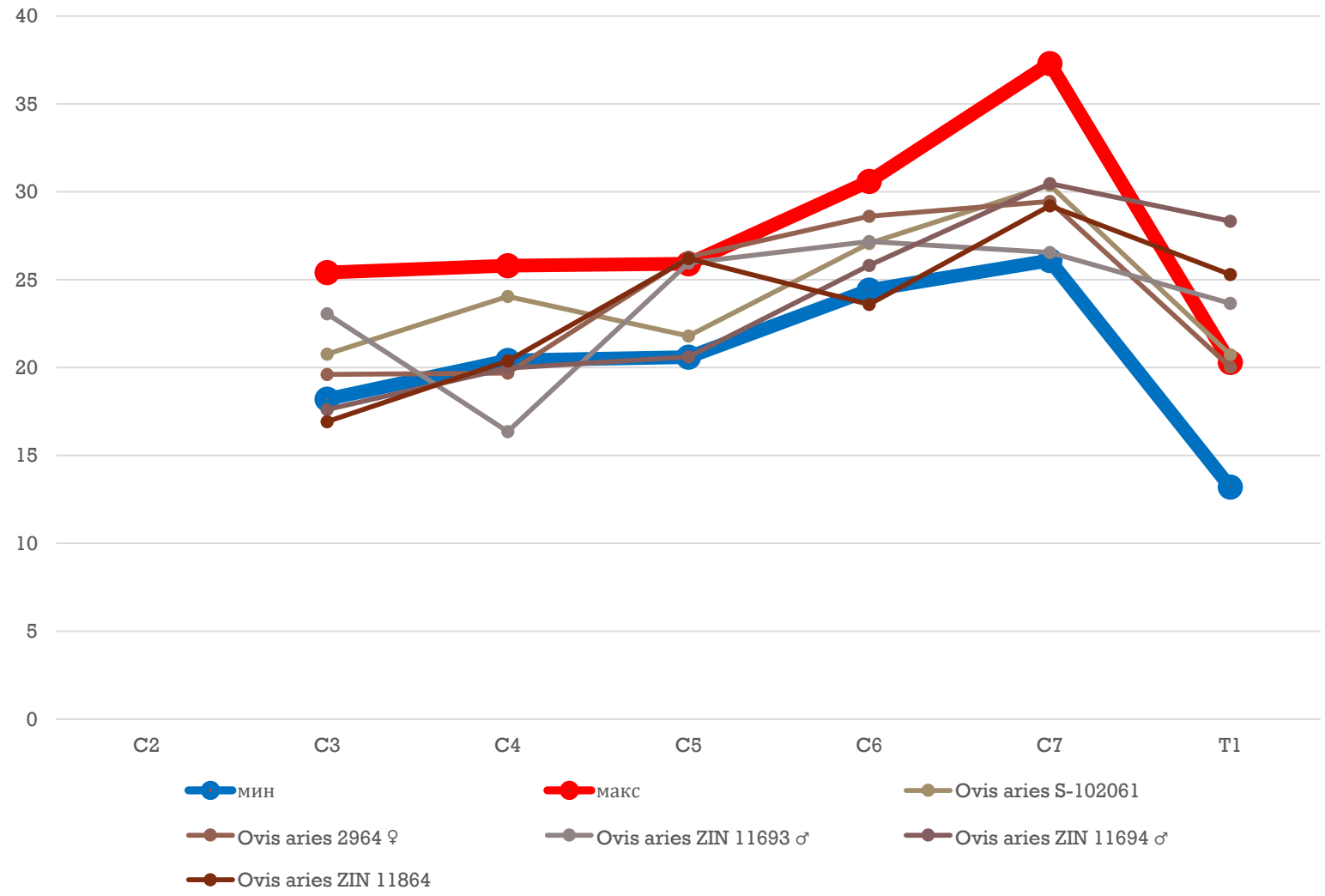


График латеральной подвижности (град.) в шейном (C2-T1) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки латеральной подвижности

Коровы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 2 коровах из коллекций ЗММУ и ИПЭЭ

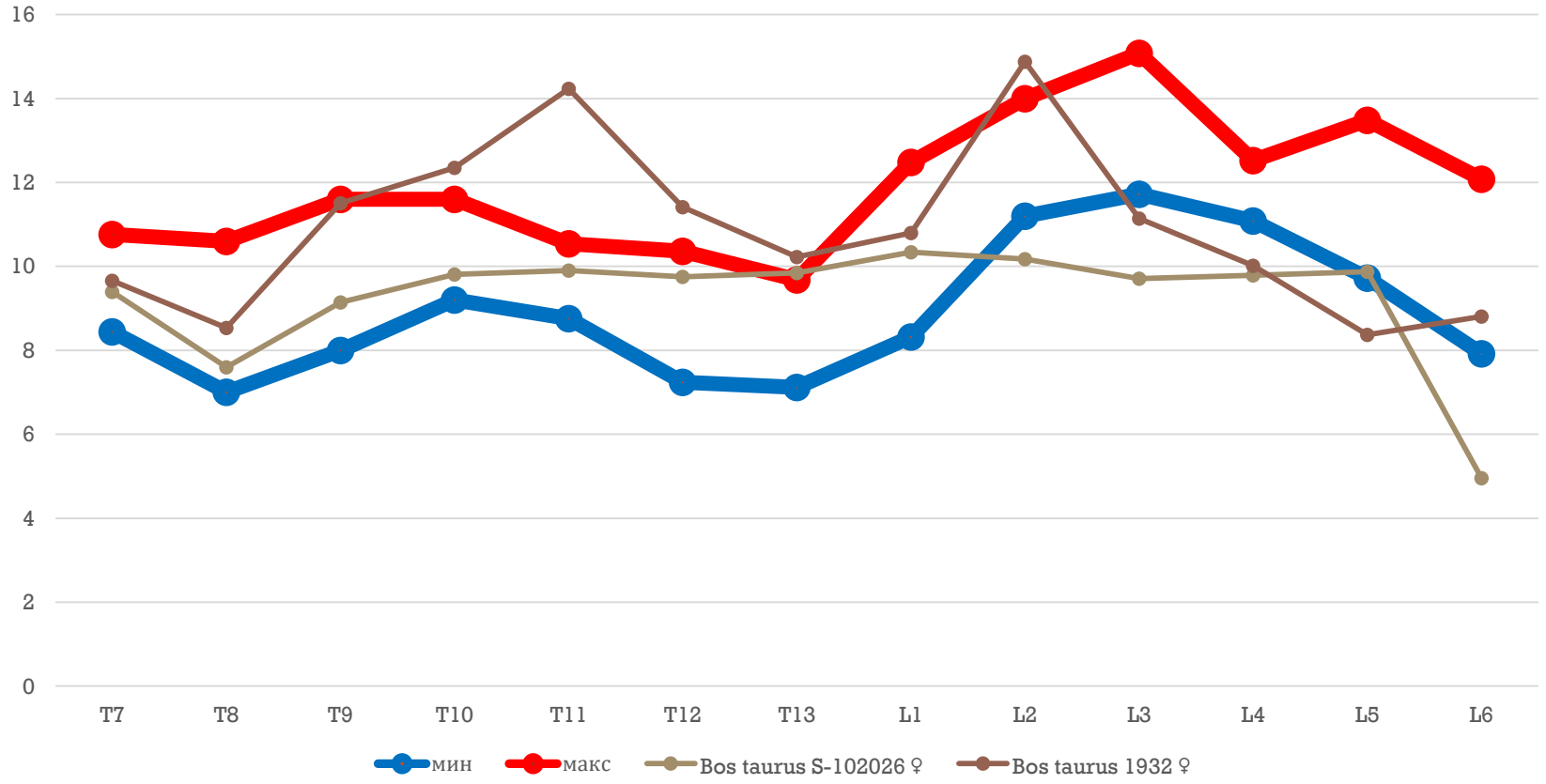


График латеральной подвижности (град.) в предкрестцовом (T7-L6) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки латеральной подвижности

Свиньи

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 2011);
- Проверена замерами на 2 домашних свиньях и 2 кабанах из коллекций ЗММУ, ЗИН и ИПЭЭ

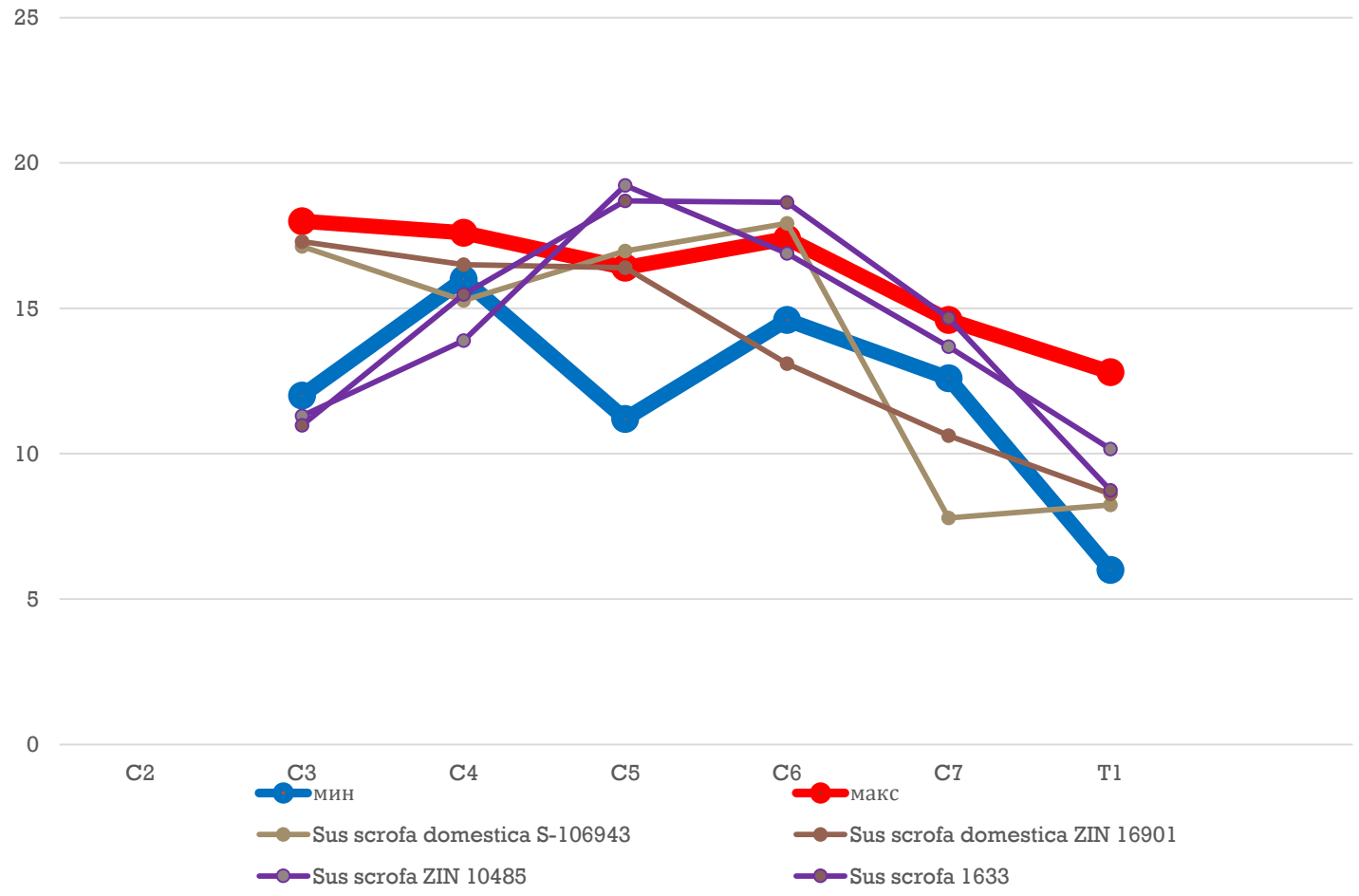


График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом (C2-L6) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки осевого скручивания

Овцы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 5 овцах (3 породы меринос) из коллекций ЗММУ, ЗИН, ИПЭЭ

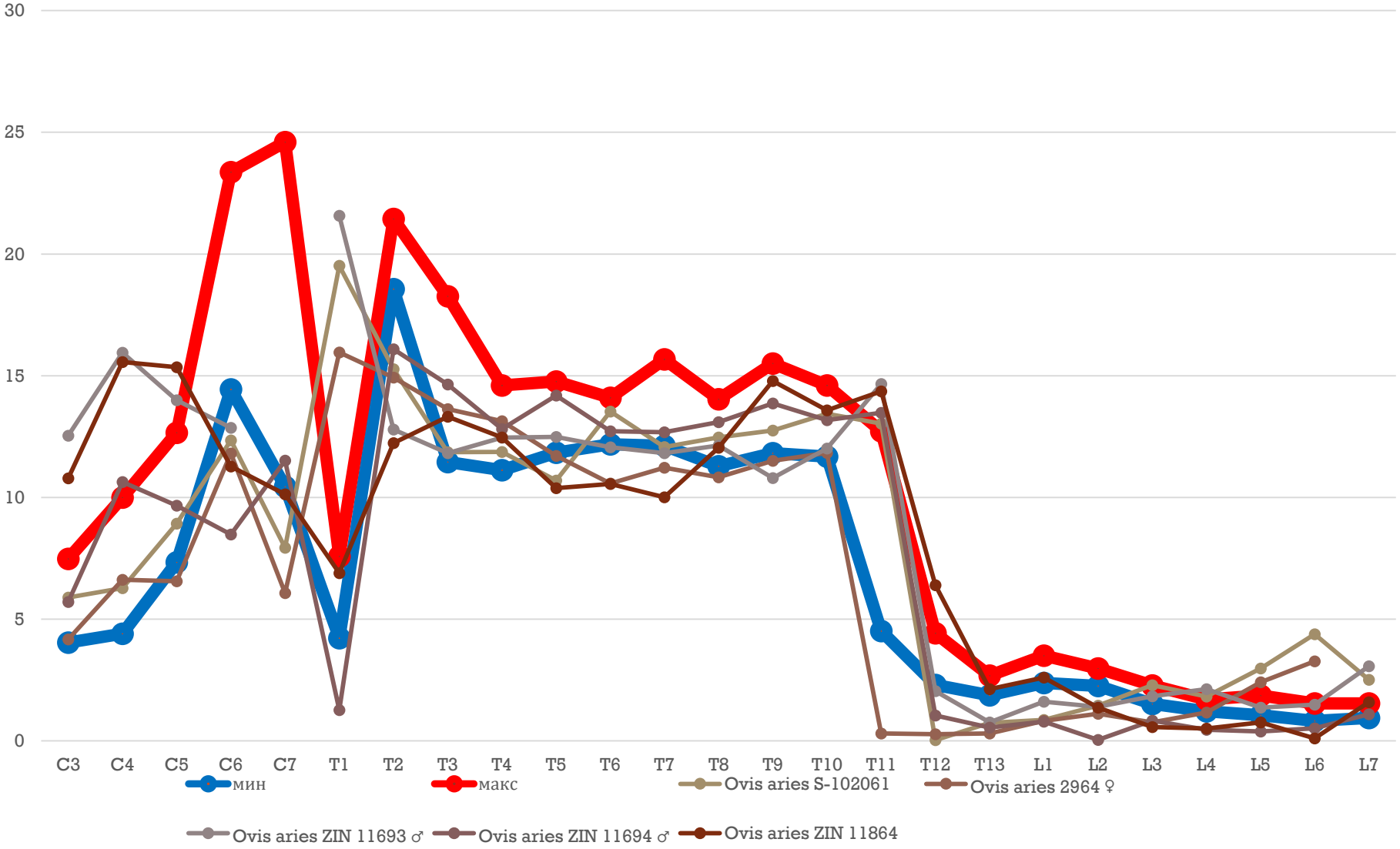


График осевого скручивания (град.) в предкрестцовом (C2-L7) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки осевого скручивания

Коровы

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 1997);
- Проверена замерами на 2 коровах из коллекций ЗММУ и ИПЭЭ

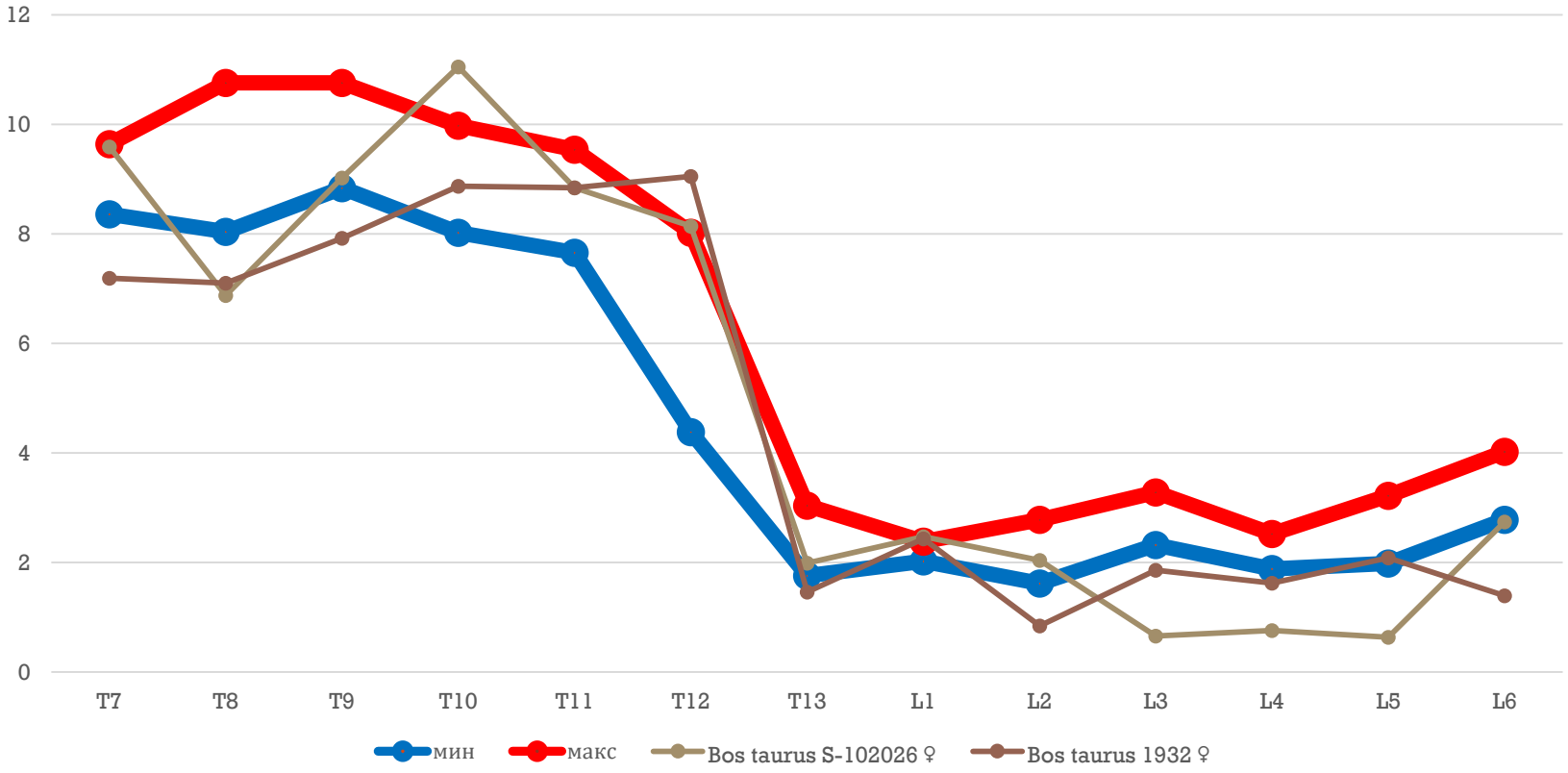


График осевого скручивания (град.) в предкрестцовом (T7-L6) отделе для 2 коров. Синим и красным обозначены границы модельных данных

Надежность оценки осевого скручивания

Свиньи

- Модельные данные взяты из статьи Вилке и др. (Wilke et al., 2011);
- Проверена замерами на 2 домашних свиньях и 2 кабанах из коллекций ЗММУ, ЗИН и ИПЭЭ

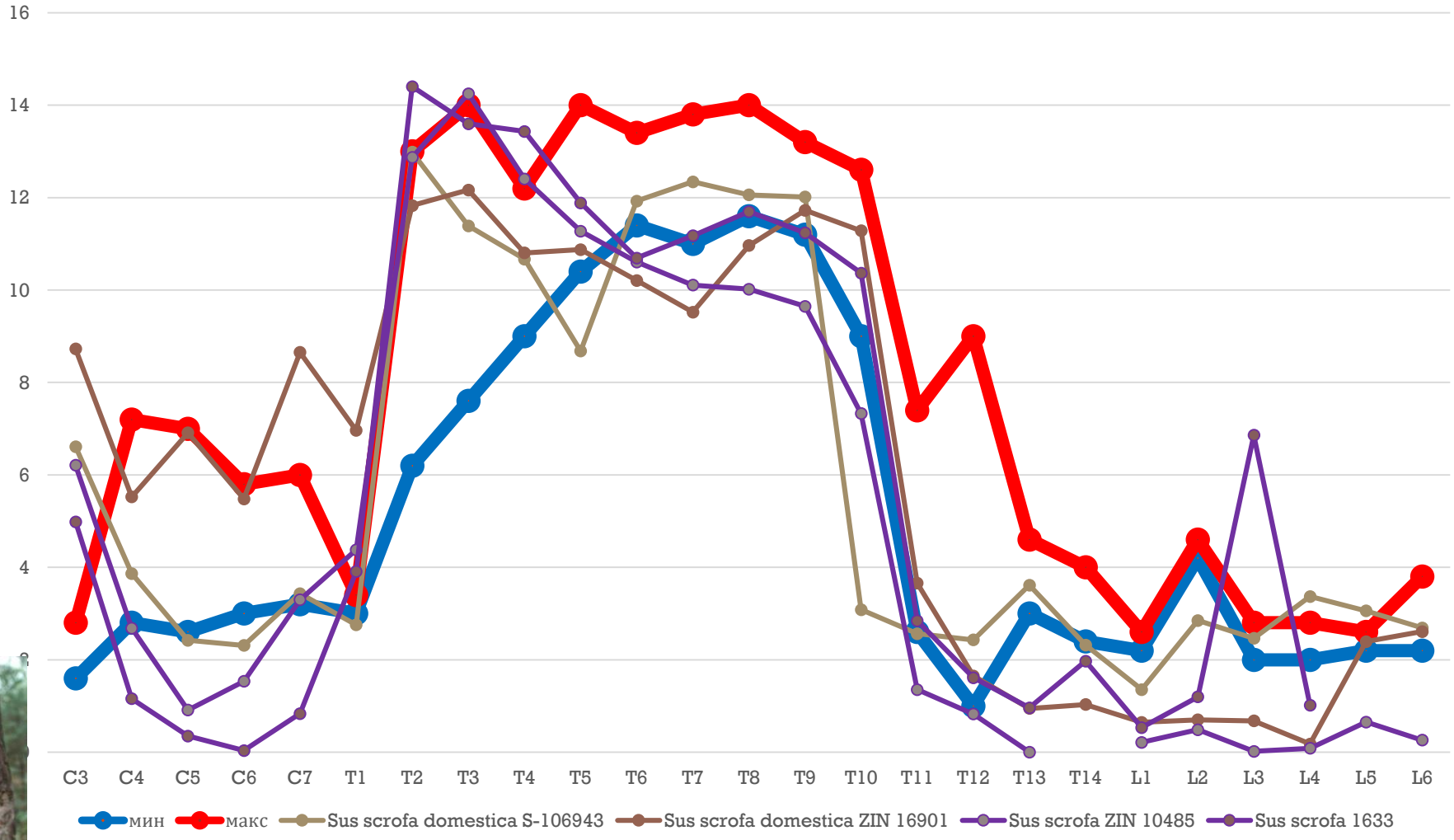


График вертикальной подвижности (град.) в предкрестцовом (C2-L6) отделе для 5 овец. Синим и красным обозначены границы модельных данных