

О ВАРИАБЕЛЬНОСТИ ШИРИНЫ ШАГА ЗАУРОПОД

Ляховецкий В.А.

Институт Физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург

V_la2002@mail.ru

Как правило, у четвероногих животных, благодаря более выраженному супраспинальному контролю, моторный репертуар передних конечностей разнообразнее, чем у задних. Можно предположить, что больший супраспинальный контроль будет проявляться в меньшем автоматизме движений передних конечностей и при выполнении относительно простой моторной задачи – локомоции. О степени автоматизма может говорить вариабельность некоторых показателей движений. Так, вариабельность ширины шага передних конечностей мышей и крыс статистически значимо выше, чем у задних (рис. 1).

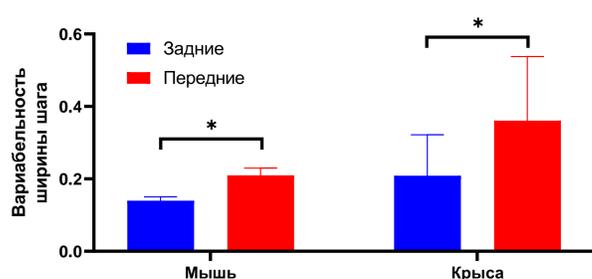


Рис. 1. Вариабельность ширины шага мышей и крыс (Amende et al., 2005; собственные данные).

При исследованиях локомоции значительное внимание уделяется параметрам, регистрируемым в сагиттальной плоскости, например, длине шага, временным взаимоотношениям фаз опоры и переноса конечностей, характеризующим аллюр животного. Параметрам, регистрируемым во фронтальной плоскости, в частности, ширине шага задних и, особенно, передних конечностей посвящено значительно меньше работ (рис. 2, 3). По-видимому, зауроподы – единственная группа животных, для которой по литературным данным можно составить представление о вариабельности ширины шага передних и задних конечностей, что и составило цель данной работы.

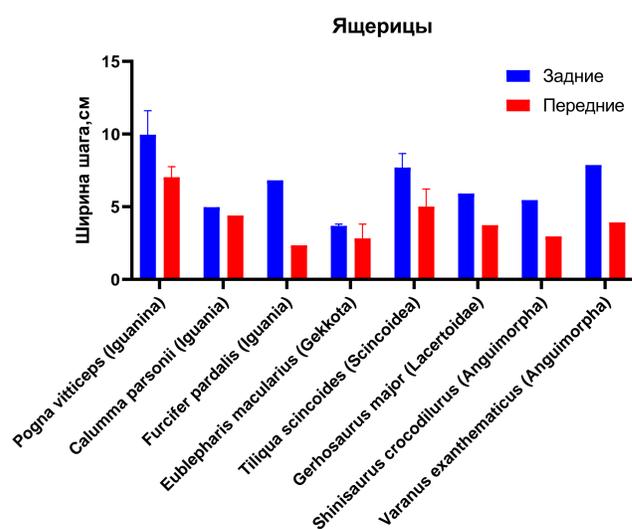


Рис. 2. Ширина шага некоторых современных ящериц (по Kubo, 2010).

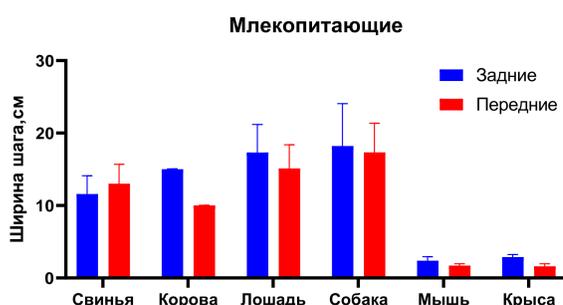


Рис. 3. Ширина шага некоторых современных млекопитающих (Stavrakakis, 2014; Schmid et al., 2009; Weishaupt et al., 2010; Gundemir et al., 2020; Amende et al., 2005; Kalinina et al., 2020).

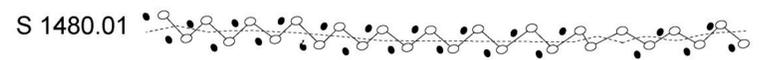


Рис. 4. Цепочка шагов титанозавра (Meyer et al., 2018).

Для статистического анализа были отобраны цепочки следов зауропод, содержащих не менее 7 последовательных шагов каждой конечности из работ (Santos et al., 1994; Castanera et al., 2012; Mazin et al., 2016, 2017; Xing et al., 2016, 2021; Meyer et al., 2018, рис. 4). Ширину шага определяли согласно схеме (Marty, 2008). Вариабельность каждого шага оценивалась как отношение ширины этого шага к средней ширине шага данного пояса конечностей в данной цепочке шагов. Нормальность распределений величин оценивали по критерию Шапиро-Уилка. Достоверность отличий между вариабельностью ширины шага передних и задних конечностей оценивали с помощью двухвыборочного F-теста для дисперсий или теста Брауна-Форсайта для нормально и ненормально распределенных величин соответственно. Коэффициент вариабельности определяли как отношение стандартного отклонения к среднему значению величины.

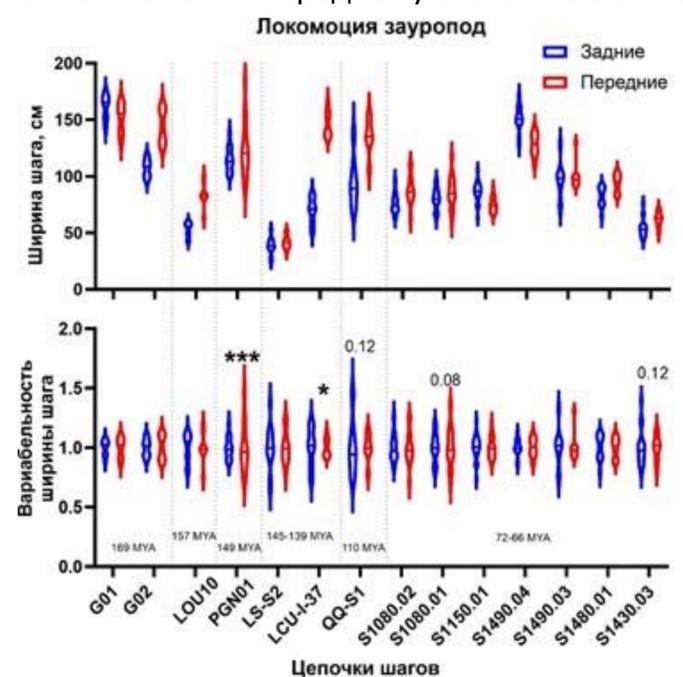


Рис. 5. Вариабельность ширины шага зауропод.

Показано (рис. 5), что для цепочек следов LCU-I-37 (берриас), QQ-S1 (альб) и S1430.03 (средний маастрихт) коэффициент вариабельности ширины шага задних конечностей выше, чем передних (0.16 против 0.07, $p=0.04$; 0.24 против 0.12, $p=0.12$; и 0.16 против 0.10, $p=0.12$, соответственно). Напротив, для цепочек следов PGN01 (ранний титон) и S1080.01 (средний маастрихт) коэффициент вариабельности ширины шага задних конечностей ниже, чем передних (0.10 против 0.20, $p=0.009$; и 0.12 против 0.17, $p=0.08$, соответственно).

Таким образом, цепочки следов зауропод – уникальный экспериментальный материал, позволяющий получить важные сведения о локомоции древних четвероногих. Полученные отличия коэффициента вариабельности ширины шага передних и задних конечностей подтверждают существенную роль не только передних (предположительно ведущих у современных четвероногих), но и задних конечностей (Christiansen, 1997) в организации локомоции зауропод. Между тем, проблема вариабельности различных параметров локомоции несомненно требует дальнейшего изучения.