

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/356541576>

# ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ. Книга 1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ АНТРОПОФИЗИОЛОГИЯ. Часть II: экспериментальная модель адаптации К 3....

Preprint · November 2021

CITATIONS

0

READS

2

4 authors, including:



**George Belkaniya**

Laboratory medical expert systems "Anthropos Systems Lab.", Ukraine, Vinnitsa

149 PUBLICATIONS 144 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



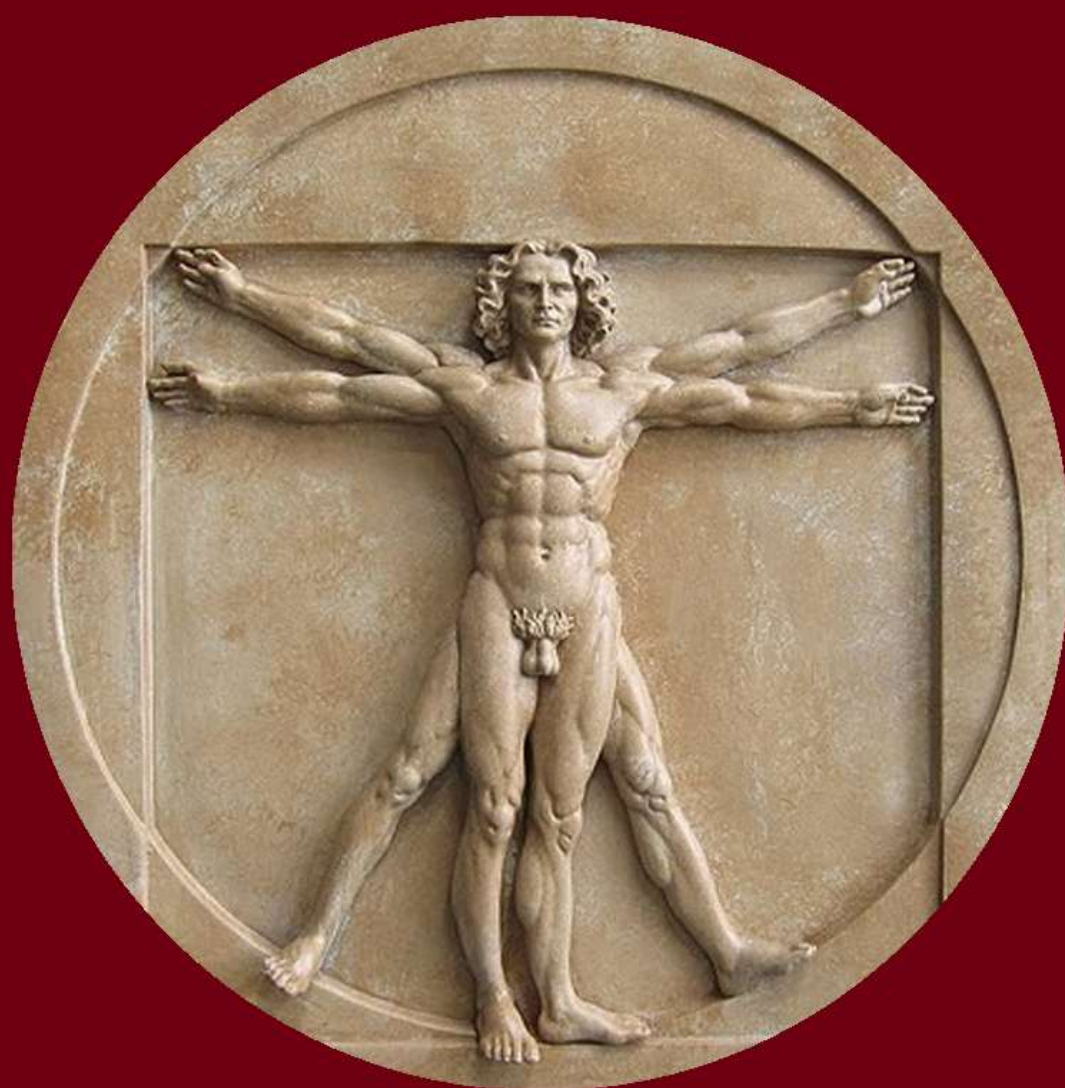
ОБЩАЯ МЕДИЦИНА [View project](#)



ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПРИМАТОЛОГИЯ [View project](#)

**ОЧЕРКИ  
ПО  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ  
И  
КЛИНИЧЕСКОЙ  
АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ**

**Книга 1**



# ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ

*Авторский коллектив:*

Г.С. Белкания, В.А. Дарцмелия, Л.Р. Диленян, Д.Г. Коньков,  
Л.Г. Пухальская, И.В. Гвинджилия, Ю.Н. Курочкин, А.С. Багрий,  
А.Н. Демин

*Под редакцией профессора, доктора мед. наук Г.С. Белкания*



*Винница - 2021*

# ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ



## КНИГА ПЕРВАЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ АНТРОПОФИЗИОЛОГИЯ *Часть II* *Экспериментальные модели адаптации к земной гравитации*

Г.С.Белкания, Ю.Н.Курочкин, В.А.Дарцмелия, А.Н.Демин

**Очерки по экспериментальной и клинической антропологии.** Книга 1. Экспериментальная антропология. *Часть II: экспериментальные модели адаптации к земной гравитации* – Монография – Под. ред. проф. Г.С.Белкания / Г.С.Белкания и др. – Винница, 2021 – 264 с.

В «Очерках» (Книга 1. Часть II) обосновывается представление о том, что поза животного является определенной формой опосредования влияния земной силы тяжести, которая определяет видовые для приматов особенности роста, физического развития и соматической конституции организма и организацию функциональной системы антигравитации (ФСА). Отсюда определяется адекватность использования обезьян в исследованиях по гравитационной биологии и физиологии. Представлены сравнительные наиболее полные и систематизированные данные по соматометрической и соматотипологической характеристике роста обезьян в обычных условиях, а также по условиям позного усиления (ортоградная бипедия) и ослабления (проноградная квадрипедия) влияния земной гравитации.

Показано, что относительное увеличение позного влияния земной гравитации у обезьян в условиях экспериментальной бипедии усиливает ростовой процесс в целом. При этом, усиливается поперечная асимметрия развития основных компонентов тела по верхним и нижним конечностям, формируется характерная геометрия позвоночника, формируются соматические типы с сильно развитыми костным, мышечным и жировым компонентами. Все это отражается в высоком общем уровне развития по интегральному показателю – соматическому профилю физического развития (СПФР). Получены четкие данные о противоположной направленности динамики ростовых характеристик и физического развития у обезьян при их развитии в условиях проноградной позной статики и четвероногой локомоции, которые по своим биомеханическим условиям соответствуют относительному уменьшению влияния земной гравитации на соматические системы организма.

Рассматриваются функциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы и терморегуляции у обезьян в условиях бипедии, особенно в связи с представлением о том, что антигравитационное напряжение по гидростатическому фактору кровообращения при прямохождении является у приматов (человек, обезьяна) физиологической основой формирования артериальной гипертонии.

Конструктивность представления о ФСА показана в исследованиях по моделированию физиологических эффектов «пониженной гравитации» на стенде с наклонным вывешиванием обезьян («лунный стенд»).

## ОГЛАВЛЕНИЕ

## Введение 5

## ОЧЕРК 5.

Соматометрическая характеристика роста обезьян в естественных  
позных условиях влияния земной гравитации 8

- 5.1. Соматометрические исследования (методические подходы) 8
  - 5.2. Рост и масса тела 15
  - 5.3. Скелет корпуса тела и конечностей 17
  - 5.4. Череп 21
  - 5.5. Мышцы корпуса тела и конечностей 22
  - 5.6. Жир корпуса тела и конечностей 28
    - 5.7. Дентальная система 30
    - 5.8. Развитие семенников 34
  - 5.9. Корреляционные характеристики динамики соматического роста 35
  - 5.10. Предефинитивная и дефинитивной стадии как ключевые определения онтогенетического развития 44

## ОЧЕРК 6

Соматотипологическая характеристика физического развития обезьян  
в естественных позных условиях влияния земной гравитации 56

- 6.1. Соматотипологические исследования (методические подходы) 57
- 6.2. Структура соматических типов по возрастным периодам 70
- 6.3. Возрастная динамика формирования соматических типов 72
- 6.4. Соматический профиль физического развития обезьян и его возрастная динамика 96

## ОЧЕРК 7

Рост и физическое развитие обезьян в экспериментальных условиях  
позного усиления (ортоградная бипедия) и ослабления  
(проноградная квадрипедия) влияния земной гравитации 103

- 7.1. Общая характеристика постановки исследования, экспериментальных моделей и методов анализа данных 103
- 7.2. Соматометрическая характеристика роста у обезьян в условиях экспериментальной бипедии и квадрипедии 108
- 7.3. Возрастная динамика поперечной и межсегментарной асимметрии развития конечностей 127
- 7.4. Характеристика соматической конституции у бипедов и квадрипедов 131
- 7.5. Соматический профиль физического развития у бипедов и проноградов 137
- 7.6. Морфологические проявления адаптации позвоночника у обезьян в условиях бипедии 137
- 7.7. Рудиментация шерстного покрова как соматическое проявление организменной адаптации у обезьян к условиям бипедии 148

## ОЧЕРК 8

### Функциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы обезьян к экспериментальным условиям позного усиления (ортоградная бипедия) влияния земной гравитации 153

8.1. Возрастная и сезонная динамика кровообращения у обезьян в естественных позных условиях влияния земной гравитации 156

8.1.1. Артериальное давление (АД) 157

8.1.2. Центральная и периферическая гемодинамика 161

8.2. Функциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы обезьян в условиях экспериментальной бипедии 170

8.3. Артериальная гипертония как проявление адаптации сердечно-сосудистой системы к усилению влияния гравитационного фактора кровообращения при прямохождении 184

## ОЧЕРК 9

### Моделирование физиологических эффектов пониженного влияния земной гравитации («лунный стенд») 197

9.1. Моделирование снижения влияния земной гравитации на стенде с наклонным выешиванием обезьян 199

9.2. Общая характеристика «синдрома гипогравитации» 202

9.3. Система крови в симптомокомплексе вегетативных расстройств 228

9.4. Состояние ортостатической регуляции кровообращения 233

ЛИТЕРАТУРА 250

## Введение

Исследование ведущих факторов онтогенеза является актуальным направлением исследований для дальнейшей разработки теории развития. Необходимые для нормального роста и развития факторы, как известно, разделяются на две основные группы - генетические и средовые. Исследования последних десятилетий со всей очевидностью свидетельствуют о том, что именно эти группы факторов определяют рост и развитие организма на основе сосуществования и взаимодействия в динамике гармоничных системных реализаций [Крылов, Кулакова, 1974; Никитюк, 1978; Аршавский, 1982; 1986; Аджимолаев, 1989], составляющих сущность онтогенеза и наиболее полно раскрывающихся в динамике онтогенетического процесса. Это обосновывает целесообразность онтогенетического подхода для установления биологической значимости того или иного фактора в процессе роста и развития организма. Эффективность использования такого подхода была показана при установлении биологической значимости ряда средовых факторов (алиментарного, температурного, гипоксии, гипокинезии и др.) на динамику роста, физическое развитие, продолжительность жизни и другие характеристики организма животных [Комфорт, 1967; Аршавский, 1975; Фролькис, Мурадян, 1988]. Весьма результативным оказалось использование онтогенетического подхода и в исследованиях значения гравитационного фактора для роста и развития растений [Парфенов, 1982], а также для отдельных этапов пренатального и постнатального развития животных организмов [Смитт, 1975; Аршавский, 1979; Серова, 1988; Серова, Денисова и др., 1988; Скуратова, Оганов и др., 1988].

Выбор онтогенетической модели для изучения формообразующего значения позного опосредования силы тяжести на любом виде животных и, в частности, у приматов определяет необходимость достаточно подробной видовой характеристики роста организма (и его отдельных частей тела), физического развития и формирования соматической конституции. При этом выбор в качестве исследуемого экспериментального объекта обезьян обосновывается сходством формы общей кривой роста и продолжительности онтогенеза у человека, антропоморфных и низших обезьян [Шмальгаузен, 1935; Бунак, 1940, 1946; Лакин, 1947; Донован Б.Т., ван дер Верф тен Бош, 1974; Таннер, 1979]. Тогда как у грызунов, диких и домашних животных кривые роста, как отмечено, носят иной характер [Шмальгаузен, 1935, 1964; Бунак, 1941; Tanner, 1962; Bourne, 1975; Таннер, 1979].

Адекватность использования низших обезьян в качестве фило-онтогенетической модели для экспериментального изучения влияния силы тяжести Земли на рост, физическое развитие и конституцию организма обосновывается, с одной стороны, филогенетически обусловленным сходством морфо-функциональных характеристик у приматов, особенно связанных с позной статикой и отражающих особенности видовой адаптации основных систем организма по гравитационному фактору [Белкания, 1982]. С другой стороны, онтогенетическая адекватность этой модели определяется, как отмечалось выше, сходством в определенной последовательности и сопоставимости характера и длительности основных периодов роста в постнатальном онтогенезе у обезьян с таковыми у человека.

В проведенных исследованиях роста и развития обезьян, в частности макак [Lashley, Watson, 1913; Hartman, 1932; Foley, 1934; Schultz, 1937; Bourne, 1975] было обращено внимание на то, что удлинение периода роста и развития до начала полового созревания и длительный период роста у приматов является филогенетически уникальным явлением [Schultz, 1956; Гурфинкель, Коц, Шик, 1965]. Поэтому "отставание" в начальном периоде развития человека, являясь характерной особенностью "затяжного" детства приматов вообще, затрудняет любую прямую аналогию с ростом и созреванием грызунов [Комфорт, 1967; Таннер, 1979] и, по-видимому, других видов животных.

Длительный период роста, задержка времени наступления половой зрелости, выраженное увеличение скорости роста в юношеский период (пубертатный «скачок»), а также сходство с человеком в анатомическом строении ряда систем и репродуктивной функции, наряду с другими биологическими особенностями, могут быть приняты как одна из существенных таксономических характеристик отряда приматов, выделяющих человека и обезьян среди других видов животных [Бунак, 1941, 1946; Дюльдин, 1976; Комфорт, 1967; Харрисон и др., 1979; Watts, 1985]. Подчеркивается, что такое совпадение закономерностей роста обезьян и человека, по-видимому, не случайно и является филогенетически значимым [Бунак, 1941; Лакин, 1947; Tanner, 1962]. Однако продолжает оставаться открытым вопрос о том, что же лежит в основе и какие основные факторы (генетические и средовые) или характер их взаимодействия определяют такое совпадение.

И хотя использованные экспериментальные условия могут лишь весьма условно экстраполироваться на условия влияния планетной силы тяжести, тем не менее, уже и имеющиеся данные свидетельствуют о весьма существенном значении гравитации для всего морфофункционального комплекса организма. При этом достаточно высокая сопоставимость модельных эффектов с таковыми, например, в невесомости [Генин, Какурин, 1972] подтверждает опосредованный характер влияния гравитации на организм и значение в этом опосредовании положения тела по отношению к вектору силы тяжести, т.е. характерные для того или иного вида животных позную статику и локомоцию.

Экспериментальное моделирование на этой основе, подкрепленное представлением о функциональной системе антигравитации – ФСА [Белкания, 1982], расширяет возможности исследований изменчивости гравитационного воздействия в естественных условиях жизни наземных животных и определяет необходимость сравнительного анализа онтогенеза, на всем протяжении которого фактически реализуется морфо-функциональный процесс адаптации к опосредованному через позную, локомоторную, весовую, гидростатическую и другие составляющие влиянию силы тяжести. Отсюда понятно, что наиболее динамично формообразовательное взаимодействие с силой тяжести происходит в процессе роста и развития организма, когда прогрессивно увеличиваются линейные размеры и масса тела, а также формируются характерные видовые формы позного опосредованного влияния силы тяжести. Именно последние обуславливают и определенную онтогенетическую этапность в формировании морфологических и функциональных проявлений антигравитационной функции основных систем и организма в целом [Аршавский, 1967, 1986; Белкания, 1982; Белкания, Курочкин, Рахманов и до., 1987].

Характерная для человека этапность формирования позной статики и локомоции, начиная от лежания и ползания и кончая прямохождением и прямохождением, несомненно, определяет значительно больший по сравнению с животными с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией диапазон изменчивости условий воздействия силы тяжести в процессе роста и развития (подробнее см. в Очерках 1 и 4). Это определяет особый интерес к раскрытию биологических закономерностей онтогенетической адаптации организма человека к характерным для его развития этапным изменениям относительного влияния силы тяжести на протяжении предефинитивной стадии постнатального онтогенеза (онтогенетическая модель). Однако, изучение этого влияния на людях по понятным основаниям, в том числе и этического порядка, исключает какое-либо вмешательство в естественные условия процессов роста и развития человека. Чем чревато может быть такое вмешательство, впечатляюще демонстрируют известные истории о т.н. «детях-волках», которые в силу разных обстоятельств вырастали в среде животных (подробнее см. в Очерке 4). Данное обстоятельство определяет особый интерес к экспериментальным моделям на животных и, прежде всего, к обезьянам по следующим соображениям.

Основное из них - это эволюционная подготовленность данного вида животных к полувертикальной и вертикальной статике и локомоции, что, как отмечалось выше, определило ряд соответствующих морфологических и функциональных преобразований в их организме [Нестурх, 1960; Жеденов, 1962; Кацитадзе, 1976; Данилова, 1979, Белкания, 1982].



И хотя эволюционный барьер на пути становления ортоградной позной статики и прямохождения у антропоморфных и, особенно у низших обезьян, закрепил как бы незавершенный и промежуточный характер преобразования их позы, это ни в коей мере не нивелирует уникальность обезьян как экспериментального объекта, обладающего наиболее сходной с человеком формой позного взаимодействия с земной силой тяжести.

Более того, отмеченные обстоятельства определили возможность исследования значения альтернативных форм позного опосредования влияния силы тяжести на рост и физическое развитие обезьян на протяжении всего периода постнатального онтогенеза. При этом ортоградная позная статика и бипедия рассматриваются как условие относительного усиления влияния силы тяжести на организм, а проноградная позная статика и квадрипедия – как относительное ослабление этого влияния. Конструктивность представления о ФСФ и позном опосредовании влияния земной гравитации [Белкания, 1982] позволили реализовать физиологические эффекты невесомости на модели с наклонным вышиванием вывешиванием обезьян («лунный стенд»). Реализация такой возможности и анализ динамики соматического развития обезьян в существенно различающихся биомеханических позных условиях взаимодействия с силой тяжести и явились основным содержанием экспериментальных моделей адаптации к земной гравитации, данные по которым рассматриваются в настоящей книге.

## ОЧЕРК 5

### Соматометрическая характеристика роста обезьян в естественных позных условиях влияния земной гравитации

Я старался по мере сил доказать мою теорию, и, мне кажется, мы должны признать, что человек со всеми его благородными качествами, с его божественным умом, который постиг движение и устройство Солнечной системы, словом, со всеми высокими способностями, все-таки носит в своем физическом строении неизгладимую печать низкого происхождения.

*Чарлз Дарвин*

В качестве онтогенетической модели сопоставления приводятся систематизированные и наиболее полные соматометрические характеристики роста и физического развития обезьян (самцы макаки резусы) в обычных условиях содержания, а значит и в естественных позных условиях влияния земной гравитации, на протяжении предефинитивной и дефинитивной стадии постнатального онтогенеза. Эти характеристики использовались для сопоставления с соматометрическими характеристиками роста и физического развития обезьян в условиях экспериментальных моделей позного усиления (ортоградная бипедия) и ослабления (проноградная квадрипедия) влияния земной гравитации.

#### **Подходы и методы соматометрических исследований**

В исследованиях биологических закономерностей роста и развития животных в постнатальном онтогенезе прослеживаются два основных подхода в систематизации получаемых данных и выделении соответствующих возрастных периодов. Первый подход основан на констатации неравномерности роста и использовании таких динамических показателей как удельная скорость роста, абсолютный и относительный прирост, константа роста и других. Однако следует отметить, что, несмотря на достаточно широкое использование данных показателей, при проведении характеристики роста у приматов по удельной скорости роста, как правило, выделяли период полового созревания (пубертатный скачок роста), тогда как по всей предефинитивной стадии развития, в основном, отмечалась лишь генеральная направленность – уменьшение скорости роста. И хотя принципиальная возможность использования данного подхода для периодизации физического развития обезьян до остановки роста была и показана, но ограничивалась лишь характеристикой по росту и массе тела [Лакин, 1947, 1954].

Второй подход был основан на неравномерности развития различных систем организма и идентификации соответствующих возрастных групп по появлению признаков, характеризующих развитие тех или иных систем. В качестве таких признаков использовались характеристика зон окостенения дистальных частей скелета, оценка степени развития дентальной системы (по смене молочных зубов на постоянные и появлению постоянных клыков), оценка степени развития репродуктивной системы по характерным признакам состояния наружных половых органов (опущение семенников в мошонку, достижение определенного размера яичка, изменение окраски кожи промежности) и другие

события по динамике роста и физического развития [Van Wagenen, Simpson, 1954; Van Wagenen G., Catchpole, 1956; Vandenberg, 1965; Goy, Bridson, Robinson, 1982; Watts, Gavan, 1982]. Возможности событийного подхода усиливаются параллельным использованием и показателей скорости роста. Однако следует отметить, что такая возможность показана не столько экспериментально, сколько аналитически - путем сопоставления собственных данных [Држевецкая, 1971; Донован, 1974; Watts, 1985] с данными других исследователей [Van Wagenen, 1947; 1965; Van Wagenen, Catchpole, 1956; Schultz, 1960, 1969; Tanner, 1964], в которых, как правило, вошедшие в перечисленный комплекс признаки изучались отдельно и в ограниченных сочетаниях или не связывались вообще с вопросами периодизации роста и развития обезьян в постнатальном онтогенезе.

Использование синтетического подхода в характеристике ростового процесса в проведенном нами исследовании оказалось, безусловно, продуктивным в систематизации полученных данных и периодизации роста и физического развития на протяжении предефинитивной и дефинитивной стадий постнатального онтогенеза у обезьян (самцов макак резусов).

Первым основным принципом использованного подхода явилась характеристика межсистемных взаимоотношений развивающегося организма. Данная характеристика включала в себя оценку соматического развития растущего организма в целом (рост и масса тела) и отдельных его частей (голова, корпус, верхние и нижние конечности). При этом соматическая характеристика проведена с выделением основных компонентов тела (костного, мышечного и жирового), отдельно по каждому компоненту, организма в целом, его отдельных частей и в сопоставлении между собой. Такой комплексный подход позволил учесть межсистемные взаимосвязи соматических признаков организма в процессе роста. Параллельная характеристика динамики возрастного развития дентальной и репродуктивной системы расширила возможности системного подхода в изучении закономерностей физического развития обезьян.

Вторым принципом использованного подхода явилась оценка возрастной динамики роста по удельной скорости изменения прямых показателей, а также с учетом времени появления соответствующего признака (события) или по качественному изменению соответствующего события, или динамики количественного показателя роста, например, скорости роста в процессе онтогенетического развития. Данный принцип использовался как для отдельной характеристики, так и при сопоставлении динамики исследуемых признаков.

При рассмотрении полученных данных в целом на основании использованного комплексного подхода характеристики ростового процесса выделены предефинитивная и дефинитивная стадии постнатального онтогенеза и четыре периода развития в предефинитивной стадии: I - от рождения до 9 месяцев (период детства); II - старше 9 месяцев до трех лет (подростковый период); III - старше 3-х лет до пяти лет (период ускоренного роста или пубертатный); IV - старше 5-и до восьми лет (период завершения процессов роста); V - старше 8-и лет (период физиологической зрелости, дефинитивная стадия развития).

Исследование проведено на 1134 самцах макаках резусах (*Macaca mulatta*) экологического дема питомников НИИЭПиТ АМН СССР (г.Сухуми) с известной датой рождения, в возрасте от 3-х дней до 18 лет. Календарный (хронологический) возраст определялся как разность между датой соматометрического обследования и датой рождения обезьяны по данным зоотехнического отдела питомников (с округлением до месяца).

Исследуемая выборка (табл. 1) формировалась методом поперечного сечения с группировкой обезьян по возрастным классам: с интервалом в три месяца в возрасте от 3 дней до 7 лет (классы 1-28), с интервалом 12 месяцев в возрасте старше 7 лет до 14 лет (классы 29-35), в класс 36 были включены животные старше 14 лет и до 18 лет.

Программа и схема соматометрического обследования низших обезьян были разработаны на основе принятых принципов методики антропометрических исследований [Бунак, 1931; Клиорин, Чтецов, 1979]. Обследование проводилось в утренние часы, до

кормления животных. Все измерения проводились у наркотизированных (кетаминном или нембуталом) обезьян, что позволило стандартизировать условия измерений, включая соответствующую фиксацию частей тела животного, и обеспечить необходимую воспроизводимость результатов.

Таблица 5.1. Общий объем и число исследований по возрастным классам

Возрастные классы	Календарный возраст, месяцы	Количество исследований
1	0.1– 3	6
2	>3 – 6	23
3	>6 – 9	32
4	>9 – 12	16
5	>12 – 15	23
6	>15 – 18	54
7	>18 – 21	68
8	>21 – 24	88
9	>24 – 27	94
10	>27 – 30	90
11	>30 – 33	102
12	>33 – 36	48
13	>36 – 39	49
14	>39 – 42	67
15	>42 – 45	45
16	>45 – 48	20
17	>48 – 51	22
18	>51 – 54	24
19	>54 – 57	24
20	>57 – 60	21
21	>60 – 63	18
22	>63 – 66	19
23	>66 – 69	18
24	>69 - 72	13
25	>72 – 75	12
26	>75 – 78	13
27	>78 – 81	10
28	>81 – 84	7
29	>84 – 96	19
30	>96 – 108	9
31	>108 – 120	17
32	>120 – 132	16
33	>132 – 144	15
34	>144 – 156	12
35	>156 – 168	11
36	>168	9
Всего		1134

Наркотизированная (кетамином) обезьяна укладывалась на твердую, ровную поверхность в хорошо освещенном месте помещения с оптимальным температурным режимом. Плоскость стола, на котором располагалась обезьяна, устанавливалась на высоту, удобную для работы экспериментатора, проводящего измерения. При снятии каждого параметра строго соблюдались стандартные положения соответствующих частей тела, обязательные для каждого измерительного признака. Все измерения проводились специально подготовленными лицами - экспериментатором (измерителем) и лаборантом (регистратором).

Соматометрические измерения проведены стандартным антропометрическим инструментарием (изготовление и поверка в Институте антропологии МГУ): антропометром Мартина, большим и малым толстотными циркулями, скользящим циркулем, гибкой металлической лентой и линейкой, калипером. Взвешивание производили на рычажных медицинских весах. Стандартная укладка обезьяны при проведении соответствующего измерения, точность топографической фиксации соматометрических точек, использование унифицированного инструментария обеспечили необходимую точность измерений. Пределы расхождений при повторных измерениях не превышали значений в пределах допустимых и в системе размеров по каждому инструменту составляли:

- по окружностям, измеряемым металлической лентой, от 3 мм (на конечностях и голове) до 10 мм (на туловище);
- по длиннотным размерам, измеряемым антропометром Мартина, большим толстотным циркулем и скользящим циркулем, от 2 мм (на конечностях) до 5 мм (на туловище);
- по поперечным размерам туловища, измеряемым большим толстотным циркулем, от 3 до 5 мм;
- по обхватам (диаметрам) костей конечностей, измеряемым скользящим циркулем, от 1 до 2 мм;
- по размерам головы, измеряемым малым толстотным циркулем, от 1 до 3 мм;
- по толщинам мышц, измеряемым калипером, от 1 до 3 мм;
- по толщинам жировой складки, измеряемым калипером, от 1 до 2 мм;
- по размерам семенников, измеряемым скользящим циркулем, от 1 до 3 мм;
- по длине постоянных клыков, измеряемой скользящим циркулем, от 1 до 2 мм;
- по массе тела, определяемой на рычажных медицинских весах ВН-20, от 15 до 40 г.

Разработанная схема соматометрического обследования обезьян включает 68 измерений соматических признаков. Последовательность проведения измерений была составлена с учетом минимальных затрат времени, связанных с укладкой (фиксацией) соответствующих частей тела обезьяны при переходе от одного измерения к другому. Принятая последовательность измерений соответствовала перечню признаков по регистрационному бланку и соблюдалась при всех обследованиях. Обследование наркотизированной обезьяны по полной программе проводилось в течение 10-14 минут.

**Измерения окружностей** проводились гибкой металлической лентой шириной 5 мм с делениями шкалы в 1 мм.

Окружность головы измерялась на уровне плоскости, проходящей через надбровные дуги и затылочный бугор.

Окружность груди измерялась на уровне сосков. Обезьяна укладывалась в положении лежа на спине, верхние конечности приводились к туловищу. Измерительная лента со стороны спины располагалась под нижними углами лопаток, а со стороны груди - под сосками.

Окружность плеча и предплечья (правого и левого) измерялась на уровне наибольшего развития мускулатуры. Измерительная лента накладывалась перпендикулярно оси плеча (предплечья) при фиксации выпрямленной руки, отведенной перпендикулярно туловищу. Окружность запястья (правого, левого) измерялась горизонтально над лучезапястным суставом при вытянутой кисти.

Окружность бедра (правого, левого) измерялась в середине верхней трети у фиксированного в положении лежа на боку животного при слегка согнутой в тазобедренном и коленном суставах нижней конечности. Окружность голени (правой, левой) измерялась в середине верхней трети, на уровне максимального развития икроножной мышцы. Окружность голени в надлодыжечной области (справа, слева) измерялась непосредственно над лодыжками при слегка разогнутом голеностопном суставе. Измерительная лента накладывалась в плоскости перпендикулярно длинной оси измеряемой части нижней конечности.

**Измерения длиннотных размеров** проводились антропометром Мартина, большим толстотным циркулем и скользящим циркулем.

Рост (условно - рост сидя или длина тела) измерялся у обезьяны, фиксированной в положении на левом боку; нижние конечности сгибались в тазобедренных и коленных суставах и слегка приводились к туловищу; верхние конечности располагались параллельно туловищу; голова фиксировалась в таком положении, чтобы плоскость, проходящая через резцы и затылочный бугор, была перпендикулярна длинной оси тела. Экспериментатор располагался со стороны спины животного. Промер снимался большим толстотным циркулем или антропометром между верхней точкой свода черепа (вертексом) и поверхностью седалищного бугра.

Длина туловища измерялась большим толстотным циркулем между симфизием и верхнегрудной точкой (верхний край грудины) у обезьяны, фиксированной в положении лежа на спине. Длина плеча (справа и слева) измерялась скользящим циркулем по проекционному расстоянию между верхне-плечевой (акрион) и локтевой точками. Животное фиксировалось в положении лежа на боку, рука сгибалась в локтевом суставе и слегка отводилась в дорсальном направлении. Длина предплечья (справа, слева) измерялась скользящим циркулем по проекционному расстоянию между локтевой и шиловидной точками. Обезьяна фиксировалась в положении лежа на боку, рука сгибалась в локтевом суставе, кисть слегка сгибалась в лучезапястном суставе.

Длина бедра (справа, слева) измерялась скользящим циркулем по проекционному расстоянию между большим вертелом и наружной точкой надмыщелка дистального эпифиза бедренной кости. Животное фиксировалось в положении лежа на боку, а нога пронировалась и максимально сгибалась в тазобедренном и коленном суставах. Длина голени (справа, слева) скользящим циркулем измерялась по проекционному расстоянию между выступающим бугром наружной лодыжки и наружной точкой проксимального края большеберцовой кости.

**Измерения поперечных размеров** проводились большим толстотным и скользящим циркулем.

При измерении ширина плеч (плечевого диаметра) обезьяна фиксировалась в положении лежа на спине, конечности плечевого пояса выпрямлялись и приводились к туловищу. Большим толстотным циркулем измерялось расстояние между правой и левой акромиальными плечевыми точками.

Поперечный диаметр грудной клетки измерялся при фиксации животного лежа на спине, руки отводились в стороны перпендикулярно туловищу. Измерение проводилось скользящим циркулем между наиболее выступающими в стороны точками боковых частей ребер на уровне верхнего края четвертого грудинно-реберного сочленения в плоскости, строго перпендикулярной туловищу. Передне-задний диаметр грудной клетки измерялся при фиксации обезьяны в положении лежа на левом боку, руки в выпрямленном положении приводились к туловищу. Измерение проводилось большим толстотным циркулем в плоскости, перпендикулярной туловищу, между среднегрудинной точкой и остистым отростком соответствующего позвонка грудного отдела позвоночника.

Ширина бедер измерялась при фиксации обезьяны в положении лежа на спине, конечности тазового пояса вытянуты, разогнуты в суставах и сведены вместе. Измерение

проводилось большим толстотным циркулем между наиболее выступающими в стороны вертельными точками в плоскости, перпендикулярной длинной оси конечности.

Обхват запястья (диаметр дистальных эпифизов костей предплечья) измерялся по проекционному расстоянию между наиболее выступающими в стороны костными точками дистальных эпифизов лучевой и локтевой костей. Измерение проводилось скользящим циркулем, ножки которого располагались перпендикулярно длинной оси костей предплечья. Обхват лодыжек (обхват голеностопного сустава или поперечный диаметр дистальных эпифизов костей голени) измерялся по проекционному расстоянию между наиболее выступающими в стороны костными точками лодыжек большой и малой берцовых костей. Измерение проводилось скользящим циркулем, ножки которого располагались перпендикулярно продольной оси костей голени.

**Измерения головы** проводились малым толстотным циркулем. Высота головы измерялась в сагитальной плоскости между верхней точкой свода черепа (вертекс) и подбородочной точкой (гнатион), высота лица - между глабеллой и подбородочной точкой (гнатион) также в сагитальной плоскости, поперечный размер лица - между наиболее выступающими точками скуловых дуг.

**Измерения толщин мышц** проводились калипером. При подготовке к измерению визуально определялось место наибольшего развития мускулатуры, затем мышца захватывалась пальцами, по возможности отодвигалась от кости и в этом положении фиксировалась. Ножки калипера накладывались параллельно длинной оси соответствующего сегмента конечности.

Толщина бицепса плеча (справа и слева) измерялась на вытянутой конечности спереди в верхней трети плеча, толщина трицепса плеча (справа и слева) – сзади. Толщина мышц предплечья (справа и слева) измерялась на вытянутой конечности с внутренней стороны в верхней трети предплечья.

Толщина четырехглавой мышцы бедра (справа и слева) измерялась на согнутой в тазобедренном и голеностопном суставах нижней конечности в верхней трети передней стороны бедра, толщина двуглавой мышцы бедра (справа и слева) – с задней стороны бедра, толщина икроножной мышцы голени (справа и слева) – с задней стороны голени.

Толщина большой грудной мышцы (справа и слева) и толщина широчайшей мышцы спины (справа и слева) измерялись при вытянутой и отведенной в сторону (соответственно вправо или влево) верхней конечности перпендикулярно туловищу. Ножки калипера накладывались перпендикулярно плоскости, хорошо контурирующихся при такой фиксации мышц в средней части их свободного края. Ширина свободного края широчайшей мышцы спины (справа и слева) измерялась металлической линейкой при вытянутой и отведенной в сторону (вправо или влево) перпендикулярно туловищу верхней конечности. При этом свободный край широчайшей мышцы спины образует с линиями плеча и грудной клетки треугольник. Измерялась длина перпендикуляра, опущенного из угла подмышечной впадины на свободный край мышцы.

**Измерения толщин жировых и кожной складок** проводились калипером. Жировая складка груди (направление горизонтальное) измерялась в области 10-го ребра на уровне вертикальной линии, проходящей через правую сосковую точку. Жировая складка живота (направление горизонтальное) измерялась на уровне пупочной точки, справа от последней, на расстоянии 2-3 см. Жировая складка спины (направление косое, примерно под углом 45° к горизонтали) измерялась под нижним углом правой лопатки. Жировая складка плеча (параллельно длинной оси плеча) измерялась в верхней трети плеча, сзади над трицепсом. Жировая складка бедра (направление косое) измерялась в верхней трети по передне-внутренней поверхности бедра. Толщина кожной складки измерялась калипером с внутренней стороны лучезапястного сустава.

**Измерения семенников** проводились скользящим циркулем. При подготовке к измерению (в зависимости от положения желез по степени их опущения в мошонку), семенник неподвижно фиксировался в кожной складке в соответствующем своему

положению месте паховой области живота или в мошонке (при полном опущении). Длина семенника (правого и левого) определялась между верхним и нижним полюсами по длинной оси. Ширина семенника (правого и левого) определялась между боковыми полюсами по поперечной оси.

**Опущение семенников в мошонку.** Особенностью развития семенников в постнатальном онтогенезе у обезьян является достаточно выраженная их подвижность в окружающих мягких тканях, затрудняющая, до полной фиксации их в мошонке, идентификацию промежуточных положений. В связи с этим визуальная оценка положения дополнялась специальным приемом для определения реального предела опущения желез. С этой целью у свободно лежащего на спине животного проводилось низведение семенника (умеренным усилием пальца) до максимально возможного нижнего уровня, который и принимался за реальный уровень опущения. Характеристика степени опущения семенников проводилась по следующим оценочным уровням:

первый уровень, при котором семенники находятся в области наружного кольца пахового канала и низводятся в пределах верхней трети расстояния от кольца до основания мошонки;

второй уровень, при котором семенники низводятся в пределах средней трети "дистанции опущения";

третий уровень, при котором семенник визуально определяется в нижней трети "дистанции опущения" и может опускаться в мошонку, но и свободно выводится из нее;

четвертый уровень, при котором визуально семенник находится в мошонке и не выводится из нее.

**Развитие дентальной системы** оценивалось по формуле зубов и размерам клыков. Формула зубов определялась по количеству прорезавшихся (появление над поверхностью десен) молочных и постоянных резцов, премоляров, клыков и моляров на верхней и нижней челюсти обезьяны. Данные заносились в специальный бланк-матрицу формулы зубов. Длина постоянного клыка (верхнего и нижнего) измерялась скользящим циркулем от его верхушки до короночного края у десны.

**Определение массы тела** проводилось на рычажных медицинских весах "ВН-20".

При анализе процессов роста для сопоставления между собой кривых роста по отдельным соматометрическим признакам частей тела обезьяны определялась удельная скорость роста (С) по каждому соматометрическому признаку по общепринятой формуле [Шмальгаузен, 1935; Светлов, 1978]:

$$C = \frac{A_2 - A_1}{(t_2 - t_1) * 0.4343}, \text{ где}$$

$A_1$  – величина соответствующего признака при первом измерении;

$A_2$  – величина соответствующего признака при втором измерении;

$t_2 - t_1$  – временной интервал между измерениями.

В связи с существенными различиями биомеханических условий влияния силы тяжести на развитие верхних и нижних конечностей у приматов, реализуемого через опорную функцию, определялась выраженность полярной асимметрии по соотношению соответствующих размерных признаков верхних и нижних конечностей. С этой целью рассчитывались индексы поперечной асимметрии по костному и мышечному компонентам конечностей. Индексы вычислялись как процентное отношение размеров нижних конечностей обезьяны к соответствующим размерам признаков верхних конечностей:

**По костному компоненту:**

$$\frac{\text{Обхват лодыжек}}{\text{Обхват запястья}} * 100$$

$$\frac{\text{Длина голени}}{\text{Длина предплечья}} * 100$$



$$\frac{\text{Длина бедра}}{\text{Длина плеча}} * 100$$

$$\frac{\text{Минеральная плотность голени}}{\text{Минеральная плотность предплечья}} * 100$$

**По мышечному компоненту:**

$$\frac{\text{Окружность голени}}{\text{Окружность предплечья}} * 100$$

$$\frac{\text{Окружность бедра}}{\text{Окружность плеча}} * 100$$

$$\frac{\text{Толщина икроножной мышцы}}{\text{Толщина мышц предплечья}} * 100$$

$$\frac{\text{Толщина двуглавой мышцы бедра}}{\text{Толщина бицепса плеча}} * 100$$

$$\frac{\text{Толщина четырехглавой мышцы бедра}}{\text{Толщина трицепса плеча}} * 100$$

**Измерения минеральной плотности костей конечностей** проведено у 145 самцов макак резусов (м. mulatta) на установке "WMD" (Швеция, фирма "Gambro") методом гамма-фотонной абсорбциометрии [Cann et al., 1980]. Калибровка прибора, управление процессом сканирования, а также расчет содержания минералов и выдача данных на дисплей и печатающее устройство (принтер) осуществлялась автоматически по специальной программе на ЭВМ "ABC-80". Экспериментальная процедура заключалась в последовательном сканировании выбранных участков конечностей тонким пучком гамма-квантов в направлении, поперечном осям костей предплечья, голени и стопы, с последующим вычислением степени поглощения гамма-квантов костной тканью.

Исследование по стандартной методике проводилось на наркотизированных (кетамином или нембуталом) обезьянах. У каждой обезьяны определялась минеральная плотность большеберцовой и малоберцовой костей голени, плюсны (на уровне проксимального отдела), лучевой и локтевой костей предплечья и костей запястья. Воспроизводимость результатов была достаточно высокой, ошибка измерений не превышала описанных в литературе [Lindergart et al., 1974; Cann et al., 1980] и колебалась в пределах 2-5%.

### **Рост и масса тела**

Являясь интегральным показателем физического развития животных организмов, возрастная динамика роста и массы тела достаточно четко отражает принципиальную направленность и видовые особенности общей динамики ростового процесса. Уже рассмотрение эмпирических кривых роста по массе и длине тела (рост сидя) выявляет неравномерность изменения величины этих параметров в процессе роста и развития (рис. 5.1). С особой четкостью это определяется по кривым изменения удельной скорости роста (УСР) данных признаков. Несмотря на прослеживаемую общую направленность снижения УСР с возрастом, на протяжении всей предефинитивной стадии развития определяются периоды более интенсивного снижения скорости роста, поддержания ее на относительно

постоянном уровне, заметного увеличения скорости роста с последующим снижением вплоть до остановки роста.

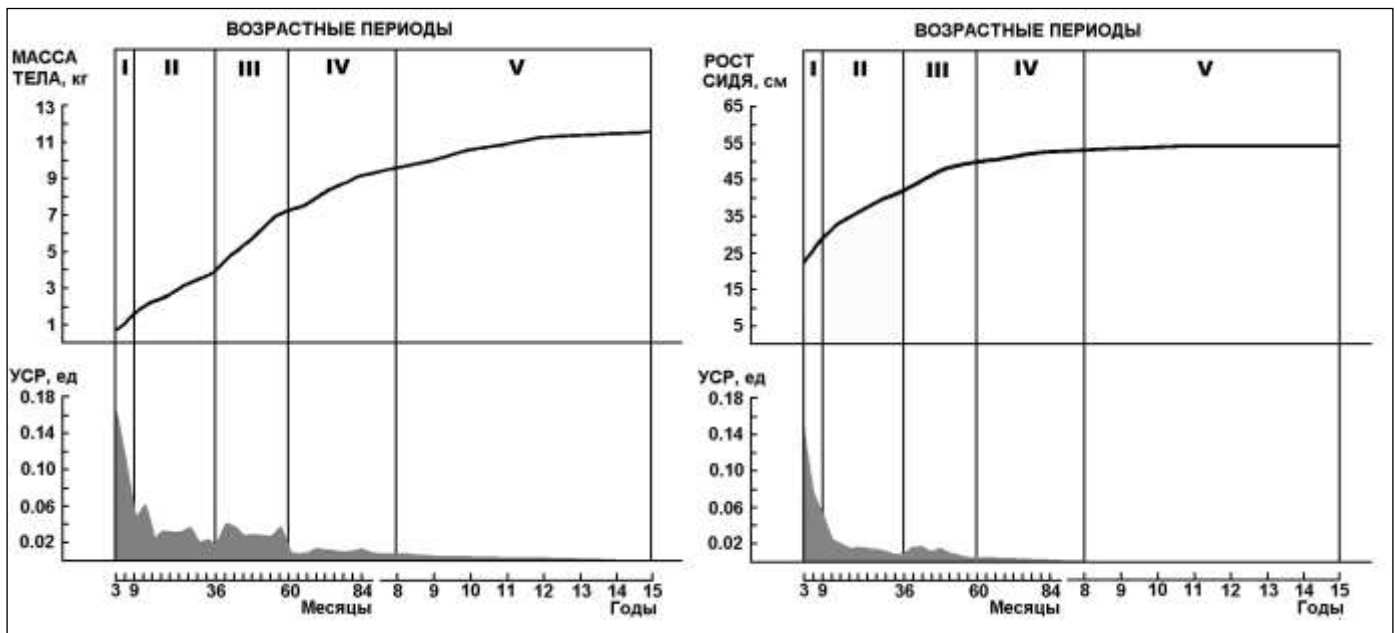


Рис. 5.1. Динамика массы и роста тела у самцов макак резусов в постнатальном онтогенезе. Обозначения на этом и всех последующих рисунках: свободная линия представляет эмпирическую кривую роста по абсолютной величине признака, затемненный профиль - уровень удельной скорости роста (УСР). По оси абсцисс - возраст в месяцах или годах; по оси ординат - величина и размерность признака. I, II, III, IV, V - возрастные периоды.

Следует подчеркнуть, что отмеченные особенности на кривых УСР по росту и массе тела определенным образом совмещаются с выделенными периодами предефинитивной стадии. Так, наиболее высокой по обоим признакам УСР является в первые три месяца периода детства (I). Другой особенностью этого периода является наиболее резкое, по сравнению со всей последующей динамикой, снижение скорости роста. Разграничение периода детства с последующим подростковым периодом (II) определяется по снижению УСР более чем на 50% от величины соответствующей начальной скорости роста.

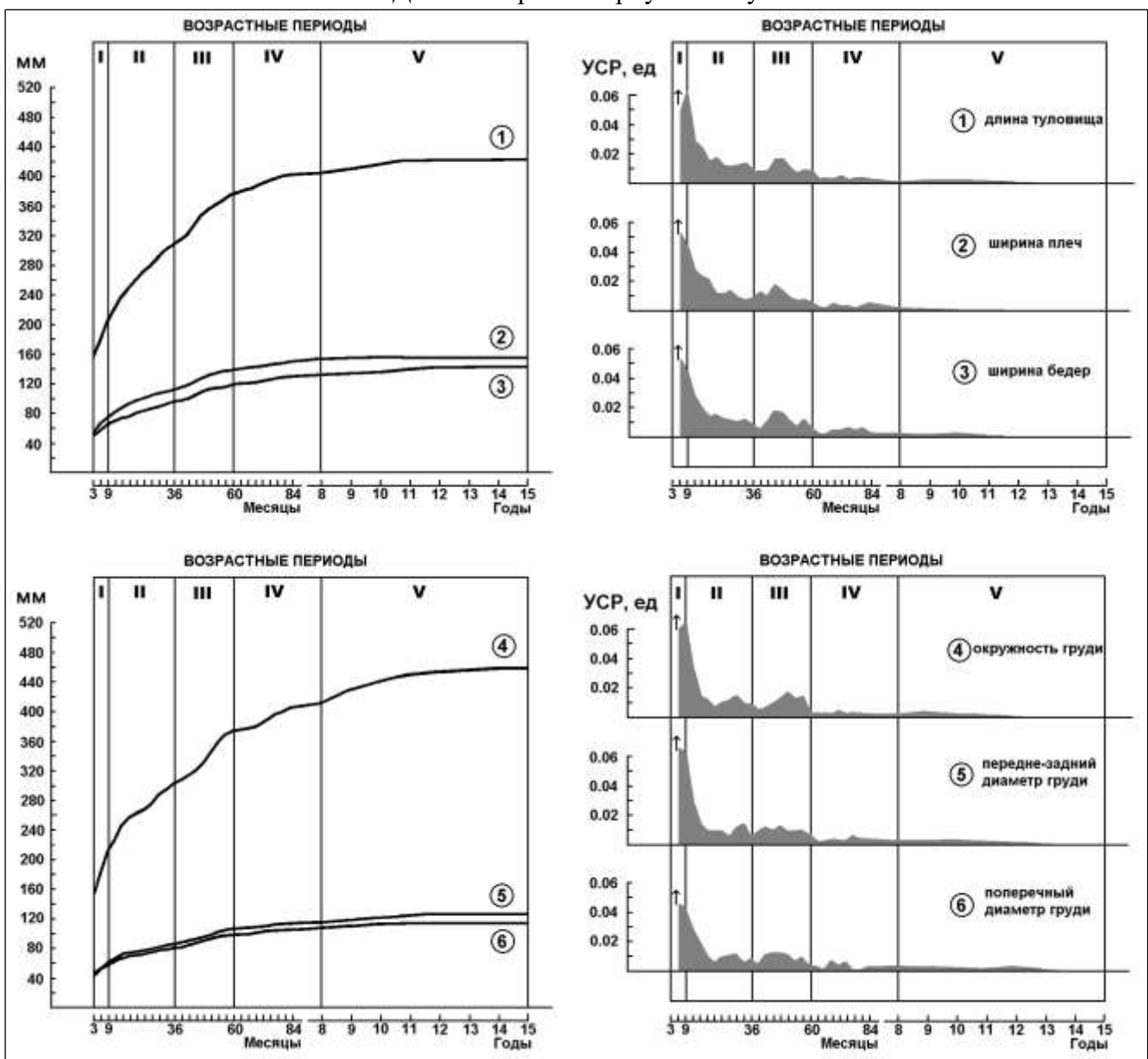
В подростковом периоде, оставаясь достаточно высокой, УСР поддерживается на относительно постоянном уровне, сохраняя при этом однако общую тенденцию к снижению. Особенно четко это прослеживается на кривой УСР по росту тела вплоть до окончания подросткового периода. Началу следующего, пубертатного, периода (III) соответствует выраженное увеличение скорости роста (пубертатный скачок), определяемое на кривых УСР по росту и, особенно, по массе тела.

Последующее очень выраженное снижение УСР соответствует переходу в период завершения роста (IV). К окончанию данного периода наблюдается полная остановка роста по длине тела, что соответствует переходу к дефинитивной стадии развития (V). Менее определена возможность констатации остановки роста по массе тела, прирост которой достаточно значителен в течение четвертого периода и продолжается достаточно длительно в дефинитивной стадии. Такая особенность возрастной динамики роста по массе тела отражает, во-первых, более интегральный характер данного параметра, а, во-вторых, больший диапазон фенотипической изменчивости компонентов массы тела (мышцы, кости, жир, вода). Эта особенность динамики роста по массе тела, включая исследования на обезьянах, отмечена и в работах других исследователей [Бунак, 1940, 1941, 1954, 1961; Лакин, 1947, 1973; Якимов, 1947; Воigne, 1975; Никитюк, 1978; Таннер, 1979; Аршавский, 1982; Wattsб 1982; Шмидт-Ниельсон, 1987].

### Скелет корпуса тела и конечностей

Возрастная динамика развития скелета корпуса тела характеризовалась по длине туловища, ширине плеч и бедер, переднему, заднему и поперечному диаметру грудной клетки, а также по окружности груди (рис. 5.2). Следует отметить принципиальное сходство эмпирических кривых роста корпуса тела по исследуемым соматическим параметрам с таковыми по длине тела (см. рис.5.1). Кажущиеся отличия характера кривых роста по длине туловища (1) и окружности груди (4) от кривых роста по широтным размерам корпуса (2,3) и диаметром груди (5,6) связаны с количественными различиями и сходных абсолютных величин размерности по данным признакам. В то же время сопоставление последних по кривым УСР хорошо демонстрирует их практически полную идентичность как по относительной величине, так и по характеру изменения ее на протяжении всех периодов предефинитивной стадии развития.

Рис. 5.2. Динамика роста корпуса тела у обезьян.



Так же, как по массе и длине тела, в периоде детства (I) отмечается наиболее высокая скорость роста скелетных размеров корпуса тела с последующим выраженным снижением и стабилизацией УСР на относительно постоянном уровне в подростковом периоде (II). В периоде ускоренного роста (III) отмечается достаточно выраженный скачок УСР по всем исследуемым признакам корпуса тела. Развитие скелета корпуса тела продолжается со значительно меньшей скоростью увеличения соответствующих размеров и на протяжении периода завершения роста (IV). С переходом в дефинитивную стадию развития (V) костный рост корпуса тела практически прекращается.

Определенный интерес представляет рассмотрение динамики развития корпуса тела по соотношениям ширины плеч и бедер (2 и 3), а также передне-заднего и поперечного диаметров (5 и 6) груди (рис. 5.2). Этот интерес связан с тем, что в процессе филогенеза при переходе к приматам увеличивается ширина плеч относительно ширины бедер, а в связи с переходом от клиновидной формы грудной клетки у неprimатов к плоской у человека нарастает абсолютное преобладание поперечного диаметра груди над передне-задним [Жеденов, 1962]. В связи с этим следует отметить, что практически на протяжении всей возрастной динамики у макаков резусов отмечается большая ширина плеч (2) по сравнению с шириной бедер (3). Это хорошо видно по соответствующим эмпирическим кривым роста (рис. 5.2, слева). Причем, в периоде детства ширина плеч и бедер достоверно не различаются между собой. Однако, уже в начале подросткового периода эти различия становятся достоверными. Так, в возрасте 1 года ширина плеч составила  $82 \pm 2.5$  мм, бедер -  $70 \pm 1.5$  мм, а разница составила 12 мм ( $P < 0.001$ ).

В дальнейшем, на протяжении подросткового периода и к его окончанию разница между шириной бедер достоверно увеличивается до 16 мм ( $P < 0.001$ ). На протяжении периода ускоренного роста она достигает 20 мм ( $P < 0.02$ ) и на протяжении последующего четвертого периода завершения роста остается практически постоянной. Таким образом, закрепление и формирование характерного для макаков резусов отношения между шириной плеч и бедер, начиная с окончания периода детства, происходит на протяжении второго и, особенно, третьего - пубертатного периодов.

При сопоставлении эмпирических кривых роста передне-заднего (5) и поперечного (6) диаметров грудной клетки (рис. 5.2) обнаруживается тенденция в преобладании передне-заднего размера груди. По критерию знаков эта тенденция по всем возрастным классам является достоверной - все значения кривой роста 5 лежат выше значений кривой 6. Основываясь на данной тенденции, можно заключить, что у макаков резусов анализируемое отношение приближается к неprimатам, для которых, как отмечалось, характерно преобладание передне-заднего диаметра. Однако сопоставление численных значений средних величин диаметров груди выявляет отсутствие статистически достоверных отличий между передне-задним и поперечным размерами груди во всех возрастных классах по всем периодам предефинитивной стадии развития.

Статистически достоверным числовое значение отмеченной выше общей тенденции к преобладанию передне-заднего диаметра становится лишь в периоде физиологической зрелости (дефинитивная стадия развития), начиная с возраста 11 лет. Закрепление отмеченного видового признака для макаков резусов по отношению диаметров груди происходит в возрасте, когда окончательно формируется соматическая конституция. Вышеизложенное позволяет определить характер конституциональных особенностей грудной клетки у низших обезьян как промежуточный или переходный от неprimатов к человеку.

Динамика роста костей верхней и нижней конечностей (рис. 5.3) скелета обезьян также принципиально сходна с таковой по длине и массе тела (см. рис. 5.1). Точно так же, как и по корпусу тела, отмечаются различия между эмпирическими кривыми роста в зависимости от размерности исходных величин соматических признаков. Важно отметить практическую идентичность характера кривых роста костей верхней и нижней конечностей как по соответствующим прямым показателям признаков, так и по УСР. Однако при этом следует

подчеркнуть, что по всем признакам нижних конечностей отмеченная выше характерная возрастная периодичность динамики скорости роста выражена значительно более рельефно по сравнению с верхними конечностями.

Особенно это проявляется по выраженному скачку роста в пубертатном периоде (III), и в более ранней остановке роста нижних конечностей к концу четвертого периода. Это в определенной мере свидетельствует о том, что развитие скелета нижних конечностей у обезьян завершается быстрее по сравнению с верхними конечностями.

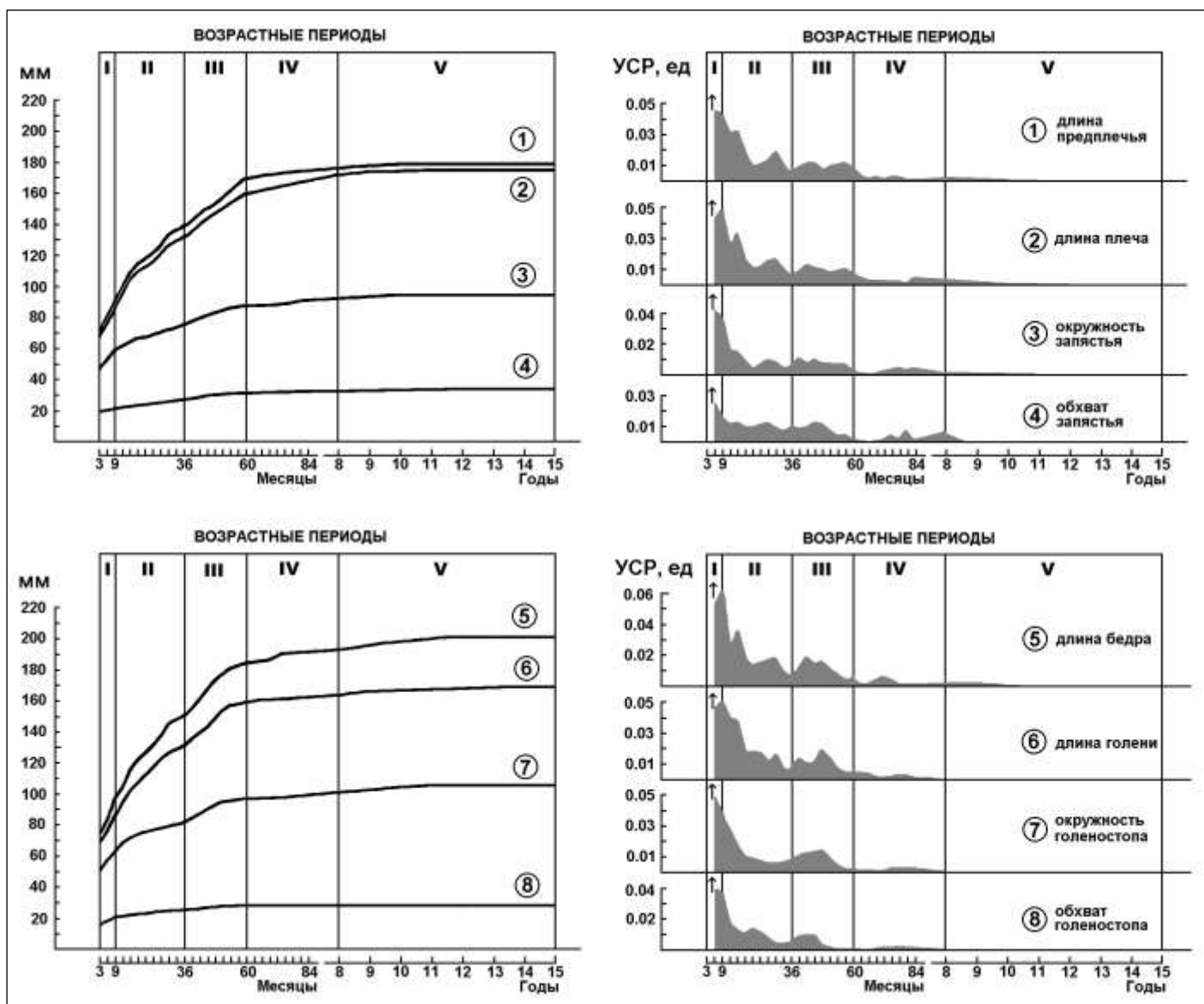


Рис. 5.3. Динамика роста костей верхней (1-4) и нижней (5-8) конечности у обезьян.

Таким образом, кранио-каудальная асимметрия (в дальнейшем - поперечная асимметрия) по скелету конечностей подтверждается не только статической характеристикой - большими абсолютными размерами длин и обхватов костей нижней конечности по сравнению с верхней, но и динамической характеристикой - более ускоренным развитием нижних конечностей. Поперечная асимметрия костей грудной и тазовой конечности скелета (взято по отношению соответствующих параметров нижних и верхних конечностей) четко

выражена и по минеральной плотности (рис. 5.4), которая по нижним конечностям значительно выше (на 15-85%) по сравнению с верхней конечностью.

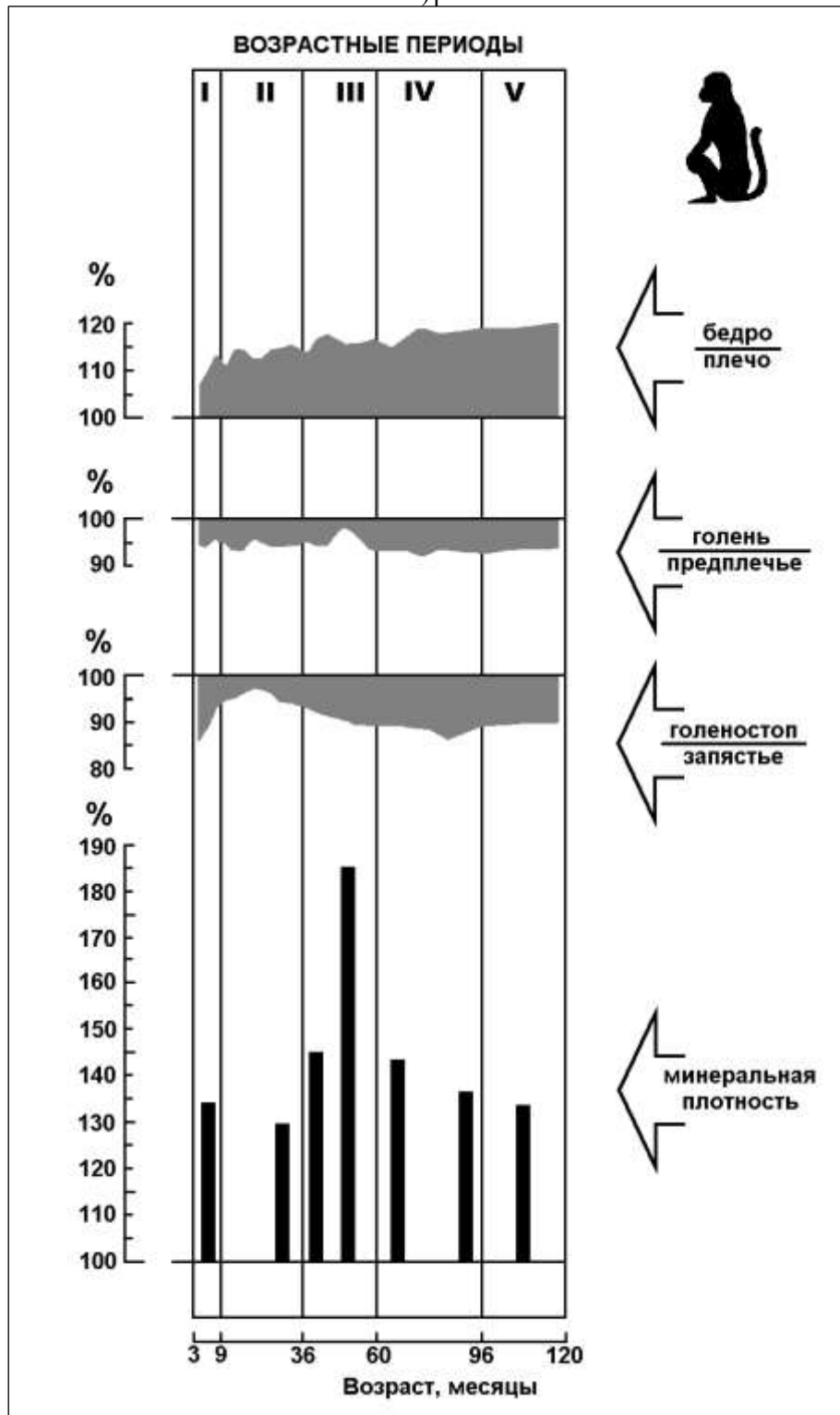
При этом обращает на себя внимание определенная возрастная динамика асимметрии минеральной плотности костей у обезьян (на рис. 5.4 внизу). В начале подросткового периода различия по минеральной плотности костей конечностей уменьшаются, достигая лишь 10-15%-го уровня, по сравнению с периодом детства, в котором плотность нижней конечности выше верхней в среднем на 35%. В дальнейшем отмечается выраженное увеличение асимметрии, достигающее пиковых значений (увеличение на 85%) к середине периода ускоренного роста. Начиная с периода завершения роста (IV), величина поперечной асимметрии, снижаясь к началу периода до 40-45%-го уровня, практически сохраняется на достигнутом уровне, отражающем преобладание минеральной плотности нижних конечностей. Следует отметить, что асимметрия костей конечностей скелета по минеральной плотности более рельефно, по сравнению с соматометрическими размерами, отслеживает возрастную периодичность развития костей конечностей.

Проявления поперечной асимметрии развития костей не являются однозначными по всем сегментам конечностей. Так, если по соотношению длин бедер и плеча, минеральной плотности, определяется четкое превалирование размеров нижних конечностей, то по отношениям длин голени и предплечья, а также обхватов голеностопа и запястья преобладает развитие костей предплечья (см. на рис. 5.4).

В известной мере данную особенность можно связать с характерным для обезьян древесным образом жизни. Полувертикальная позная статика и локомоция с элементами брахиации создают несомненно специфические двигательные условия, которые способствуют конституциональному развитию данной фенотипической специализации.

Оценивая информативность поперечной асимметрии костей по нижним и верхним конечностям в характеристике возрастной динамики развития, следует дополнительно отметить, что в процессе роста определяется достаточно четко выраженная тенденция нарастания этой асимметрии. Так, по соотношению длин бедер и плеча такая направленность прослеживается практически на протяжении всей предефинитивной стадии развития, начиная от минимальной в периоде детства и достигая характерной для физически зрелого животного величины к концу периода завершения процессов роста. Достаточно четко отмеченная направленность прослеживается и по поперечному соотношению размеров голеностопа и запястья. Данная направленность, хотя и менее выражено, определяется и по соотношению длин голени и предплечья.

Рис. 5.4. Возрастная динамика поперечной асимметрии развития костей верхней и нижней конечности у обезьян.



Объяснения обозначений даны в тексте.

### Череп

Заметно иной, по сравнению с другими костными элементами скелета, является возрастная динамика общих размеров черепа у самцов макаков резусов (рис. 5.5). Обращает на себя внимание значительно более равномерный характер эмпирических кривых роста по окружности (1), высоте головы (2) и скулового размера (3). На кривых УСР прослеживается лишь общая направленность возрастной динамики скорости роста - от максимальной в периоде детства (I) до минимальной к концу предефинитивной стадии и ее остановка в периоде физиологической зрелости (V).





Причем, эта неравномерность развития мышц одинаково хорошо прослеживается как по эмпирическим кривым (Рис.7, слева), так и по динамике УСР (Рис. 5.6, справа). Наиболее высокие приросты мышц корпуса отмечаются в периоде детства (I). Причем, отмечается определенное различие между размером поверхности широчайшей мышцы спины (1) и ее толщиной (3). УСР по последней в периоде детства значительно превышает скорость роста поверхности этой мышцы. Точно так же, значительно более высокой в этом возрасте является УСР толщины большой грудной мышцы (2).

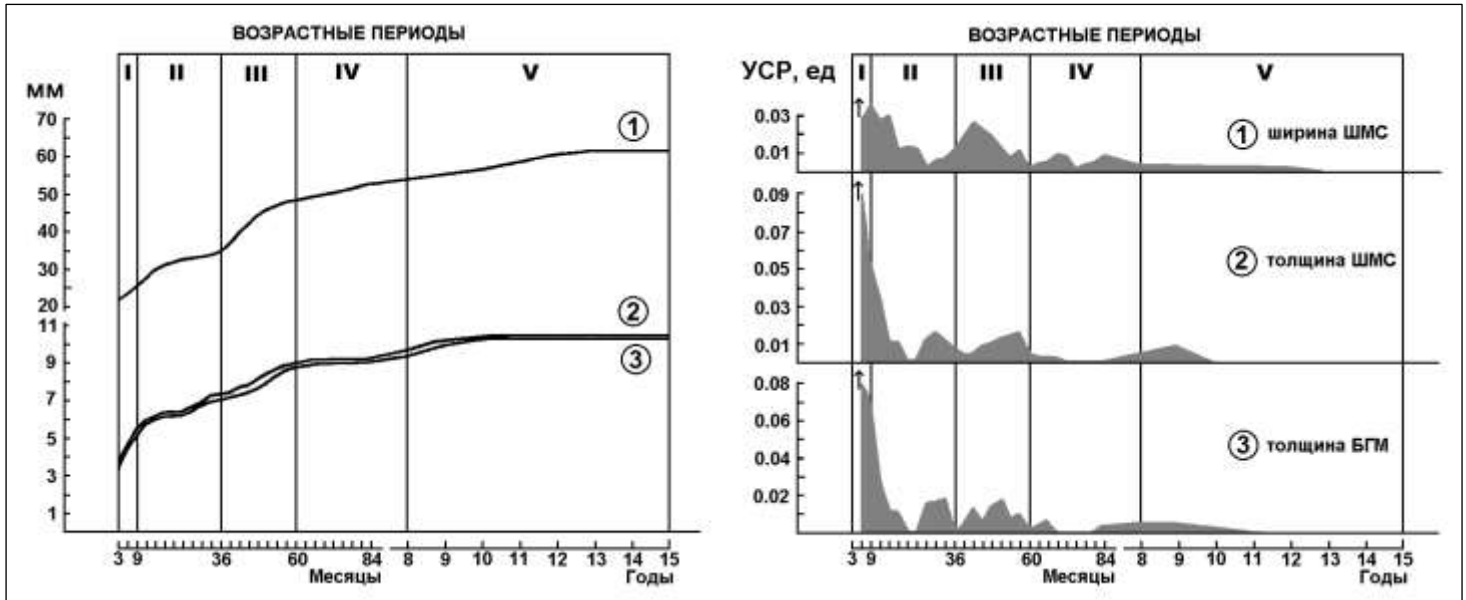


Рис. 5.6. Динамика роста мышц корпуса тела у обезьян.  
ШМС – широчайшая мышца спины, БГМ – большая грудная мышца.

В последующих возрастных периодах УСР по всем трем мышечным размерам корпуса тела становится вполне соизмеримой. Следует отметить, что аналогичное отношение определилось между поверхностными и толщинными размерами мышц по всем сегментам верхних и нижних конечностей. Это отражает более интенсивное утолщение мышц по сравнению с увеличением их поверхности в периоде наиболее интенсивного роста. Проявление этой особенности по различным мышечным группам, независимо от их принадлежности к корпусу или конечностям тела, сегментам конечностей, сгибательной или разгибательной мускулатуре является, по-видимому, общим характерным проявлением развития мышечного компонента тела у обезьян в этом возрастном периоде.

Следует иметь в виду, что в литературе, как правило, для характеристики мышечного компонента тела используются окружности конечностей, то есть по существу поверхностный размер определенной части тела. В связи с этим методически оказывается возможным проводить прижизненное измерение только сегментов конечностей и по всему объему - коже, подкожной жировой клетчатке, кости и мышечным группам измеряемого сегмента. Понятно, что такая соматометрическая характеристика носит интегральный характер и только с определенным допущением может распространяться на оценку мышечного компонента. Кроме того, при использовании такой методики исключается возможность характеристики мышц корпуса тела, а также групп мышц, например, сгибателей и разгибателей конечностей.

В связи с этим в проведенном исследовании характеристика мышечного компонента тела была усилена измерением толщин мышц. Это дало возможность провести соматометрическую характеристику мышц корпуса и отдельных групп мышц конечностей. Исключение из толщинного промера костной составляющей повысило надежность

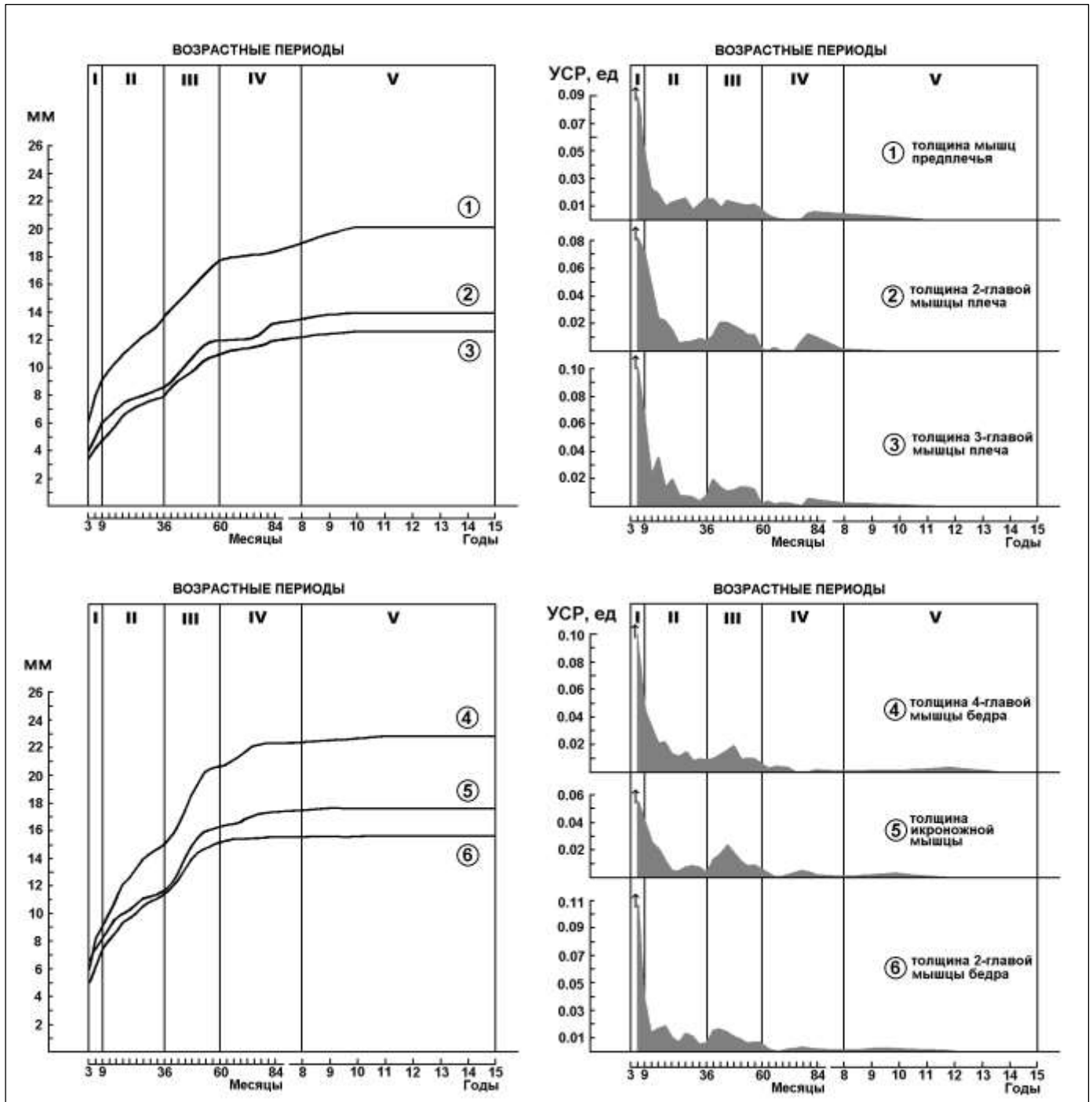
характеристики мышечного компонента. Помимо расширения методических возможностей, существенным дополнительным подтверждением более высокой информативности толщинного размера при характеристике развития мышечного компонента является более четкая и рельефная периодичность возрастной динамики роста мышц по сравнению с характеристикой мышц по окружности конечностей. В связи с этим, в дальнейшем анализ динамики роста мышц проведен на основе данных по толщинным размерам (рис. 5.6).

В процессе роста мышц корпуса тела на кривых УСР отмечается четкий переход от периода детства к подростковому (II). Этот период характеризуется выраженным снижением скорости роста большой грудной мышцы (2) и широчайшей мышцы спины (3), которые на протяжении всей динамики по абсолютному размеру практически одинаковы. Особенностью динамики УСР по мышцам корпуса является, в отличие от общей динамики (по массе и росту тела), выраженное увеличение скорости роста с середины подросткового периода с последующим ускорением в пубертатном (III) периоде. В периоде завершения процессов роста по толщинам мышц корпуса отмечается выраженное снижение УСР, вплоть до остановки роста к середине данного периода. Заметное увеличение УСР к концу четвертого периода и в начале дефинитивной стадии, по-видимому, отражает полную реализацию ростового потенциала мышц в связи с формированием конституции у обезьян.

Принципиально сходной с общей динамикой роста (по массе и росту тела), является динамика роста мышц верхних (рис. 5.7, 1-3) и нижних (рис. 5.7, 4-6) конечностей. Как и по мышцам корпуса, отмечается четко выраженная и характерная периодичность динамики прямых размеров мышц конечностей и их удельных скоростей роста. Это, прежде всего, высокая скорость роста в периоде детства (I), выраженное снижение ее к середине подросткового периода (II) с последующим скачком роста в пубертатном периоде (III) и снижение УСР в периоде завершения роста (IV). Точно так же как для мышц корпуса тела с середины четвертого периода отмечается увеличение УСР с последующим ее снижением в периоде физиологической зрелости (V). Отмеченное увеличение УСР в периоде завершения роста особенно выражено по мышцам верхних конечностей (рис. 5.7, 1-3). Остановка роста мышц нижних конечностей в четвертом периоде более определенная, поэтому прироста УСР, аналогичного верхним конечностям, не определяется (рис. 5.7, 4-6). Это, в некоторой мере, может являться свидетельством более раннего завершения роста мышц нижних конечностей.

Особенностью динамики роста группы мышц верхних конечностей является отсутствие выраженного пубертатного скачка роста мышц предплечья (1) в отличие от роста мышц плеча (2, 3), а в связи с этим невозможность разграничения второго и третьего возрастных периодов по динамике УСР мышц предплечья. Следует отметить, что у самцов макаков резусов толщина именно этих мышц значительно превалирует над толщиной двуглавой и трехглавой мышц плеча. Это четко определяется по расположению соответствующих кривых роста (Рис. 5.7, слева - кривые 1, 2 и 3). Так, если в периоде детства различие по толщине между мышцами предплечья, бицепсом и трицепсом плеча было недостоверным (соответственно 2.3 и 3.0 мм), то уже к началу подросткового периода достоверно увеличилась соответственно до 3.4 ( $P < 0.001$ ) и 4.0 мм ( $P < 0.001$ ). В дальнейшем различия по толщине мышц предплечья и плеча прогрессивно и достоверно увеличиваются по периодам: к концу подросткового периода соответственно до 5.0 и 5.5 мм, к концу пубертатного периода - 5.6 и 6.7 мм. В периоде завершения процессов роста эти соотношения хотя и увеличиваются, но значительно менее выражены по сравнению с предыдущими возрастными периодами.

Рис. 5.7. Динамика роста мышц верхней (1-3) и нижней (4-6) конечности у обезьян.



Аналогичное сегментное соотношение определяется и по мышцам бедра (рис. 5,7). Хотя все три группы мышц не различаются между собой по характеру динамики УСР, толщина четырехглавой мышцы бедра (4) значительно больше толщины икроножной мышцы голени (5) и двуглавой мышцы бедра (6). Причем, эти различия нарастают в процессе динамики - от отсутствия различий этих мышц по толщине в начале первого возрастного периода до максимальных различий к концу четвертого периода. Достоверные различия ( $P < 0.05$ ) между толщиной четырехглавой мышцы бедра ( $8.2 \pm 0.4$  мм) и двуглавой мышцей бедра ( $6.7 \pm 0.4$  мм) определяются уже с шестимесячного возраста (период детства). Однако достоверно большей толщина четырехглавой мышцы ( $12.2 \pm 0.4$  мм), по сравнению с икроножной ( $10.1 \pm 0.3$  мм), становится значительно позже - в возрасте 18 месяцев (к середине подросткового периода). При этом, разница по толщинам между четырехглавой и двуглавой мышцей бедра становится равной 5 мм ( $P < 0.05$ ), а между четырехглавой и икроножной - 6.7 мм ( $P < 0.01$ ).

Максимальной дивергенция развития мышц бедра и голени становится в период завершения процессов роста.

В основе отмеченной дивергенции развития мышц бедра лежит относительно более высокая скорость роста четырехглавой мышцы. Аналогичная тенденция по направленности дивергенции определяется между развитием икроножной мышцы и двуглавой мышцы бедра. Однако, отличительной особенностью является относительно постоянное соотношение по толщинам этих мышц без достоверных различий на протяжении двух периодов - детства и подросткового. Начиная с периода ускоренного роста отмечается прогрессивная дивергенция развития мышц, вплоть до периода завершения роста. Тем не менее, несмотря на опережающее развитие икроножной мышцы, статистически достоверных различий между нею и двуглавой мышцей бедра по отдельным средним значениям толщин не устанавливается. И, все же, расположение по классовым числовым значениям всей кривой роста икроножной мышцы над кривой двуглавой мышцы бедра позволяет по непараметрическому критерию знаков с требуемой достоверностью ( $P_{кз} < 0.01$ ) определить превалирование развития икроножной мышцы над двуглавой мышцей бедра.

Описанный выше характер возрастной динамики мышц бедра и голени свидетельствует о преобладании развития разгибательной мускулатуры нижних конечностей по сравнению со сгибательной. В отличие от нижних конечностей, по сгибателям (2) и разгибателям (3) плеча такой четкой дивергенции не отмечается (рис. 5.7, слева). На протяжении всех возрастных периодов, включая дефинитивную стадию, толщины двух- и трехглавой мышц плеча по своим средним классовым значениям достоверно не различаются между собой. Однако расположение кривой роста толщины бицепса над кривой роста толщины трицепса свидетельствует о достоверном ( $P_{кз} < 0.01$ ) преобладающем развитии сгибателей плеча. В отличие от нижней конечности, по которой явно превалирует по всем ее сегментам развитие разгибателей, по верхним конечностям это соотношение становится обратным. Превалирование развития сгибателя было выше показано по развитию мышц плеча. Особенно четко такая особенность развития мышц верхней конечности выявляется при сопоставлении возрастной динамики мышц предплечья (2,3) и плеча (1) - рис. 5.7, слева.

Начиная с первого возрастного класса (три месяца) периода детства, толщина мышц предплечья ( $6.3 \pm 0.9$  мм) достоверно ( $P < 0.05$ ) больше толщины бицепса плеча ( $4.0 \pm 0.5$  мм). В дальнейшем достоверность различий по толщинам этих мышц прогрессивно увеличивается в результате опережающего роста мышц предплечья. Эти различия в начале периода детства составляли 2-3 мм, к окончанию подросткового периода увеличивались до 5 мм, в периоде ускоренного роста достигали 5,6 мм, оставаясь в пределах достигнутых на протяжении периода завершения роста, и увеличивались лишь до 6 мм в периоде физиологической зрелости.

Помимо общей межсегментной асимметрии развития отдельно по верхней и нижней конечностям, определяется достаточно четко выраженная на нижних конечностях внутрисегментная асимметрия между двумя основными группами мышц бедра - четырехглавой мышцей бедра (группы разгибателей) и двуглавой (группа сгибателей). Как отмечалось выше, при практическом отсутствии различий по толщине этих мышц в периоде детства в дальнейшем по всем последующим периодам на кривых роста (рис. 5.7, слева) отмечается четко выраженная нарастающая дивергенция в развитии этих мышечных групп. В основе такого характера динамики развития лежат опережающие по УСР приросты толщины четырехглавой мышцы (1) по сравнению с двуглавой мышцей (2) бедра.

Конечным результатом такого развития является значительно большая величина массы мышц разгибателей бедра по сравнению со сгибателями. Это отражает выраженную специализацию нижних конечностей у обезьян, как преимущественно несущих опорную нагрузку при локомоции. Наряду с этим, описанная для бедра дивергенция развития по сгибательной и разгибательной мускулатуре отсутствует по верхней конечности. На кривых роста (рис. 5.7, слева) толщин двуглавой (2) и трехглавой (3) мышц плеча отмечается

практически параллельный характер возрастной динамики, а по соответствующим кривым УСР (рис. 5.7, справа) отмечается одинаковая скорость роста.

Аналогично верхней конечности отсутствуют различия характера возрастной динамики мышц корпуса по толщинам большой грудной мышцы (2) и широчайшей мышцы спины (3) - рис. 5.7. Следует обратить внимание, что если для этих мышц корпуса характерна в основном одна функция - подтягивание веса к точке опоры при брахиации, то для сгибателей и разгибателей плеча функциональный диапазон двигательной активности значительно шире. Тем не менее, характер динамики развития мышц плечевого пояса практически одинаков. Данное обстоятельство отражает характерную для приматов специализацию верхней конечности как хватательную при локомоции. Такой вывод усиливается и тем, что на протяжении всех возрастных периодов, в отличие от соответствующих мышечных групп бедра, абсолютная толщина сгибателей плеча превышает таковую по разгибателям.

Отмеченные различия по функциональной специализации верхних и нижних конечностей и соответствующие особенности мышц определяют и четко выраженную у макаков резусов поперечную асимметрию мышечного компонента конечностей. Эта асимметрия очень четко проявляется как по соотношению окружностей аналогичных сегментов конечностей (голень/предплечье, бедро/плечо), так и по соотношению толщин аналогичных групп мышц (сгибатели или разгибатели) соответствующих сегментов конечностей (рис. 5.8). Следует отметить, что независимо от оценки по окружности или по толщинам мышц отмечается четко выраженная поперечная асимметрия по мышцам бедра и плеча, которая отражает значительное преобладание развития мышц бедра. При этом отмечаются особенности возрастной динамики проявления данной асимметрии, причем выявляются определенные различия по сгибателям и разгибателям.

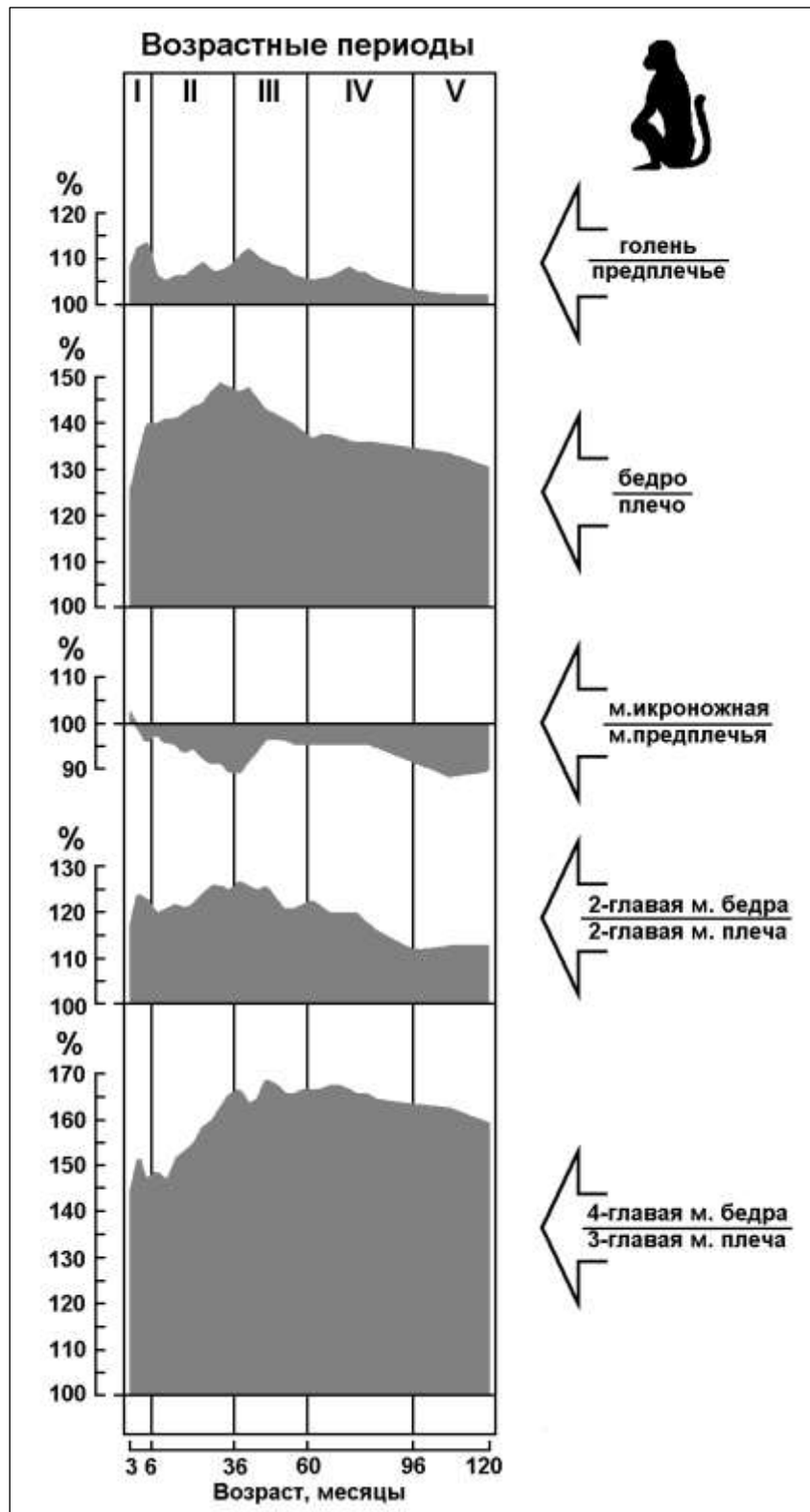
Общим проявлением возрастной динамики развития мышц является увеличение отношения бедро/плечо по толщинам сгибателей и разгибателей, начиная с периода детства и до периода ускоренного роста. Наиболее выражена такая направленность по разгибателям. Так, соотношение толщин четырехглавой мышцы бедра и трехглавой мышцы плеча увеличивается со 142% до 165%. Значительно меньше это соотношение меняется по двуглавым мышцам бедра и плеча. Другой особенностью возрастной динамики рассматриваемых соотношений является стабилизация достигнутого уровня по разгибателям на протяжении последующих возрастных периодов, тогда как по сгибателям определяется достаточно четкое уменьшение величины отношения к концу периода завершения роста (рис. 5.8, IV).

Соотношение окружности голени и предплечья по направленности совпадает с таковой для бедра и плеча (рис. 5.8, сверху), однако по соотношению толщин характер возрастной динамики несколько иной. В известной мере, такое несоответствие может быть связано с отмеченными выше методическими особенностями характеристики мышц по окружностям и толщинам. Последняя, по-видимому, является предпочтительней и точнее позволяет оценить развитие мышц. Подтверждением тому является совпадение по направленности поперечной асимметрии между голенью и предплечьем как по толщинам мышц, так и по костям (см рис. 5.4), а также совпадение направленности асимметрии мышц и костей по бедру-плечу.

Проведенное сопоставление развития мышц по характеристике поперечной асимметрии выявляет преобладание развития мышц бедра относительно плеча. Наряду с этим, развитие мышц предплечья у макаков резусов более выражено относительно мышц голени.

Рис. 5.8. Возрастная динамика поперечной асимметрии развития мышц верхней и нижней конечности.

Объяснения обозначений даны в тексте.



### 5.6. Жир корпуса и конечностей

Своеобразной является возрастная динамика развития подкожной жировой клетчатки у обезьян. Основной отличительной особенностью является увеличение толщины жировой складки не только на протяжении предефинитивной стадии развития, а и в периоде физиологической зрелости в дефинитивной стадии, вплоть до 15-летнего возраста. Данная особенность хорошо выявляется на кривых роста толщин жировой складки по корпусу тела

(рис. 5.9, 1-3) и по конечностям (рис. 5.9, 4-6). Причем, наиболее рельефно толщина жировой складки увеличивается на спине, груди и животе по сравнению с конечностями.

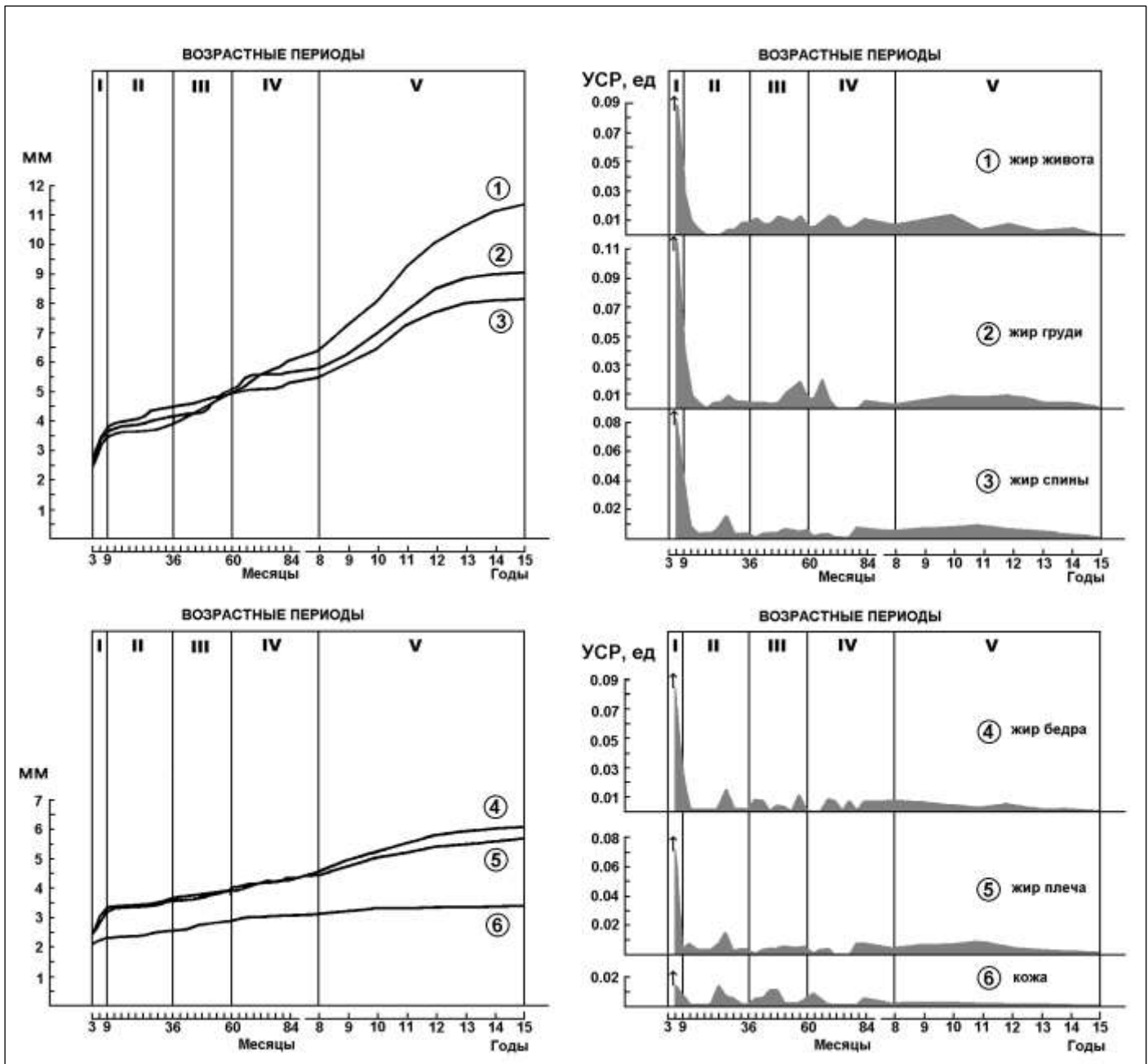


Рис. 5.9. Динамика роста жира корпуса и конечностей у обезьян.

Толщина собственно кожной складки (рис. 5.9, 6) по характеру возрастных изменений в большей мере соответствует периодичности ростового процесса, описанной выше по другим соматическим признакам. Более медленный рост кожи по толщине определяется относительно постоянной и невысокой удельной скоростью (рис. 5.9, справа) на протяжении всей предефинитивной стадии развития, включая период детства (I).

Обращает на себя внимание очень высокая удельная скорость роста подкожного жира в первом возрастном периоде (рис. 5.9, справа) с выраженным уменьшением УСР в подростковом периоде (II). С переходом в период ускоренного роста (III) УСР по толщине жировой складки живота и груди (1,2) увеличивается, оставаясь в дальнейшем практически на постоянном уровне. Наряду с этим, УСР по толщине жировой складки спины (рис. 5.9, 3)

и конечностям (Рис. 5.9, 4 и 5), за исключением небольшого увеличения во втором периоде, на протяжении третьего, четвертого и пятого возрастных периодов сохраняется на относительно постоянном уровне. Наиболее рельефно переход к постоянной скорости роста отмечается в конце периода завершения роста (IV).

Определенный интерес вызывает возрастная динамика изменений отношений между толщиной жировых складок по корпусу и конечностям. Так, толщина жировой складки корпуса тела в трех исследованных областях (1,2,3) в периоде детства и в начале подросткового периода одинакова (рис. 5.9, слева). Однако, к окончанию второго периода отмечаются достоверные различия ( $P < 0.05$ ) между толщиной жировой складки на спине ( $4.6 \pm 0.1$  мм) и на животе ( $4.0 \pm 0.2$  мм). Толщина грудной складки ( $4.3 \pm 0.2$  мм) занимает промежуточное положение. Такие отношения во втором возрастном периоде видны по положению соответствующих кривых роста.

С периода ускоренного роста (III) отмечается опережающее увеличение толщины брюшной складки. Это отражается выраженным увеличением УСР (см. на рис. 5.9, справа - 1). Достаточно выраженным является и увеличение УСР по грудной складке. Причем, это увеличение является настолько значимым, что в начале периода завершения роста толщина грудной складки выравнивается с брюшной. В то же время наиболее низкой отмечается УСР по жировой складке на спине (см. рис. 5.9, справа - 3).

Такое соотношение роста жировых складок корпуса тела по УСР приводит к четкой дивергенции развития подкожного жира. Завершением такой дивергенции является установление в периоде физиологической зрелости противоположных, по сравнению с подростковым периодом, отношений (рис. 5.9, слева). Так, наиболее толстой становится жировая складка на животе (1), сравнительно наименьшая толщина определяется на спине (3), тогда как толщина жировой складки груди по своей величине продолжает занимать промежуточные значения (2).

Что касается особенностей возрастной динамики изменений отношения между толщинами жировой складки бедра (4) и плеча (5), то они наиболее определенно выявляются лишь в периоде физиологической зрелости (рис. 5.9, слева, V). На протяжении всей предефинитивной стадии развития толщины жировых складок на конечностях не различаются между собой, а отношения по динамике являются неопределенными. Однако, несмотря на отсутствие достоверных различий по толщине, уже начиная с окончания четвертого периода проявляется четкая асимметрия ( $P_{кз} < 0.01$ ) развития жира конечностей. Все точки кривой роста жира бедра по величине толщины бедренной складки лежат выше кривой роста по жировой складке плеча. Такое соотношение формирования жировой ткани на бедре и плече определенно ассоциируется с отмеченной выше поперечной асимметрией развития костей и мышц верхних и нижних конечностей.

Полученные данные убедительно свидетельствуют о том, что преимущественное развитие нижних конечностей относительно верхних реализуется по всем трем основным компонентам тела (костному, мышечному и жировому).

## 5.7. Дентальная система

Особое место в исследованиях процессов роста и физического развития занимает характеристика дентальной системы, как наиболее сопряженной с этапной реализацией развития [Schultz, 1956, 1960; Bourne, 1975; Войтенко, Поляков, 1986; Лапин, Джикидзе, Фридман, 1987]. Неслучайно, именно зубы приняты в качестве одного из основных маркеров биологического возраста [Foley, 1943; Foodeen, Iror, 1983]. Причем, наиболее динамичными характеристиками данный маркер обладает в предефинитивной стадии развития, которая отражает последовательную определенную смену качественно различных процессов развития дентальной системы. Это рост и смена молочных зубов, появление и рост постоянных зубов, особенности формирования отдельных зубов и другие проявления. С



завершением формирования дентальной системы возможности использования ее в качестве маркера биологического возраста значительно ограничиваются.

Следует отметить, что наиболее полно информация по развитию дентальной системы в сопоставлении с возрастными периодами представлена в исследованиях на людях. Однако это сопоставление проведено по отдельным периодам, по разным характеристикам дентальной системы и не дает полного представления об отражении в развитии этой системы основных биологических закономерностей роста и о взаимосвязи ее с развитием других систем организма.

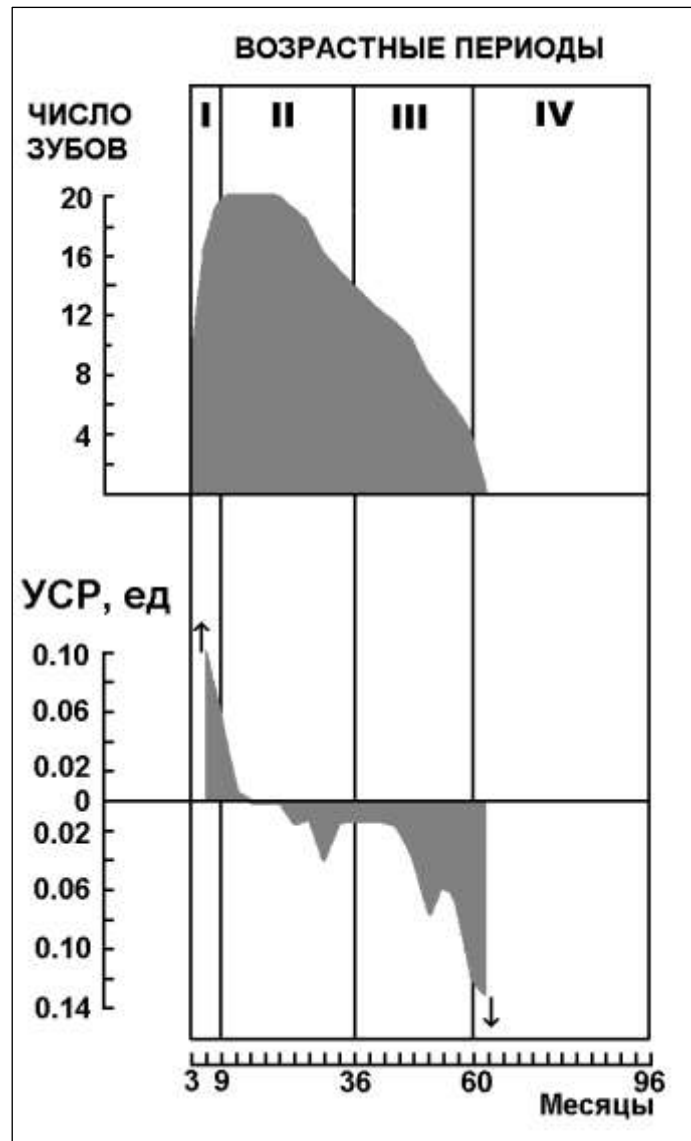
В исследованиях на обезьянах, с одной стороны, имеются достаточно подробные данные по возрастной характеристике развития зубов [Schultz, 1956, 1960; Foodeen, Iror, 1983; Лапин, Джикидзе, Фридман, 1987], в частности у макак резусов [Cherverud, Dow, 1985; Bourne, 1975; Лапин, Джикидзе, Фридман, 1987]. Однако, с другой стороны, рассмотрение этих данных, как правило, ограничивается характеристикой развития собственно дентальной системы или используется для идентификации возраста. В отдельных работах оценка развития дентальной системы в комплексе с другими характеристиками используется или по отдельным возрастным периодам, чаще всего это юношеский период у обезьян, или просто по отдельным возрастным группам [Schultz, 1969, Tanner, 1962; Bourne, 1975; Watts., Gavan, 1982; Watts, 1985]. Уместно подчеркнуть, что это в известной мере связано с имеющейся неопределенностью периодизации роста и физического развития в постнатальном онтогенезе у обезьян. Наряду с этим, в исследованиях, в которых предлагалась более определенная периодизация [Лакин, 1947, 1954] развитие дентальной системы не изучалось. Да и сама периодизация основывалась лишь на общей характеристике роста по массе и длине тела.

В связи с вышеизложенным, в проведенном нами исследовании дентальная система исследовалась как одна из составляющих комплексной характеристики роста и развития самцов макак резусов. Причем, оценка развития собственно дентальной системы проводилась по комплексу характеристик. В этот комплекс были включены: рост молочных зубов, рост постоянных зубов, событийная характеристика развития дентальной системы (наличие 20-ти молочных зубов, отсутствие постоянных зубов, появление постоянных зубов, начало смены молочных зубов, появление постоянных клыков, видимое превышение длины верхнего клыка по сравнению с нижним, наличие 32-х постоянных зубов), и, наконец, возрастная динамика роста постоянных клыков.

В связи с тем, что не ставилась специальная задача детального изучения возрастной динамики зубов как таковых, характеристика последовательности изменений формулы по составу зубов не проводилась. Тем более, что информация по данному вопросу в литературе представлена достаточно подробно [Bourne, 1975; Лапин, Джикидзе, Фридман, 1987]. В проведенном исследовании вышеперечисленные характеристики использовались для выявления особенностей периодики общего ростового процесса и соответствия состояния дентальной системы развитию других соматических систем организма.

На протяжении периода детства (I) количество молочных зубов у самцов макак резусов увеличивается, достигая к концу периода, как правило, 20 зубов (Рис. 5.10). Этому соответствует положительная УСР молочных зубов (по приросту их количества). Нулевой эта скорость становится в начале подросткового периода (II) и сохраняется до его середины, отражая отсутствие изменений по зубной формуле молочных зубов. С середины подросткового периода начинается смена молочных зубов - количество их прогрессивно уменьшается, что отражается на кривой УСР отрицательными значениями УСР. При этом скорость смены молочных зубов прогрессивно увеличивается на всем протяжении периода ускоренного роста (III), к концу которого молочные зубы у обезьян полностью отсутствуют.

Рис. 5.10. Динамика роста и смены молочных зубов у обезьян. Вверху - кривая изменений количества зубов, внизу - удельная скорость изменений их количества.



Таким образом, динамика роста и смена молочных зубов у макак резусов происходит на протяжении трех периодов предефинитивной стадии развития - детства, подросткового и пубертатного периодов. Это свидетельствует об относительно большой продолжительности начального процесса развития дентальной системы у низших обезьян (4-5 лет), которая захватывает около половины и более продолжительности всей предефинитивной стадии развития.

Прорезывание постоянных зубов (первых моляров) начинается в первой половине подросткового периода (II) при полной формуле молочных зубов (рис. 5.11). В дальнейшем, параллельно смене молочных зубов количество постоянных зубов прогрессивно увеличивается. К концу подросткового периода отмечается выраженное увеличение скорости развития (УСР) постоянных зубов по приросту их количества. Высокой скоростью роста постоянных зубов остается на протяжении пубертатного периода (III) и наименее медленно увеличивается количество зубов на протяжении всего периода завершения роста (IV), к концу которого формируется полная зубная формула - 32 зуба (рис. 5.12). Наиболее поздно из постоянных зубов у обезьян прорезываются клыки. Позже них прорезывается лишь последняя пара зубов (третьи моляры), после чего завершается формирование

дентальной системы. Особый интерес к развитию клыков связан с тем, что именно по этим зубам у обезьян ярко проявляется половой диморфизм.

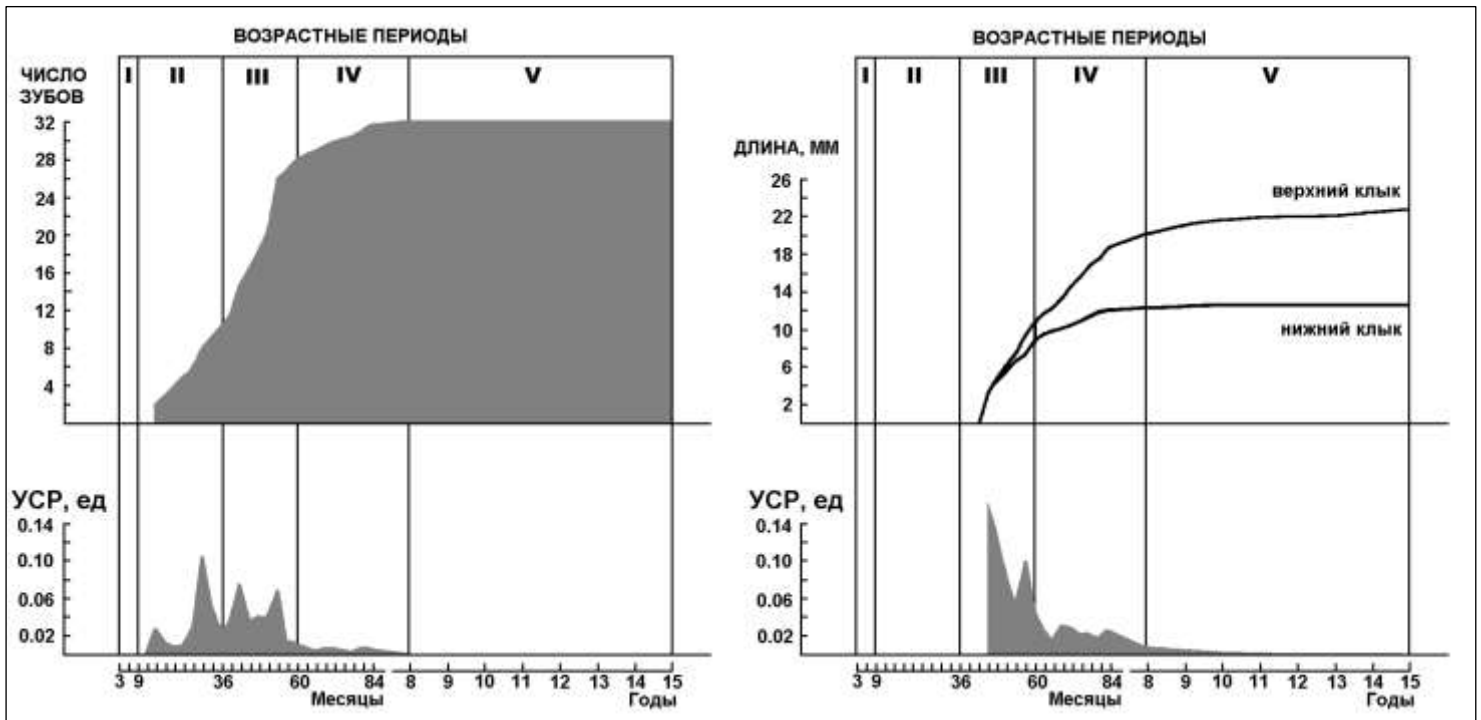


Рис. 5.11. Динамика роста постоянных зубов у обезьян. Слева: сверху - кривая изменений количества зубов; внизу - удельная скорость изменений их количества. Справа: сверху - ростовые кривые изменений длины верхнего (верхняя) и нижнего (нижняя) клыков; внизу - удельная скорость роста, усредненная по обоим клыкам

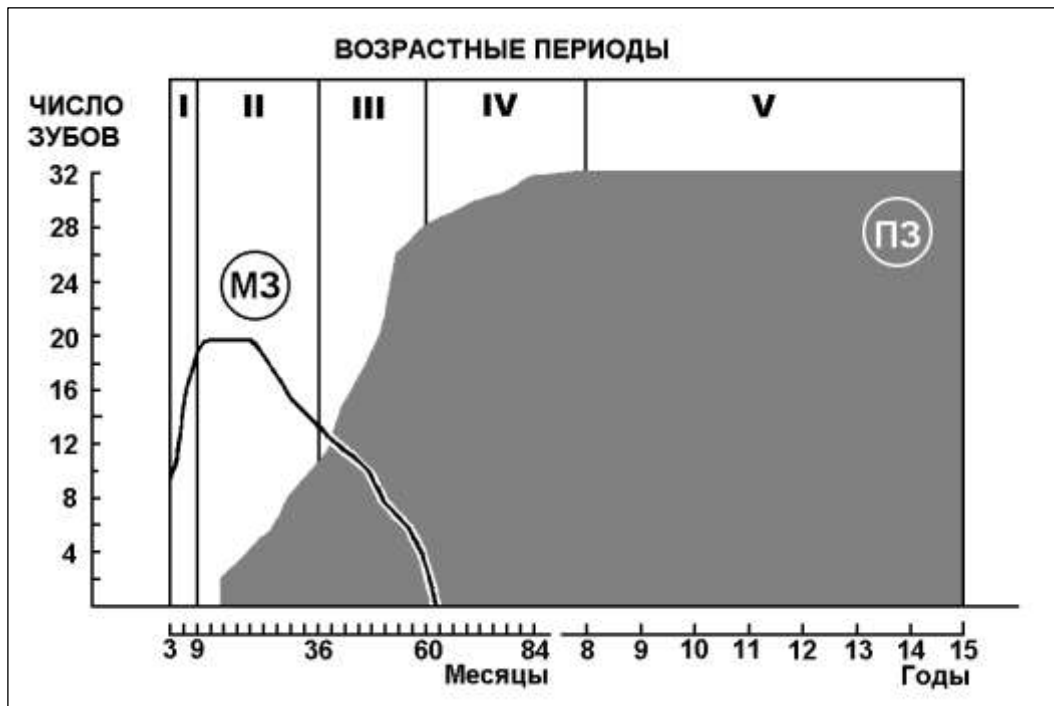


Рис. 5.12. Возрастная динамика развития молочных (МЗ) и постоянных (ПЗ) зубов.

Первое, что обращает на себя внимание, это четко выраженная дивергенция развития нижних и верхних клыков (Рис. 5.11, справа). И те, и другие клыки прорезываются практически одновременно. При этом наибольшая скорость роста их по высоте коронной части зуба отмечается в пубертатном периоде. В дальнейшем УСР снижается, однако на протяжении четвертого периода продолжает оставаться относительно высокой и лишь в периоде физической зрелости (V) происходит остановка роста по длине верхнего клыка. Обращает на себя внимание, что из всех исследованных признаков дентальной системы наиболее поздно оформляется дефинитивный размер верхнего клыка.

Таким образом, следует подчеркнуть, что, как и отмечалось в других исследованиях, дентальная система у низших обезьян может являться хорошим маркером БВ и, наряду с этим, может быть использована для идентификации обезьян по возрастным периодам постнатального развития.

### 5.8. Развитие семенников

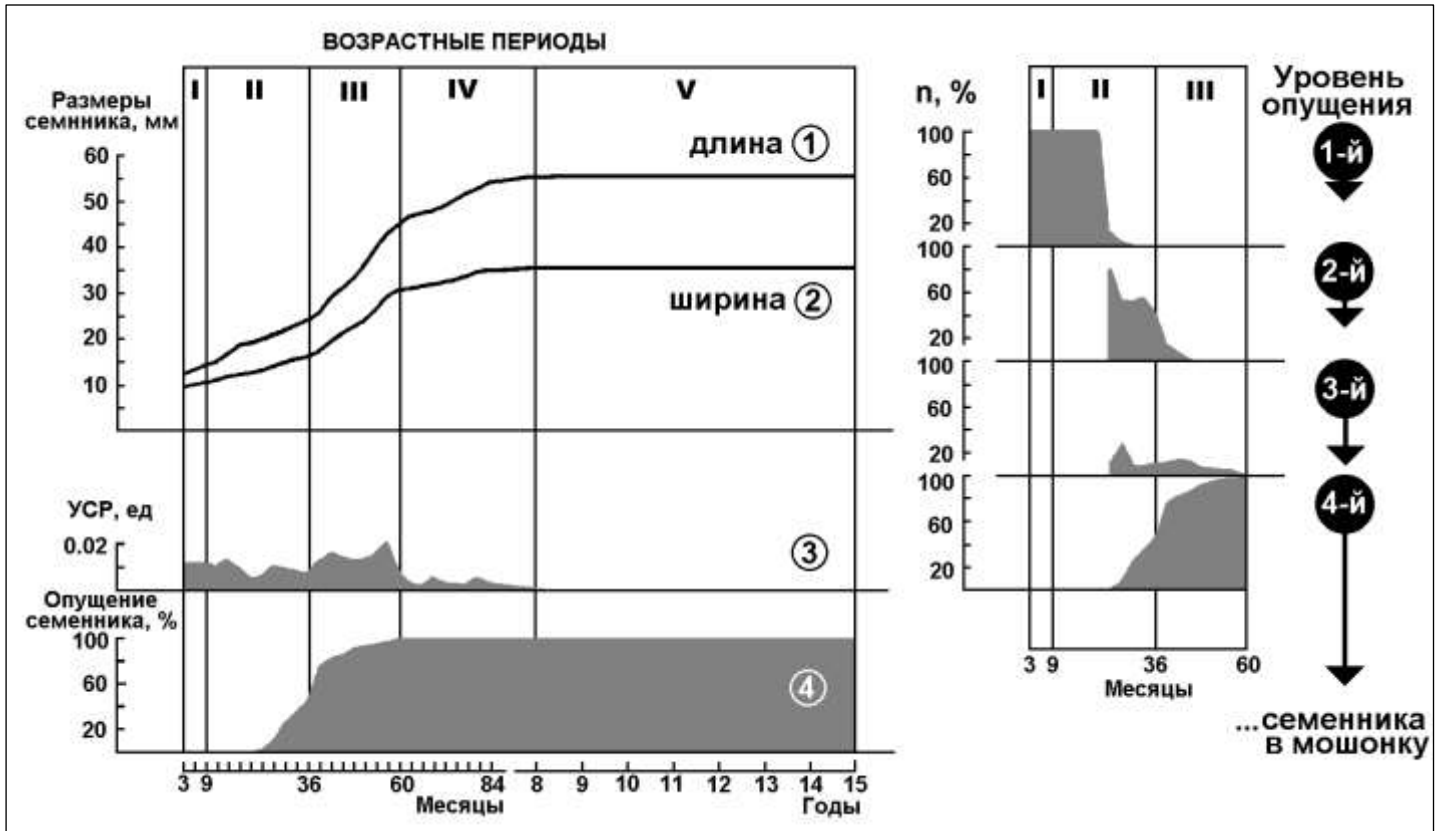
По сравнению с возрастной динамикой изменений других соматических признаков своеобразием отличается развитие семенников. Последнее включает в себя не только изменение линейных размеров (длины и ширины), но и определенную динамику опущения семенников в мошонку - явление, характерное для половых желез самцов. По существу это явление отражает развитие и рост семенного канатика, поэтому оценка этого процесса дает дополнительную информацию о соматическом развитии репродуктивной системы.

Показатель опущения семенников приводится по количеству случаев на всю возрастную выборку обезьян, принятую за 100%. При этом идентифицируются следующие уровни опущения семенников: 1-й – семенники находятся в области наружного кольца пахового канала и низводятся при измерении в пределах верхней трети расстояния от кольца до основания мошонки («дистанция опущения»); 2-й – семенники находятся в пределах средней трети «дистанции» опущения; 3-й – семенник в нижней трети «дистанции опущения» и может опускаться в мошонку, но свободно выходит из нее; 4-й – семенник находится в мошонке и не выводится из нее.

Следует подчеркнуть, что опущение семенников и увеличение их размеров определенным образом сопряжены между собой. Это проявляется, прежде всего, в том, что на протяжении периода детства (I) и большей части подросткового периода (II) соответственно сравнительно невысокой и постоянной скорости (УСР) увеличения линейных размеров (длины и ширины), семенники (рис. 5.13, слева), занимают промежуточное положение между наружным кольцом пахового канала и корнем мошонки. При этом определяется большая подвижность семенников, которые при пальпации легко смещаются кверху.

До середины подросткового периода в 100% случаев семенники располагаются у наружного кольца пахового канала - 1-й уровень опущения (рис. 5.13, справа). В дальнейшем, несмотря на постоянную скорость увеличения размеров семенников, отмечается относительно быстрое удлинение семенного канатика. Это проявляется в последовательном переходе на 2-й, 3-й и 4-й уровни опущения семенников к концу подросткового периода. В этом возрасте отмечается наибольшая вариабельность положения семенников, в том числе и опущение их в мошонку.

Рис. 5.13. Динамика роста и опущение семенников у обезьян. Показатель опущения семенников приводится по количеству случаев на всю возрастную выборку обезьян, принятую за 100%. Объяснения уровней опущения даны в тексте.



С начала пубертатного периода (III) по кривым роста (длине, ширине) и по УСР отмечается скачок роста семенников (Рис. 16, слева). Этому соответствует в большей части случаев опущение семенников в мошонку. И к окончанию третьего периода процесс опущения семенников в мошонку завершается. К этому моменту отмечается и максимальная скорость роста половых желез. На протяжении периода завершения роста (IV) уже фиксированные в мошонке семенники продолжают увеличиваться в размерах, но со значительно меньшей удельной скоростью. К началу периода физической зрелости (V) рост семенников прекращается и формируется характерная форма и размерность по соотношению длины и ширины половой железы.

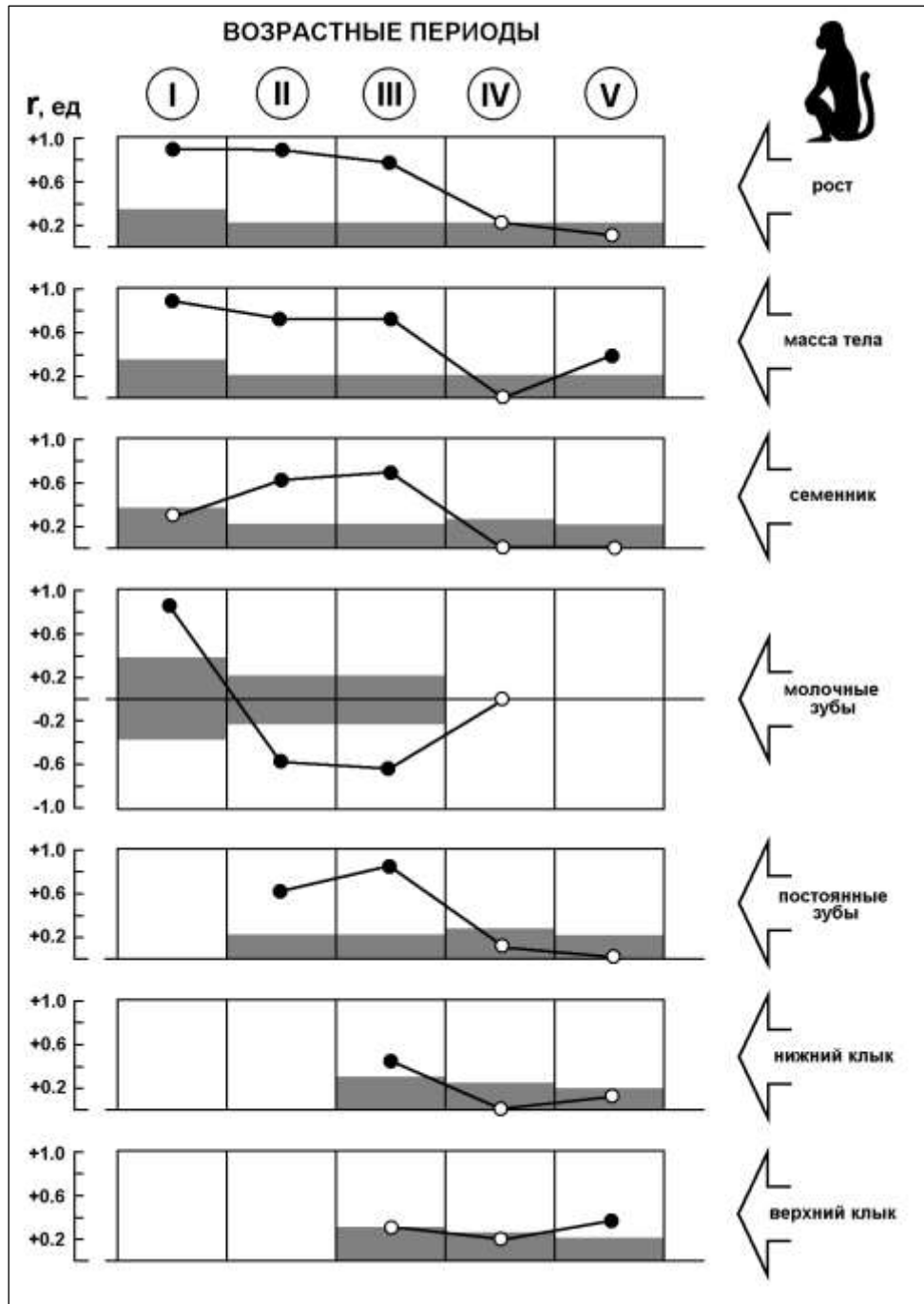
### 5.9. Корреляционная характеристика динамики соматического роста

Учитывая нелинейный характер ростового процесса на протяжении всей предефинитивной стадии, обусловленный различной скоростью роста, определенную временную асинхронность развития отдельных систем, корреляционный анализ возрастной динамики соматических характеристик проведен отдельно по каждому из выделенных периодов роста. Полученные данные свидетельствуют о существенных изменениях корреляционных взаимосвязей в процессе роста.

Рассмотрение данных по коэффициентам корреляции между возрастом и исследованными соматическими признаками четко выявляет динамику ростового процесса и определяет различия по пяти возрастным периодам (рис. 5.14 и 5.15).

Рис. 5.14. Корреляция возраста с соматическими признаками.

По оси абсцисс - возрастные периоды, по оси ординат - величина коэффициента корреляции ( $r$ , ед.). Заштрихованные зоны ограничивают 95% доверительные зоны недостоверных значений " $r$ ", черные кружки на кривых соответствуют достоверной величине корреляции.



Достоверная величина коэффициента корреляции возраста с длиной и массой тела, соматическими размерами костей и мышц, количеством молочных и постоянных зубов, длиной нижнего клыка на протяжении I, II и III периодов свидетельствует о выраженной возрастной зависимости изменений перечисленных признаков. В основе данной зависимости лежит активный ростовой процесс. Причем, очень высокие (приближающиеся к 1) коэффициенты корреляции возраста с ростом и массой тела в первых трех возрастных периодах (I, II и III) свидетельствуют о практически линейном характере этих взаимосвязей. По мышечным и костным признакам приближающаяся к линейной зависимость определяется только в периоде детства (I). В этом периоде определяется достоверная и достаточно высокая возрастная корреляция и изменений жирового компонента (рис. 5.15).

Отсутствие достоверной корреляции линейных размеров семенников с возрастом в первом периоде ассоциируется с низкой активностью ростового процесса по репродуктивной системе. Увеличение скорости роста семенников во втором и третьем периодах отражается и

в достоверном усилении возрастной корреляционной характеристики. В периоде завершения процессов роста (IV) по всем исследованным признакам корреляция их с возрастом отсутствует. Это связано с тем, что именно к окончанию данного периода наступает остановка роста.

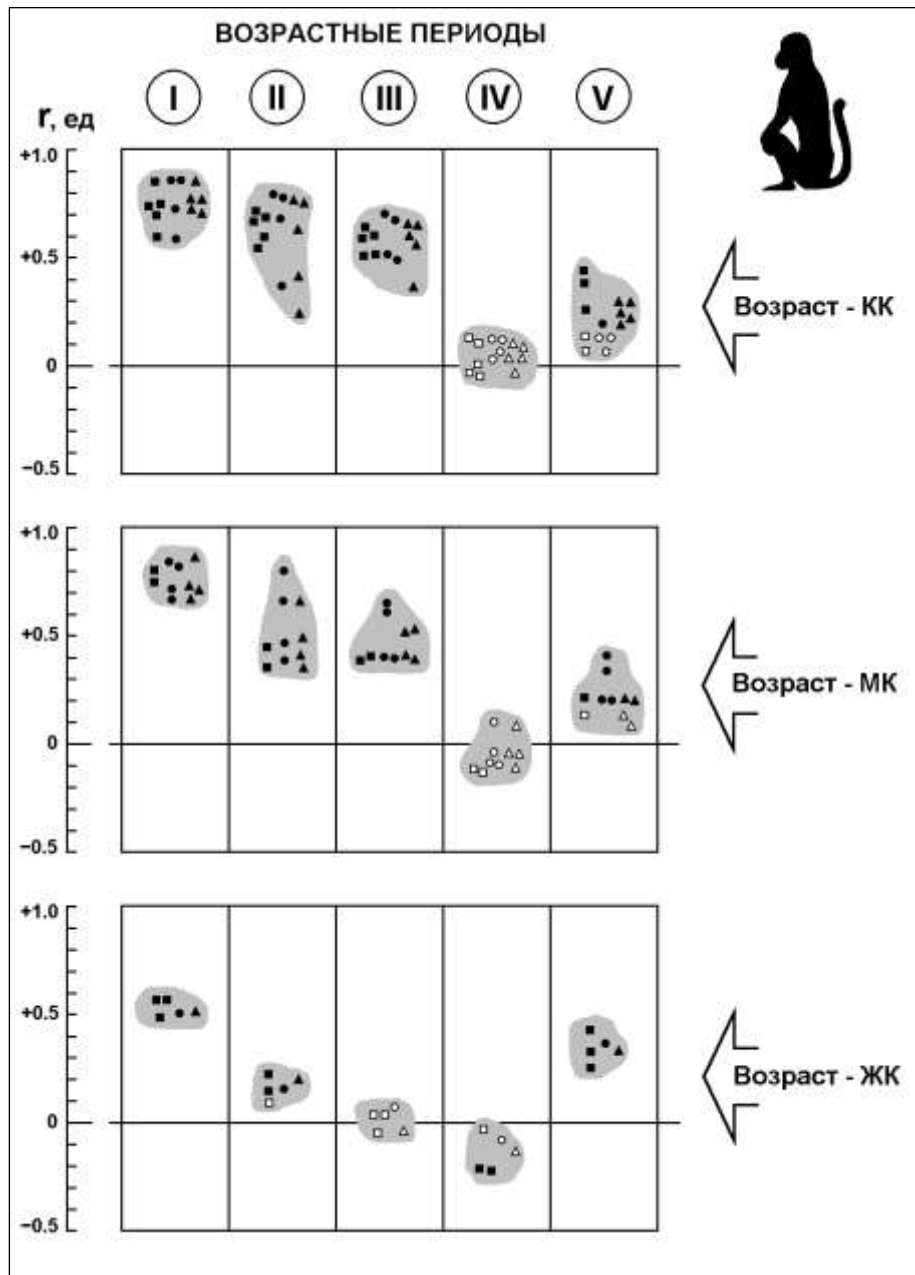


Рис. 5.15. Корреляция возраста с компонентами тела. По оси абсцисс - возрастные периоды, по оси ординат - величина коэффициента корреляции ( $r$ , ед.).

КК, МК, ЖК - соответственно костный, мышечный и жировой компоненты (состав соматометрических характеристик компонентов см. в таблице 5.2). Здесь и на остальных рисунках коэффициенты корреляции приводятся последовательно по корпусу тела (квадраты), верхним (кружки) и нижним (треугольники) конечностям.

Зачерненные фигурки соответствуют достоверным значениям корреляции, а не зачерненные - недостоверным. Обведены фоном корреляционные поля. Остальные обозначения приведены на рисунке.

При этом следует учитывать и то обстоятельство, что именно в этом периоде завершается физическое развитие и формирование соматической конституции. Это в известной мере подтверждается и характером возрастных взаимосвязей исследуемых признаков и в пятом периоде дефинитивной стадии, в которой рост по большинству соматических признаков отсутствует. Соответственно этому по длине тела, зубной формуле постоянных зубов, высоте нижнего клыка (рис. 5.14), по группе костных и мышечных соматических признаков (рис. 5.15) в пятом периоде определяется недостоверная или невысокая внутригрупповая корреляция этих признаков с возрастом. Наряду с этим, продолжающееся возрастное увеличение массы тела и жировой ткани в пятом периоде характеризуется и усилением возрастной корреляции. Подобная динамика возрастной зависимости в V периоде отмечается и по длине верхнего клыка.

Сопоставление внутригрупповой возрастной корреляции исследованных соматических признаков по I-IV периодам предефинитивной стадии и V периоду дефинитивной стадии (рис. 5.14 и 5.15) четко выявляет этапный характер ростового процесса и существенные отличия этого процесса по каждому из выделенных периодов. Если по предефинитивной стадии, начиная с I и кончая IV периодом, общая направленность возрастной корреляции характеризуется ее прогрессирующим снижением, то при переходе к дефинитивному состоянию (V период) эта направленность становится обратной. Это является определенным свидетельством качественно различного содержания процессов роста и физического развития по выделенным периодам.

Принципиально аналогичная внутригрупповой корреляции по рассматриваемым пяти возрастным периодам общая направленность определяется и по динамике корреляционных характеристик между соматическими признаками. Она характеризуется, также как и возрастная зависимость, уменьшением величины коэффициента корреляции от первого к пятому периоду. Данная направленность менее выражена по корреляционным взаимосвязям между интегральными соматическими характеристиками (ростом и массой тела) и скелетно-мышечными признаками (рис. 5.16 и 5.17). Значительно более рельефной эта направленность определяется по возрастной динамике корреляционных взаимосвязей между соматическими признаками, которые характеризуют костный, мышечный и жировой компоненты тела (рис. 5.18).

Однако, несмотря на отмеченную выше общую направленность корреляционных взаимосвязей, последние характеризуются достаточно высокими величинами коэффициента корреляции по костно-мышечным признакам с ростом и массой тела. Высокий уровень корреляции массы и роста с костным компонентом тела отражает зависимость возрастных изменений общих линейных размеров и массовых характеристик от развития скелета. Наряду с этим, определяется и большая значимость развития мышечной системы в возрастной динамике массы тела. Об этом свидетельствует не только более высокий уровень коэффициента корреляции мышечного компонента с массой по сравнению с ростом тела, но и поддержание высокой корреляции на постоянном уровне на протяжении всех возрастных периодов. При этом достаточно выраженное расширение корреляционных полей в IV и V периодах по сравнению с предыдущими периодами, особенно с периодом детства, в определенной мере может свидетельствовать о большем многообразии формируемых взаимоотношений между рассмотренными признаками в периоде завершения процессов роста (IV) и у физически зрелых животных пятого периода.

Очень четкой определяется динамика корреляционной характеристики по росту и массе тела с жировым компонентом (рис. 5.16 и 5.17). Достоверная и достаточно высокая корреляция между данными признаками в периоде детства (I) при переходе в последующие периоды последовательно снижается к четвертому периоду. Причем, на протяжении периодов ускоренного роста (III) и завершения роста (IV) корреляция роста тела с жировым компонентом отсутствует. Аналогичное соотношение между этими признаками сохраняется по корпусу тела и в пятом периоде, тогда как по конечностям тела вновь формируется достоверная корреляционная зависимость. В отличие от роста, масса тела на протяжении



всех возрастных периодов сохраняет достоверный уровень корреляционных отношений с жировым компонентом. При этом описанный по корреляции роста тела с жировым компонентом характер общей направленности отношений на протяжении всех возрастных периодов проявляется более рельефно.

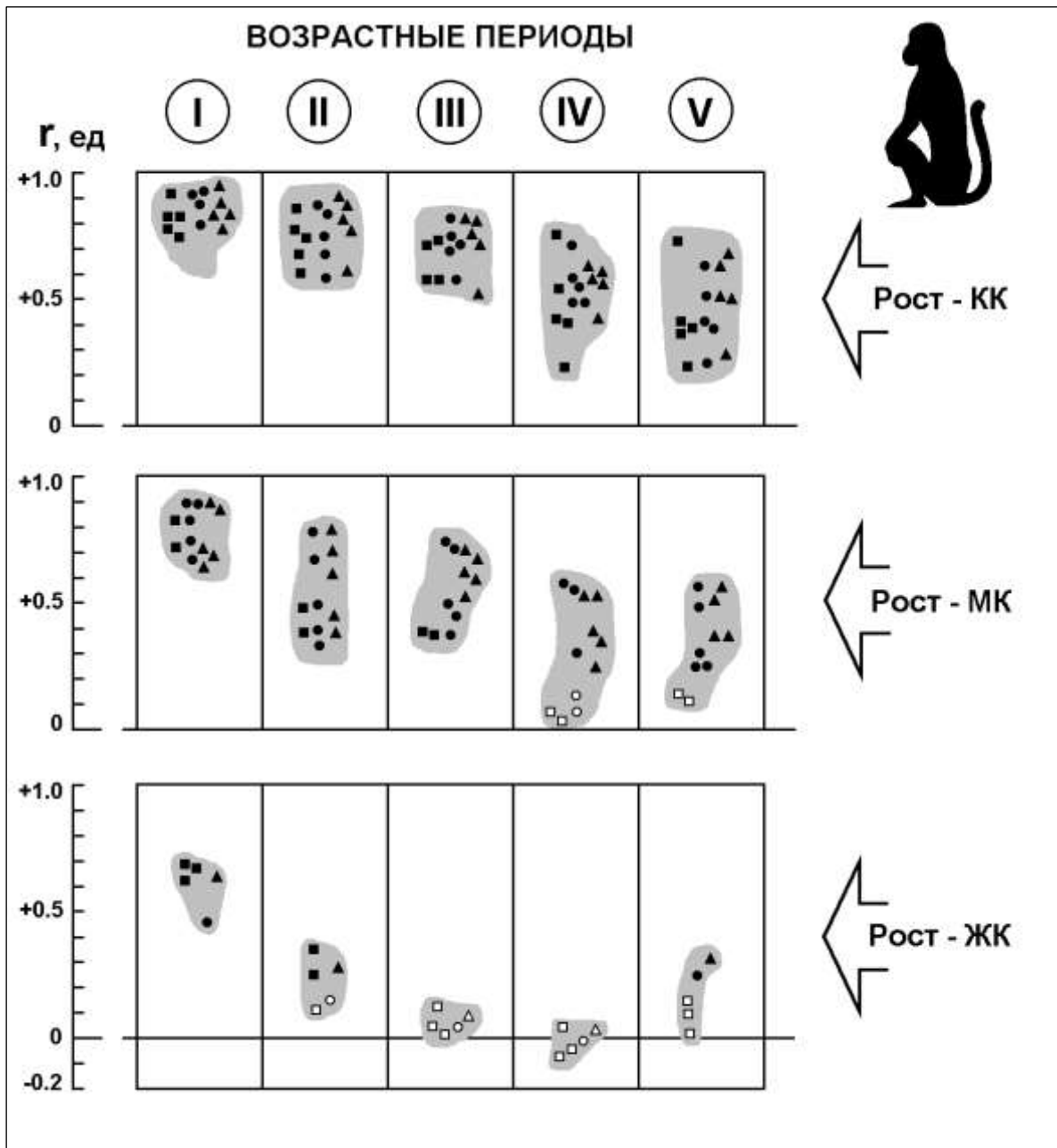
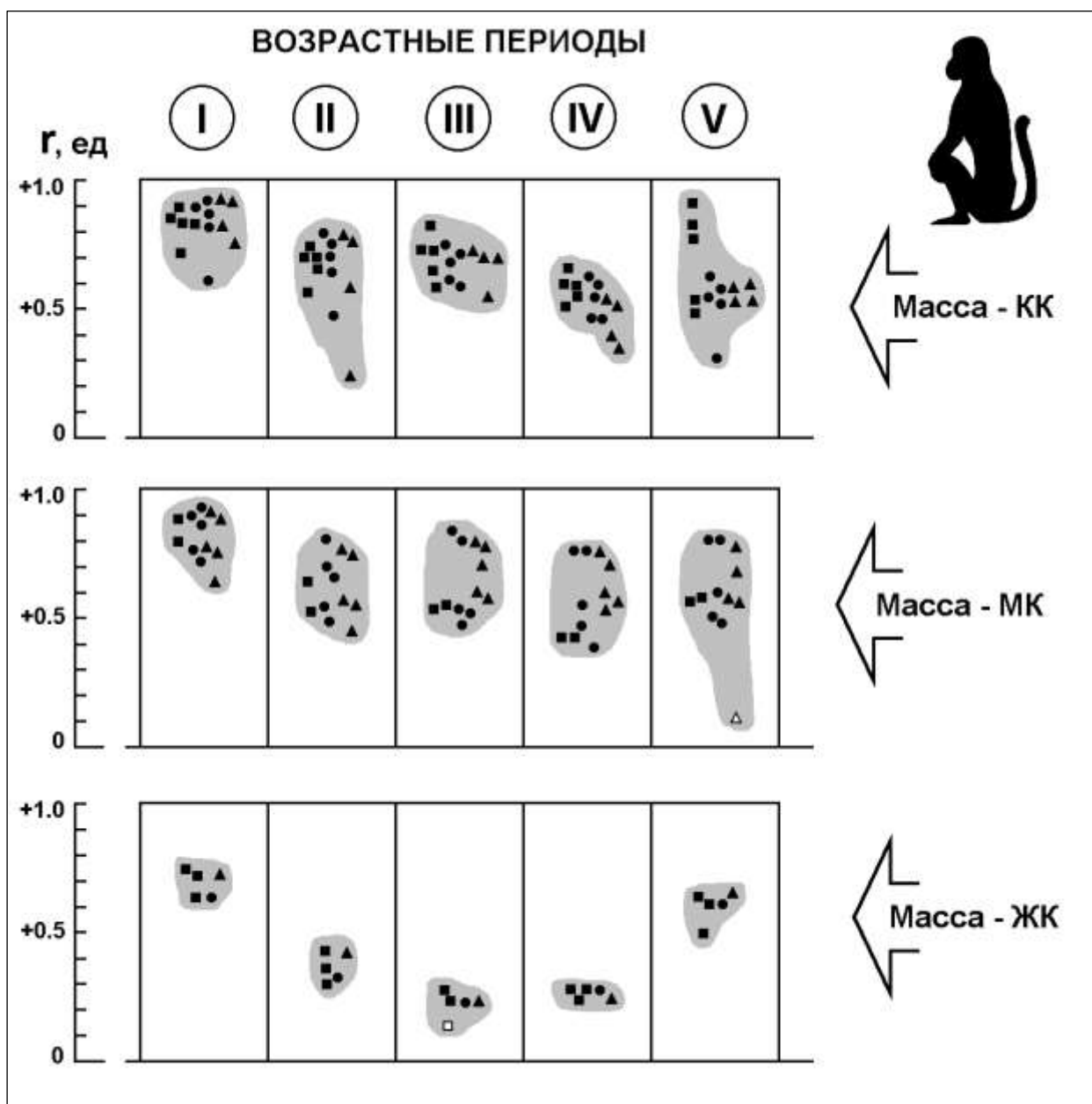


Рис. 5.16. Возрастная динамика корреляции роста (длины тела) с компонентами тела. Обозначения те же, что на рис. 5.15.

Рис. 5.17. Возрастная динамика корреляции массы тела с компонентами тела. Обозначения те же, что на рис. 5.15.



Высокий уровень положительной корреляции между костным и мышечным компонентами определяется в первом периоде (рис. 21), характерной особенностью которого является и сравнительно узкое корреляционное поле рассеивания отдельных величин коэффициентов корреляции как по корпусу, так и по верхним и нижним конечностям. В дальнейшем положительная корреляция между костным и мышечным компонентом продолжает оставаться достоверной, хотя ее общий уровень, по сравнению с первым периодом, заметно снижается.

Это свидетельствует о том, что на протяжении первых трех возрастных периодов, которые характеризуются наибольшей интенсивностью ростового процесса, складываются пропорциональные отношения в развитии костей и мышц. Заметно изменяются такие отношения в периодах завершения роста (IV) и физической зрелости (V). Это отражается как в дальнейшем снижении общего уровня корреляции, так и в выраженном расширении корреляционных полей. В отличие от поддерживаемого на протяжении всего ростового процесса высокого уровня корреляции возраста с костным и мышечным компонентами (рис. 18), снижение уровня корреляции между этими компонентами тела с расширением корреляционных полей в четвертом и пятом возрастных периодах (рис. 21) отражает не столько остановку ростового процесса, сколько формирование определенных

конституционных взаимоотношений между костным и мышечным компонентами тела. О многообразии таких взаимоотношений свидетельствует большой диапазон отдельных величин коэффициента корреляции от 0 до 0.8 ед.

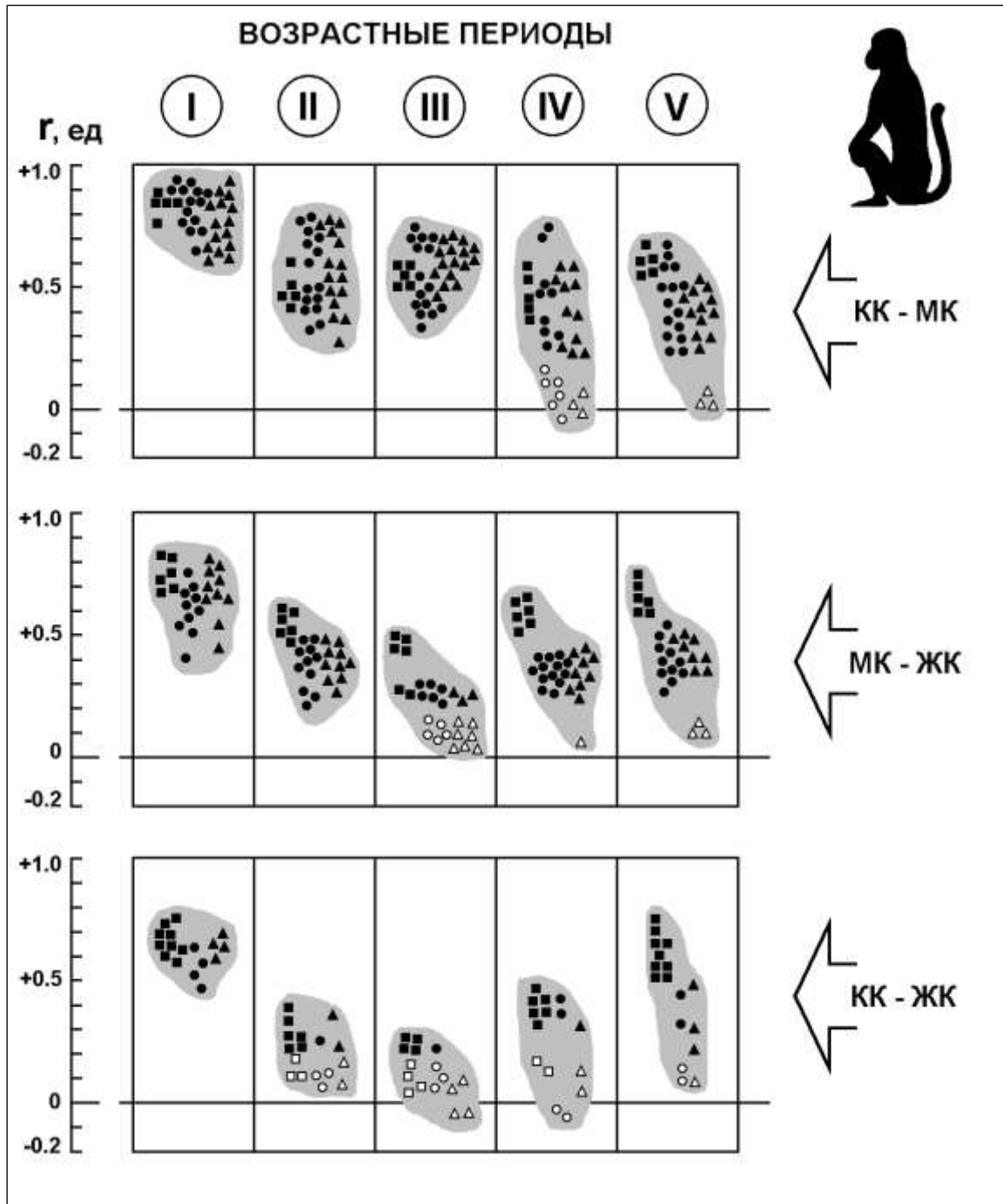


Рис. 5.18. Возрастная динамика межкомпонентной корреляции.  
Обозначения те же, что на рис. 5.15.

Отмеченная общая направленность корреляционных отношений между костным и мышечным компонентами тела прослеживается и по динамике корреляции этих компонентов с жировым компонентом. При этом следует отметить, что более тесной по сравнению с костным компонентом выявляется взаимосвязь мышечного компонента с жировым.

Характер взаимосвязи костного и мышечного компонентов тела с развитием дентальной системы (рис. 5.19) воспроизводит описанную динамику по корреляции роста зубов с возрастом (см. рис. 5.14.). При этом соответствие этой динамики по жировому компоненту тела определяется только в периоде детства по молочным зубам. Весьма своеобразно проявляются корреляционные взаимосвязи между длиной верхнего клыка и основными компонентами тела (рис. 5.20). В третьем и четвертом периодах корреляция между этими признаками практически отсутствует, но в пятом периоде она становится достоверной и достаточно выраженной, особенно по верхним клыкам. Недостоверные величины коэффициентов корреляции (на рисунке обозначены контурными фигурами) относятся к нижним клыкам.

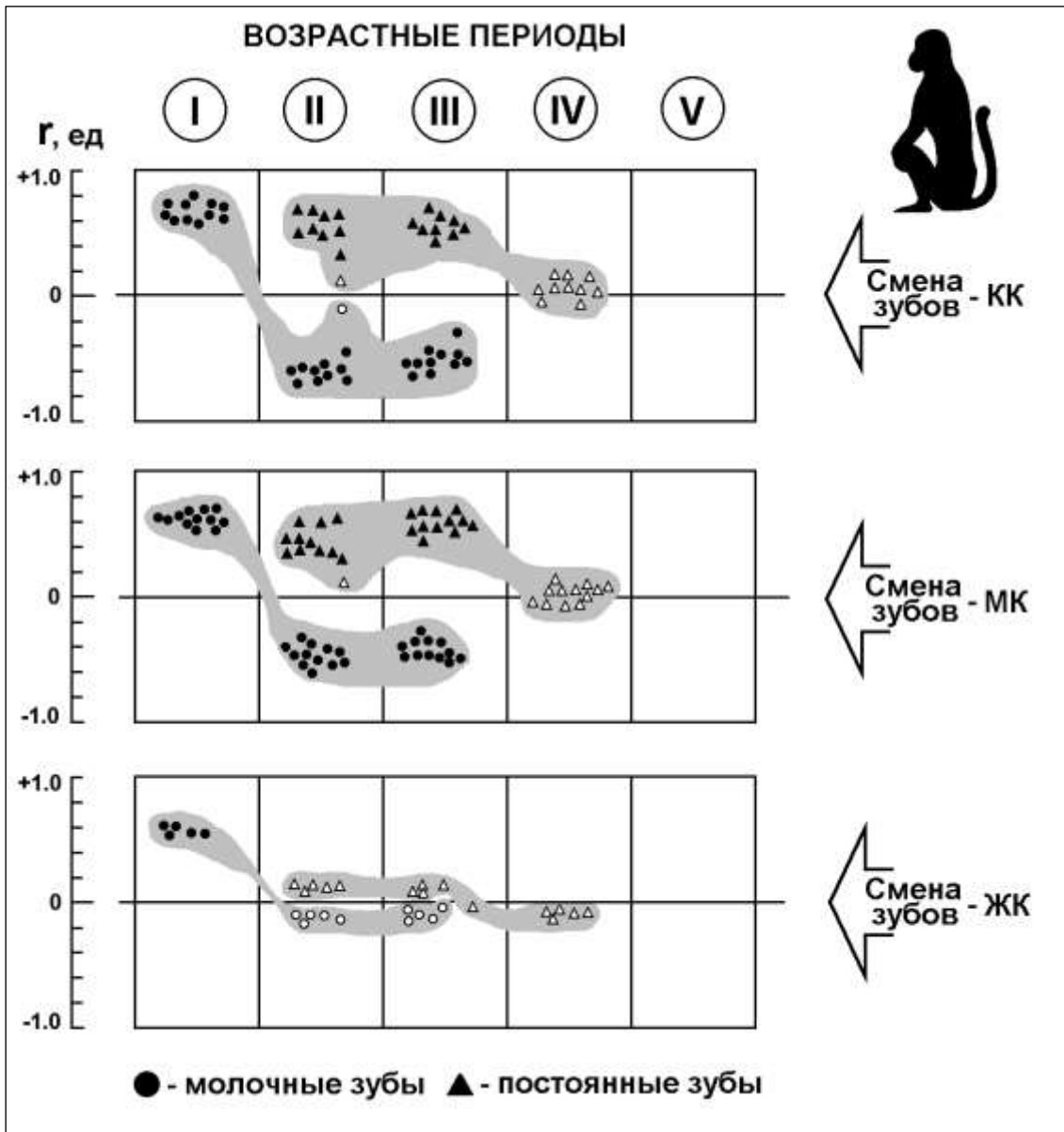
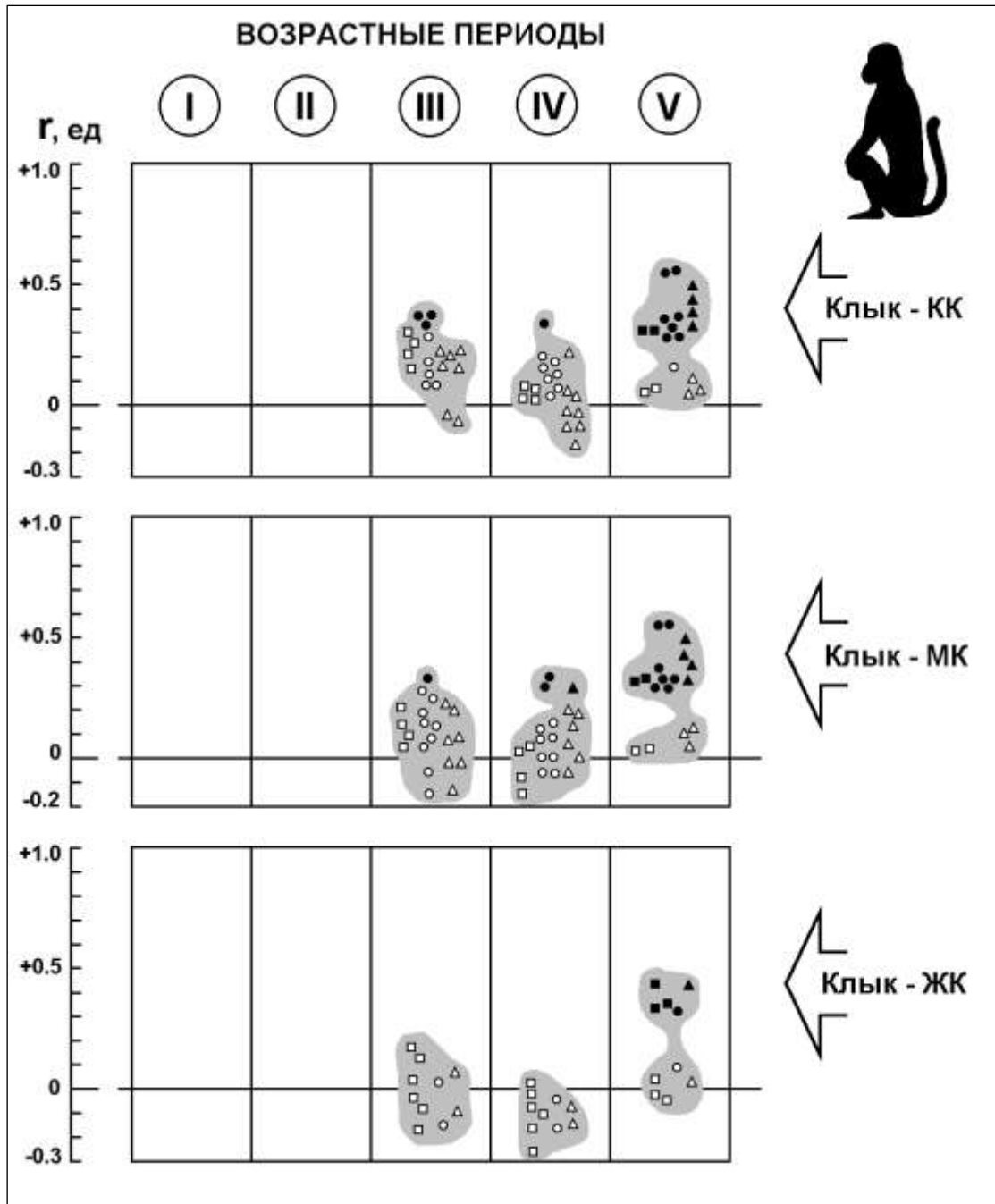


Рис. 5.19. Возрастная корреляция роста и смены зубов с компонентами тела.  
Основные обозначения те же, что на рис. 5.15.

Рис. 5.20. Возрастная динамика роста клыков с компонентами тела.  
Основные обозначения те же, что на рис. 5.15.



Помимо несомненного значения размеров верхних клыков в процессе формирования полового диморфизма, этот признак, по-видимому, отражает завершение становления соматической конституции, совпадающего со зрелостью репродуктивной системы. В связи с этим длина верхнего клыка может быть использована у самцов макаков резусов в качестве вторичного полового признака.

Не останавливаясь более подробно на существовании корреляционных отношений между длиной клыков и основными компонентами тела, следует подчеркнуть, что, во-первых, наиболее позднее завершение развития верхних клыков определяется не только по кривой роста, но и по формированию определенных взаимоотношений с другими соматическими компонентами лишь в пятом периоде дефинитивной стадии. Во-вторых, описанная динамика данного явления дополнительно подчеркивает различия между пятым и предшествовавшими ему возрастными периодами. Особое значение это имеет для характеристики периода

завершения роста (IV), как переходного периода, в котором еще сохраняется характерная для ростового процесса динамика.

Следует отметить, что более стабильным является общий уровень возрастной динамики внутрикомпонентной корреляции. Так, между соматическими характеристиками мышечного компонента тела как по отдельным его частям (корпусу, верхним и нижним конечностям), так и между ними определяются достоверные и высокие величины коэффициента корреляции. При этом по мышечному компоненту на протяжении I-IV периодов практически отсутствуют изменения общего уровня корреляции. И только в пятом периоде отмечается тенденция к увеличению диапазона разброса отдельных величин коэффициента корреляции. Высокой стабильностью на всем протяжении всех пяти периодов развития характеризуется внутрикомпонентная корреляция по жиру. Наряду с этим, значительно более динамичными по периодам выглядят изменения коэффициента корреляции по соматическим характеристикам костного компонента тела. Последнее проявляется в более выраженном снижении общего уровня корреляции и увеличении полей рассеивания отдельных его значений от первого к пятому периоду. Это в определенной мере свидетельствует о дивергентном характере складывающихся в процессе возрастной динамики взаимоотношений между различными частями скелета. Причем, такой характер более выражен по верхним и нижним конечностям.

#### **5.10. Предефинитивная и дефинитивная стадии как ключевые определения онтогенетического развития**

Рассмотрение полученных данных по вышеописанной возрастной динамике исследованных соматических признаков свидетельствует о продолжительном росте и развитии самцов макаков резусов до достижения ими состояния физической зрелости. Последняя ассоциируется с представлением о завершении процессов роста на протяжении предефинитивной стадии и перехода организма в дефинитивную стадию своего развития. Известные трудности в определении завершения роста организма связаны с асинхронностью развития отдельных систем. Так, отмечается [Аршавский, 1967; Донован, 1974; Таннер, 1979; Войтенко, Полюков, 1986], когда по ряду соматических признаков констатируется остановка роста, то по другим признакам сохраняется возрастная динамика.

То же явление прослеживается и по данным проведенного нами исследования. Если по размерам корпуса и конечностям скелета, черепа, динамике развития дентальной системы, характеристике скелетных мышц и размерам семенников достаточно четко определяется остановка роста, то такие соматические признаки как масса тела и подкожная жировая клетчатка продолжают выражено увеличиваться и после остановки роста скелета.

За граничное значение перехода от предефинитивной к дефинитивной стадии развития принимается возраст, которому соответствовала остановка роста по отдельным соматическим признакам. Обезьяны после остановки роста определялись как физически зрелые животные, соответствующие дефинитивной стадии онтогенетического развития. В связи с этим, средние величины соматических признаков по данной группе обезьян (все животные пятого возрастного периода) определялись как абсолютный дефинитивный размер (ДР), а по его величинам в нижнем пределе доверительного интервала определялось граничное значение вероятностной остановки роста. По большинству исследованных признаков это граничное значение соответствовало возрасту в 96 месяцев.

Соответствующие данные по граничным значениям дефинитивной характеристики исследованных соматических признаков приведены в таблице 5.2. В этой же таблице приведены соматометрические данные по биологической характеристике всех периодов предефинитивной стадии развития. В отличие от V периода дефинитивной стадии, по которому приведены граничные значения дефинитивного размера, по остальным периодам граничные значения представлены средними величинами признаков по крайним (первому и последнему) возрастным классам соответствующего периода.

Таблица 5.2.

Биологические характеристики периодов постнатального онтогенеза у самцов макаков резусов

Соматические признаки	Предефинитивная (I – IV) и дефинитивная (V) стадии				
	I	II	III	IV	V
<b>Хронологический возраст (мес)</b>	0.1 – 9	>9 – 60	>36 – 60	>60 – 84	>84
<b>Рост (мм)</b>	221 – 286	310 – 414	428 – 492	498 – 525	533
<b>Масса тела (кг)</b>	0.7 – 1.6	1.9 – 3.8	4.2 – 7.1	7.3 – 9.0	10.4
<b>Количество зубов (шт):</b>					
– молочных	8 – 19	20 – 14	13 – 7	6 – 0	0
– постоянных	0 – 0	0 – 10	12 – 28	28 – 31	32
<b>Корпус (мм):</b>					
– длина туловища	157 – 204	223 – 308	315 – 376	379 – 402	416
– ширина плеч	58 – 75	82 – 113	116 – 139	141 – 152	154
– ширина бедер	51 – 66	70 – 97	98 – 120	121 – 131	137
– обхват груди передне-задний	44 – 62	68 – 87	89 – 106	107 – 115	124
– обхват груди поперечный	47 – 59	65 – 82	83 – 100	101 – 107	113
– окружность груди	157 – 214	238 – 304	308 – 372	374 – 405	440
<b>Голова (мм):</b>					
– окружность головы	207 – 230	234 – 273	277 – 304	307 – 320	338
– высота головы	71 – 81	84 – 97	99 – 108	109 – 115	119
– высота лица	42 – 51	56 – 70	71 – 81	82 – 87	90
– ширина лица	43 – 50	53 – 67	68 – 79	80 – 86	89
<b>Костный компонент (мм):</b>					
– окружность запястья	48 – 59	62 – 76	78 – 88	88 – 92	95
– обхват запястья	18.8–21.0	21.8–27.2	27.9–31.8	31.9–33.2	34.2
– длина плеча	69 – 87	95 – 132	135 – 160	162 – 169	173
– длина предплечья	72 – 90	99 – 139	142 – 170	172 – 175	179
– окружность голеностопного сустава	51 – 64	69 – 83	85 – 98	98 – 101	107
– обхват голеностопного сустава	16.3–19.8	20.9–25.6	26.2–28.5	28.5–29.0	30.0
– длина бедра	73 – 98	105 – 151	155 – 185	185 – 192	199
– длина голени	69 – 87	95 – 132	137 – 160	161 – 164	168
<b>Мышечный компонент (мм):</b>					
– толщина большой грудной мышцы	3.7 – 5.5	6.0 – 7.4	7.5 – 9.0	9.1 – 9.4	10.3
– толщина широчайшей мышцы спины	3.5 – 5.2	5.8 – 7.1	7.2 – 8.8	8.9 – 9.1	10.5
– ширина широчайшей мышцы спины	22 – 26	28 – 35	37 – 48	49 – 53	57
– окружность плеча	62 – 82	92 – 122	137 – 158	160 – 174	188
– окружность предплечья	59 – 76	85 – 111	115 – 140	142 – 151	161
– толщина бицепса	6.5 – 9.0	9.7 – 12.1	12.5–16.0	16.0–17.5	18.7
– толщина трицепса	6.0 – 8.6	9.2 – 11.5	11.8–15.0	15.2–16.2	17.8
– толщина предплечья	8.8 – 12.0	12.8–17.0	17.6–21.6	21.7–22.5	25.2
– окружность бедра	75 – 114	128 – 179	185 – 217	218 – 235	238
– окружность голени	63 – 86	90 – 120	126 – 149	149 – 158	169
– толщина четырехглавой мышцы бедра	8.5 – 12.6	13.6–18.5	19.0–24.4	24.9–26.3	27.0
– толщина двуглавой мышцы бедра	7.4 – 11.0	11.5–14.7	15.0–18.9	19.3–20.0	21.0
– толщина икроножной мышцы	9.0 – 11.5	12.5–15.2	15.3–20.3	20.7–21.7	23.2

Таблица 5.2 (продолжение)

Соматические признаки	Предефинитивная (I – IV) и дефинитивная (V) стадии				
	I	II	III	IV	V
<b>Жировой компонент – толщина жировой складки, мм):</b>					
– грудь	2.5 – 3.8	3.9 – 4.3	4.3 – 5.1	5.1 – 5.8	7.9
– живот	2.6 – 3.6	3.7 – 4.0	4.2 – 5.1	5.2 – 6.2	8.3
– спина	2.8 – 3.9	4.0 – 4.6	4.6 – 5.1	5.1 – 5.4	7.4
– плечо	2.5 – 3.3	3.4 – 3.6	3.7 – 4.0	4.1 – 4.4	5.3
– бедро	2.5 – 3.4	3.4 – 3.6	3.7 – 4.0	4.0 – 4.4	5.4
<b>Толщина кожной складки (мм):</b>	2.2 – 2.4	2.4 – 2.6	2.7 – 3.0	3.0 – 3.2	3.3
<b>Постоянные зубы (мм):</b>					
– длина верхнего клыка			0 – 11	12 – 18	21
– длина нижнего клыка			0 – 9	10 – 12	13
<b>Семенники (мм):</b>					
– длина	11.7–13.8	14.6–24.2	26.0–45.1	47.2–54.5	55.4
– ширина	9.4–10.2	10.8–16.1	17.4–30.6	31.2–35.4	35.7
– опущение в мошонку			расположены у наружного кольца пахового канала	полное опущение в мошонку	

Приведенная таблица может иметь практическое значение при планировании экспериментов для формирования более однородных по биологическому возрасту (БВ) групп самцов макаков резусов соответствующих периодов постнатального онтогенеза. При использовании всех 46-и соматометрических признаков для идентификации принадлежности обезьяны к соответствующему возрастному периоду с 95%-ой вероятностью необходимо, чтобы граничному интервалу величин по периоду соответствовало минимум 30 признаков (66% от общего числа использованных признаков,  $P < 0.05$ ). Такой подход не исключает возможности установления более узкой группы признаков для идентификации БВ. Это не являлось специальной задачей проведенного исследования, поэтому рассмотрение данного вопроса ограничено общим представлением.

Введение понятия о граничных значениях соматических признаков по возрастным периодам особое значение имеет для идентификации остановки ростового процесса и перехода животных от предефинитивной к дефинитивной стадии физического развития. В связи с тем, что достижение физиологической зрелости организмом является конечным результатом предефинитивного развития, основное внимание в проведенном исследовании обращается на информативность рассмотренного выше определения дефинитивной размерности соматических признаков и показателя ДР для общей характеристики роста.

По представленным на рисунке 5.21 данным хорошо видна выраженная асинхронность достижения абсолютного ДР (нижний край тонированных столбиков) по различным соматическим признакам. Однако, подавляющее большинство признаков достигает абсолютного дефинитивного уровня развития к возрасту семи лет и старше. При этом отдельные случаи достижения данного уровня (верхний край тонированных столбиков) выявляются и в предефинитивной стадии развития. В основном это отмечается в периоде завершения процессов роста (IV период), а также в конце периода ускоренного роста (III период).



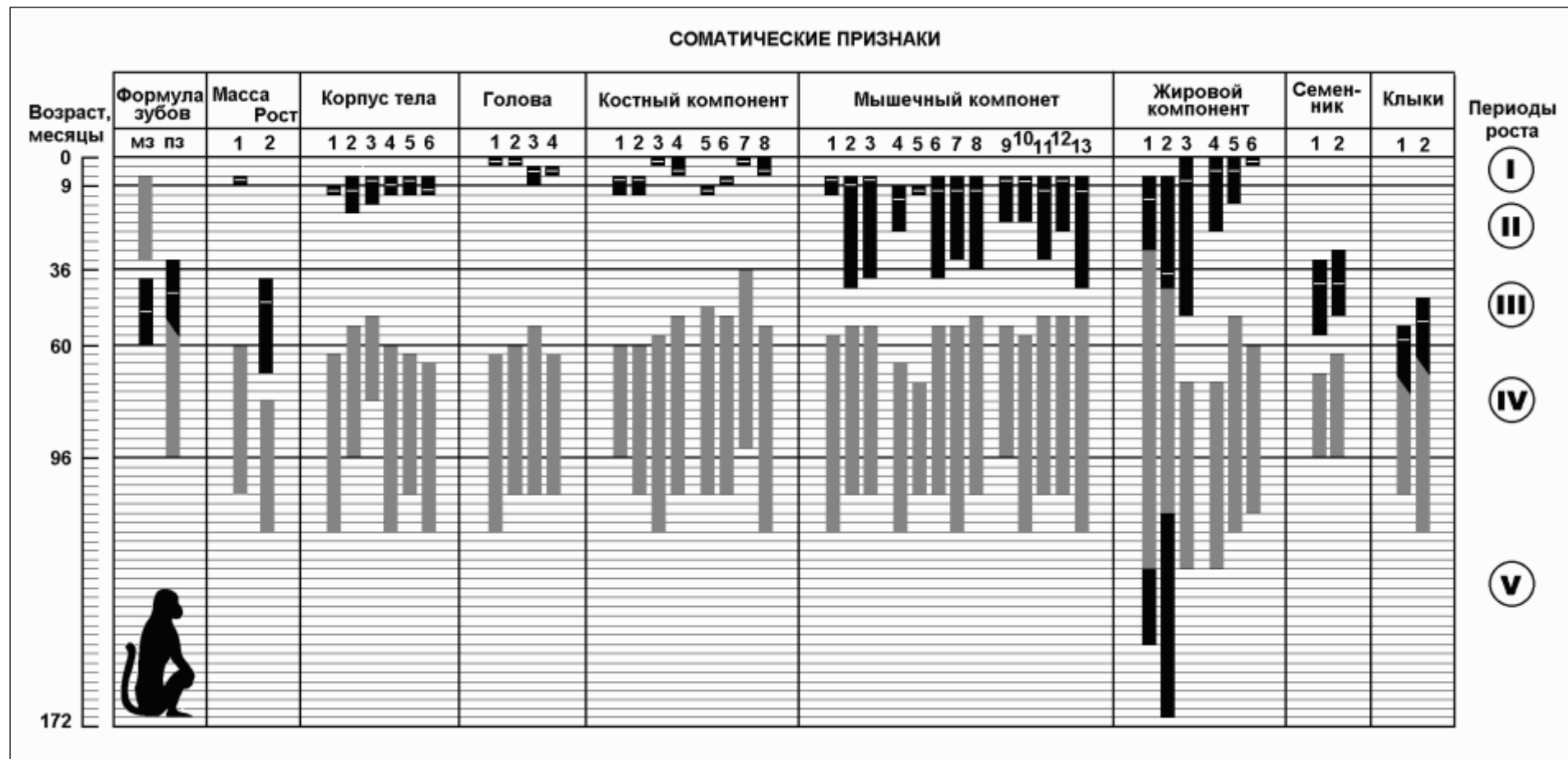


Рис. 5.21. Распределение по возрастной шкале возраста полупериода проявления дефинитивного размера соматических признаков по достижению его 50% величины.

Вверху приведена последовательность признаков по системам, слева – возрастная шкала в месяцах (интервал в 3 мес.), справа - возрастные периоды.

Затемненные столбики - абсолютный временной интервал достижения дефинитивного размера (ДР), черные столбики - временной интервал полупериода достижения 50% дефинитивного размера (ДР<sub>50</sub>), белый просвет по черным столбикам - то же в среднем по выборке. Другие объяснения даны в тексте

Однако вероятность достижения тем или иным признаком абсолютного дефинитивного уровня до общей остановки роста (до 7 лет) является низкой. Это достаточно четко отражено по данным относительной вероятности достижения дефинитивных размеров (рис. 5.22). По большинству признаков данная вероятность по IV возрастному периоду колеблется в пределах 10%, тогда как максимальная вероятность, хотя и не достигающая 100%, определяется в пятом возрастном периоде. Отмеченное явление, по-видимому, отражает конституциональные особенности индивидуального развития. Независимо от последних, 100%-й уровень дефинитивного состояния к началу пятого возрастного периода определяется только по формуле постоянных зубов.

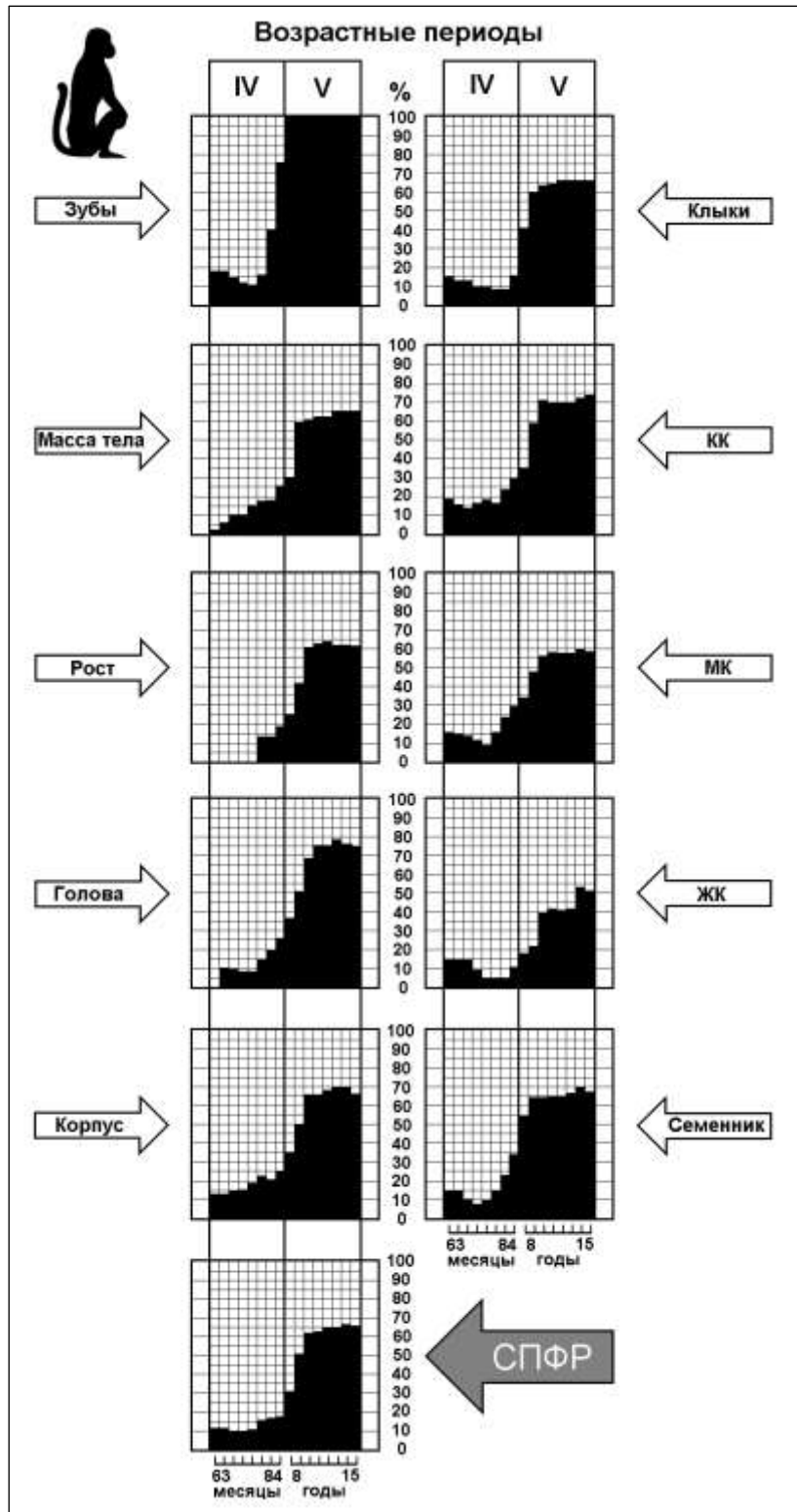


Рис. 5.22. Вероятность достижения дефинитивных размеров по основным соматическим признакам и их группам.

Данные приведены в % случаев появления ДР по соответствующим возрастным классам в IV и V возрастных периодах. СПФР - соматический профиль физического развития. Другие обозначения приведены на рисунке.

Введение понятия ДР позволило расширить характеристику динамики роста по такому показателю как возраст достижения 50% уровня дефинитивного размера. На рис. 5.21 этот показатель представлен в виде распределения по возрастной шкале черных столбиков по отдельным соматическим признакам. Белый просвет столбика соответствует возрасту, в котором в среднем по групповой выборке достигается 50% ДР, а верхний и нижний край соответствуют абсолютному возрастному диапазону колебаний данного показателя.

По большинству соматических признаков 50% ДР достигается к концу периода детства и началу подросткового периода. Обращает на себя внимание малый возрастной диапазон колебаний данного показателя по размерам корпуса тела, головы и костному компоненту (размеры конечностей). Мышцы, достигая 50% ДР в начале подросткового периода, характеризуются значительно большим возрастным диапазоном колебаний данного показателя. В отличие от костных признаков диапазон этих колебаний перекрывает подростковый период, а по отдельным мышцам захватывает и начало периода ускоренного роста.

Самым большим возрастным диапазоном колебаний показателя 50% ДР характеризуется развитие жировой ткани корпуса тела. Так, по жировой складке на спине диапазон колебаний показателя 50% ДР захватывает первые три периода роста, а по жировой складке живота и груди - все четыре периода предефинитивной стадии. Значительно меньший диапазон колебаний данного показателя отмечается по жиру конечностей.

На рис. 5.21 выделяется группа признаков, по которым 50% ДР, по сравнению с описанными выше признаками, достигается значительно позже - лишь в пубертатном периоде. Так, по длине и ширине семенников это происходит в начале III периода, а диапазон колебаний захватывает практически весь данный период и частично конец второго периода. Сходной является характеристика этого показателя и по формуле зубов. Наиболее позднее достижение 50% ДР (конец III периода) определяется по длине клыков. Причем, возрастной диапазон колебаний захватывает и середину периода завершения процессов роста (IV).

Рассмотренные выше соотношения соматических признаков по показателям ДР и 50% ДР, с одной стороны, хорошо демонстрируют асинхронный характер развития систем организма; а, с другой стороны, представляют дополнительные возможности для характеристики выделенных возрастных периодов и определения биологического возраста у животных.

Рассмотрение возрастной динамики соматических признаков относительно дефинитивного размера, принятого за 100%, позволяет выявить общую характеристику ростового процесса и сопоставить кривые роста отдельных признаков между собой (рис. 5.23). Первая группа кривых роста (по весу, длине тела, корпусу, костям и мышцам) является однотипной по своему характеру и отражает неравномерность ростового процесса на протяжении всех четырех возрастных периодов. В отличие от описанной группы признаков кривая роста по размерам черепа отражает равномерный характер возрастной динамики и наиболее раннее достижение 50% ДР.

К особенностям кривой роста по массе тела следует отнести подъем кривой в пятом периоде, отражающий увеличение массы. Последнее ассоциируется с аналогичным характером кривой роста в пятом периоде по жиру. Вероятнее всего это является отражением того, что увеличение массы тела в пятом периоде происходит в основном за счет накопления организмом жировой ткани. Что же касается предефинитивной стадии, то кривая роста по жиру существенно отличается по своему характеру от кривых роста других

частей тела. Ее отличительной особенностью является быстрое достижение уровня, соответствующего 50% ДР в первом возрастном периоде, практическое отсутствие изменений в подростковом периоде и относительно медленный и равномерный подъем кривой роста на протяжении последующих возрастных периодов.

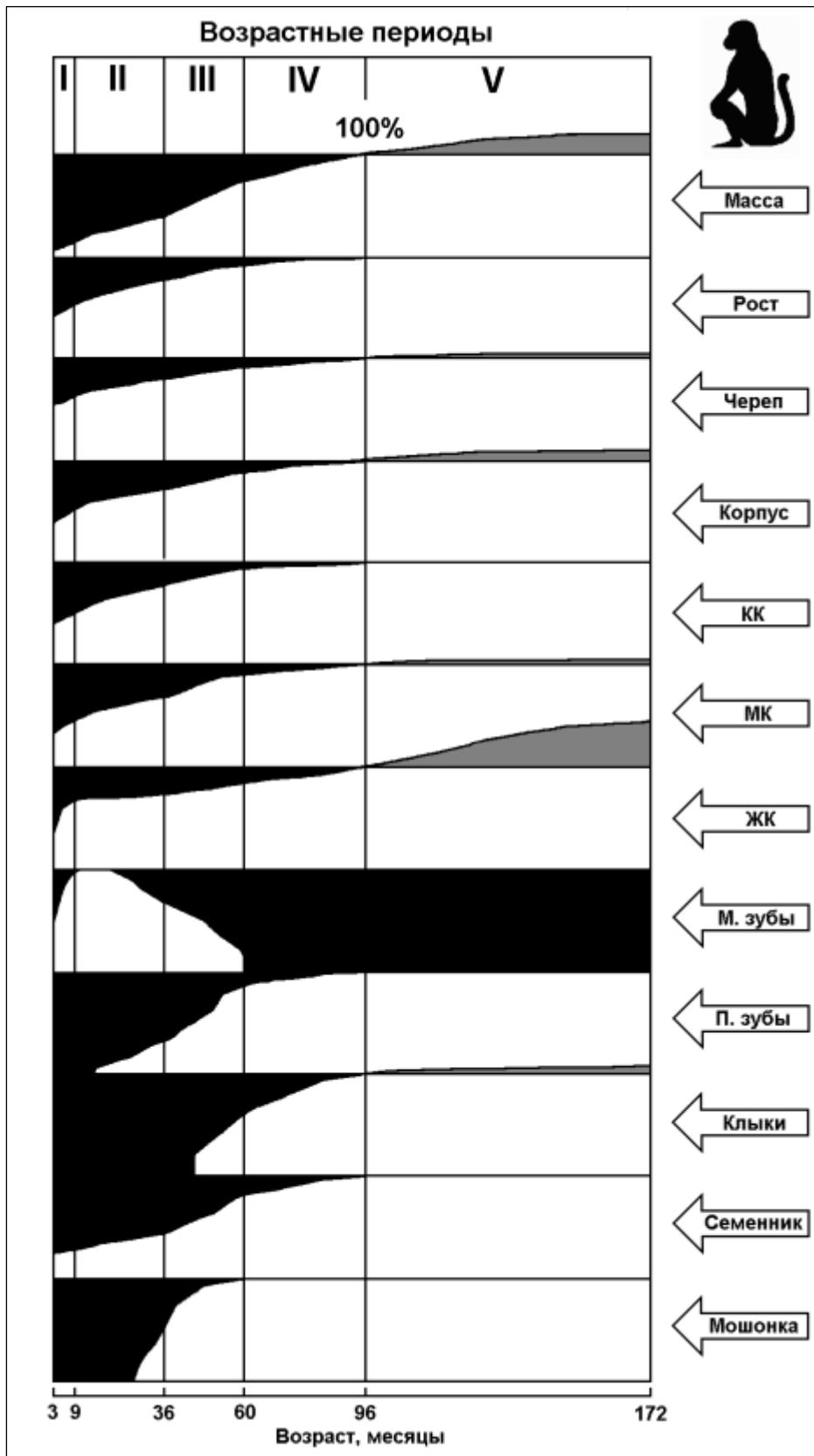


Рис. 5.23. Профили возрастной динамики по кривым роста (верхний край белого и затемненного поля) по группам соматических признаков у обезьян.

Другие обозначения приведены на рисунке.

Наиболее выраженный и равномерный характер кривой роста определяется по семенникам. Длительный период достижения 50% ДР лишь в периоде ускоренного роста отражается в пологом характере начальной части кривой роста на протяжении первого и второго возрастных периодов. Соответственно периоду ускоренного роста отмечается крутой подъем кривой, сохраняющийся до окончания пубертатного периода.

Определенными особенностями характеризуются кривые роста, отражающие событийный характер процесса развития. Особенно это относится к развитию молочных зубов. Для построения соответствующей кривой роста за 100% уровень развития принята полная зубная формула молочных зубов (в количестве 20 шт.). В отличие от всех остальных соматических признаков кривая развития по молочным зубам уже на протяжении первых трех периодов стадии предефинитивного развития как бы воспроизводит все стадии общего развития - предефинитивную, дефинитивную и постдефинитивную. Соответственно такому характеру развития определяется и характерная кривая роста молочных зубов. Она характеризуется начальной фазой подъема в первом возрастном периоде с четко выраженным плато до середины подросткового периода и нисходящей фазой, которая соответствует смене молочных зубов, начинающейся с середины второго периода и полностью завершающейся к окончанию пубертатного периода. По существу такая кривая роста моделирует онтогенетический процесс развития в целом, включая рост и старение системы.

Начало кривой роста постоянных зубов по их прорезыванию сдвинуто относительно других кривых роста на второй возрастной период, а дальнейший характер кривой в определенной мере соответствует кривой роста по семенникам, включая характер динамики увеличения линейных размеров и опущение семенников в мошонку.

Соответственно позднему прорезыванию клыков кривая их роста сдвинута в третий период, а ее подъем и достижение дефинитивного уровня происходит на протяжении значительно меньшего временного интервала по сравнению с другими признаками. Следует отметить, что наиболее крутой и продолжительный подъем кривой развития постоянных зубов соответствует аналогичному подъему кривой роста по размерам семенников и их опущению в мошонку на протяжении пубертатного периода. Такое соответствие свидетельствует об определенной синхронизации ростового процесса по развитию дентальной и репродуктивной систем.

Достаточно информативной является событийная кривая роста и по опущению семенников в мошонку, учитывающая все уровни этого опущения (т.е. фактически изменение длины семенного канатика). Кривая роста по данному признаку (рис. 5.23, мошонка) наиболее близко приближается к генитальному типу роста, описанному для человека [Scammon, 1930; Донован, 1974; Моисеев (ред.), 1977].

Сопоставление всех проанализированных кривых роста (рис. 5.23) показывает, что наиболее активно процесс соматического роста реализуется в первых трех периодах предефинитивной стадии. На протяжении этих периодов отмечается наибольшая скорость роста, определенная этапность в ее изменениях по группам признаков и основные проявления событийного характера ростового процесса. К этой оценке следует добавить и событийный характер возрастной динамики удельной скорости роста. Наряду с этим, при сопоставлении приведенных на рисунке кривых роста четко определяется, что и в периоде завершения процессов роста (IV) реализуется достаточно значимый ростовой потенциал физического развития. При этом следует обратить внимание на то обстоятельство, что для реализации этого требуется продолжительное время (около трех лет).

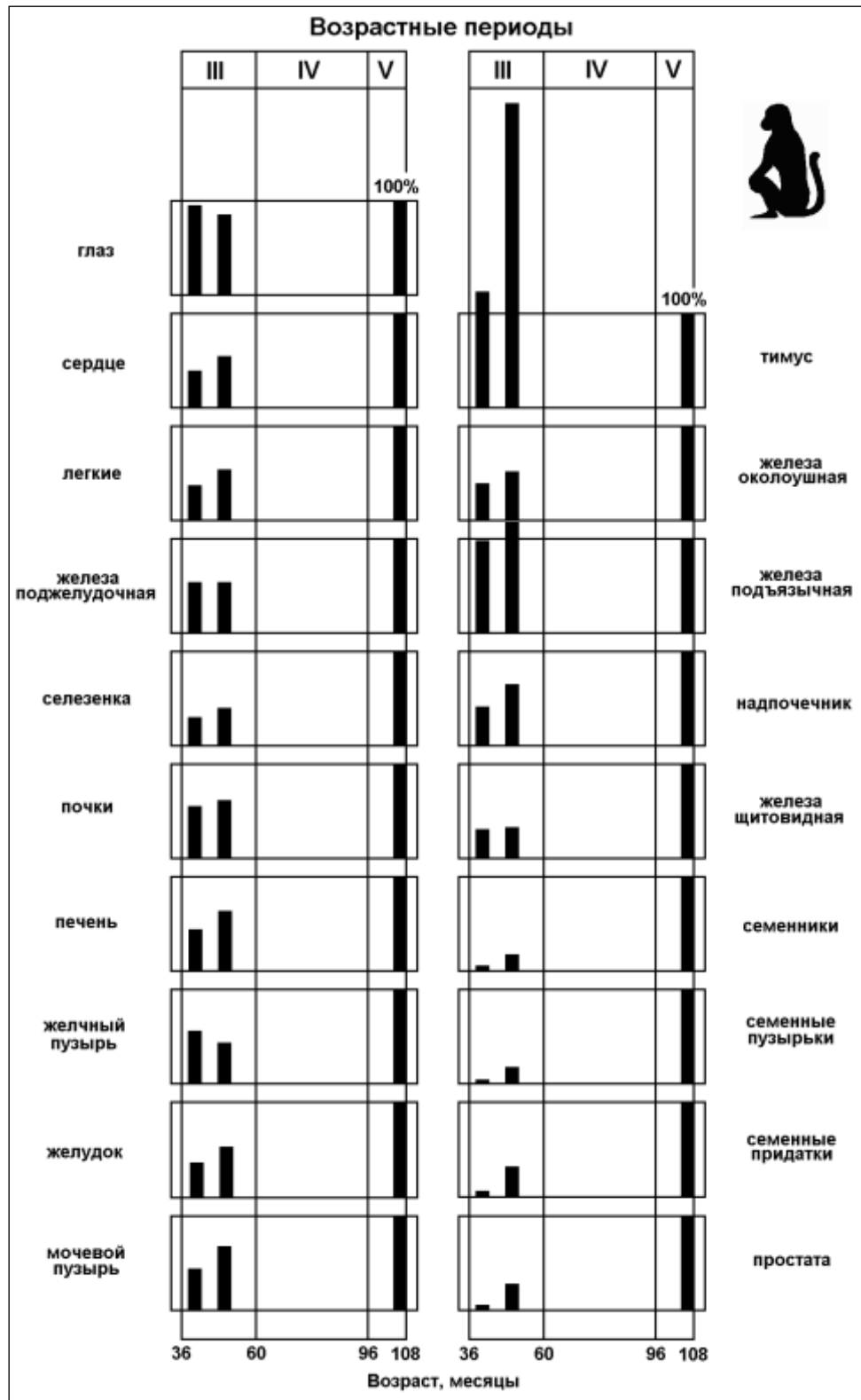
В известной мере данные, приведенные на рисунках 5.21 и 5.22 также подчеркивают значимость периода завершения процессов роста в достижении физической зрелости.

Именно поэтому на протяжении практически всего четвертого периода практически по всем признакам отмечается относительно постоянный и низкий (около 10% случаев) уровень вероятности достижения отдельными животными дефинитивных размеров с последующим скачкообразным переходом к V периоду, в котором уже превалирующее число животных обладает дефинитивной характеристикой (рис. 5.22). Это согласуется с распределением по возрастной шкале диапазона колебаний ДР, который преимущественно накладывается на IV период, и наложением на этот период по отдельным признакам показателя 50% ДР (рис. 5.21).

В проведенном исследовании мы располагали лишь соматометрическими характеристиками роста тела и его частей. Наряду с этим, имеющиеся в литературе данные о весе внутренних органов у самцов макак резусов отдельных возрастных групп [Makita et al., 1987], позволили провести сопоставление по выделенным нами периодам и возрастной динамике развития висцеральной системы.

Использованные материалы с учетом представленных сведений о возрасте и массе обезьян позволили провести сопоставление по трем возрастным группам, соответствующим началу периода ускоренного роста, второй его половине и периоду физической зрелости. На рис. 5.24 приведены относительные данные по массе внутренних органов. За 100% принята величина массы органов в V периоде. Хорошо видно, что по большей части внутренних органов 50% ДР соответствует началу III периода, причем, в большинстве случаев этот уровень сохраняется и до второй половины данного периода. Еще меньшей массой относительно дефинитивного уровня обладают внутренние органы репродуктивной системы, которые ко второй половине периода ускоренного роста достигают лишь 20-25% ДР.

Рис. 5.24. Возрастная динамика веса внутренних органов у самцов макак резусов по данным [Makita et al., 1987]. Данные приведены в % относительно дефинитивной величины признака, принятой за 100%. Другие обозначения приведены на рисунке.



Сопоставление этих данных с соматометрической характеристикой тела и его частей по III возрастному периоду четко демонстрирует относительное отставание развития внутренних органов от костно-мышечного каркаса тела. И хотя в использованных нами данных по массе внутренних органов отсутствует информация по четвертому возрастному периоду, тем не менее имеется достаточно оснований полагать, что большая часть ростового процесса внутренних органов, особенно органов репродуктивной системы, реализуется на протяжении именно четвертого периода. Это, несомненно, усиливает значимость данного

периода, во-первых, как отмечено выше, в реализации остаточного ростового потенциала соматической системы, а, во-вторых, в реализации еще более значительного ростового потенциала висцеральной системы.

Полученные данные свидетельствуют о большой продолжительности роста и физического развития у самцов макак резусов. В этом отношении важно подчеркнуть, что на протяжении предефинитивной стадии каждый из выделенных возрастных периодов имеет самостоятельную биологическую значимость и характеризуется специфическими проявлениями ростового процесса как организма в целом, так и его отдельных систем. И только после полной реализации всей описанной выше этапности ростового процесса достигается состояние физической зрелости и осуществляется переход к дефинитивной стадии развития. Определение состояния зрелости, несомненно, должно включать в себя прежде всего полное завершение ростового процесса по всем соматическим и висцеральным системам организма и формирование на этой основе соматической конституции. До окончания ростового процесса неправомерно определять возможность завершенности возрастного становления соматических систем и основных функций организма.

Приведенная комплексная соматометрическая характеристики роста и физического развития обезьян (самцы макак резусов) позволяет четко идентифицировать в постнатальном онтогенезе стадии предефинитивного (от рождения до 8 лет) и дефинитивного развития (старше 8 лет).

На протяжении предефинитивной стадии развития выделены четыре возрастных периода, которые определяются характерной для приматов этапностью ростового процесса по скорости изменений соматических признаков, определенно складывающимися соотношениями в соматическом развитии как по отдельным признакам, так и по системам организма.

Наибольшая скорость роста самцов макак резусов отмечается в периоде детства (от рождения до 9 мес.), в последующем подростковом периоде (от 9 до 36 мес.) скорость роста резко снижается и поддерживается на относительно стабильном уровне, выраженный скачок роста соответствует пубертатному периоду (36-60 мес.). Начало следующего периода завершения роста (60-96 мес.) характеризуется вторым выраженным снижением скорости роста вплоть до окончательной его остановки. Переход в период физической зрелости дефинитивной стадии развития характеризуется увеличением скорости роста подкожной жировой ткани.

По степени соответствия этапной неравномерности скорости и характера ростового процесса между отдельными соматическими признаками у самцов макак резусов выделяются определенные типы кривых роста. Однотипными являются кривые роста по массе и длине тела, костным и мышечным признакам корпуса и конечностей. Иным характером отличаются кривые роста черепа, семенников, жира и развития денальной системы. Различия по типам кривых роста отражают определенную асинхронность в развитии отдельных систем и складывающиеся межсистемные отношения в растущем организме.

Определенно меняющийся уровень корреляции возраста с основными соматическими характеристиками, а также между отдельными системами по выделенным возрастным периодам развития отражает этапный характер не только возрастных изменений отдельных признаков, но и складывающихся межсистемных взаимоотношений на протяжении ростового процесса. Наименее подвержена возрастным колебаниям внутрикомпонентная корреляция, отражающая тесную взаимосвязь по группам признаков, которые характеризуют отдельные системы организма.



## ОЧЕРК 6

## Соматотипологическая характеристика физического развития обезьян в естественных позных условиях влияния земной гравитации

... форма, как функция нашего тела, за некоторым исключением у водных животных, полностью обусловлена силой земного тяготения.  
*D.W.Thompson. In growth and form. Cambridge Press, 1942.*

Полученные нами и другими исследователями данные выявляют особенности соматического роста и физического развития, по которым приматы существенно отличаются от других видов млекопитающих [Шмальгаузен, 1935; Бунак, 1941, 1946; Лакин, 1958; Таннер, 1979]. В то же время эти особенности определяют и сходство ростового процесса у человека и обезьян [Шмальгаузен, 1935; Бунак, 1941; Лакин, 1954; Tanner, 1962].

Однако следует подчеркнуть, что наиболее полно особенности роста и развития человека выявляются при характеристике не отдельных соматических признаков, а при оценке их взаимоотношений в процессе возрастного становления конституции. Это является, пожалуй, одним из основных проявлений соматического роста, конечным результатом которого является формирование видоспецифической конституции взрослого организма, как по морфологическим, так и по функциональным характеристикам. Именно в этом процессе наиболее полно фенотипически раскрывается ростовое взаимодействие организма с общими и характерными для вида биологически значимыми факторами. В этом отношении следует отметить известную разобщенность между исследованиями по возрастной динамике физического развития с исследованиями конституционных особенностей развивающегося организма.

Широкие исследования роста и физического развития человека в постнатальном онтогенезе достаточно систематизированы по набору соматических, морфологических и функциональных характеристик, а также по подходам в установлении основных биологических закономерностей роста [Аршавский, 1967, 1986; Никитюк, 1978; Миклашевская, Соловьева, Година, 1988]. Что касается соматотипологических исследований по конституции, то наиболее полно имеющиеся сведения представлены по характеристике взрослого человека, тогда как по растущему организму эти сведения не систематизированы и фрагментарны [Бунак, 1941; Акннщикова, 1969; Аршавский, 1975; Клиорин, Чтецов, 1979; Харрисон и др., 1979; Миклашевская, Соловьева, Година, 1988]. Однако даже по этим данным выявляются весьма выразительные возрастные изменения пропорций тела [Бунак, 1941; Харрисон и др., 1979; Клиорин, Чтецов, 1979; Миклашевская, Соловьева, Година, 1988].

В известной мере, именно выраженная возрастная динамика изменений пропорций тела наряду с ограниченностью используемых методических подходов явились препятствием для более широких исследований в этом направлении. Кроме того, отмеченная ограниченность и разобщенность методических подходов и различных схем соматотипирования затрудняет использование и имеющихся данных для сравнительной характеристики соматической конституции у разных видов млекопитающих. Это исключает возможность выделения межвидовых соматотипологических особенностей по возрастной динамике роста и становления соматических типов конституции. В этом отношении следует заметить, что, несмотря на широкое использование обезьян в медико-биологических исследованиях, данные по общей соматотипологической характеристике, а тем более по возрастной динамике формирования конституции, у обезьян практически отсутствуют.

Исходя из представления, что соматотипологическая характеристика позволяет более полно описать ростовой процесс не по отдельным соматическим признакам или группам признаков, а в их взаимосвязи, и приводится настоящий раздел исследований.

### 6.1. Соматотипологические исследования (методические подходы)

Соматотипологическая характеристика проведена на поперечных выборках обезьян отдельно по периоду детства (I), подростковому (II), пубертатному (III), периоду завершения роста (IV) и у физически зрелых животных по V периоду дефинитивной стадии постнатального онтогенеза. Возрастная динамика формирования соматических типов исследовалась на продольных и продольно-поперечных выборках обезьян. Выделение соматотипов проводилось по методике, разработанной в НИИ антропологии МГУ для исследований конституции человека [Клиорин, Чтецов, 1979].

Диагностика соматотипов проведена у 881 самцов макак резусов в возрасте от 3-х дней до 17 лет (табл. 6.1). Основой использованного соматотипологического метода явилась оценка и сопоставление степени развития основных компонентов тела (мышцы, кость, жир) по данным соматометрических измерений [Клиорин, Чтецов, 1979]. Для оценки степени развития жировой, мышечной и костной тканей использованы морфометрические признаки, характеризующие развитие соответствующих компонентов тела обезьяны. При подборе групп соматометрических признаков, характеризующих развитие жировой, мышечной и костной тканей, учитывалась их диагностическая информативность для оценки соответствующего компонента [Клиорин, Чтецов, 1979].

На основе соответствующей статистической обработки полученных соматометрических данных у животных раздельно для каждого возрастного периода были разработаны диагностические таблицы (см. табл. 6.2-6.6), которые использовались для перевода получаемых индивидуальных данных соматометрических измерений в систему балльной оценки по каждому из трех компонентов тела.

Таблица 6.1.

Общий объем соматотипологических исследований по возрастным периодам.

Периоды постнатального онтогенеза	Календарный возраст, месяцы	Количество исследований, n
I – детства	– 9	50
II – подростковый	>9 – 36	380
III- пубертатный	>36 – 60	230
IV – завершения роста	>60 – 84	86
V – физической зрелости	>84	135
Всего, n	–	881

Балльная система оценки развития признаков позволила использовать данные соматометрических измерений для характеристики степени развития компонентов тела в сопоставимых единицах и тем самым определила возможность объективной соматотипологической диагностики у обезьян.

Для перевода измерительных признаков в балльную систему оценки определялось среднее арифметическое значение ( $X$ ) и среднеквадратическое отклонение ( $Sx$ ) по каждому признаку. При этом части распределения прямых величин признаков в пределах  $X \pm 0.22Sx$  соответствовала оценочная величина в 3 балла;  $X + 0.67Sx$  - 3,5 балла;  $X - 0.67Sx$  - 2,5 балла;  $X + 3Sx$  - 4 балла;  $X - 2Sx$  - 2 балла;  $X + 3Sx$  - 5 баллов;  $X - 3Sx$  - 1 балл (см. табл. 6.6-6.10). Баллы признаков, характеризующих степень развития соответствующих компонентов тела, суммировались, и вычислялся средний балл, по которому описывалась степень развития каждого из трех компонентов тела. По соотношению степени развития жирового, мышечного

и костного компонентов тела животные распределялись по соответствующим соматическим типам.

Таблица 6.2

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в систему балльной оценки у обезьян в детском периоде (0.1 – 9 месяцев)

Соматические признаки	БАЛЛЫ									
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6	
<b>Рост (мм)</b>	<181	181	209	246	259 – 271	284	321	349	>349	
<b>Масса тела (кг)</b>	<0.2	0.2	0.5	0.9	1.1 – 1.3	1.4	1.9	2.2	>2.2	
<b>Окружность груди (мм)</b>	<110	110	139	179	193 – 206	219	259	289	>289	
<b>Жировой компонент (толщина жировой складки, мм):</b>										
– грудь	<0.6	0.6	1.6	3.0	3.5 – 3.9	4.4	5.8	6.8	>6.8	
– живот	<1.3	1.3	2.1	3.1	3.4 – 3.7	4.1	5.1	5.8	>5.8	
– спина	<1.7	1.7	2.4	3.4	3.7 – 4.0	4.3	5.3	6.0	>6.0	
– плечо	<1.6	1.6	2.2	2.9	3.1 – 3.3	3.6	4.3	4.8	>4.8	
– бедро	<1.4	1.4	2.1	2.9	3.2 – 3.5	3.8	4.7	5.4	>5.4	
<b>Костный компонент (мм):</b>										
– окружность запястья	<38	38	44	51	53 – 56	58	66	71	>71	
– обхват запястья	<16.7	16.7	18.0	19.7	20.3 – 20.9	21.4	23.2	24.5	>24.5	
– окружность голеностопного сустава	<42	42	48	57	59 – 62	65	74	80	>80	
– обхват голеностопного сустава	<13.7	13.7	15.4	17.7	18.5 – 19.2	20.0	22.3	24.0	>24.0	
<b>Мышечный компонент (мм):</b>										
– толщина большой грудной мышцы	<1.7	1.7	2.8	4.3	4.8 – 5.3	5.9	7.4	8.5	>8.5	
– толщина широчайшей мышцы спины	<1.4	1.4	2.6	4.1	4.7 – 5.2	5.7	7.2	8.4	>8.4	
– окружность плеча	<40	40	52	69	74 – 80	85	101	114	>114	
– окружность предплечья	<43	43	52	65	69 – 74	78	91	101	>101	
– толщина бицепса	<3.6	3.6	5.3	7.5	8.3 – 9.0	9.8	12.1	13.7	>13.7	
– толщина трицепса	<3.5	3.5	5.1	7.2	7.9 – 8.5	9.2	11.3	12.9	>12.9	
– толщина мышц предплечья	<5.6	5.6	7.6	10.3	11.2 – 12.1	13.0	15.7	17.8	>17.8	
– окружность бедра	<42	42	63	90	99 – 108	117	144	165	>165	
– окружность голени	<46	46	57	71	76 – 80	85	99	110	>110	
– толщина 4-главой мышцы бедра	<5.0	5.0	7.4	10.4	11.5 – 12.5	13.6	16.7	19.0	>19.0	
– толщина 2-главой мышцы бедра	<4.0	4.0	6.1	8.9	9.9 – 10.8	11.7	14.6	16.7	>16.7	
– толщина икроножной мышцы	<5.2	5.2	7.2	9.8	10.6 – 11.5	12.4	15.0	17.0	>17.0	

Таблица 6.3

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в систему балльной оценки у обезьян подросткового периода (>9 – 36 месяцев)

Соматические признаки	БАЛЛЫ									
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6	
<b>Рост (мм)</b>	<298	298	328	367	380 – 393	406	446	475	>475	
<b>Масса тела (кг)</b>	<1.0	1.0	1.8	2.7	3.0 – 3.4	3.7	4.7	5.4	>5.4	
<b>Окружность груди (мм)</b>	<207	207	231	263	274 – 285	296	328	352	>352	
<b>Жировой компонент (толщина жировой складки, мм):</b>										
– грудь	<0.4	0.4	1.6	3.3	3.8 – 4.4	4.9	6.5	7.8	>7.8	
– живот	<0.7	0.7	1.7	3.1	3.6 – 4.0	4.5	5.9	6.9	>6.9	
– спина	<2.1	2.1	2.8	3.8	4.1 – 4.5	4.8	5.8	6.5	>6.5	
– плечо	<1.7	1.7	2.3	3.1	3.3 – 3.6	3.9	4.7	5.3	>5.3	
– бедро	<1.6	1.6	2.3	3.1	3.4 – 3.7	4.0	4.8	5.4	>5.4	
<b>Костный компонент (мм):</b>										
– окружность запястья	<54	54	60	68	70 – 73	75	83	89	>89	
– обхват запястья	<15.7	15.7	18.9	23.1	24.5 – 25.9	27.4	31.6	34.8	>34.8	
–										
– окружность голеностопного сустава	<59	59	65	74	77 – 80	83	92	99	>99	
– обхват голеностопного сустава	<7.4	7.4	13.1	20.6	23.1 – 25.6	28.2	35.7	41.4	>41.4	
<b>Мышечный компонент (мм):</b>										
– толщина большой грудной мышцы	<3.7	3.7	4.8	6.2	6.6 – 7.1	7.6	9.0	10.0	>10.0	
– толщина широчайшей мышцы спины	<3.1	3.1	4.3	5.8	6.3 – 6.9	7.4	8.9	10.1	>10.1	
– окружность плеча	<75	75	87	104	109 – 115	121	137	149	>149	
– окружность предплечья	<75	75	84	96	101 – 105	109	121	131	>131	
– толщина бицепса	<6.1	6.1	7.8	10.2	11.0 – 11.8	12.6	15.0	16.7	>16.7	
– толщина трицепса	<6.5	6.5	8.0	10.0	10.7 – 11.4	12.1	14.1	15.6	>15.6	
– толщина мышц предплечья	<5.6	5.6	7.6	10.3	11.2 – 12.1	13.0	15.7	17.8	>17.8	
–										
– окружность бедра	<102	102	122	148	157 – 165	174	201	220	>220	
– окружность голени	<75	75	87	103	109 – 114	120	136	148	>148	
– толщина 4-главой мышцы бедра	<9.9	9.9	12.3	15.6	16.8 – 17.8	19.0	22.2	24.7	>24.7	
– толщина 2-главой мышцы бедра	<7.6	7.6	9.7	12.6	13.5 – 14.4	15.4	18.2	20.3	>20.3	
– толщина икроножной мышцы	<7.8	7.8	10.1	13.1	14.1 – 15.1	16.1	19.1	21.3	>21.3	

Таблица 6.4

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в систему балльной оценки у обезьян в периоде ускоренного роста (>36 – 60 месяцев)

Соматические признаки	БАЛЛЫ								
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6
<b>Рост (мм)</b>	<369	369	398	437	450 – 463	477	516	545	>545
<b>Масса тела (кг)</b>	<1.6	1.6	2.7	4.5	5.1 – 5.7	6.2	7.9	9.1	>9.1
<b>Окружность груди (мм)</b>	<236	236	269	312	327 – 341	356	399	431	>431
<b>Жировой компонент (толщина жировой складки, мм):</b>									
– грудь	-	-	1.3	3.5	4.2 – 4.9	5.6	7.8	9.4	>9.4
– живот	-	-	1.2	3.4	4.1 – 4.8	5.6	7.7	9.4	>9.4
– спина	<2.0	2.0	3.0	4.2	4.6 – 5.0	5.5	6.7	7.6	>6.0
– плечо	<1.9	1.9	2.5	3.3	3.6 – 3.9	4.1	5.0	5.6	>5.6
– бедро	<1.8	1.8	2.5	3.4	3.7 – 4.0	4.3	5.2	5.8	>5.8
<b>Костный компонент (мм):</b>									
– окружность запястья	<64	64	70	78	81 – 84	87	95	102	>102
– обхват запястья	<21.9	21.9	24.5	28.0	29.2 – 30.4	31.5	35.0	37.6	>37.6
– окружность голеностопного сустава	<68	68	76	87	90 – 94	97	108	116	>116
– обхват голеностопного сустава	<21.3	21.3	23.4	26.2	27.1 – 28.1	30.0	31.9	33.9	>33.9
<b>Мышечный компонент (мм):</b>									
– толщина большой грудной мышцы	<4.5	4.5	5.7	7.3	7.9 – 8.4	8.9	10.5	11.7	>11.7
– толщина широчайшей мышцы спины	<3.8	3.8	5.1	6.9	7.5 – 8.1	8.7	10.5	11.8	>11.8
– окружность плеча	<93	93	109	129	136 – 143	150	170	185	>185
– окружность предплечья	<89	89	101	117	122 – 127	133	149	161	>161
– толщина бицепса	<7.1	7.1	9.3	12.4	13.4 – 14.4	15.4	18.5	20.8	>20.8
– толщина трицепса	<7.3	7.3	9.3	12.0	12.9 – 13.8	14.7	17.3	19.3	>19.3
– толщина мышц предплечья	<11.4	11.4	14.0	17.5	18.6 – 19.8	21.0	24.4	27.1	>27.1
– окружность бедра	<143	143	162	188	196 – 205	213	239	258	>258
– окружность голени	<99	99	111	128	134 – 139	145	161	174	>174
– толщина 4-главой мышцы бедра	<11.9	11.9	15.2	19.6	21.1 – 22.6	24.0	28.5	31.8	>31.8
– толщина 2-главой мышцы бедра	<9.4	9.4	12.1	15.5	16.7 – 17.9	19.0	22.5	25.1	>25.1
– толщина икроножной мышцы	<9.3	9.3	12.2	16.1	17.4 – 18.7	20.0	23.9	26.8	>26.8

Таблица 6.5

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в систему балльной оценки у обезьян в периоде завершения роста (>60 – 84 месяцев)

Соматические признаки	БАЛЛЫ								
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6
<b>Рост (мм)</b>	<436	436	458	488	498 – 508	518	548	570	>570
<b>Масса тела (кг)</b>	<3.7	3.7	5.0	6.7	7.2 – 7.8	8.4	10.0	11.3	>11.3
<b>Окружность груди (мм)</b>	<306	306	331	364	376 – 386	398	431	456	>456
<b>Жировой компонент (толщина жировой складки, мм):</b>									
– грудь	-	-	-	3.5	4.8 – 6.1	7.3	11.1	13.9	>13.9
– живот	-	-	-	3.6	4.8 – 5.9	7.1	10.5	13.1	>13.1
– спина	<1.6	1.6	2.8	4.3	4.9 – 5.4	5.9	7.5	8.6	>8.6
– плечо	<1.7	1.7	2.5	3.6	4.0 – 4.3	4.7	5.8	6.6	>6.6
– бедро	<1.3	1.3	2.2	3.4	3.8 – 4.2	4.6	5.8	6.8	>6.8
<b>Костный компонент (мм):</b>									
– окружность запястья	<74	74	79	85	87 – 90	92	98	103	>103
– обхват запястья	<25.0	25.0	27.3	30.3	31.3 – 32.3	33.4	36.4	38.7	>38.7
– окружность голеностопного сустава	<79	79	86	93	96 – 99	102	110	116	>116
– обхват голеностопного сустава	<22.9	22.9	24.7	27.1	28.0 – 28.8	29.6	32.0	33.8	>33.8
<b>Мышечный компонент (мм):</b>									
– толщина большой грудной мышцы	<4.8	4.8	6.3	8.2	8.9 – 9.5	10.2	12.2	13.6	>13.6
– толщина широчайшей мышцы спины	<4.6	4.6	6.1	8.0	8.7 – 9.3	10.0	11.9	13.3	>13.3
– окружность плеча	<125	125	138	155	161 – 167	173	190	203	>203
– окружность предплечья	<106	106	118	134	139 – 144	150	165	177	>177
– толщина бицепса	<7.7	7.7	10.6	14.5	15.7 – 17.0	18.3	22.1	25.0	>25.0
– толщина трицепса	<8.1	8.1	10.5	13.7	14.8 – 15.9	17.0	20.3	22.7	>22.7
– толщина мышц предплечья	<12.8	12.8	15.8	19.8	21.2 – 22.5	23.9	27.9	31.0	>31.0
– окружность бедра	<153	153	176	206	216 – 226	236	266	288	>288
– окружность голени	<108	108	122	141	148 – 154	161	180	194	>194
– толщина 4-главой мышцы бедра	<15.0	15.0	18.5	23.1	24.7 – 26.2	27.8	32.5	35.9	>35.9
– толщина 2-главой мышцы бедра	<10.1	10.1	13.2	17.2	18.6 – 20.0	21.4	25.5	28.5	>28.5
– толщина икроножной мышцы	<10.7	10.7	14.0	18.4	19.9 – 21.3	22.8	27.2	30.5	>30.5

Таблица 6.6

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в систему балльной оценки у обезьян дефинитивного возраста (>84 месяцев)

Соматические признаки	БАЛЛЫ									
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6	
<b>Рост (мм)</b>	<439	439	473	517	532 – 547	561	606	639	>639	
<b>Масса тела (кг)</b>	<3.3	3.3	5.6	8.8	9.8 – 10.9	12.0	15.2	17.6	>17.6	
<b>Окружность груди (мм)</b>	<302	302	346	406	426 – 446	466	525	570	>570	
<b>Жировой компонент (толщина жировой складки, мм):</b>										
– грудь	-	-	-	4.2	6.6 – 8.8	11.2	18.1	23.3	>23.3	
– живот	-	-	-	5.0	7.5 – 10.1	12.7	20.4	26.2	>26.2	
– спина	-	-	1.8	5.2	6.4 – 7.5	8.7	12.1	14.7	>14.7	
– плечо	<1.3	1.3	2.6	4.3	4.9 – 5.4	6.0	7.7	9.0	>9.0	
– бедро	<0.4	0.4	2.0	4.3	5.0 – 5.8	6.5	8.8	10.4	>10.4	
<b>Костный компонент (мм):</b>										
– окружность запястья	<74	74	81	91	94 – 97	101	111	118	>118	
– обхват запястья	<22.0	22.0	26.1	31.6	33.5 – 35.1	37.1	42.6	46.7	>46.7	
– окружность голеностопного сустава	<74	74	85	99	104 – 108	113	127	138	>138	
– обхват голеностопного сустава	<24.4	24.4	26.3	28.9	29.8 – 30.6	31.5	34.1	36.0	>36.0	
<b>Мышечный компонент (мм):</b>										
– толщина большой грудной мышцы	<4.4	4.4	6.3	9.0	9.9 – 10.7	11.6	14.2	16.2	>16.2	
– толщина широчайшей мышцы спины	<4.4	4.4	6.3	8.9	9.8 – 10.6	11.5	14.0	16.0	>13.3	
– окружность плеча	<122	122	144	172	182 – 192	201	230	252	>252	
– окружность предплечья	<114	114	130	151	158 – 166	173	194	211	>211	
– толщина бицепса	<8.9	8.9	12.3	16.7	18.2 – 19.6	21.1	25.5	28.8	>28.8	
– толщина трицепса	<7.7	7.7	11.0	15.4	16.8 – 18.3	19.8	24.2	27.5	>27.5	
– толщина мышц предплечья	<14.8	14.8	18.2	22.8	24.3 – 25.8	27.3	31.8	35.3	>35.3	
– окружность бедра	<156	156	186	225	238 – 251	265	304	333	>333	
– окружность голени	<111	111	130	156	165 – 173	182	208	227	>227	
– толщина 4-главой мышцы бедра	<16.1	16.1	20.1	25.5	27.3 – 29.1	30.9	36.3	40.4	>40.4	
– толщина 2-главой мышцы бедра	-	-	4.0	16.1	20.2 – 24.3	28.4	40.6	49.7	>49.7	
– толщина икроножной мышцы	<13.4	13.4	16.7	21.2	22.7 – 24.2	25.7	30.2	33.5	>33.5	

Выбор именно данного метода соматотипирования обосновывается следующими обстоятельствами. Прежде всего, это возможность использования характеристик основных компонентов тела в любом возрастном периоде и у различных видов животных, включая человека. Кроме того, балльная система оценки развития признаков позволяет использовать данные соматометрических измерений для характеристики степени развития компонентов тела в сопоставимых единицах и тем самым определяет возможность соматотипологической диагностики, как у обезьян, так и практически у всех видов млекопитающих. Это позволяет на основе сопоставления соматотипологических характеристик использовать возможности сравнительного морфологического подхода в филогенетическом и онтогенетическом исследованиях роста и физического развития.

Учитывая существенные различия соматических признаков на протяжении всех возрастных периодов, диагностические таблицы для перевода измерительных признаков в систему балльной оценки по компонентам тела разработаны отдельно для I, II, III, IV и V возрастных периодов (см. табл. 6.2-6.6). Состав соматических признаков, использованных для характеристики основных компонентов тела (жирового, костного и мышечного), приведен в диагностических таблицах. Перевод измерительных признаков в систему балльной оценки производился автоматизировано на ПК IBM по специально разработанной программе. При исследовании продольных выборок при соматотипировании одного и того же животного в разных возрастных периодах использовались и соответствующие этим периодам диагностические таблицы.

При оценке распределения индивидуальных соотношений балльной характеристики жирового, костного и мышечного компонентов соответствующие данные по каждому животному вносились в разработанную диагностическую матрицу (рис. 6.1, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5). Последняя на рисунках представлена двумя частями. Нижняя часть представляет собой развернутое на плоскости трехмерное пространство распределения индивидуальных соотношений по трем компонентам тела. Развернутая на плоскости поверхность состоит из шести квадратов, соответствующих балльной градации по шкале жирового компонента тела: 1.0-2.0, 2.0-2.5, 2.5-3.0, 3.0-3.5, 3.5-4.0 и 4.0-5.0 баллов. Шкалы костного и мышечного компонентов расположены соответственно по осям ординат и абсцисс матричных квадратов. Верхняя часть матрицы использовалась для обозначения положения идентифицированных соматических типов с указанием их буквенного обозначения.

Для группировки индивидуальных данных развития жирового, костного и мышечного компонентов тела выделялись определенные диагностические зоны. Групповое распределение по жировому компоненту проводилось по четырем диагностическим зонам. Первая зона (1.0-2.0 балла) соответствует наименьшей степени развития жирового компонента и определяет астеническую группу соматотипов. Вторая зона (2.0-2.5 балла) соответствует малой степени развития жира и определяет гипотрофическую группу. Третья зона (2.5-3.5 балла) представлена средним уровнем развития жирового компонента и соответствует пропорциональной группе соматотипов. И, наконец, в четвертой зоне (3.5-5.0 балла) распределяются животные с наиболее развитым жировым компонентом (группа брюшных соматотипов).

По костному и мышечному компонентам групповое распределение проводилось по трем диагностическим зонам. Зоне с балльной размерностью 2.5-3.5 балла соответствует средний уровень развития компонента, зоне меньше 2.5 баллов - меньше среднего, а зоне больше 3.5 балла - больше среднего уровня.



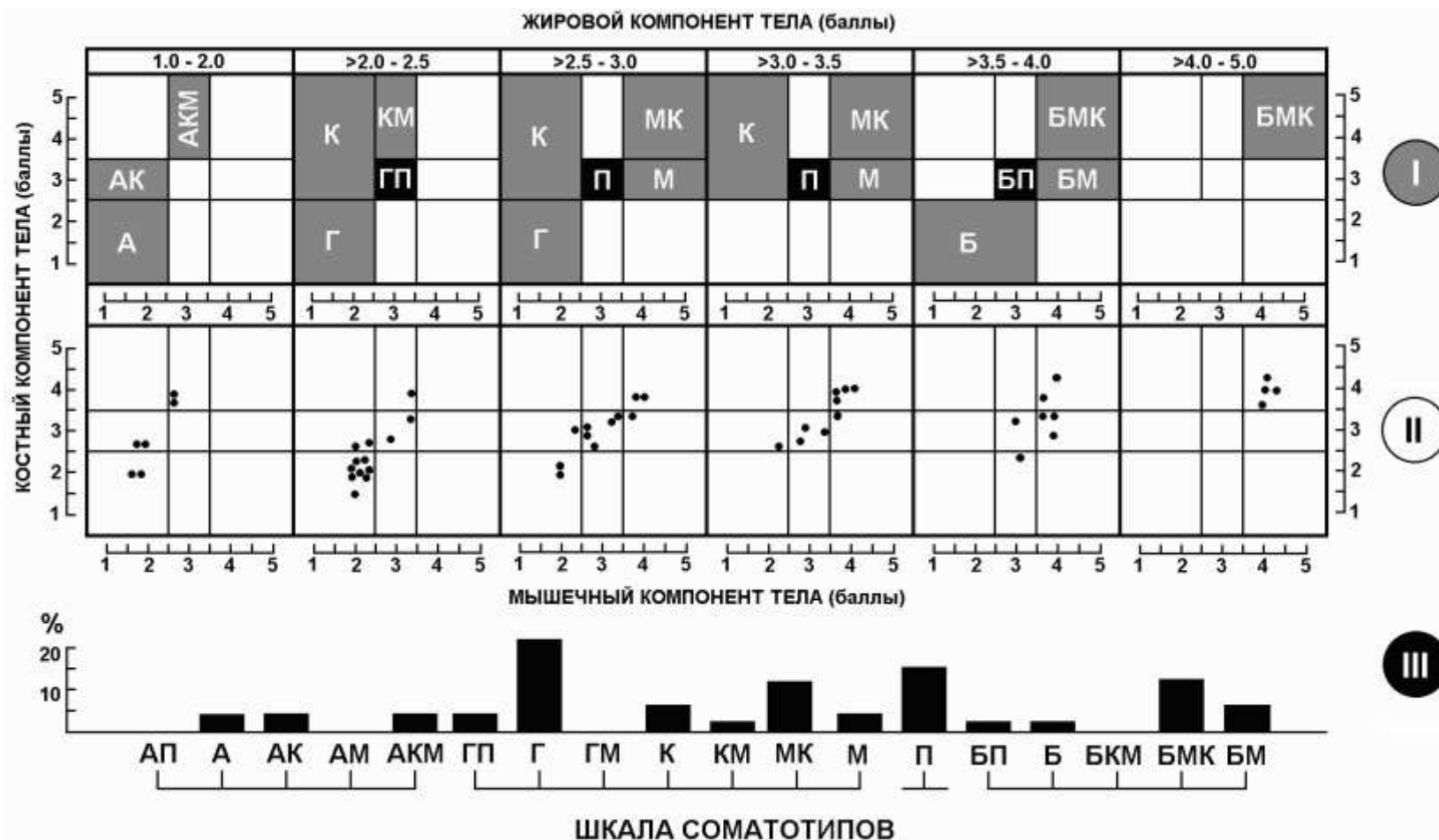


Рис. 6.1. Структура соматотипов у самцов макак резусов в периоде детства.

I – диагностическая матрица с полями распределения определяемых соматических типов (объяснения буквенных обозначений типов даны в тексте).

II – индивидуальные распределения обезьян по соотношению костного (К), мышечного (М) и жирового (Ж) компонентов по диагностическим полям матрицы.

Для I и II шесть последовательных матричных полей соответствуют градациям в баллах величины жирового компонента (вверху). В каждом матричном поле по оси ординат – величина костного компонента (в баллах), по оси абсцисс - мышечного компонента (в баллах).

III – относительное (в %) представительство диагностируемых соматических типов.

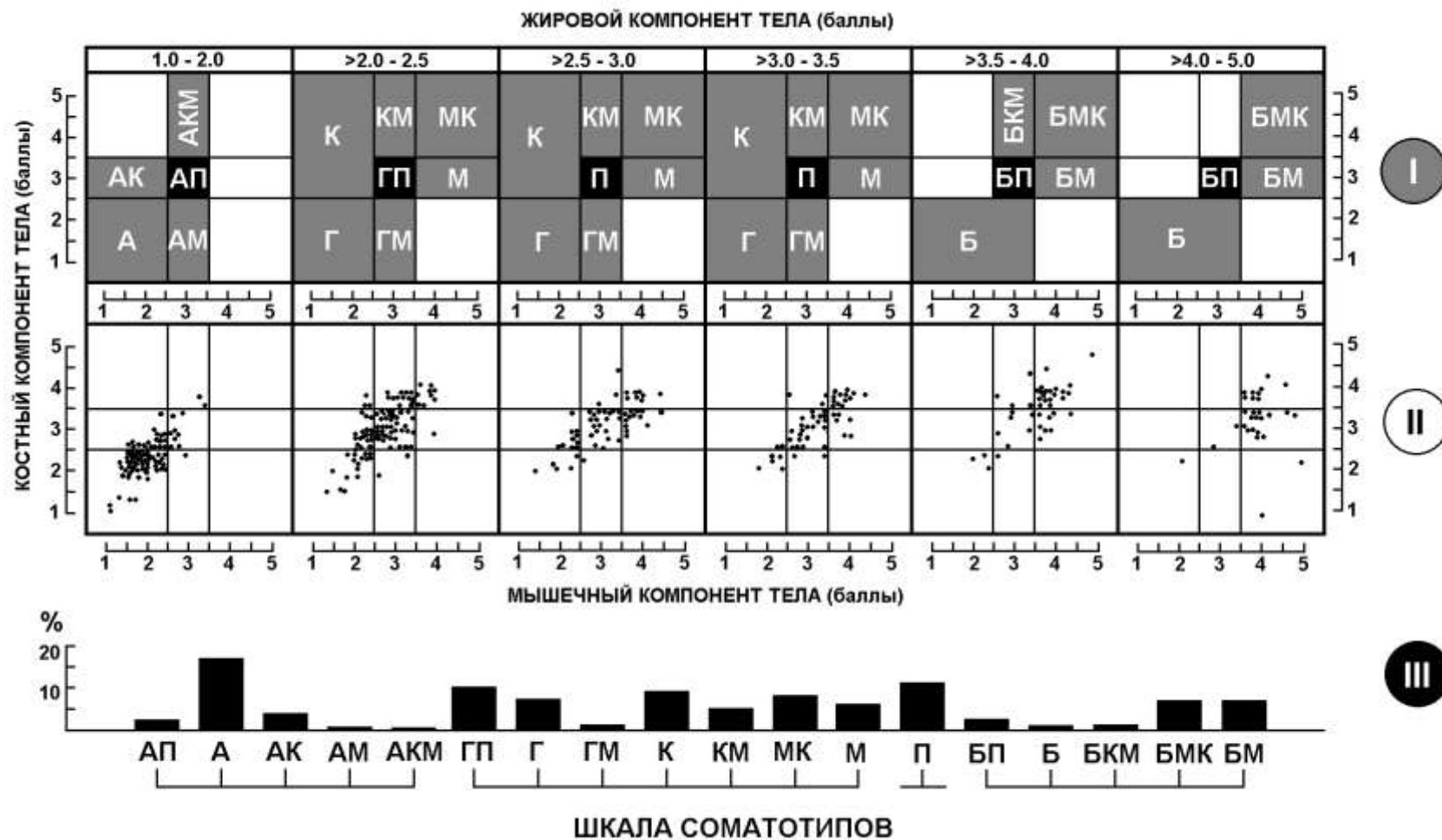


Рис. 6.2. Структура соматотипов у самцов макак резусов в подростковом периоде.  
Обозначения те же, что на рис. 6.1

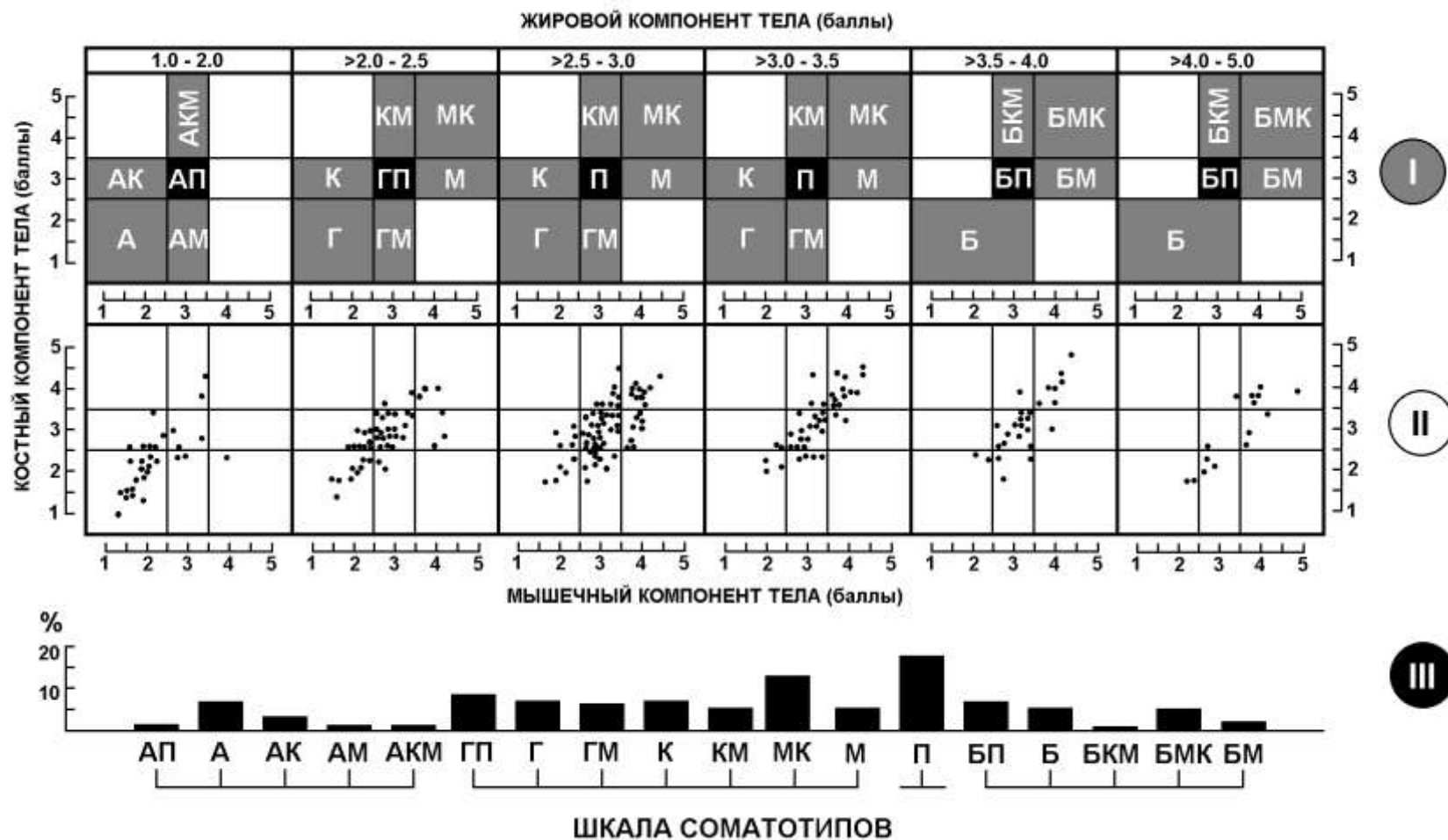


Рис. 6.3. Структура соматотипов у самцов макак резусов в пубертатном периоде.  
Обозначения те же, что на рис. 6.1.

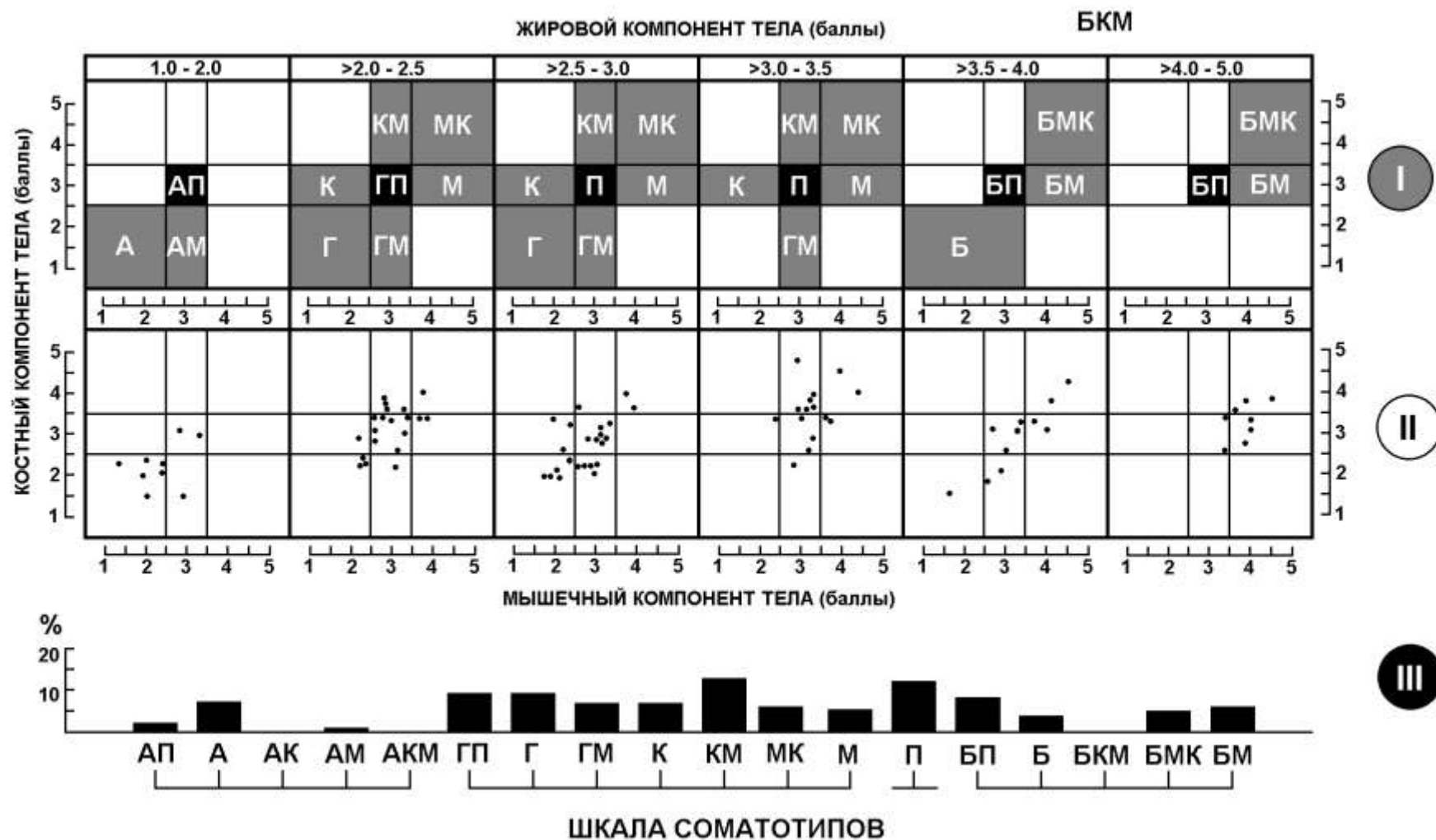


Рис. 6.4. Структура соматотипов у самцов макак резусов в пубертатном периоде.  
Обозначения те же, что на рис. 6.1.

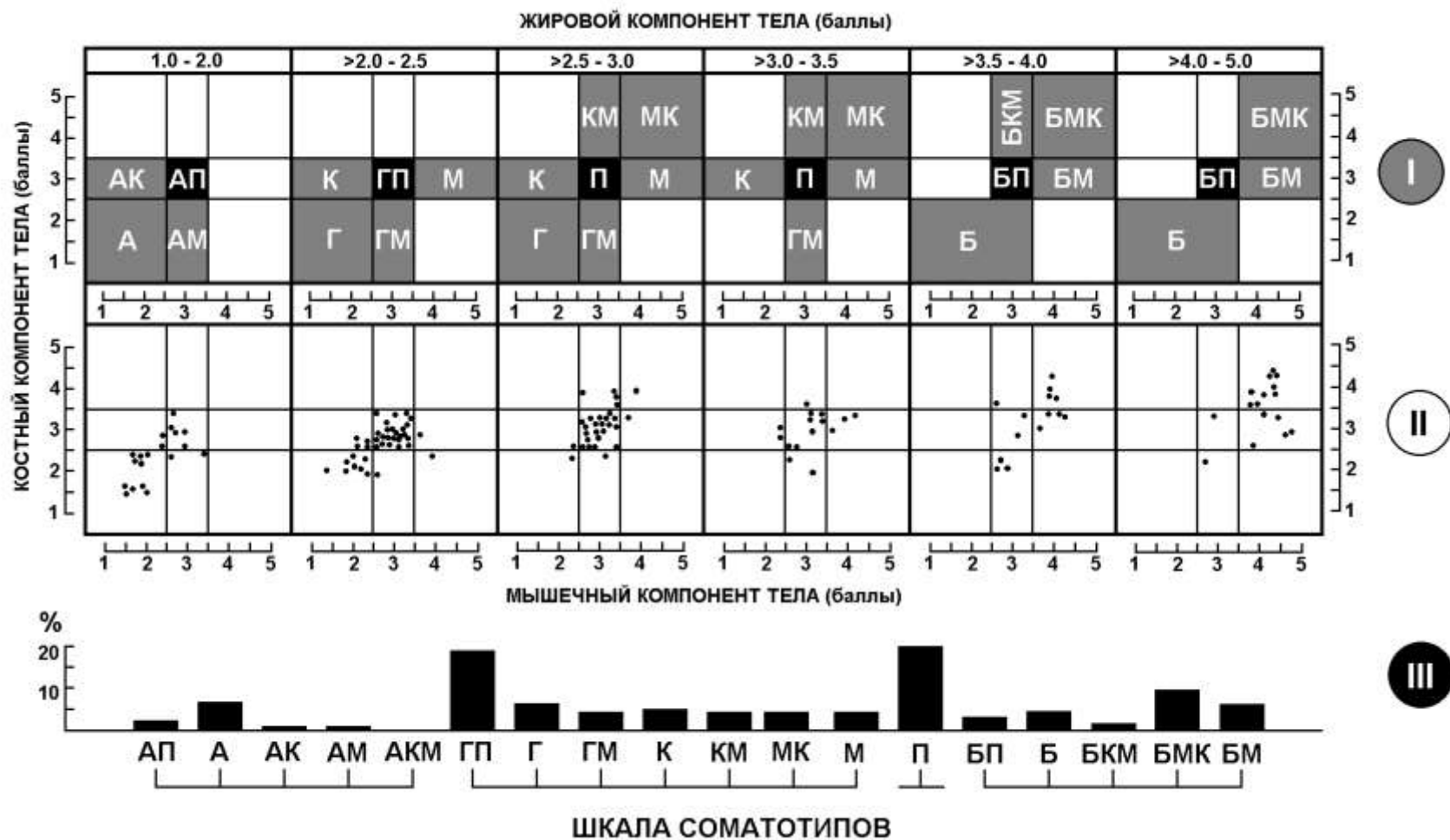


Рис. 6.5. Структура соматотипов у самцов макак резусов в пубертатном периоде.  
Обозначения те же, что на рис. 6.1.

Исходя из фактического распределения индивидуальных соотношений развития жирового, костного и мышечного компонентов, отдельно по всем возрастным выборкам было идентифицировано 18 соматических типов конституции. Последние соответственно степени развития жирового компонента объединяются по четырем основным группам соматотипов: астенические, гипотрофические, пропорциональные и брюшные.

**Группа астенических соматотипов** (развитие жирового компонента 1.0-2.0 балла):

- чистый астенический тип (А) определяется слабым развитием костного и мышечного компонентов (<2.5 балла);
- астенический пропорциональный тип (АП) определяется средним развитием костного и мышечного компонентов (2.5-3.5 балла);
- астенический костный тип (АК) характеризуется средним развитием костного (2.5-3.5 балла) и слабым мышечного (<2.5 балла) компонентов;
- астенический мускульный тип (АМ) определяется слабым развитием костного (<2.5 балла) и средним развитием мышечного (2.5-3.5 балла) компонентов;
- астенический костно-мускульный тип (АКМ) определяется развитием костного компонента выше среднего уровня (>3.5 балла) и средним развитием мышечного компонента (2.5-3.5 балла).

**Группа гипотрофических соматотипов** (развитие жирового компонента >2.0-2.5 балла):

- гипотрофический пропорциональный тип (ГП) определяется средним уровнем развития костного и мышечного компонентов (2.5-3.5 балла);
- грацильный тип (Г) определяется развитием костного и мышечного компонентов ниже среднего уровня (<2.5 балла);
- грацильный мускульный тип (ГМ) определяется развитием костного компонента ниже среднего уровня (<2.5 балла) и средним развитием мышечного компонента (2.5-3.5 балла).

**Группа пропорциональных соматотипов** (развитие жирового компонента >2.5-3.5 балла):

- чистый пропорциональный тип (П) определяется средней степенью развития всех трех компонентов тела (>2.5-3.5 балла);
- костный тип (К) определяется средним уровнем и выше среднего уровнем развития костного компонента (>2.5 балла) и ниже среднего уровнем развития мышечного компонента (<2.5 балла);
- костно-мускульный тип (КМ) определяется развитием костного компонента выше среднего уровня (>3.5 балла) и средним развитием мышечного компонента (2.5-3.5 балла);
- мускульно-костный тип (МК) определяется развитием костного и мышечного компонентов выше среднего уровня (>3.5 балла);
- мускульный тип (М) определяется средним уровнем развития костного компонента (2.5-3.5 балла) и развитием мышечного компонента больше 3.5 балла).

**Группа брюшных соматотипов** (развитие жирового компонента >3.5 балла):

- брюшной пропорциональный тип (БП) определяется средним уровнем развития костного и мышечного компонента (2.5-3.5 балла);
- брюшной тип (Б) определяется развитием костного компонента ниже среднего уровня (<2.5 балла), а мышечного компонента - средним и ниже среднего уровнем развития (<3.5 балла);
- брюшной мускульно-костный тип (БМК) определяется развитием костного и мышечного компонентов выше среднего уровня (>3.5 балла);
- брюшной костно-мускульный тип (БКМ) определяется развитием костного компонента выше среднего уровня (>3.5 балла) и средним уровнем развития мышечного (2.5-3.5 балла);
- брюшной мускульный тип (БМ) определяется средним уровнем развития костного компонента (2.5-3.5 балла) и выше среднего (>3.5 балла) развитием мышечного компонента.

В соответствии с изложенным выше подходом проведены соматотипологическая характеристика обезьян по каждому возрастному периоду и общий анализ структуры и динамики соматических типов у самцов макак резусов на протяжении постнатального онтогенеза. Это позволило дополнить данные по ростовой динамике роста обезьян интегрированной в конституции системной оценкой физического развития.

## 6.2. Структура соматических типов по возрастным периодам

Общая структура соматотипов в периоде детства у обезьян представлена 14 типами (рис.6.1). Группа астенических типов (12% случаев) включает астенический (4%), астенический костный (4%) и астенический костно-мышечный (4%) типы. В 26% случаев встречаются соматические типы гипотрофической группы: гипотрофический пропорциональный (4%) и грацильный (22%). Наиболее представительной является группа пропорциональных соматотипов (40%), которая в 16% случаев представлена пропорциональным, в 12% мышечно-костным и в 8% - костным типами. Костный и костно-мышечный типы встречаются наиболее редко (по 2% случаев). По группе брюшных соматотипов (22%) чаще всего встречается брюшной мышечно-костный (12%) и брюшной мышечный (6%) типы. Брюшной пропорциональный и брюшной типы определялись в 2% случаев каждый.

Особенностью структуры соматотипов в периоде детства является отсутствие по трем из четырех основных групп отдельных типов (рис. 6.1, внизу). Так, по астенической группе - двух (астенического пропорционального и астенического мышечного), по гипотрофической - грацильного мышечного и брюшного костно-мышечного по группе брюшных соматотипов. Наряду с этим, группа пропорциональных соматотипов представлена полным набором. В целом, по всей шкале соматотипов для периода детства характерно наибольшее представительство грацильного, пропорционального, мышечно-костного и брюшного мышечно-костного типов, которые составляют половину анализируемой возрастной выборки.

В подростковом периоде определяется уже полная шкала соматотипов (рис. 6.2, внизу). Группе астенических соматотипов (22%) преимущественно представлена чистым астеническим типом (17%), тогда как остальные четыре типа этой группы составляют вместе 5% случаев. Внутренняя структура гипотрофических (18%) и пропорциональных (39%) соматических типов в общем однородна по представительству составляющих эти группы отдельных типов. Исключение составляет лишь грацильный мышечный тип, встречающийся лишь в 1% случаев. По группе брюшных соматотипов (18% случаев) определяется четкое превалирование брюшного мышечно-костного (7%) и брюшного мышечного (7%) по сравнению с остальными тремя типами, которые все вместе встречаются в 4% случаев. Характерной особенностью для структуры соматотипов по подростковому периоду является явное относительное превалирование обезьян с чистым астеническим типом.

Полная шкала соматотипов определяется и в периоде ускоренного роста (рис.6.3). Наиболее представительной в этом периоде является группа пропорциональных соматотипов (47% случаев). Почти равнозначно представительство гипотрофической (21%) и брюшной (19%) групп соматотипов. Астенические соматотипы составили 13% случаев. Из наиболее представительных отдельных соматических типов в пубертатном периоде являются чистый пропорциональный (17%) и мышечно-костный (13%).

В периоде завершения процессов роста (рис. 6.4) из пяти соматических типов астенической группы (10% случаев) определяются три типа: чистый астенический (7%), астенический пропорциональный (2%) и мышечный (1%). Полным набором представлены группы гипотрофических (26%) и пропорциональных (42%) соматических типов. Группа брюшных типов (22% случаев) состоит из брюшного пропорционального (8%), брюшного (3%), брюшных мышечно-костного (5%) и мышечного (6%) типов. В составе данной

группы отсутствует брюшной мускульно-костный тип. В целом, по всей шкале соматотипов в четвертом возрастном периоде отсутствуют три соматотипа, а наиболее представительными являются скорее не отдельные типы, а группы гипотрофических и пропорциональных соматотипов. Именно эти две группы составляют наибольшую часть (68% случаев) обезьян данной возрастной группы.

Практически полно структура соматотипов представлена в периоде физической зрелости (рис. 6.5). Исключение составляет лишь группа астенических типов, по которой не выявлен астенический костно-мускульный тип. В целом вся группа этих типов составляет 13% случаев и наиболее представительным является чистый астенический тип (8%), астенический пропорциональный выявлялся в 3%, а астенический костный и мускульный по 1% случаев. По группе гипотрофических соматотипов (29% случаев) четко выделяется пропорциональный вариант (19%) с примерно равным соотношением по грацильному и грацильно-мускульному типам, соответственно в 6% и 4% случаев. Аналогичное четкое преобладание чистого пропорционального варианта (20% случаев) определяется и по группе пропорциональных соматотипов. При этом составляющие эту группу типы встречаются практически с одинаковой частотой от 3% до 5% случаев. По группе брюшных соматотипов (23%) выявляется превалирование мускульно-костного и мускульного вариантов, соответственно в 9% и 7% случаев.

Рассмотрение всей шкалы соматотипов по периоду физической зрелости позволяет определить выраженное превалирование гипотрофического пропорционального (ГП) и пропорционального (П) как характерную особенность данного периода. Еще одной особенностью является достаточно выраженное представительство брюшных типов, характеризующихся хорошим развитием всех трех компонентов тела (жирового, костного, мышечного).

При сопоставлении характеристик структуры соматотипов от первого к пятому возрастному периоду обращает на себя внимание изменяющееся определенным образом по периодам их количество. Меньше всего типов (14) в первом возрастном периоде, во втором и третьем периодах количество их увеличивается максимально до 18, в последующих четвертом и пятом периодах их количество вновь уменьшается соответственно до 15 и 17 типов.

Описанная динамика по количеству определяемых соматических типов определенным образом совмещается с периодичной активностью ростового процесса. В первом периоде уменьшение количества соматотипов может быть связано с наиболее выраженным снижением скорости роста. Возможно, такая направленность динамической составляющей ростового процесса и отражается в замедлении дифференциации соматотипов. Определенное значение в этом может иметь и наибольшая синхронность развития основных компонентов тела в этом возрастном периоде. В последующих возрастных периодах усиление асинхронности роста отдельных компонентов тела и их составляющих, наряду с ускорением роста в пубертатном периоде, является фактором, который способствует дифференциации соматотипов. При завершении роста и его окончательной остановке замедление процесса дифференциации соматотипов отражает окончательное становление конституциональных типов.

При сопоставлении по разным периодам структуры соматотипов выявляется определенная динамика их как по группам, так и по отдельным типам. По группе астенических типов наиболее определенно такая динамика проявляется по астеническому и астеническому костно-мускульному типу. Так, от первого ко второму периоду отмечается выраженное увеличение представительства астенического типа в группе, которое к третьему периоду уменьшается и поддерживается на достигнутом уровне в последующих четвертом и пятом периодах. Так, наибольшим представительство астенического костно-мускульного типа определяется в периоде детства, в подростковом и пубертатном периодах оно резко уменьшается, а на этапе завершения роста и в периоде физической зрелости данный тип полностью отсутствует.



По группе гипотрофических соматотипов определяется четкое возрастное изменение соотношений представительства гипотрофического пропорционального и грацильного соматотипов. Так, если по первому типу прослеживается увеличение представительства к пятому периоду, то по грацильному соматотипу определяется обратная направленность изменений.

Следует отметить достаточное постоянство представительства пропорционального типа по всем возрастным периодам. Что касается собственно всей группы пропорциональных соматотипов, то в каждом возрастном периоде они представлены полным набором.

Таким образом, проведенное общее рассмотрение и сопоставление структуры соматотипов выявляет определенные соотношения между группами и отдельными соматотипами как внутри возрастных периодов, так и между ними.

### **6.3. Возрастная динамика формирования соматических типов**

Возрастная динамика формирования и определенная этапность становления соматических типов в процессе физического развития представляет несомненный интерес для возможного выявления наиболее характерных и видоспецифических закономерностей физического роста. В этом отношении уместно повторно отметить отсутствие в литературе каких-либо систематизированных сведений по данному вопросу как в исследованиях на людях, так и на животных, включая обезьян. Понятно, что проведение подобных исследований, а тем более при продолжительных наблюдениях, на людях затруднено, прежде всего, в связи с наибольшей у человека среди всех млекопитающих продолжительностью предефинитивной стадии (по разным данным - 18-24 года) и онтогенетического развития в целом.

В этом отношении обезьяны являются воистину уникальным объектом для подобного рода исследований по следующим основным биологическим характеристикам. Во-первых, это морфо-функциональное сходство основных систем организма обезьян и человека [Нестурх, 1960; Жеденов, 1962; Лапин, Норкина, Черкович, 1963; Лакин, 1973; Мажуга, Хрисанфова, 1989], во многом обусловленное сходным характером поздней статики и возможностью бипедальной локомоции [Белкания, 1982, Белкания, Дарцмелия, 1983; Okada, 1985; Науама, 1986a,b]. Во-вторых, это не только относительное сходство по наибольшей продолжительности предефинитивной стадии развития по сравнению с другими млекопитающими, но и по большей длительности этой стадии относительно всей продолжительности жизни, включая и особенности периодичности ростовых процессов [Бунак, 1941; Лакин, 1947; Таннер, 1979]. И, наконец, в-третьих, несомненно, заметное сходство с человеком элементов соматической конституции (формы тела и его частей), что можно определить как отражение базовых элементов конституциональных видовых особенностей отряда приматов. Многочисленные данные по сравнительной анатомии приматов дают тому весьма солидное подтверждение [Нестурх, 1960; Жеденов, 1962].

В связи с вышеизложенным, нами и была реализована возможность исследования возрастной динамики формирования соматических типов у обезьян. Необходимой базой для реализации такой возможности явились представленные выше материалы по широкой соматометрической характеристике ростового процесса и проведенной на этой основе периодизации физического развития в постнатальном онтогенезе, а также разработка методических подходов по соматотипированию обезьян и описание на этой основе общей структуры соматических типов в выделенных возрастных периодах. Исключительное значение имела реализованная возможность использования в проведенном исследовании продольных выборок обезьян.

В проведенном исследовании возрастная динамика формирования и этапность становления соматических типов конституции оценивалась по воспроизводимости типов и

основных компонентов тела внутри возрастных периодов, при переходах из периода в период и на протяжении всего роста и развития.

Полученные данные свидетельствуют о выраженной и определенно направленной динамике изменений соматотипологических характеристик у обезьян в онтогенезе. По представленным на рисунке 6.6 данным эта динамика определяется как по воспроизводимости отдельных компонентов (верхняя часть рисунка), так и по отдельным соматотипам (нижняя часть). Наименьшей воспроизводимостью отдельных компонентов на протяжении роста характеризуется период детства (I). Отсутствие достаточного уровня воспроизводимости отмечается и в подростковом периоде (II). В периоде ускоренного роста (III) уровень воспроизводимости отдельных компонентов (63%) уже соответствует нижнему уровню вероятностной зоны, что позволяет констатировать достоверно значимую ( $P < 0.05$ ) воспроизводимость основных компонентов тела на протяжении достаточно длительного периода роста в этом периоде. Следует подчеркнуть, что это происходит, несмотря на значительно более выраженную общую динамику ростового процесса в этом периоде в связи с увеличением скорости роста.

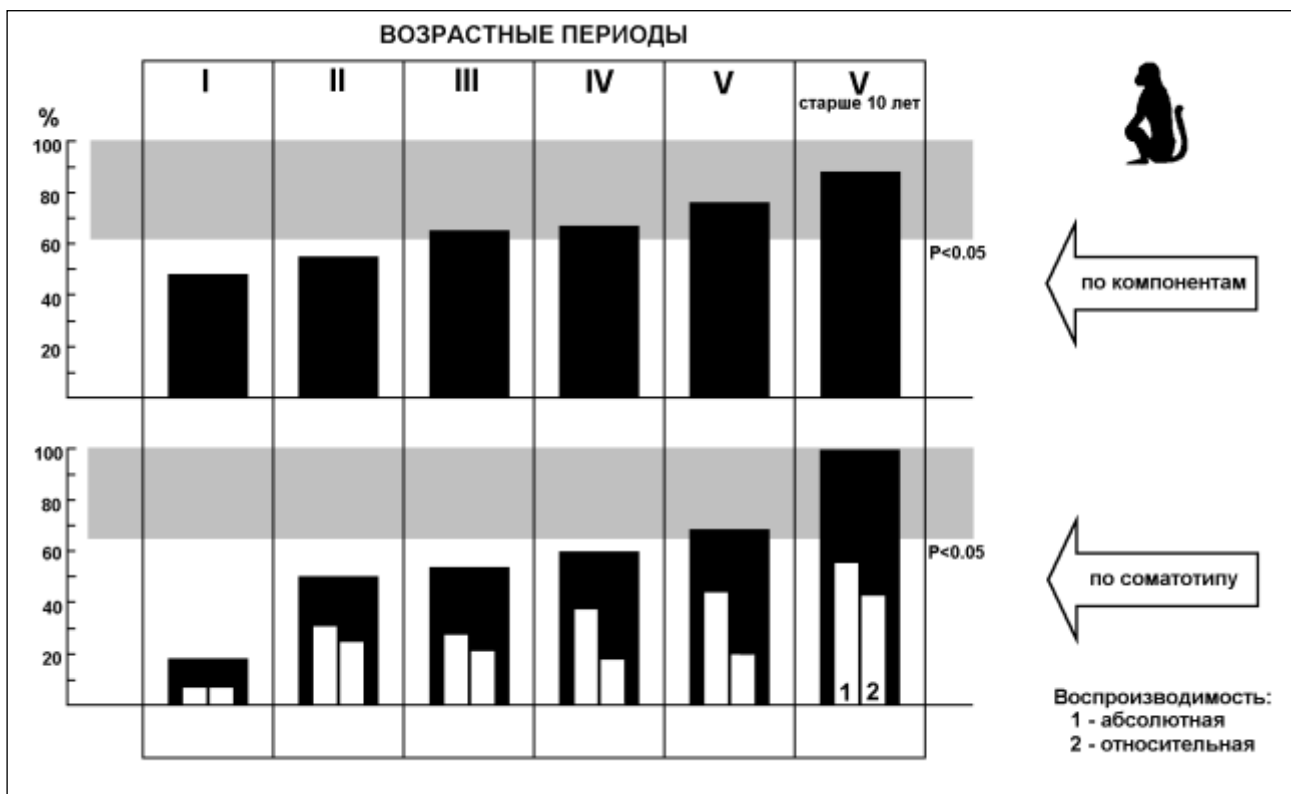


Рис. 6.6 Воспроизводимость соматических типов у обезьян по возрастным периодам постнатального онтогенеза.

I-V – возрастные периоды; затемненное поле – 95% доверительная зона общей воспроизводимости соматотипов (внизу) и его компонентов (вверху) в периоде физической зрелости (V) дефинитивной стадии.

По оси ординат - процентная шкала воспроизводимости соматотипов: 1 – воспроизводимость по соотношению всех трех компонентов тела (абсолютная), 2 – по двум из трех компонентов (относительная), черный столбик – общая воспроизводимость (суммарно по условиям 1 и 2).

Тот же уровень воспроизводимости по компонентам тела (65%) сохраняется и в периоде завершения роста (IV). Выражено по сравнению с предыдущими возрастными периодами

увеличивается воспроизводимость (71%) в периоде физической зрелости (V). Важно отметить неоднозначность уровня воспроизводимости компонентов тела по группе зрелых животных. Это хорошо иллюстрируется на рисунке 6.6 существенно различной величиной данного показателя по общей выборке обезьян дефинитивного возраста и отдельной группы животных в возрасте старше 10 лет. Так, если по общей выборке (V период) уровень воспроизводимости соответствовал 71%, то у обезьян старше 10 лет он достигал 85% ( $P < 0.05$ ).

При анализе воспроизводимости соматических компонентов у обезьян при последовательных переходах из одного периода в последующий определяется аналогичная вышеописанной динамика. Так, при переходе из I во II и из II в III период определяется недостоверный уровень воспроизводимости - соответственно 47% и 45%. Переходы из III в IV и из IV в V период, так же как и соответствующие периоды, характеризуются достоверной и возрастающей воспроизводимостью компонентов тела, соответственно 65% и 73% случаев.

Рассмотренные данные выявляют общую направленность - последовательно нарастающее увеличение воспроизводимости компонентов тела от I к V возрастному периоду. По этой динамике можно выделить два основных этапа. Первый соответствует периоду детства и подростковому периоду и характеризуется отсутствием возрастной воспроизводимости компонентов тела. Определенный на этом этапе уровень воспроизводимости в 48-54% отражает вероятнее всего случайность совпадений. Качественно иной этап формируется с III периода. Начиная с периода ускоренного роста, воспроизводимость компонентов тела приобретает не случайный характер и усиливается в дальнейшем по последующим возрастным периодам. Сохранение такой направленности и по V периоду дефинитивной стадии является отражением того важного обстоятельства, что стабилизация компонентов тела наступает еще позже, чем остановка роста.

Принципиально аналогичная направленность изменения показателя воспроизводимости по возрастным периодам отмечается и по соматическому типу. Первое, что обращает на себя внимание (см. рис. 6.6, внизу), это заметно более низкий уровень воспроизводимости цельного соматического типа по сравнению с составляющими его отдельными компонентами. Это и понятно, так как вероятность совпадения по трем составляющим является менее вероятной, чем по одной. Исходя из различной возрастной динамичности костного, мышечного и, особенно, жирового компонента, данные по воспроизводимости представлены раздельно по случаям сохранения на протяжении всего возрастного периода полного соматотипологического соотношения всех трех компонентов тела (абсолютная воспроизводимость - 1), двух компонентов (относительная воспроизводимость - 2) и суммарный уровень воспроизводимости (1+2).

Такой подход к анализу связан прежде всего, как это было отмечено выше, с весьма лабильным характером возрастной динамики жирового компонента (ростовой процесс, условия содержания и питания, сезонность и др.), тогда как взаимоотношения костного и мышечного компонентов являются более стабильными. В связи с последним, случаи с относительной воспроизводимостью в своем большинстве составляли обезьяны, у которых при повторных наблюдениях (диагностике соматотипов) сохранялось именно соотношение между мышечным и костным компонентом.

Если этап достоверной воспроизводимости отдельных компонентов тела соответствовал III возрастному периоду, то по типологической воспроизводимости он устанавливался значительно позже - в периоде физической зрелости (V). Это является свидетельством того, что только после окончательной остановки роста и достижения дефинитивного (зрелого) состояния реально устанавливается стабильный конституциональный характер взаимоотношений между основными компонентами тела. Причем, по полученным нами данным, наиболее стабильная соматическая конституция формируется еще позже. Об этом свидетельствует наиболее высокий уровень абсолютной, относительной и 100% уровень суммарной воспроизводимости соматотипа у обезьян в возрасте старше 10 лет.

При анализе воспроизводимости соматотипов и их компонентной характеристики на продольной выборке выявляется, прежде всего, более высокий уровень показателя воспроизводимости по всем возрастным периодам (рис. 6.7), сравнительно с поперечной выборкой (см. рис. 6.6). Это и понятно, так как по продольной выборке проходят одни и те же животные. Помимо этого, особенностью анализируемой выборки является относительно однородный состав животных по исходным соматическим типам. Эту выборку составили обезьяны экспериментальной группы (15 обезьян), которые продольно наблюдались в условиях бипедии и проноградной позной статики. Полная соматотипологическая характеристика этой группы представлена ниже. В данном же разделе с необходимой степенью допущения была использована уникальная возможность анализа возрастной динамики, пусть даже сравнительно ограниченной выборки по набору исходных соматотипов, но при самом продолжительном продольном наблюдении.

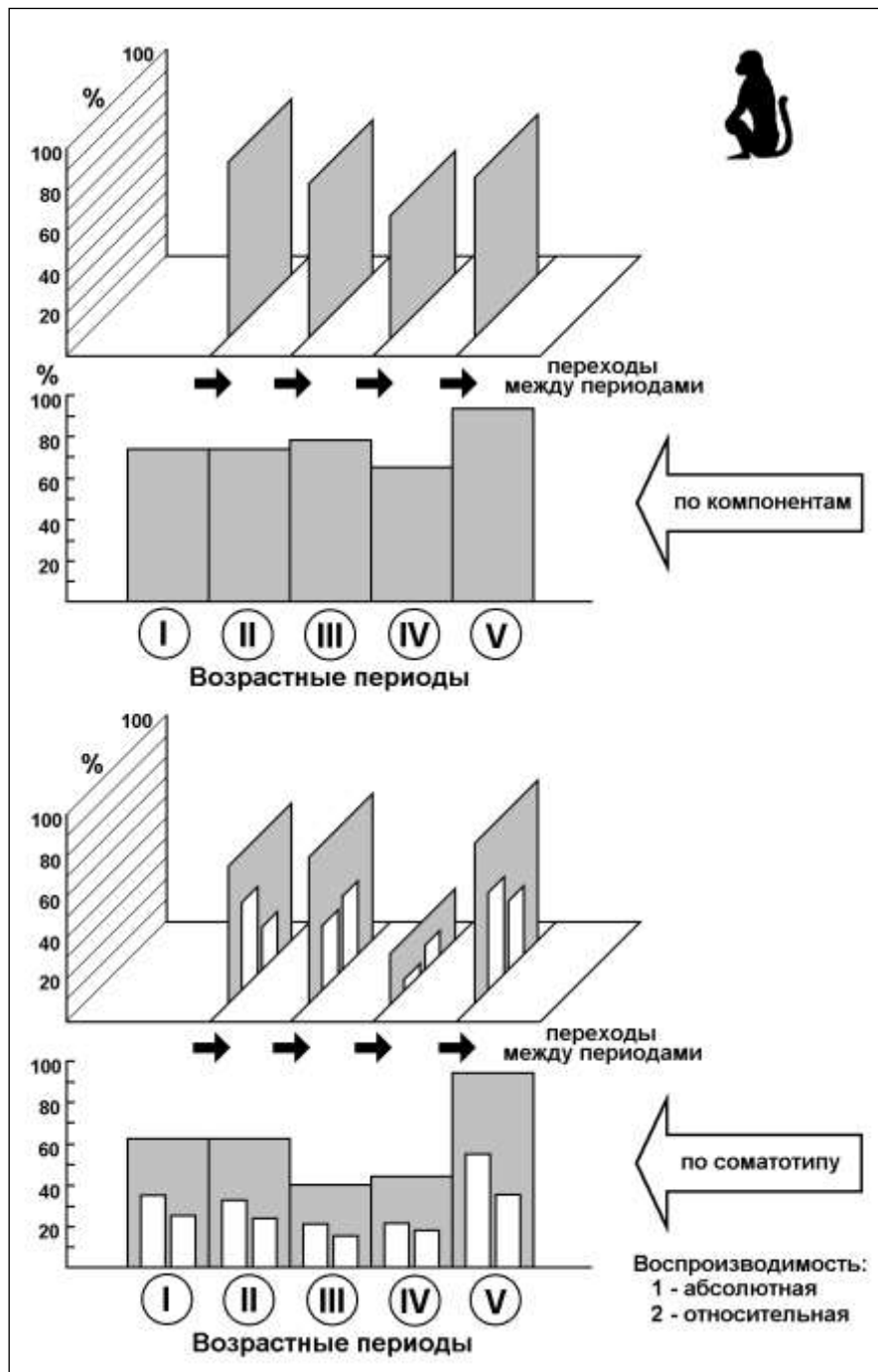


Рис. 6.7. Воспроизводимость соматических типов у самцов макак резусов продольной выборки по возрастным периодам и при последовательных переходах между периодами. Обозначения те же, что на рис. 6.6

Общая возрастная динамика показателя воспроизводимости по данной выборке обезьян несколько отличается от поперечной выборки. Так, воспроизводимость по основным компонентам тела на протяжении I-IV периодов держится на достаточно высоком и практически постоянном уровне. Можно отметить лишь тенденцию к снижению этого уровня в IV периоде. Не случайность этой тенденции подтверждается более определенной динамикой показателя воспроизводимости компонентов по переходам из периода в период. Наиболее высок этот показатель при переходе из I во II период, а затем он прогрессивно снижается по последующим переходам и, особенно, при переходе из III в IV период. Общим для поперечной и продольной выборок является четкое увеличение показателя воспроизводимости компонентов как при переходе из IV в V, так и соответственно в V периоде, т.е. фиксация высокого уровня стабильности соматотипологических характеристик по обеим выборкам ассоциируется с достижением состояния физической зрелости. Еще более четко данная закономерность демонстрируется возрастной динамикой по цельному соматотипу (рис.6.7, внизу).

Динамические свойства соматотипов хорошо характеризуются показателями дивергенции (количество производных от типа при продольном наблюдении) и конвергенции (количество типов, из которых образуется анализируемый тип при продольном наблюдении). При общей характеристике всех выделенных соматотипов по показателю их дивергентности выявляются пять основных групп (рис. 6.8, А). Эти группы соответствуют 95% доверительным зонам распределения отдельных типов по показателю дивергенции.

Первая группа представлена единственным астеническим костно-мышечным соматотипом (АКМ), который не дивергирует ни на какие другие типы. Вторая большая группа соматотипов (БКМ, АМ, БМК, МК, Б, КМ, БМ, АП) дивергирует от двух до восьми типов. Из этой группы наименьшей дивергентностью обладает БКМ. По этому свойству заметно соответствие этого типа с единственным типом первой группы - АКМ. При этом следует отметить, что оба типа характеризуются одинаковым соотношением развития костного и мышечного компонентов. Третья группа характеризуется средней величиной показателя дивергентности (9-10 типов) и представлена только костным типом (К). Достаточно представительна четвертая группа, которую составляют типы (М, Г, ГМ, АК, А, БП) с дивергентностью выше среднего уровня (11-13 типов). И наиболее высоким показателем дивергентности характеризуются типы ГП и П, которые при продольном наблюдении распадаются на 15 разных типов.

Примерное соотношение по количеству типов в группах выявляется и по показателю конвергенции (рис. 6.8, Б). Интегральная характеристика всех соматотипов по показателям дивергенции и конвергенции отражает весьма широкий диапазон их динамических свойств. При сопоставлении характеристики типов по обоим показателям (рис. 6.8, В) выявляется еще более четкая дифференцировка групп соматотипов по их динамическим свойствам. Наименьшей динамичностью по дивергентности и конвергентности характеризуется группа соматотипов, расположенная во II доверительной зоне (АКМ, БКМ, АМ, Б, БМ). Причем, количественные соотношения между дивергентностью и конвергентностью у этих типов являются практически линейными. Наибольшей консервативностью из этой группы обладает астенический костно-мышечный тип (АКМ).

Аналогичная предыдущей группе зависимость между динамическими свойствами определяется у костного (К) и астенического пропорционального (АП) соматических типов, которые соответствуют среднему уровню динамичности по показателям дивергенции и конвергенции (III зона). Группы соматотипов, характеризующиеся динамичностью выше среднего уровня (IV зона) противоположно отклоняются от линейности по соотношению показателей дивергенции и конвергенции. Причем, группа, в состав которой входит костно-

мышечный (КМ) и мышечно-костный (МК), характеризуется относительно малой дивергентностью при большой конвергентности. Вторая же группа типов (А, АК, БП, ГМ, Г), наоборот, при относительно малой конвергенции - большей дивергентностью. Сравнивая эти две группы, следует отметить, что первая из них в большей степени является конечной в динамике возрастного развития, тогда как соматотипы второй группы являются в большей степени промежуточными.

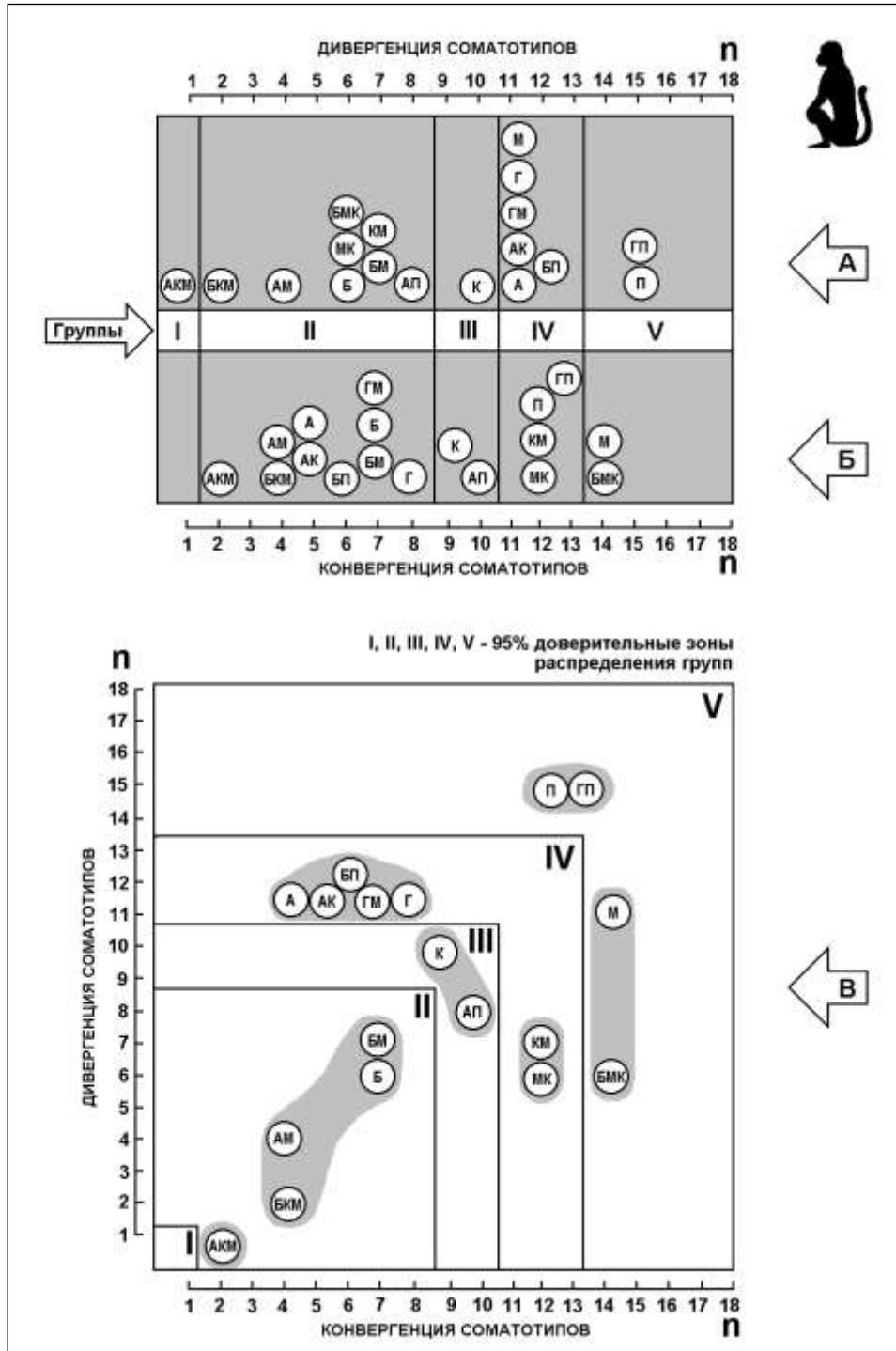


Рис. 6.8. Динамическая характеристика соматотипов у самцов макак резусов в постнатальном онтогенезе.

I, II, III, IV, V - 95% доверительные зоны распределения групп по показателю дивергенции (А), конвергенции (Б) и по соотношению этих показателей (В);  $n$  – количество соматических типов. Объяснения см. в тексте.

От линейного характера отношений по показателям дивергентности и конвергентности отличаются соматические типы, попадающие в V доверительную зону. При этом группа соматотипов (II, ГП) характеризуется наибольшей дивергентностью и в процессе возрастной трансформации распадается на 15 различных соматотипов. Эта группа характеризуется и достаточно высокой конвергентностью. Такая высокая динамичность этих типов в сопоставлении с наибольшим представительством их в структуре соматотипов практически всех возрастных групп, особенно у взрослых животных, позволяет определить именно эти типы базовыми в конституции самцов макак резусов. Именно в эти типы трансформируется в процессе возрастного формирования соматической конституции наибольшее число других типов и через них, как промежуточные, формируются другие соматические типы.

Мускульный (М) и брюшной мускульно-костный (БМК) типы (зона V) в отличие от типов II и III зон характеризуются преобладанием показателя конвергенции. При этом БМК тип при высоком показателе конвергентности ( $n=14$ ) отличается относительно малой дивергентностью ( $n=6$ ). Такое соотношение, так же как для КМ и МК типов, свидетельствует о свойствах БМК как конечно формируемого типа соматической конституции.

Использованные показатели дивергенции и конвергенции, помимо общей групповой характеристики, позволили проанализировать динамические свойства и отдельных соматотипов. Соответствующие данные представлены в матрицах динамической характеристики раздельно по соматическим типам (рис. 6.9).

На левой матрице представлена характеристика по дивергенции отдельных соматотипов, последовательность которых сверху вниз обозначена с левой стороны матрицы. По горизонтали в виде заполненных квадратов показаны варианты трансформации (дивергенции) последовательно по каждому из 18 соматотипов. В правой вертикальной колонке приведены данные по количеству этих вариантов ( $n$  - общий показатель дивергенции). Черные квадраты обозначают группы соматотипов, которые наиболее часто формируются при дивергенции исходного соматического типа и в сумме соответствуют достоверно превалирующей группе ( $P<0.05$ ) среди всех возрастных вариантов (показатель наиболее вероятностной дивергенции).

Рис. 6.9. Матрицы динамической характеристики соматических типов у обезьян в постнатальном онтогенезе.

Левая часть: по оси ординат шкала дивергируемых соматотипов,  $n$  – число переходов в соответствующие (вверху) формируемые соматотипы. Правая часть: по оси ординат шкала конвергируемых соматотипов, вверху шкала формируемых соматотипов, внизу число типов ( $n$ ) из которых образуется формируемый соматотип.

Заполненные квадраты (затемненные и черные) матриц соответствуют дивергируемым и конвергируемым соматотипам. Черные квадраты соответствуют группам соматотипов, обладающих наиболее вероятностными ( $P<0.05$ ) характеристиками дивергенции и конвергенции.

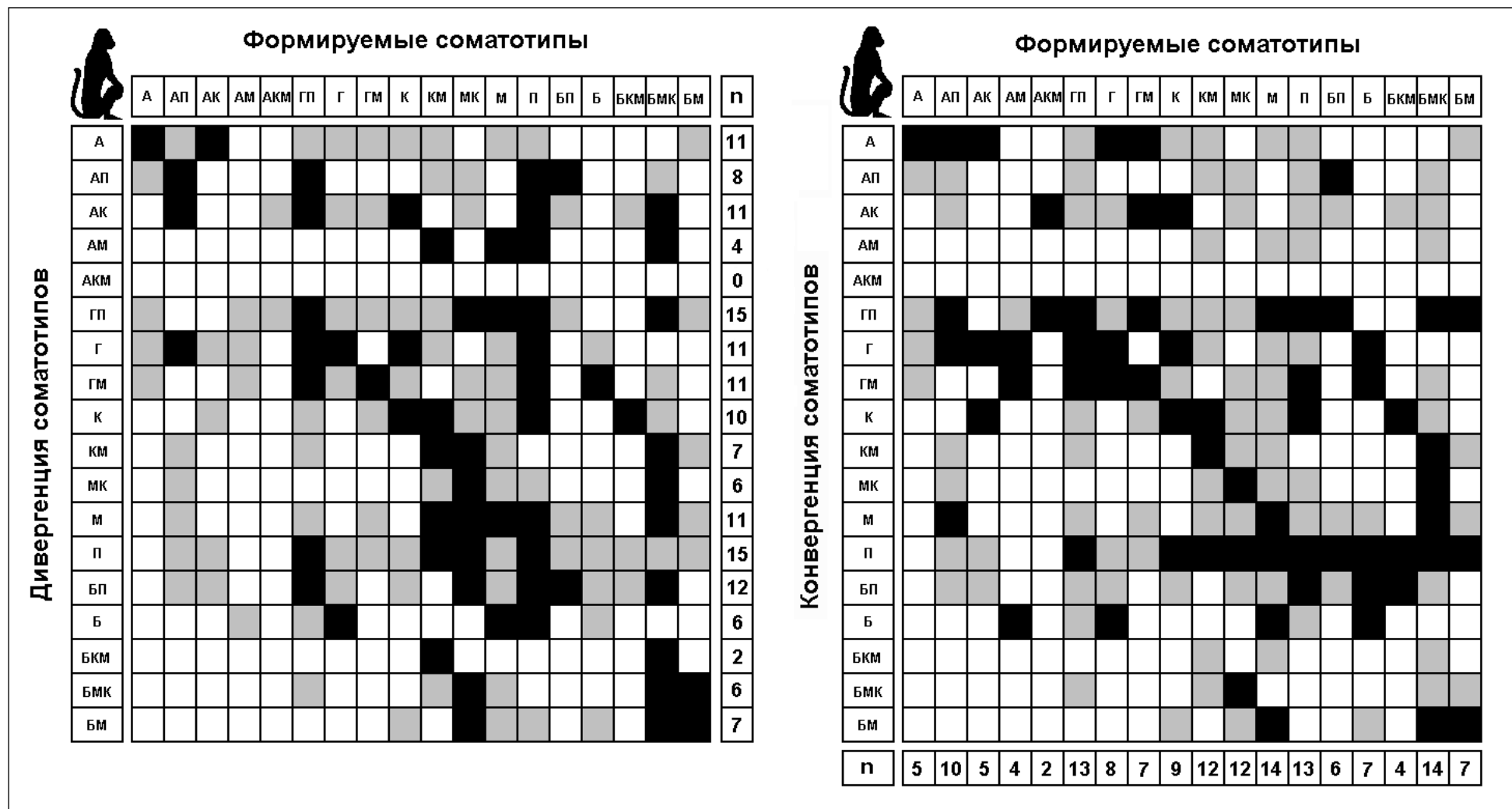


Рис. 69 (описание см. на предыдущей странице)



Как отмечалось выше, при групповой характеристике динамических свойств соматотипов (рис. 6.8), наибольшей консервативностью обладает астенический костно-мышечный тип (АКМ). Соответственно этому на рассматриваемой матрице отсутствуют и варианты дивергенции по этому типу. Наименьшей лабильностью после него обладает брюшной костно-мышечный тип (КМ), дающий только два варианта. Один - с сохранением исходного соотношения по костному и мышечному компоненту, но с потерей жира (переход в костно-мышечный тип - КМ), а второй - с ростовым усилением развития мышечного компонента и переходом в брюшной мускульно-костный тип (БМК).

При кажущейся лабильности астенического типа (А), которая характеризуется 11-ю переходами в другие типы, достоверно вероятными являются только два варианта. Это, в 54% случаев сохранение исходного типа и в 13% случаев переход в астенический костный тип (АК). Малой дивергенции подвержен и мускульно-костный тип (МК), который в 56% сохраняет исходный тип и в 22% случаев с усилением жирового компонента переходит в БМК тип, т.е. фактически сохраняет свою исходную характеристику по соотношению костного и мышечного компонентов.

Малой вариативностью, как по общему показателю дивергенции ( $n=6-7$ ), так и по наиболее вероятностному числу вариантов перехода характеризуется группа соматотипов, включающая в себя костно-мышечный (КМ), брюшной мускульно-костный (БМК) и брюшной мускульный (БМ) типы.

В возрастной динамике КМ тип в 30% случаев сохраняет исходное соотношение между основными компонентами тела. В преобладающей части случаев (52%) он является переходным при ростовом усилении мышечного компонента к МК типу (30%), а при одновременном усилении и жирового компонента к БМК типу (22%). Последнему в большей мере свойственен переход с уменьшением жирового компонента в МК тип (42%), а в 19% случаев сохранение исходного типа. Это свидетельствует о достаточно высокой стабильности БМК типа по исходному соотношению костного и мышечного компонентов тела, которое сохраняется при всех возрастных трансформациях в 61% случаев. Сходной направленностью по основным переходам обладает брюшной мускульный тип (БМ), который сохраняется в 33% случаев, а в 41% переходит с соответствующей динамикой по костному компоненту в МК и БМК типы.

Наибольшей динамической подвижностью по дивергентности обладает группа соматических типов, характеризующихся средним уровнем пропорционального развития костного и мышечного компонентов тела (астенический пропорциональный АП, гипотрофический пропорциональный - ГП, пропорциональный - П, брюшной пропорциональный - БП). Для всех этих типов характерен высокий общий показатель дивергенции (« $n$ », соответственно - 8, 15, 15 и 12) и наибольший показатель вероятностной дивергенции ( $n$ , соответственно - 4, 5, 4 и 5). Характерной для данной группы является горизонтальное движение составляющих ее типов соответственно увеличению или уменьшению жирового компонента - в 70% случаев. В процессе динамической трансформации эти типы, сохраняя исходное соотношение по костному и мышечному компоненту, переходят друг в друга. В оставшейся части (30%) случаев трансформация этих типов связана с ростовым усилением либо костного, либо мышечного компонентов с соответствующим переходом в мускульный (М), КМ и МК типы, а при сопутствующем усилении жирового компонента - в БМК тип.

Явной характеристикой промежуточного типа обладают астенический костный (АК), грацильный (Г) и мускульный (М) типы. Они характеризуются достаточно высокой общей ( $n=11$ ) и вероятностной ( $n=5$ ) дивергентностью. Первые два типа (АК и Г) характеризуются высокой ростовой динамичностью. При этом АК тип при последующих возрастных трансформациях характеризуется ростовым усилением мышечного и жирового компонентов, что отражается в его переходах в АП, ГП, П и К типы. Грацильный тип (Г) характеризуется усилением всех трех компонентов.

В отличие от предыдущих типов описываемой группы переходы М типа в астеническую и гипотрофическую группы соматотипов маловероятны, а основные его трансформации, связанные с усилением костного и жирового компонентов, происходят в пределах групп пропорциональных (53% переходов) и брюшных (18%) соматотипов. Сходными с описанными выше динамическими свойствами обладает грацильный мускульный (ГМ) тип, который в большей части вероятных переходов (56%) трансформируется в пропорциональные соматические типы (ГП и П).

Представления о динамических свойствах отдельных соматотипов в значительной мере расширяет и характеристика их по показателю конвергенции (рис. 6.9, справа). В верхней части матрицы последовательно указаны формируемые соматотипы, а в нижней, соответственно по графам, число соматотипов (n), участвующих в формировании анализируемого типа (общий показатель конвергенции). Заполненные квадраты по вертикали соответствуют всем исходным типам, которые принимают участие в формировании того или иного из анализируемых типов.

Учитывая, что оценка конвергентности в большей мере ориентирована на конечный результат в процессе формирования соматотипа, рассмотрение различающихся по своей динамической характеристике групп типов проведено по соотношению вероятностных показателей (число черных квадратов) дивергенции и конвергенции. По этому соотношению выделяются три основные группы типов. Первая группа (АКМ, МК, П, Б, БКМ, БМК) характеризуются преобладанием показателя конвергентности (от +1 до +3), т.е. по этим типам преобладает количество переходящих в них типов над количеством, на которое они распадаются (над показателем дивергентности). Вторая группа типов (А, АК, АМ, ГП, Г, БП) характеризуется обратным соотношением дивергентности и конвергентности (от -1 до -2), т.е. по этим типам преобладает число переходов в другие типы. И, наконец, третья группа (АП, ГМ, К, КМ, М, БМ) характеризуется равным соотношением исследуемых динамических характеристик.

Рассматривая состав выделенных групп, обращает на себя внимание, что входящие в состав первой группы типы по сравнению с остальными группами в большинстве своем характеризуются средним и выше среднего уровнем развития всех трех компонентов тела. В этом отношении исключение составляет лишь АКМ тип, который, как отмечалось выше, характеризуется наибольшей динамической консервативностью. По-видимому, именно данная группа типов в большей мере обладает конечным характером в реализации ростового процесса и формировании соматической конституции.

В отличие от первой, соматические типы второй группы обладают наибольшей динамичностью в процессе развития. И неслучайно состав этой группы определяется типами, которые характеризуются относительно слабым развитием основных компонентов тела. В значительной мере по своим свойствам эти типы могут быть отнесены к промежуточным этапам физического развития и формирования соматической конституции. Третья группа по своему составу типов и их динамической характеристике занимает среднее положение между рассмотренными первой и второй группами.

На основании проведенного анализа общей структуры соматотипов по всем возрастным периодам, их воспроизводимости в онтогенезе и их динамической характеристики по показателям дивергентности и конвергентности выявляется общая направленность ростового формирования соматотипов обезьян в постнатальном онтогенезе (рис. 6.10). Из представленной схемы достаточно четко видно, что отдельно по жировому компоненту и по соотношению костного с мышечным компонентом общая направленность характеризуется преобладающим стремлением к переходам с усилением развития всех трех компонентов тела. Это видно по восходящей направленности черных стрелок, число которых явно преобладает над обратной направленностью процесса (белые стрелки). Причем, все переходы носят граничный характер, не перескакивая через динамические интервальные зоны.

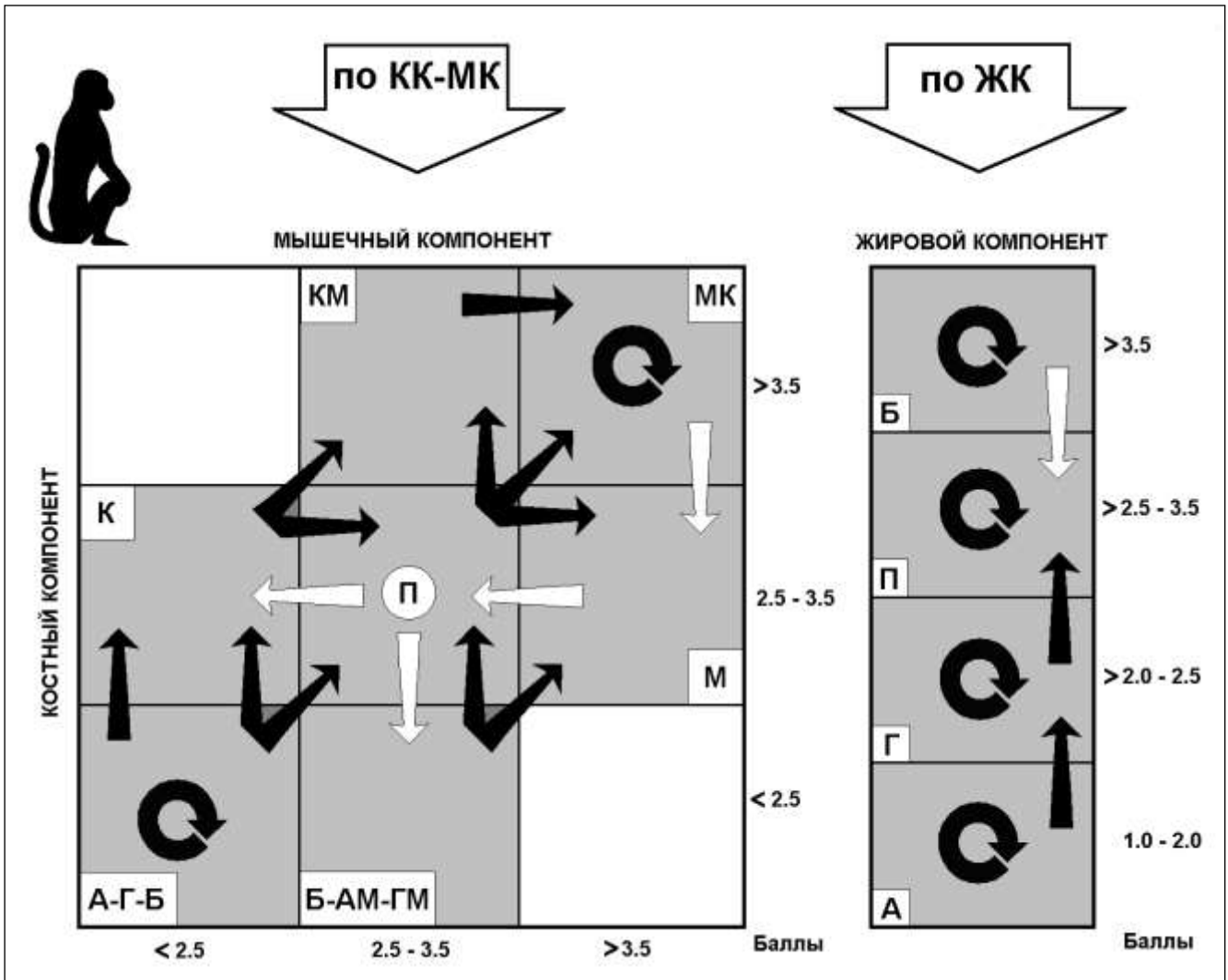


Рис. 6.10. Динамическая направленность ростового формирования соматотипов у обезьян в постнатальном онтогенезе.

Слева - матричное поле распределения соматотипов по соотношению (в баллах) мышечного и костного компонента тела; справа - распределение основных групп соматотипов по величине жирового компонента тела (в баллах). Стрелками обозначена направленность перехода соматотипов.

Другими словами, в описанной направленности прослеживается явно прогрессивный характер ростового процесса, физического развития и формирования соматической конституции. Основным проявлением этого процесса является стремление животного организма к пропорциональному усилению развития всех основных компонентов тела. Во всяком случае, полученные нами данные позволяют констатировать именно такую направленность в развитии самцов макак резусов.

Отмеченная общая направленность хорошо прослеживается и по характеру дивергенции исходных отдельных соматотипов отдельно по основным возрастным периодам. На рис. 6.11 (слева) в последовательности полной шкалы соматических типов показана типологическая структура вариантов, в которые исходные типы переходят (дивергируют) по I, II, III, IV и V возрастным периодам. Черными столбиками выделена основная группа типов, в которую наиболее вероятно ( $P < 0.05$ ) дивергируют исходные формы.

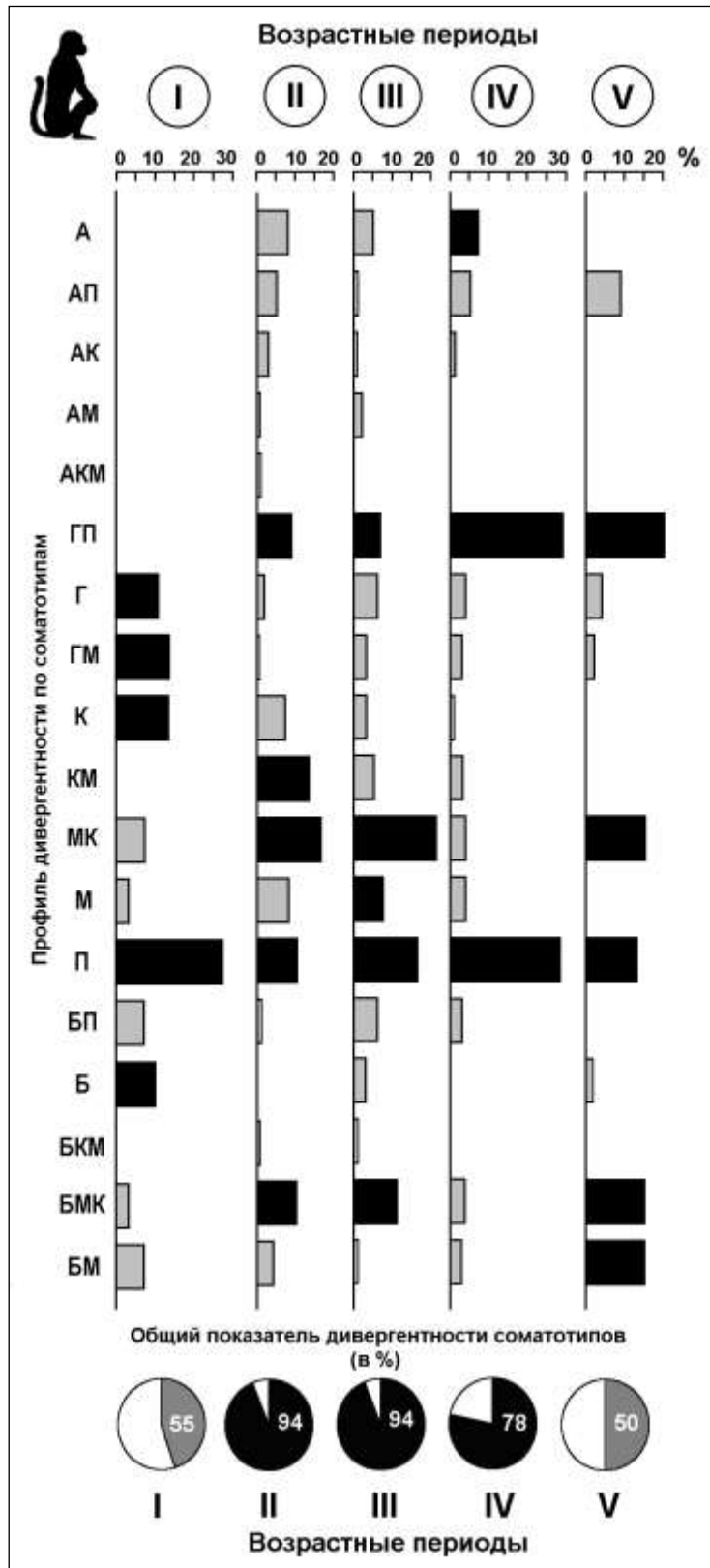


Рис. 6.11. Направленность динамических переходов соматотипов по отдельным возрастным периодам.

Столбиками обозначены соматотипологические варианты переходов, черными столбиками - группы соматотипов, в которые наиболее вероятно ( $P < 0.05$ ) дивергируют исходные формы. Внизу - относительный показатель дивергенции (объяснения в тексте), черным фоном выделены вероятно специфические ( $P < 0.05$ ) доли дивергентности по возрастным выборкам.

Достаточно четко видно, что практически по всем возрастным периодам в эту группу преимущественно представляют пропорциональные по соотношению костного и мышечного компонента типы (ГП, П, МК и БМК). Причем, эта направленность усиливается по периодам в процессе возрастной динамики роста и четко демонстрируется превалирующим представительством именно этих соматических типов в периоде физической зрелости (V) дефинитивной стадии развития.

Помимо описанной типологической направленности по относительному показателю дивергенции (количество дивергентных вариантов к общему числу соматотипов - 18, принятому за 100%), определяются различия между периодами и по общей динамической характеристике формирования возрастной структуры соматических типов конституции (рис. 6.11, внизу). Низкий уровень этого показателя в I возрастном периоде (55%) отражает и относительно малый динамизм формирования соматической конституции. Высоко динамичным этот процесс становится во II и III периодах, чему соответствует повышение общего показателя дивергентности соматотипов до 94%.

С завершением процесса роста в IV периоде типологическая динамичность, хотя и продолжает оставаться достаточно значимой, уменьшается по относительному показателю дивергентности до 78%. С переходом же в дефинитивное состояние физической зрелости (V период) и стабилизацией возрастных соматических трансформаций отмечается резкое сужение дивергентных вариаций (до 50%) и ограничение их наиболее вероятностной группой конечных типологических форм соматической конституции. Это ГП, МК, П, БМК и БМ соматические типы.

Характерной особенностью ростового процесса и формирования соматической конституции является и очень рельефно выраженная возрастная динамика по соотношению конвергентности и дивергентности формируемых соматических типов, которая четко ассоциируется с выделенными периодами предефинитивного роста и дефинитивного развития животного (рис. 6.12). При анализе возрастной динамики сопоставлялись поля рассеивания индивидуальных характеристик соматотипа по показателям (n) дивергенции и конвергенции. Величина поля рассеивания фактически отражает динамическую структуру соматотипов по возрастным периодам.

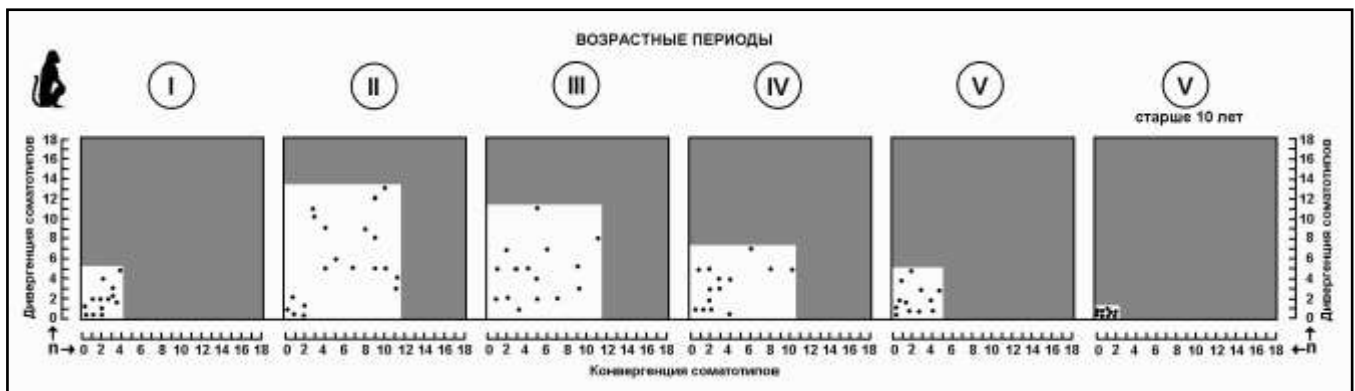


Рис. 6.12. Поля рассеивания при дивергенции и конвергенции соматотипов у обезьян в постнатальном онтогенезе.



Рис. 6.12. Поля рассеивания при дивергенции и конвергенции соматотипов у обезьян в постнатальном онтогенезе.

Выраженное расширение этого поля во II и III периодах по сравнению с периодом детства (I) свидетельствует о нарастании числа "движущихся" лабильных соматотипов, которые характеризуются высокой дивергентностью и конвергентностью. Важно подчеркнуть, что это соответствует именно подростковому и пубертатному периодам, которые характеризуются и высокой динамичностью процессов соматического роста, как по его продолжительности, так и по своеобразной динамике скорости роста организма обезьяны. При этом следует отметить, что по II периоду относительно преобладает дивергентный характер (ордината поля больше абсциссы). В периоде завершения процессов роста (IV) поле рассеивания заметно сужается с относительным преобладанием уже по показателю конвергентности. Однако, остающееся достаточно большое поле рассеивания в этом периоде свидетельствует о выраженной динамичности процесса формирования соматической конституции. Завершению этого процесса в V периоде соответствует резкое уменьшение поля рассеивания.

И при таком анализе хорошо видно, что окончательная стабилизация динамических свойств соматических типов наступает еще позже. У обезьян пятой возрастной группы, но старше 10 лет, отмечается резкое сужение поля рассеивания. Это, несомненно, свидетельствует о том, что в этом возрасте соматическая конституция характеризуется наибольшей стабильностью. Именно в связи с этим обстоятельством развернутая соматометрическая характеристика всех выделенных типов конституции у самцов макаков резусов нами приводится по выборке животных, соответствующей периоду физической зрелости (табл. 6.7 – 6.10)..

Таблица 6.7

Соматометрическая характеристика астенической группы соматотипов у самцов макак резусов дефинитивного возраста

Соматометрические признаки (Сп) X (min – max)	СОМАТИЧЕСКИЕ ТИПЫ	
	А	АП
<b>Рост (мм)</b> <b>Масса тела (кг)</b>	514 (475 – 550) 7.6 (5.9 – 9.4)	537 (510 – 570) 9.8 (7.7 – 11.0)
<b>Корпус (мм):</b> – длина туловища – ширина плеч – ширина бедер – обхват груди передне-задний – обхват груди поперечный – окружность груди	396 (370 – 415) 137 (125 – 150) 123 (120 – 130) 103 (100 – 110) 100 (90 – 105) 378 (360 – 392)	417 (385 – 450) 155 (120 – 170) 136 (120 – 150) 122 (105 – 135) 111 (102 – 120) 415 (392 – 446)
<b>Голова (мм):</b> – окружность головы – высота головы – высота лица – ширина лица	311 (300 – 335) 110 (105 – 115) 84 (75 – 95) 82 (75 – 90)	355 (309 – 390) 121 (110 – 135) 92 (80 – 100) 91 (85 – 95)
<b>Костный компонент (мм):</b> – окружность запястья – обхват запястья  – окружность голеностопного сустава – обхват голеностопного сустава  <b>В баллах</b>	91 (85 – 96) 32 (30 – 33)  96 (90 – 103) 28 (27 – 30)  <b>2.2 ( 2.0 – 2.5)</b>	95 (90 – 100) 34 (32 – 36)  104 (98 – 110) 30 (29 – 33)  <b>2.9 ( 2.5 – 3.5)</b>
<b>Мышечный компонент (мм):</b> – толщина большой грудной мышцы – толщина широчайшей мышцы спины  – окружность плеча – окружность предплечья – толщина бицепса – толщина трицепса – толщина предплечья  – окружность бедра – окружность голени – толщина четырехглавой мышцы бедра – толщина двуглавой мышцы бедра – толщина икроножной мышцы  <b>В баллах</b>	7.7 (7.0 – 9.0) 7.7 (7.0 – 9.0)  158 (140 – 176) 141 (130 – 151) 15 (10 – 18) 13 (10 – 18) 22 (17 – 26)  216 (187 – 237) 144 (117 – 155) 24 ( 19 – 27) 18 (13 – 22) 20 (14 – 23)  <b>2.0 ( 1.5 – 2.3)</b>	9.2 (8.0 – 11.0) 9.0 (8.0 – 11.0)  184 (155 – 205) 161 (145 – 178) 18 (16 – 19) 17 (12 – 24) 24 (18 – 29)  232 (195 – 265) 168 (150 – 189) 27 (24 – 32) 20 (16 – 25) 22 (18 – 27)  <b>2.7 ( 2.4 – 3.8)</b>



Таблица 6.7 (продолжение)

Сп	А	АП
<p><b>Жировой компонент</b> (толщина жировой складки, мм):</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– грудь</li> <li>– живот</li> <li>– спина</li> <li>– плечо</li> <li>– бедро</li> </ul> <p style="text-align: right;"><b>В баллах</b></p>	<p>3.6 (3.0 – 4.4)</p> <p>3.8 (3.0 – 4.0)</p> <p>4.6 (3.5 – 5.0)</p> <p>3.6 (3.0 – 4.0)</p> <p>3.6 (3.0 – 4.0)</p> <p><b>2.0 ( 2.0 – 2.0)</b></p>	<p>3.6 (3.0 – 4.0)</p> <p>3.6 (3.0 – 4.0)</p> <p>4.6 (4.0 – 5.0)</p> <p>3.7 (3.0 – 4.0)</p> <p>3.7 (3.0 – 4.0)</p> <p><b>2.0 ( 2.0 – 2.0)</b></p>
<p><b>Формула зубов</b> (количество постоянных зубов, шт)</p> <p><b>Постоянные зубы</b> (мм):</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– длина верхнего клыка</li> <li>– длина нижнего клыка</li> </ul> <p><b>Семенники</b> (мм):</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– длина</li> <li>– ширина</li> <li>– опущение в мошонку</li> </ul>	<p>32</p> <p>20 (16 – 26)</p> <p>12 (10 – 15)</p> <p>50 (48 – 55)</p> <p>35 (30 – 43)</p> <p>полное</p>	<p>32</p> <p>22 (20 – 25)</p> <p>13 (11 – 18)</p> <p>54 (47 – 60)</p> <p>37 (31 – 43)</p> <p>полное</p>

Таблица 6.8

Соматометрическая характеристика гипотрофической группы соматотипов у самцов макак резусов дефинитивного возраста

Соматометрические признаки (Сп) X (min – max)	СОМАТИЧЕСКИЕ ТИПЫ		
	ГП	Г	ГМ
<b>Рост (мм)</b> <b>Масса тела (кг)</b>	547 (495 – 610) 9.8 (7.9 – 11.7)	496 (470 – 520) 7.2 (5.8 – 8.6)	513 (490 – 530) 8.6 (7.8 – 9.7)
<b>Корпус (мм):</b> – длина туловища – ширина плеч – ширина бедер – обхват груди передне-задний – обхват груди поперечный – окружность груди	419 (375 – 445) 157 (140 – 190) 138 (125 – 150) 118 (105 – 135) 110 (100 – 129) 418 (374 – 465)	381 (360 – 405) 135 (120 – 150) 118 (105 – 135) 104 (90 – 115) 97 (78 – 105) 377 (360 – 395)	385 (345 – 400) 154 (130 – 170) 125 (120 – 130) 116 (100 – 125) 106 (102 – 111) 405 (370 – 430)
<b>Голова (мм):</b> – окружность головы – высота головы – высота лица – ширина лица	332 (312 – 360) 121 (110 – 130) 89 (80 – 100) 87 (75 – 100)	301 (282 – 312) 108 (100 – 115) 83 (80 – 90) 84 (80 – 90)	313 (300 – 325) 113 (100 – 120) 86 (80 – 95) 88 (80 – 95)
<b>Костный компонент (мм):</b> – окружность запястья – обхват запястья  – окружность голеностопного сустава – обхват голеностопного сустава  <b>В баллах</b>	95 (91 – 100) 33.4 (33.0 – 35.0)  100 (95 – 11) 30 (28 – 32)  <b>2.9 ( 2.6 – 3.5)</b>	88 (80 – 90) 32.1 (30.0 – 34.0)  95 (92 – 100) 88 (80 – 90)  <b>2.2 ( 2.0 – 2.4)</b>	89 (87 – 95) 32.4 (31.0 – 35.0)  98 (94 – 100) 28 (26 – 29)  <b>2.2 ( 2.0 – 2.4)</b>
<b>Мышечный компонент (мм):</b> – толщина большой грудной мышцы – толщина широчайшей мышцы спины  – окружность плеча – окружность предплечья – толщина бицепса – толщина трицепса – толщина предплечья  – окружность бедра – окружность голени – толщина четырехглавой мышцы бедра – толщина двуглавой мышцы бедра – толщина икроножной мышцы  <b>В баллах</b>	10.1 (8.0 – 12.0) 9.9 (8.0 – 11.0)  182 (168 – 210) 160 (145 – 180) 19 (14 – 24) 17 (13 – 22) 25 (19 – 28)  247 (225 – 278) 169 (145 – 185) 26 (21 – 32) 22 (16 – 26) 24 (20 – 28)  <b>3.0 ( 2.5 – 3.6)</b>	8.1 (7.0 – 10.0) 8.1 (7.0 – 10.0)  158 (130 – 180) 138 (120 – 150) 15 ( 12 – 20) 14 (12 – 16) 21 (17 – 24)  197 (165 – 235) 139 (122 – 150) 23 (19 – 27) 18 (13 – 21) 20 (16 – 22)  <b>2.0 ( 1.4 – 2.3)</b>	11.0 (10.0 – 13.0) 10.8 (9.0 – 13.0)  184 (172 – 198) 150 (145 – 160) 19 (16 – 24) 19 (16 – 23) 24 (23 – 29)  235 (220 – 265) 167 (151 – 178) 30 (26 – 33) 23 (22 – 26) 24 (2.5 – 3.9)  <b>3.0 ( 2.5 – 3.9)</b>

Таблица 6.8 (продолжение)

<b>Сп</b>	<b>ГП</b>	<b>Г</b>	<b>ГМ</b>
<b>Жировой компонент</b> (толщина жировой складки, мм):			
– грудь	4.8 (3.0 – 8.0)	4.9 (4.0 – 6.0)	7.2 (6.0 – 10.0)
– живот	5.1 (3.0 – 8.0)	5.5 (4.0 – 9.0)	5.8 (4.0 – 8.0)
– спина	5.1 (4.0 – 6.0)	5.5 (5.0 – 7.0)	6.0 (4.0 – 8.0)
– плечо	4.2 (4.0 – 5.5)	4.2 (3.0 – 6.0)	4.8 (4.0 – 6.0)
– бедро	4.6 (4.0 – 5.0)	4.4 (4.0 – 6.0)	4.8 (4.0 – 6.0)
<b>В баллах</b>	<b>2.3 ( 2.1– 2.5)</b>	<b>2.4 ( 2.1– 3.0)</b>	<b>2.6 ( 2.1– 3.1)</b>
<b>Формула зубов</b> (количество постоянных зубов, шт)	32	32	32
<b>Постоянные зубы</b> (мм):			
– длина верхнего клыка	21 (17 – 26)	19 (16 – 22)	20 (16 – 23)
– длина нижнего клыка	13 (11 – 16)	12 (10 – 13)	12 (10 – 14)
<b>Семенники</b> (мм):			
– длина	56 (47 – 63)	53 (49 – 56)	56 (54 – 57)
– ширина	37 (31 – 42)	33 (30 – 36)	36 (35 – 37)
– опущение в мошонку	полное	полное	полное

Примечание. Соматотипы: **ГП** – гипотрофический пропорциональный, **Г** – грацильный, **ГМ** – грацильный мускульный.

Таблица 6.9

Соматическая характеристика пропорциональной группы соматотипов у самцов макаков резусов дефинитивного периода (пропорциональный – П, костный – К, костно-мускульный – КМ, мускульно-костный – МК, мускульный –М)

Соматометрические признаки (Сп) X (min - max)	СОМАТИЧЕСКИЕ ТИПЫ				
	П	К	КМ	МК	М
<b>Рост</b> (мм)	539 (490 – 600)	535 (500 – 570)	553 (530 – 580)	576 (545 – 600)	563 (540 – 590)
<b>Масса тела</b> (кг)	10.3 (7.4 – 12.0)	9.8 (9.3 – 10.3)	11.3 (10.5 – 11.8)	12.8 (12.0 – 14.4)	12.3 (12.0 – 13.0)
<b>Корпус</b> (мм):					
– длина туловища	417 (400 – 460)	450 (440 – 460)	444 (430 – 470)	422 (400 – 435)	446 (410 – 460)
– ширина плеч	151 (115 – 170)	160 (150 – 170)	170 (160 – 180)	167 (140 – 185)	172 (160 – 185)
– ширина бедер	142 (120 – 160)	145 (135 – 155)	144 (135 – 150)	150 (135 – 170)	149 (145 – 150)
– обхват груди передне-задний	121 (105 – 150)	123 (115 – 130)	130 (125 – 135)	143 (130 – 150)	131 (120 – 140)
– обхват груди поперечный	112 (100 – 127)	111 (110 – 112)	129 (110 – 130)	128 (110 – 145)	118 (110 – 130)
– окружность груди	429 (380 – 486)	435 (425 – 445)	454 (440 – 460)	478 (460 – 500)	466 (440 – 485)
<b>Голова</b> (мм):					
– окружность головы	335 (300 – 360)	332 (324 – 340)	346 (335 – 350)	366 (312 – 405)	344 (327 – 350)
– высота головы	117 (100 – 125)	112 (115 – 130)	126 (125 – 130)	125 (110 – 135)	123 (120 – 130)
– высота лица	89 (80 – 95)	95 (90 – 100)	95 (90 – 100)	89 (85 – 95)	93 (90 – 95)
– ширина лица	89 (90 – 95)	92 (90 – 95)	95 (90 – 100)	97 (95 – 100)	92 (90 – 95)
<b>Костный компонент</b> (мм):					
– окружность запястья	96 (85 – 110)	100 (95 – 105)	103 (102 – 107)	104 (100 – 106)	99 (95 – 105)
– обхват запястья	34 (30 – 37)	34 (34 – 34)	37 (36 – 38)	37 (36 – 38)	34 (32 – 36)
– окружность голеностопного сустава	106 (96 – 118)	99 (98 – 100)	112 (110 – 115)	117 (111 – 125)	110 (110 – 110)
– обхват голеностопного сустава	31 (27 – 34)	30 (30 – 30)	32 (39 – 33)	33 (32 – 35)	32 (30 – 31)
<b>В баллах</b>	<b>3.0</b>	<b>3.0</b>	<b>3.8</b>	<b>3.9</b>	<b>3.3</b>

Таблица 6.9 (продолжение)

Соматометрические признаки (Сп)	П	К	КМ	МК	М
<b>Мышечный компонент</b> (мм):					
– толщина большой грудной мышцы	10.0 (8.0 – 12.0)	9.0 (8.0 – 10.0)	9.8 (8.0 – 11.0)	10.9 (10.0 – 12.0)	11.0 (10.0 – 13.0)
– толщина широчайшей мышцы спины	10.0 (7.5 – 12.0)	9.0 (8.0 – 10.0)	9.8 (8.0 – 11.0)	11.0 (10.0 – 12.0)	11.0 (9.0 – 10.0)
– окружность плеча	182 (160 – 210)	178 (165 – 190)	194 (180 – 203)	212 (205 – 220)	209 (205 – 218)
– окружность предплечья	163 (145 – 190)	165 (150 – 180)	171 (161 – 180)	185 (180 – 190)	176 (170 – 180)
– толщина бицепса	18 (15 – 25)	16 (14 – 18)	18 (16 – 21)	22 (20 – 25)	23 (20 – 25)
– толщина трицепса	18 (14 – 23)	16 (15 – 17)	18 (15 – 21)	22 (19 – 25)	21 (17 – 23)
– толщина мышц предплечья	25 (23 – 36)	24 (23 – 25)	26 (22 – 32)	30 (27 – 31)	28 (26 – 32)
– окружность бедра	245 (210 – 280)	218 (215 – 220)	256 (240 – 278)	285 (270 – 310)	265 (255 – 270)
– окружность голени	170 (140 – 187)	158 (155 – 160)	178 (175 – 182)	195 (187 – 195)	187 (180 – 190)
– толщина четырехглавой мышцы бедра	29 (24 – 35)	25 (22 – 27)	30 (25 – 33)	30 (27 – 31)	32 (29 – 35)
– толщина двуглавой мышцы бедра	21 (18 – 26)	20 (19 – 20)	20 (18 – 23)	24 (21 – 26)	24 (21 – 31)
– толщина икроножной мышцы	25 (19 – 38)	21 (20 – 22)	24 (20 – 27)	26 (25 – 30)	28 (27 – 31)
<b>В баллах</b>	<b>3.2</b>	<b>2.4</b>	<b>3.2</b>	<b>3.8</b>	<b>3.7</b>
<b>Жировой компонент</b> (толщина жировой складки, мм):					
– грудь	7.2 (4 – 12)	8.5 (8 – 9)	5.3 (4 – 7)	7.0 (5 – 10)	8.2 (8 – 9)
– живот	8.3 (5 – 16)	10.5 (9 – 12)	6.5 (4 – 8)	9.2 (7 – 12)	9.0 (8 – 10)
– спина	6.8 (8 – 14)	6.5 (6 – 7)	6.0 (5 – 7)	7.6 (7 – 8)	7.8 (7 – 10)
– плечо	5.3 (4 – 7)	5.5 (5 – 6)	5.8 (5 – 7)	5.6 (5 – 6)	5.8 (5 – 6)
– бедро	5.5 (4 – 6)	6 (6 – 6)	5.0 (4 – 6)	6.1 (5.5 – 8)	5.6 (5 – 6)
<b>В баллах</b>	<b>2.9</b>	<b>3.2</b>	<b>2.8</b>	<b>3.2</b>	<b>3.2</b>
<b>Формула зубов</b> (количество постоянных зубов, шт)	32	32	32	32	32
<b>Постоянные зубы</b> (мм):					
– длина верхнего клыка	21 (14 – 26)	23 (22 – 23)	23 (22 – 26)	25 (24 – 27)	22 (19 – 24)
– длина нижнего клыка	13 (10 – 16)	15 (14 – 16)	15 (13 – 17)	12 (11 – 14)	14 (14 – 16)
<b>Семенники</b> (мм):					
– длина	56 (50 – 61)	59 (58 – 60)	59 (54 – 66)	58 (56 – 60)	59 (56 – 65)
– ширина	36 (32 – 41)	36 (36 – 36)	39 (36 – 41)	39 (37 – 40)	38 (34 – 42)
– опущение в мошонку	полное	полное	полное	полное	полное

Таблица 6.10

Соматическая характеристика брюшной группы соматотипов у самцов макаков резусов дефинитивного периода (брюшной пропорциональный – БП, брюшной – Б, брюшной мускульно-костный – БМК, брюшной мускульный – БМ, брюшной костно-мускульный – БКМ)

Соматометрические признаки (Сп) X (min - max)	СОМАТИЧЕСКИЕ ТИПЫ				
	БП	Б	БМК	БМ	БКМ
<b>Рост</b> (мм)	513 (480 – 530)	481 (440 – 500)	571 (540 – 620)	553 (515 – 630)	577 (550 – 605)
<b>Масса тела</b> (кг)	11.0 (9.7 – 13.0)	9.0 (8.1 – 10.2)	16.1 (13.5 – 17.5)	12.9 (10.3 – 14.0)	12.1 (10.9 – 13.3)
<b>Корпус</b> (мм):					
– длина туловища	413 (390 – 450)	393 (390 – 400)	438 (420 – 455)	423 (340 – 460)	463 (455 – 463)
– ширина плеч	160 (150 – 170)	144 (130 – 166)	168 (135 – 200)	156 (140 – 170)	158 (155 – 160)
– ширина бедер	140 (135 – 145)	135 (125 – 145)	166 (150 – 175)	152 (135 – 170)	153 (140 – 152)
– обхват груди передне-задний	135 (130 – 140)	124 (115 – 135)	149 (135 – 170)	135 (125 – 150)	143 (135 – 150)
– обхват груди поперечный	122 (115 – 132)	124 (115 – 145)	139 (123 – 170)	122 (107 – 132)	133 (125 – 140)
– окружность груди	478 (450 – 495)	441 (415 – 485)	521 (490 – 575)	486 (462 – 530)	475 (460 – 490)
<b>Голова</b> (мм):					
– окружность головы	332 (320 – 350)	309 (292 – 320)	355 (320 – 370)	344 (330 – 370)	350 (345 – 355)
– высота головы	120 (110 – 135)	106 (100 – 110)	122 (105 – 130)	119 (110 – 125)	128 (125 – 130)
– высота лица	90 (85 – 95)	86 (80 – 95)	94 (90 – 100)	91 (80 – 95)	93 (90 – 95)
– ширина лица	95 (90 – 100)	90 (80 – 95)	95 (90 – 100)	90 (80 – 95)	93 (90 – 95)
<b>Костный компонент</b> (мм):					
– окружность запястья	96 (90 – 100)	89 (88 – 90)	105 (100 – 112)	97 (86 – 105)	104 (102 – 105)
– обхват запястья	32 (31 – 35)	32 (28 – 34)	37 (32 – 40)	34 (31 – 35)	37 (36 – 37)
– окружность голеностопного сустава	137 (107 – 190)	100 (95 – 108)	119 (113 – 126)	110 (100 – 120)	115 (110 – 120)
– обхват голеностопного сустава	30 (30 – 30)	28 (26 – 29)	33 (31 – 35)	30 (27 – 32)	32 (31 – 33)
<b>В баллах</b>	<b>3.2</b>	<b>2.2</b>	<b>3.9</b>	<b>3.1</b>	<b>3.8</b>

Таблица 6.10 (продолжение)

Соматометрические признаки (Сп)	БП	Б	БМК	БМ	БКМ
<b>Мышечный компонент</b> (мм):					
– толщина большой грудной мышцы	10.7 (10.0 – 12.0)	11.8 ( 9.0 – 13.0)	12.8 (10.0 – 15.0)	13.7 (11.0 – 15.5)	10.0 (10.0 – 10.0)
– толщина широчайшей мышцы спины	10.7 (10.0 – 12.0)	12.0 (10.0 – 13.0)	12.5 ( 9.0 – 15.0)	12.8 (10.0 – 14.5)	10.0 ( 9.5 – 10.0)
– окружность плеча	189 (186 – 192)	170 (160 – 185)	216 (200 – 242)	214 ( 197 – 235)	190 (165 – 215)
– окружность предплечья	159 (150 – 172)	144 (140 – 150)	184 (170 – 200)	179 (160 – 185)	172 (160 – 184)
– толщина бицепса	21 (18 – 24)	17 (16 – 20)	22 (20 – 25)	23 (19 – 27)	18 (17 19)
– толщина трицепса	18 (17 – 19)	15 (12 – 17)	20 (18 – 24)	22 (17 – 25)	18 (17 – 19)
– толщина мышц предплечья	26 (23 – 28)	22 (21 – 23)	28 (24 – 33)	28 (25 – 32)	25 (23 – 27)
– окружность бедра	234 (218 – 253)	227 (217 – 240)	274 (250 – 325)	286 (245 – 318)	255 (230 – 280)
– окружность голени	174 (161 – 182)	154 (145 – 175)	194 (180 – 207)	189 (170 – 205)	173 (157 – 190)
– толщина четырехглавой мышцы бедра	27 (22 – 31)	28 (25 – 31)	34 (28 – 37)	33 (29 – 39)	27 (27 – 28)
– толщина двуглавой мышцы бедра	23 (20 – 26)	22 (19 – 23)	25 (21 – 30)	25 (19 – 28)	21 (20 – 21)
– толщина икроножной мышцы	23 (22 – 24)	23 (21 – 28)	27 (24 – 31)	27 (21 – 31)	22 (21 – 24)
<b>В баллах</b>	<b>3.1</b>	<b>2.7</b>	<b>4.0</b>	<b>4.0</b>	<b>3.1</b>
<b>Жировой компонент</b> (толщина жировой складки, мм):					
– грудь	15 (9 – 20)	14 (9 – 18)	14 (5 – 25)	15 (10 – 25)	10 (5 – 15)
– живот	14 (10 – 18)	16 (14 – 19)	19 (7 – 36)	19 (13 – 27)	9 (7 – 11)
– спина	11 (8 – 14)	10 (7 – 16)	12 (8 – 14)	11 (8 – 14)	9 (9 – 9)
– плечо	6 (6 – 6)	9 (6 – 16)	7 (6 – 10)	7 (6 – 8)	6 (5 – 6)
– бедро	7 (6 – 8)	8 (6 – 11)	8 (8 – 12)	7 (7 – 9)	8 (7 – 8)
<b>В баллах</b>	<b>3.9</b>	<b>4.0</b>	<b>4.3</b>	<b>4.2</b>	<b>3.5</b>
<b>Формула зубов</b> (количество постоянных зубов, шт)	32	32	32	32	32
<b>Постоянные зубы</b> (мм):					
– длина верхнего клыка	19 (15 – 23)	17 (14 – 20)	24 (21 – 27)	26 (22 – 32)	26 (26 – 26)
– длина нижнего клыка	14 (11 – 17)	11 (10 – 11)	13 (12 – 15)	13 (9 – 14)	15 (13 – 17)
<b>Семенники</b> (мм):					
– длина	61 (58 – 63)	54 (51 – 56)	58 (46 – 64)	56 (47 – 62)	61 (56 – 65)
– ширина	36 (35 – 37)	37 (36 – 38)	38 (36 – 41)	37 (32 – 42)	38 (37 – 39)
– опущение в мошонку	полное	полное	полное	полное	полное

#### 6.4. Соматический профиль физического развития у обезьян

При соматотипологической диагностике обезьян по использованной методике выпадает ряд соматических признаков, которые имеют существенное значение для биологической характеристики как отдельных систем (дентальной, репродуктивной) или частей тела (размеры черепа и корпуса тела, длинотные размеры верхних и нижних конечностей), так и организма в целом (рост и масса тела). Следует отметить, что в некоторых методиках часть из перечисленных соматических признаков использовалась в качестве дополнительных в диагностике соматотипов [Бунак, 1931; Алексеев, 1966; Акинщикова, 1969; Клиорин, Чтецов, 1979;78, Войтенко, Полюков, 1986]. Однако и в этих случаях использование их носило больше вспомогательный характер.

В то же время, как показали проведенные нами исследования возрастной динамики соматического роста у обезьян, эти признаки, во-первых, очень тесно сцеплены с возрастом и, во-вторых, некоторые из них характеризуются весьма отличающейся возрастной динамикой (дентальная и репродуктивная системы). И то, и другое свидетельствует о несомненной информативности перечисленных выше признаков в оценке физического развития и соматической конституции организма.

Возможность комплексной оценки физического развития у обезьян была реализована на основе принципа и подходов, использованных при соматотипировании. Для этого была разработана диагностическая таблица перевода измерительных признаков в баллы по всему перечню соматометрических характеристик у самцов макаков резусов (табл. 6.11). В основу таблицы легли данные по выборке физически зрелых животных, соответствующих V возрастному периоду дефинитивной стадии развития. После перевода соматометрических признаков в баллы индивидуальная характеристика по каждой обезьяне проводилась отдельно (средняя в баллах) по основным десяти группам признаков: рост (1), масса тела (2), корпус (3), голова (4), костный компонент (5), мышечный компонент (6), жировой компонент (7), формула зубов (8), длина клыков (9) и семенники (10). Сумма средних значений по группам и принималась в качестве комплексной количественной характеристики соматического профиля физического развития (СПФР).

Данные по дефинитивной величине СПФР у обезьян по всем возрастным классам V периода приведены в таблице 6.12. По сути, они отражают дефинитивную размерность общего уровня развития животных после завершения процессов роста. Следует отметить достаточно выраженные различия по СПФР у физически зрелых животных разных возрастных классов. Так, достоверные различия ( $P < 0.005$ ) определяются между граничной по периоду величиной СПФР у обезьян 29-го возрастного класса ( $30.5 \pm 0.35$  балла) и максимальной величиной профиля у обезьян 35-го возрастного класса ( $35.6 \pm 1.6$  балла). За исключением граничных значений СПФР, между другими возрастными классами данного периода достоверных различий не определяется, и средние величины СПФР, включая величину доверительного интервала, по всем возрастным классам V периода распределяются в 95% вероятностной зоне средней величины профиля по всей выборке обезьян этого периода.

Отмеченные различия по величине СПФР у обезьян дефинитивной стадии развития, вероятнее всего, отражают неоднородность соматотипологической структуры по анализируемой выборке. Об этом свидетельствуют достаточно выраженные отличия величины СПФР у обезьян с разным типом соматической конституции (табл. 6.13). Как и следовало ожидать, наименьшие величины СПФР соответствуют соматическим типам, которые характеризуются слабым развитием костного компонента тела: астенический ( $25.6 \pm 0.5$  балла), грацильный ( $25.0 \pm 0.5$  балла), грацильный мускульный ( $28.7 \pm 0.8$  балла) и брюшной ( $29.1 \pm 1.2$  балла). Наряду с этим, наибольшие величины СПФР соответствуют типам с сильным развитием костного и мышечного компонентов: костно-мускульный ( $37.3 \pm 0.4$  балла), мускульно-костный ( $38.7 \pm 0.3$  балла), брюшной костно-мускульный ( $39.0 \pm 1.3$  балла) и брюшной мускульно-костный тип ( $40.8 \pm 0.4$  балла).



Таблица 6.11

Диагностическая таблица перевода измерительных признаков в баллы для оценки соматометрического профиля физического развития (СПФР) у обезьян дефинитивного возраста (старше 84 месяцев)

Соматометрические признаки	БАЛЛЫ									
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6	
<b>Рост (мм)</b>	<439	439	473	517	532 – 547	561	606	639	>639	
<b>Масса тела (кг)</b>	<3.3	3.3	5.6	8.8	9.8 – 10.9	12.0	15.2	17.6	>17.6	
<b>Корпус (мм):</b>										
– длина туловища	<338	338	364	399	411 – 423	435	470	496	>496	
– ширина плеч	< 99	99	118	143	152 – 160	169	194	213	>213	
– ширина бедер	< 93	93	109	130	126 – 146	152	173	189	>189	
– обхват груди передне-задний	< 80	80	95	115	122 – 128	135	155	170	>170	
– обхват груди поперечный	< 64	64	81	104	111 – 119	126	149	166	>166	
– окружность груди	<302	302	346	406	426 – 446	466	525	570	>570	
<b>Голова (мм):</b>										
– окружность	<271	271	294	325	335 – 345	355	386	409	>409	
– высота головы	< 98	98	105	114	117 – 121	124	133	140	>140	
– высота лица	< 78	78	82	87	89 – 91	93	98	102	>102	
– ширина лица	< 76	76	81	88	90 – 92	94	101	106	>106	
<b>Костный компонент (мм):</b>										
– окружность запястья	<74	74	81	91	94 – 97	101	111	118	>118	
– обхват запястья	<22.0	22.0	26.1	31.6	33.5 – 35.1	37.1	42.6	46.7	>46.7	
– окружность голеностопного сустава	<74	74	85	99	104 – 108	113	127	138	>138	
– обхват голеностопного сустава	<24.4	24.4	26.3	28.9	29.8 – 30.6	31.5	34.1	36.0	>36.0	
<b>Мышечный компонент (мм):</b>										
– толщина большой грудной мышцы	<4.4	4.4	6.3	9.0	9.9 – 10.7	11.6	14.2	16.2	16.2	
– толщина широчайшей мышцы спины	<4.4	4.4	6.3	8.9	9.8 – 10.6	11.5	14.0	16.0	>13.3	
– окружность плеча	<122	122	144	172	182 – 192	201	230	252	>252	
– окружность предплечья	<114	114	130	151	158 – 166	173	194	211	>211	
– толщина бицепса	<8.9	8.9	12.3	16.7	18.2 – 19.6	21.1	25.5	28.8	>28.8	
– толщина трицепса	<7.7	7.7	11.0	15.4	16.8 – 18.3	19.8	24.2	27.5	>27.5	
– толщина мышц предплечья	<14.8	14.8	18.2	22.8	24.3 – 25.8	27.3	31.8	35.3	>35.3	
– окружность бедра	<156	156	186	225	238 – 251	265	304	333	>333	
– окружность голени	<111	111	130	156	165 – 173	182	208	227	>227	
– толщина 4-главой мышцы бедра	<16.1	16.1	20.1	25.5	27.3 – 29.1	30.9	36.3	40.4	>40.4	
– толщина 2-главой мышцы бедра	-	-	4.0	16.1	20.2 – 24.3	28.4	40.6	49.7	>49.7	
– толщина икроножной мышцы	<13.4	13.4	16.7	21.2	22.7 – 24.2	25.7	30.2	33.5	>33.5	

Таблица 14 (продолжение)

Соматометрические признаки	БАЛЛЫ								
	0	1	2	2,5	3	3,5	4	5	6
<b>Жировой компонент</b> (толщина жировой складки, мм):									
– грудь	-	-	-	4.2	6.6 – 8.8	11.2	18.1	23.3	>23.3
– живот	-	-	-	5.0	7.5 – 10.1	12.7	20.4	26.2	>26.2
– спина	-	-	1.8	5.2	6.4 – 7.5	8.7	12.1	14.7	>14.7
– плечо	<1.3	1.3	2.6	4.3	4.9 – 5.4	6.0	7.7	9.0	>9.0
– бедро	<0.4	0.4	2.0	4.3	5.0 – 5.8	6.5	8.8	10.4	>10.4
<b>Формула зубов</b> (шт):									
– молочные зубы	20			<20				0	0
– постоянные зубы		+М	8 Р		12 – 23	24	+К	28	32
<b>Постоянные зубы</b> (мм):									
– длина верхнего клыка	<10	10	14	19	21 – 23	25	30	34	>34
– длина нижнего клыка	<7.0	7.0	9.0	11.7	12.6 – 13.4	14.3	17.0	19.0	>19.0
<b>Семенники</b> (мм):									
– длина	<44.0	44.0	48.0	53.0	55.0 – 57.0	59.0	64.0	68.0	>68.0
– ширина	<30.0	30.0	32.0	35.0	35.6 – 36.4	37.0	40.0	42.0	>42.0
– опущение в мошонку					у наружного кольца пахового канала	между наружным кольцом пахового канала и корнем мошонки		полное опущение в мошонку	

Примечание. По формуле зубов: М – постоянные моляры, Р – постоянные резцы (цифра перед «Р» - количество резцов), К – постоянные клыки, «+» – появление зубов.

Таблица 6.12

Динамика соматического профиля физического развития (СПФР) в онтогенезе у обезьян

<b>Возрастные классы</b>	<b>Календарный возраст (мес)</b>	<b>СПФР (баллы) <math>X \pm Sx</math></b>	<b>Периоды физического развития</b>
1 2 3	0.1 – 3 > 3 – 6 > 6 – 9	1.9 ± 0.3 2.3 ± 0,1 3.8 ± 0.2	<b>I</b>
4 5 6 7 8 9 10 11 12	> 9 – 12 >12 – 15 >15 – 18 >18 – 21 >21 – 24 >24 – 27 >27 – 30 >30 – 33 > 33 – 36	3.7 ± 0.1 4.6 ± 0.3 5.4 ± 0.1 5.6 ± 0.1 6.3 ± 0.2 7.0 ± 0.5 8.5 ± 0.2 8.4 ± 0.1 9.2 ± 0.2	<b>II</b>
13 14 15 16 17 18 19 20	>36 – 39 >39 – 42 >42 – 45 >45 – 48 >48 – 51 >51 – 54 >54 – 57 >57 – 60	10.8 ± 0.6 13.4 ± 0.3 13.1 ± 0.3 14.1 ± 0.3 15.4 ± 0.6 18.0 ± 0.6 23.6 ± 0.8 25.0 ± 0.5	<b>III</b>
21 22 23 24 25 26 27 28	>60 – 63 >63 – 66 >66 – 69 >69 – 72 >72 – 75 >75 – 78 >78 – 81 >81 – 84	25.0 ± 0.8 24.0 ± 0.7 22.3 ± 0.6 23.4 ± 0.5 23.5 ± 0.5 24.0 ± 0.5 25.6 ± 0.6 25.0 ± 0.5	<b>IV</b>
29 30 31 32 33 34 35 36	> 84 – 96 > 96 – 108 >108 – 120 >120 – 132 >132 – 144 >144 – 156 >156 – 168 >168	30.5 ± 0.3 32.5 ± 1.0 33.8 ± 0.6 34.4 ± 0.6 34.7 ± 0.7 35.0 ± 0.6 35.6 ± 1.6 34.0 ± 1.6	<b>V</b>

Таблица 16  
Соматический профиль физического развития (СПФР) по соматотипам у обезьян дефинитивного возраста (V возрастной период)

<b>СОМАТОТИПЫ (по группам)</b>	<b>СПФР (баллы) <math>X \pm Sx</math></b>	<b><math>P_t</math></b>
<b>Астенические:</b> Астенический (А) Астенический пропорциональный (АП) Астенический костный (АК) Астенический мускульный (АМ) Астенический костно-мускульный (АКМ)	25.6 ± 0.5 31.2 ± 0.6 — — —	1-2, 1-6, 1-8, 1-9...18 2-7, 2-8, 2-11...14, 2-16...18
<b>Гипотрофические:</b> Гипотрофический пропорциональный (ГП) Грацильный (Г) Грацильный мускульный (ГМ)	32.3 ± 0.4 25.0 ± 0.5 28.7 ± 0.8	6-7, 6-8, 6-11...14, 6-16...18 7-8...18 8-9, 8-11...14, 8-16...18
<b>Пропорциональные:</b> Пропорциональный (П) Костный (К) Костно-мускульный (КМ) Мускульно-костный (МК) Мускульный (М)	32.6 ± 0.4 30.6 ± 1.0 37.3 ± 0.4 38.7 ± 0.3 37.5 ± 0.3	9-11...14, 9-16...18 10-11...14, 10-16...18 11-12, 11-14...16 12-13...16 13-14...16
<b>Брюшные:</b> Брюшной пропорциональный (БП) Брюшной (Б) Брюшной мускульно-костный (БМК) Брюшной мускульный (БМ) Брюшной костно-мускульный (БКМ)	34.7 ± 0.9 29.1 ± 1.2 40.8 ± 0.4 37.7 ± 0.5 39.0 ± 1.3	14-15...18 15-16...18 16-17

Примечание. В колонке « $P_t$ » приведены лишь пары достоверно различающихся по СПФР соматотипов. Граничный уровень достоверности отличий принят при  $P_t < 0.05$ .

Полученные данные свидетельствуют, что оценка по показателю СПФР дополнительно усиливает характеристику соматических типов. При этом важно подчеркнуть достаточно четко выраженное и определенное соматотипологическое соответствие СПФР. Это свидетельствует об информативности данного интегративного показателя не только в отношении отражения общего уровня физического развития, но и характера конституциональных взаимоотношений между основными компонентами тела. Таким образом, СПФР по сравнению с отдельными соматическими признаками, их группами и соматотипом является наиболее "сильной" характеристикой физического развития организма как целого. В этой связи несомненный интерес представляет анализ возрастной динамики развития обезьян по данному показателю.

Для проведения такого анализа последовательная характеристика всех возрастных групп по периодам предефинитивной стадии развития проводилась относительно СПФР обезьян V

периода. Соответствующие данные приведены в табл. 16. Такой подход фактически позволил проанализировать кривую соматического роста организма как целого (рис. 6.13).

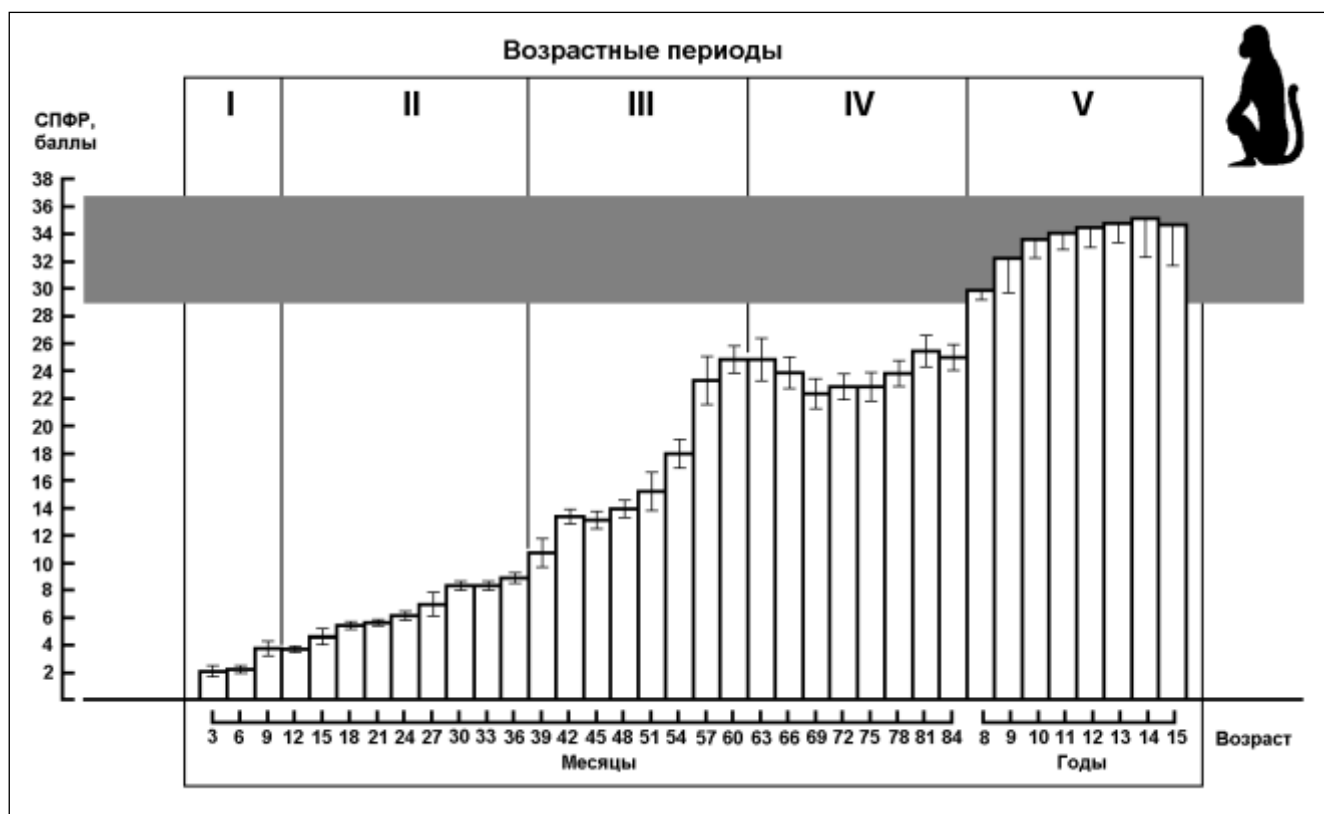


Рис. 6.13. Динамика соматического профиля физического развития (СПФР) самцов макак резусов в постнатальном онтогенезе.

По оси абсцисс - возрастные группы; по оси ординат - величина СПФР в баллах. Затемненное поле соответствует 95% доверительной зоне дефинитивной величины СПФР.

Несмотря на аналогичную кривым роста по основной группе соматических признаков (см. в Очерке 5 – рис. 5.23) направленность (прогрессивный подъем), кривая роста по СПФР характеризуется существенными отличиями. Первая часть кривой, соответствующая периоду детства (I) и подростковому периоду (II), практически аналогична ростовым кривым большинства соматических признаков, особенно по массе тела и семенникам. Учитывая отмеченные выше различия кривых роста по разным соматическим признакам, каждый из которых отдельно характеризует развитие соответствующей части или системы организма, и сопоставляя эти кривые между собой, можно отметить, что данная часть кривой роста по СПФР как бы интегрирует все эти особенности в практически линейный характер возрастных изменений показателя соматического профиля организма.

Вторая часть кривой роста по СПФР, соответствующая пубертатному периоду (III), характеризуется значительно более четким и выраженным по крутизне подъемом от начала к концу периода по сравнению с большинством соматических признаков. Важно подчеркнуть, что такой характер изменений определяется лишь по кривым смены постоянных зубов, роста клыков и семенников. Причем, точно также как и по этим признакам, 50%-уровень дефинитивного размера по СПФР достигается к середине III периода. Описанные особенности являются еще одним свидетельством интегрального характера оценки ростового процесса по СПФР. Следует отметить и высокую информативность данного показателя в выявлении отличительной особенности пубертатного периода - скачка роста и соответствующую идентификацию возрастных границ периода ускоренного роста.

Эта информативность усиливается характером кривой роста по СПФР в периоде завершения роста (IV). Особенности последней позволяют выделить ее как третью своеобразную часть всей кривой роста по соматическому профилю. Если по всем кривым роста (см. рис. 5.23) отмечается как бы "доводка" ростового процесса и соответствующая часть этих кривых постепенно, но неуклонно поднимается до дефинитивного уровня, то по СПФР отмечается четкое плато на этом участке кривой. Вероятнее всего эта особенность отражает асинхронный характер развития отдельных соматических составляющих организма, а также начинающийся процесс стабилизации соматотипов. Во всяком случае, особый характер кривой роста СПФР в IV периоде усиливает основания для выделения данного периода как качественно особого этапа ростового процесса.

Дополнительным подтверждением тому является и характер перехода кривой роста по СПФР к V периоду - периоду физической зрелости и окончательного формирования соматической конституции у самцов макак резусов в дефинитивной стадии развития. Особо следует подчеркнуть, что ни по одному из исследованных соматических признаков не определяется столь четкого перехода из IV в V период. Лишь две характеристики приближаются к этому - показатель воспроизводимости цельного соматотипа (см. рис. 6.7 и 6.8), а также соотношение дивергентности и конвергентности соматотипов (см. рис.6.12). Важно подчеркнуть, что эти обе характеристики отражают динамические свойства складывающихся взаимоотношений между основными компонентами тела, т.е. являются динамической характеристикой его соматической конституции. Это свидетельствует о том, что характер перехода по СПФР от IV к V периоду и его характеристики у физически зрелых обезьян, как отмечалось выше, обусловлены, прежде всего, становлением и стабилизацией соматического типа конституции.

Проведенный анализ и приведенные данные свидетельствуют о том, что возрастную динамику складывающихся взаимоотношений между соматическими составляющими развивающегося организма и характеристику соматической конституции зрелого организма наиболее полно описывает соматотипологический метод количественной оценки соотношения по степени развития основных компонентов тела (кости, мышцы, жир). Выраженные возрастные изменения общей структуры соматотипов и их динамических свойств (дивергентности и конвергентности) четко ассоциируются с характерной периодикой физического развития и отражают качественные различия ростового процесса по выделенным периодам.

Следует иметь в виду, что из всех соматических характеристик наиболее поздно в постнатальном онтогенезе у самцов макак резусов формируется именно дефинитивный вариант соматической конституции. При этом основной направленностью в становлении соматической конституции у низших обезьян (самцов макак резусов) является формирование пропорциональных соотношений между основными компонентами тела, особенно между мышечным и костным. Типичными дефинитивными вариантами конституции у зрелых обезьян являются пропорциональные (со средним и ниже среднего уровнем развития жирового компонента), мускульно-костный и брюшной мускульно-костный, а также брюшной мускульный соматотипы.

Соматический профиль физического развития (СПФР), который представляет собой суммарную оценку (в баллах) количественной степени развития основных частей тела и систем организма, является «сильной» интегральной биологической характеристикой, адекватно отражающей общий уровень физического развития. Полная же биологическая характеристика соматического развития целостного организма должна включать оценку уровня развития отдельных соматических признаков частей тела и систем организма с идентификацией биологического возраста, суммарную оценку общего уровня физического развития асинхронно развивающихся систем по СПФР и типологическую характеристику соматической конституции.

## ОЧЕРК 7

### Рост и физическое развитие обезьян в экспериментальных условиях позного усиления (ортоградная бипедия) и ослабления (проноградная квадрипедия) влияния земной гравитации

Сила тяжести наиболее общая сила природы... все в растительном или животном царстве каким-либо образом связано с понятием брюшной или спинной стороны правого или левого бока и т.д., несет на себе печать силы тяжести, отражающейся на строении организма... особенности строения растений и животных могут быть доказаны влиянием силы тяжести.

*О.Гертвиг. Клетка и ткани. Основы общей патологии и физиологии. СПб, 1900.*

Полученные данные по полной характеристике соматического роста и физического развития (см. Очерк 5), динамической характеристике соматических типов конституции (см. Очерк 6) и установление основных биологических закономерностей физического развития у обезьян (самцов макаков резусов) в постнатальном онтогенезе явились необходимой нормативной базой для реализации основной задачи проведенного исследования – изучения формообразующего влияния гравитации на животный организм и значение формы позного опосредования влияния земной силы тяжести на рост и физическое развитие обезьян.

#### **7.1. Общая характеристика постановки исследования, экспериментальных моделей и методов анализа полученных данных.**

Основным подходом в проведенном исследовании явилась сравнительная характеристика возрастной динамики соматического роста, физического развития и соматической конституции по трем основным условиям позной формы опосредования влияния силы тяжести на развитие обезьян.

Первые условия характерны для естественной жизни животных во всем их видовом многообразии позной и локомоторной активности (контрольная группа). По сути дела эти условия обеспечиваются при вольерном и клеточном содержании обезьян в питомнике. Нормативная биологическая характеристика особенностей роста и физического развития в этих условиях была представлена выше.

Изменение биомеханических условий влияния силы тяжести на опорно-двигательный аппарат у обезьян моделировалось через соответствующие изменения характера позной статики и локомоции. Экспериментальные условия альтернативных форм позного опосредования силы тяжести реализованы в двух моделях: первая - модель ортоградской позной статики и бипедальной локомоции [Белкания, Дарцмелия, 1983]; вторая - проноградской позной статики и четвероногой (квадрипедальной) локомоции.

По биомеханическим условиям первой модели совпадение вектора силы тяжести с длинной осью тела, резкое уменьшение площади опоры и смещение центра тяжести кверху при ортоградской позной статике и бипедии приводит к относительному усилению влияния силы тяжести, вызывающего увеличение механической нагрузки на осевые и опорные структуры скелета, а также предъявляющего повышенные требования статического и динамического характера к системам, обеспечивающим поддержание равновесия тела в этих условиях. В условиях ортоградской позной статики и бипедии значительно усиливается гидростатическая (гравитационная) составляющая по кровообращению. Тогда как биомеханические условия проноградской позной статики и квадрипедии - перпендикулярное

направление вектора силы тяжести к длинной оси тела, большая площадь опоры при более низком положении центра тяжести тела соответствуют относительному ослаблению влияния силы тяжести на осевой скелет и его опорные структуры, а также на системы, обеспечивающие поддержание равновесия тела. При этом значительно ослабевает влияние на кровообращение гидростатического (гравитационного) фактора.

Соответственно использованным экспериментальным моделям исследования проведены на трех группах обезьян (16 самцов макак резусов). Две группы по 5 и 6 животных содержались в условиях экспериментальной бипедии. Обезьяны первой группы (Бипеды-2) находились в экспериментальных условиях, начиная с возраста 8 месяцев (период детства), и на момент проведения анализа полученных данных период наблюдения составил 5.5 лет.

Обезьяны второй группы (Бипеды-3) находились в условиях экспериментальной бипедии, начиная с 3.5 лет (период ускоренного роста) и до 6 лет (начало периода завершения роста). После перевода обезьян второй группы в обычные условия содержания наблюдение продолжалось до достижения ими возраста 10 лет (период зрелости). Общий период наблюдения за этой группой обезьян составил 7 лет.

И, наконец, третья группа обезьян (пронограды), начиная с возраста 8 месяцев, синхронно с группой Бипед-2 содержалась в экспериментальных условиях проноградской позы статики и квадрипедальной локомоции.

Модель экспериментальной бипедии была реализована на основе искусственного лишения обезьян возможности использовать верхние конечности при ходьбе. На животных одевался специальный комбинезон, в котором руки находились в свободном круговом чехле карманного типа. На рисунках 7.1–7.3 хорошо видны конструктивные особенности такого комбинезона и обычное для групповой жизни обезьян-бипедов двигательное поведение, включая лазание по прутьям клетки при помощи ног. У обезьян группы Бипед-2 на грудной наружной стороне посередине чехла делалась прорезь длиной около 5 см, которая позволяла обезьянам манипулировать кистями рук, но исключала возможность использовать верхние конечности для опоры при ходьбе. Комбинезон изготавливался из плотной ткани, а его передняя грудная часть дополнительно уплотнялась брезентовой накладкой. По мере износа комбинезон сменялся на новый. На протяжении всего эксперимента обезьяны содержались в жилой клетке с площадью пола 10-12 м<sup>2</sup>.





Рис. 7.1, 7.2 и 7.3 . Обезьяны- бипеды при содержании в обычной жилой клетке



Для содержания в условиях проноградной позной статики и четвероногой локомоции использовалась специально дооборудованная жилая клетка с той же площадью пола. Особенностью конструкции такой клетки был перемещающийся по высоте потолок. При содержании в такой клетке при опущенном потолке животные лишались возможности принимать вертикальную и полувертикальную позы, сохраняя при этом полную свободу передвижения с опорой на четыре конечности по полу клетки. Обезьяны содержались в таких условиях постоянно на протяжении 5.5 лет, а высота потолка регулировалась по мере роста обезьян.

У обезьян экспериментальных групп каждые три месяца проводилось соматометрическое обследование по полной схеме, на отдельных этапах – рентгеноанатомическое исследование скелета и определение минеральной плотности костей (табл. 7.1). Рентгеноанатомическое исследование с целью сравнительной характеристики геометрии позвоночника проведено у 16 контрольных обезьян и у обезьян-бипедов. Рентгенография проводилась у наркотизированных (кетамин, кеталар) обезьян при стандартных условиях фиксации в положении на левом боку, а также у наркотизированных животных, свободно стоящих в приматологическом станке, на рентгеновской установке TUR-800.

Таблица 7.1  
Экспериментальные модели и объем проведенных исследований

Модели (n)	Соматометрическая характеристика роста	Сомато- типирование	Определение минеральной плотности костей
Пронограды (n = 5)	89	84	25
Бипеды – 2 (n = 5)	110	95	25
Бипеды – 3 (n = 5)	78	60	24
Обезьяны в естественных условиях жизни	1134	881	156

На рентгенограммах позвоночника в боковой проекции определялась выраженность поясничного лордоза по максимальному отклонению поясничной дуги (МОПД). Для этого, по принятой методике [Науама, 1983-1986], на рентгенограммах боковой проекции поясничного отдела позвоночника задне-верхний край первого поясничного и задне-нижний край седьмого поясничного позвонков соединялись прямой линией и восстанавливался перпендикуляр к наиболее отдаленной точке дуги позвоночника (как правило, на уровне 4-5 позвонков). Высота перпендикуляра (в мм) и использовалась в качестве показателя МОПД, по которому определялась степень выраженности лордоза в поясничном отделе позвоночника.

Группой сравнения для исследуемых экспериментальных условий явилась основная выборка, по которой была проведена нормативная характеристика роста и физического развития обезьян в постнатальном онтогенезе.

В постановочном отношении важно подчеркнуть, что помимо моделирования альтернативных форм позного и локомоторного опосредования влияния силы тяжести, в проведенном исследовании реализована и возможность изучения этого влияния на развитие организма в зависимости от биологических особенностей ростового процесса на протяжении предефинитивной стадии постнатального онтогенеза. Так, по первой группе обезьян (Бипеды-3) экспериментальные условия по времени совмещались с началом периода

ускоренного роста (III период) и сохранялись на протяжении всего этого периода. Дальнейшее продольное наблюдение за этой группой обезьян, вплоть до достижения ими физической зрелости (V период и на его протяжении), проводилось уже после возвращения животных в обычные условия содержания.

По второй группе обезьян (Бипеды-2) и одновозрастной группе обезьян-проноградов перевод в соответствующие экспериментальные условия совмещался с окончанием периода детства (I период) и эти условия сохранялись на протяжении подросткового (II), периода ускоренного роста (III) и периода завершения роста (IV). Сохранение соответствующих условий по группе обезьян-проноградов по разным причинам было ограничено концом третьего периода, а с начала периода завершения роста животные были переведены в обычные условия содержания.

Фактический материал по проведенному исследованию представлен в соответствии с рассмотренными постановочными особенностями синхронизации экспериментальных условий с возрастными периодами, а номерная индикация по моделям (Бипеды-2 и Бипеды-3) соответствует последовательности нумерации возрастного периода, с которым совпадает начало экспозиции условий экспериментального воздействия. На всех иллюстрациях по возрастной динамике начало и конец экспериментальных условий обозначены стрелками.

Полученные экспериментальные данные по обезьянам-бипедам и обезьянам-проноградам анализировались в сопоставлении с возрастными характеристиками соответствующих соматических признаков по контрольной группе обезьян. Биометрическая нормативная характеристика принималась за 100% уровень, относительно которого представлялись экспериментальные данные.

При рассмотрении динамики роста по исследованным соматическим признакам следует иметь в виду, что представленные в иллюстративном материале кривые роста по экспериментальным обезьянам (бипеды-2 и бипеды-3, пронограды) включают две информационные составляющие. Первая - это общий уровень экспериментальной кривой относительно контрольного, принятого за 100%, который отражает более высокую или более низкую относительную величину того или иного признака. Вторая составляющая – собственно изменение уровня (подъем или снижение) относительной величины того или иного признака, который отражает фактически увеличение или уменьшение скорости роста по сравнению с контролем. Таким образом, по экспериментальной кривой оценивается как относительная степень развития того или иного соматического признака, так и скорость изменения этого развития.

Учитывая продольный характер выборки и относительно малый интервал последовательных дискретных соматометрических измерений (3 месяца), следует принять во внимание возможное отражение на кривой роста сезонной динамики изменения отдельных признаков, например, массы тела, толщины жировых складок и некоторых других, связанных, прежде всего, с сезонными изменениями жирового компонента. Подобная динамика может отражаться в определенной регулярности колебаний общего уровня прямой или относительной величины признака, но не затрагивает общую направленность изменений данного признака относительно контрольного уровня.

Для выявления вероятностной оценки направленности изменений соматических признаков последовательно по периодам роста, помимо вариационных, использовались непараметрические методы статистического анализа [Гублер, 1978; Лакин, 1980], позволившие производить интервальную оценку вероятностно однородных групп (точечных, дискретных) по направленности изменений. Использование такого подхода при анализе полученных данных, наряду с выявлением генеральной направленности изменений позволили в значительной мере нивелировать влияние других случайных факторов, в том числе и сезонного. В соответствии с требуемым уровнем достоверности ( $P < 0.05$ ) на всех представленных иллюстрациях с экспериментальными данными участки кривых роста участки, соответствующие вероятностно определенным по направленности изменениям, заполнены соответствующим цветовым фоном (по бипедам-2 и бипедам-3 – красным, по

пронограмм – зеленым). Участки кривой с неопределенной направленностью изменений ограничены просто свободной линией. Для удобства сопоставления рассмотрение полученных экспериментальных данных проводилось в последовательности, принятой при изложении материала по характеристике роста и соматической конституции у обезьян в обычных позных условиях содержания (см. Очерки 5 и 6).

### 7.2. Соматическая характеристика роста у обезьян в условиях экспериментальной бипедии и квадрипедии

Влияние экспериментальных условий достаточно четко проявляется уже по сравнительной характеристике таких интегральных показателей соматического развития как масса и рост тела (рис. 7.4). Переход обезьян к жизни в постоянных условиях пронограмдной позы статики и четвероногой локомоции не изменял по сравнению с нормативной возрастную динамику длины тела на протяжении II периода. По массе тела лишь в начале определялись достоверные, но разнонаправленные изменения. Так, в начале периода масса значительно уменьшалась с последующим значимым ее повышением по сравнению с контрольным нормативным уровнем.

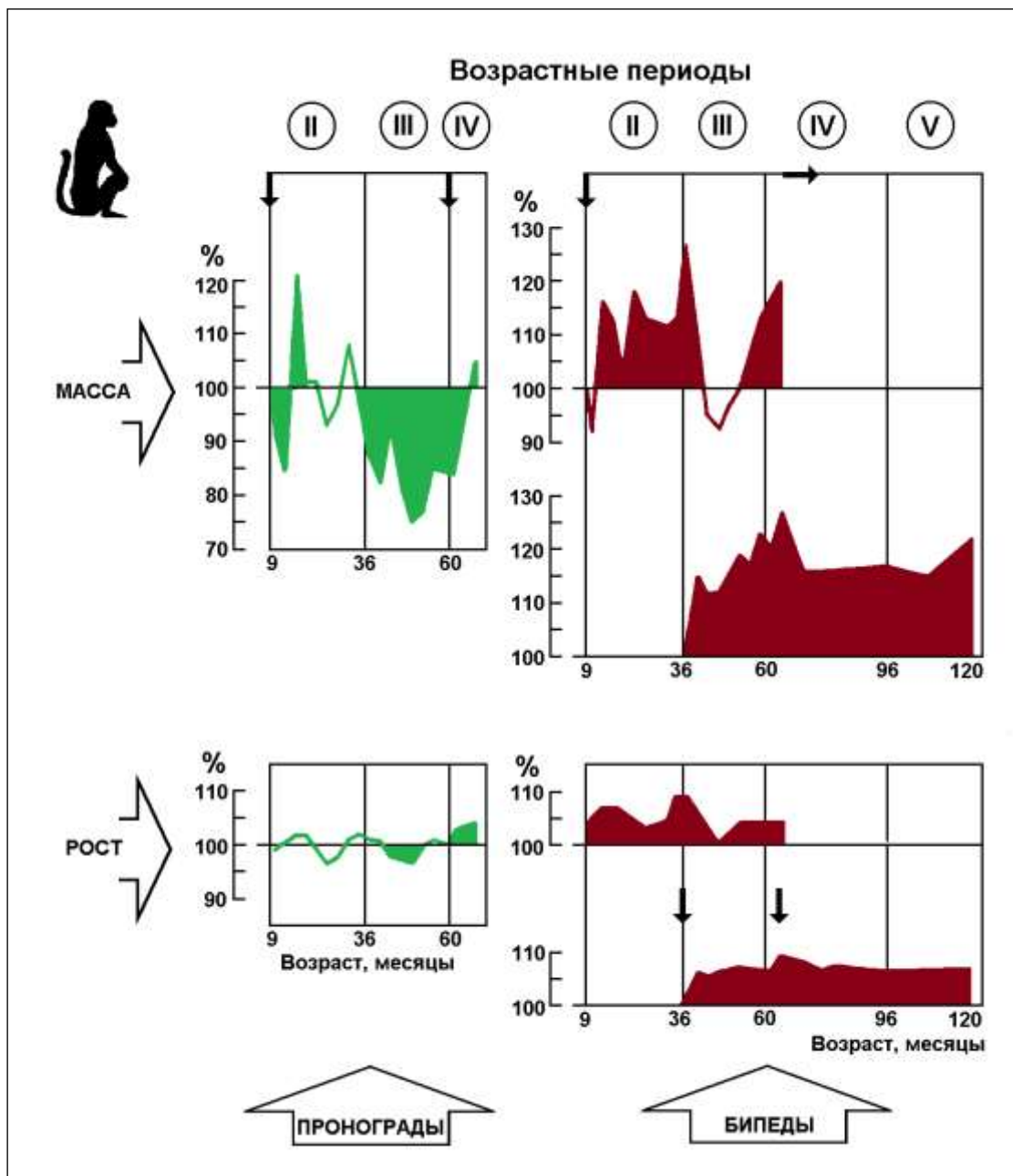


Рис. 7.4. Сравнительная динамика массы и роста тела у бипедов и проноградов в постнатальном онтогенезе.

На данном и всех последующих рисунках приведены величины соматических признаков относительно нормативной характеристики, принятой за 100%; цветовые участки профиля соответствует участкам динамики, соответствующим достоверным ( $P < 0.05$ ) отличиям по направленности изменений показателей у проноградов (слева), Бипедов-2 (справа вверху) и Бипедов-3 (справа внизу) относительно нормативного уровня. Вертикальными стрелками обозначено начало и завершение экспериментального периода, горизонтальной стрелкой показано продолжение эксперимента Бипеды-2.

В определенной мере такой характер, особенно первой фазы изменения, может отражать проявление неспецифической адаптации животных к новым экспериментальным условиям содержания (ограничение жизненного пространства по вертикали), что и проявилось в уменьшении массы тела. Последующее увеличение ее носит, вероятнее всего, характер компенсаторного ростового восстановления возникшего начального дефицита массы тела. В дальнейшем, на протяжении подросткового периода (II) обезьяны-пронограды достоверно не отличались по массе тела от контрольной выборки обезьян.

В противоположность характерному для третьего периода нормативному увеличению скорости роста у обезьян-проноградов выявляется четкое уменьшение интенсивности ростового процесса по длине и, особенно, по массе тела. Это приводит к тому, что общий уровень данных соматических параметров у них достоверно и выражено по величине отличается от контрольных обезьян, развивающихся в обычных условиях содержания.

В отличие от обезьян-проноградов в условиях экспериментальной бипедии на протяжении II периода (Бипеды-2) выявляются противоположные и значительно более четко выраженные по направленности изменения длины и массы тела. Следует отметить, что у Бипедов-2, так же как и у проноградов, в начале II периода отмечается небольшое и кратковременное отрицательное колебание массы тела, что, по-видимому, отражает также проявление неспецифической адаптации к жизни в новых экспериментальных условиях - в данном случае в постоянных условиях ортоградной позной статики и бипедальной локомоции.

Однако, недостоверное и не столь выраженное, в отличие от проноградов, отрицательное колебание массы тела у Бипедов-2 может расцениваться как проявление относительно меньшей остроты неспецифической реакции организма обезьян на переход к условиям экспериментальной бипедии. Дополнительным свидетельством тому является четко выраженная у них положительная динамика ростового процесса и по длине, и по массе тела на протяжении всего подросткового периода. Это проявилось у Бипедов-2 как в увеличении общего уровня этих показателей, так и особенно по скорости роста этих изменений. Результатом такого характера ростового процесса в условиях экспериментальной бипедии является очень выраженное и более раннее по сравнению с контролем проявление пубертатного скачка роста: по массе тела в самом начале III периода, а по длине тела еще раньше - уже в конце II периода.

В дальнейшем у Бипедов-2 на протяжении пубертатного периода (III) определяется типичная направленность ростового процесса после предшествовавшего скачка роста - резкое замедление скорости роста (см. рис. 5.1 и 5.2). Это отражается в середине III периода отсутствием достоверных различий по величине массы тела обезьян-бипедов с контрольными животными. Следует подчеркнуть, что это отсутствие различий с точки зрения динамики ростового процесса является кажущимся. Тогда как Бипеды-2 после более раннего, по сравнению с контрольными обезьянами, пубертатного скачка роста переходят на последующий более низкий уровень скорости роста, контрольные обезьяны как бы "догоняют" бипедов на высоте более позднего собственного скачка роста.

Однако в дальнейшем Бипеды-2 снова опережают контрольную группу обезьян по скорости роста массы и длины тела, что отражается в положительном и достоверно выраженном по динамике увеличении уровня этих признаков со второй половины III периода, вплоть до начала IV периода. В целом, и по пубертатному периоду (III) между проноградами и Бипедами-2 отмечается противоположная направленность изменения общего уровня по массе и, особенно, по росту тела, а также по скорости реализации характерной для этого периода этапности ростового процесса (пубертатного скачка).

Выражено усиливается и ускоряется ростовой процесс по длине тела и, особенно, по массе тела у Бипедов-3, у которых перевод в условия экспериментальной бипедии совпадает с началом периода ускоренного роста (III). Это отражается в прогрессивном подъеме кривой роста и в достигаемом высоком уровне относительной величины данных признаков по сравнению с контрольной выборкой. После прекращения экспериментального воздействия у обезьян-бипедов масса тела несколько снижается, но достигнутые различия по длине и массе продолжают оставаться на значительно более высоком уровне. При этом параллельный характер этого уровня отражает отсутствие различий с контролем по скорости роста. Необходимо отметить принципиальные и выраженные различия в возрастной динамике длины и массы тела по III периоду между Бипедами-3 и проноградами, которые проявляются четко выраженной противоположной направленностью ростового процесса относительно контроля по общим показателям соматического развития.

Обращают на себя внимание заметные различия динамики ростового процесса по длине и массе тела между Бипедами-2 и Бипедами-3. Существо этих различий, по-видимому, состоит в том, что для Бипедов-2 после перевода их в условия экспериментальной бипедии адаптация к усилившемуся влиянию силы тяжести стала фактором развития на раннем этапе ростового процесса, тогда как у Бипедов-3 - значительно позже. И, несмотря на принципиальную одинаправленность ростовых сдвигов, выявленные различия свидетельствуют о значении этапных особенностей собственно ростового процесса на проявление адаптации к гравитационному фактору.

На примере динамики роста по длине и массе тела у обезьян-проноградов следует сразу подчеркнуть особенность этой динамики в начале IV периода, которая четко прослеживается по всем соматическим признакам. Это выраженное положительное колебание, как по величине, так и по скорости увеличения уровня практически всех признаков относительно контрольной выборки, и, особенно, относительно предшествовавшего в III периоде сниженного уровня.

Такая особенность, несомненно, связана с переходом проноградов в обычные условия жизни, которые в отличие от предшествовавших условий характеризуются относительным усилением влияния силы тяжести в связи с переходом к естественным формам позной статики и локомоции. Таким образом, экспериментальная постановка у проноградов дает дополнительную информацию о направленности соматических изменений при относительном усилении влияния гравитационного фактора. С подобной переходу проноградов в обычные условия жизни ситуацией вполне ассоциируется, например, переход человека от условий клиностатической гипокинезии при постельном режиме к обычному свободному режиму жизни.

Особый интерес представляет рассмотрение возрастной динамики развития корпуса тела у бипедов и проноградов (рис. 7.5, 7.6). Этот интерес, прежде всего, связан с техническими особенностями реализации модели экспериментальной бипедии. Как отмечалось при описании методики, для этого использовалась специальная куртка. Не повторяясь в описании технических деталей, следует отметить, что куртка в значительной мере ограничивала свободу движений плечевого пояса и верхних конечностей. Это, конечно, существенный фактор, который определенным образом отразился и в особенностях развития корпуса тела у бипедов.

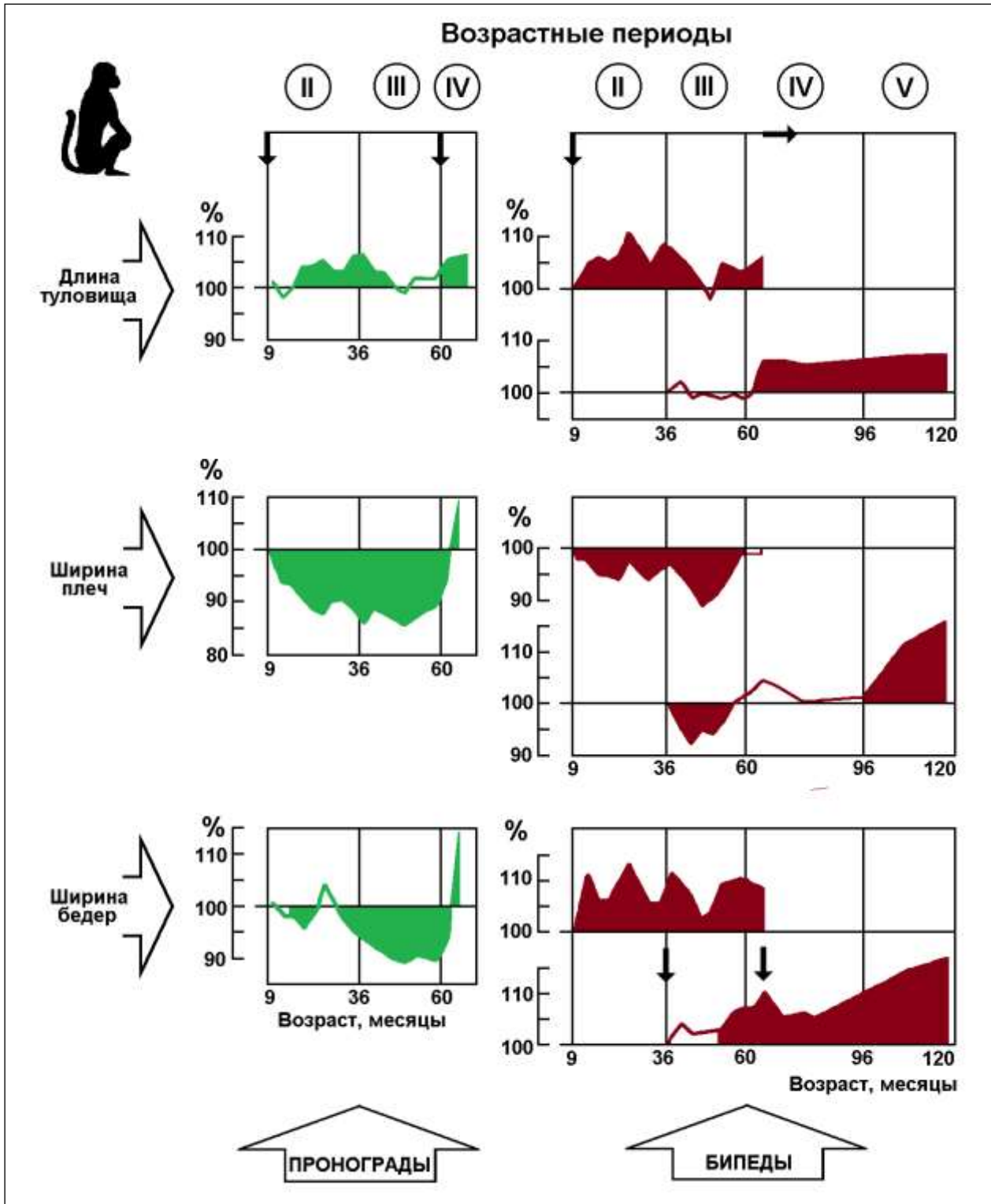


Рис. 7.5. Сравнительная динамика роста корпуса тела у бипедов и проноградов.

Если возрастная динамика длины туловища у Бипедов-2 (рис. 7.5) принципиально соответствует таковой по росту тела (рис. 7.4) на протяжении всех возрастных периодов, то ширина плеч достоверно уменьшается и только к концу III периода и позже, в IV периоде, она выравнивается с таковой у контрольных обезьян. В отличие от этого, по ширине бедер у Бипедов-2 по всем возрастным периодам отмечается четко выраженное увеличение этого признака по сравнению с контрольным уровнем. Такая динамика, прежде всего, отражает, несомненно, усилившуюся весовую составляющую гравитационной нагрузки на тазовый пояс скелета и нижних конечностей у обезьян при прямохождении.

Принципиально аналогичные соотношения динамики роста по ширине плеч и бедер выявляются и у Бипедов-3. Однако, следует обратить внимание на одну особенность. У них, по сравнению с Бипедами-2, несмотря на общий положительный характер кривой роста, достоверное по величине превалирование ширины бедер отмечается лишь в конце III периода, т.е. после достаточно длительной экспозиции действия условий экспериментальной бипедии. Такую особенность, вероятнее всего, можно связать с наиболее ранним достижением дефинитивного размера (ДР) по ширине бедер относительно большинства других признаков у обезьян. Если обратиться к рис. 5.21, то можно увидеть, что у обезьян, развивающихся в естественных позных условиях, средний уровень ДР по ширине бедер по нормативной характеристике достигается к середине периода завершения роста (IV), а у отдельных животных дефинитивная величина выявляется уже в периоде ускоренного роста (III). Понятно, что дефинитивный уровень развития признака определяет и консерватизм в отношении возможности дальнейшей его прогрессивной возрастной динамики.

В противоположность бипедам у проноградов по ширине плеч и бедер определяется однонаправленная возрастная динамика, которая характеризуется выраженным и достоверным снижением кривой роста относительно контрольного уровня. Такая направленность изменений широтных размеров корпуса с одновременным относительным увеличением длины туловища у обезьян-проноградов соответствует характеристикам животных с четвероногим типом локомоции [Gavan, 1953; Гурова, 1965; Коржуев, 1971; Белканиа и др., 1987]. В то же время, выраженное увеличение ширины бедер у бипедов в полной мере отражает характерную антропоморфную направленность изменений скелета таза при переходе к прямохождению [Нестурх, 1960; Кацитадзе, 1968]. Что же касается не соответствующего прямохождению характера изменений ширины плеч у бипедов, то они связаны с описанными выше механическими (куртка) ограничениями, которые отражаются не только на собственно двигательных возможностях верхних конечностей, но и в развитии одного из характерных антропоморфных признаков - разворот скелета корпуса в плечевом поясе.

Отмеченные ограничения, связанные с технической реализацией модели, проявляются у бипедов и по возрастной динамике диаметров грудной клетки (рис. 7.6). Как известно, основной антропоморфной направленностью изменений формы грудной клетки при переходе к прямохождению является смена клиновидной формы ее у четвероногих животных на плоскую у человека с соответствующим изменением и положения верхних конечностей [Баландин, 1871; Лорин-Эпштейн, 1928, 1929; Гурова, 1965; Аршавский, 1982]. Такой переход характеризуется соответствующим уменьшением передне-заднего и увеличением поперечного диаметра груди. По возрастной динамике развития грудной клетки отмеченного выше соответствия не определяется. И его, по-видимому, и не должно быть, учитывая стесненность движений в плечевом поясе корпуса тела у бипедов. Однако, эти механические ограничения в определенной мере преодолеваются по мере адаптации обезьян к куртке (обезьян-бипеды начинают использовать и кисти рук, придерживаясь при лазании по вертикальным прутьям жилой клетки), что отражается в положительной динамике развития грудной клетки по сравнению с нормативной характеристикой роста. При этом по окружности грудной клетки обезьяны-бипеды не отличаются от контроля с самого начала развития в экспериментальных условиях. Это свидетельствует о том, что техническое



условие моделирования бипедии не является критичным для прогрессивного развития наиболее стесненных по этим условиям частей тела.

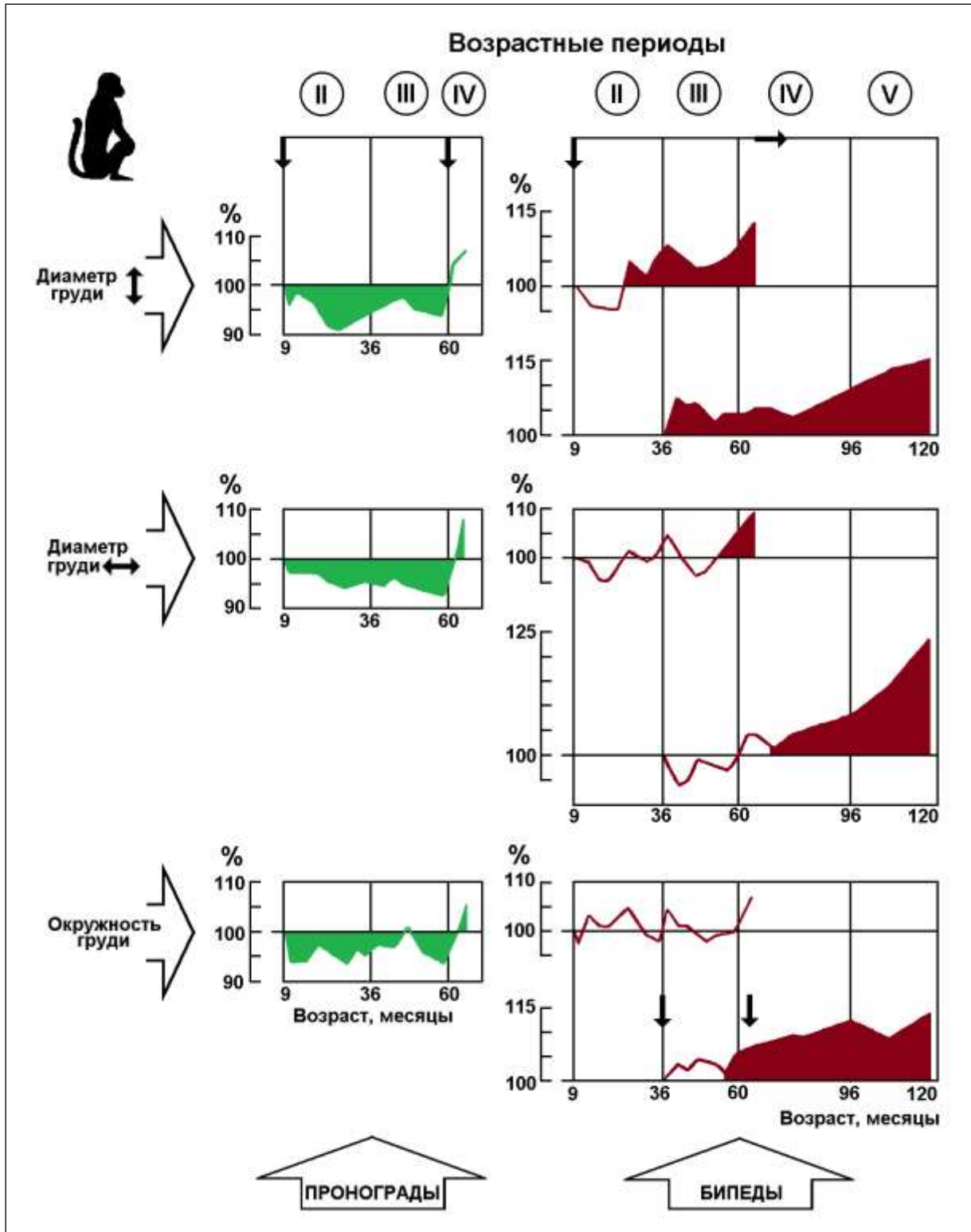


Рис. 7.6. Сравнительная динамика роста грудной клетки у бипедов и проноградов.

В отличие от бипедов у проноградов на протяжении всех периодов отмечается однозначное уменьшение окружности и диаметров груди по сравнению с контролем (рис. 7.6). Такая направленность изменений динамики этих признаков отражает снижение общей активности ростового процесса грудной клетки у проноградов. Именно по грудной клетке, тогда как по длине туловища рост усиливается. Отмеченная диспропорция в развитии рассмотренных признаков, по-видимому, определяет становление характерного для четвероногих животных соотношения соматических размеров корпуса (длины туловища, окружностей и диаметров грудной клетки, ширины плеч и бедер).

В отличие от скелетных размеров плечевого пояса и грудной клетки ограничения, связанные с механическими условиями моделирования бипедии (содержание в куртке), существенно не отразились на развитии костей верхних конечностей (рис. 7.7). Более того, по большинству костных признаков отмечалась положительная динамика, особенно по мере адаптации животных к содержанию в куртке. Более выражено подобная динамика определялась по группе Бипедов-2.

Очень четко этот процесс адаптации проявлялся у бипедов и по динамике минеральной плотности костей предплечья (рис. 7.8). Выраженное снижение плотности у Бипедов-2 в начале воздействия сменялось в дальнейшем ее прогрессивным увеличением к началу III периода. В III периоде плотность костей у Бипедов-2 значительно превышала контрольный уровень. У Бипедов-3 отмечалось аналогичное нарастающее увеличение минеральной плотности костей предплечья. Причем, повышенный уровень плотности кости сохранялся у них и после прекращения воздействия на протяжении последующей возрастной динамики.

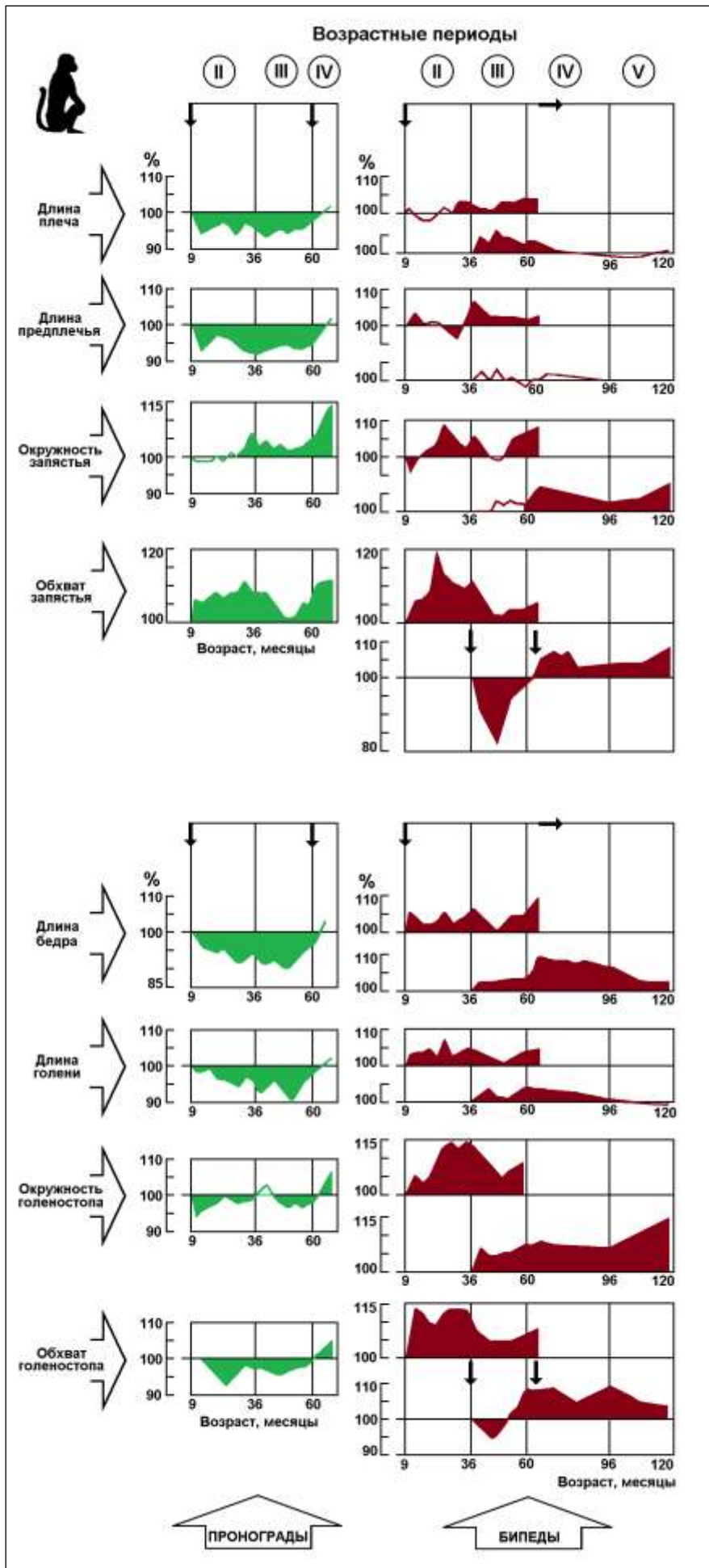
Менее выраженное проявление положительной адаптивности к экспериментальным условиям, а по объему запястья и отрицательная динамика развития костного компонента, у Бипедов-3 в III периоде роста, несомненно, выявляет значение синхронизации воздействия с существенно различающимися по своим биологическим характеристикам периодами ростового процесса.

У проноградов на протяжении всего периода воздействия выражено снижалась длина плеча и предплечья, тогда как широтные размеры (обхват и окружность запястья) характеризовались положительной динамикой (рис. 7.7). При этом выраженное уменьшение минеральной плотности костей предплечья в начале II периода сменялось его постепенным подъемом к контрольному уровню (рис. 7.8). Обращают на себя внимание аналогичные по величине и направленности изменения минеральной плотности у проноградов и бипедов во II ростовом периоде.

Вероятнее всего это отражает уменьшение функциональной нагрузки на верхние конечности в обоих экспериментальных условиях, но у бипедов пользование конечностями ограничено курткой, а у проноградов еще не полным переходом к четвероногой локомоции и практически полным отсутствием лазающих форм локомоции. Возможно, поэтому у проноградов определяется и более выраженное, по сравнению с бипедами, уменьшение показателя минеральной плотности по верхней конечности.

Полное ограничение пространства перемещений обезьян-проноградов по вертикали, безусловно, проявилось и в соответствующем снижении весовой и функциональной нагрузки на нижние конечности. Последнее отразилось в очень выраженном уменьшении роста по всем признакам костного компонента нижних конечностей (рис. 7.7), включая минеральную плотность костей голени (рис. 7.8). В противоположность проноградам, относительное увеличение весовой и функциональной нагрузки на нижние конечности при переходе бипедов к прямохождению, сопровождалось, наоборот, выраженным усилением роста скелета нижних конечностей по всем характеристикам и по сравнению с проноградами, и с контрольной выборкой. Это усиление очень четко и выражено определялось и по минеральной плотности голени и плюсны во всех возрастных периодах.

Рис. 7.7. Сравнительная динамика развития костного компонента верхних и нижних конечностей у бипедов и проноградов



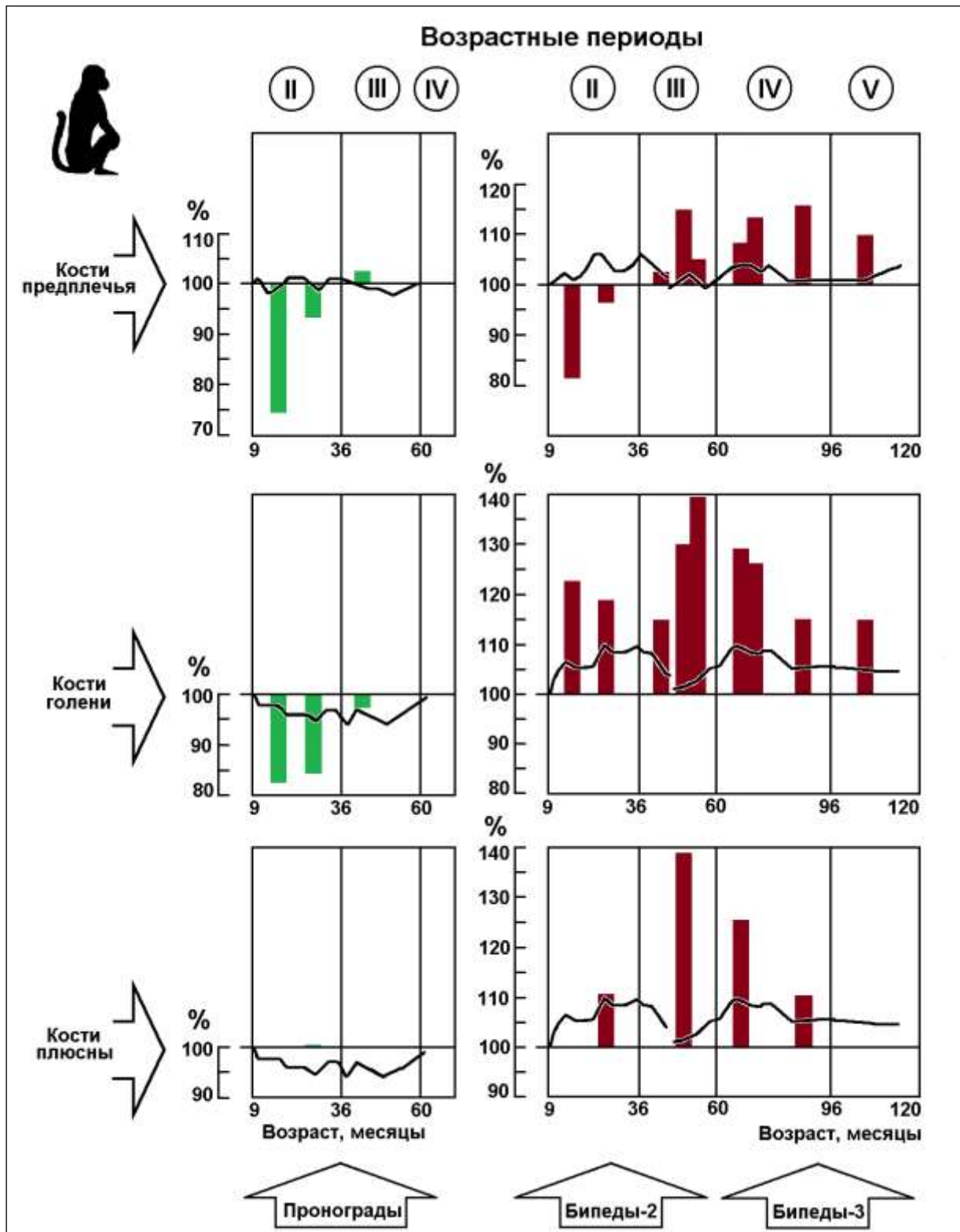


Рис. 7.8. Сравнительная динамика минеральной плотности костей конечностей у бипедов и проноградов.

Общие костные размеры черепа, конечно, прямо не связаны с альтернативными формами весовой нагрузки на осевой скелет у проноградов и бипедов. Однако, являясь частью тела, они, несомненно, в определенной степени должны отражать характер и направленность ростового процесса целостного организма. Это в достаточной степени проявилось, учитывая разнонаправленность общего проявления роста у бипедов и проноградов, в соответствующей возрастной динамике соматических размеров головы (рис. 7.9). Как показывают представленные данные, ослабление активности ростового процесса у проноградов отражается в соответствующем снижении относительно контрольной выборки обезьян уровня развития черепа по исследованным признакам. Противоположные соотношения этого развития выявляются у бипедов.

Наиболее полно и рельефно соматические проявления ростовой адаптации обезьян к различным поздним условиям опосредования влияния силы тяжести проявляются в особенностях развития скелетной мускулатуры (рис. 7.10, 7.11, 7.12).

Динамика развития мышц корпуса тела у бипедов в значительной мере отражает ограничительные условия этого развития, обусловленные содержанием животных в куртках. Стеснение свободного использования рук у бипедов в реализации лазающих форм локомоции практически однозначно в обеих группах бипедов проявилось в соответствующей направленности изменений толщины большой грудной мышцы (рис. 7.10). Достоверное, по сравнению с контролем, снижение уровня развития этой мышцы у Бипедов-2 в подростковом периоде сменяется в периоде ускоренного роста прогрессирующим ускорением развития, которое в IV периоде весьма выражено опережает по достигнутому уровню контрольных обезьян.

Экспериментальные условия у Бипедов-3 менее значимо отразились на начальной динамике развития грудной мускулатуры. Это проявляется в отсутствии достоверных различий с контролем возрастного уровня развития этой мускулатуры в III возрастном периоде. В дальнейшем, по данной группе бипедов отмечалось умеренное возрастное усиление развития грудной мышцы по толщине.

Принципиально аналогичная динамика и ее соотношение по двум группам бипедов выявляется и по толщине широчайшей мышцы спины. Единственное различие состоит в том, что в начальный период бипедии, приуроченной к III возрастному периоду, у Бипедов-3 отсутствует снижение уровня развития этой мышцы и прогрессивное развитие ее начинается с самого начала экспозиции экспериментальных условий. Иные динамика и соотношения у двух групп бипедов определяются по развитию ширины свободного (подмышечного) края широчайшей мышцы спины. В общем, при усилении развития Бипедов-2 по этому признаку, у Бипедов-3 отмечается выраженное уменьшение этого размера относительно контрольного уровня. Однако, после освобождения обезьян от курток мышца по этому параметру быстро достигает нормативного уровня, а в дальнейшем значительно превышает его.

В отличие от бипедов у проноградов толщина мышц корпуса весьма выражено снижается по всем периодам (рис. 7.10). Однако, если у бипедов снижение развития этих мышц связано с ограничением использования из-за куртки, то у проноградов - с переходом к исключительно четвероногой локомоции.

Своеобразные соотношения складываются в динамике развития мускулатуры верхних конечностей (рис. 7.11). У проноградов практически по всем соматическим признакам на протяжении всего экспериментального периода уровень развития мускулатуры рук снижается. Характеризуя степень участия различных групп мышц при четвероногой локомоции у проноградов, следует отметить, что снижение уровня развития касается, прежде всего, сгибательной мускулатуры плеча (четкое уменьшение толщины бицепса) и мышц предплечья. Наряду с этим, по разгибательной мускулатуре (толщина трицепса) прослеживается переход от сниженного уровня к усилению развития разгибателей плеча.

Выявленные особенности, по-видимому, адекватно отражают различия функциональной нагрузки на сгибатели и разгибатели рук, которые при четвероногой локомоции, в определенной мере, становятся уже больше передними (опорными) конечностями.

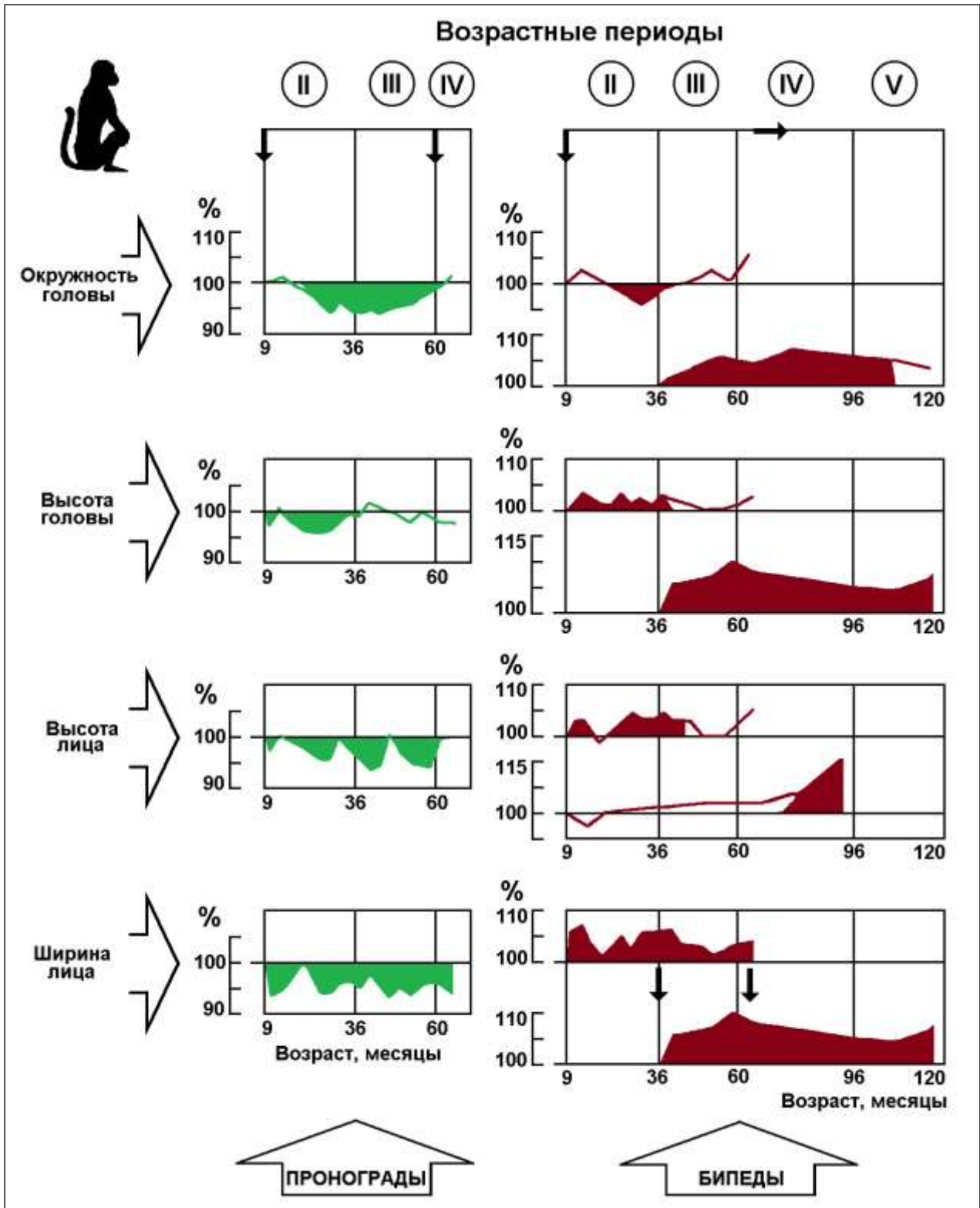


Рис. 7.9. Сравнительная динамика роста головы у бипедов и проноградов

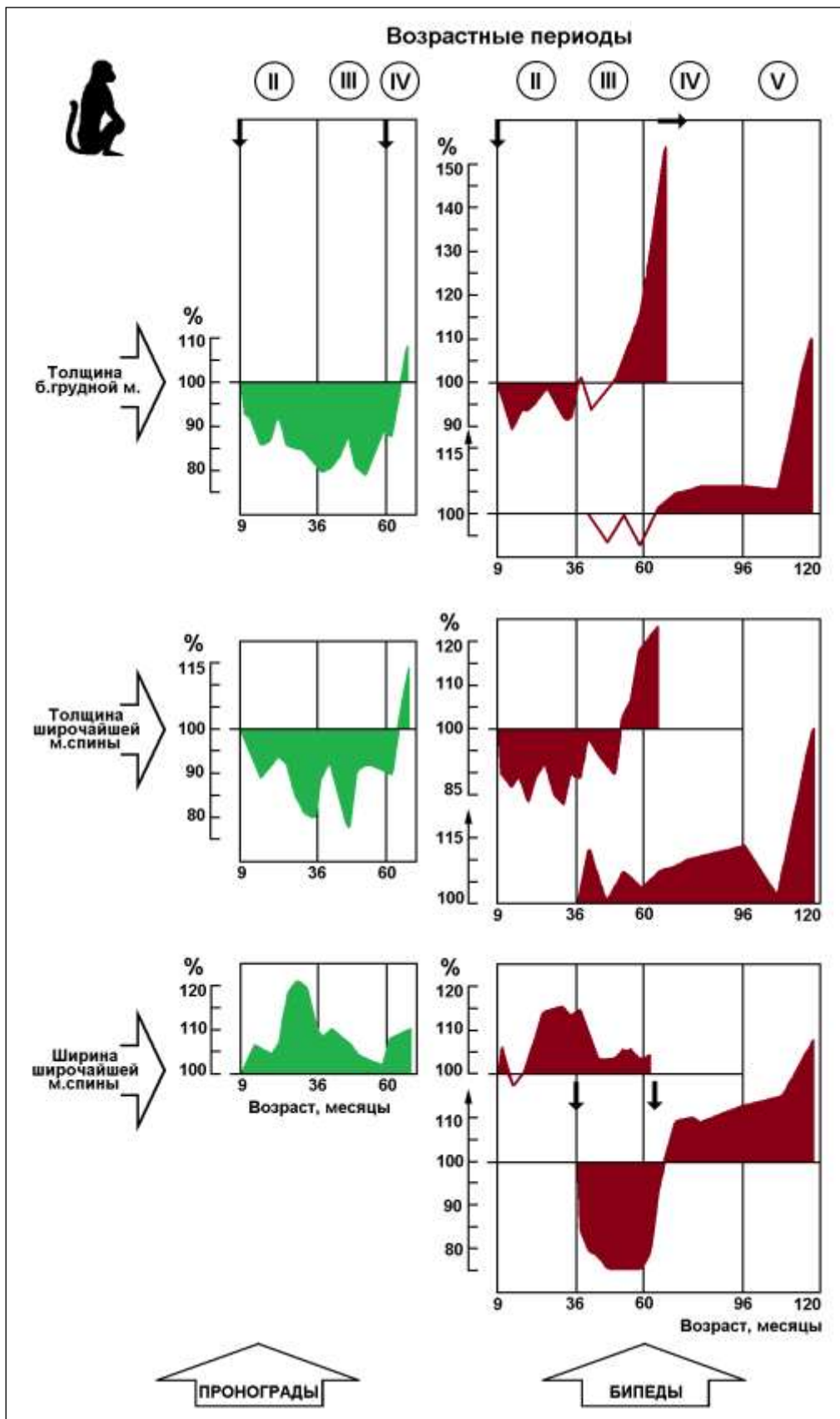


Рис. 7.10. Сравнительная динамика роста мышц корпуса тела у бипедов и проноградов.

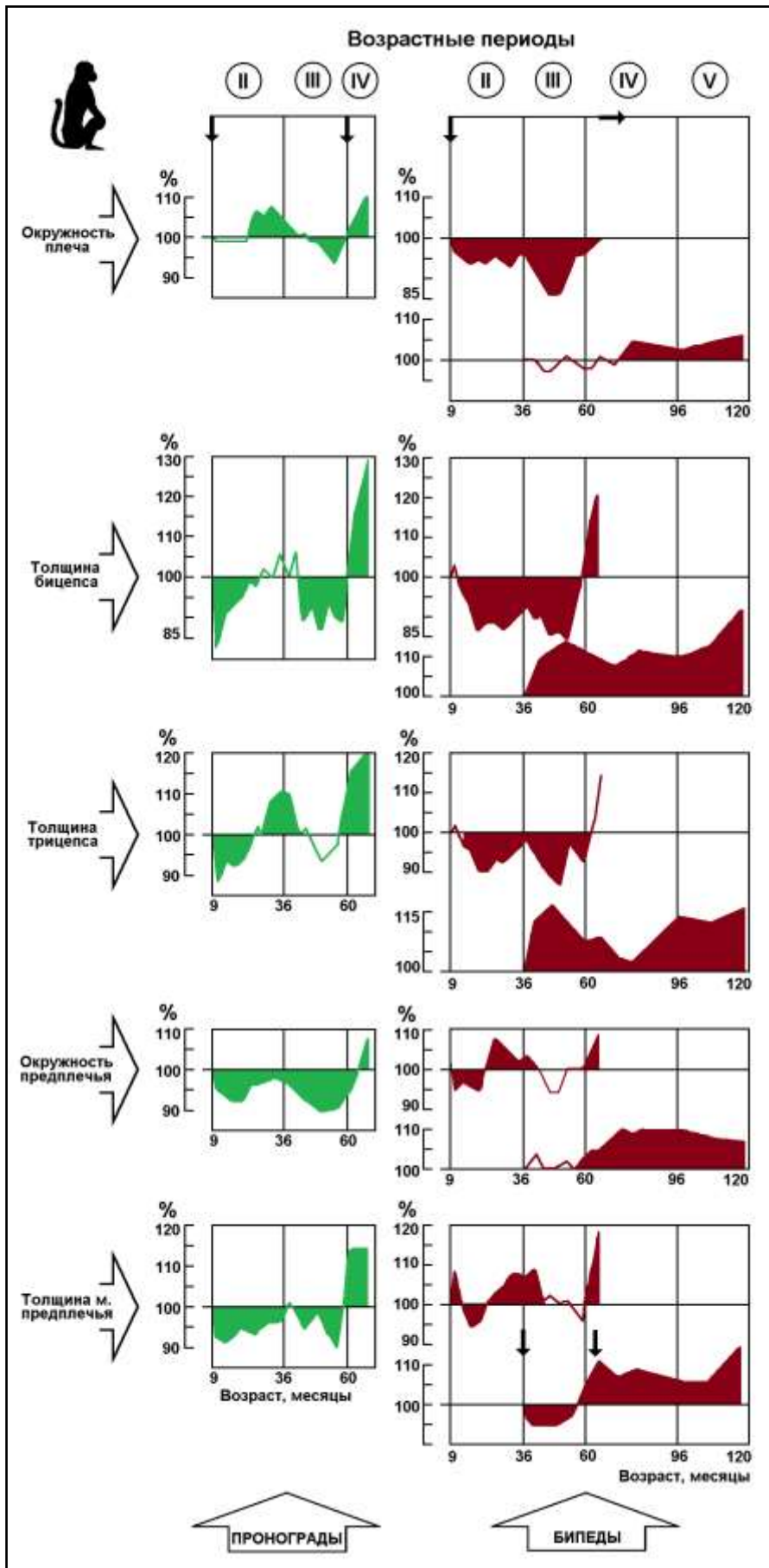


Рис. 7.11. Сравнительная динамика развития мышечного компонента верхних конечностей у бипедов и проноградов.



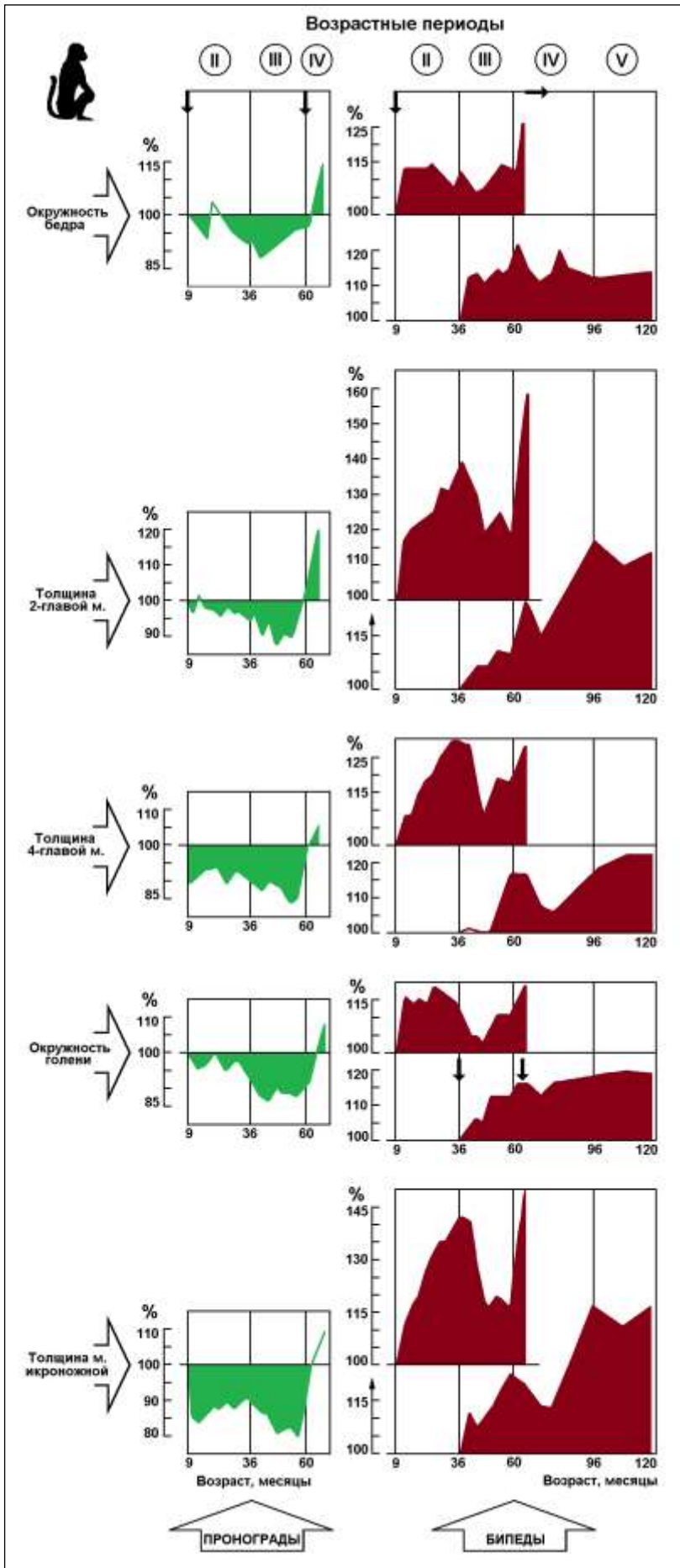


Рис. 7.12. Сравнительная динамика развития мышечного компонента нижних конечностей у бипедов и проноградов.

Что же касается Бипедов-2, то ограничение хватательных и подтягивающих тело функций мышц плеча однозначно отразилось и на уровне их развития по сравнению с контрольными обезьянами (рис. 7.11). Однако, несмотря на аналогичные ограничения, толщина бицепса и трицепса у Бипедов-3 относительно увеличивалась. Отмеченные различия по двум группам бипедов можно связать с особенностями ростового процесса в разных возрастных периодах, что и отразилось на характере развития этих мышц. Заметно менее затронутой у бипедов оказалась динамика развития мышц предплечья.

Несравненно с мышцами верхней конечности по своей выраженности, однозначной направленности и в четкой зависимости от основных двух условий экспериментального воздействия проявлялась динамика развития мышц нижних конечностей. Практически по всем группам мышц у проноградов отмечалось прогрессирующее снижение уровня развития, а у бипедов, наоборот, - выраженное и прогрессирующее усиление развития (рис. 7.12). В первом случае (у проноградов) явно отражается снижение функциональной нагрузки на нижние конечности, а во втором (у бипедов) - ее выраженное усиление.

Возрастная динамика развития жирового компонента заметно различалась по всем трем экспериментальным группам: проноградам, Бипедам-2 и Бипедам-3. Различия определялись и по частям тела, на которых измерялась толщина жировой складки - по корпусу и конечностям тела (рис. 7.13 и 7.14). Наиболее достоверной и определенной по направленности определялась динамика развития жирового компонента по корпусу тела во II и III возрастных периодах. На первый взгляд, у проноградов и Бипедов-2 она проявлялась одинаково - в снижении уровня развития жировой складки груди, спины и живота по сравнению с контрольным уровнем. Однако сопоставление такого характера развития жирового компонента в существенно разных экспериментальных условиях с разнонаправленным проявлением развития костной и мышечной систем свидетельствует о разнородном содержании процессов, лежащих в основе такого явления.

Снижение уровня развития жирового компонента по корпусу тела у проноградов ассоциируется со снижением этого уровня и по другим соматическим характеристикам. Это позволяет полагать, что у проноградов отрицательная возрастная динамика по жиру отражает общее снижение активности ростового процесса организма в целом. У бипедов же снижение относительного уровня толщин жировых складок корпуса при одновременном увеличении уровня развития костного и мышечного компонента фактически отражает усиление активности ростового процесса. В данном случае такое снижение жира носит "затратный" характер и отражает энергетическое обеспечение усиленного роста организма.

С переходом в период завершения роста (IV) характер динамики по жиру у Бипедов-2 существенно меняется. Это проявляется в резком увеличении скорости развития жировых складок корпуса тела до уровня, значительно превышающего контрольный. Принципиально аналогичный характер динамики по жиру проявляется и у Бипедов-3. Однако переход к прогрессирующей положительной динамике развития жирового компонента у них происходит быстрее, чем у Бипедов-2. В связи с этим следует принять во внимание, что у Бипедов-3 экспериментальное воздействие реализовывалось в более позднем возрастном периоде (III). В целом, положительная динамика по жиру у бипедов в периоде завершения роста (IV) может быть связана с особенностями формирования соматической конституции и отражать значение, которое имеет жировой компонент в этом процессе. Менее выраженным динамизмом характеризуются возрастные изменения жировой складки конечностей (рис. 7.14).

Характеризуя развитие дентальной системы в исследованных экспериментальных условиях, следует отметить, что развитие молочных зубов у проноградов и бипедов происходит практически идентично с контрольной выборкой обезьян. Однако развитие постоянных зубов у проноградов заметно отстает от нормативного, тогда как у бипедов в III периоде рост постоянных зубов происходит быстрее, по сравнению с проноградами. Отмеченные различия в определенной мере ассоциируются с ослаблением у проноградов и усилением у бипедов общего ростового процесса.

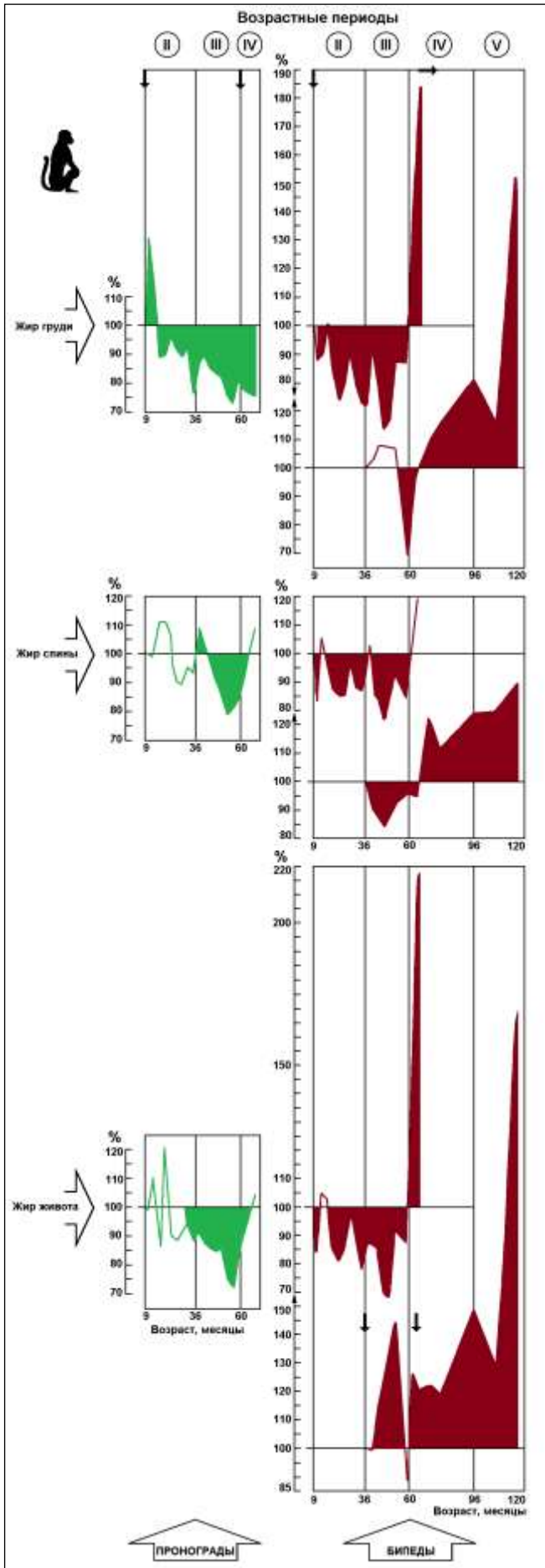


Рис. 7.13. Сравнительная динамика развития жировых складок корпуса тела у бипедов и проноградов.

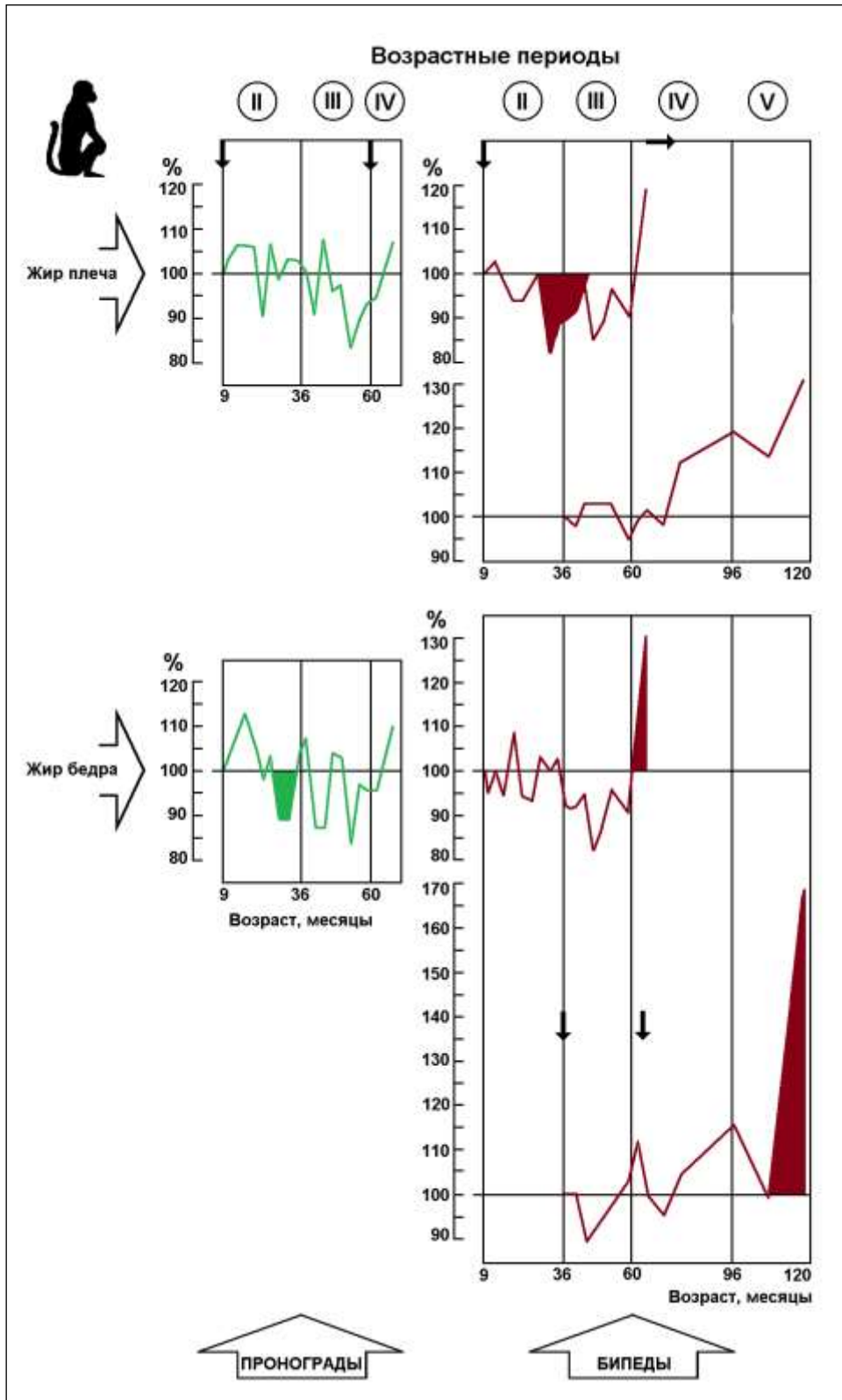


Рис. 7.14. Сравнительная динамика развития жировых складок плеча и бедра у бипедов и проноградов.

Выраженные различия между проноградами и бипедами определяются и по развитию органов репродуктивной системы. По представленным на рисунке 7.15 данным, выявляется четкая разнонаправленность изменения линейных размеров семенников по сравнению с контрольной выборкой. У проноградов определяется нарастающее отставание роста половых желез. В противоположность этому у бипедов отмечается прогрессирующая положительная динамика соматического развития половых желез по сравнению с контролем. Наблюдаемое у бипедов и проноградов отрицательное колебание по росту семенников в начальном периоде экспериментального воздействия, отмеченное и по другим признакам, вероятнее всего, отражает соматическое проявление неспецифической адаптации на переход к экспериментальным условиям.

Наиболее рельефно разнонаправленность ростовой динамики семенников у проноградов и бипедов относительно контрольного уровня проявляется в конце периода ускоренного роста (III). К этому времени у бипедов уровень развития семенников на 29% (по длине и ширине) превышает контрольный, а у проноградов - ниже нормативного уровня на 21% по длине и на 26% по ширине семенников.

Это свидетельствует о явном ускорении у бипедов и о замедлении у проноградов соматического роста органов репродуктивной системы. Отличия в скорости развития этой системы достаточно четко выявляются и по динамике опущения семенников в мошонку. Из представленных на рис. 7.15 (внизу) данных хорошо видно, что у бипедов полное опущение семенников в мошонку происходит значительно раньше по сравнению с проноградами. Это отражается в соответствующих сдвигах диапазона индивидуальных реализаций опущения семенников по бипедам и проноградам относительно контрольного по общей выборке.

Рис. 7.15. Сравнительная динамика развития семенников у бипедов и проноградов.



### 7.3. Возрастная динамика поперечной и межсегментарной асимметрии развития конечностей

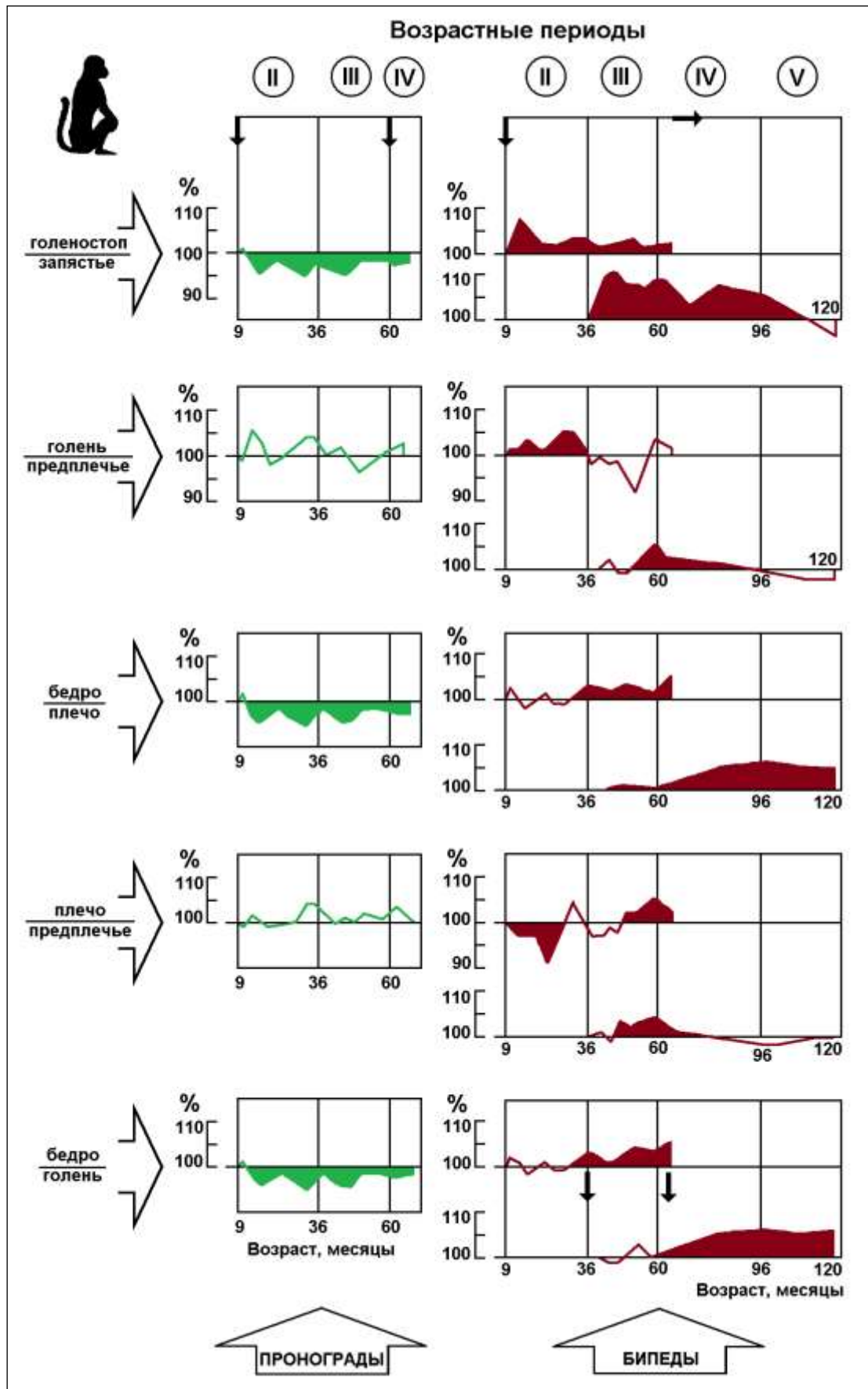
Рассмотренные выше особенности возрастной динамики соматического роста в условиях альтернативных форм позного опосредования влияния силы тяжести свидетельствуют о разнонаправленном характере этих влияний на физическое развитие у обезьян-бипедов и обезьян-проноградов. Общим отражением этого является усиление физического развития у бипедов и ослабление его у проноградов относительно нормативных характеристик развития. Особо выражено эти различия проявляются по соматическим характеристикам костно-мышечной системы верхних и нижних конечностей. В связи с этим наиболее рельефно влияние исследуемых экспериментальных условий проявилось в возрастной динамике поперечной асимметрии развития конечностей у бипедов и проноградов.

Следует отметить, что у обезьян в обычных условиях содержания на протяжении всех возрастных периодов выявлялась выраженная поперечная асимметрия по соотношению длины бедра к длине плеча, которая отражала относительное преобладание развития бедренной кости (см. рис. 5.4). Такой характер асимметрии усиливался у бипедов, тогда как у проноградов, несмотря на сохранение обычного соотношения, выраженность поперечной асимметрии уменьшалась (рис. 7.16). Причем, и у бипедов, и у проноградов такой характер изменений преимущественно определялся, прежде всего, за счет изменений длины бедра. Так, у проноградов, общее снижение уровня развития костного компонента по длине плеча и бедра в большей мере проявлялось по бедру. У бипедов при обратной направленности ростового процесса (увеличение длины плеча и бедра), более высокий относительный уровень развития отмечался также по бедру. Аналогичные отношения по направленности изменений определялись и по другим показателям поперечной асимметрии верхних и нижних конечностей (по соотношению длины голени к длине предплечья, голеностопного к запястному диаметру).

Большая динамичность процесса по нижним конечностям в зависимости от экспериментальных условий проявляется и по показателям межсегментарной асимметрии раздельно по верхним и нижним конечностям. Так, соотношение по длине плеча и предплечья у проноградов практически не отличается от контрольного, тогда как по длине бедра к голени отмечается четкое уменьшение этого соотношения. Последнее более определено и однозначно изменяется и у бипедов по сравнению с аналогичным соотношением по верхним конечностям.

---

Рис. 7.16. Возрастная динамика асимметрии костного компонента конечностей у проноградов и бипедов.





Очень четко выраженный разнонаправленный относительно контроля характер изменений поперечной асимметрии определялся по минеральной плотности костей (рис. 7.17). У бипедов еще более усиливалась минеральная плотность костей голени по сравнению с предплечьем, а у проноградов отмечался обратный процесс.

В целом, можно отметить, что по показателю поперечной асимметрии увеличение функциональной нагрузки на нижние конечности в условиях экспериментальной бипедии приводит к усилению развития костей бедра и голени относительно костей верхней конечности. При относительном уменьшении этой нагрузки в экспериментальных условиях проноградской позной статики и четвероногой локомоции происходит выравнивание характерной для обезьян в обычных условиях двигательного режима поперечной асимметрии. В основе этого лежит более выраженное ослабление ростового процесса костей нижних конечностей по сравнению с верхними.

Отмеченная по костному компоненту поперечная асимметрия развития верхних и нижних конечностей в зависимости от экспериментальных условий еще более рельефно выявляется по мышечному компоненту. По представленным на рисунке 7.18 данным, прежде всего, выявляется четко выраженная разнонаправленность изменений поперечной асимметрии развития мышц у проноградов и бипедов как по соотношению окружностей, так и толщин исследованных групп. Причем, у бипедов выражено усиливается характерное для обезьян превалирование развития мышц нижних конечностей относительно верхних. Вместе с тем, у проноградов сравнительно более выраженное снижение ростового процесса по мышцам нижних конечностей отражается в обратной направленности изменений этого соотношения.

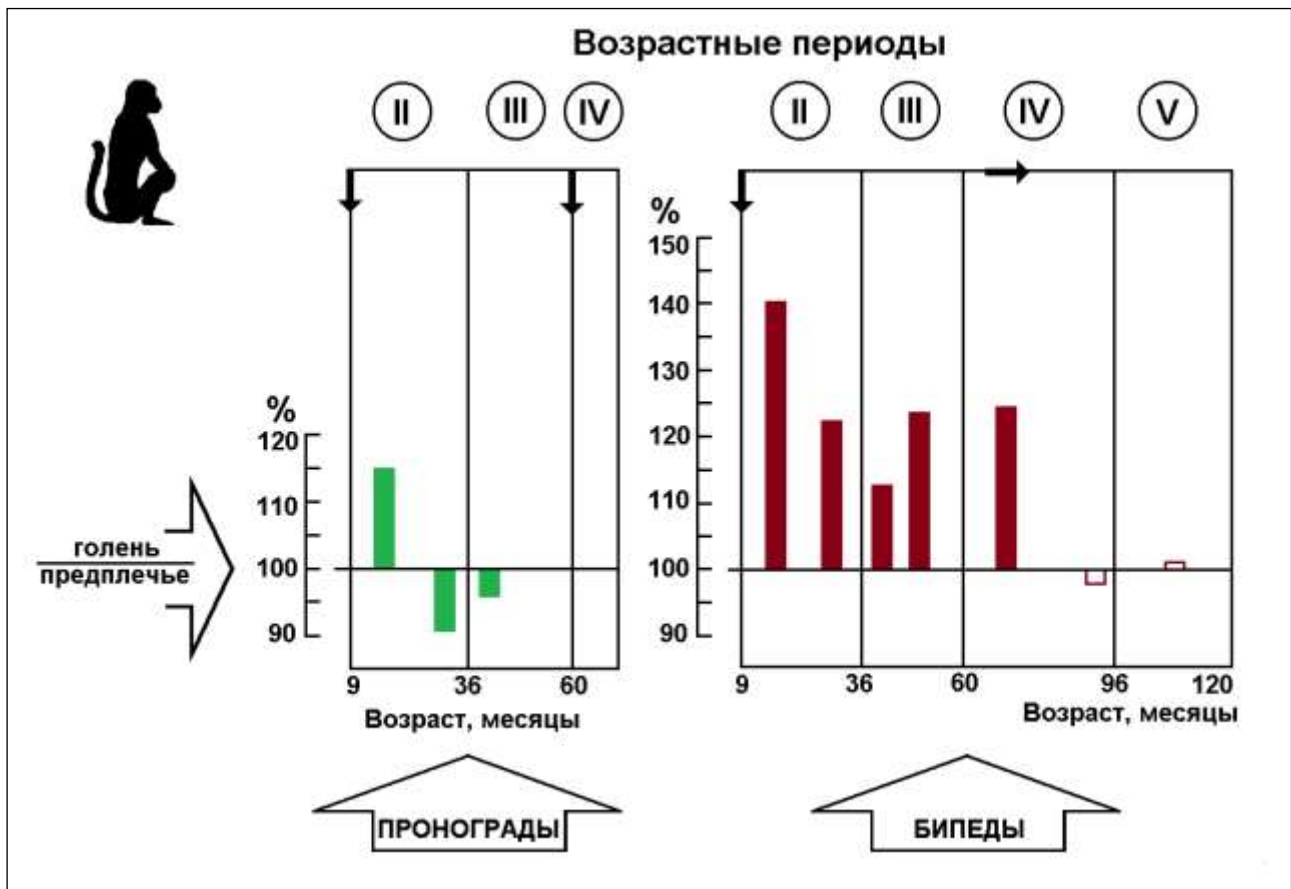


Рис. 7.17. Возрастная динамика поперечной асимметрии по минеральной плотности у проноградов и бипедов.

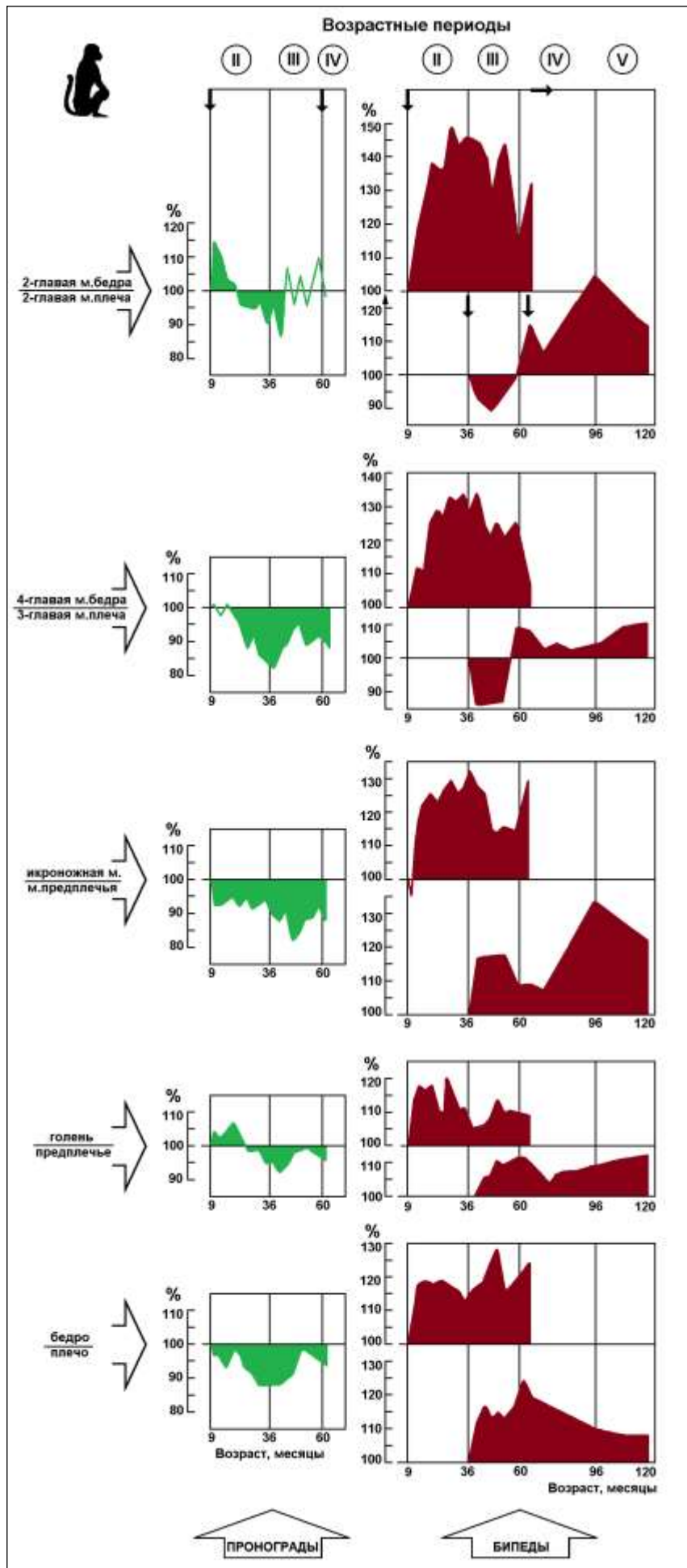


Рис. 7.18. Возрастная динамика поперечной асимметрии мышечного компонента конечностей у проноградов и бипедов.

Особый интерес представляет направленность изменений соотношения толщины икроножной мышцы с мышцами предплечья. По общей выборке обезьян толщина икроножной мышцы меньше толщины мышц предплечья (см. рис. 5.8). Резкое усиление роста икроножной мышцы у бипедов приводит к кардинальному изменению этого соотношения. Учитывая значение икроножной мышцы в обеспечении бипедальной локомоции [Юрковская, 1975, 1978; Ishida, 1980; Yungers, 1980], следует подчеркнуть, что в условиях экспериментальной бипедии у обезьян четко воспроизводится антропоморфная направленность в развитии мышц голени.

Из рассмотренной направленности изменений поперечной асимметрии по мышечному компоненту обращает на себя внимание несоответствие этой направленности у Бипедов-3 в III возрастном периоде. Обратная направленность изменений по отношению сгибателей и разгибателей бедра к плечу вероятнее всего обусловлена различиями в двигательной адаптации к бипедии старшей группы обезьян. У Бипедов-3 в связи с большими исходными линейными размерами тела и массой, а в связи с этим и с более высоким расположением центра тяжести, переходный процесс освоения ортоградной позы статики и бипедальной локомоции биомеханически был более затруднен по сравнению с Бипедами-2. Однако, по мере адаптации обезьян к этим условиям, в дальнейшем анализируемое соотношение совпадало с общей направленностью преимущественного развития мышц нижних конечностей при бипедии.

#### 7.4. Характеристика соматической конституции у бипедов и проноградов

При рассмотрении особенностей формирования соматической конституции в условиях относительного усиления (у бипедов) и ослабления (у проноградов) влияния силы тяжести на физическое развитие в онтогенезе, важно отметить, что исходные соматотипологические характеристики экспериментальных групп обезьян были относительно однородными (Рис. 57, справа). Структура соматотипов по проноградам и Бипедам-2 состояла из группы брюшных типов (брюшного пропорционального - БП, брюшного мускульно-костного - БМК и брюшного мускульного - БМ) и мускульно-костного типа. Группа Бипедов-3 была представлена животными только с пропорциональным соматотипом (П).

В процессе возрастной динамики отмечались существенные различия по экспериментальным группам как по отдельным компонентам тела, так и по их соотношению. У проноградов вариабельность жирового компонента увеличивалась. Если в исходном состоянии развитие жирового компонента соответствовало двум диагностическим зонам, то в подростковом (II) и пубертатном (III) периодах он распределялся по четырем зонам. К началу периода завершения роста (IV) и прекращению экспериментального воздействия вариабельность по жировому компоненту вновь уменьшалась. Однако, в отличие от исходной характеристики, жировой компонент соответствовал зоне с пропорциональным развитием его (>2.5-3.5 балла) и зоне астенической группы соматотипов (1.0-2.0 балла). Такой характер динамики соматотипологических изменений жирового компонента у проноградов соответствовал отмеченному выше четкому уменьшению активного ростового процесса как по остальным соматическим признакам, так, в частности, по жиру.

При адаптации обезьян к экспериментальным условиям ортоградной позы статики и прямохождения соматотипологическая вариабельность по жировому компоненту у двух групп бипедов также увеличивалась. Причем, у Бипедов-2 она увеличивалась последовательно при переходе в период ускоренного роста (III) и дальше в IV период. По данным, представленным на рис. 57, такой характер изменений отражается в последовательном расширении диагностических зон распределения по жировому компоненту: во II периоде - 2 зоны, в III периоде - 3 зоны и в IV периоде - 4 зоны. Причем, в

отличие от проноградов, основной направленностью отмеченной динамики является нарастающее превалирование распределения жирового компонента по диагностическим зонам, соответствующим пропорциональному (>2.5-3.5 балла) и выше пропорционального (>3.5 балла) уровням развития.

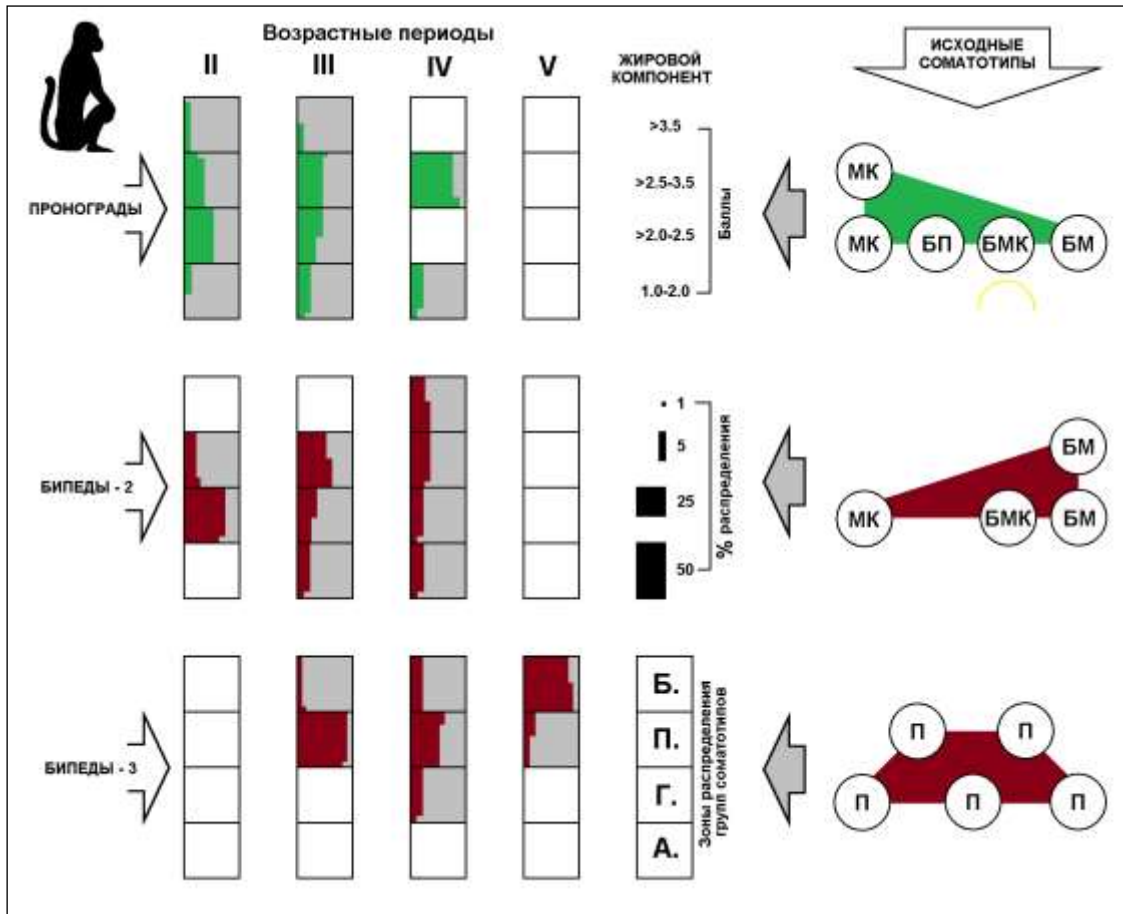


Рис. 7.19. Характеристика возрастной динамики соматотипологического распределения жирового компонента у бипедов и проноградов.

Слева представлены распределения индивидуальных данных по диагностическим зонам, соответствующим группам соматотипов (снизу вверх): астенический – А, грацильный – Г, пропорциональный – П, брюшной – Б. Затемненной частью зоны обозначен весь диапазон распределения, а цветное поле соответствует его процентному соотношению. Справа представлены исходные соматотипы у обезьян экспериментальных групп.

Принципиально аналогичной определялась динамика по жировому компоненту у Бипедов-3. При этом отмеченная выше направленность по Бипедам-2 становилась еще более выраженной. При переходе из IV возрастного периода в период физической зрелости (V) основной зоной распределения по жировому компоненту становилась зона, которая соответствует группе брюшных соматотипов, характеризующаяся высоким уровнем развития жирового компонента (>3.5 балла).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о разнонаправленном характере динамики формирования соматотипологической характеристики обезьян по развитию жирового компонента в зависимости от экспериментальных условий. Развитие в условиях проноградской позы статически соответствует снижению общего потенциала ростовых процессов сопровождается уменьшением жирового компонента в целом. И, наоборот, усиление ростовых процессов в условиях экспериментальной бипедии сочетается с прогрессивным увеличением развития и по жировому компоненту.

Следует отметить и общее динамическое проявление изменений соматотипологической характеристики по двум экспериментальным условиям. Это усиление вариабельности по жировому компоненту и у проноградов, и у бипедов. В обоих экспериментальных условиях усиление соматотипологической вариабельности жирового компонента определяет как бы промежуточный этап выработки стратегии морфологической адаптации ростового процесса по жировому компоненту. Поэтому этот этап проявляется в сходной динамической характеристике. Но по прохождению данного этапа выявляется уже четко выраженная разнонаправленность в реализации стратегии развития организма в альтернативных условиях позы и локомоции.

Аналогично жировому компоненту сходными этапными особенностями направленности характеризуется динамика складывающихся соматотипологических отношений между костными и мышечными компонентами тела. Также как и по жировому компоненту, выделяется начальный промежуточный этап увеличения соматотипологической вариабельности развития этих компонентов. По данным, представленным на рис. 7.20, у проноградов исходно двухмерное соотношение мышечного и костного компонентов тела последовательно переходит во II периоде в четырехмерное (соответствует количеству заштрихованных квадратов), в III периоде - в трехмерное, а с завершением экспериментального воздействия и переходом в IV период - в одномерное, которое соответствует по степени развития костного и мышечного компонента пропорциональному варианту соматотипов.

Еще более выраженной вариабельностью по анализируемому соотношению характеризуется развитие бипедов. Так, у Бипедов-2 на промежуточном этапе (II период) вариабельность увеличивается до 5 вариантов (при исходных двух), после чего последовательно уменьшается - в III периоде до четырех вариантов и в начале IV периода до трех. Еще рельефнее описанная направленность выявляется по Бипедам-3, которые в отличие от предыдущих двух экспериментальных групп, наблюдались с III периода вплоть до периода физической зрелости (V). При исходном одновариантном пропорциональном соотношении мышечного и костного компонентов тела вариабельность его в III периоде увеличивалась до 5-и вариантов, после чего также снижалась - в IV периоде до 4-х, а в V периоде до 2-х вариантов.

Что касается генеральной направленности возрастной динамики соматотипологической характеристики развития костного и мышечного компонентов тела, то следует выделить два основных момента. Первый, по-видимому, связан с видовыми особенностями реализации ростового процесса в установлении определенного соотношения развития костного и мышечного компонентов. Эта особенность отмечалась выше при анализе соматотипологической характеристики возрастной динамики физического развития обезьян - проявление в ростовой реализации пропорциональности развития костей и мышц. И действительно, по всем трем экспериментальным группам и независимо от поздних условий развития прослеживается такая же особенность и по соматотипологической характеристике.

Второй момент определяет расхождение между проноградами и бипедами и лежит в основе стратегии морфологической адаптации развивающегося организма в разных поздних условиях влияния силы тяжести. У проноградов это известная степень редукции этого развития, которая вполне соответствует относительному снижению ростового потенциала. Несмотря на то, что по всей возрастной динамике в условиях проноградской поздней статики и четвероногой локомоции кости и мышцы, хотя и отставая от нормативного уровня, прогрессивно растут, общий уровень развития костного и мышечного компонентов уменьшается. В связи с этим следует напомнить, что пронограды в исходном состоянии (до эксперимента) характеризовались в большинстве высоким развитием костного и мышечного компонентов тела, соматотипологическое соотношение которых соответствовало мускульно-костным вариантам. Поэтому переход проноградов к пропорциональному варианту в IV периоде можно рассматривать как определенную регрессивную направленность по степени развития этих двух компонентов.

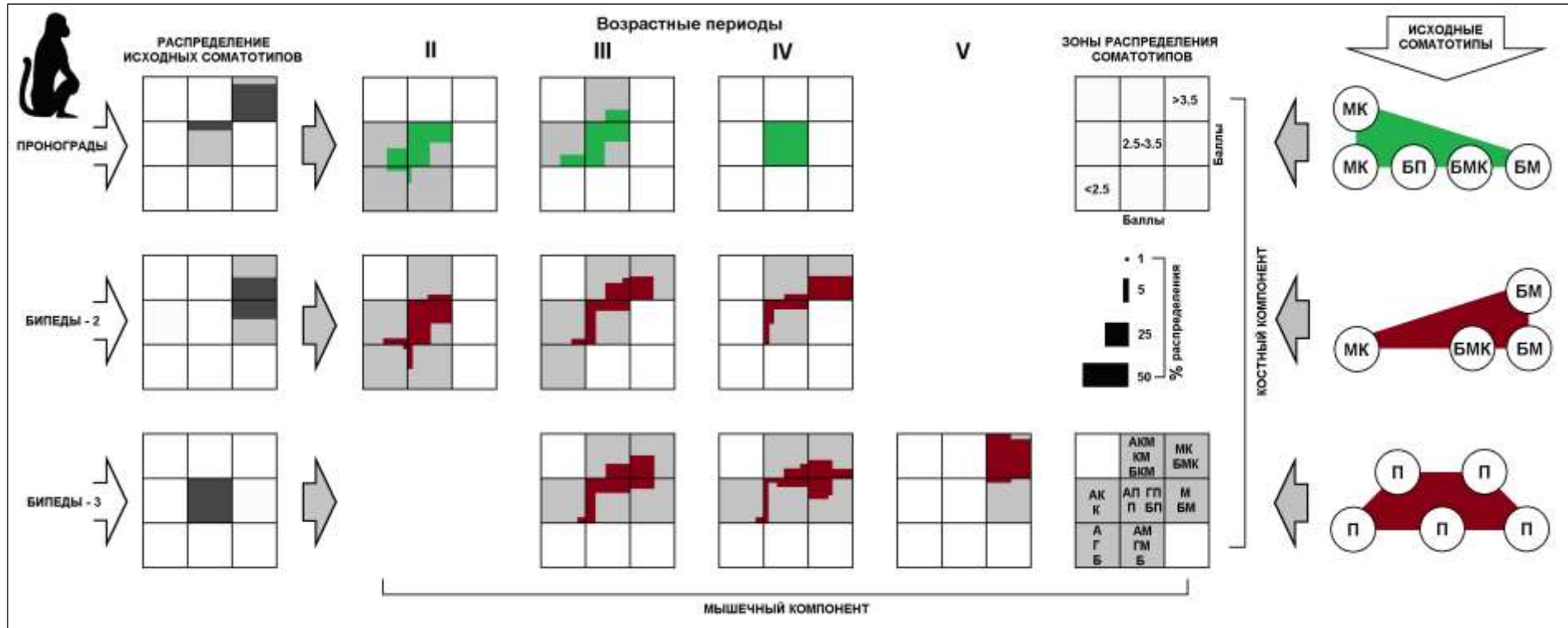


Рис. 7.20. Характеристика возрастной динамики соматотипологического распределения по соотношению костного и мышечного компонентов у бипедов и проноградов.

Слева представлены распределения индивидуальных данных в матричных полях соматотипов по соотношению костного и мышечного компонентов.

Обозначения соматотипов: астенический – А, астенический пропорциональный – АП, астенический костный – АК, астенический мускульный – АМ, астенический костно-мускульный – АКМ, гипотрофический пропорциональный – ГП, грацильный – Г, грацильный мускульный – ГМ, чистый пропорциональный – П, костный – К, костно-мускульный – КМ, мускульно-костный – МК, мускульный – М, брюшной пропорциональный – БП, брюшной – Б, брюшной мускульно-костный – БМК, брюшной костно-мускульный – БКМ, брюшной мускульный (подробнее см. в Очерке 6, табл. 6.8 и 6.9).

Остальные обозначения те же, что на рис. 7.19.

В отличие от проноградов, у бипедов соответственно значительно более выраженной, по сравнению с нормативной выборкой обезьян, реализации ростового потенциала отмечается и прогрессивная направленность не только в отдельном усилении развития мышечного и костного компонентов тела, но и в достижении конечного наиболее сильного варианта и по их соотношению.

Описанные соматотипологические особенности динамики физического развития отдельно по компонентам достаточно четко проявляются и при характеристике целостного соматотипа. На рисунке 7.21 приведены сравнительные данные по динамической характеристике дивергенции соматотипов по общей выборке обезьян и по экспериментальным группам (бипеды и пронограды). Уместно повториться, что наиболее вероятностной группой промежуточных и конечных соматотипов на протяжении предефинитивной и дефинитивной стадий развития у обезьян (зачерненные столбики), содержащихся в обычных условиях двигательного режима, являются пропорциональные (ГП и П) и мускульно-костные (МК, БМК) варианты соматотипов. В эту же группу входит и костно-мускульный соматотип (КМ), являющийся в значительной мере промежуточным или ростовым вариантом.

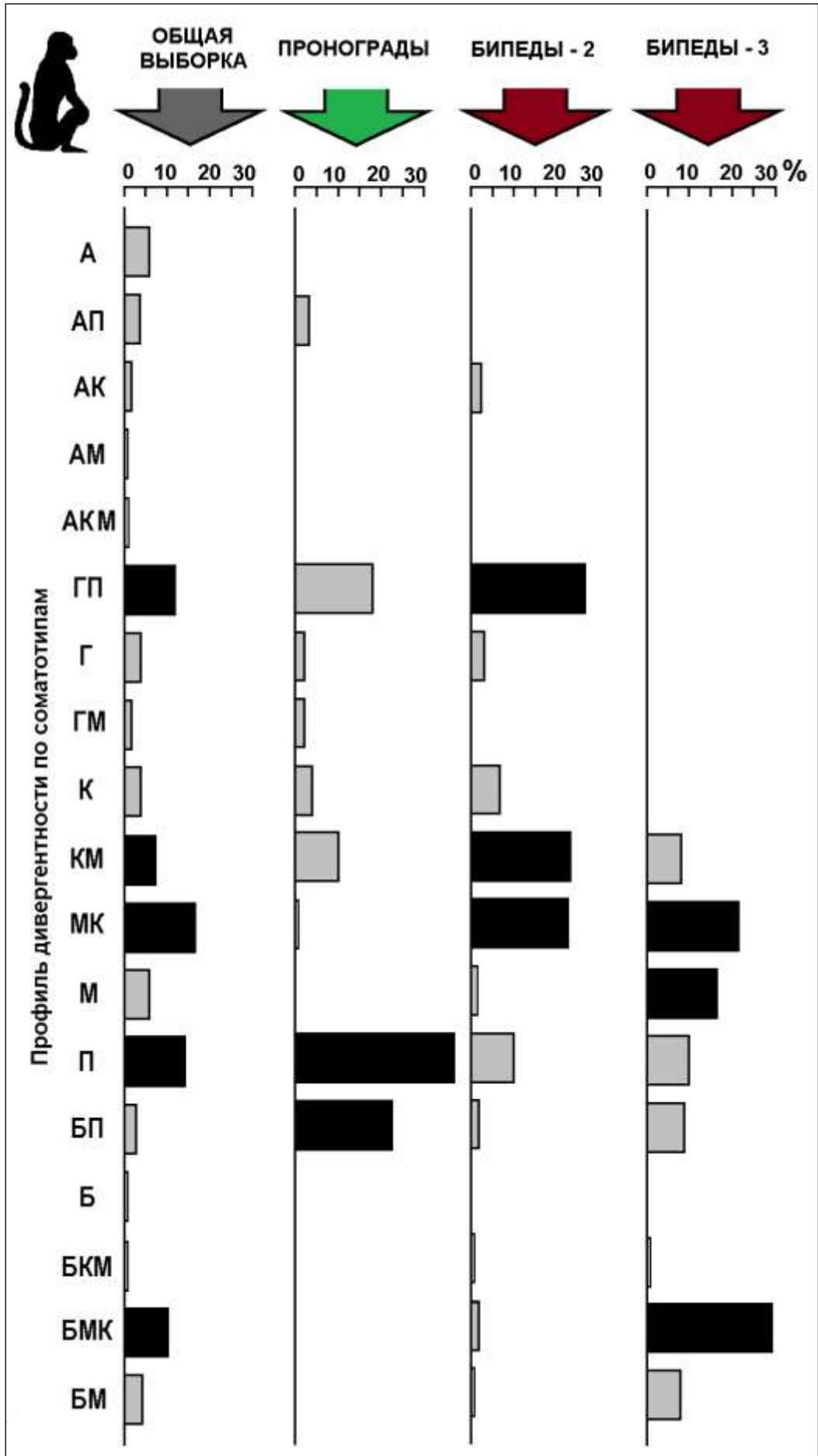
Развитие в условиях проноградской статики и четвероногой локомоции сопровождается явным сдвигом по нормативной шкале соматотипов в сторону преобладания пропорционального варианта (П и БП). Развитие же обезьян в условиях относительно усилившегося влияния силы тяжести на скелет и мышечную систему в условиях экспериментальной бипедии характеризуется выраженным сдвигом по шкале соматотипов в сторону превалирования "сильных" типов с развитием выше среднего жирового, костного и мышечного компонентов (МК и БМК).

При этом следует подчеркнуть достаточное представительство и пропорционального варианта соматотипа, что особенно заметно по группе растущих Бипедов-2. Тогда как у закончивших рост и вышедших на дефинитивный уровень своего физического развития Бипедов-3 отмечается явное превалирование брюшного мускульно-костного соматотипа (БМК). Еще одной соматотипологической особенностью растущих и закончивших свой рост бипедов является определенное соотношение по костно-мускульному (КМ) и мускульному (М) типам. Промежуточный характер соматической конституции у молодых Бипедов-2 определяется значительным представительством "ростового" КМ типа.

У взрослых Бипедов-3 при более позднем включении в процесс развития условий бипедии выявляется явное превалирование чисто мускульного варианта (М типа) соматической адаптации. Последнее согласуется с отмеченным выше наиболее выраженным проявлением морфологической адаптации к бипедии по мышечной системе, особенно по всем мышцам нижних конечностей.

Рис. 7.21. Сравнительная характеристика динамики переходов соматотипов по нормативной выборке обезьян и экспериментальным группам (бипеды и пронограды).

Обозначения те же, что на рис. 7.20.





### 7.5. Соматический профиль физического развития у бипедов и проноградов

Отмеченные различия соматических характеристик роста и развития основных компонентов тела и становления их соматотипологических соотношений при реализации ростового процесса в качественно различных условиях позной статики и локомоции очень рельефно проявляются в возрастной динамике интегрального показателя общего уровня развития организма в целом - соматического профиля физического развития (СПФР) - рис. 60. Сравнительно с нормативной группой обезьян у всех бипедов по всем соответствующим возрастным периодам отмечается более высокий уровень данного показателя.

Наряду с этим, уровень СПФР у проноградов отражает нарастающее отставание физического развития сравнительно с нормативной группой и еще более выражено по сравнению с обеими группами бипедов. Столь выразительные различия свидетельствуют о несомненном значении характера адаптации к гравитационному фактору, связанному с поздними условиями его реализации, на общий ростовой процесс.

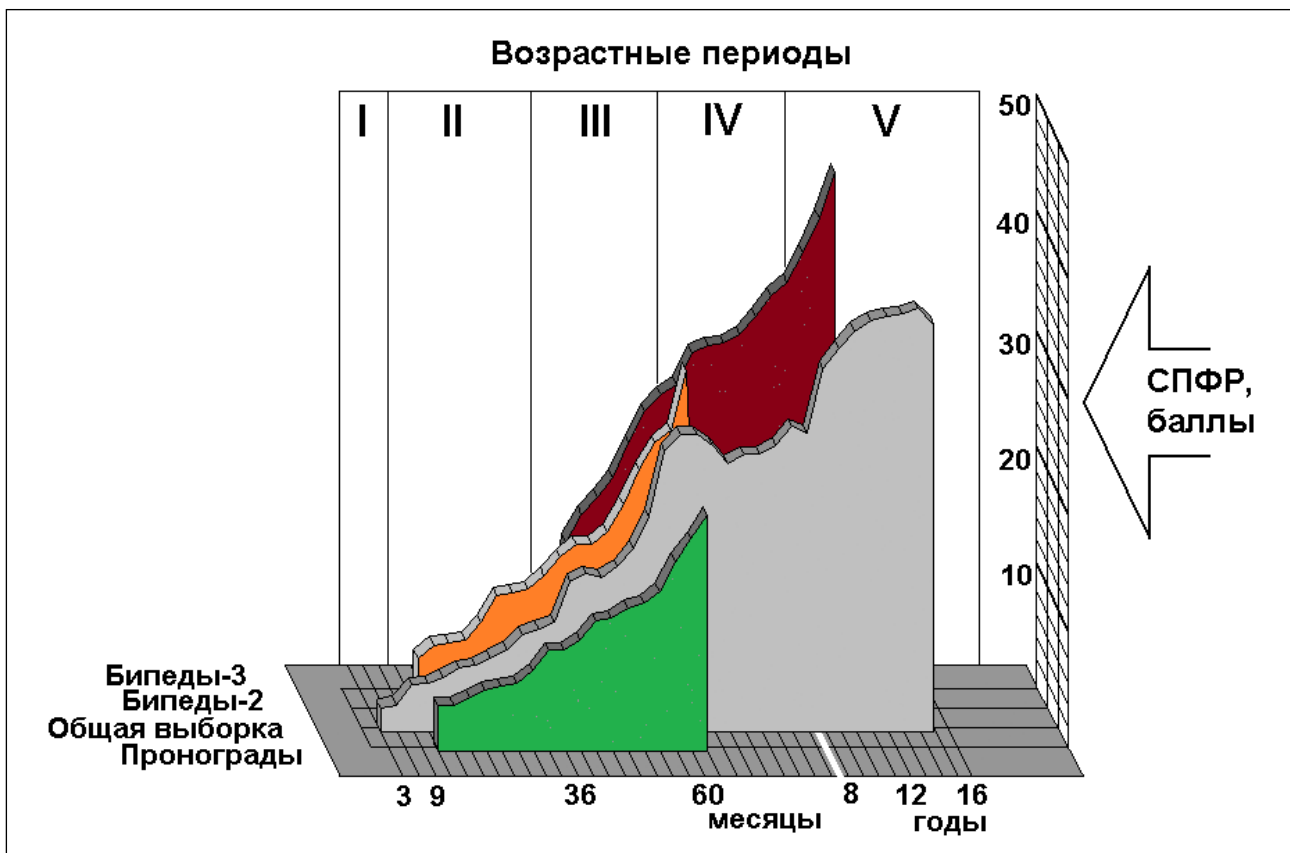


Рис. 7.22. Сравнительная характеристика динамики соматического профиля физического развития (СПФР) по нормативной выборке (общая группа) у бипедов и проноградов.

### 7.6. Морфологические проявления адаптации позвоночника у обезьян к условиям бипедии

Особо следует остановиться на одном из наиболее ярких антропоморфных признаков строения осевого скелета прямоходящего человека, который определяется характерной геометрией позвоночника. Последняя, как известно, представлена определенной

последовательностью выраженных изгибов позвоночной линии - шейным лордозом, грудным кифозом, поясничным лордозом и сакральным кифозом (рис. 7.23).

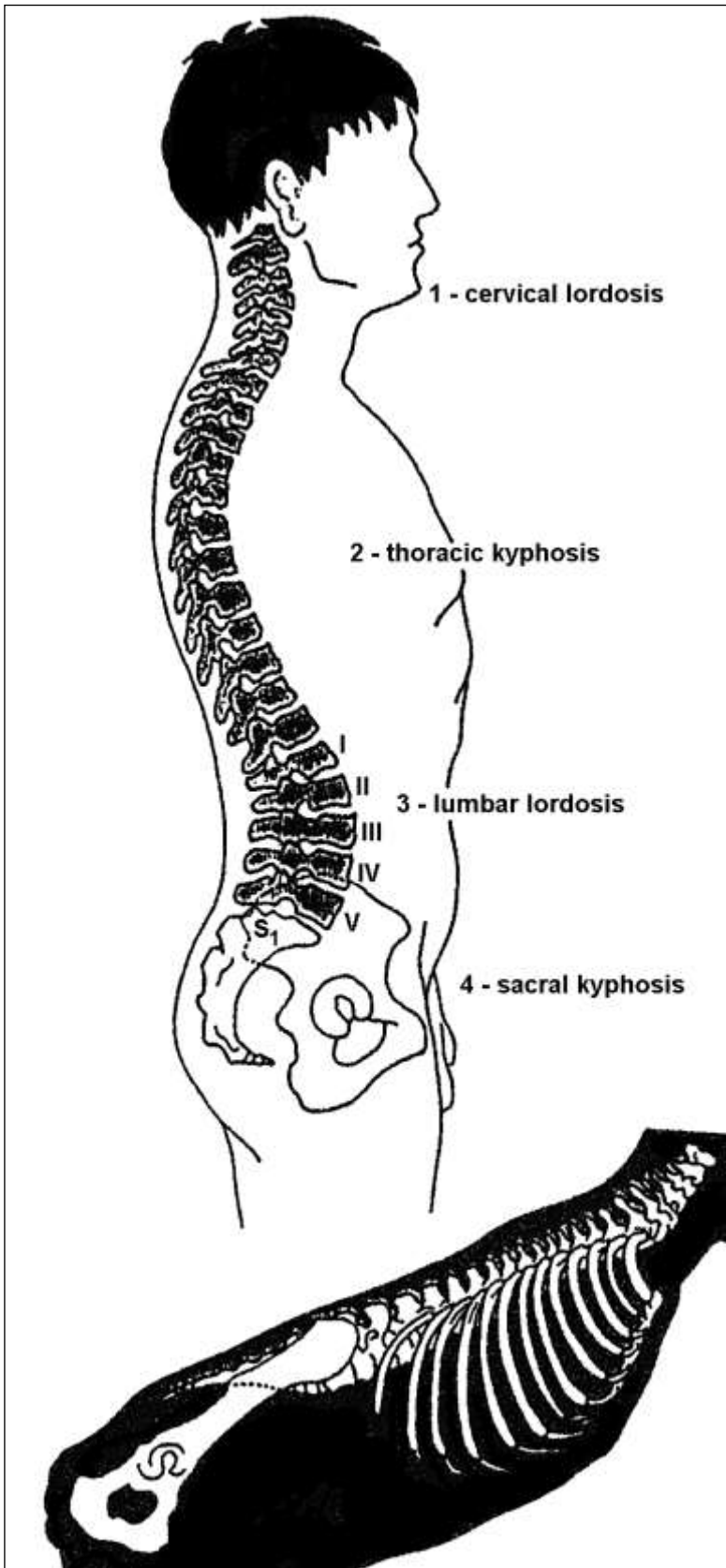


Рис. 7.23. Кривизна позвоночника у человека и шимпанзе (внизу). Внизу для сравнения приведено схематическое изображение осевого скелета шимпанзе.

По этому признаку человек принципиально отличается от четвероногих животных, у которых позвоночная линия по грудному и поясничному отделам представляет дугу с выпуклостью, обращенной в дорсальном направлении. Выраженность же характерных для человека изгибов позвоночника усиливается по мере роста и возрастной адаптации к прямохождению, переход к которому наступает к концу первого года жизни, а возможность поддержания устойчивой ортоградной позы статики и освоение в этих условиях всего многообразия основных форм бипедальной локомоции продолжается еще более значительное время [Аршавский, 1967].

Во всяком случае, возрастная динамика формирования характерной геометрии позвоночника у человека с очевидностью связывается с переходом его к прямохождению и усилением весовой нагрузки на осевой скелет. В связи с этим несомненный интерес представляют данные по сравнительной характеристике геометрии позвоночника у приматов и, особенно, о влиянии на ее изменение той или иной степени бипедальной локомоции у обезьян [Наума, 1986а,б].

В проведенных нами исследованиях показано, что уже на протяжении первых месяцев после перевода обезьян в постоянные условия экспериментальной бипедии появляются характерные для ортоградной позы статики признаки осанки тела, которые в дальнейшем отчетливо усиливаются. У бипедов отмечалось постепенное полное выпрямление туловища и нижних конечностей. При этом по заднему контуру тела отчетливо прослеживались характерные изгибы позвоночника - грудной кифоз и поясничный лордоз (рис. 7.24). Характеристики ортоградной позы у обезьян в дальнейшем становились еще более рельефными при ходьбе и беге [Белкания, Дарцмелия, 1983].



Рис. 7.24. Характерные статические позы и особенности осанки у обезьян-бипедов при стоянии..

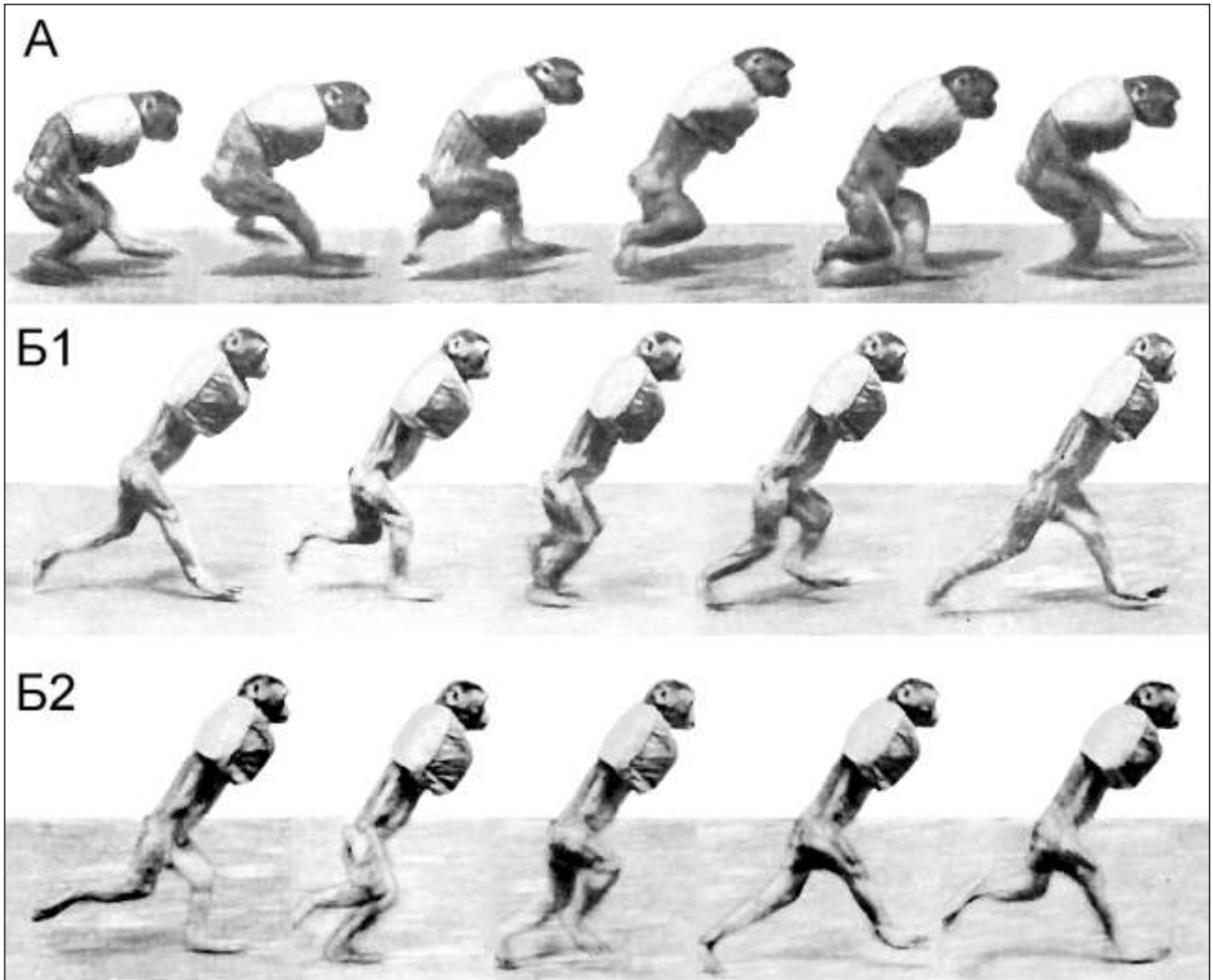
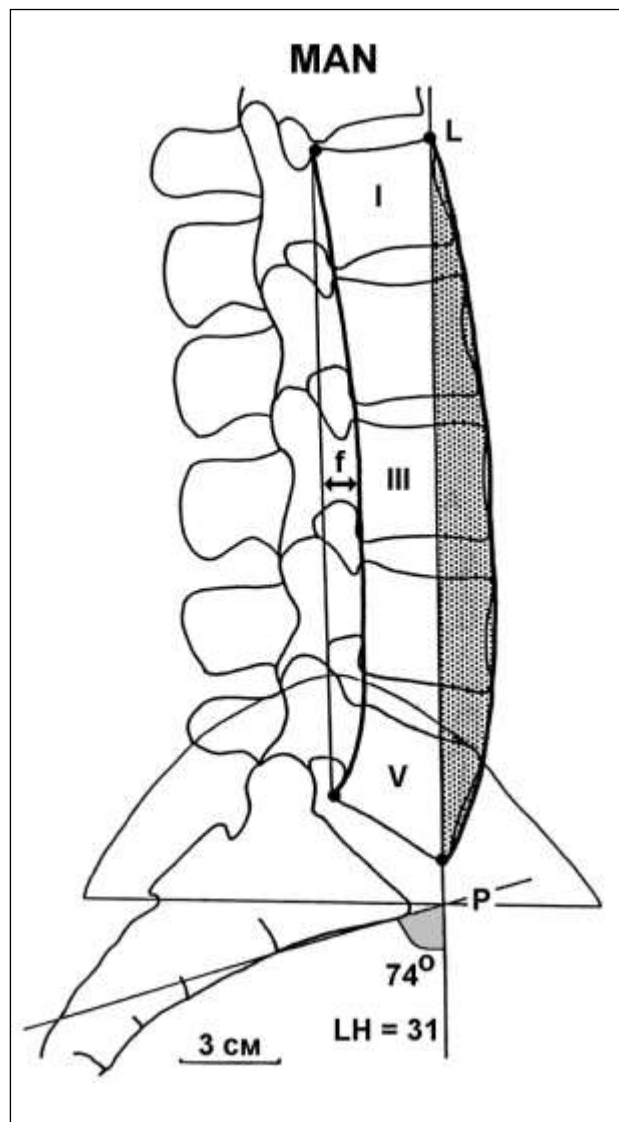


Рис. 7.25. Кинограмма свободного бега обезьяны через 1 час (А) после перевода в условия в условия ортоградной статики и прямохождения, Б1 и Б2 – через 1 месяц пребывания в условиях экспериментальной бипедии.  
Циклическая последовательность кадров слева направо и сверху вниз (по Б1-Б2).

При общем обзорном анализе рентгенограмм скелета бипедов в геометрии позвоночника выявлялись выраженные рентгеноанатомические различия с контрольными обезьянами [Белкания, Курочкин, Рахманов и др., 1987]. У бипедов отмечалась четкая тенденция к усилению лордоза, что является характерной особенностью позвоночника прямоходящего человека. Для объективной оценки выраженности поясничного лордоза проведено измерение максимального отклонения поясничной дуги ( $f$ ), которое является показателем выраженности лордоза в поясничном отделе позвоночника (рис.7.26).

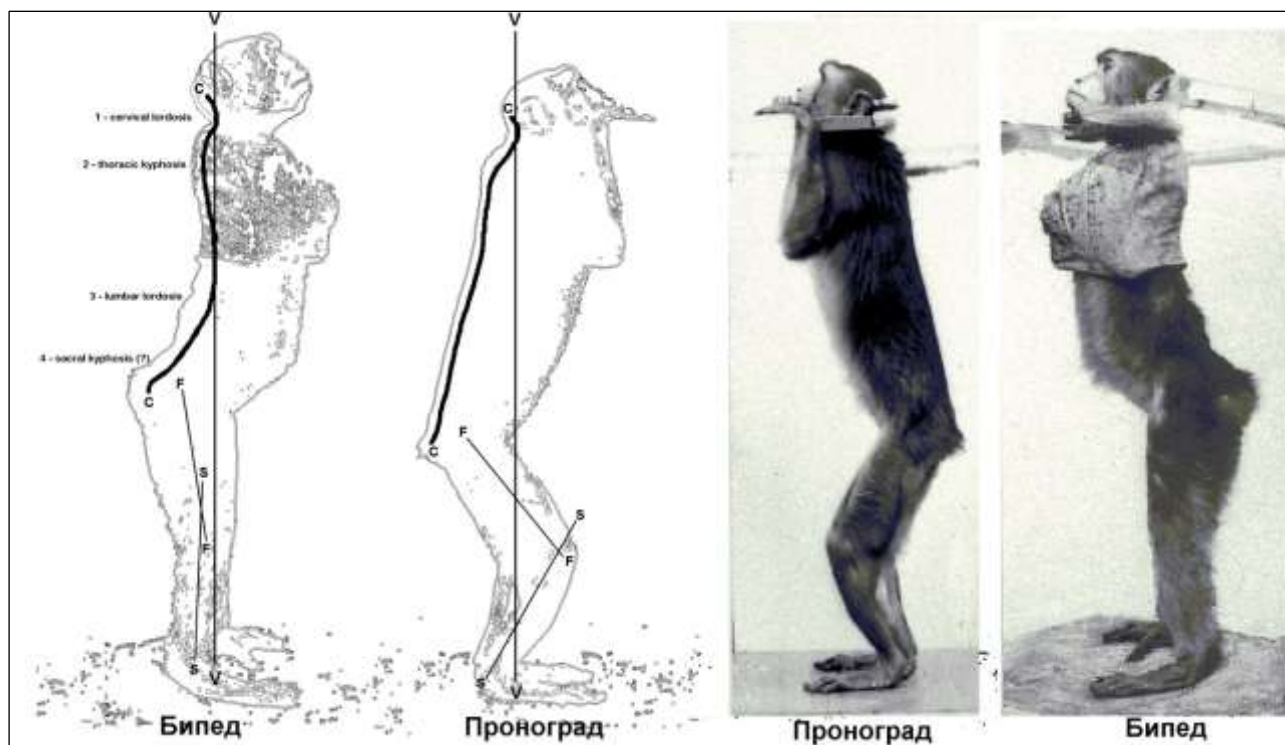
Рис. 7.26. Схематическое изображение рентгенографических боковых проекций поясничного и крестцового отделов позвоночника у обезьяны-бипеда (ТНК) и человека (МАН) и определения «Р-угла» (по Shults), индекса поясничного лордоза « $f$ » (по De Seze) и индекса площади лордоза (тонируется точками) в условиях бипедального прямохождения [Науама, 1983-1986].



Средняя величина этого показателя у контрольных обезьян, содержащихся в обычных условиях двигательного режима, составляла  $1.5 \pm 0.5$  мм. Через 8 месяцев содержания в экспериментальных условиях прямохождения отклонение поясничной дуги увеличивалось до  $4.5 \pm 0.8$  мм ( $P < 0.02$ ), а через 11-12 месяцев показатель выраженности поясничного лордоза ( $f$ ) увеличивался до  $10.0 \pm 0.9$  мм ( $P < 0.001$ ). У контрольных обезьян за время наблюдений этот показатель практически не изменялся.

Степень выраженности поясничного лордоза у обезьян-бипедов еще больше усиливалась, по сравнению с контрольными животными, на рентгенограммах скелета при свободном стоянии обезьян в приматологическом станке (рис. 7.27). Помимо лордоза, при рентгенографии обезьян в условиях свободного стояния между бипедами и контрольными животными выявлялись четкие различия и по соотношению основных элементов опорного скелета и конечностей. Если контрольные животные стояли на полусогнутых ногах с наклоненным вперед туловищем, то у бипедов отмечалась четкая вертикализация тела с совмещением по вертикали длинной оси бедра и позвоночника, что характерно для ортоградной позы человека.

Рис. 7.27. Внешнее проявление особенностей осанки (справа) и геометрии позвоночника и на схематическом изображении боковых проекций поясничного и крестцового отделов позвоночника (слева) у обезьян-бипедов и обезьян-проноградов при тестовом стоянии в полный рост в приматологическом кресле.



Важно отметить, что у обезьян-бипедов через 8, 11-12 месяцев и 2 года эксперимента в позвоночнике не отмечалось дегенеративных изменений в отличие от данных, полученных другими авторами в экспериментах с крысами-бипедами [Jamada, Sakamoto, Sato, 1960]. У крыс в связи с отсутствием вертикализации туловища и фиксационной установкой его в поясничном отделе в плоскости, больше приближающейся к горизонтали, угол между длинными осями позвоночника и бедра практически не увеличивался. Такое вынужденное положение позвоночника сопровождалось специфической нагрузкой на связочно-суставный аппарат, что приводило к развитию дегенеративных изменений, особенно выраженных в межпозвоночных дисках. Неслучайно экспериментальная бипедия у крыс была использована в качестве модели деформирующего спондилоартроза [Jamada, Sakamoto, Sato, 1960].

В проведенных нами (совместно с Филенко, 1986-1987) исследованиях (неопубликованные данные) на нескольких пометах крыс, оказавшихся разного пола, при рождении по принятой методике накладывались лигатуры на передние конечности. Это не помешало копуляции крыс-бипедов, достигших половой зрелости, и развития последующей беременности у самок. Однако грубые деформации костей таза сделали невозможными естественное родоразрешение у беременных самок. И это с учетом многоплодной беременности плодами малых размеров. В определенном приближении данный феномен можно экстраполировать, во-первых, на акушерскую патологию у женщин в связи с особенностями и состоянием малого таза, а, во-вторых, и с возможным влиянием на это состояние усилившейся осевой и рычажной нагрузки на осевой скелет, в том числе, и кости таза. Особенно актуальной и репродуктивно значимой такая нагрузка, связанная с особенностями двигательного поведения (бытовая, спортивная, режим дня и пр.), является у девочек в ростовом периоде.

Отсутствие подобным крысам изменений дегенеративного характера у обезьян является дополнительным свидетельством эволюционной подготовленности данного вида животных к переходу к полувертикальной и ортоградной статике, что определило, как было показано выше, ряд соответствующих и характерных морфологических преобразований в скелетно-мышечной системе при физическом развитии обезьян в экспериментальных условиях бипедии на протяжении нескольких лет.

В этом отношении очень интересные данные были получены при рентгеноанатомическом исследовании позвоночника у обезьян разного возраста, которые при дрессировке приучались к бипедальной локомоции [Науама, 1983, 1986a,b]. В этих исследованиях, как и в приведенных нами данных, было показано, что при бипедии у макака формируется типичный поясничный лордоз с одновременным увеличением угла наклона передней поверхности крестца к вертикальной оси тела. Причем, было показано, что степень выраженности такой трансформации в геометрии позвоночника усиливается по мере увеличения возраста обезьян и соответственно продолжительности пребывания в условиях бипедии.

Это хорошо видно по представленным [Науама, 1986a,b] схематическим изображениям рентгенограмм боковой проекции поясничного и крестцового отделов позвоночника у бипедов в условиях стояния в ортоградной (рис. 7.28, вверху) и проноградной позе (рис. 7.28, внизу). У обезьян в зависимости от длительности тренировочного периода бипедальной локомоции отмечается четкая антропоморфная направленность формирования поясничной дуги, характерной для поясничного лордоза с одновременным увеличением угла наклона крестца. О несомненном значении осевой нагрузки на скелет при ортоградной позной статике свидетельствует резкое усиление выраженности поясничного лордоза у бипедов на рентгенограммах позвоночника при стоянии в вертикальном положении тела.

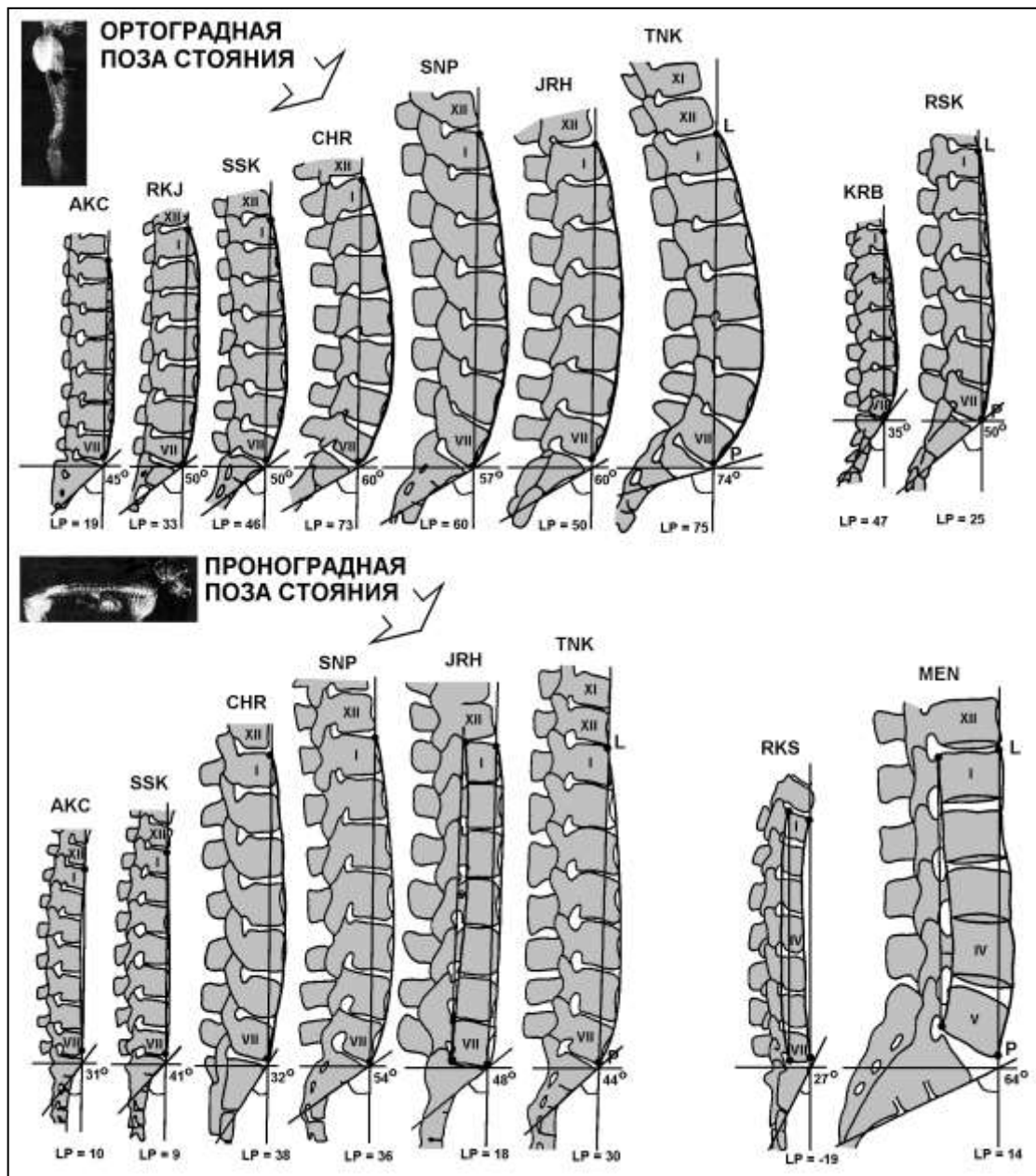


Рис. 7.28. Схематическое изображение боковых проекций поясничного и крестцового отделов позвоночника (рентгеновские снимки) у обезьян-бипедов в условиях ортоградной (вверху) и проноградной (внизу) позной статики по данным [Науама, 1986а,б].

Аналогичное явление определяется и у человека [Науама, 1986б]. Так, если при стоянии на четвереньках отклонения поясничной дуги составляют 7-8 мм, а наклон крестца от вертикали в  $64^{\circ}$ , то по рентгенограммам стоя - соответственно около 12 мм и  $74^{\circ}$ .

Таким образом, рассмотренные по нашим и другим исследованиям данные свидетельствуют о несомненном значении прямохождения в формировании характерной для ортоградной позной статики и бипедальной локомоции геометрии позвоночника. При этом важно подчеркнуть, что бипедия у обезьян позволяет воспроизвести необходимые условия для реализации антропоморфной направленности развития позвоночника и, в частности, формирование поясничного лордоза.

Следует отметить, что в этом процессе, по приведенным [Науама, 1986а,б] и нашим данным, прослеживаются две составляющие. Одна связана непосредственно с временной экспозицией самого воздействия - увеличение весовой нагрузки на скелет в условиях бипедии. С увеличением длительности воздействия лордоз становится и более выраженным. Другая составляющая - ростовая проявляется в зависимости от возрастного периода, в котором создаются условия повышенной осевой нагрузки на скелет.

Чем в более раннем возрасте и более длительно эти условия создаются, тем более выражено формируется и поясничный лордоз позвоночника. При завершенности процессов роста скелета вероятность формирования выраженного лордоза уменьшается. В известной мере формообразующее взаимодействие обозначенных выше составляющих ростового процесса в условиях позного усиления влияния силы тяжести достаточно четко прослеживалось и по самым разным соматическим признакам при сравнении разновозрастных групп бипедов в представленных нами данных по росту и физическому развитию обезьян в условиях бипедии.

Давая общую характеристику влияния на ростовой процесс специфической весовой нагрузки на скелетную и мышечную систему в условиях бипедальной статики и локомоции у обезьян, можно в дискуссионном плане рассмотреть следующие моменты. Известная степень предположительности в этом рассмотрении связана с определенной неполнотой данных по возрастной динамике адаптации обезьян к этим условиям. Так, ростовой процесс у Бипедов-2 охватывает полностью подростковый и пубертатный периоды и частично захватывает период завершения роста. Оставшаяся часть предефинитивной стадии развития с точки зрения оценки конечности данной стадии развития является особо важной. Об этом свидетельствуют рассмотренные нами выше понятия остановки роста и дефинитивной размерности соматических признаков.

С определенной степенью допущения недостающую часть возрастной динамики по предефинитивной и дефинитивной стадиям развития реконструирует соответствующая информация по Бипедам-3. Однако при этом следует иметь в виду, что начало эксперимента по этой группе животных совмещено с началом периода ускоренного роста. И отмеченные выше различия по динамике роста между двумя группами бипедов, хотя и не носили принципиальный характер, однако по ряду признаков выявляли существенные значения биологических особенностей собственно того или иного возрастного периода в соматических проявлениях адаптации к условиям экспериментальной бипедии. Все вышеизложенное определяет известную степень предположительности в общей характеристике влияния гравитационного фактора на ростовой процесс.

В литературе давно устоялось представление о том, что гравитация в процессе эволюции наземных позвоночных животных явилась одним из самых сильных факторов давления в естественном отборе, который определил конечность животных по массе и линейным размерам тела [Северцев, 1939; Зенкевич, 1944; Дубинин, Ваулина, 1976; Газенко, Парфенов,



1982; Парфенов, 1982]. Обращение к этому положению связано со своеобразной динамикой изменений массы и длины тела у Бипедов-3 на протяжении большей части предефинитивной стадии и в дефинитивном периоде.

С одной стороны, усиление гравитационной нагрузки, несомненно, увеличило скорость роста по этим соматическим параметрам. Такое увеличение скорости роста позволило достигнуть верхнего уровня видового диапазона фенотипической реализации физического развития по массе и длине тела. Однако это реальное ускорение роста не отразилось на временных характеристиках собственно кривой роста. Об этом свидетельствовало практически параллельное расположение повышенного уровня этих параметров относительно контрольной выборки (см. рис. 7.4). Другими словами, экспериментальные условия, существенно изменив уровень развития по массе и длине тела, не отразились на общем характере конечной части кривой роста, включая отсутствие возрастного сдвига по моменту остановки роста. Принципиально сходный характер кривой роста выявляется и по практически всем костным признакам, которые, несомненно, являются составляющими линейной размерности организма.

Таким образом, в самом повышении уровня развития организма по массе и длине тела выявляется фенотипический динамизм роста, тогда как отсутствие различий по времени остановки роста у бипедов и не бипедов в определенной мере отражает консерватизм генетической программы, обеспечивающей рост линейных размеров организма. Это в известной мере ассоциируется с рассмотренным выше положением об эволюционной обусловленности конечности общих линейных размеров тела и значении в этом гравитационного фактора.

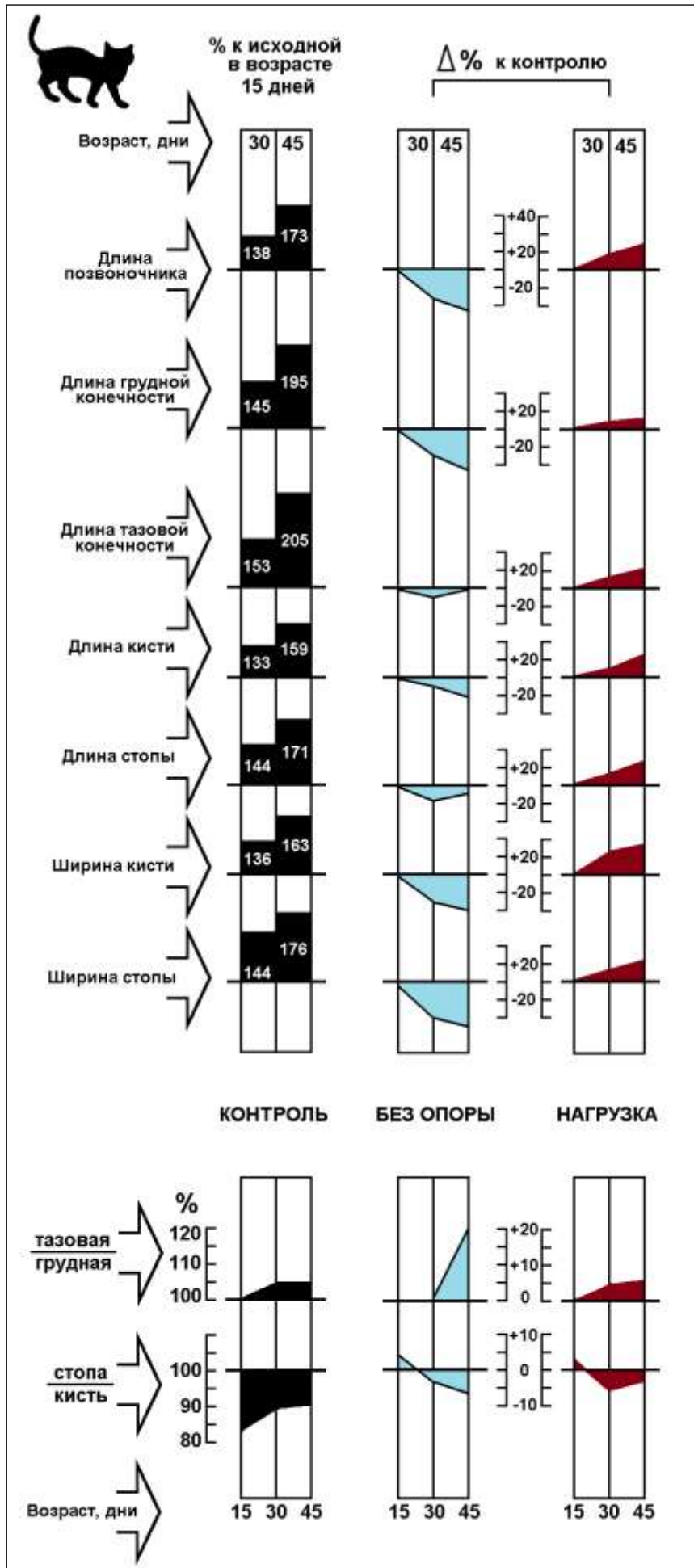
Своеобразно проявилось влияние гравитационного фактора на ростовой процесс мышц. Прежде всего, это значительно более выраженная по сравнению со всеми другими соматическими признаками реализация у бипедов верхнего предела фенотипической изменчивости в конкретных экспериментальных условиях. Кроме того, это наиболее выраженное и длительно поддерживаемое увеличение скорости роста мышц. Но главное - это определенная и характерная диспропорциональность (или асимметрия) развития мышц верхних и нижних конечностей.

Подобная особенность проявляется и по костям, но не столь выразительно как по мышцам. Такая диспропорциональность развития отражалась в характерной направленности изменений поперечной асимметрии развития верхних и нижних конечностей и в полной мере ассоциировалась с уменьшением функциональной нагрузки на нижние конечности в экспериментальных условиях проноградной позной статики и увеличением этой нагрузки в условиях бипедии.

Следует подчеркнуть, что для формирования поперечной асимметрии в развитии верхних и нижних конечностей у обезьян-бипедов особое значение имело не просто увеличение весовой составляющей, а совмещение ее вектора с длинной осью тела. Такое заключение подтверждается сопоставлением полученных нами данных по пронограммам и бипедам с имеющимися данными [Данилова, Свиридов, 1953] по характеристике развития скелета кошек в условиях экспериментально измененной нагрузки.

В одной серии экспериментов котята развивались в условиях выключения опоры в специальных гамачках, в другой - при повышении нагрузки подвешиванием груза. Экспериментальные данные сопоставлялись с контрольными характеристиками развития кошек в обычных условиях. Для удобства сопоставления рассматриваемые данные [Данилова, Свиридов, 1953] приводятся в обработке, соответствующей форме представления иллюстративного материала по нашим исследованиям (рис. 7.29).

Рис. 7.29. Динамика развития костного компонента (вверху) и его поперечной асимметрии (внизу) у кошек при развитии в экспериментальных условиях повышенной и пониженной весовой нагрузки на конечности (по данным – Данилова, Свиридов, 1953).



Как видно из представленных на рисунке данных, у кошек в обычных условиях развития до 45 дней отмечался прогрессивный рост по всем составляющим скелета. В безопорных условиях уровень развития скелета заметно снижался, тогда как в условиях дополнительной весовой нагрузки развитие скелета было выше контрольного.

В принципе аналогичная разнонаправленность развития скелета получена и нами у проноградов и бипедов. Однако поздние изменения условий влияния весовой составляющей гравитационного фактора сопровождались выраженной и определенной разнонаправленностью формирования поперечной асимметрии. В рассматриваемых данных [Данилова, Свиридов, 1953] по росту кошек в условиях измененной весовой нагрузки, фактически при одной и той же позе, изменения поперечной асимметрии были однонаправленными (рис. 66, внизу). Проведенное сопоставление свидетельствует о более существенном значении именно поздних условий влияния весовой составляющей гравитационного фактора, что и было показано у обезьян-проноградов и обезьян-бипедов. При этом помимо положения вектора силы тяжести относительно длинной оси тела, следует учитывать и различия в соотношении весовой нагрузки и площади опоры, которые принципиально различаются у обезьян в условиях квадрипедальной и бипедальной форм локомоции.

Значение именно статической (позной) составляющей гравитационной нагрузки подчеркивается тем, что у обезьян-проноградов при сохранении в достаточном объеме общей локомоторной активности соматические изменения вполне сопоставимы с имеющимися многочисленными данными по модели клиностатической гипокинезии у человека, обезьян и других видов животных [Генин, Сорокин, 1969; Дорфман, Черданцев, 1977]. Такое представление согласуется и с данными, полученными на модели с наклонным вывешиванием обезьян, при котором уменьшалась гравитационная (весовая) нагрузка на конечности [Белкания, Разумеев, Лапин, 1974; Белкания, 1982]. И хотя сохранялась обычная двигательная активность, однако уровень экстензорного (антигравитационного) напряжения разгибательной мускулатуры значительно снижался, что сопровождалось и характерной сгибательной установкой позы в покое и при передвижении.

Своеобразно гравитационный фактор включался в ростовой процесс формирования соматической конституции. Относительное усиление его влияния подчеркивает основную направленность этого процесса на формирование пропорциональных вариантов с высоким уровнем развития основных компонентов тела - "сильных" конституциональных типов. При этом важно отметить, что формирование конечного соотношения основных компонентов тела у бипедов наступает сравнительно быстро и стабильно поддерживается на протяжении последующей возрастной динамики. Относительное уменьшение влияния гравитационного фактора у проноградов в значительной мере редуцирует как соматотипологическую вариантность, так и возможность формирования по соответствующим возрастным периодам конечных вариантов соматотипов с развитыми основными компонентами тела.

Таким образом, рассмотренные нами данные свидетельствуют о том, что относительно изменившаяся гравитационная нагрузка на осевой скелет в экспериментальных условиях проноградской и бипедальной позной статики у обезьян в процессе роста приводит к взаимосвязанным и определенно направленным изменениям в мышечной и костной системах скелета, особенно выраженных для таза и нижних конечностей.

В целом следует отметить, что в условиях прямохождения у обезьян в процессе роста подчеркиваются характерные для ортоградской статики характеристики осевого скелета и мышечной системы. Основной направленностью данной асимметрии является преимущественное развитие костно-мышечной системы таза и нижних конечностей, что характерно для прямоходящего человека [Ковешникова, 1951; Аршавский, 1967] и является одним из базовых элементов его конституциональных видовых особенностей. Наряду с этим в условиях проноградской позной статики и четвероногой локомоции отмеченные признаки у обезьян практически нивелируются. Это является дополнительным свидетельством

значимости поздних условий реализации влияния силы тяжести в процессе роста и развития на формирование соответствующих конституциональных особенностей.

### **7.7. Рудиментация шерстного покрова как соматическое проявление организменной адаптации у обезьян к условиям бипедии**

Особо следует отметить у обезьян-бипедов соматическое проявление адаптации по одной из базовых в иерархии биологической регуляций – терморегуляции, которое выразилось в рудиментации шерстного покрова тела, особенно выраженной на туловище. Следует подчеркнуть что этот феномен проявлялся на фоне отличной физической кондиции обезьян-бипедов. Об этом объективно свидетельствовал и более высокая скорость роста основных соматических компонентов тела (котный, мышечный, жировой), более «крепкие» соматотипы и более высокий интегральный показатель по соматическому профилю физического развития (СПФР) по сравнению с обезьянами в обычных условиях содержания, а тем более по сравнению с обезьянами-проноградями (см. рис. 6.13 и рис. 7.22).

На рисунках 7.30 и 7.31 видны остатки шерстного покрова на наружных поверхностях конечностей и вокруг «седалищных мозолей» у обезьяны-бипеда (животное в наркозе). На среднем изображении хорошо прослеживается рельеф длинных мышц спины – основных мышц удерживающих корпус тела в вертикальном положении при прямохождении и бипедальной локомоции у обезьян, в том числе, и бипедов. На увеличенном изображении (рис. 7.31) хорошо видны рудиментация шерстного покрова на затылке, задней поверхности шеи и спины с контурированием рельефа кожных складок, остатки шерсти на пояснице и вокруг седалищных мозолей..

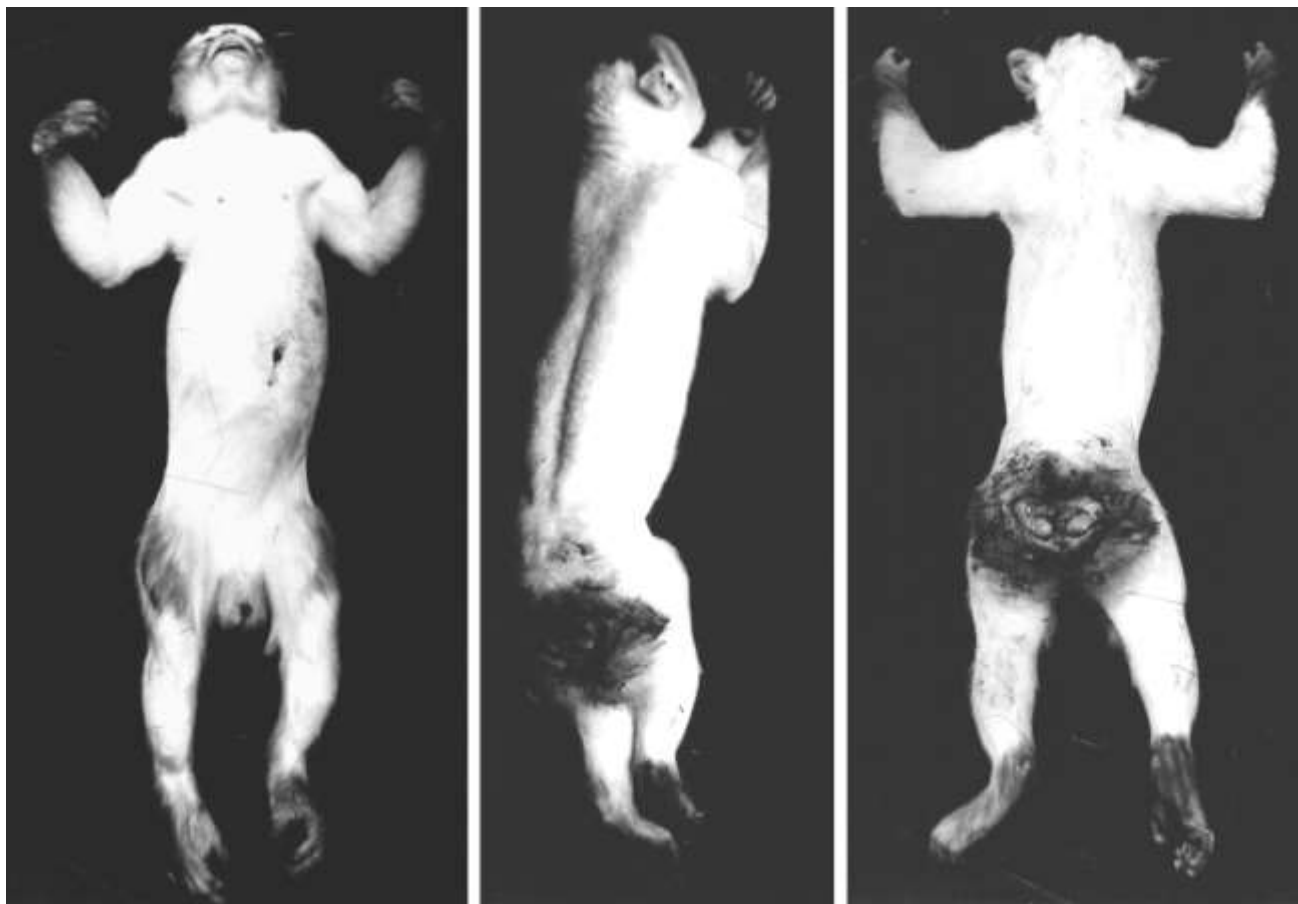


Рис. 7.30. Потеря шерстного покрова у обезьян как проявление терморегуляторной адаптации к условиям бипедии.

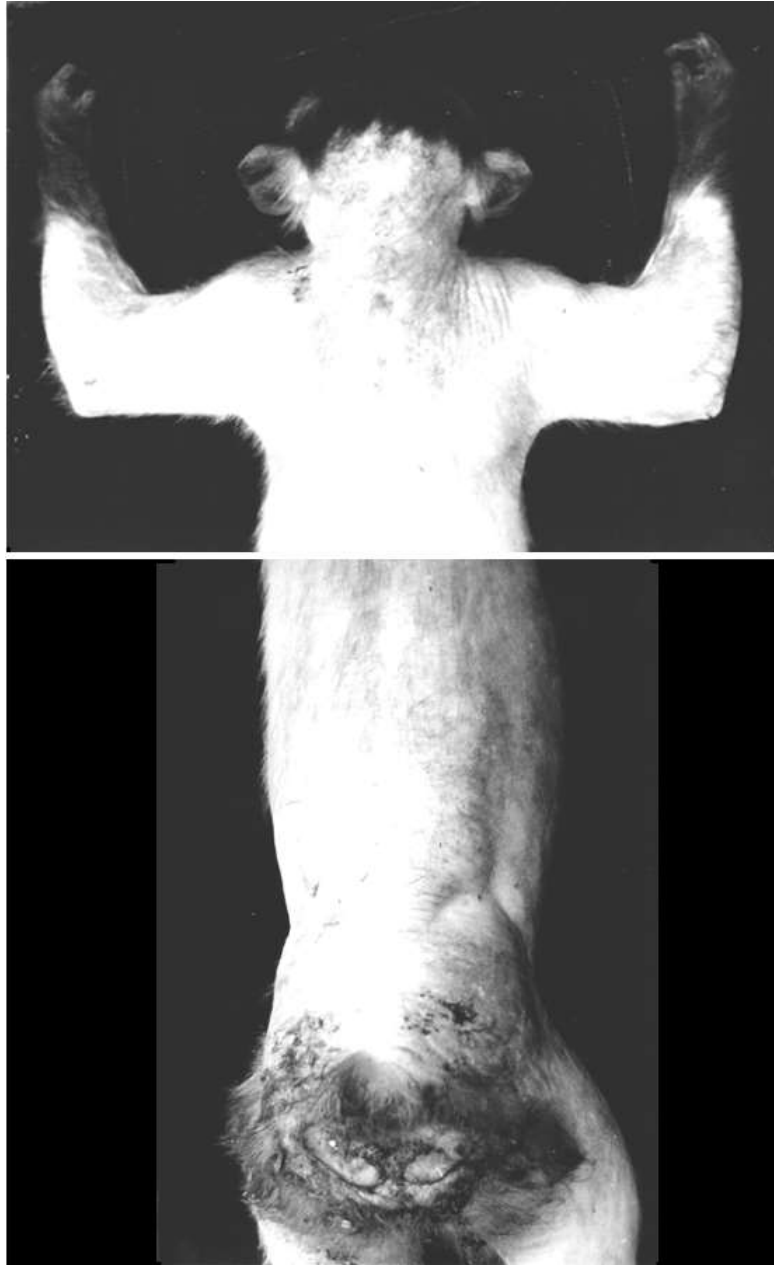


Рис. 7.31. Потеря шерстного покрова у обезьян как проявление терморегуляторной адаптации к условиям бипедии.

В связи с высокой энергоемкостью антигравитационной функции животных организмов параллельное формирование у них гомотермии несомненно явилось прогрессивным морфогенетическим процессом, отражающим адекватное терморегуляционное обеспечение наземного существования организмов в гравитационном поле Земли. Однако еще более высокая энергоемкость бипедальной локомоции и прямохождения, как определяющего видового качества человека, и соответствующее повышение теплопродукции (подробнее см. в Очерке 1) потребовало формирование адекватного и более мощного, по сравнению с остальными животными, механизма теплоотдачи. Так в эволюции человека переход к прямохождению сопровождался рудиментацией шерстного покрова. Отсюда и уникальная у человека характеристика кожного покрова (и кожного кровотока) как основного эффекторного органа терморегуляторного обеспечения. Представляется, что феномен рудиментации кожного покрова и в условиях экспериментальной бипедии у обезьян в определенной мере

реконструирует такую эволюционную адаптацию прямоходящего человека к земной гравитации. Причем, в увеличении энергоемкости состояния обезьян-бипедов следует иметь в виду две составляющие – усиление функционирования систем организма в режиме антигравитационного обеспечения и, как было показано, усиления собственно ростового процесса в экспериментальных условиях ортоградной статики и бипедии обезьян.

Рассмотренные в настоящем очерке материалы свидетельствуют о достаточно выраженной фенотипической реализации у обезьян общей для отряда приматов генетической программы обеспечения ортоградной статики и прямохождения по основным морфологическим и функциональным компонентам. Это практически полная вертикализация осевого скелета, формирование характерной геометрии позвоночника (поясничный лордоз) без дегенеративных изменений со стороны костной ткани и соединительнотканых элементов позвоночника, направленная диссоциация в соматических изменениях костей и мышц верхних и нижних конечностей с усилением поперечной асимметрии в их развитии, которая отражает преимущественные изменения со стороны скелетно-мышечной системы опорного скелета – тазового пояса и нижних конечностей. И, наконец, свидетельством тому является сама возможность полного освоения в условиях ортоградной статики всех сложных форм бипедальной локомоции.

Имеются основания полагать, что необходимым условием для наиболее полной и оптимальной реализации всех биомеханических составляющих и соматической адаптации к ортоградной бипедальной локомоции является значительно большая (абсолютно и относительно видовой продолжительности жизни), по сравнению с другими четвероногими животными, продолжительность онтогенетического развития и особенно его предефинитивной стадии. И не только требуемая продолжительность, но и определенные биологические характеристики ростового процесса организма в целом и составляющих его отдельных систем.

В этом отношении уместно подчеркнуть, что у низших обезьян, антропоидов и человека, предефинитивная стадия развития сравнительно с другими млекопитающими является самой длительной и характеризуется определенной и сходной по всему отряду приматов этапностью ростового процесса. Именно такое сходство, по-видимому, и определило возможность реализации многообразных проявлений соматической адаптации у обезьян при развитии их в условиях экспериментальной бипедии. Это, в свою очередь, является еще одним свидетельством сходства основных биологических характеристик собственно ростового процесса у человека и обезьян.

В этом отношении принципиально важным является то обстоятельство, что крайние поздние условия (бипедия и квадрипедия), альтернативные по характеру и степени влияния силы тяжести на осевой скелет, принципиально не меняют характерную для вида этапную последовательность "скоростных" характеристик роста и не нарушают закономерную возрастную периодичность собственно ростового процесса.

Несомненно, что адаптация к гравитации в процессе эволюционного развития наземных животных отразилась в особенностях фенотипической реализации ростового процесса. И эти особенности во многом связаны с формами опосредования влияния силы тяжести на развитие организма. Для планетной силы тяжести на Земле в первом приближении такими различными формами опосредования гравитационного влияния является водная среда обитания и наземное существование животных организмов. Жизнь в воздушной среде в известной мере является промежуточной формой, так как жизненный цикл летающих животных организмов в значительной мере, особенно рождение и начальный этап развития, проходит на земной поверхности.

Во втором приближении, особенно характерном для наземных млекопитающих, такими основными формами взаимодействия развития животных организмов с планетной силой тяжести являются характерные для видов особенности позы и локомоции. И, наконец, несомненное значение при всех рассмотренных формах взаимодействия развития организмов с силой тяжести имеют масса и линейные размеры тела. И действительно, по имеющимся

данным [Бровар, 1960; Шмидт-Ниельсон, 1987] достаточно четко выявляются различия кривых роста, продолжительность развития и жизни в целом у животных разных видов, систематизированных не по классическим таксономическим признакам, а по обозначенным выше формам взаимодействия животных организмов с планетным гравитационным окружением.

Например, если сравнивать развитие слона и мыши - животных с одним и тем же общим характером позной статики и локомоции, но с крайне разными линейными размерами и массой тела, то обнаруживается, что их физическое развитие характеризуется принципиально однотипной кривой роста. Однако, при этом намного более длительная продолжительность предефинитивного развития и продолжительность жизни отмечается именно у слона. И это не случайность, а отражение закономерного увеличения продолжительности развития с увеличением линейных размеров и массы тела у млекопитающих. Данная закономерность с очевидной определенностью ассоциируется с относительным усилением влияния силы тяжести [Бровар, 1960; Аршавский, 1967; Гаврилов, Гаврилова, 1986; Шмидт-Ниельсон, 1987].

Значительно менее определенно аналогичная ассоциация проводится в отношении различных позных форм локомоции у тех же млекопитающих. Правда, эволюция подарила природе только две принципиально отличительные общие формы позы у наземных млекопитающих. Это, с одной стороны, проноградная позная статика и четвероногая локомоция, а, с другой стороны, бипедальная локомоция с известными вариантами полувертикальной и вертикальной позной статики. Эти формы оказались настолько альтернативными в реализации взаимодействия животных организмов с силой тяжести, что они практически перечеркнули отмеченную выше зависимость между продолжительностью развития и линейными размерами и массой тела.

В этом отношении важно подчеркнуть, что наследственная видовая возможность наиболее полной реализации полу - и вертикальной позной статики и чистой формы бипедальной локомоции представлена по отряду приматов. Именно у представителей этого отряда млекопитающих - обезьян и человека - принципиально изменяется и кривая роста, и характерное для отдельных млекопитающих соответствие между продолжительностью развития и линейными размерами.

При этом уже просто по абсолютной продолжительности предефинитивного развития у приматов аналогов среди млекопитающих нет. Еще несоизмеримее эти различия при сравнении приматов с другими млекопитающими, сходными по массе и линейным размерам тела. И, действительно, просто невозможно найти аналога приматам по этой - одной из самых фундаментальных биологических характеристик среди всех наземных млекопитающих. Так, у низших обезьян, например, в наших исследованиях у самцов макаков резусов, при дефинитивной массе в 10.5 кг и длине тела 53 см полный цикл предефинитивного развития до достижения зрелости составляет 7-8 лет; у самцов антропоидов, например, шимпанзе (массой в 60 кг и длиной тела 80 см) или гориллы (массой до 250 кг и длиной тела до 120 см) зрелость достигается соответственно в 11 и 13 лет [Таннер, 1979; Hobson, Winter, 1980; Watts, Gavan, 1982; Watts, 1985]. В этом отношении наиболее уникальной продолжительностью предефинитивной стадии развития (21-23 года) обладает человек с условно средними массой и ростом тела (70 кг и 170 см).

Что касается кривых роста, то сходство между обезьянами и человеком по определенной и закономерной этапности ростовых процессов, физического развития и их принципиальное отличие от других млекопитающих подчеркивается многими исследователями [Шмальгаузен, 1935; Бунак, 1941, 1946; Лакин, 1947, 1954; Бунак, 1961; Таннер, 1979; Лапин, Джикидзе, Фридман, 1987] и отмечены в проведенном нами исследовании. Имеются основания полагать, что в процессе эволюционного развития приматов, несомненно, была общая морфогенетическая основа, которая, помимо качественно отличных от других млекопитающих конституциональных форм строения тела, детерминировала и принципиальное генетическое сходство процессов роста и развития. Представляется, что в

этом отношении одной из наиболее существенных составляющих морфогенеза, закрепленной через онтогенетическое развитие, явилась адаптация приматов к характерным позным и локомоторным условиям влияния силы тяжести Земли.

Изложенный аспект рассмотрения вопроса о влиянии силы тяжести на развитие животного организма позволяет в представлении о том, что онтогенез человека в известном приближении рекапитулирует филогенез промежуточных форм локомоции [Пейпер, 1962; Аршавский, 1967] перенести акцент именно на этапную адаптацию к гравитационному фактору, в которой поза является конечной филогенетической производной этой адаптации. Именно такой, принципиально отличный от других, подход был реализован при биологической периодизации постнатального онтогенеза, в основу которого положена характеристика этапности формирования основных "антигравитационных" поз, включая переход к прямохождению [Аршавский, 1967, 1979, 1982].

Формирование биологических предпосылок антропогенеза, в котором прямохождение имело ключевое значение в гоминизации [Алексеев, 1984; Джохансон, Иди, 1984], не может рассматриваться вне важнейших средовых факторов физической природы. И таким фактором для животных организмов, несомненно, является сила тяжести Земли. Именно реализованная возможность морфогенетической адаптации к относительно максимально усилившемуся влиянию этого фактора при переходе к прямохождению обеспечило необходимые биологические предпосылки для прогрессивного эволюционного развития рода *Homo*.

Выраженное и взаимосвязанное усиление развития мышечной и костной систем, особенно таза и нижних конечностей, в экспериментальных условиях бипедии у обезьян отражает относительное увеличение гравитационной нагрузки на осевой скелет. Характерная динамика соматического роста и физического развития, поперечной асимметрии развития верхних и нижних конечностей, формирование поясничного лордоза позвоночника и особенностей соматической конституции воспроизводят у обезьян-бипедов антропоморфную направленность соматического развития человека в связи с прямохождением.

Относительное уменьшение гравитационной нагрузки на осевой скелет в экспериментальных условиях проноградной позной статики и четвероногой локомоции у обезьян отражается в снижении уровня физического развития по всем соматическим признакам и редуцирует характерную видовую направленность формирования конституции, включая проявления поперечной асимметрии верхних и нижних конечностей.

Разнонаправленность соматических изменений у обезьян, развивающихся в экспериментальных условиях квадрипедальной и бипедальной локомоции, определяют значение позных условий опосредования влияния силы тяжести на рост и физическое развитие обезьян.

Возрастные соматические характеристики роста и физического развития обезьян в условиях естественной позной и локомоторной активности, в экспериментальных условиях бипедии и квадрипедии наиболее полно выявляют видовой диапазон фенотипических реализаций морфологической адаптации низших обезьян к земной силе тяжести, влияние которой опосредовано через альтернативные формы позы и локомоции.

Показанная в проведенных нами исследованиях антропоморфная направленность соматических проявлений адаптации обезьян в экспериментальных условиях ортоградной позной статики и бипедальной локомоции определяет адекватность данной модели процессу развития прямоходящего человека в постнатальном онтогенезе.

Выявленные морфологические проявления адаптации обезьян к прямохождению представляют дополнительную информацию о системном формообразующем влиянии земной силы тяжести на животный организм, показывают значение позных условий в опосредовании этого влияния и определяют перспективные возможности экспериментальных исследований на модели бипедии у обезьян не только в области гравитационной биологии, физиологии позы и движения, но и морфологии и физиологии антропогенеза.



## ОЧЕРК 8

## Функциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы обезьян к экспериментальным условиям позного усиления (ортоградная бипедия) влияния земной гравитации

В концепции об этиологии эссенциальной гипертонии ... очень важным механизмом являются просто *нормальные* центральные нейро-гуморальные воздействия, если они часто повторяются.

... речь не идет о каком-либо истинно патологическом факторе. Скорее ... о постепенном изменении соотношения между элементами, которые сами по себе *нормальны*.

... неизбежно и вступление в действие *адаптивных* структурных изменений сосудистой стенки.

*Б.Фолков, Э.Нил Кровообращение. Москва, 1976.*

... эссенциальная гипертония – это заболевание, характеризующееся количественными, а не качественными отклонениями от *нормы*.

*G.Pickering. High blood pressure, London, 1968.*

.... особым свойством главных болезней, происхождение которых обусловлено не только взаимодействием человека со средой своего обитания, но и общими закономерностями биомедицины, которые действуют на всем протяжении онтогенеза и одновременно заложены в филогенезе высших организмов, включая человека.

*В.М.Дильман.. Четыре модели медицины. Москва, 1987*

«...в четырех моделях медицины отсутствует то, что принципиально отличает патологию человека от всех остальных представителей животного мира, а такое различие существует...

*В.М.Дильман. Четыре модели медицины. Москва, 1987*

Артериальная гипертония – плата человека за прямохождение.

*Г.Белкания, В.Дарцмелия*

Рассмотренные в первой части Очерков материалы показали, что в сравнительном ряду млекопитающих с разным характером позной статики - от проноградных животных (крысы, кролики, собаки) до приматов (обезьяны, человек) общей направленностью динамической организации состояния сердечно-сосудистой системы (ССС) является усложнение типологической структуры гемодинамики по гидростатическому (гравитационному) фактору кровообращения. Если у проноградных животных при нормотензивном режиме регуляции артериального давления (АД) идентифицировался только один вариант (тип)

гемодинамических сдвигов в ортостатике со снижением минутного объема крови (МОК) относительно его величины в клиностатике, то у обезьян и человека выявлялись три типа – гипокINETический с уменьшением МОК (I тип), с не изменением его в ортостатике – эукинетический (II тип) и с увеличением МОК в ортостатике – гиперкинетический или III тип с соответствующей трансформацией сердечного выброса (по МОК) и в клиностатике (рис.8.1). Это позволяет определить формирование эукинетического и, особенно, гиперкинетического состояния по соотношению МОК «стоя / лежа» (у человека – «антропофизиологическое соотношение») и «ортостатика / клиностатика» у обезьян при нормотензивном режиме регуляции АД как характерную для приматов видовую типологическую характеристику гемодинамики в ортостатике и связать ее с особенностями регуляции ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения.

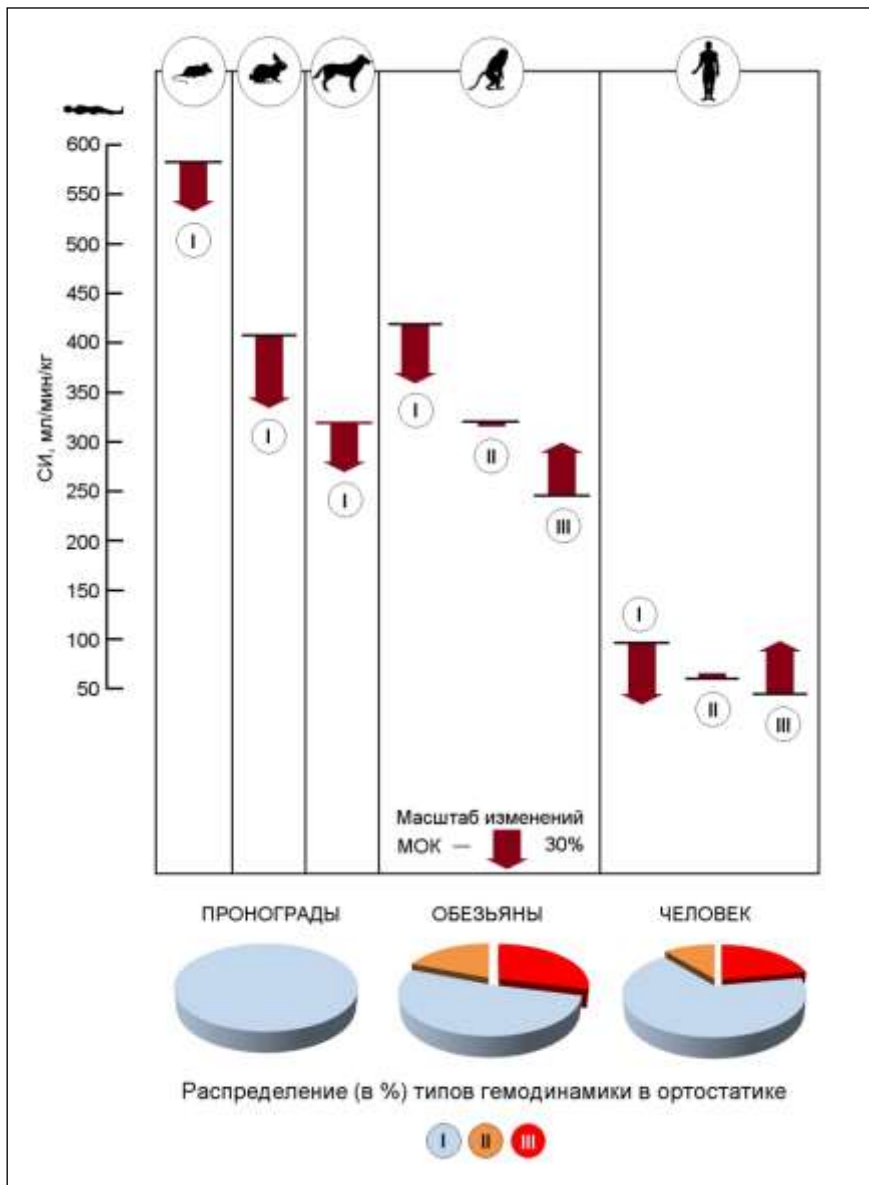


Рис. 8.1. Сравнительная характеристика типологической структуры динамической организации кровообращения у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (на рисунке – крысы, кролики, собаки) и у приматов (обезьяны и человек).

I, II и III типы гемодинамики по антропофизиологическому соотношению минутного объема крови (МОК стоя/лежа, %). Стрелкой показана направленность и величина изменений МОК (в %) в вертикальном положении тела вверх головой по отношению к величине МОК в

горизонтальном положении тела у фиксированных животных и лежа у человека, принятой за 100% (масштаб изменения – 30%).

Профили типов представлены по уровням, которые соответствуют величине систолического индекса сердца ( $СИ=МОК/массу\ тела, мл/мин/кг$ ) в клиностатическом положении тела лежа.

Важно подчеркнуть, что такая направленность типологической организации гемодинамики в ортостатике реализуется на фоне увеличения АД у обезьян и человека по сравнению с проноградными животными. Последнее согласуется с имеющимися данными [Хаютин, 1964; Хаютин, Сони́на, Лукошкова, 1977; Проссер (ред.), 1978; Мазуркевич, Тюкавин, 1984] о том, что у высших млекопитающих наблюдается нарастающее представительство прессорных реакций, что проявляется в подавлявшем превалировании прессорного эффекта изменений АД, особенно у человека, при различных воздействиях. Неслучайно, по приведенным выше сравнительным данным по типологическим особенностям гемодинамики у проноградных животных, обезьян и человека при артериальной гипертонии отмечалось четкое нарастание представительства гиперкинетического состояния (типа) кровообращения в ортостатике. Это свидетельствует о том, что видовые особенности поздних условий функционирования ССС и усиление прессорной регуляции АД в сравнительном ряду пронограды-приматы являются тесно связанными факторами, которые обуславливают формирование гиперкинетической характеристики регуляции кровообращения в ортостатике.

В связи с этим несомненный интерес представляет изучение направленности гемодинамики в процессе адаптации ССС в условиях усиления и увеличения экспозиции действия гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения, сопряженного с ортоградной позой и бипедальной локомоцией. Такую возможность предоставляет использование модели экспериментальной бипедии у обезьян. При этом важно отметить, что в этой постановке исследования оказывается взаимосвязанными, с одной стороны, усиление действия гидростатического фактора кровообращения в постоянных экспериментальных условиях ортоградной позной статики и прямохождения (рис. 8.2); а, с другой стороны, развитие в этих условиях артериальной гипертонии [Белкания, Дарцмелия, 1983; 1984].

Рис. 8.3. При полной вертикализации тела у обезьян в условиях экспериментальной бипедии проявляется максимальное влияние гидростатического (гравитационного) фактора



кровообращения.

Учитывая, что проведение такого эксперимента является долговременным и захватывает несколько возрастных периодов, необходимой аналитической базой его проведения является нормативная (возрастная и сезонная) характеристика ССС, учитывающая и влияние общих антропогенных факторов экспериментальной обстановки. В свою очередь, такая характеристика позволяет рассмотреть и собственно онтогенетическую направленность функциональной перестройки ССС и значение возрастной составляющей в проявлениях адаптации ССС к экспериментальным условиям.

### **8.1. Возрастная и сезонная динамика кровообращения у обезьян в естественных позных условиях влияния земной гравитации**

Несмотря на широкое использование обезьян в медико-биологических исследованиях, нормативные характеристики функционального состояния ССС у данного вида животных фрагментарны и недостаточно систематизированы. Наиболее полно представлены сведения по ЭКГ [Кокая, 1954, 1958; Лапин, Норкина, Черкович, 1963; Myers, Blackwell, 1968; Singh, Chakravarti et al. 1970; Роцевский, 1972; Белкания, 1982] и по АД [Krise, Wald, 1958; Лапин, Норкина, Черкович, 1963; Forsyth, Rosenblum, 1964; Forsyth, Baireuther, 1967; Forsyth, Nies, Wyler et al., 1968; Ефремова, 1969; Forsyth, Hoffbrand, Melmon, 1970; Smith C., Ansevin, 1957; Белкания, 1982]. Однако эти данные не отражают полную возрастную динамику, так как получены не на последовательных, а на отдельных возрастных выборках, которые не всегда четко совмещены с соответствующим периодом развития в постнатальном онтогенезе. Наряду с этим, несмотря на имеющиеся данные по основным параметрам центральной и периферической гемодинамики [Forsyth, Nies, Wyler et al., 1968; Myers, Blackwell, 1968; Forsyth, Hoffbrand, Melmon, 1970], возрастная и сезонная характеристика этих параметров у обезьян отсутствует. Следует отметить, что известным ограничением разработки нормативов по ССС у обезьян являлось отсутствие и четкой периодизации постнатального онтогенеза.

В этом отношении представленные выше данные исследований биологических закономерностей роста и разработанная возрастная периодизация постнатального онтогенеза у макаков резусов [Курочкин, Полулях, 1987; Курочкин, Белкания, 1988; Курочкин, 1992] явились хорошей основой для проведения систематизированной нормативной характеристики ССС и пролонгированных во времени экспериментальных исследований..

В соответствии с разработанной периодизацией роста обезьян в постнатальном онтогенезе (подробнее см. в Очерках 5 и 6) характеристика ССС в клиностаике и ортостаике проводилась по следующим возрастным периодам: I - период детства (от рождения до 9 месяцев), II - подростковый период (до 3 лет), III - период ускоренного роста или пубертатный (до 5 лет), IV - период завершения процессов роста (до 8 лет); V - период физиологической зрелости обезьян (старше 8 лет). При разработке нормативных характеристик ССС выборки обезьян по последним двум периодам были объединены. Это было связано с отсутствием существенных различий исследуемых характеристик ССС по этим периодам, а также с необходимостью соблюдения соответствия возрастной характеристики выборок при сопоставлении типологических особенностей гемодинамики в ортостаике у обезьян и человека.

Исследования центральной и периферической гемодинамики у обезьян проводилось методом тетраполярной грудной и регионарной реографии, адаптированной для использования на животных [Белкания, Дарцмелия, 1983; Белкания, Дарцмелия, Демин, 1985; Демин, 1990], артериальное давление измерялось непрямым аускультативным (по Короткову) методом или реотахоосциллографическим методом [Демин и др., 1986].

#### **8.1.1. Артериальное давление (АД)**

Анализ возрастной динамики АД проводился отдельно по выборкам обезьян с нормотензивным и гипертензивным режимами регуляции АД. При этом характеристика проводилась отдельно в условиях измерения АД при обычной фиксации животных в положении сидя на руках экспериментатора, при иммобилизации в положении лежа на столе и в наркотическом состоянии (нембутал). По разнице среднего АД в состояниях наркоз-фиксация и наркоз-иммобилизация оценивалась реактивность ССС на соответственно нарастающую степень психоэмоционального напряжения.

В таблице 8.1 приведены данные по возрастной характеристике систолического, диастолического и среднего АД (мм рт.ст.), а также реактивности ССС по АД на психоэмоциональное напряжение. На рис. 8.4 четко видно достоверно нарастающее возрастное увеличение систолического АД в бодрствующем состоянии (фиксация на руках), диастолическое АД наиболее значительно увеличивалось в подростковом (II) периоде (на 32%) по сравнению с периодом детства (I). В пубертатном периоде (III) дальнейший прирост АД был значительно меньшим (на 4%) по сравнению с периодом II, и у нормотензивных обезьян АД стабилизировалось на этом уровне при переходе в последующую возрастную группу.

Практически аналогичной была возрастная динамика АД в наркотическом состоянии. При этом важно отметить, что у нормотензивных животных АД в наркозе было достоверно ниже по сравнению с бодрствующим состоянием при фиксации животных на руках. Снижение АД по I, II, III и IV-V возрастным группам отмечалось в подавляющем большинстве случаев – в 92%, 91%, 90% и в 100% случаях по соответствующим возрастным выборкам. При иммобилизации обезьян в положении лежа на столе по всем возрастным группам, за исключением периода детства, АД было достоверно выше по сравнению с фиксацией на руках (см. табл. 8.1) при сохранении описанной выше динамики возрастного повышения АД.

Таблица 8.1.

Возрастная характеристика систолического (с), диастолического (д) и среднего (ср) артериального давления (АД, мм рт.ст.) у нормотензивных обезьян при измерении его в различных условиях фиксации

Условия измерения	Показатель	Возрастные периоды			
		I	II	III	IV-V
На руках	АДс	108 ± 1	125 ± 1	136 ± 1	142 ± 2
	АДд	69 ± 1	91 ± 1	95 ± 1	91 ± 1
	АДср	85 ± 1	105 ± 1	112 ± 1	113 ± 1
В наркозе	АДс	89 ± 2	94 ± 1	101 ± 1	107 ± 2
	АДд	53 ± 2	61 ± 1	67 ± 1	69 ± 2
	АДср	69 ± 2	75 ± 1	81 ± 1	85 ± 2
Иммобилизация лежа	АДс	116 ± 6	136 ± 3	149 ± 2	200 ± 7
	АДд	77 ± 5	104 ± 3	114 ± 1	168 ± 4
	АДср	93 ± 5	118 ± 3	129 ± 1	181 ± 5

Соответственно возрастному повышению АД отмечалось четкое усиление и реактивности ССС на психоэмоциональное напряжение у обезьян (см. рис. 8.4) по сравнению с базовым давлением в наркозе.

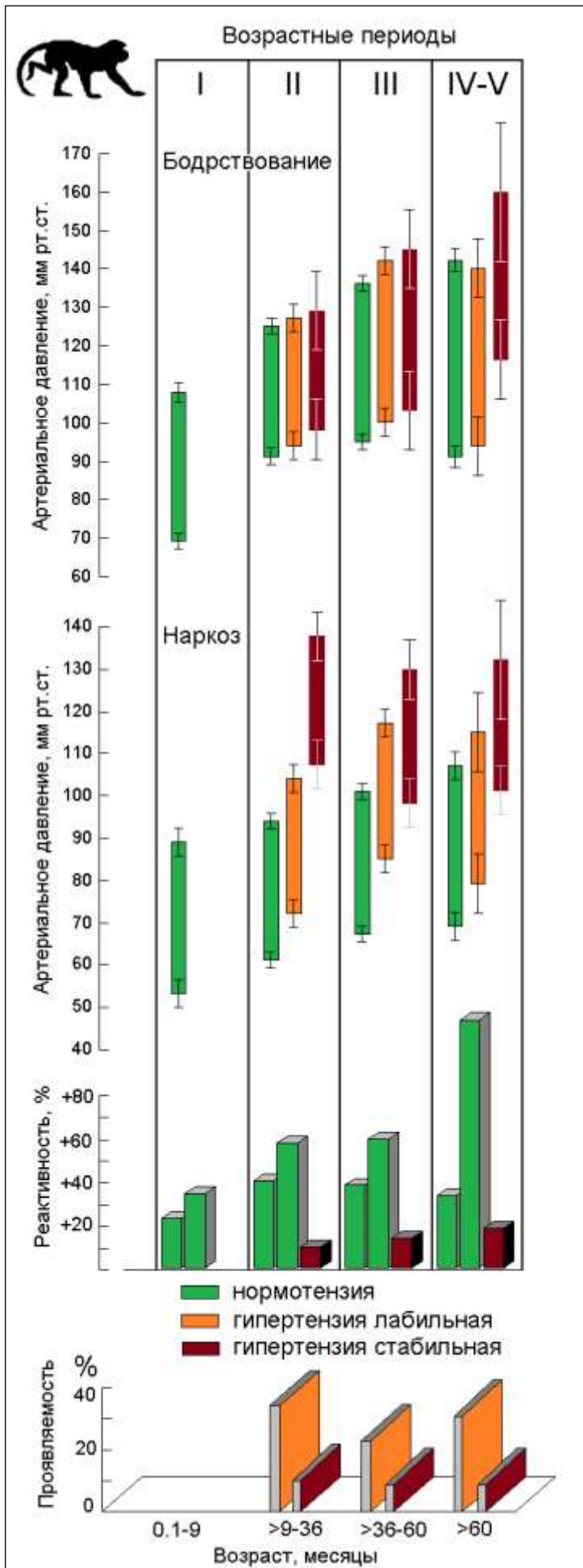


Рис. 8.4. Возрастная динамика АД у обезьян.

I, II, III и IV-V – возрастные периоды (возраст в календарных месяцах внизу по оси ординат).

Сверху вниз: систолическое и диастолическое АД (соответственно верхняя и нижняя часть столбиков) у обезьян в бодрствующем (при фиксации на руках) и наркотическом состоянии нормотензивных обезьян – (зеленый фон), с лабильной (оранжевый) и стабильной (красный фон) гипертензией.

Реактивность по АД ( $\Delta\%$  по сравнению с базовым давлением в состоянии наркоза) у нормотензивных обезьян (зеленые столбики): первый столбик – при фиксации на руках, второй – при иммобилизации и третий красный столбик – у обезьян с лабильной и стабильной гипертензией..

Внизу – проявляемость (в % по возрастной выборке) лабильной (оранжевый фон) и стабильной (красный фон) артериальной гипертонией.

Наименее выраженная реактивность была в периоде детства (I). В дальнейшем она усиливалась как на умеренное (фиксация на руках), так и на более сильное (иммобилизация) психоэмоциональное напряжение. Обращает на себя внимание расхождение дальнейшей возрастной динамики реактивности ССС. Последняя при умеренном психоэмоциональном напряжении стабилизируется с тенденцией к снижению, тогда как при иммобилизации реактивность возрастает, особенно высокой она является у взрослых обезьян.

Такая динамика реактивности вероятнее всего связана с тем, что при более частых, по сравнению с иммобилизацией, взятиях и фиксации обезьян на руках, у них развивается адаптация к такой обычной производственной манипуляции. Это согласуется с имеющимися многочисленными данными по самым разнообразным физиологическим характеристикам [Магакян, 1953; Уткин, Куксова, 1956; Бутнев, 1957; Уткин, 1960; Черкович, 1960; Рокотова, Богина, Болотина, 1962; Куксова, 1972; Белкания, 1984], и рассматривается как проявление психофизиологической адаптации к экспериментальной обстановке. Наряду с этим, иммобилизация является для обезьян сильным стрессором, к которому развитие адаптации затруднено. Об этом свидетельствуют также данные о сохранении высокой гормональной активности на повторяющиеся серии каждодневных иммобилизаций [Старцев, Чирков, 1977; Чирков, 1984; Чирков, Чиркова, Старцев, 1987].

Общей направленностью возрастной динамики АД у нормотензивных животных является повышение систолического АД, а также усиление прессорной характеристики реактивности ССС. Эта направленность наиболее четко проявляется при переходе от периода детства к подростковому периоду. Соответственно такой особенности динамики возрастного усиления прессорных характеристик ССС у обезьян в периоде детства не отмечалось ни одного случая с артериальной гипертонией. Начиная с подросткового периода, и на последующих возрастных этапах постнатального онтогенеза, у обезьян определяется достаточно значимая проявляемость случаев артериальной гипертонии. Уровень проявляемости последней был стабилен по II, III и IV-V возрастным группам, как для транзиторной (соответственно 33%, 23% и 30%), так и для стабильной (соответственно 10%, 8% и 8%) артериальной гипертонии.

При этом следует подчеркнуть, что при транзиторной форме артериальной гипертонии возрастная динамика АД по своей общей направленности практически аналогична таковой у нормотензивных обезьян, отражая существенно различающиеся биологические характеристики роста и физического развития по II, III и IV-V возрастным периодам. У обезьян же со стабильной артериальной гипертонией возрастная динамика нивелировалась на фоне и стабильно определяемого в условиях базального покоя (наркоз) высокого АД (см. рис. 8.4).

Это в известной мере определяет данную форму артериальной гипертонии как переходное состояние от нормотензии к гипертензии. Достоверно более высокий уровень АД по сравнению с нормотензивными животными, с периодическим повышением в наркозе диастолического давления выше 90 мм рт.ст., является несомненной гипертензионной характеристикой транзиторной формы. Сохранение же аналогичной нормотензивным животным возрастной динамики повышения базального уровня АД соответствует нормативному функциональному состоянию ССС.

Следует обратить внимание на то, что возрастная динамика по АД у обезьян, как с транзиторной, так и со стабильной формой артериальной гипертонии, принципиально соответствует таковой у нормотензивных животных (табл. 8.2). При этом следует отметить, что между нормотензивными и гипертензивными обезьянами по всем возрастным группам при измерении АД на фоне психоэмоционального напряжения достоверные различия по величинам систолического и диастолического АД не определялись. Исключение составляли лишь взрослые обезьяны (IV-V группа) со стабильной артериальной гипертонией, у которых АД было достоверно выше по сравнению с нормотензивными животными и обезьянами с транзиторной формой артериальной гипертонии.



Таблица 8.2.

Возрастная характеристика систолического (с), диастолического (д) и среднего (ср) артериального давления (АД, мм рт.ст.) при измерении его в различных условиях фиксации у обезьян с транзиторной (А) и стабильной (Б) артериальной гипертензией.

Условия измерения	Показатели	Возрастные периоды					
		II		III		IV-V	
		А	Б	А	Б	А	Б
На руках	АДс	127 ± 2	129 ± 5	142 ± 3	145 ± 5	140 ± 4	160 ± 9
	АДд	94 ± 2	98 ± 4	100 ± 3	103 ± 4	94 ± 3	116 ± 5
	АДср	108 ± 2	112 ± 4	118 ± 3	120 ± 4	113 ± 4	134 ± 5
В наркозе	АДс	104 ± 3	138 ± 3	117 ± 3	130 ± 4	115 ± 5	132 ± 8
	АДд	73 ± 3	107 ± 3	85 ± 3	98 ± 3	79 ± 4	101 ± 3
	АДср	86 ± 3	121 ± 3	98 ± 3	112 ± 3	94 ± 4	114 ± 4
Иммобилизация лежа	АДс	–	–	129 ± 5	144 ± 6	150 ± 6	149 ± 9
	АДд	–	–	101 ± 3	109 ± 3	110 ± 4	119 ± 4
	АДср	–	–	119 ± 4	124 ± 5	127 ± 5	132 ± 7

Эти данные свидетельствуют о том, что психоэмоциональное напряжение нивелирует различия в режимах (состояниях) регуляции ССС, поэтому реактивные характеристики по АД у нормотензивных животных и у обезьян с транзиторной и стабильной артериальной гипертензией перекрываются. Это определяет необходимость осторожной интерпретации результатов измерения АД у бодрствующих животных в условиях той или иной степени психоэмоционального напряжения и идентификации артериальной гипертензии на основе полученных данных по АД. Именно поэтому диагностика артериальной гипертензии должна осуществляться по измерениям базального уровня АД в наркотическом состоянии, т.е. в условиях, в которых снимается реактивное состояние, связанное с психоэмоциональным напряжением у бодрствующего животного.

Конечно, наиболее адекватным методом оценки ССС, особенно у эмоционально лабильных обезьян, является телеметрическая регистрация ее функциональных характеристик [Татоян, 1970а,б], в том числе и АД. Однако более распространенная в экспериментальной практике регистрация основных параметров гемодинамики при непосредственном контакте с животными определяет актуальность разработки адекватных и корректных диагностических подходов в оценке получаемых результатов. Сопоставление данных по измерению АД у обезьян в бодрствующем состоянии и в наркозе является одним из таких обязательных подходов, особенно при идентификации артериальной гипертензии. Помимо прямой оценки базального уровня АД (в наркозе), определение показателя реактивности ССС по разнице между базальным и реактивным уровнями АД расширяет возможности данного подхода. –

На рисунке 8.4 четко видно, что реактивность по АД у обезьян с артериальной гипертензией, в несколько раз меньшая по сравнению с нормотензивными животными. Это отличие усиливается и тем, что в значительной части случаев у обезьян с артериальной гипертензией отмечалось уменьшение величины показателя реактивности ( $\Delta$ АД,%) – в 24% случаев по транзиторной и в 40% случаев по стабильной артериальной гипертензии. У нормотензивных обезьян это были лишь отдельные случаи и по отдельным возрастным периодам – 0%, 5%, 6% и 0%, соответственно по I, II, III и IV возрастным группам. И при этом диастолическое давление никогда не превышало 90 мм рт.ст., а отмечаемое повышение по АД чаще всего происходило за счет прироста систолического давления.

Следует подчеркнуть, что у обезьян, у которых отмечалась такая «извращенная» реактивность с дополнительным повышением в наркозе исходно высокого уровня АД в условиях бодрствования, артериальная гипертензия характеризовалась наиболее стабильным течением. Проведенный анализ полученных данных позволяет определенно дополнить

функциональную характеристику артериальной гипертонии у обезьян по базальному уровню АД в наркозе показателем реактивности ССС ( $\Delta$ АД,%) при сравнительной оценке соотношения по условиям «наркоз–бодрствование». Такой диагностический алгоритм использовался нами для идентификации групп животных с нормотензивным и гипертензивным режимом регуляции АД, при проведении исследований типологических особенностей гемодинамики, возрастной и сезонной динамики основных характеристик ССС, а также для исследований влияний антропогенных факторов экспериментальной обстановки и функциональных проявлений адаптации ССС в условиях экспериментальной бипедии у обезьян.

### 8.1.2. Центральная и периферическая гемодинамика

Параллельно возрастному повышению АД у обезьян по всем возрастным периодам отмечалось четкое увеличение ударного (УОС) и минутного (МОК) сердечного выброса (рис. 8.5). При этом МОК увеличивался преимущественно за счет увеличения УОС, так как по частоте сердечных сокращений (ЧСС) существенные различия у обезьян не определялись. Такие возрастные соотношения по АД, УОС, МОК и ЧСС определялись как в бодрствующем состоянии, так и в наркозе. Полученные нами данные в полной мере отражает известное [Шошенко, 1975; Проссер (ред.), 1978; Власов, Окунева, 1983; Власов, 1985; Мазуркевич, Тюкавин, 1984; Шмидт-Ниельсон, 1987] соответствие между увеличением абсолютной величины сердечного выброса и возрастным увеличением линейных размеров (роста и массы) тела животных. При этом наибольший прирост по УОС (на 81%) и МОК (на 80%) в бодрствующем состоянии определялся в периоде ускоренного роста (III). При переходе от периода детства (I) к подростковому периоду (II) и от пубертатного (III) к периоду завершения процессов роста (IV-V) этот прирост по УОС составлял 41% и 28%, а по МОК – 34% и 18% соответственно.

Не менее рельефно предьявляемый повышенный гемодинамический запрос растущего организма к насосной функции сердца в периоде ускоренного роста у обезьян определялся по индексированным (приведенным к массе тела) величинам ударного (УИ) и минутного (СИ) сердечного выброса. При общей направленности на уменьшение этих величин на протяжении возрастной динамики роста в постнатальном онтогенезе от I к IV-V периодам, в III периоде отмечалось относительное увеличение СИ и, особенно, УИ в подростковом периоде. В дальнейшем УИ и СИ выражение снижались. Параллельно возрастному снижению СИ отмечалось прогрессирующее увеличение УПСС, особенно выраженное в периоде завершения процессов роста, соответственно наиболее выраженному уменьшению УИ и СИ. Более однозначной определялась динамика по показателю сократительной функции сердца (СФС), которая у обезьян характеризовалась прогрессирующим уменьшением на протяжении всей возрастной динамики, особенно после завершения роста (см. рис 8.5). У животных IV-V возрастной группы в состоянии бодрствования и в наркозе СФС уменьшалась соответственно на 65% и 58% по сравнению с периодом детства.

Достаточно рельефно проявлялась возрастная динамика и по показателям периферического кровообращения (рис.8.6). При этом отмечалось четкое, прогрессирующее с возрастом, уменьшение показателей артериального кровотока брюшных внутренностей (АПв) и, особенно, голени (АПк). Кровоток нижних конечностей от I к IV-V периоду уменьшался на 78%, тогда как по животу - на 39%. Следует обратить внимание, что уменьшение периферического артериального кровотока проходило на фоне поддерживаемой на относительно постоянном уровне, а в III периоде и при повышении его, общей артериальной перфузии. Увеличение индекса перфузии (УИ·АДСР, ед) в периоде ускоренного роста, как отмечалось выше, отражает повышенный гемодинамический запрос наиболее интенсивно растущего в этом возрастном периоде организма. Причем этот запрос обеспечивается как увеличением АД, так и УИ.

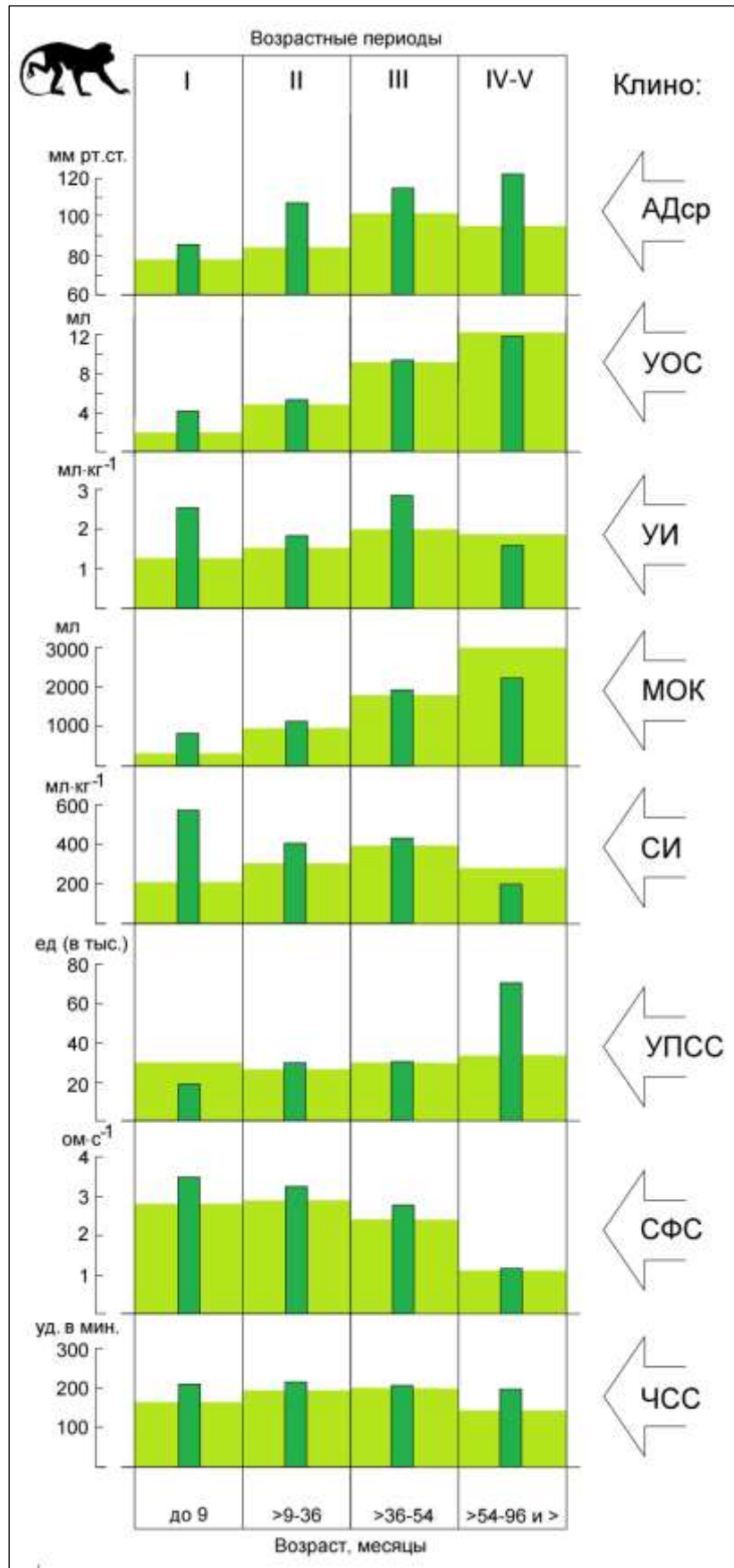


Рис. 8.5. Возрастная динамика показателей центральной гемодинамики в клиностатике у бодрствующих (зеленые столбики) и наркотизированных (светло-зеленый фон) у нормотензивных обезьян (макаки резусы, самцы).

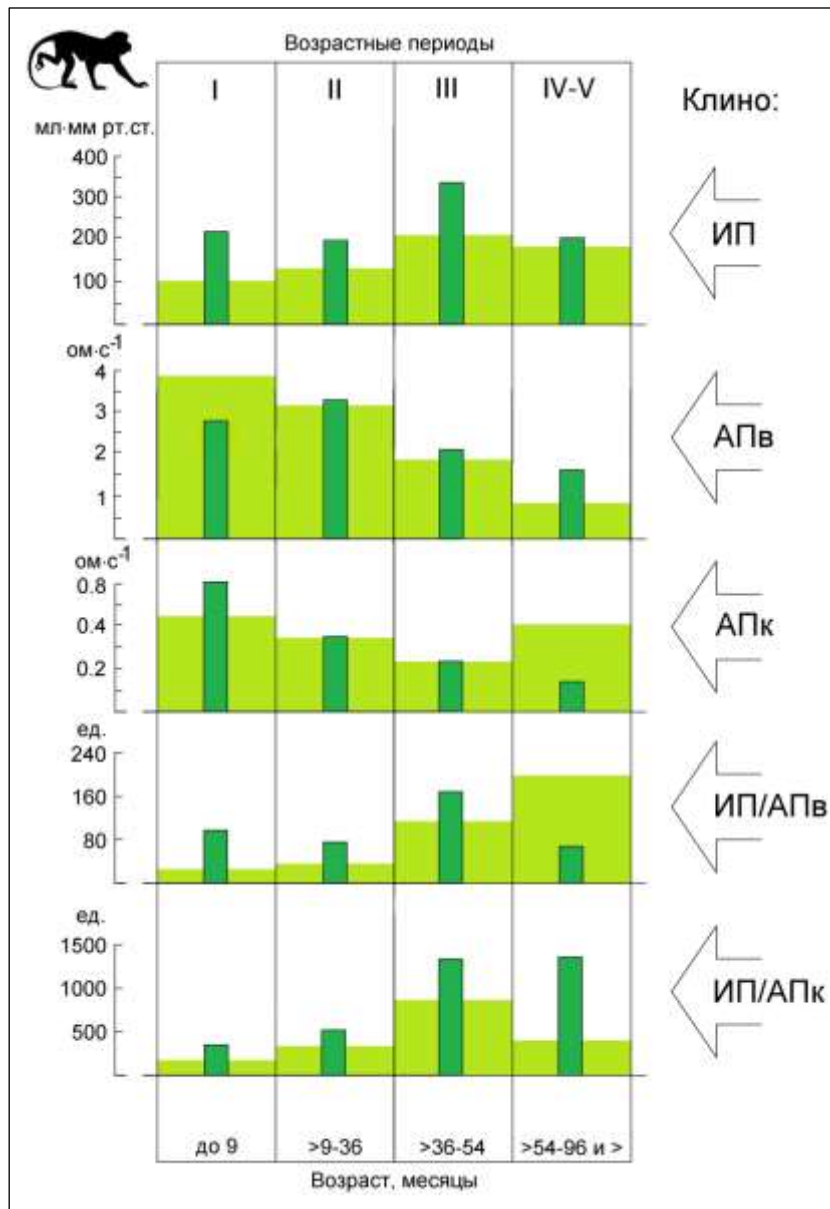


Рис. 8.6. Возрастная динамика показателей периферического кровообращения (по артериальному кровотоку) в клиностатике у бодрствующих (зеленые столбики) и наркотизированных (светло-зеленый фон) у нормотензивных обезьян (макаки резусы, самцы).

ИП – индекс артериальной перфузии ( $ИП = АД \cdot УИ$ ), АП – артериальный кровоток и ИП/АП – показатель сосудистого сопротивления, соответственно по брюшным внутренностям (в) и нижним конечностям (к),

Однако формируемый в процессе возрастной динамики изменений АД и сердечного выброса уровень общей перфузии оказывается недостаточным для поддержания постоянства периферического кровообращения. Отражением этого является уменьшение АПв и АПк, причем такая динамика была наиболее выражена по нижним конечностям. Обращает на себя внимание значительно большая абсолютная величина показателя кровотока внутренностей по сравнению с голенями. По разным возрастным периодам АПв в 4-13 раз превышает АПк. Это согласуется с имеющимися данными [Фолков, Нил, 1976; Джонсон, 1982] и отражает значительно более высокое гидродинамическое сопротивление сосудов нижних конечностей по сравнению с внутренностями. Поэтому объемная единица кровотока последних требует значительно меньшего перфузионного обеспечения, что достаточно четко определяется и по

соотношению показателей перфузионной обеспеченности периферических кровотоков внутренностей (ИП/АПв) и голени (ИП/АПк). Эти показатели у обезьян в клиностатике в бодрствующем и наркотическом состояниях различались почти на порядок по всем возрастным периодам. Их увеличение от I к III периоду, учитывая уменьшение АПв и АПк, отражало общую возрастную направленность на увеличение сосудистого сопротивления артериальному притоку. Менее четко эта динамика проявлялась со стороны внутренностей, что в известной мере можно связать с более выраженным проявлением ауторегуляторного "ускальзывания" сосудов этой области из-под системных вазоконстрикторных влияний.

Общая возрастная динамика изменений основных параметров центрального и периферического кровообращения у обезьян в наркозе в целом по направленности изменений воспроизводила таковую у животных в бодрствующем состоянии. Учитывая, что в наркозе в значительной мере нивелируется психоэмоциональное напряжение у обезьян, сопоставление состояний бодрствование-наркоз позволяет выявить особенности гемодинамической реактивности ССС эмоциогенного происхождения. По данным, приведенным на рисунке 8.5 хорошо видно, что у иммобилизованных в бодрствующем состоянии животных отмечалось более высокое АД, а также ЧСС и величины ударного и минутного сердечного выброса с параллельным увеличением периферического сопротивления сосудов (по УПСС). При этом кровоток внутренностей также увеличивался, а по кровотоку нижних конечностей различий между бодрствующим и наркотическим состояниями не определялось (табл. 8.3). Полученные данные свидетельствуют об оптимальном характере гемодинамических сдвигов при психоэмоциональном напряжении у обезьян в клиностатике, отражающих активацию симпатoadренальной системы в энергетическом обеспечении срочных адаптационных реакций [Меерсон, Орлов, Ипатов и др., 1979; Чирков, Чиркова, Старцев, 1987].

Таблица 8.3

Возрастная характеристика центральной и периферической (артериальной) гемодинамики в клиностатике (клино-) и ортостатике (орто-) у бодрствующих (Б) и наркотизированных (Н) нормотензивных обезьян

Показатели	Условия	Возрастные периоды							
		I		II		III		IV-V	
		клино- (ед)	орто- (±%)	клино- (ед)	орто- (±%)	клино- (ед)	орто- (±%)	клино- (ед)	орто- (±%)
АД <sub>ср</sub>	Б	84±3	-6±7	105±1	-8±1	113±1	-6±1	119±1	-25±3
	Н	77±		83±1	-13±2	101±2	-6±1	94±2	-15±6
ЧСС	Б	214±10	+9±4	218±1	15±2	207±3	+16±1	200±3	+21±2
	Н	171±2		197±2	17±1	203±4	+1±1	150±5	+7±3
УИ	Б	2.5±0.4	-56±3	1.8±0.1	-30±2	2.8±0,1	-25±3	1.5±0.2	-6±5
	Н	1.2±0.1		1.5±0.1	-9±6	2.0±0,1	-10±2	1.8±0.1	-11±5
СИ	Б	567±94	-52±3	380±20	-23±2	428±19	-13±3	187±16	+11±5
	Н	213±18		302±19	-2±6	391±24	-7±3	275±13	-4±7
СФС	Б	3.59±1.4	+29±6	3.3±0.1	+36±3	2.8±0.1	+53±7	1.2±0.1	+73±9
	Н	3.0±0.3		2.8±0.1	+45±5	2.4±0.1	+56±1	1.2±0.1	51±8
УПСС (тысяч)	Б	18.2±2.4	+67±12	28.6±0.8	+91±6	29,6±1,1	+71±3	70.2±3.8	+143±7
	Н	29.3±0.6		25.2±0.6		28,5±1,2		32.6±2.2	+19±5
АПв	Б	2.7±0.2	-21±6	3.2±0.1	-4±3	2.1±0.1	+14±3	1.7±0.2	-15±3
	Н	3.7±0.1		3.1±0.1	+8±3	1.8±0.1	+32±3	0.8±0.1	+43±13
САПв	Б	—	-30±5	—	-26±2	—	-39±3	—	+9±1
АПк	Б	0.6±0.1	-21±4	0.3±0.02	-20±4	0.2±0.01	-18±3	0.1±0.01	-65±2
	Н	0.44±0.1	-28±3	0.3±0.01	-20±7	0.2±0.1	-34±2	0.4±0.04	-57±5
САПк	Б	—	-30±3	—	-10±3	—	-7±3	—	+59±4

Примечание. Показатели в клиностафике приводятся в принятых единицах измерения, в ортостафике – относительно величины в клиностафике, принятой за 100%: среднее артериальное давление – АДср (в мм рт.ст), частота сердечных сокращений – ЧСС (в минуту), ударный индекс – УИ и систолический индекс – СИ ( $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}$ ), удельное периферическое сопротивление сосудов – УПСС (ед.), показатель артериального кровотока брюшного (АПв) и нижних конечностей – АПк (в ед.), показатель брюшного сосудистого сопротивления - САПв и по нижним конечностям – САПк (в ед.).

Основные параметры центрального кровообращения обезьян в клиностафике характеризовались, помимо возрастной, и четкой сезонной динамикой. В связи с тем, что последняя по своей направленности была одинаковой у обезьян в бодрствующем состоянии и в наркозе, анализ проводился по объединенной выборке данных. На рис.8.7 приведена направленность сезонных изменений по среднему АД, ударному (УОС) и минутному (МОК) сердечному выбросу относительно средней годовой величины этих показателей в клиностафике, принятой за 100%. Сезонная динамика характеризовалась наиболее низкой величиной АД в летние месяцы (май-июнь) с повышением давления в зимнее время (декабрь-январь). Противоположной была динамика по сердечному выбросу. Наиболее высокими величины УОС и МОК были в июле и наиболее низкими в декабре. При этом амплитуда сезонного ритма составляла по МОК 65%, а по УОС – 85%, и была значительно больше, чем по АД (25%). Следует отметить, что у людей определяются аналогичные по направленности изменения АД и сердечного выброса [Авазбакиева, 1959; Голиков, 1968; Оранский, 1977; Беретта-Ангвиссола, 1989; Деряпа, Мошкин, Посный, 1985], что в известной степени свидетельствует об общности гемодинамического обеспечения сезонных реакций ССС у приматов. Выраженность же сезонной динамики показателей кровообращения у обезьян определяет необходимость сопоставления функциональных характеристик ССС по соответствующим сезонным периодам. Особенно актуальным это является при проведении долговременного эксперимента.

Рис. 8.7. Сезонная динамика АД и сердечного выброса (по УОС и МОК) у обезьян. По оси абсцисс – годовая последовательность календарных месяцев. По оси ординат – средняя (белая кривая) изменений показателей относительно среднегодовой величины, принятой за 100%. Темное поле – доверительная зона ( $X\pm\sigma$ ) индивидуальных колебаний.

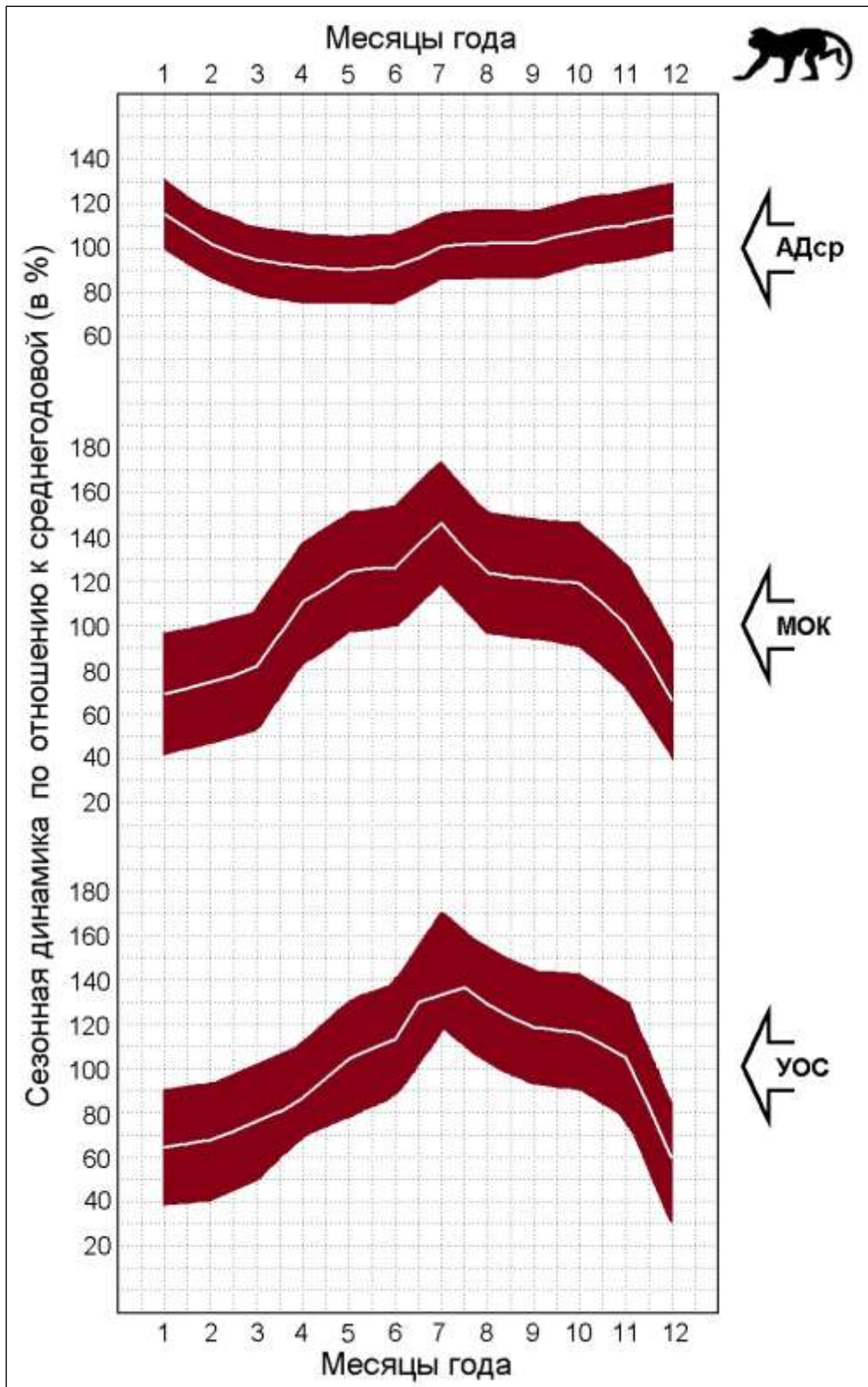


Рис. 8.7. Сезонная динамика АД и сердечного выброса (по УОС и МОК) у обезьян. По оси абсцисс – годовая последовательность календарных месяцев. По оси ординат – средняя (белая кривая) изменений показателей относительно среднегодовой величины, принятой за 100%. Темное поле – доверительная зона ( $X \pm 1\sigma$ ) индивидуальных колебаний..

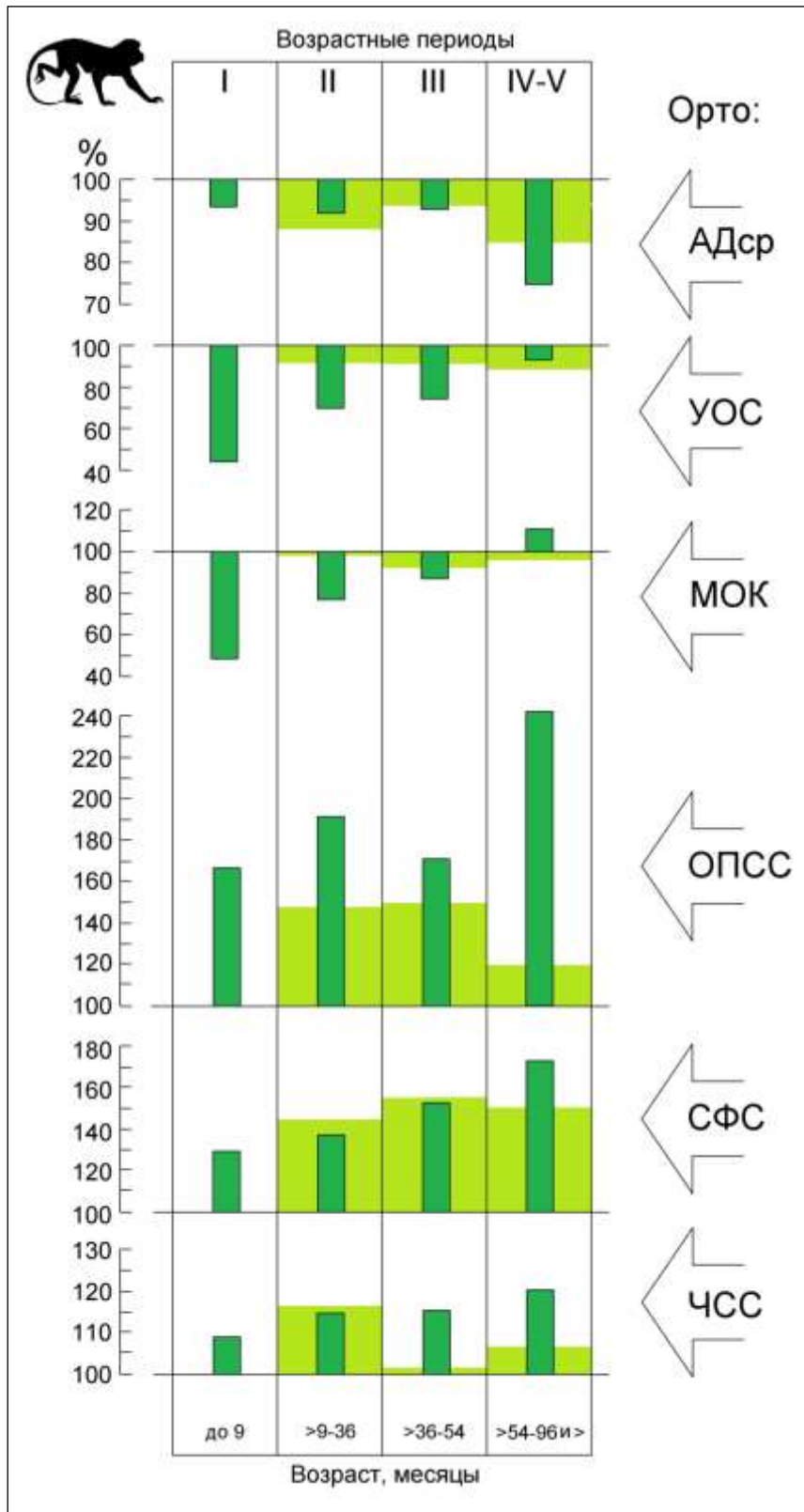


Рис. 8.8. Возрастная динамика показателей периферического кровообращения (по артериальному кровотоку) в ортостатике у бодрствующих (зеленые столбики) и наркотизированных (светло-зеленый фон) нормотензивных обезьян (макаки резусы, самцы). АДср – среднее артериальное давление, УОС – ударный объем сердца, МОК – минутный объем кровообращения, ОПСС – общее периферическое сопротивление сосудов, СФС – сократительная функция сердца, ЧСС – частота сердечных сокращений. Показатели приводятся в % в ортостатике относительно их величины в клиностафике, принятой за 100%.



Достаточно выраженными у обезьян являлись возрастные различия и по гемодинамическим сдвигам в ортостатике (рис. 8.8). Прежде всего, следует отметить возрастное уменьшение выраженности степени снижения ударного (УОС) и минутного (МОК) сердечного выброса в ортостатике. Гипокинетическая реакция по сердечному выбросу, выраженная у обезьян в периоде детства (I), уменьшалась в подростковом (II) и пубертатном (III) периодах, сменяясь гиперкинетической у взрослых животных (IV-V период). Приведенные на рисунке 8.9 линии тренда возрастной динамики МОК, полученные методом полиномиальной аппроксимации, отражают такую направленность изменений сердечного выброса в клиностатике и ортостатике и принципиальное изменение соотношения МОК «ортостатика/клиностатика». Это соотношение изменяется от четко гипокинетического в ортостатике у обезьян в I, II, III периодах детства, подростковом и пубертатном, до переходного соотношения в период завершения роста (IV) и до четко гиперкинетического состояния у взрослых обезьян (V период). Важно отметить, что аналогичное изменение возрастной динамики соотношения МОК «стоя/лежа» отмечается и у человека (см. в Очерке 4, рис. 4.44)

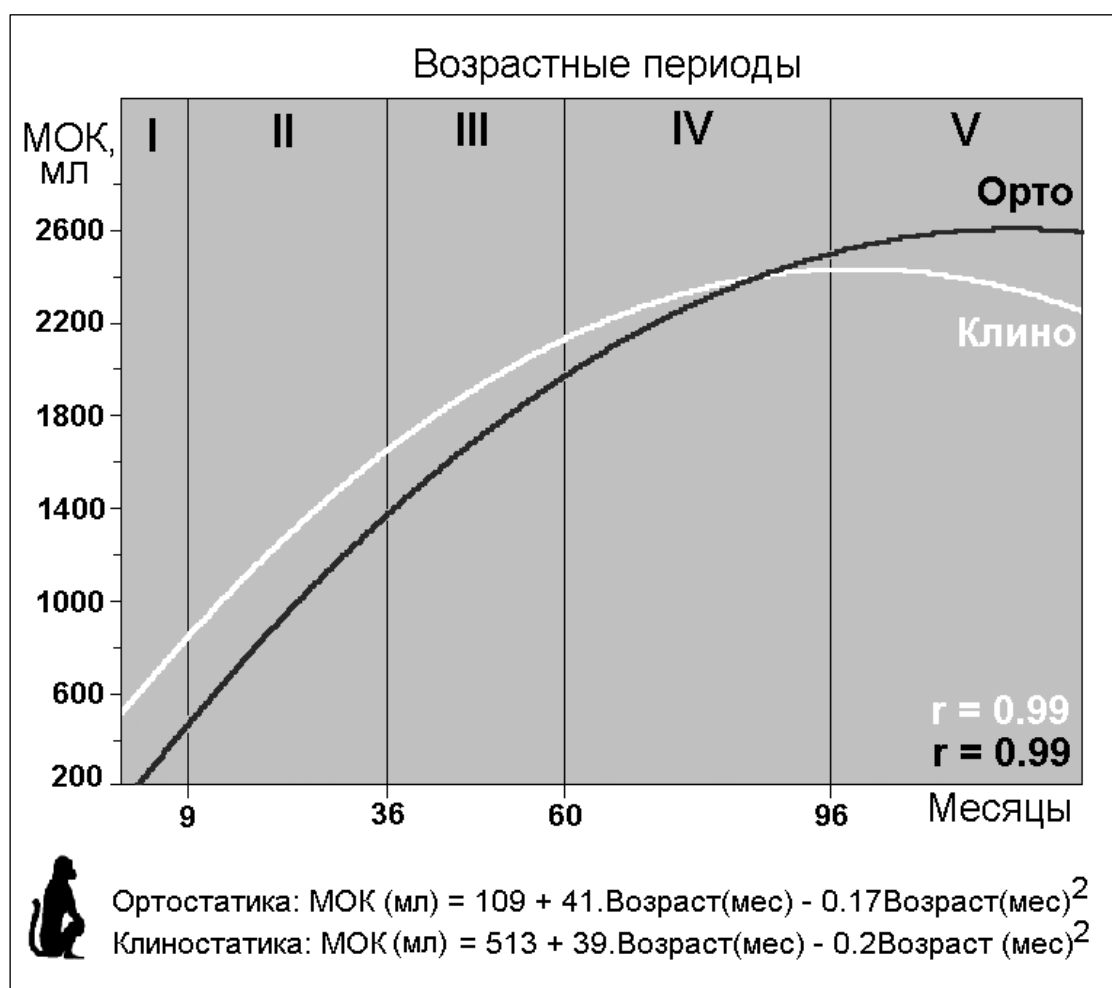


Рис. 8.9. Линии тренда (полиномиальная аппроксимация) возрастной динамики МОК у обезьян в клиностатике и ортостатике.

Возрастное формирование гиперкинетического состояния ССС реализовывалось на основе усиления сократительной (по СФС) и динамической (по ЧСС) функции сердца в ортостатике. При этом ведущее значение имело усиление сократительной функции сердца. Так, увеличение СФС от I к IV-V периоду составило 33%, тогда как увеличение ЧСС – 11%. Параллельно относительному повышению уровня насосной функции сердца отмечалось и прироста ОПСС в ортостатике, особенно к IV-V периоду. Несмотря на увеличение

систолических характеристик ССС и увеличение ОПСС, характер реакции по АД в ортостатике на протяжении I, II и III возрастных периодов не изменялся, а в IV-V периодах реакция по АД приобретала достаточно выраженный гипотонический характер.

Выявленная общая возрастная направленность сердечного выброса рельефно отражалась в определенной перестройке типологической структуры гемодинамики по соотношению МОК «ортостатика / клиностатика» (рис. 8.10). Из данных, приведенных на рисунке хорошо видно, что в периоде детства в 100% случаев определялся I тип или гипокинетическое состояние гемодинамики в ортостатике. Данный тип является определяющим в типологической характеристике кровообращения в ортостатике в подростковом и пубертатном возрастных периодах, соответственно в 66% и 60% случаев. Наряду с этим, у обезьян этих возрастных групп выявлялись эукинетический (II) и гиперкинетический (III) типы. Принципиально иной становилась типологическая структура гемодинамики в ортостатике у взрослых (зрелых) обезьян. В этом возрастном периоде определяющей характеристикой является преимущественное представительство (в 52% случаев) гиперкинетического состояния или III типа регуляция гемодинамики в ортостатике. Представленные данные свидетельствуют о том, что основной направленностью возрастной динамики изменений типологической характеристики регуляции кровообращения в ортостатике является прогрессирующее уменьшение относительного представительства гипокинетического типа от 100% в периоде детства до 18% у взрослых обезьян и увеличение представительства гиперкинетического типа соответственно от 0 до 52 % случаев по исследованной выборке обезьян.

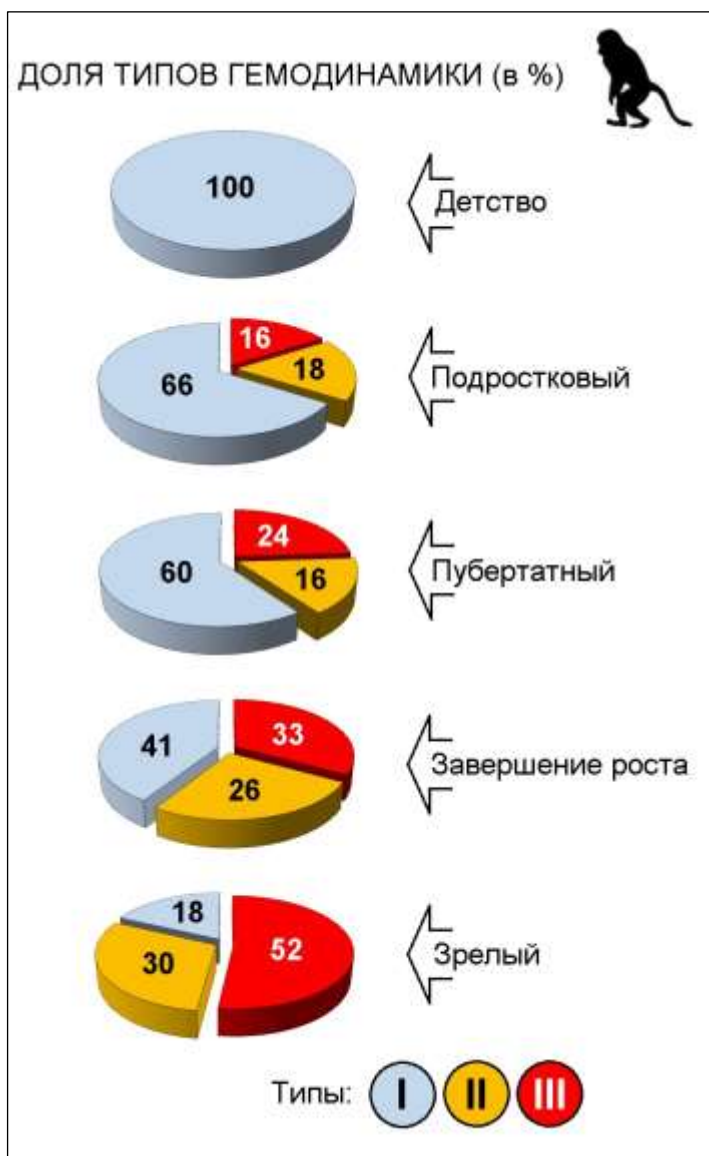


Рис. 8.10. Возрастная динамика относительного (в %) распределения типов гемодинамики по соотношению сердечного выброса (по МОК) «ортостатика/клиностатика»

Параллельно возрастной направленности уменьшения выраженности снижения сердечного выброса в ортостатике отмечалось уменьшение снижения артериального кровотока по брюшным внутренностям (АПв), тогда как реакция по кровотоку нижних конечностей (АПк), в общем, не изменялась (табл. 8.3). При этом характер сосудистой реакции по сосудистому САПв свидетельствовал и о достаточно выраженном ускользании сосудов внутренностей из-под системных вазоконстрикторных влияний в ортостатике у обезьян в I, II и III возрастных периодах. При переходе же в IV-V возрастной период данная способность ослабевала, что отражалось в уменьшении АПв и в относительном увеличении САПв в ортостатике. В отличие от живота со стороны сосудов нижних конечностей отмечалось прогрессирующее с возрастом усиление вазоконстрикторных реакций. Последнее проявилось в увеличении от I к IV-V возрастному периоду САПк.

При сравнительном анализе направленности гемодинамических сдвигов в ортостатике у бодрствующих животных и в наркозе по разным возрастным группам принципиальных различий не выявлялось (табл. 8.3). Исключение составляли показатели по САПк по II-й и III-й возрастным группам, а также АП, САП по животу у обезьян IV-V возрастной группы, по которым определялась разнонаправленная динамика этих показателей в бодрствующем состоянии и в наркозе.

Полученные данные свидетельствуют о достаточно выраженных возрастных и сезонных различиях функциональных характеристик ССС, включая экспериментальные условия регистрации (наркоз, бодрствование, иммобилизация, клиностатика, ортостатика) основных параметров центральной и периферической гемодинамики. Эти данные и разработанные на их основе характеристики составили необходимую нормативную базу для анализа функциональных проявлений адаптации ССС у обезьян в долговременных условиях экспериментальной бипедии.

## **8.2. Функциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы обезьян в условиях экспериментальной бипедии**

Модель экспериментальной бипедии у обезьян [Белкания, Дарцмелия, 1983, 1984; Белкания, Курочкин, Рахманов и др., 1987; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990], помимо гравитационной нагрузки на осевой скелет, воспроизводит и усиливает типичное следствие ортоградной позной статики (прямохождения) в гемодинамике - перераспределение большей части объема крови в сосуды, расположенные ниже уровня сердца. Вследствие увеличенного гидростатического давления и большего перераспределения объема крови по гидростатическому и функциональному градиенту в сосудистую емкость нижних конечностей уменьшается венозный возврат к сердцу, что в свою очередь приводит к уменьшению сердечного выброса. Такая гемодинамическая ситуация, в основе которой лежит нормальная нейрогуморальная регуляция, является физиологической основой включения и напряжения прессорного механизма регуляции ССС, но может явиться и мощным пусковым механизмом развития артериальной гипертонии, если повторяемость и экспозиция этих условий (ортостатика) будут достаточно частыми и длительными. О реальности такой возможности, как показали проведенные исследования [Белкания, Дарцмелия, 1984; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990], свидетельствует развитие артериальной гипертонии у обезьян-бипедов.

В проведенных ранее исследованиях [Белкания, Дарцмелия, 1984; Дарцмелия, 1984; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988; Демин, 1990] было показано, что на протяжении восьмимесячного пребывания обезьян в постоянных экспериментальных условиях ортоградной позной статики и прямохождения и в процессе формирования артериальной гипертонии отмечалось снижение ударного и минутного сердечного выброса с параллельным увеличением общего периферического сопротивления сосудов и артериального давления в клиностатике. Особый интерес представляют данные об уменьшении

степени снижения артериального давления и сердечного выброса у обезьян-бипедов в ортостатике.

Эти данные позволяют отметить определенный параллелизм между общим усилением прессорных характеристик ССС, проявившемся в формировании артериальной гипертонии, и совершенствованием регуляции ССС в ортостатике. В связи с этим исследования на модели экспериментальной бипедии определяют возможности изучения, с одной стороны, функциональных проявлений адаптации ССС к усилившемуся влиянию гравитационного (гидростатического) фактора; а, с другой стороны, позволяют проследить динамику складывающихся гемодинамических отношений в процессе формирования артериальной гипертонии и связь с типологической организацией регуляции кровообращения, ориентированной на обеспечение кровообращения в ортостатике.

Важным моментом при этом является возможность экспериментального воспроизведения переходной формы в организации регуляции ССС по гидростатическому фактору кровообращения от низших приматов, с их полувертикальной статикой к прямоходящему человеку. Такая возможность в значительной мере подчеркивается имеющимися данными о значительном сходстве функциональной системы антигравитации [Белкания, 1982], а также рассмотренными выше данными о высоком типологическом соответствии организации регуляции ССС в ортостатике у человека и обезьян, в отличие от животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (см. рис. 8.1 – подробнее в Очерке 3).

В связи с вышеизложенным рассмотренные выше материалы по соматической адаптации к земной гравитации в процессе роста и физического развития в условиях экспериментальной бипедии дополнены материалами о сопряженной адаптации к земной гравитации сердечно-сосудистой системы (ССС) при усилившемся влиянии гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения у обезьян в условиях ортоградной статики и бипедальной локомоции и статики.

В рассматриваемых материалах представлены данные по завершеному эксперименту, проведенному на 6 самцах макаков резусов и 5 самцах павианов гамадрилов, которые находились в условиях ортоградной позной статики и прямохождения 25 месяцев, а в дальнейшем наблюдение за ними в обычных условиях их жизни продолжалось на протяжении 2-х лет. Измерение АД у обезьян-бипедов проводилось еженедельно на протяжении периода экспериментальной бипедии и ежемесячно в периоде последствия. Параллельно периодически проводилась регистрация параметров центральной и периферической гемодинамики в клиностатике и ортостатике. Исследования проводились у обезьян в бодрствующем состоянии и в наркозе. Учитывая длительность эксперимента и возможность наложения возрастной и сезонной динамики, регистрируемые функциональные характеристики ССС сопоставлялись с нормативами по соответствующим сезонным и возрастным периодам.

У всех обезьян на протяжении всего периода их вынужденной жизни при постоянном нахождении в условиях ортоградной статики и прямохождения отмечалось прогрессирующее повышение АД (рис. 8.11). В этих условиях через первичную фазу достоверного снижения систолического и диастолического АД (в первые 8-9 суток) артериальная гипертония формировалась перманентно и сохранялась после возвращения животных к обычным условиям жизни. При этом гипертонический уровень АД определялся как в обычных условиях его измерения, так и, что особенно важно, в наркотическом состоянии (рис. 8.12). Выраженность начальной гипотонической фазы достаточно хорошо проявляется и по представленным на рисунке 8.11 усредненным индивидуальным величинам АД за первый месяц бипедии.

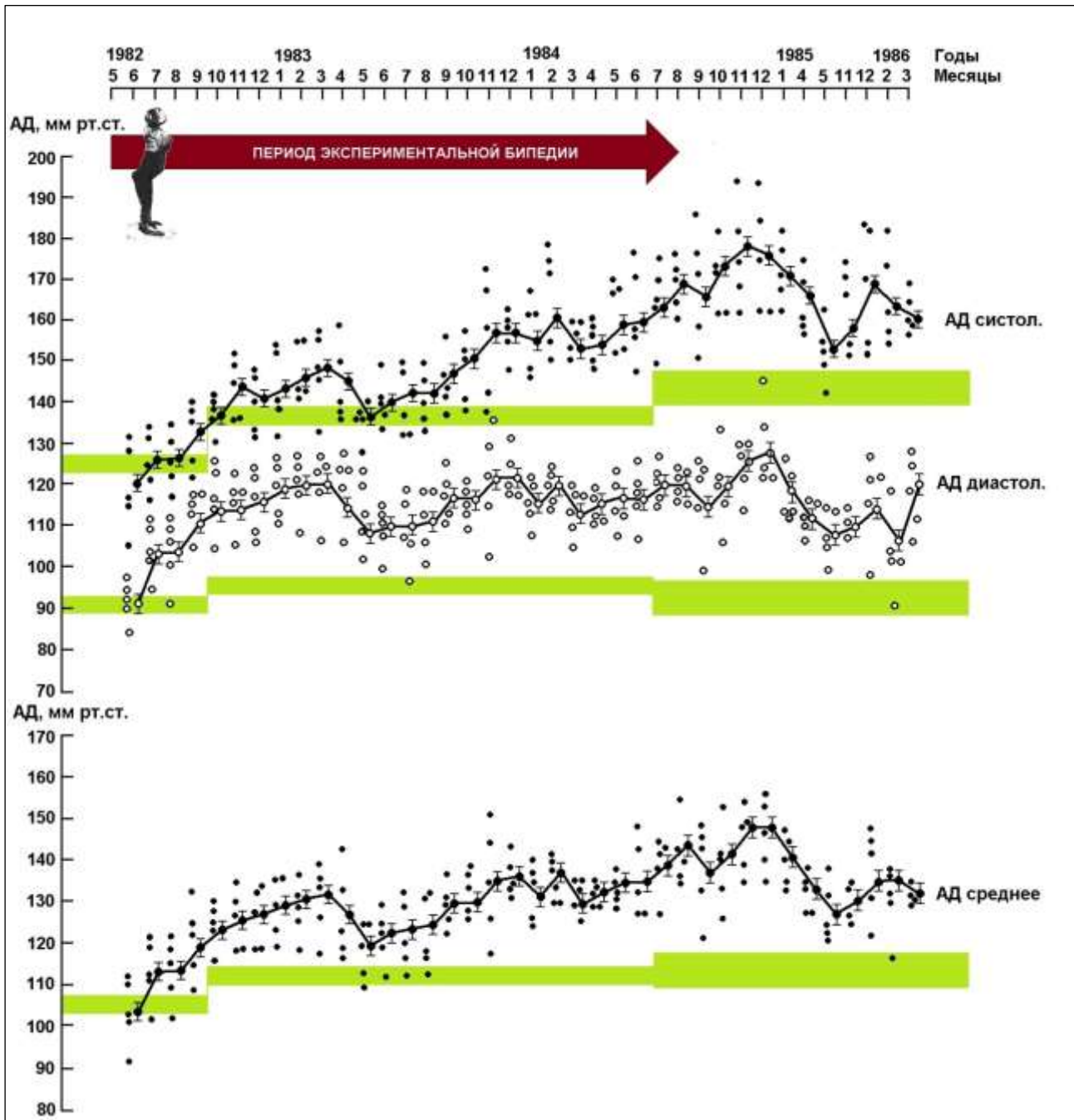


Рис. 8.11. Динамика повышения АД у обезьян на протяжении периода экспериментальной бипедии и в последствии. Измерения АД проводились у бодрствующих животных. По оси абсцисс – временная шкала наблюдения (в календарной последовательности месяцев), по оси ординат сверху вниз – систолическое, диастолическое и среднее АД (мм рт.ст.). Светло-зеленым цветом обозначены доверительные зоны ( $X \pm 1\sigma$ ) нормативных величин по возрастным периодам, соответствующим временным условиям проведения эксперимента. Черные сплошные кривые – среднемесячные величины АД по группе обезьян-бипедов, отдельные кружки – среднемесячные величины АД у отдельных обезьян.

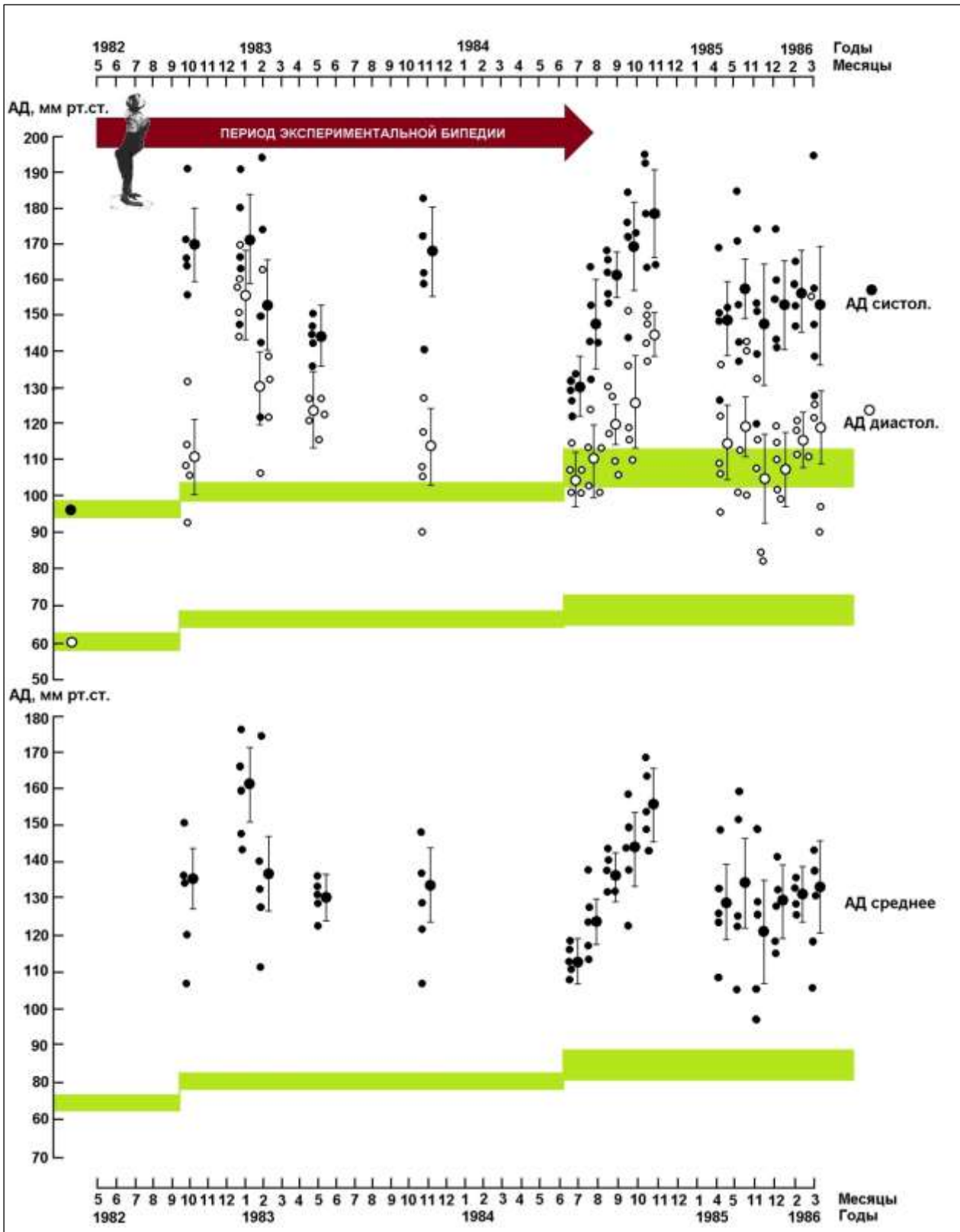


Рис. 8.12. Динамика повышения АД у обезьян на протяжении периода экспериментальной бипедии и в последствии. Измерения АД проводились у наркотизированных животных. Основные обозначения те же, что и на рис. 8.11 Маленькие кружки среднемесячные величины АД у отдельных обезьян; кружки с доверительным интервалом – средняя величина АД пор группе обезьян-бипедов.

Первичное снижение АД в остром периоде адаптации к условиям экспериментальной бипедии принципиально отличает реакцию ССС у обезьян-бипедов от стереотипной гипертензивной реакции у обезьян при обычных формах их иммобилизации, включая фиксацию в приматологическом креоле. Помимо этого, следует подчеркнуть, что по содержанию в крови кортизола и тестостерона, которые являются общепринятыми гормональными маркерами стресса, бипеды достоверно не отличались от контрольных обезьян. Об отсутствии у бипедов существенно отличающегося от контрольных условий психоэмоционального состояния свидетельствовало также и сохранение обычных поведенческих реакций, за исключением изменения некоторых форм двигательных реализаций, вызванных расширением использования нижних конечностей и стопы в манипуляционной деятельности. Проведенное сопоставление показывает, что в используемой постановке экспериментальной бипедии с ограничением функции верхних конечностей, но при сохранении общей свободы в произвольной двигательной активности и возможности реализации естественных мотиваций животного, не развивается какое-либо особое стрессовое состояние психогенной природы, которое можно реально связать с формируемой у обезьян-бипедов в дальнейшем артериальной гипертонией.

При общей характеристике динамики АД у обезьян-бипедов выявляется четко выраженный волнообразный характер изменений диастолического, среднего и, особенно, систолического АД (см. рис. 8.11). Такая динамика отражает сезонные изменения АД, хорошо совпадающие с таковыми как у нормотензивных обезьян, так и у обезьян с артериальной гипертонией. При этом следует отметить, что амплитуда сезонных колебаний уровня АД у обезьян-бипедов, также как и у животных с артериальной гипертонией, значительно более выражена, чем у нормотензивных обезьян (рис. 8.14). Сезонная динамика АД достаточно определенно выявляется у обезьян-бипедов и по фрагментам данных измерения АД в наркозе (см. рис. 8.12).

Следует отметить, если в первые сутки сразу после надевания на обезьян ограничивающей курточки у них и отмечалась умеренная стрессовая реакция, то в дальнейшем животные быстро адаптировались и уже со следующих суток функциональные показатели, чувствительные к стрессу (ЧСС и АД), соответствовали обычным характеристикам. При этом уровень гормонов (кортизол и тестостерон), четко идентифицирующих у обезьян наличие стресс-реакции [Белкания, Воронцов, Зданкевич, 1984], не отличался от такового у контрольных обезьян и был в нормативных пределах.

На протяжении первых 8-9 месяцев бипедии у обезьян отмечалось снижение ударного (УИ) и минутного (СИ) сердечного выброса в клиностатике (рис. 8.13). Следует отметить, что снижение сердечного выброса сопровождалось повышением периферического сопротивления сосудов, а также уменьшением клубочковой фильтрации почек, уменьшением плазмы крови на 18% по сравнению с контролем и изменением соотношения объемов плазмы, внеклеточной и интерстициальной жидкости, свидетельствующим о резистивном и гиповолемическом характере формирования артериальной гипертонии в условиях экспериментальной бипедии [Kunes, Demin, Jelinek et al., 1990].

Несмотря на то, что снижение сердечного выброса у обезьян в начальном периоде бипедии достаточно определенно совпадало с сезонной динамикой, важно подчеркнуть, что величины УИ и СИ были выражены меньшими по сравнению с соответствующими возрастными нормативами. Это, в известной мере может отражать проявление в начальном периоде бипедии усиления перераспределения объема крови по гидростатическому градиенту в сосуды нижних конечностей, вследствие чего уменьшается венозный возврат к сердцу и, соответственно, сердечный выброс. В дальнейшем, на фоне прогрессирующего повышения АД и периферического сопротивления сосудов отмечалось абсолютное повышение УИ и СИ, как по общей динамике изменений сердечного выброса, так и сравнительно с соответствующими возрастными нормативами.

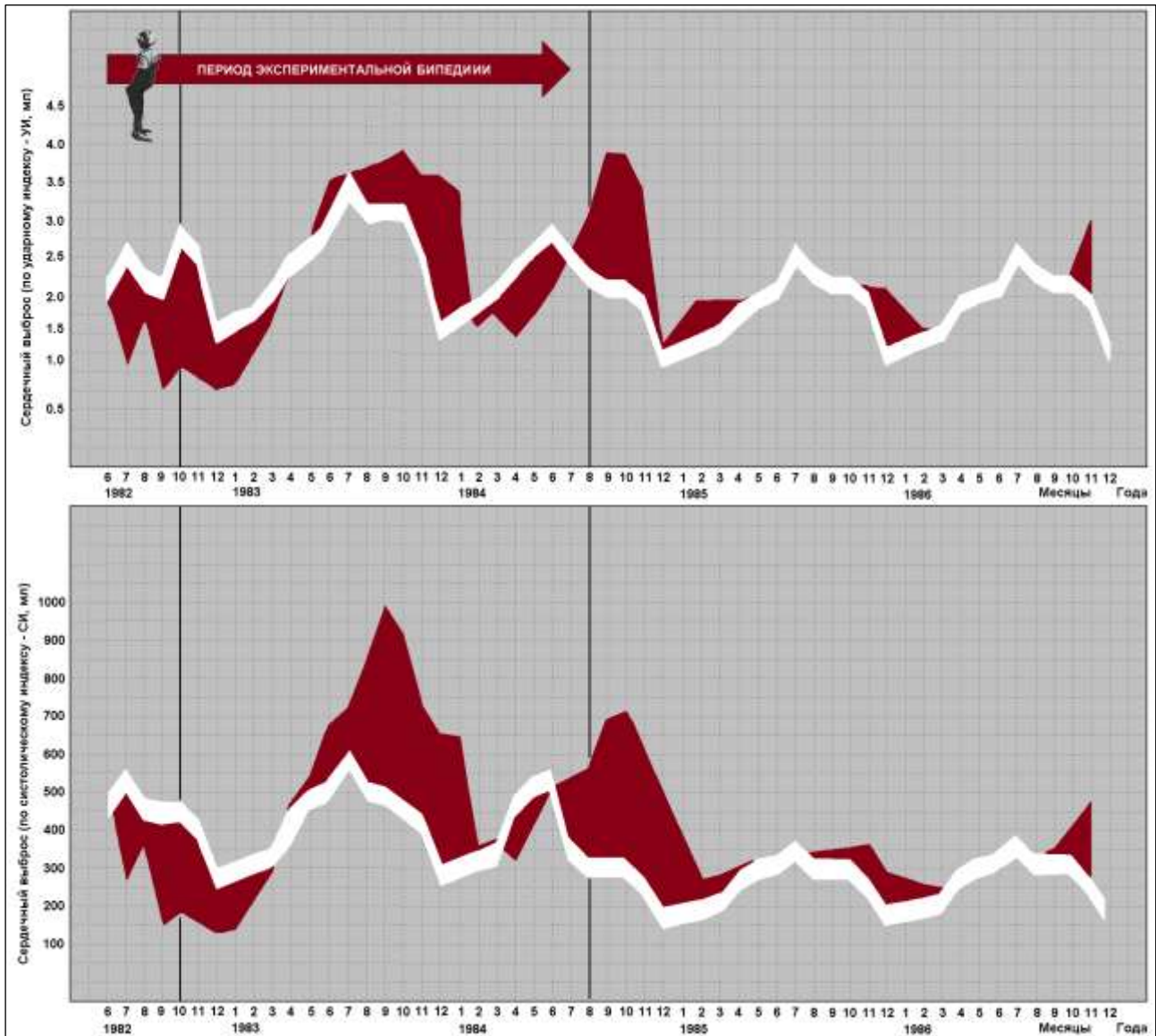


Рис. 8.13. Динамика сердечного выброса у обезьян-бипедов на протяжении периода экспериментальной бипедии и в последствии.

По оси абсцисс – временная шкала наблюдения (годовая последовательность месяцев), по оси ординат – величина УИ (вверху) и СИ (внизу) в  $\text{мл} \cdot \text{кг}^{-1}$  в клиностафике. Белый профиль – доверительная зона нормативных возрастных и сезонных величин ( $X \pm 1\sigma$ ) по возрастным периодам (выделены вертикальными линиями), соответствующих временным условиям проведения эксперимента. Стрелкой обозначен период экспериментальной бипедии.

При этом следует отметить, что в этом случае сезонная динамика изменений сердечного выброса у обезьян-бипедов совпадала с нормативной, отличаясь более высокой амплитудой сезонного максимума и минимума. Это, по-видимому, отражает при формировании артериальной гипертонии у обезьян-бипедов более высокую чувствительность ССС к сезонным факторам без изменения базового механизма динамической регуляции сезонного ритма. Это согласуется с приведенными на рисунке 8.14 данными по аналогичному соотношению сезонного ритма АД у нормотензивных обезьян и обезьян с артериальной гипертонией.



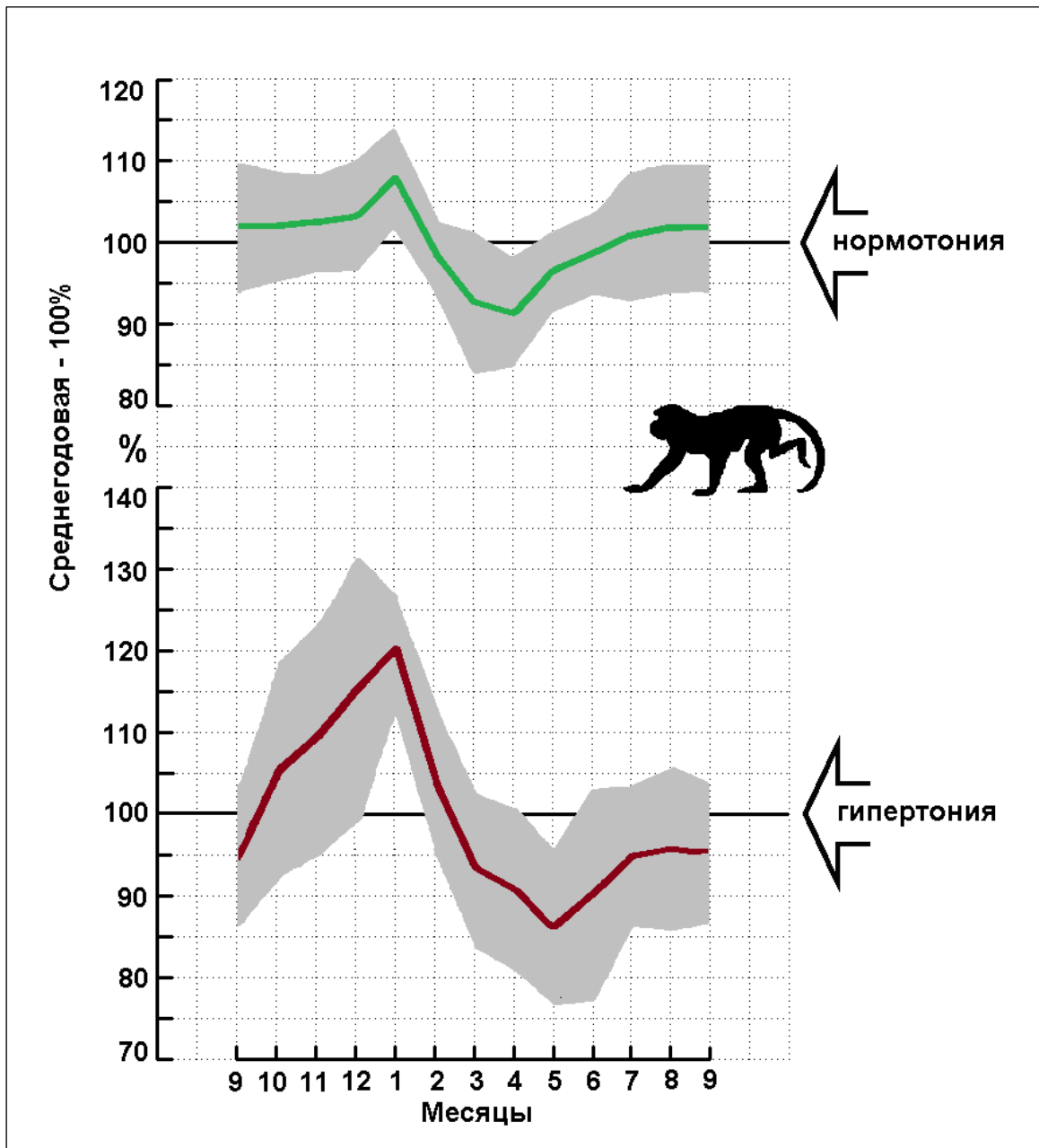


Рис. 8.14. Сезонная динамика АД и сердечного выброса (по УОС и МОК) у нормотензивных (зеленая кривая) обезьян и с артериальной гипертонией (красная кривая). По оси абсцисс – годовая последовательность календарных месяцев, по оси ординат – средне-месячная величина АДср относительно среднегодовой величины, принятой за 100%. Серое поле – доверительная зона ( $X \pm 1\sigma$ ) индивидуальных колебаний.

Важно подчеркнуть, что формируемое по направленности изменений сердечного выброса гиперкинетическое состояние сохранялось у обезьян-бипедов и в периоде последействия. Меньшая выраженность его, возможно, была связана с тем, что регистрация гемодинамических параметров уже у взрослых обезьян-бипедов осуществлялась в наркозе. С этим заключением согласуются вышеприведенные данные о более низких величинах сердечного выброса (по УИ, СИ) в клиностафике у обезьян в наркозе (см. рис. 8.5) по сравнению с бодрствующим состоянием.

В соответствии с описанным характером изменений сердечного выброса анализ динамики адаптации ССС у обезьян-бипедов по другим параметрам кровообращения проводился по соответствующим фазам. Первая (I) фаза соответствовала снижению

сердечного выброса в начальном периоде бипедии, II и III фазы отражали гиперкинетическое состояние ССС соответственно в периодах продолжающейся экспериментальной бипедии и последействия. На рисунке 8.15 дана общая гемодинамическая характеристика выделенных фаз. Учитывая, что эта характеристика захватывает три возрастных периода, данные приведены в относительных (в %) величинах по сравнению с соответствующими возрастными нормативами, принятыми за 100%.

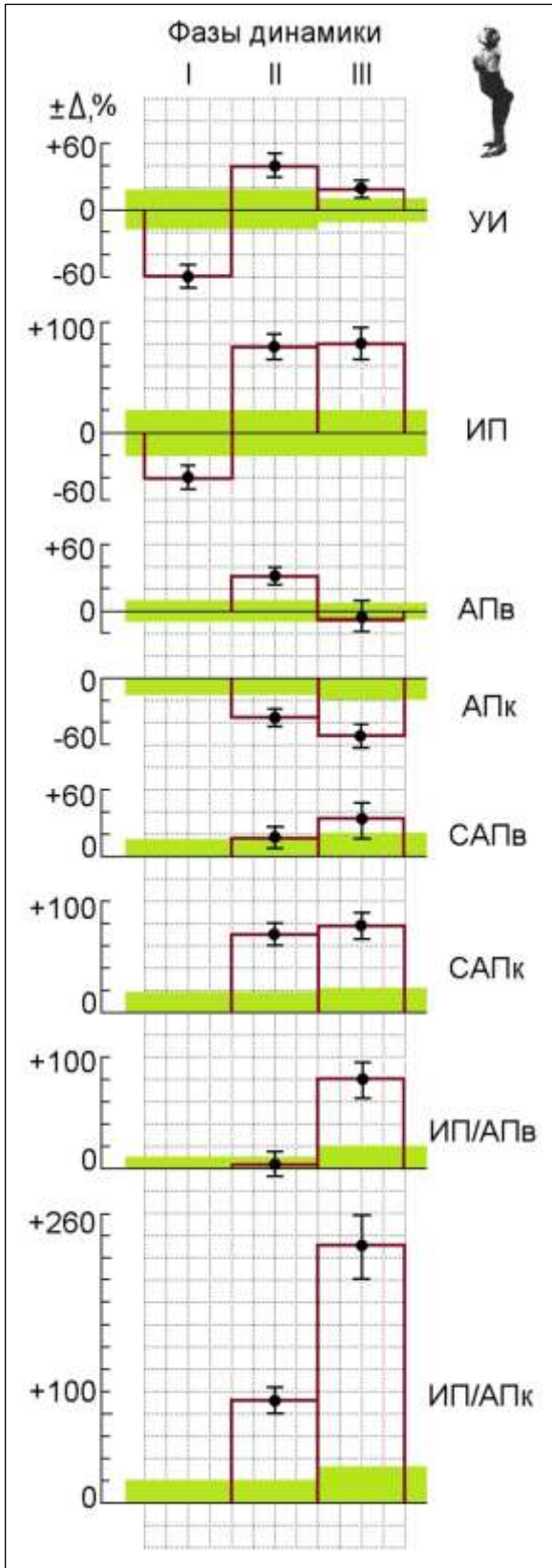


Рис. 8.15. Фазовая характеристика адаптации ССС обезьян к экспериментальным условиям ортоградной статики и бипедальной локомоции. По оси абсцисс: I, II, III – фазы динамики (объяснения см в тексте); по оси ординат – изменения гемодинамических показателей относительно соответствующих возрастных нормативов, принятых за 100%. Светло-зеленая доверительная зона ( $X \pm 1\sigma$ ) средних нормативных величин показателей.

Хорошо видно, что выделенные фазы достоверно различаются по ударному (УИ) сердечному выбросу, который достоверно меньше в I фазе и больше во II и III фазах по сравнению с соответствующими нормативными величинами. Снижение сердечного выброса, несмотря на повышение АД уже в I фазе, сопровождалось снижением индекса общей перфузии ( $ИП=УИ \cdot АД_{ср,ед}$ ). Повышение этого индекса во II и III фазах может быть определено как одно из общих проявлений адаптации ССС к бипедии, направленной на поддержание периферического артериального кровотока. При этом следует отметить, что повышение общей перфузии за счет увеличения сердечного выброса и АД сопровождалось достоверным увеличением артериального кровотока внутренностей во II фазе. Отражением этого являлось увеличение показателя артериального кровотока по брюшным внутренностям (АПв). В III фазе при таком же высоком уровне общей перфузии кровотоков внутренностей, снижаясь по сравнению со II фазой, достоверно не отличался от нормативной величины.

Отмеченная динамика по АПв маскирует усиление системной вазоконстрикции при формировании артериальной гипертонии у обезьян-бипедов и создает впечатление об "ускальзывании" сосудистого русла брюшных внутренностей из-под прессорных влияний. Однако по показателю относительной перфузионной обеспеченности кровотока ( $ИП/АПв$ ) - фактически, если во II фазе сосуды внутренностей действительно "ускальзывали", то на фоне прогрессирующей в дальнейшем артериальной гипертонии они вовлекались в системную вазоконстрикцию. Это отражалось в достоверном и значительном увеличении показателя сосудистого сопротивления по сравнению со II фазой и соответствующей нормативной величиной – увеличение по показателям САПв ( $УОС/АПв$ ) и по интегральному показателю  $ИП/АПв$ .

Особо следует отметить, что сосуды нижних конечностей с самого начала вовлекались в системную вазоконстрикцию. Это проявлялось в прогрессирующем уменьшении артериального кровотока (АПк) и, особенно, в выраженном увеличении сосудистого сопротивления, как по показателю САПк - соотношению артериального кровотока (АПк) и ударного сердечного выброса ( $УОС/$ ), так и по интегрально более «сильному» показателю – соотношению  $ИП/АПк$ . В определенной мере такая циркуляторная ситуация эквивалентна гемодинамическому состоянию, лежащему в основе недостаточности артериального кровообращения у человека при облитерирующем эндартериите нижних конечностей (Белкания, Пухальска, Трумпикас, 2005; Багрий, Белкания, Диленян, 2013).

Проведенная гемодинамическая характеристика у обезьян-бипедов свидетельствует о том, что формирование гиперкинетического состояния в клиностатике отражает усиление централизации кровообращения в условиях стабилизации артериальной гипертонии на резистивной основе. В этой связи представляют интерес данные по оценке функционального состояния ренин-ангиотензиновой системы у обезьян-бипедов, имеющей, как известно, ключевое значение в процессе тонического поддержания уровня АД и регуляторной стабилизации гипертонического состояния.

Активность ренина плазмы крови на первом году бипедии в условиях условного покоя (при взятии крови при обычной ручной фиксации обезьян) обычном удержании взятии крови была ниже на 36%, а на втором году - на 52% по сравнению с контрольными животными (рис. 8.16). Наряду с этим, реактивность рениновой системы на 30-минутное ортостатическое воздействие у бипедов была значительно выше (327% и 222% относительно фона в клиностатике, соответственно по 1 и 2 году бипедии), чем у контрольных обезьян (139%). Полученные данные об исключительном повышении активности рениновой системы в ортостатике у обезьян-бипедов хорошо согласуются с достаточно выраженным увеличением сосудистого сопротивления по брюшным внутренностям и конечностям, которое определялось по II и III фазам динамики бипедии (см. рис. 8.15) и свидетельствуют о резистивном характере формируемой артериальной гипертонии.

Снижение активности ренина по базовому уровню по сравнению с контрольными животными, но нарастающее увеличение активности ренина в ортостатике свидетельствует об определенной перестройке функционирования ренин-ангиотензиновой системы,

направленной на обеспечение актуального состояния ССС у обезьян-бипедов – компенсацию усилившегося в условиях ортоградной статики и бипедальной локомоции влияния гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения.

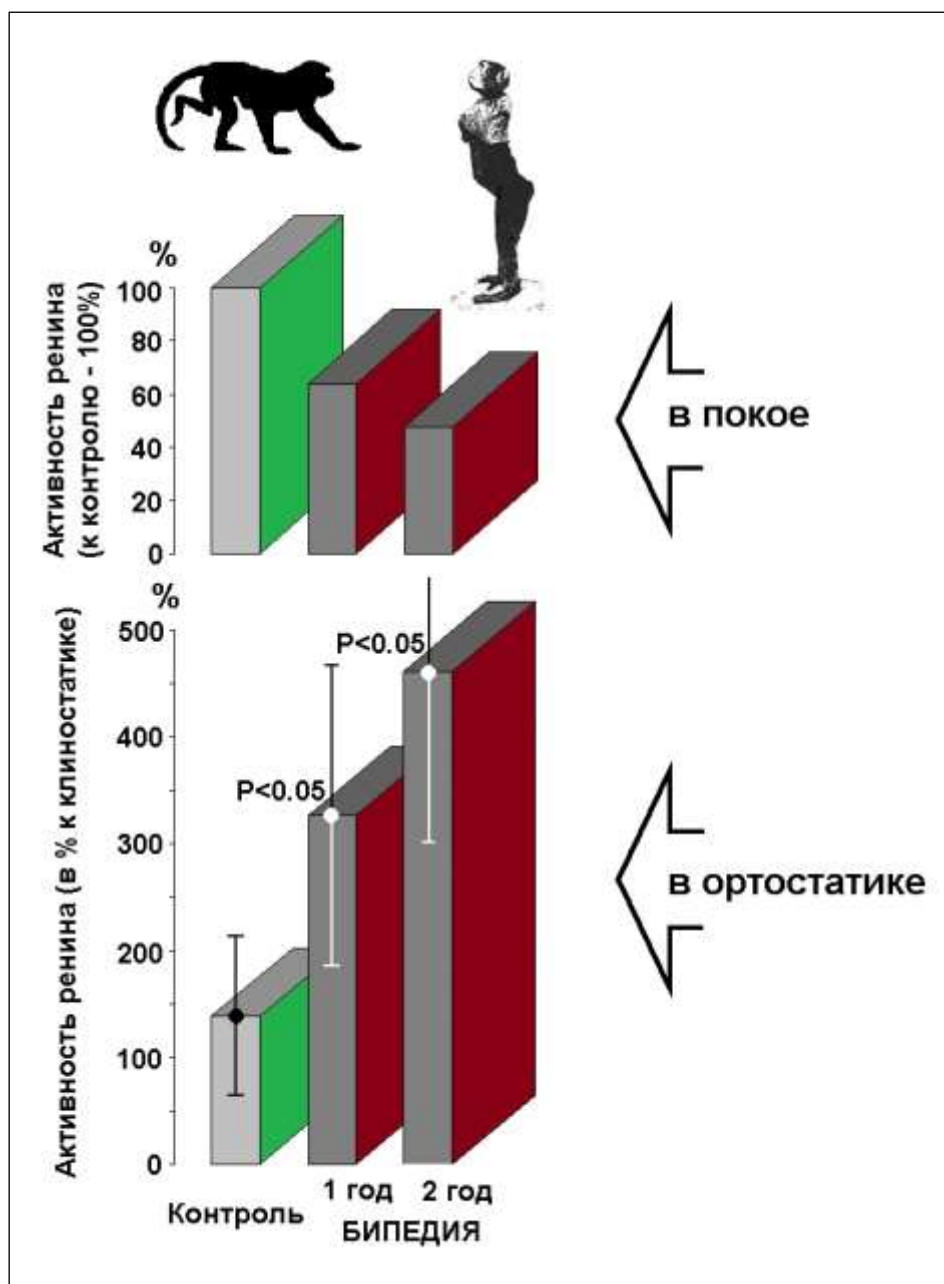


Рис. 8.16. Динамика активности ренина плазмы у обезьян-бипедов.

Изменения активности ренина: вверху – в покое (клиностастика) и в ортостатике (внизу) относительно ее величины в клиностаतिकе, принятой за 100% у обезьян в обычных условиях жизни (контроль) и обезьян-бипедов на 1 и 2 году эксперимента.

Усиление централизации кровообращения и гиперкинетической характеристики регуляции ССС у обезьян-бипедов определялось и в ортостатике (рис. 8.17). Это, прежде всего, отражалось в прогрессирующем достоверном увеличении среднего уровня сердечного выброса (по МОК) в ортостатике относительно его величины в клиностаतिकе. Если в фоновом периоде этот уровень составлял в среднем 70%, то в процессе адаптации ССС к условиям бипедии он повышался до 95%, а в дальнейшем, в процессе стабилизации артериальной гипертензии в периоде последствий увеличивался до 127%.

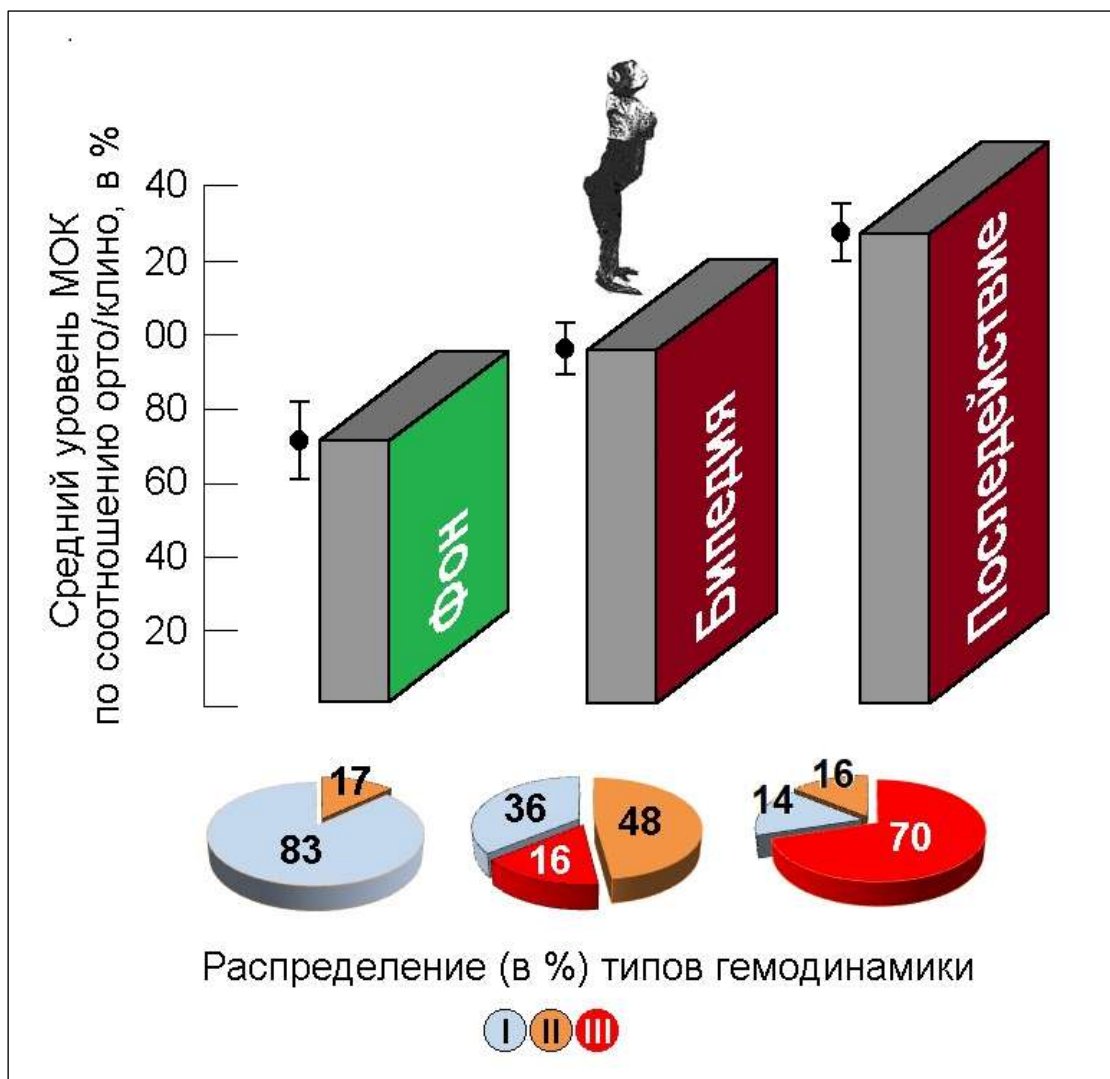


Рис. 8.17. Проявление гиперкинетической установки в регуляции сердечного выброса (по МОК) в ортостатике при адаптации ССС обезьян к экспериментальным условиям ортоградной статики и бипедальной локомоции.

Соответственно описанной гиперкинетической направленности изменений среднего уровня МОК в ортостатике отмечалась соответствующая четкая перестройка типологической (по соотношению МОК «ортостатика/клиностастика») структуры регуляции гемодинамики в ортостатике. Эта перестройка отразилась в уменьшении представительства I типа или гипокинетического состояния гемодинамики в ортостатике от 83% в фоновом периоде до 14% в периоде последствия. Увеличение же представительства III типа - соответственно от 0 до 70%, несомненно, свидетельствовало о том, что определяющей характеристикой конечного этапа адаптации ССС у обезьян-бипедов является стабильно закрепленное гиперкинетическое состояние гемодинамики в ортостатике.

В проведенном исследовании развитие артериальной гипертензии у обезьян-бипедов рассматривается нами как фактическое проявление адаптации ССС к комплексному воздействию факторов экспериментальной обстановки, включая и возрастные проявления этой адаптации. Среди этих факторов одним из основных, постоянно присутствующих в эксперименте на бодрствующих животных, является, как известно, психоэмоциональное напряжение. Реальность влияния последнего на ССС была показана нами выше, при сравнительной гемодинамической характеристике состояний бодрствование-наркоз у обезьян. Несомненно, что это влияние необходимо учитывать в любом исследовании при

интерпретации получаемых результатов. Это условие в полной мере относится и к данным, полученным у обезьян-бипедов. В этом отношении определенный интерес имеет рассмотрение динамики изменений АД и проявляемости артериальной гипертонии у обезьян, включая и обезьян-бипедов, в зависимости от действия антропогенных факторов экспериментальной обстановки.

Уже общие условия жизни обезьян в неволе создают значительный уровень психоэмоционального напряжения, связанного с действием антропогенных факторов. В свое время не учитывание значения влияния этих факторов явилось основой достаточно долгой, и как оказалось в последствии бесплодной, дискуссии об отсутствии у обезьян "тонуса вагуса". Данные по телеметрической регистрации сердечной деятельности показали не только ошибочность такого представления, но и фактически проявили существенное влияние антропогенных факторов на функциональное состояние ССС у обезьян [Татоян, 1970а,б].

Даже присутствие вблизи или рядом человека, не говоря уже о непосредственном взятии животного в эксперимент, сопровождается чрезвычайным психоэмоциональным напряжением. Последнее у обезьян, помимо различных форм двигательного поведения, сопровождается высокой частотой сердечных сокращений и значительным реактивным повышением АД, иногда до очень высоких величин. И только при длительной адаптации животных к комплексу экспериментальных условий можно перевести ССС на менее напряженный режим функционирования. Однако и в этом случае мы будем иметь объективные свидетельства реальности достаточно выраженного психоэмоционального напряжения. Понятно, что специальные экспериментальные условия, такие как фиксация (иммобилизация) и разнообразные манипуляции на протяжении нескольких часов, существенно усиливают психоэмоциональное напряжение у обезьян, которое достаточно выражено, как это показано нами выше, отражается на функциональных характеристиках ССС.

Исходя из посылки, что частая повторяемость и увеличение экспозиции таких условий, сопровождающихся психоэмоциональным напряжением, может явиться основой для развития артериальной гипертонии, нами проведен специальный анализ динамики изменения АД и проявляемости артериальной гипертонии на большой выборке животных (около 1 тысячи обезьян) в зависимости от общей длительности пребывания в эксперименте (рис. 41). В соответствии с рассмотренными выше критериями, артериальная гипертония у обезьян диагностировалась в условиях нембуталового наркоза при величинах диастолического АД выше 90 мм рт.ст. Проявляемость гипертонии определялась по отношению числа обезьян с данным уровнем АД к общему числу животных в группе (в %). Анализ проведен на 959 самцах макаках резусах разного возраста, включая нормотензивных и гипертензивных животных. Вся выборка по времени пребывания в эксперименте была распределена по следующим группам (в скобках количество обезьян по группам): 6 месяцев (426), один год (143), два (116), три (89) и четыре года (70) года, 5-6 лет (115). И, наконец, одна группа представлена 49 самками павианов гамадрилов производственного стада, которые содержались в вольерах и в экспериментах не использовались. В составе этой группы были обезьяны в возрасте 6-8 и 12-15 лет.

На рис. 41 заштрихованным полем показана 95% доверительная зона средних значений систолического и диастолического АД по анализируемым группам животных при измерении АД в бодрствующем состоянии (вверху) и в наркозе (в середине). Хорошо видно, что по мере увеличения времени пребывания в эксперименте наиболее выражено увеличивается систолическое АД. При этом наиболее значимо оно увеличивается со 2-го года пребывания в эксперименте. Соответственно этому вдвое увеличивается и проявляемость артериальной гипертонии (18%) по сравнению с первым полугодием (9%). Однако наиболее четким увеличением АД в условиях бодрствования и наркоза было на 4 году пребывания в эксперименте. При этом проявляемость артериальной гипертонии увеличивалась до 34%.

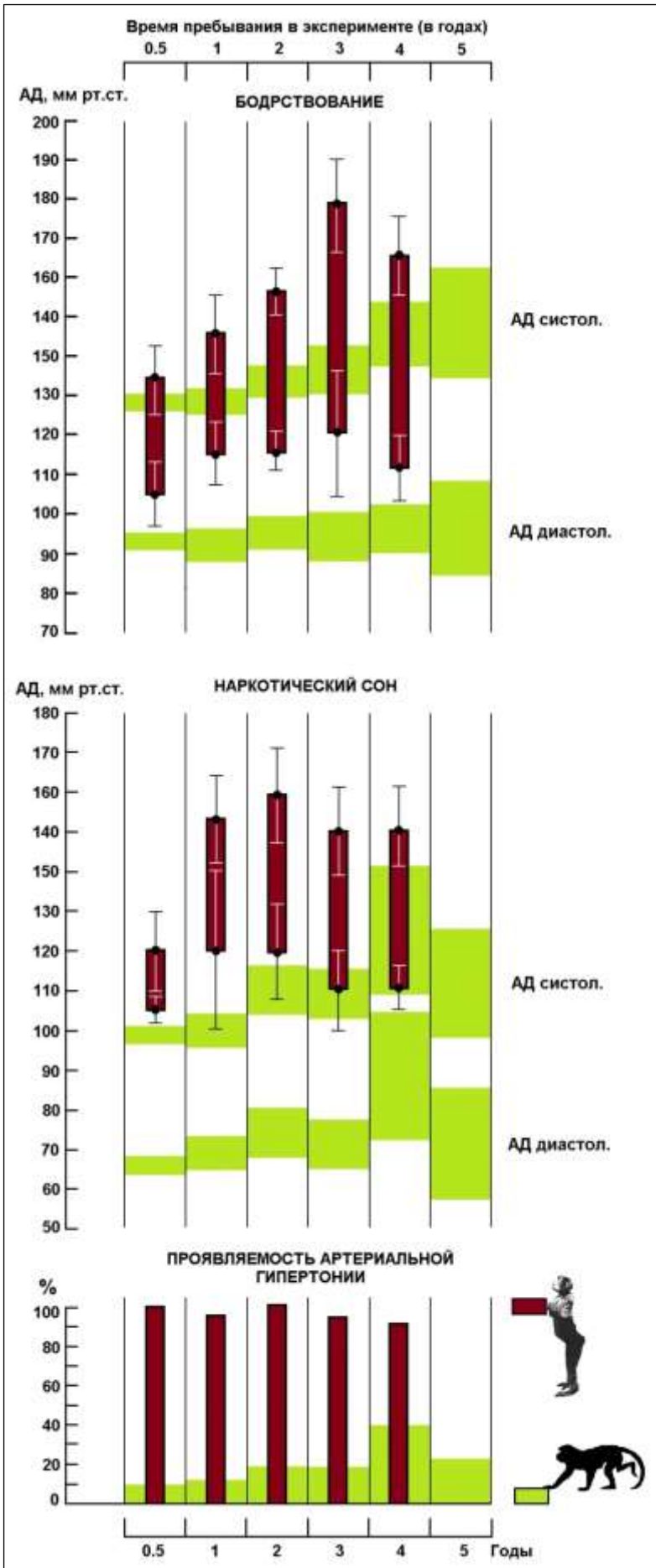


Рис. 8.18. Динамика изменений АД и проявляемости артериальной гипертензии (АГ, в %) в зависимости от пребывания в эксперименте. Зеленый профиль – доверительная зона ( $X \pm 1\sigma$ ) систолического и диастолического АД у бодрствующих обезьян и в наркозе (контрольная группа0). Красные столбики – обезьяны-бипеды.

Следует отметить, что на рис. 8.18 (внизу) приведены данные по обезьянам, как со стабильной, так и транзиторной артериальной гипертонией. И основной вклад в высокий уровень общей проявляемости гипертонии вносят животные с транзиторной формой (см. рис. 8.4). Проявляемость же стабильной гипертонии по анализируемым группам была ниже и составляла соответственно 6%, 6%, 7%, 12%, 9%, 11% и 13% (на рисунке не показана). Именно величины проявляемости транзиторной АГ наиболее реально отражает вероятность развития артериальной гипертонии у обезьян под влиянием комплекса общих и специальных (иммобилизация и другие экспериментальные воздействия) антропогенных факторов, вызывающих психоэмоциональное напряжение.

Сопоставление группы экспериментальных животных с вольерной группой показало, что в условиях действия общих антропогенных факторов неволи и вне целенаправленных экспериментальных воздействий у самок павианов гамадрилов отмечается также значительный процент обезьян с гипертоническим уровнем АД, включая стабильное и транзиторное состояние. Причем, с возрастом проявляемость этих состояний увеличивается с 9% у молодых самок в возрасте 6-8 лет до 40% у зрелых животных в возрасте 12-15 лет.

Проведенное сопоставление представляется нам особенно важным, так как практически полное соответствие по проявляемости артериальной гипертонии по двум выборкам животных (обезьяны экспериментальной и вольерной групп) свидетельствует о том, что психоэмоциональное напряжение, вызываемое общими антропогенными факторами неволи, фактически перекрывает традиционные экспериментальные воздействия (невротизация, иммобилизация и др.) по "выходу" артериальной гипертонии. Создается впечатление, что разнообразные дополнительные экспериментальные приемы, направленные на "моделирование" артериальной гипертонии путем искусственной «невротизации» разными способами стрессирования, не вносят, по-видимому, существенный вклад в постоянное психоэмоциональное напряжение обезьян, вызываемое общими факторами неволи. Тем не менее, достаточно высокое представительство животных с повышенным АД как по экспериментальной, так и по вольерной группам свидетельствует о реальном значении психоэмоционального напряжения в формировании артериальной гипертонии. Но не как направленного экспериментального фактора, а как фонового составного элемента содержания в неволе. В этой связи уместно подчеркнуть определенное соответствие проявляемости по анализируемым выборкам артериальной гипертонии у обезьян, включая возрастную зависимость, с заболеваемостью гипертонической болезнью у человека.

Для обезьян, находящихся в условиях экспериментальной бипедии, несомненно, также актуально влияние рассмотренных выше общих антропогенных факторов. Однако в данной постановке эксперимента – постоянное пребывание в условиях ортоградной статики и бипедальной локомоции, создающие усиление антигравитационного напряжения ССС в связи с усилившимся влиянием гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения, прослеживается четкое усиление гипертонической перестройки регуляции АД. Во-первых, это определено более значительное повышение АД в зависимости от длительности пребывания в эксперименте. На рисунке 8.18 хорошо видно, что по всем временным периодам пребывания в эксперименте периодам АД у обезьян-бипедов значительно выше (как в бодрствующем состоянии, так и в наркозе) по сравнению с общими группами экспериментальных животных, а, особенно, по сравнению с нормативными характеристиками АД (см. рис. 8.12 и 8.13). И особенно важно, что это различие четко и рельефно проявляется по диастолическому АД. Во-вторых, артериальная гипертония формируется у всех обезьян-бипедов уже на протяжении первого полугодия, что отражается в фактически абсолютной (до 100%) проявляемости артериальной гипертонии.

Таким образом, можно констатировать, что постоянные экспериментальные условия ортоградной позы статики и прямохождения у обезьян-бипедов явились более реальной и существенной основой, чем общие антропогенные факторы экспериментальной обстановки и содержания в неволе для формирования и закрепления артериальной гипертонии. Однако, наряду с этим, следует учитывать и реальность проявления синергического эффекта



психоэмоционального напряжения в развитии артериальной гипертонии у обезьян-бипедов. Основанием для этого являются и рассмотренные выше данные (см. в Очерке 3) о том, что у человека оптимальный характер гемодинамической реакции на психоэмоциональное напряжение в положении лежа (реакции, свойственной всем животным) сменяется на гиподинамический и гипертонический в ортостатике [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987а,б; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990]. При этом обращается внимание на то, что такая направленность реактивности ССС является характерной только для человека и обезьян, для которых полу- и вертикальная позная статика и регуляция кровообращения по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения является неотъемлемым условием жизни и качественно отличной от других видов животных биологической характеристикой.

### **8.3. Артериальная гипертония как проявление адаптации сердечно-сосудистой системы к усилению влияния гравитационного фактора кровообращения при прямохождении**

Обращение к проблеме биологической эволюции человека в решении актуальных проблем медицины и превентивной кардиологии [Косицкий (ред), 1987; Белкания, 1987; Williams, Nesse, 1991; Белкания, Пухальска, Трумпикас, 2005; Белкания, Пухальска, Гибински и др., 2005; Varki, 2012; Gluckman, Beedle, Buklijas et al., 2016; Grunspan, Nesse, Barnrs et al., 2018; Belkaniya, Dilenyay, Konkov et al., 2021] не случайно и инспирировано пониманием необходимости клинических и экспериментальных исследований биологических (эволюционных) предпосылок в возникновении той или иной патологии [Лорин-Эпштейн, 1927-1929; Давыдовский, 1962; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2014в; Белкания, Шпукал, Кравчук, 2017]. При этом обращается внимание на то, что у человека, в отличие от других видов животных, отмечается наибольшая уязвимость сердечно-сосудистой системы (ССС). Это связывается с принципиальными отличиями функционирования и регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения у человека как прямоходящего существа [Гайтон, 1969; Рашмер, 1981; Маршалл, Шеферд, 1972; Фолков, Нил, 1976; Белкания, 1982, 1987; Белкания, Лапин, Дарцмелия, 1985; Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013].

В ходе уникального биологического эксперимента эволюции - перехода к ортоградной позной статике и прямохождению возникшая проблема адаптации к резко усилившемуся влиянию на кровообращение гидростатического фактора земной гравитации решалась формированием ряда структурных и функциональных преобразований в ССС [Белкания, 1982], определивших и особенности реактивности последней на различные воздействия в ортостатике [подробнее см. в Очерках 2 и 3]. Общей направленностью всех наблюдаемых в фило- и онтогенезе изменений реактивных свойств ССС является совершенствование и усиление функционирования прессорных механизмов регуляции. Это находит свое отражение в нарастающем представительстве у высших млекопитающих прессорных реакций ССС в отличие от филогенетически предшествовавших видов животных [Хаяутин, 1964], а также в превалировании прессорного эффекта изменений артериального давления (АД), особенно у человека, при различных воздействиях.

Как показали рассмотренные выше данные (см. Очерк 3), влияние гравитационного фактора кровообращения на ССС усиливается в сравнительном ряду млекопитающих – от животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией до приматов с их полу- и вертикальной позной статикой, достигая максимума у прямоходящего человека. Такая эволюционная направленность хорошо демонстрируется на рис.8.19 (повторно – подробнее см. в Очерке 3). Величина механического эквивалента гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения человека на несколько порядков (на 3-5) больше, чем у представленного на рисунке 8.19 сравнительного ряда животных. При этом,

примерно в 6-100 большая устойчивость по полупериоду снижения АД. в ортостатическом положении тела (если ориентироваться на условную устойчивость в 2880 минут человека). Очевидно большей циркуляторной устойчивостью сравнительно с животными с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией обладают обезьяны. Большая устойчивость приматов с их полу- (обезьяны) и вертикальной (человек) статикой обеспечиваются и большим антигравитационным напряжением ССС - по показателю мощности компенсации (на рисунке –  $W$ ), например, у человека оно примерно в 260 раз выше, чем у обезьян, которые наиболее приближаются по циркуляторной устойчивости в ортостатике. При этом показатель  $W$  у обезьян по сравнению с соизмеримыми с ними по линейным размерам проноградами (кошки, собаки) в 4-6 раз большая циркуляторная устойчивость по полупериоду снижения АД ( $T_{1/2}$ ) обеспечивается и в 12-25 раз большей мощностью компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Следует иметь в виду, что большая «мощность компенсации» - это и большое напряжение ССС в режиме антигравитационного обеспечения.

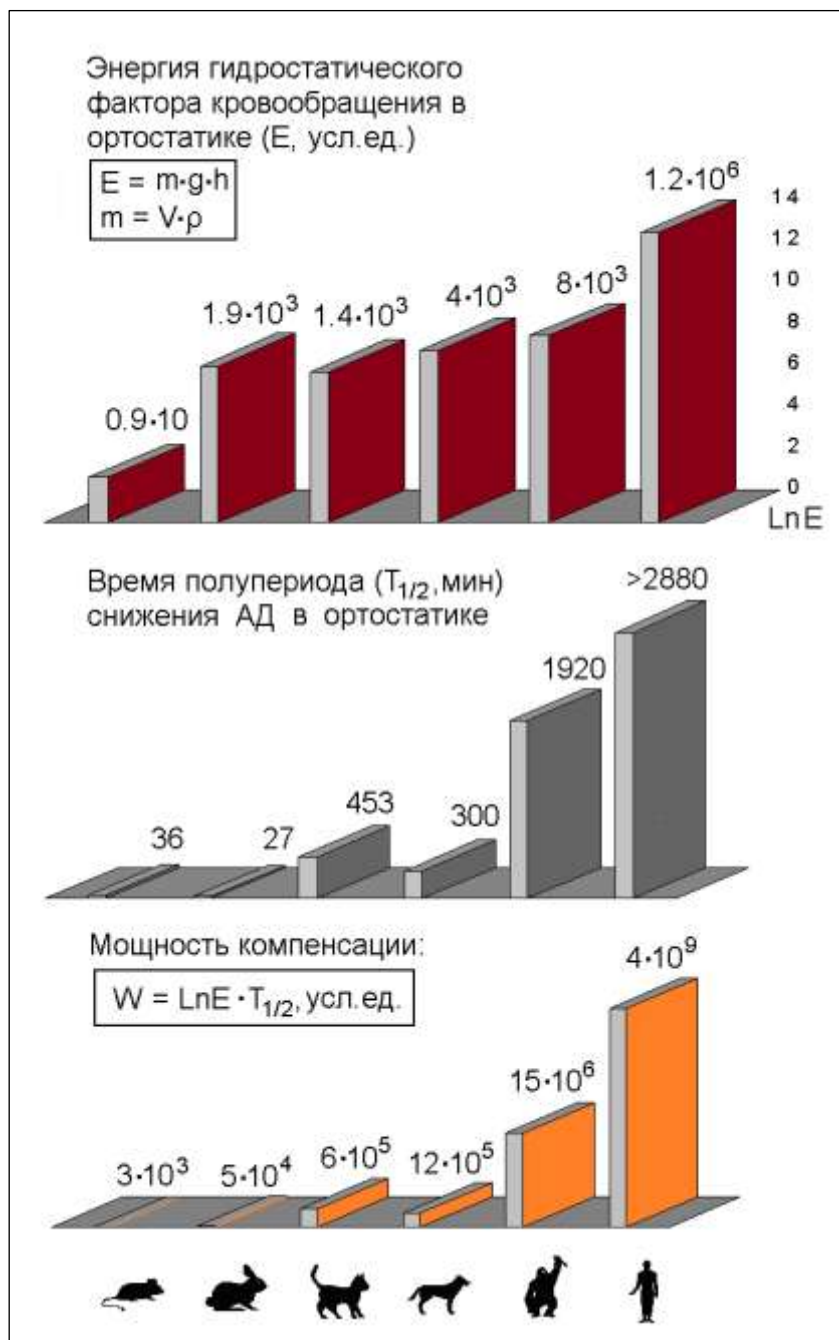


Рис. 8.19. Сравнительная характеристика адаптации ССС (по циркуляторной устойчивости, проявляемости и мощности компенсации) к гравитационному фактору кровообращения (подробнее см. в Очерке 3).

$E$  – условная величина гидростатического фактора из расчета  $gmh$  (в усл. ед), где  $g$  – ускорение свободного падения (принято за 1),  $m$  – масса крови (в мл, плотность крови принята за 1) и  $h$  – высота гидростатического столба крови (от уровня сердца до стоп, в см).

Филогенетическая направленность нарастания влияния гравитационного фактора в связи с переходом от проноградных животных с четвероногой позной статикой к приматам с их полувертикальной позной статикой у обезьян и ортоградной позной статикой и бипедальной локомоцией у человека при прямохождении, которое является его базовым биологическим качеством, воспроизводится у человека и в постнатальном онтогенезе. Особенно ярко оно реализуется при поэтапном формировании и закреплении прямохождения, которое становится внутренним фактором роста и физического развития на предефинитивной стадии постнатального онтогенеза (рис. 8.20, повторно – подробнее см. в Очерке 4)).

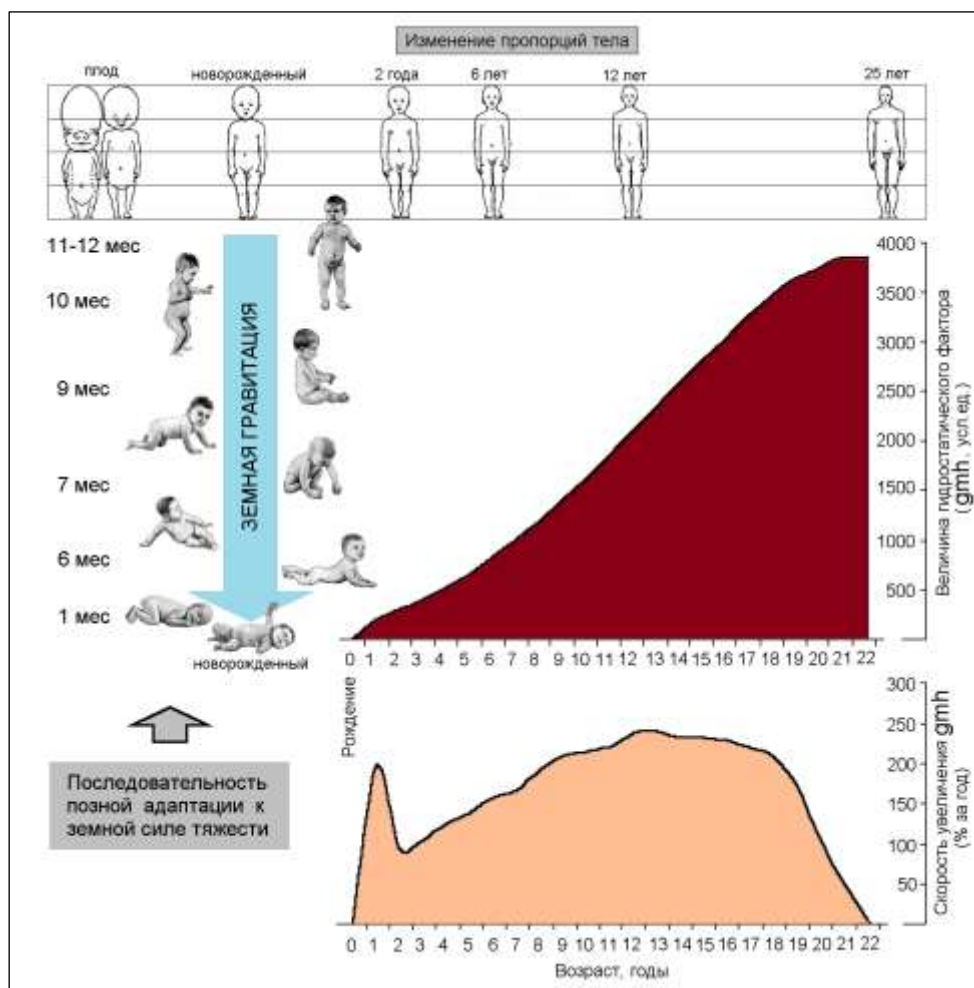


Рис. 8.20. Усиление гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения в процессе роста и поэтапного перехода человека к прямохождению на протяжении предефинитивной стадии постнатального онтогенеза.

Вверху – изменения пропорций тела [по Robbins et al., 1928], дополнительно влияющих, наряду с увеличением роста тела и внутрисосудистого объема крови, на величину гидростатического столба крови в сосудах ниже уровня сердца (доп. авт.: показано затемненной частью столбиковой диаграммы рядом с контурной фигуркой тела).

Слева: поэтапные поздние формы адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения (возраст в месяцах).

Справа: красный профиль – условная величина гидростатического фактора из расчета  $gmh$  (в усл. ед), где  $g$  - ускорение свободного падения (принято за 1),  $m$  - масса крови (в мл, плотность крови принята за 1) и  $h$  – высота гидростатического столба крови (от уровня сердца до стоп, в см); розовый профиль – уровень годового прироста величины гидростатического фактора (в %).

В целом, следует отметить исключительное нарастание влияния гравитационного фактора кровообращения на предефинитивной стадии постнатального онтогенеза, что связано с перманентным увеличением его механического эквивалента – фактически от 0 сразу после рождения и до 4000 усл. ед. к завершению роста и достижения конечных линейных размеров и формирования конституции тела. Напомним, что высота гидростатического столба крови (от стоп до уровня сердца) определяется не только линейными размерами, но и изменяющимися пропорциями тела. Это хорошо видно и по данным, приведенным на рисунке 8.20 (вверху).

При этом четко определяется пиковый прирост «гравитационного эквивалента» ( $gmh$ ) по гидростатическому давлению именно на момент освоения ребенком позы стояния. Дальнейшая онтогенетическая адаптация ССС к уже постоянно нарастающему действию гидростатического фактора кровообращения осуществляется параллельно ростовому увеличению линейных размеров тела и массы крови (см. рис. 8.20). Понятно, что такое усиление влияния гравитационного фактора на кровообращение за сравнительно короткий промежуток времени требовало и соответствующего напряжения ССС и не только в режиме собственного антигравитационного обеспечения, а и обеспечения ростовых процессов и всего функционала жизнедеятельности организма в условиях максимального проявления влияния земной гравитации у прямоходящего существа (сидя, стоя, при ходьбе).

Гравитационный фактор имеет всеобъемлющее значение для всего сущего на Земле, но особое значение как внутренний фактор развития он приобретает у прямоходящего человека. Но мало родиться человеком им еще надо и стать. А для этого надо, прежде всего, подняться на ноги и сделать первый шаг в жизнь человека, как прямоходящего существа.

И в дальнейшем на протяжении постнатального онтогенеза перманентно осуществляется этапная адаптация к земной гравитации адаптация осуществляется на протяжении всего постнатального онтогенеза, а также при удлинении активного периода суток по мере расширения жизнедеятельности человека в условиях вертикальной позы (рис. 8.21).

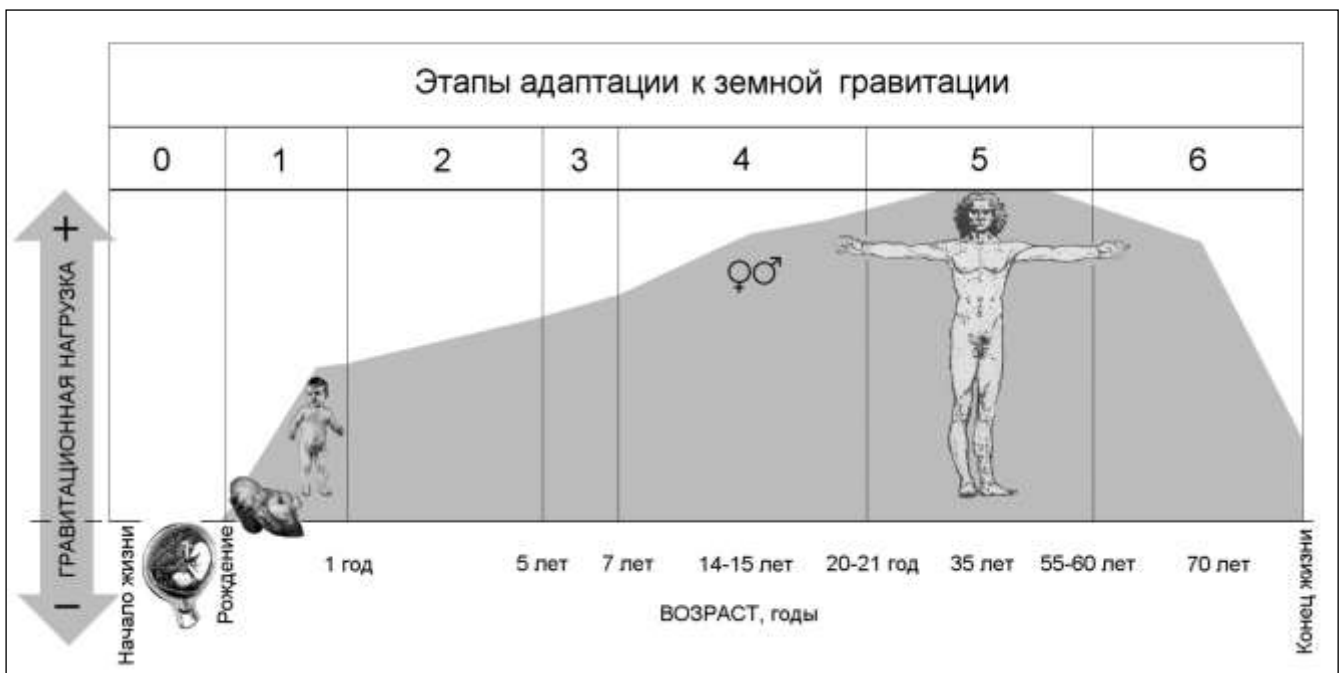


Рис. 8.21 (повторно – подробнее см. в Очерке 3). Онтогенетические этапы относительных изменений влияния земной гравитации и организменной адаптации к ним в процессе развития и жизнедеятельности человека.

0 – пренатальное развитие (от оплодотворения яйцеклетки до рождения), 1 – формирование прямостояния (от рождения до 1 года), 2 – формирование основных локомоторных форм прямохождения (к 5 годам), 3 – способность длительного удержания тела в условиях прямостояния и прямохождения (к 7 годам), 4 – половое закрепление прямохождения и формирование полодифференцированных форм адаптации организма женщин и мужчин к гравитации (к 20-21 годам), 5 – репродуктивные и нозологические формы адаптации (на протяжении первого и второго зрелого возраста – от 20-21 года до менопаузы у женщин и до 60 лет у мужчин), 6 – старение и амортизационные формы проявления адаптации к гравитации (после менопаузы у женщин и старше 60 лет у мужчин и до конца жизни).

Следует иметь в виду и эту исключительную особенность человека – при соблюдении естественного позного режима жизнедеятельности – 2/3 суток (суточная экспозиция, а значит, и всей жизни человек проводит в тех или иных условиях ортоградной позной статики (сидя, стоя, при ходьбе). Человек – единственное из животных существ, у которого ежедневно на протяжении всей его жизни реализуется стереотипное чередование поз стоя и лежа. После утреннего вставания и на протяжении всего дневного периода жизнедеятельности соответственно той или иной форме вертикального положения тела (стоя, сидя, при ходьбе) поддерживается и тот или иной уровень антигравитационного напряжения ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения, а вместе с тем и отмеченная выше прессорная установка в регуляции ССС. Следует иметь в виду и актуальное циркуляторное обеспечение в условиях ортоградной позной статики двигательной жизни и антигравитационную функцию скелетно-мышечной системы. Тогда как на протяжении ночного сна – это горизонтальное положение лежа и соответственно минимальное влияния гравитационного фактора, в первую очередь, на скелетно-мышечную и сердечно-сосудистую системы.

Причем, именно переход в вертикальное положение тела (внешняя синхронизация) и нахождение на протяжении активного периода суток в позных условиях прямостояния и прямохождения вплоть до развития утомления (внутренняя синхронизация). Это определяет позные условия прямохождения как синхронизатор суточного ритма первого и второго порядка [Белкания, Ткачук, Пухальска и др., 2003а,б] и как принципиально важное филогенетическое приобретение адаптации человека, как прямоходящего существа, к земной гравитации. И суточный ритм позных условий жизнедеятельности человека, как прямоходящего существа, кардинально выделяет его из ряда млекопитающих с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, жестко подчиненных циркадианному ритму.

При нарушениях суточного режима – удлинении активного периода суток за счет укорочения периода ночного сна увеличивается суточная, а вместе с ней и жизненная экспозиция влияния гравитационного фактора и соответствующего антигравитационного напряжения организма, в том числе, и ССС. Следствием такого напряжения является усиление амортизационных проявления тканей и органов ССС, а также усиление прессорной установки в регуляции ССС и развитие, как это было показано выше, артериальной гипертонии у обезьян-бипедов.

Экспериментальная бипедия обезьян моделирует эволюционную направленность адаптации к земной гравитации ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения при переходе от проноградной позной статики и четвероногой локомоции к ортоградной позной статике и бипедальной локомоции при прямохождении по трем составляющим. Это собственно усиление влияния гравитационного (гидростатического давления) фактора кровообращения при ортоградной позной статике у обезьян-бипедов, увеличение временной (суточной и жизненной) экспозиции его действия и усиление

напряжения ССС по «функциональному градиенту» антигравитационного обеспечения [Белкания, 1982]. Соматические проявления такой организменной адаптации рассмотрены выше в Очерках 5, 6 и 7.

Филогенетическая направленность усиления прессорной установки в регуляции ССС хорошо иллюстрируется возрастной динамикой изменений АД (подробнее см. в Очерке 4). Рассмотренные выше данные показали, что наибольший прирост АД выявляется именно на начальных этапах постнатального онтогенеза, когда осваивается прямохождение. Особенно в первые годы жизни, когда ребенок становится на ноги и начинает ходить. На рисунке 8.20 (повторно – подробнее см. в Очерке 4) это пиковое нарастание на первом году скорости прироста величины механического эквивалента гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения с последующим увеличением до завершения роста и изменений линейных размеров тела. Дальнейшая онтогенетическая адаптация ССС к уже постоянно нарастающему действию гидростатического фактора кровообращения осуществляется параллельно ростовому увеличению линейных размеров тела и массы крови (рис. 8.20, повторно – подробнее см. в Очерке 4). В целом после рождения общий прирост АД за период роста (до 21 года) у человека составляет 62% ( подробнее см. в Очерке 4 рис. 4.37). Из них наибольший прирост (на 49%) приходится на первые 1-3 год, особенно после освоения ребенком положения тела стоя (к 1 году). В дальнейшем, на протяжении всего периода репродуктивного возраста (22-60 лет) прирост АД составляет только 19%, а в пострепродуктивном возрасте – 5%. Но традиционно в кардиологии делают клинически актуальный акцент на повышении АД после 40-45 лет ...

Анализ суточной динамики АД при соблюдении естественного позного режима жизнедеятельности (подробнее см. в Очерке 4) очень четко демонстрирует, что пребывание человека в вертикальном положении тела является определяющим условием длительного и стабильного поддержания АД на высоком уровне, независимо от других состояний организма (эмоциональное и физическое напряжение). Взаимосвязь поэтапного формирования позной статики и возрастного повышения АД в постнатальном онтогенезе у человека, а также суточного позного двигательного режима и динамики АД свидетельствует о существенном значении регуляции кровообращения по гравитационному фактору в формировании прессорных характеристик ССС.

Сравнительный физиологический анализ типологических особенностей регуляции гемодинамики в ортостатике выявил и другое, помимо усиления прессорной установки в регуляции ССС, важное видовое отличие функциональной организации ортостатической регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения (рис. 8.1). У всех животных-проноградов (крыс, кроликов и собак) при нормотензивном режиме регуляции АД отмечается только один - гипокинетический (I) тип изменений сердечного выброса в ортостатике, характеризующийся снижением ударного и минутного объема крови. Тогда как у приматов (человек и обезьяны) представлены все три типа: гипокинетический (I), эукинетический (II) и гиперкинетический (III). Причем, относительное распределение этих типов у обезьян и человека хорошо совпадает (см. рис. 8.1), т.е. у представителей одного систематического отряда приматов, для которых характерна полувертикальная и ортоградная позная статика и высокая циркуляторная устойчивость к гравитационному фактору кровообращения, выявляется и идентичная типологическая структура гемодинамики в ортостатике. Полученные данные свидетельствуют о том, что основной филогенетической направленностью организации ортостатической регуляции ССС при переходе от проноградов к приматам является формирование гиперкинетического типа гемодинамики.

Данная направленность воспроизводится у приматов и в онтогенезе. Так, например, у обезьян в периоде раннего детства (I) отмечался только один - гипокинетический тип гемодинамики в ортостатике (рис. 8.10). В последующих периодах роста соответственно возрастному повышению АД и УПСС на фоне снижения СИ параллельно уменьшению представительства I или гипокинетического типа, отмечается четкое увеличение относительного представительства III или гиперкинетического типа гемодинамики в

ортостатике.

При сравнительном сопоставлении общих гемодинамических сдвигов в ортостатике у животных с проноградной позной статикой (крысы, кролики, кошки, собаки) и приматов (человек, обезьяны), включая обезьян-бипедов, а также людей и обезьян с артериальной гипертонией, достаточно четко определяется отмеченная выше филогенетическая и онтогенетическая направленность перехода к гиперкинетическому состоянию по МОК и усиление прессорной регуляции ССС по АД и ОПСС в ортостатике (рис. 8.22). Причем, эта направленность четко определяется и при переходе от нормотензивного к гипертензивному (артериальная гипертония) состоянию, как у обезьян, так и у человека.

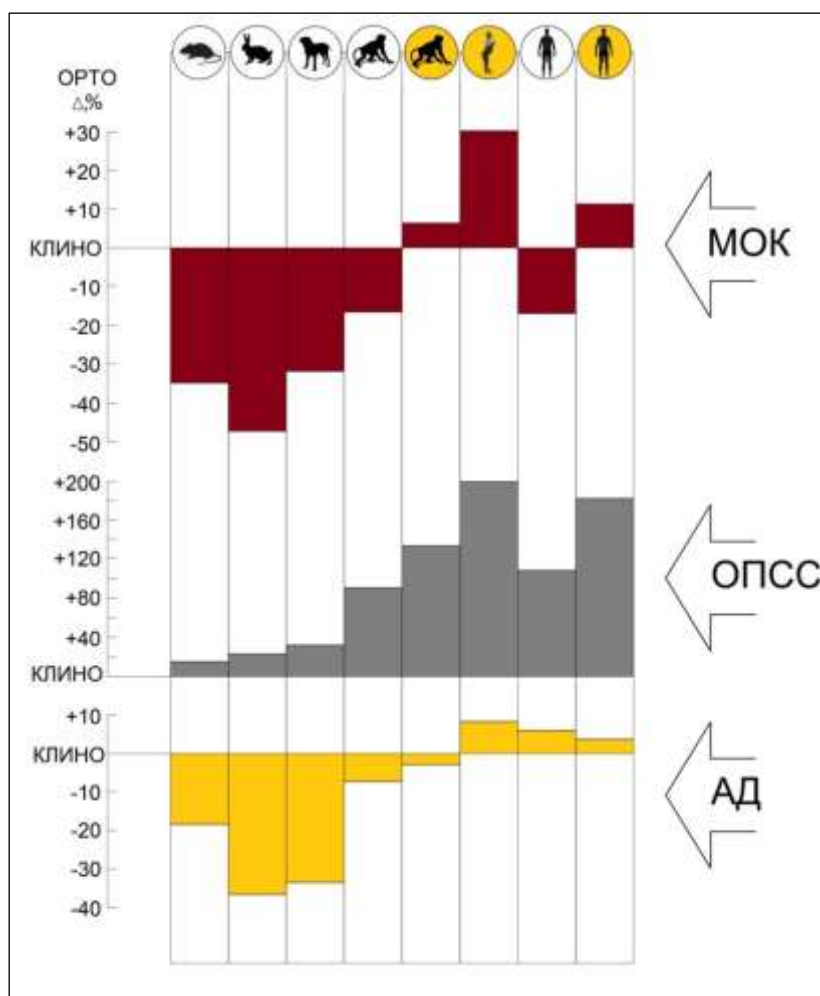


Рис. 8.22. Сравнительная характеристика общих гемодинамических сдвигов в ортостатике у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (крысы, кролики, собаки) приматов с полувертикальной (обезьяны) и вертикальной (обезьяны-бипеды, человек) позной статикой.

МОК – минутный объем крови, ОПСС – общее периферическое сопротивление крови, АД – среднее артериальное давление. Изменения параметров гемодинамики даются по разнице ( $\Delta$ , %) в ортостатике (ОРТО) относительно их величины в клиностатике (КЛИНО), принятой за 100%.

Белый фон силуэтов животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертонии у обезьян в обычных условиях содержания, обезьян в условиях экспериментальной бипедии и у человека.

На представленном рисунке 8.23 видно, что в сравнительном ряду млекопитающих от проноградов (крысы, кролики, собаки) до приматов (обезьяны, человек) при нормотензивном режиме регуляции ССС в ортостатике четко уменьшается выраженность снижения сердечного выброса (МОК) с параллельным усилением сосудистого компонента регуляции (по увеличению ОПСС). Результирующей такой направленности изменений является повышение циркуляторной устойчивости в ортостатике. Последнее проявляется, как это видно из рисунка 8.22, в сравнительном уменьшении степени снижения АД от проноградов до приматов, а так же, как это отмечалось выше, в увеличении времени полупериода снижения АД и мощности компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения (см. рис. 8.19).

Важно отметить, что направленность изменений гемодинамической регуляции в ортостатике достаточно четко совпадает с вышеописанной филогенетической направленностью этой регуляции. Причем, подчеркивается гипертензическая (по ОПСС и АД) и гиперкинетическая (по МОК) характеристики такой направленности. Это хорошо видно по переходу от снижения МОК к его повышению в ортостатике у обезьян и человека с артериальной гипертонией по сравнению в нормотензивным состоянием. Такой переход сопровождается и параллельным значительным увеличением прироста ОПСС.

Особенно выраженным усилением гиперкинетической и гипертензической характеристик отличается ССС у обезьян-бипедов. На это следует обратить особое внимание, так как по постановке эксперимента с бипедией фактически усиливается влияние гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Именно того фактора, который лежит в основе прослеженной направленности адаптации ССС в сравнительном ряду животных от проноградов до приматов с их ортоградной позной статикой и прямохождением. Помимо этого, следует учесть то обстоятельство, что у обезьян в условиях экспериментальной бипедии формируется стабильная артериальная гипертония, что еще более рельефно подчеркивает отмеченную филогенетическую направленность изменений гемодинамической регуляции в ортостатике.

Как показали проведенные исследования, эта направленность реализуется в возрастной динамике изменений функциональных характеристик ССС, в изменениях регуляции гемодинамики при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции, а также в функциональных проявлениях адаптации ССС к условиям экспериментальной бипедии. Основным проявлением данной направленности является усиление гиперкинетической и гипертензической характеристик регуляции кровообращения в ортостатике.

Иное проявление этой направленности определяется при сравнительной характеристике сердечного выброса в клиностатике у нормотензивных животных и человека. На рис. 8.23 (повторно – см. Очерк 3) хорошо видно, что соответственно увеличению линейных размеров тела животных СИ уменьшается, однако эта взаимосвязь не является одномерной. В противном случае обезьяны по величине СИ должны были, по-видимому, расположиться между кроликами и собаками. Это позволяет предположить влияние еще какого-то фактора. Таковым, на наш взгляд, является гравитационный (гидростатический) фактор кровообращения, адаптация ССС к которому и сопровождается отмеченным сдвигом по СИ. Еще более низкими величинами СИ в клиностатике характеризуется человек. Важно отметить, что соответственно прогрессирующему снижению СИ в рассматриваемом сравнительном ряду отмечается нарастающее увеличение УПСС. Прямое, на представленной кривой зависимости между СИ и УПСС хорошо видно, что приматам соответствует зона этой кривой, которая характеризуется наибольшим приростом УПСС на единицу снижения СИ. Последнее отражает параллельное сравнительной гипокинетической направленности изменений сердечного выброса усиление гипертензических характеристик функционального состояния ССС в клиностатике.



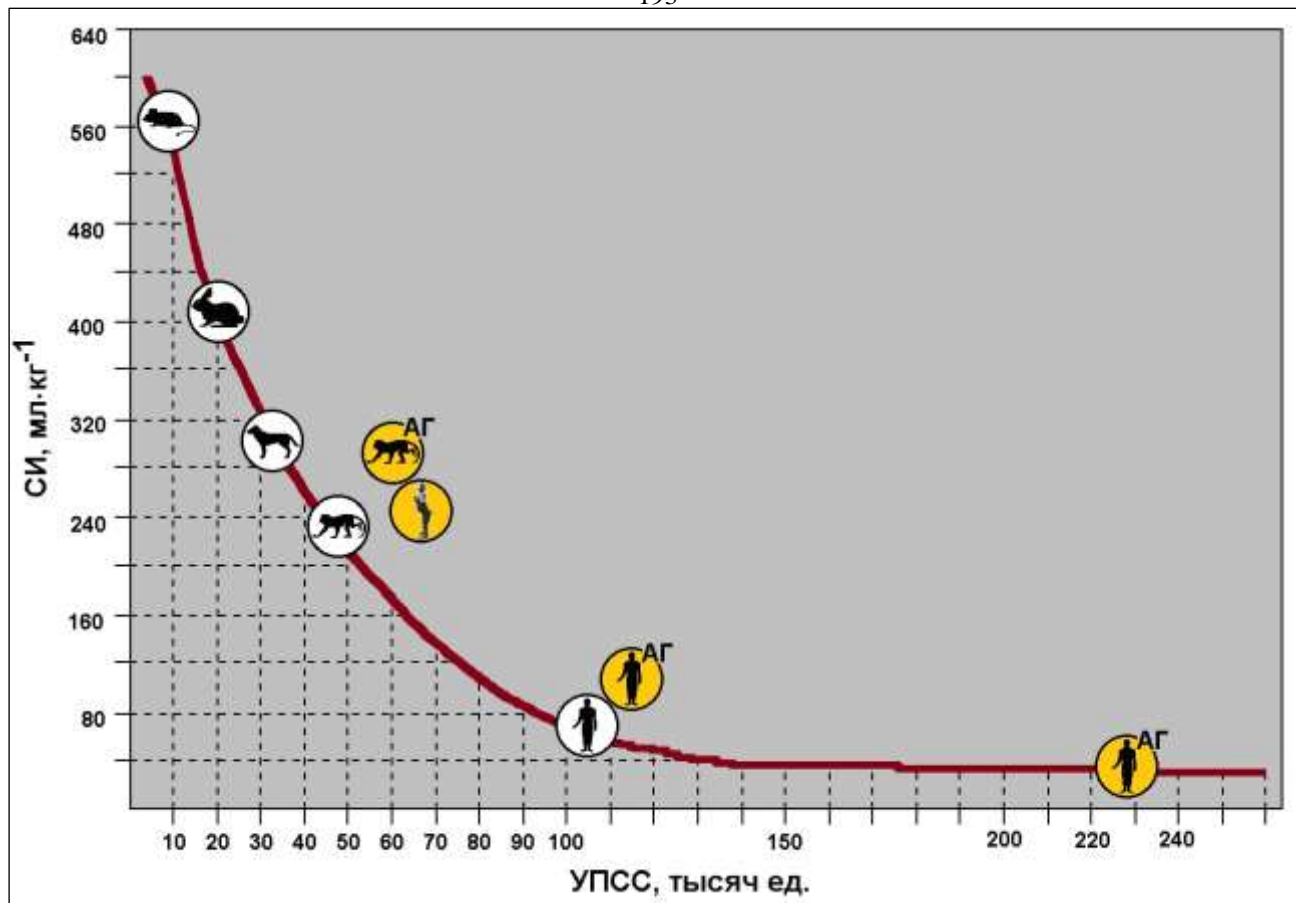


Рис. 8.23. Сравнительная характеристика зависимости между сердечным выбросом (СИ) и периферическим сопротивлением сосудов (по УПСС) в клиностатике у проноградов и приматов.

СИ – систолический индекс (МОК на массу тела,  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}$ ), УПСС – показатель удельного периферического сопротивления сосудов (ед).

Белый фон кружков с силуэтами животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертензии (АГ) у обезьян в обычных условиях содержания и в условиях экспериментальной бипедии, и у человека.

Обращает на себя внимание однонаправленный сдвиг зависимости между СИ и УПСС у обезьян и человека с артериальной гипертензией и у обезьян-бипедов относительно нормотензивного состояния (рис. 8.23). При этом артериальная гипертензия у обезьян характеризуется усилением как гипертонической (увеличение УПСС), так и гиперкинетической (увеличение СИ) составляющих этой зависимости. Если рассматривать среднюю характеристику выборки людей с артериальной гипертензией (крайняя фигура в правой части рисунка), то она совпадает с общей кривой зависимости между СИ и УПСС, в левой части которой располагаются животные и человек с нормальным АД. Это, в известной мере, может свидетельствовать о том, что переход на гипертензивный режим регуляции ССС по одному из основных гемодинамических соотношений лежит в пределах общей филогенетической направленности изменений взаимосвязи между общим сосудистым сопротивлением и сердечным выбросом – по УПСС и СИ. Следует обратить внимание на то, что основной особенностью правой части рассматриваемой кривой является нарастающее уменьшение степени снижения СИ с последующей стабилизацией величины СИ в клиностатике на практически неизменяемом минимальном уровне.

Если рассматривать формируемую при артериальной гипертензии зависимость между СИ и УПСС как проявление адаптации ССС, то ее направленностью является ограничение степени снижения сердечного выброса. Предшествует же данному проявлению практически

идентичная с таковой у обезьян гиперкинетическая направленность изменений взаимосвязи СИ и УПСС. Это хорошо видно по сдвигу данной зависимости для человека при артериальной гипертензии относительно нормотензивного состояния при примерно одинаковых величинах СИ (рис. 8.23). Для сопоставления использована средняя величина СИ и УПСС по выборке людей с нормальным АД и средняя величина по группе с соответственно равными значениями СИ и УПСС из выборки людей с артериальной гипертензией (рис. 8.23, средняя часть кривой).

Очень четкими определяются различия между животными-проноградами и приматами по направленности изменений зависимости СИ-УПСС в ортостатике (рис. 8.24, повторно – см. Очерк 3). У всех проноградов (крыс, кроликов и собак) эта зависимость, по сравнению с клиностатической характеристикой, резко сдвигается в сторону уменьшения СИ при несоответственно малом увеличении УПСС. Полностью противоположен сдвиг зависимости СИ-УПСС по приматам. При этом определяются особенности этого сдвига у обезьян и человека с нормотензивным режимом регуляции ССС по сравнению с артериальной гипертензией. При нормотонии значительно менее выраженному снижению СИ, по сравнению с проноградами, соответствует очень выраженное и нарастающее от обезьяны до человека увеличение УПСС.

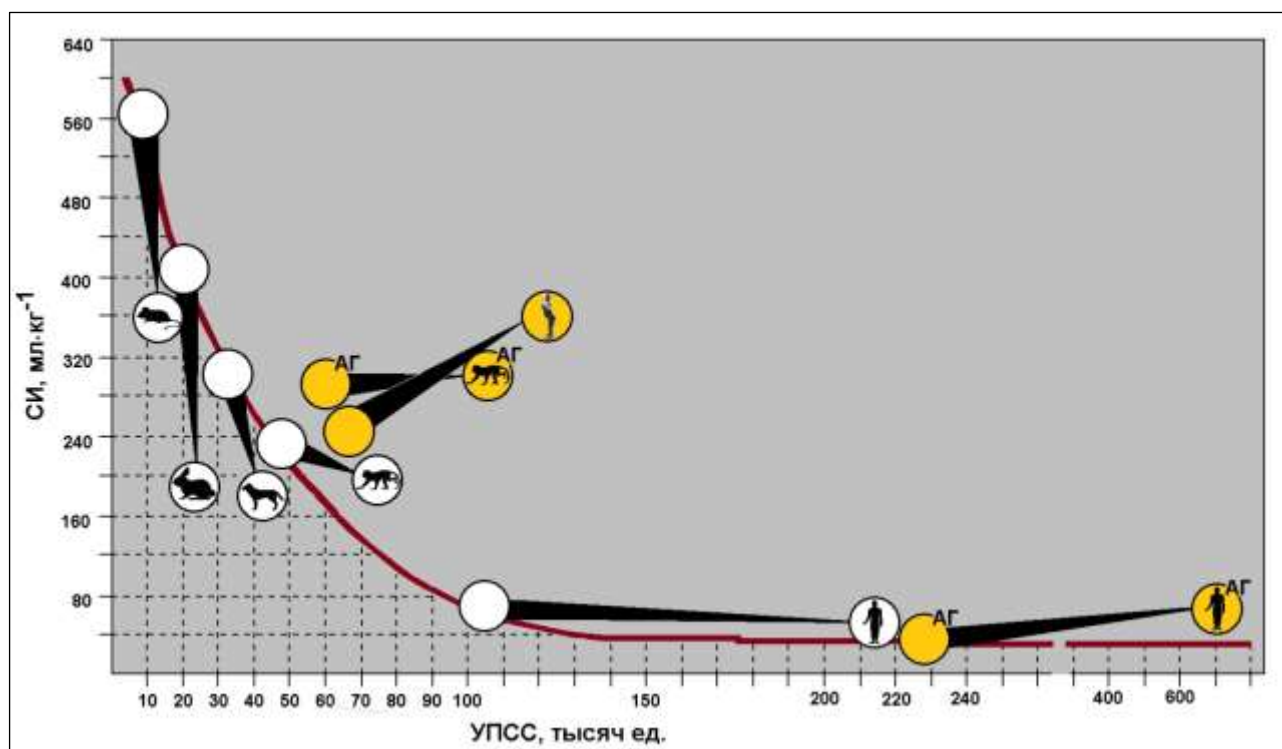


Рис. 8.24. Сравнительная характеристика зависимости между сердечным выбросом (СИ) и периферическим сопротивлением сосудов (УПСС) в ортостатике у проноградов и приматов. Белый фон кружков с силуэтами животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертензии (АГ) у обезьян в обычных условиях содержания и в условиях экспериментальной бипедии, и у человека.

Следует подчеркнуть, что отмеченное у нормотензивных обезьян и человека среднее (без учета типа) снижение сердечного выброса в ортостатике по направленности изменения несет в себе определенные черты сходства с изменениями сердечного выброса у проноградов (см. рис. 8.22). Однако несравненно более высокий прирост УПСС в ортостатике отражает качественно иную видовую характеристику ССС у приматов. Эта характеристика еще более четко подчеркивается по направленности изменений СИ и УПСС у обезьян и человека с

артериальной гипертонией. Особенно рельефно гиперкинетическая и гипертоническая направленность изменений зависимости СИ и УПСС в ортостатике выявляется у обезьян-бипедов.

Не менее четко отмеченная направленность по гиперкинетической составляющей выявляется при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции АД и по относительному представительству типов кровообращения в ортостатике (рис. 8.25). Соотношение (в %) гипо-, эу- и гиперкинетического состояний представлено соответственно у нормотензивных обезьян – 52%, 19% и 29%, у обезьян со спонтанной артериальной гипертонией – 31%, 33% и 36%, у обезьян-бипедов – 14%, 16% и 70%, у людей с нормальным АД – 67%, 11% и 22% и с гипертонической болезнью – 43%, 12% и 45%. У нормотензивных крыс, кроликов и собак, как отмечалось выше, выявлялся только гипокинетический тип (100%). Тогда как в случаях с гипертензивным состоянием у этих животных также определялся гиперкинетический (III) тип регуляции кровообращения.

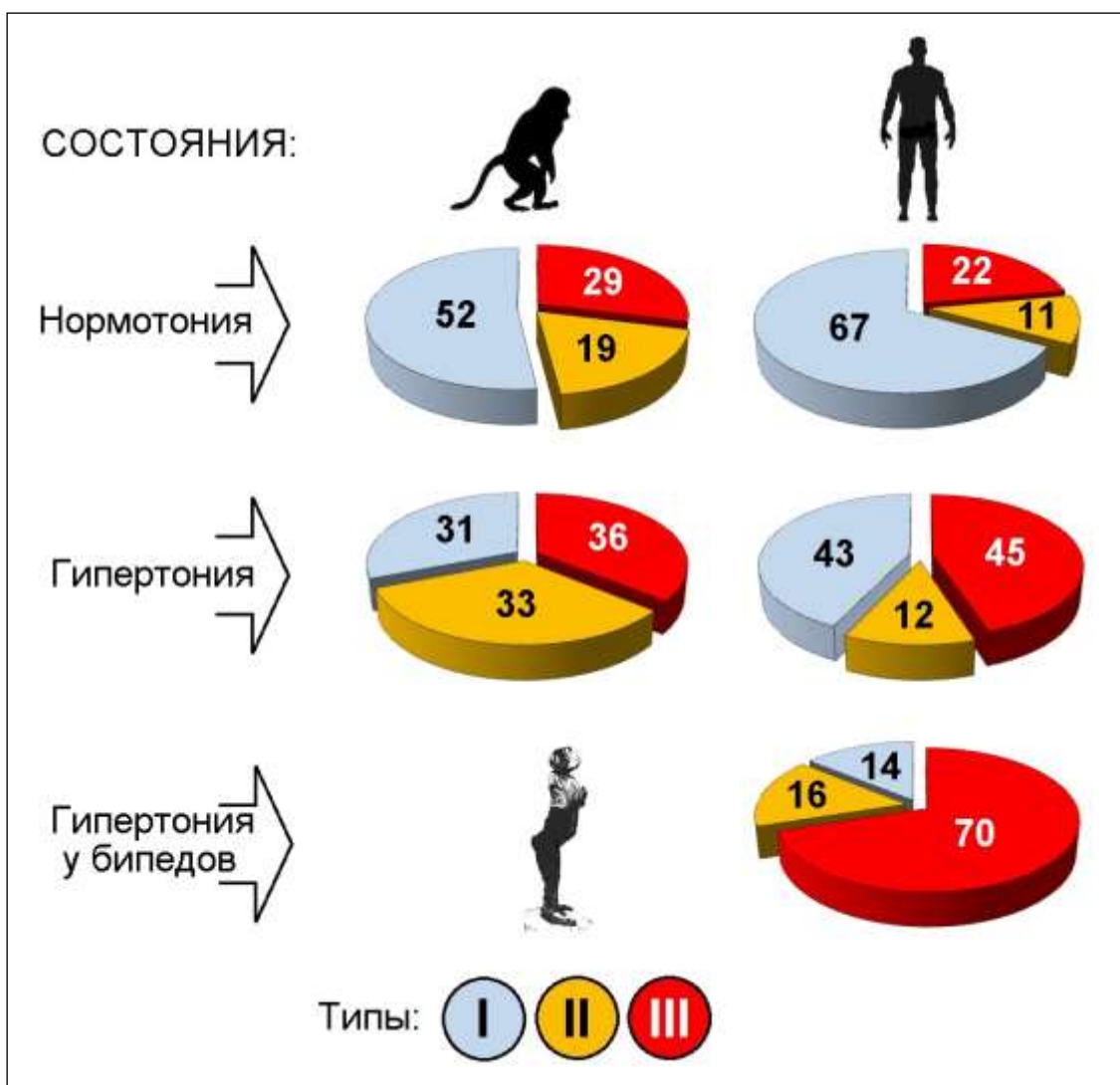


Рис. 8.25. Сравнительная характеристика относительного распределения типов гемодинамики (по соотношению. МОК «ортостатика/клиноостатика») при артериальной нормотонии и гипертонии у обезьян и человека.

Таким образом, отмеченная выше фило- и онтогенетическая направленность формирования типологических особенностей регуляции кровообращения в ортостатике, которая характеризуется усилением гипертонической и гиперкинетической характеристик ССС параллельно повышению АД, воспроизводится у человека и обезьян, а также у

проноградных животных, и при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции АД. Особенно выражено эта направленность проявляется в процессе функциональной адаптации ССС к гравитационному фактору кровообращения и формирования артериальной гипертензии у обезьян в условиях экспериментальной бипедии.

Проведенный сравнительный анализ функциональных характеристик ССС и гемодинамических отношений в клиностатике и ортостатике выявляет принципиальные отличия ССС приматов (обезьяна, человек) от проноградных животных (крыса, кролик, собака). При этом, как показали полученные данные, основной видовой характеристикой приматов является определенная типологическая организация регуляции гемодинамики в ортостатике. Важно подчеркнуть, что практически идентичные по гемодинамической характеристике типы кровообращения (гипо-, эу- и гиперкинетический) выявляются у обезьян и человека при нормотоническом режиме регуляции ССС и воспроизводятся в аналогичном соответствии при артериальной гипертензии.

При этом следует отметить, что выявленные гемодинамические типы не являются статической характеристикой, а отражает характерные динамические состояния кровообращения в клиностатике и ортостатике. Свидетельством тому являются рассмотренные выше (см. Очерк 3) материалы о том, что именно типологическая организация регуляции гемодинамики в ортостатике определяет разнонаправленность гемодинамических сдвигов в клиностатике и ортостатике на разнообразные воздействия и зависимость направленности этих сдвигов от типов регуляции кровообращения в ортостатике, что и позволило определить последние в качестве маркера реактивности ССС [Белкания, 1987; Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987а,б].

Именно типологическая организация регуляции по гидростатическому фактору кровообращения определяет видовые отличия реактивности ССС приматов от животных о проноградной позной статикой и отражает филогенетическую и онтогенетическую дивергентность развития ССС у животных и человека. Проведенный сравнительный анализ показывает, что на этапах филогенетического развития ССС обезьяны занимает промежуточное положение между животными-проноградными и прямоходящим человеком. Сближает обезьян и человека принципиально аналогичная типологическая организация регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения. При этом общей видовой физиологической основой функциональной организации ССС у обезьян и человека является естественная для них полу- и вертикальная позная статика, которая определяет, по сравнению с проноградными животными, относительно большую величину и экспозицию воздействия на ССС гидростатического фактора. Именно по отношению к этому фактору, прежде всего филогенетически реализуется видовой направленность развития ССС у приматов.

Полученные данные по функциональным проявлениям адаптации ССС к условиям экспериментальной бипедии подтверждают такое представление о значении позных условий проявления гидростатического фактора кровообращения в формировании видовых характеристик ССС у приматов. Более выраженные по сравнению с обезьянами, находящимися в обычных условиях жизни, гиперкинетическая и гипертензивная характеристики ССС, усиление выявленной филогенетической и онтогенетической направленности в формировании типологической структуры регуляции гемодинамики в ортостатике позволяют определить регуляцию кровообращения у обезьян-бипедов как более близкую переходную форму функциональной организации ССС у прямоходящего человека. Можно полагать, что модель экспериментальной бипедии в известном приближении позволяет реконструировать возможную функциональную перестройку ССС при переходе к прямохождению в процессе антропогенеза. Как показали полученные нами данные, возможности такой экспериментальной реконструкции расширяются анализом филогенетической и онтогенетической направленности развития ССС, если при этом анализе ориентироваться на определяющий это развитие фактор, учитывая видовую характеристику его проявления.

Несомненно, что прямохождение является основным биологическим качеством [Алексеев, 1984], по которому морфологическая и функциональная организация физиологических систем человека принципиально отличается от всех остальных видов животных [Коржуев, 1971; Белкания, 1982]. Именно уникальная гемодинамическая ситуация, в связи с особенностями проявления гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения в вертикальном положении тела определяет и принципиальные отличия функциональной организации ССС у человека по сравнению с животными с проноградной позной статикой [Гайтон, 1969; Фолков, Нил, 1976; Рашмер, 1981; Белкания, 1982]. Поэтому в качестве определяющей характеристики ССС исследовались видовые особенности регуляции кровообращения в ортостатике, а в сравнительный ряд млекопитающих были включены типичные представители видов животных с проноградной позной статикой и приматы, с их полувертикальной у обезьян и ортоградной позной статикой у человека. Этот ряд был расширен включением в него обезьян-бипедов.

Хотя в литературе и обращается внимание на принципиальные отличия функционирования ССС человека в связи с особенностями проявления гидростатического фактора кровообращения в вертикальном положении тела, однако в многочисленных исследованиях, проведенных и проводимых на самых разнообразных видах животных, эти особенности практически не учитываются. Отсюда и незаконченность представления о реальных различиях регуляции ССС у человека и животных. При этом более прослеживается тенденция к констатации сходства между разными видами по функциональной характеристике ССС.

Отражением такой тенденции является отсутствие должных акцентов при подборе животных для проведения фармакологического скрининга лекарственных препаратов, особенно сердечно-сосудистых средств, хотя и имеются сравнительные данные о принципиально различной гемодинамической активности этих препаратов у животных с разным характером позной статики [Белкания, Дарцмелия, Галустьян, 1987; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013а; Belkaniya, Dilenyun, Konkoe et al., 2021]. Такое положение определяется и тем обстоятельством, что в клинической практике при функциональной диагностике в кардиологии, как правило, ориентируются на нормативную характеристику ССС в состоянии клиностатического покоя. В то же время основным условием жизнедеятельности человека, а, следовательно, и функционирования его ССС, является вертикальное положение тела. В ортостатике (сидя, стоя, при ходьбе) человек находится большую часть времени суток и всей своей жизни и именно на фоне вертикальной позы реализуется вся его двигательная и психическая активность, а также самые разнообразные воздействия, включая фармакологические.

Ориентация на основное биологическое качество человека – прямохождение определяет актуальность разработки и использования на основе развиваемого антропофизиологического подхода и соответствующих диагностических средств адекватной системной характеристики состояния ССС [Белкания, Пухальска, Гибински и др., 2005; Багрий, Белкания, Диленян, 2013; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013а,б]. Рассмотренные в Очерках материалы обосновывают представление [Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990; Белкания, Пухальска, Трумпикас, 2005; Багрий, Белкания, Диленян, 2013; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2016; Belkaniya, Dilenyun, Konkoe et al., 2021] о значении видовых характеристик позной статики в регуляции кровообращения по гравитационному (гидростатическому) фактору как антропогенетической основы физиологии и патологии ССС у приматов, включая человека.

## ОЧЕРК 9

## Моделирование физиологических эффектов пониженного влияния земной гравитации («лунный стенд»)

„...пространство есть функция гравитации.“

И.А.Ефремов. Туманность Андромеды

Дайте мне точку опоры, и я переверну Землю.

Архимед

Моя походка не лунная, просто у луны - моя!

Майкл Джексон

Альтернативой усилению влияния земной гравитации на модели экспериментальной бипедии обезьян, проявившей в сопряженных изменениях скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой систем (ССС) комплексный характер функциональной системы антигравитации (ФСА), обеспечивающей адаптацию организма к земной гравитации, является моделирование физиологических эффектов пониженного влияния земной гравитации.

Практика космических полетов показала, что длительное влияние пониженной гравитации, несмотря на фактическую возможность сохранения определенного уровня физической и психической работоспособности космонавтов, снижает устойчивость организма к гравитационному воздействию в период реадаптации к обычной силе тяжести [Ларин и др., 1967; Berry, Catterson, 1967; Buspy, 1968; Berry, 1969-1971; Воробьев и др., 1970; Коваленко, Васильев, 1971; Какурин, Лебедев, 1971; Пестов, Гератеволь, 1975; Пестов, 1979]. При этом выделяются три основных биологических последствия: изменения в костной структуре и мышечной массе, статокINETические расстройства; нарушения функции сердечно-сосудистой системы, проявляющиеся в период реадаптации в форме ортостатической гипотонии или коллапса; изменения в жидкостном и электролитном балансах. Помимо этой триады, выявлен и ряд других сдвигов, связь которых с воздействием невесомости менее очевидна. Среди этих изменений определенное значение имеют вестибулярные нарушения [Юганов и др., 1962, 1965, 1968; Газенко, Гюрджян, 1967; Комендантов, Копанев, 1974] и гематологические сдвиги [Berry, Catterson, 1967; Fisher et al., 1967; Легеньков и др., 1973].

Изучение механизмов этих нарушений и возможности адаптации к условиям невесомости – одна из основных задач космической медицины, поэтому изучение воздействия измененной гравитации на высших животных и людей не только вносит вклад в фундаментальные знания, но и сохраняет большое практическое значение для осуществления пилотируемых космических полетов.

Центральный вопрос многих дискуссий по гравитационной биологии – степень приближения, с которой возможно имитировать невесомость. И если с теоретических позиций несовершенство применяемых моделей и вызывает справедливую критику, то практические результаты стендовых экспериментов на Земле оказались во многом справедливыми и позволили на основе обоснованных прогнозов разработать достаточно эффективные рекомендации [Генин, Какурин, 1972].

При определении преимуществ той или иной наземной модели невесомости или пониженной гравитации, во-первых, анализируются ее физические особенности, во-вторых, экологические условия и, в-третьих, сопоставляются модельные эффекты изменения функций различных физиологических систем с таковыми в условиях реального космического полета. При этом особо привлекательны модели с возможностью длительной имитации измененного гравитационного окружения. В настоящее время изучение

кратковременной невесомости при полете по параболе Кеплера или при свободном падении в так называемой башне невесомости уже не представляет того интереса, который проявлялся к этим моделям на начальных этапах медико-биологических космических исследований.

До настоящего времени известны две основные модели невесомости, а вернее ее физиологических эффектов, получившие наибольшее распространение для изучения ряда вопросов, связанных в первую очередь с практикой космических полетов: погружение тела в иммерсионные среды (воду, масло) и длительный постельный режим в горизонтальном положении или при наклоне тела к горизонтали под углом  $4^\circ$  головой вниз – так называемое антиортостатическое положение.

Иммерсионная модель при всех ее преимуществах сопровождается некоторыми физическими реакциями, не связанными с основным имитационным фактором – гипогравитацией. И хотя с помощью этой модели воспроизводятся сдвиги водно-солевого обмена и ортостатической устойчивости и испытываются различного рода профилактические средства, однако при решении вопроса о влиянии на организм длительной невесомости иммерсионная модель [Генин, Сорокин, 1969], включая возможность проведения длительной (до 53 сут) водной иммерсии методом «сухого» погружения [Шульженко, Виль-Вильямс, 1976], неприемлема. Кроме того, большое сопротивление водной среды затрудняет изучение биомеханики, адекватной реальным условиям невесомости, хотя для практики космических полетов именно в этом отношении данная модель позволила дать достаточно ценные и эффективные рекомендации [Чекирда и др., 1969].

При погружении тела в иммерсионные среды нарушается обычное соответствие площади опоры и внешних поверхностных сил; последние распределяются равномерно по всей поверхности тела. Вследствие этого значительно ослабляется проприоцептивное восприятие веса тела и редуцируется проявление гидростатического эффекта. Однако в полной мере сохраняется такая важная составляющая гравирецепторной системы, как вестибулярный контроль гравитационной вертикали (отолиты) [Nelson, 1968]. В какой-то мере освободиться от этих факторов можно лишь при комбинировании иммерсии с горизонтальным положением, однако последнее резко ограничивает объем обычных перемещений животного в гравитационном пространстве и уровень локомоторной активности. Правда, при данной модели более управляемы такие компоненты взаимодействия организма с гравитацией, как снижение уровня опорной реакции, устранение гидростатического эффекта, а в модели с «антиортостатическим» положением – приближение этого эффекта к таковому в невесомости [Генин, Какурин, 1972]. Одновременно значительно ослабевают вестибулярное и проприоцептивное восприятия гравитационного окружения. Но все же основной недостаток модели – это наложение такого мощного фактора, как резкое ограничение двигательной активности и связанной с ней целенаправленной психической деятельности, тогда как в реальном космическом полете в настоящее время уровень локомоторной и психической деятельности космонавтов достаточно высок.

Можно полагать, что при невесомости несоответствие между сниженным уровнем статического напряжения мышц и совершающейся на этом фоне достаточно интенсивной мышечной и психической деятельностью может служить одной из причин развивающегося внутреннего напряжения, которое особенно проявляется в период реадaptации. Такое заключение возможно, если учесть, что первичная ориентация и взаимодействие организма с гравитационным окружением обуславливает определенный фоновый уровень энергетического обеспечения и последующей активной деятельности организма. И значение этого фактора, несомненно, подлежит дальнейшему специальному анализу и изучению.

Все изложенное определило необходимость дальнейшего поиска экспериментальной модели, позволяющей изучать эффекты невесомости и пониженной гравитации, ее последствия на организм. Создание такой модели необходимо для разработки методов

обеспечения оптимальных условий жизнедеятельности в невесомости, включая рекомендации по разработке систем искусственной силы тяжести, и прогнозирования процесса реадaptации к планетной гравитации.

Особое значение имеет выбор экспериментального объекта для таких исследований. Можно полагать, что наиболее адекватным объектом могут служить обезьяны с их хорошо развитой гравирецепторной системой и закрепленным механизмом полу-и вертикальной статики, определяющим и схожую с таковой у человека антигравитационную функцию. Помимо конкретных физиологических преимуществ, по-видимому, следует учесть и сложность психической деятельности этих животных, что позволяет более правомочно экстраполировать данные экспериментального изучения психоэмоционального поведения, простой операторской деятельности и группового поведения обезьян в условиях действия реальных или моделируемых факторов космического полета.

В качестве модели ослабления влияния земной гравитации («пониженной гравитации») был использован принцип наклонного вывешивания, позволяющий изменять степень гравитационной нагрузки по вектору опоры на ведущие системы в составе ФСА – скелетно-мышечную и ССС. Подобного рода стенды давно используются в практике космической медицины для изучения биомеханических эффектов пониженной гравитации и приспособляемости человека к условиям пониженной опорной нагрузки. Данная модель намеренно не была упомянута в числе распространенных. Прежде всего, это связано с тем, что пребывание людей на таких стендах было кратковременным (до нескольких часов), а исследовалась лишь их локомоторная и позная активность [Богданов и др., 1970, 1971; Spade, Krasnow, 1966; Stone, 1971]. Помимо этого, всякую модель принято соизмерять с теми основными изменениями, которые вызываются влиянием невесомости. В отношении используемых модели с наклонным вывешиванием такую корреляцию установить невозможно, так как комплексное исследование различных систем организма не проводилось ни на людях, ни на животных, не учитывая исследований энергообмена в связи с испытанием скафандровых систем [Wortz, Prescott, 1966; Sanborn, Wortz, 1967].

Исходя из представления о многокомпонентной функциональной системе антигравитации (ФСА) и значении опорной реакции в позно-локомоторном взаимодействии организма с гравитационным окружением и сопряженным с ним гравитационным (гидростатическим) фактором кровообращения, можно было предполагать, что «ослабление» этих регуляций приведет к определенным сдвигам в ряде систем организма, которые могут оказаться вполне сопоставимыми с эффектами как известных моделей (иммерсия, гипокинезия), так и реальной невесомости. И полученные на модели снижения влияния земной гравитации с наклонным вывешиванием обезьян («пониженной гравитации») данные подтвердили правомерность такого предположения, а с ним и представления о ФСА [Белкания, Разумеев, Лапин, 1974; Белкания, 1982].

### **9.1. Моделирование снижения влияния земной гравитации на стенде с наклонным вывешиванием обезьян («лунный стенд»)**

Неприспособленность известных стендов с наклонным вывешиванием для экспериментов на животных, в частности на обезьянах, потребовала разработки стенда специальной конструкции, которая должна была удовлетворить следующим основным условиям: обеспечить основной принцип моделирования пониженной гравитационной нагрузки – наклонное вывешивание; сохранить достаточную свободу передвижения животного; обеспечить возможность длительного содержания животного на стенде с необходимым минимумом его гигиенического обеспечения; создать возможность контроля за состоянием животного, удобство и необходимую безопасность ухода за ним.

Всем этим условиям удовлетворил стенд (рис. 9.1), представляющий собой усеченный конус, установленный на горизонтальной площадке широким основанием кверху. Угол наклона боковой стенки к гравитационной вертикали составлял  $9^{\circ}40'$ , что при помещении



животного па стенд обеспечивает возможность получения силы давления па опорную поверхность (гравитационную нагрузку по вектору опоры), равной  $1/6$  веса животного, имитирующей силу тяжести на Луне. Следует заметить, что выбор именно таких условий был связан с разработкой соответствующих программ космических исследований, поэтому в рабочем порядке использовались определения – стенд «пониженной гравитации», «лунный стенд» используются как синонимы.

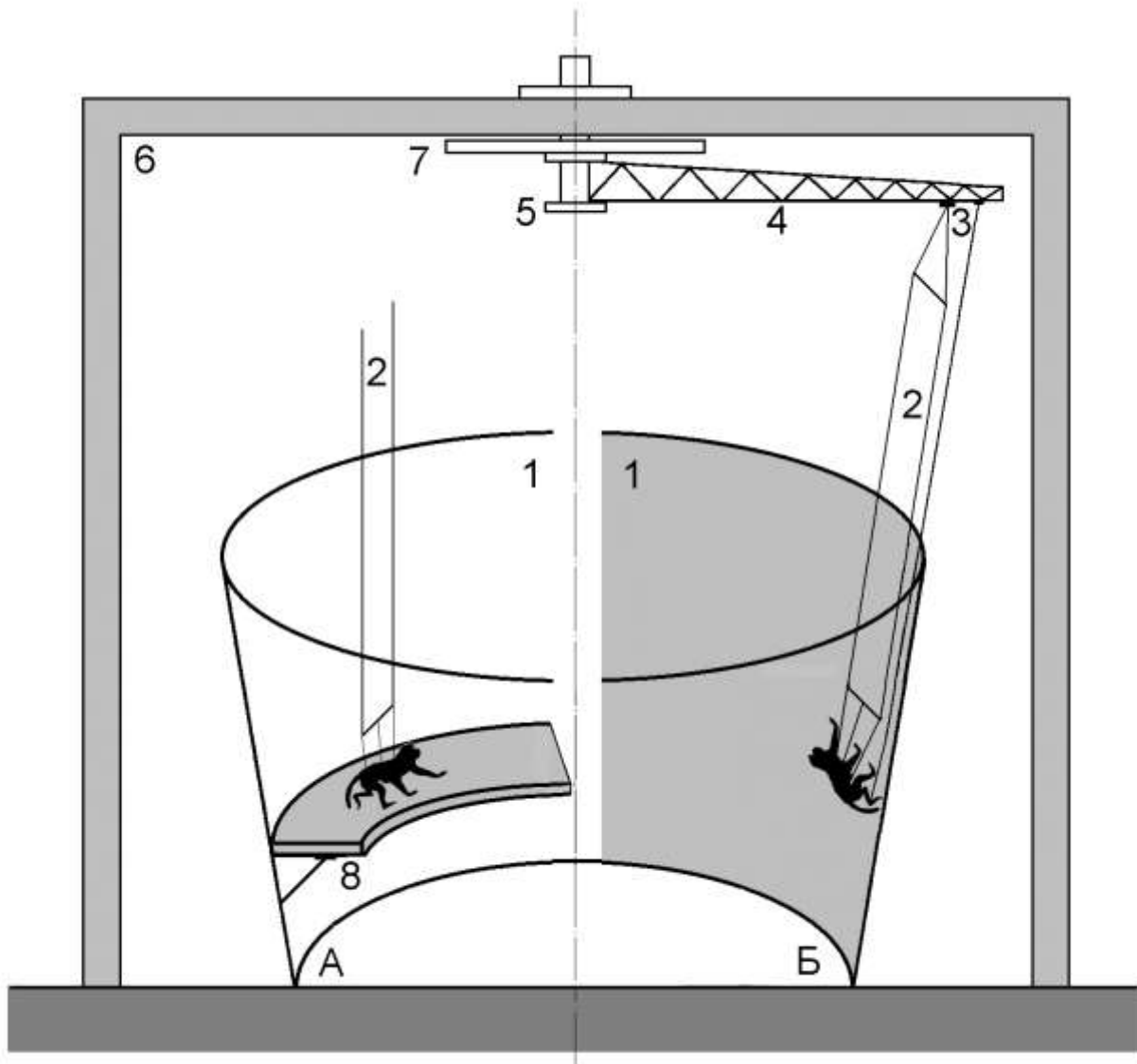


Рис. 9.1. Конструкция стенда «пониженной гравитации» и схемы контрольного (А) и основного (Б) экспериментов.

Объяснения — в тексте.

На стенде животных в основном эксперименте (рис. 9.1, Б) одевали в специальный комбинезон, который соединяли тросами (2) подвесной системы через крепежный узел (3) подвижный по оси, с фермой (4), свободно вращающейся вокруг оси (5). Вся система подвеса крепилась на опорной ферме (6). Высота подвеса составляла 4 м, длина окружности конуса на уровне передвижения животного – 7,8 м. Дорожка для передвижения животного покрыта рельефной резиной, ребристостью перпендикулярно передвижению. Это облегчало движение по стенду. На уровне дорожки в стенку стенда с наружной стороны вмонтирована

кормушка, отверстие которой открывалось внутрь стенда; рядом вмонтирована поилка. Ниже уровня вывешивания обезьян для сбора мочи оборудован круговой желоб. Регистрация физиологических функций производилась как во время непосредственного контакта с животным, так и посредством проводниковой регистрации. Для этого на стенде был смонтирован контактный (щеточный) токосъемник (7), позволявший одновременно производить отведение физиологической информации по 16 каналам. По оси узла (5) смонтирован электромеханический счетчик, позволявший учитывать число пройденных по стенду полных кругов и вести графическую запись суточной двигательной активности животного.

Исследования проведены на 23 макаках резусах – самцах в возрасте от 2,5 до 3 лет. Пребывание обезьян в условиях «пониженной гравитационной нагрузки» длилось от 3 до 60 суток.

Во время опытов проводили наблюдение за общим состоянием животного, характером его локомоции и статики, учитывали общую двигательную активность и ее суточный ритм. В пред- и послестеновом периодах регистрировали электроэнцефалограмму (ЭЭГ), электрокардиограмму (ЭКГ), артериальное давление (АД), частоту сердечного ритма и дыхания, производили фазовый анализ сердечного цикла, изучали ответ камбаловидной мышцы на электрическое раздражение большеберцового нерва (Н-рефлекс). Регистрируемые показатели исследовали во время функциональной пробы — ортостатического воздействия. Кроме того, обезьян взвешивали до и после пребывания их на стенде, измеряли окружности голени, бедра, предплечья, груди и живота. Для объективной оценки позной и локомоторной активности производили киносъемку.

Исследовали также морфологический состав периферической крови и костного мозга, определяли содержание в крови 17-ОКС, электролитов (калия и натрия) и глюкозы. Состояние водно-солевого обмена изучали в пред- и послестеновые периоды при 7–10-суточном пребывании животных в мочесборной клетке. Во время нахождения на стенде учет количества выпитой жидкости и суточного диуреза производили постоянно. Помимо этого, на стенде постоянно (ежедневно) регистрировали частоту пульса и дыхания, АД и ректальную температуру, через день определяли гематокрит и производили общий анализ крови, определяли содержание в крови тромбоцитов и ретикулоцитов; в отдельные периоды регистрировали ЭЭГ.

Следует выделить следующие основные физические условия эксперимента: снижение гравитационной нагрузки по вектору опоры; необычная ориентация животного по отношению к гравитационной нормали; уменьшение проявления гидростатического эффекта в обычном направлении по вертикальной оси тела; изменение положения и характера поверхности опоры. Важно, что при этом сохранялось, понятно измененными основными моделируемыми условиями, двигательное поведение и основные формы двигательной активности (ходьба, бег, прыжки), а также свободный доступ к пище и воде. Экологические условия моделирования – это изоляция животного из группы и помещение его в условия относительного ограничения обычного диапазона перемещений в пространстве.

В процессе эксперимента происходили изменение и перестройка режима функционирования ФСА по всем компонентам вследствие влияния первых трех физических условий модели. Кроме того, имели место и неспецифические проявления в этой перестройке, обусловленные влиянием изоляции, ограничения свободы перемещения, психоэмоциональным фоном и др.

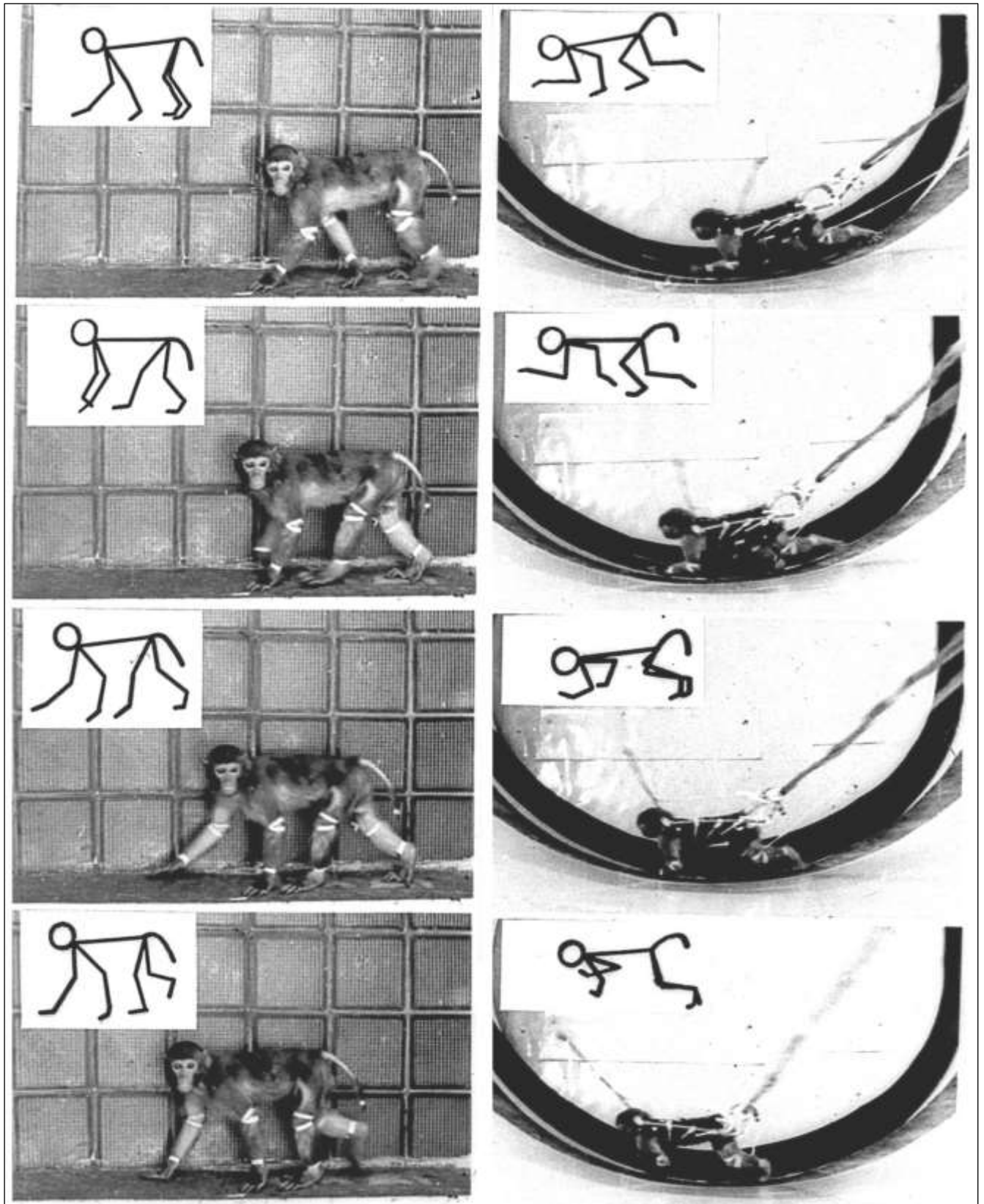
Для контрольного эксперимента на стенде по всей окружности опорной (внутренней) поверхности конуса монтировали горизонтальную площадку (см. рис. 9.1, А) на том же уровне, на котором передвигалось животное в основном опыте. Обезьян, как и в основном эксперименте, одевали в комбинезон, присоединенный к подвесной системе. Последняя, в отличие от основного эксперимента, располагалась произвольно, так как животное не подвешивалось, а лишь фиксировалось к этой системе. Таким образом, в контрольном эксперименте были устранены основные физические условия моделирования, но

сохранялись все остальные обстановочные факторы (относительная фиксация, ограничение жилого пространства, изоляция и др.). Это позволило в определенной мере отдифференцировать эффекты специфических условий модели «пониженной гравитации» от неспецифических.

## 9.2. Общая характеристика «синдрома гипогравитации»

В первых же экспериментах с пребыванием обезьян на стенде были обнаружены значительные изменения позы и локомоции. В стендовых условиях степень сгибания суставов значительно превышала небольшое сгибание в обычных условиях (рис. 9.2). Особенно это было заметно в первые часы пребывания на стенде: животные припадали к ковровой дорожке, стараясь удержаться за нее, так как резкое разгибание конечностей немедленно отрывало их от плоскости опоры. Однако обезьяны быстро осваивались и вскоре начинали уверенно передвигаться. Кинематика звеньев стабилизировалась, однако выраженная сгибательная установка в суставах конечностей сохранялась и в дальнейшем на протяжении всего пребывания животных на наклонной опорной поверхности стенда. Помимо этого, обращало на себя внимание широкая расстановка опорных конечностей, выпрямление позвоночной дуги с появлением небольшого пояснично-грудинного лордоза и относительным подъемом подвздошных костей над верхней линией туловища. Параллельно отмечался необычный для «земных» условий наклон туловища кпереди и к плоскости опоры. Во время сна обезьяны полностью припадали к дорожке, конечности были максимально согнуты в суставах и приближены к туловищу, т. е. сгибательная поза во время сна становилась еще более выраженной.

Рис. 9.2. Кинограмма позы и локомоции у обезьян в обычных условиях опорной нагрузки (слева, вид сбоку) и при пониженной нагрузке по вектору опоры на стенде с наклонным вывешиванием (справа, вид сверху)



Сгибательная установка конечностей у обезьян сохранялась и при их передвижении по стенду (см. рис. 9.2 и 9.3. При медленной ходьбе это было особенно заметно и сочеталось с наклоном туловища вперед. Опора осуществлялась на самые дистальные отделы

конечностей – обезьяна передвигалась как бы на «цыпочках», при этом амплитуда движений конечностей в суставах была небольшой. Создавалось впечатление, что обезьяны передвигались лишь за счет движений в лучезапястных и голеностопных суставах (см. рис.9.3). На наш взгляд, это явилось переходным моментом в освоении другого вида локомоции — передвижения прыжками, которое животное в дальнейшем предпочитало в спокойной обстановке. Прыжки в этих условиях значительно отличались от обычных – они были очень мягкими (парящими) и осуществлялись за счет движений в голеностопных и лучезапястных суставах. Прыжок с места перпендикулярно плоскости опоры был гораздо мощнее и значительно выше, чем при обычном «горизонтальном» положении обезьяны. Описанные изменения позы и локомоторной активности сохранялись у обезьян в течение всего периода нахождения их в стендовых условиях пониженной гравитации.

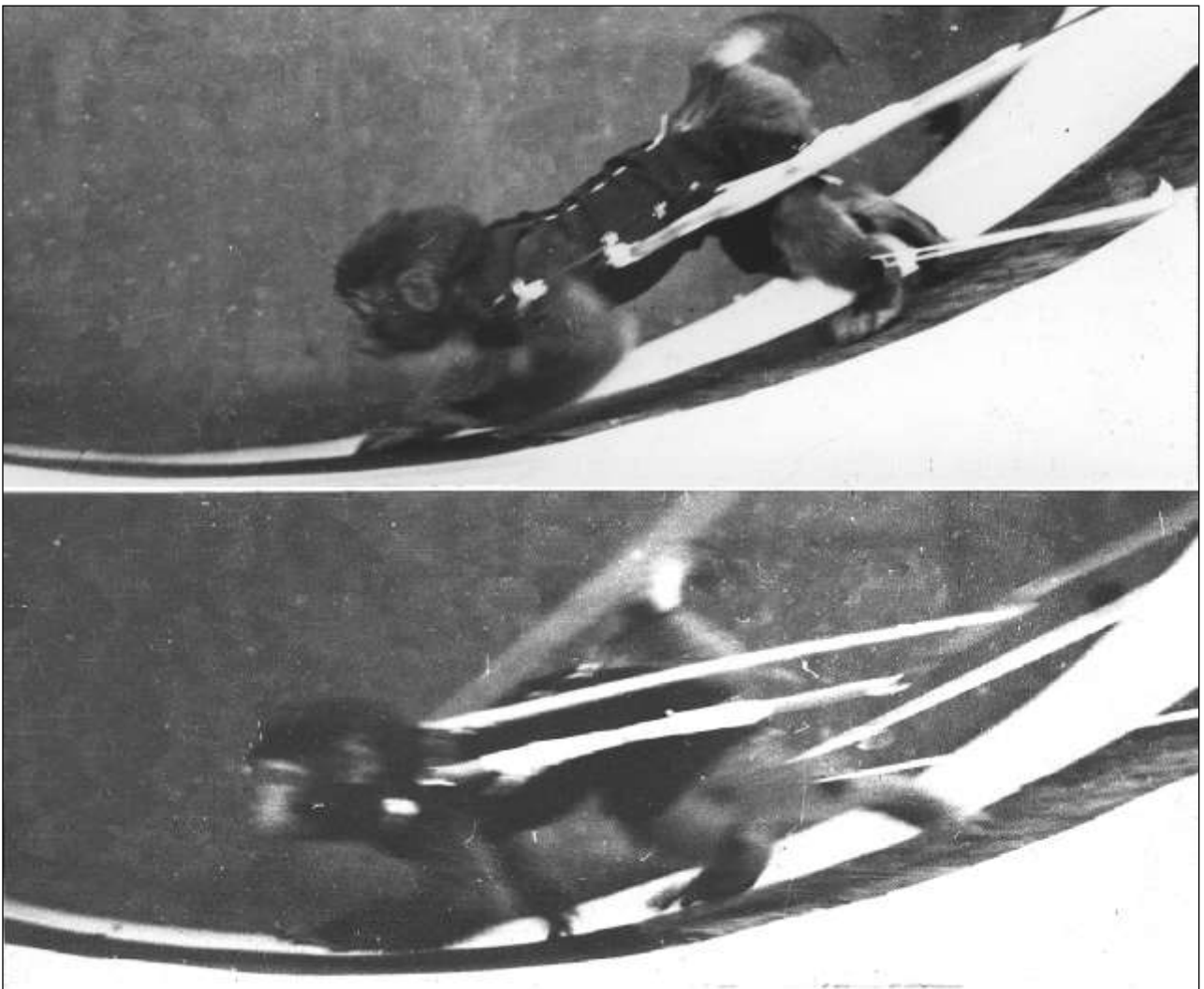


Рис. 9.3. Начало движения обезьяны на стенде в условиях наклонного вывешивания (вид сверху)

Рис. 9.4. Общий вид обезьяны на стенде в условиях наклонного вывешивания в положении покоя сидя (вид сверху). На рисунке хорошо видны соотношения размеров животных с размерами стенда и дорожки передвижения.



На рисунке 9.4. хорошо видны соотношения размеров животных с размерами стенда и дорожки передвижения. Конструкция комбинезона и подвесной системы была такова, что не позволяла обезьянам не только взбираться вверх по тросовой системе, но и принимать вертикальное положение. Поэтому моделируемые условия соблюдались как по опорной нагрузке, так и по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения.

На рисунках 9.5 и 9.6 видны дорожка для передвижения, комбинезон и элементы подвески, а в целом показаны типичные позы обезьян вне их активного двигательного поведения (ходьба, бег, прыжки и др.) на стенде.



Рис. 9.5.



Рис. 9.6. Типичные позы покоя обезьян на «лунном стенде» вне двигательной активности.

Отмеченные эффекты изменения позы у обезьян на стенде принципиально подобны таковым у людей при наклонном вывешивании, и их следует рассматривать как перестройку в работе нервно-мышечного аппарата. Уменьшение весовой нагрузки тела по вектору опоры в моделируемых условиях приводит к ослаблению антигравитационной деятельности мышц-разгибателей при относительном сохранении напряжения мышц-сгибателей, что и определяет сгибательный характер позы, принимаемой человеком и животными на стенде с наклонным вывешиванием (Богданов и др., 1970). Это свидетельствует о том, что исходный баланс мышц-антагонистов зависит от уровня гравитации и подтверждается антропометрическими исследованиями, проведенными на орбитальных станциях «Скайлэб». Было показано, что в условиях невесомости изменения в позе и размерах тела отражают снятие весовых нагрузок на скелет и мышцы, а положение конечностей в суставах и относительно туловища носит выраженный сгибательный характер [Thornton et al., 1974].

Общая двигательная активность обезьян претерпевала фазовые изменения (рис. 9.7). Максимально активными животные были в первые сутки, со вторых суток двигательная активность их снижалась. Обращает на себя внимание почти полная идентичность динамики общей двигательной активности при разных уровнях ее у животных в первый период нахождения их на стенде. Снижение уровня общей двигательной активности животного сопровождалось значительным уменьшением ее в период наибольшей суточной активности и укорочением последнего. По-видимому, эти изменения в определенной мере можно соотнести со снижением физической работоспособности у космонавтов в невесомости [Волынкин, Васильев, 1967; Какурин, Лебедев, 1971; Berry, 1970, 1971] и при длительной

экспериментальной гиподинамии [Гурфинкель и др., 1969; Еремин и др., 1969]. Уменьшение переносимости физической нагрузки, особенно, после возвращения на Землю отмечалось и при полетах орбитальных станций «Скайлэб» [Dietlein, 1974].

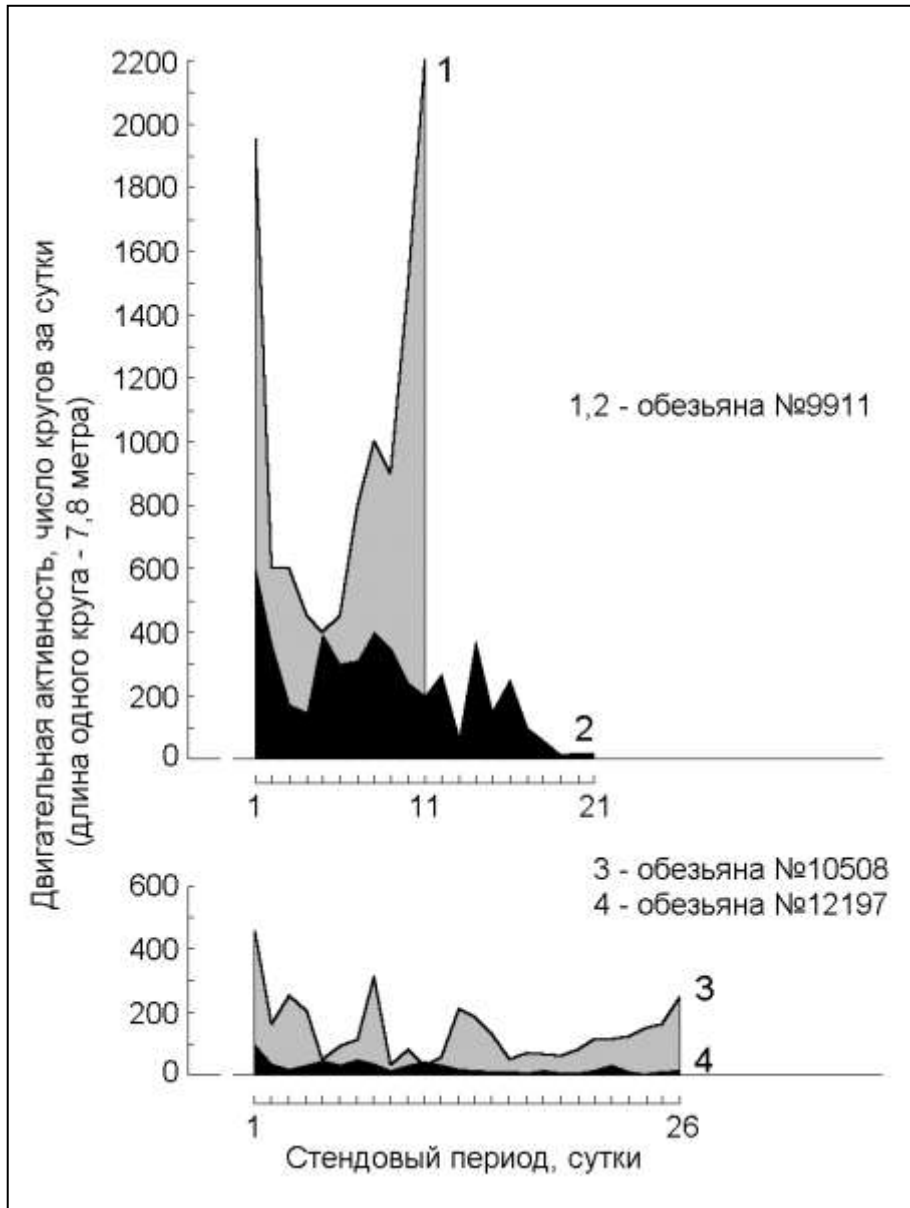


Рис. 9.7. Примеры уровня и динамики двигательной активности обезьян в условиях наклонного вывешивания на стенде «пониженной гравитации».

В контрольных экспериментах статика и локомоция животных совершенно не изменялись и соответствовали обычным условиям опорной нагрузки. В этих условиях общая двигательная активность в контрольных условиях, в отличие от основного эксперимента с уменьшением опорной нагрузки, постепенно увеличивалась и была достаточно высокой на протяжении всего эксперимента. На рисунке 9.8 приводятся данные по контрольному (слева) и основному (справа) экспериментам, проведенных с месячным интервалом (обезьяна 11260). Тогда как в эксперименте с пониженной опорной нагрузкой, как и во всех остальных (см. рис. 9.7), после первичного (в первые несколько суток) усиления двигательной активности в дальнейшем она снижалась. Таким образом, уменьшение объема перемещения



обезьян на стенде в этом и других экспериментах, длившихся более двух недель (см. рис. 9.7), может быть результатом перестройки двигательного поведения в условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры. Наблюдаемая гиподинамия, возможно, обусловлена ослаблением общего тонуса «бодрствования» в связи с переходом на более низкий в энергетическом отношении уровень фонового обеспечения функции организма, а также утомлением, развившимся в двигательной системе, лишенной достаточного энергетического обеспечения по позному компоненту адаптации к земной гравитации в обычных условиях жизнедеятельности. Определенным отражением этого является отсутствие изменений ректальной температуры в контрольном эксперименте и ее выраженное снижение в условиях пониженной опорной нагрузки по вектору силы тяжести (см. рис. 9.8, вверху).

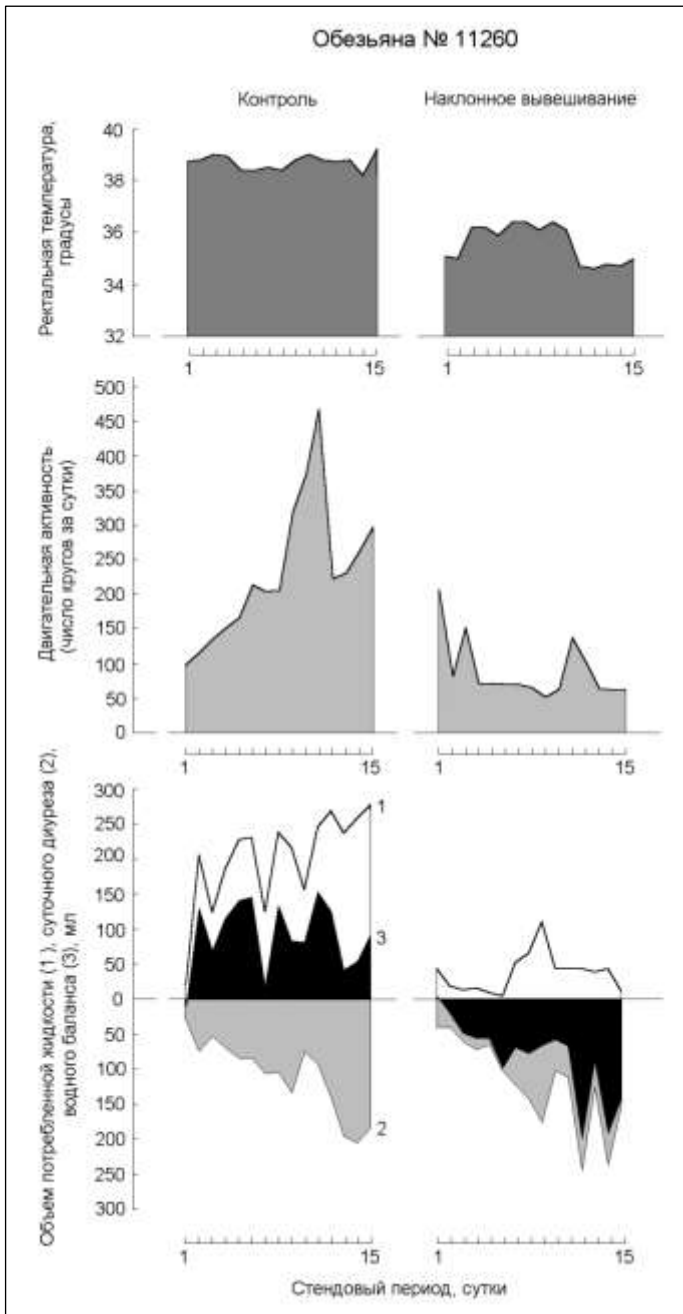


Рис. 9.8 Сравнительная динамика изменений ректальной температуры, двигательной активности и водного баланса у обезьяны на стенде в контрольных условиях (обычная гравитационная нагрузка по вектору опоры) и с наклонным вывешиванием (условия «пониженной гравитации»). Направленность водного баланса (внизу): вверх – положительный и вниз – отрицательный.

Гипотермическая реакция в стендовых условиях «пониженной гравитации» и, как следствие, снижения опорной нагрузки была весьма постоянной по своей направленности и выраженности практически у всех обезьян основного эксперимента (см. рис. 9.9). Ректальная температура у обезьян снижалась через сутки и на протяжении всего стендового периода

оставалась ниже исходной на  $2-3^{\circ}$  ( $P < 0,001$ ). Учитывая значение мышечной активности для теплопродукции [Слоним, 1964; Иванов, 1968, 1972], можно полагать, что такое снижение обусловлено уменьшением статической и локомоторной активности обезьян и понижением в этой связи общего энергетического уровня обмена веществ. Следует иметь в виду и определенное снижение и по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения в противоположность экспериментальной модели усиления этих факторов – опорной нагрузки на скелетно-мышечную систему и гравитационной нагрузки на ССС у обезьян-бипедов (см. Очерк 8).

При исследовании в мочевого клетке (выраженное ограничение пространства для двигательного поведения) и в контрольных условиях (в условия свободы двигательного поведения) ректальная температура также несколько снижалась, однако гораздо в меньшей степени, чем в основном эксперименте (см. рис. 9.9). Учитывая существенное ограничение двигательной активности в клетке малого объема и сравнительно меньшие ограничения в контрольных условиях, это небольшое снижение температуры можно отнести за счет снижения общего уровня энергетического обмена, которое было заметно более выраженным при жизнедеятельности обезьян в условиях снижении опорной нагрузки на «лунном стенде».

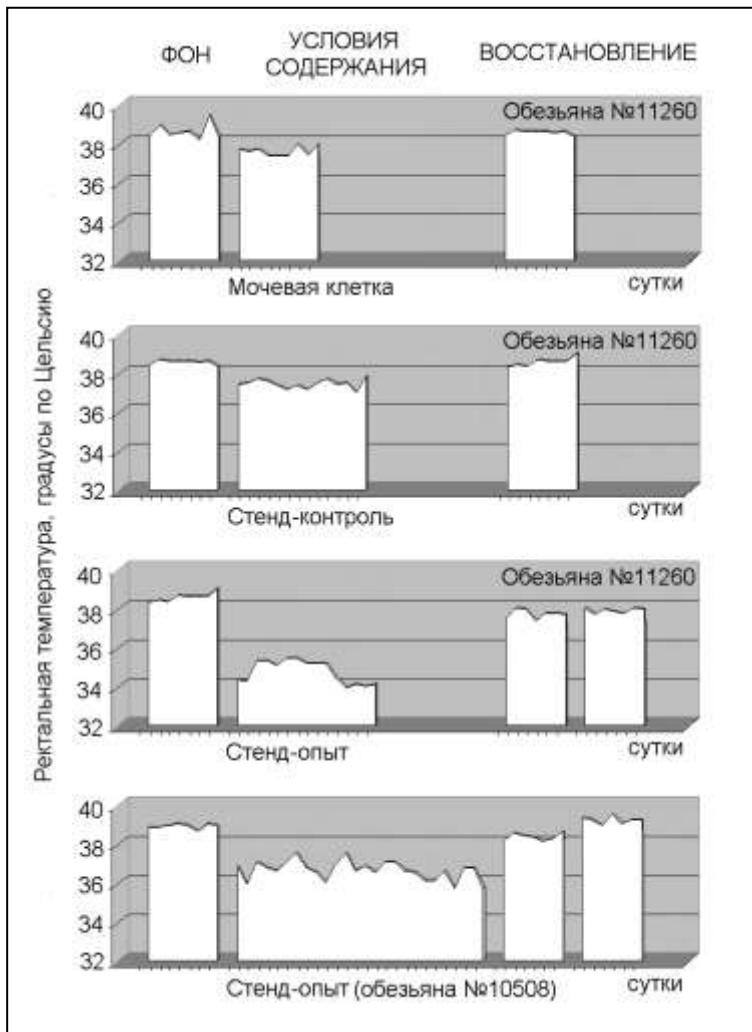


Рис. 9.9. Профиль ректальной температуры у обезьян при содержании в разных экспериментальных условиях: в обычной жилой клетке (фон), в обменной («мочевой») клетке, на стенде в условиях обычной позной статики (контроль) и на стенде «пониженной гравитационной нагрузки» по вектору опоры при наклонном вывешивании (опыт).

Выразительной определялась ассоциация температурного режима с уровнем двигательной активности и при 60-суточном пребывании обезьян на стенде «пониженной гравитации» (рис. 9.10). Так, у обезьяны №14751 на протяжении стендового периода снижение ректальной температуры составило от  $0,5$  до  $1,8^{\circ}$ , а у обезьяны №14868 – от  $0,5$  до  $2,4^{\circ}$ . При этом четко прослеживается зависимость между выраженностью температурных изменений и двигательной активностью. При определенно более высокой двигательной

активности отмечалось меньшее снижение ректальной температуры (Об. №14751), тогда как низкому уровню двигательной активности соответствовало и более выраженное снижение ректальной температуры (Об. №14868). Следует отметить, что снижение температуры тела отмечалось также в полете у космонавтов [Касьян и др., 1971] и при полете обезьяны на биоспутнике [Median, Racier, 1971]. Его связывают с особенностями энергетического обмена организма в невесомости [Коваленко, 1974].

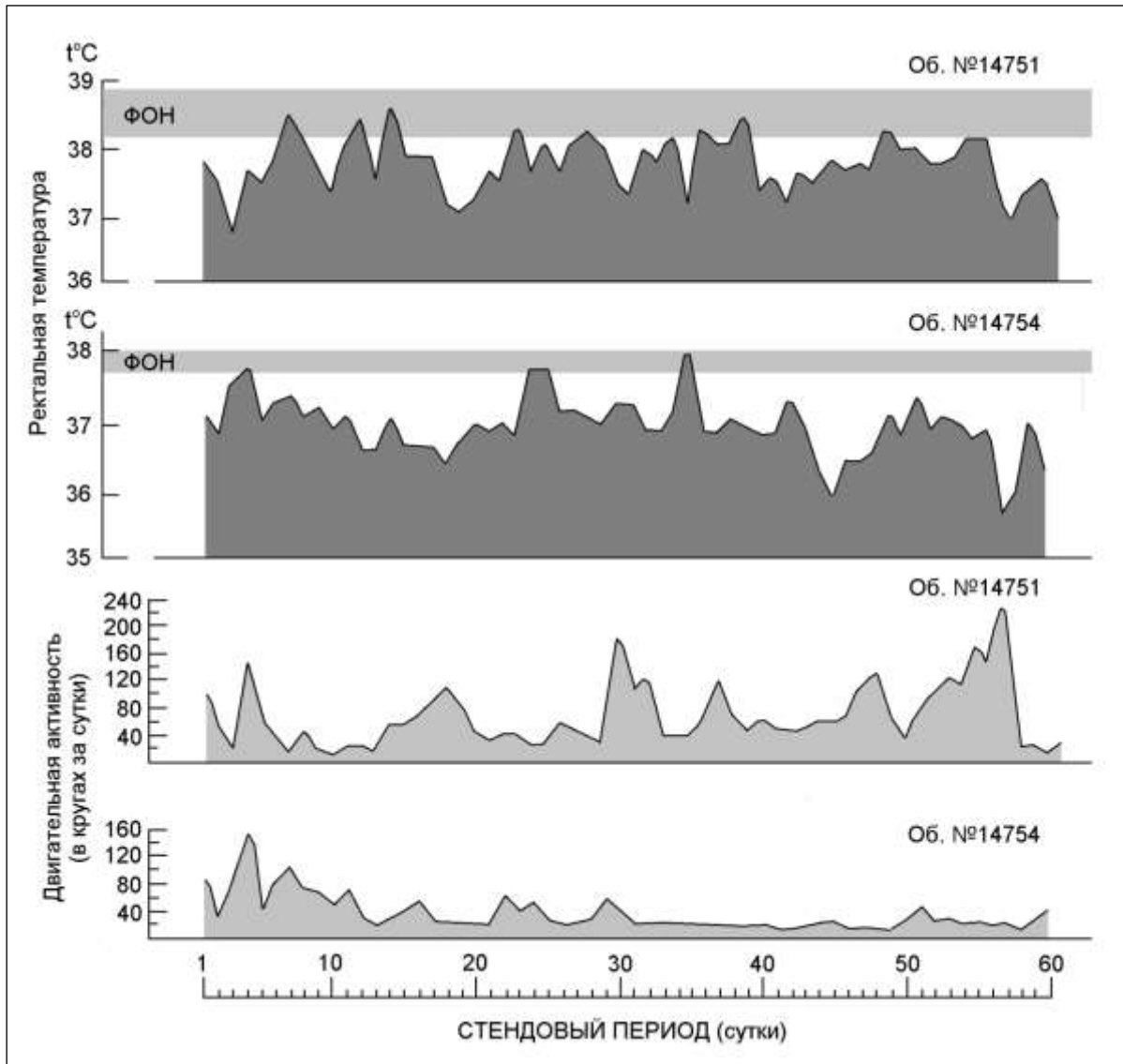


Рис. 9.10. Динамика изменений ректальной температуры и общей двигательной активности в кругах за сутки (длина окружности по беговой дорожке  $\approx 8$  м) у обезьян при пребывании их в течение 60 суток на стенде «пониженной гравитации».

Среди вегетативных сдвигов особо следует отметить чрезвычайно частое и обильное мочеотделение у обезьян в стендовых условиях на протяжении всего опыта. Суточное потребление жидкости в предстендовом периоде (в мочевой клетке) составило  $254 \pm 13,2$  мл (без учета воды, содержащейся в пище), а суточный диурез –  $134,2 \pm 9,9$  мл. Такое соотношение определяет выраженный положительный баланс ( $+120,4 \pm 8,1$  мл), ограничивающий потерю жидкости с мочой. В стендовых условиях суточное потребление жидкости уменьшилось до  $87,0 \pm 5,4$  мл, а диурез составил  $132,0 \pm 6,5$  мл с колебаниями в отдельные дни от 40,0 до 220,0 мл. Наиболее высоким суточный диурез был в первые две недели опыта, затем он снижался, оставаясь, однако, выше, чем в предстендовый период.

Особо следует подчеркнуть качественную направленность изменений водного обмена: если в предстендовом периоде у всех исследованных обезьян был резко выражен положительный водный баланс, то в стендовых условиях он становился отрицательным. Такие соотношения очень выразительно демонстрируют сравнительные данные у обезьяны №11260 в контрольном и в основном экспериментах (см. рис. 9.8, внизу).

Аналогичная картина наблюдалась и в 60-суточных экспериментах, когда учитывалось и потребление жидкости, содержащейся в пищевых продуктах (рис. 9.11). Из этих данных видно, что, несмотря на общую направленность, в изменениях водного баланса у обезьян в стендовых условиях проявляются и индивидуальные различия, но при этом фоновый (перед стендом) положительный водный баланс в условиях «лунного стенда» или менялся на отрицательный, или выражено уменьшался по сравнению с фоновым периодом (мочевая клетка).

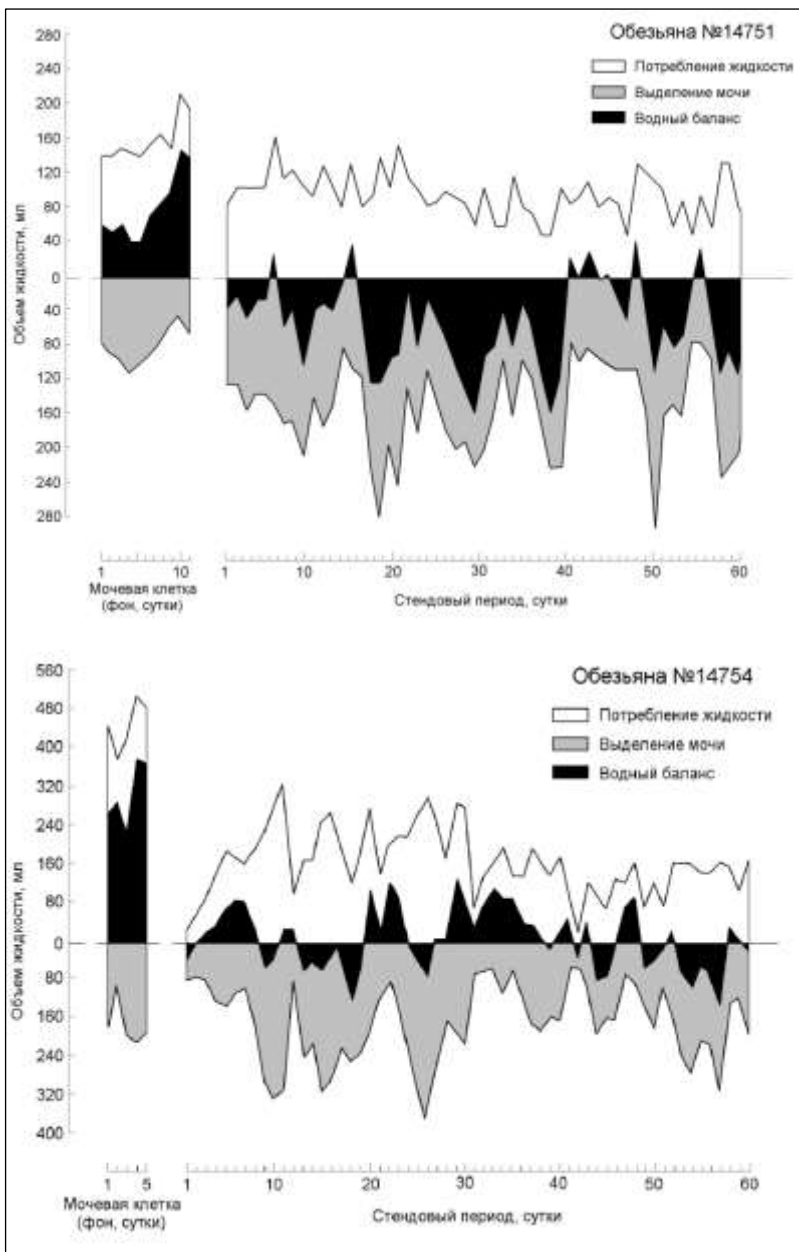


Рис. 9.11. Динамика общего потребления жидкости (белый профиль), суточного диуреза (серый профиль) и водного баланса (черный профиль) у обезьян при 60-суточном пребывании на стенде «пониженной гравитации». Направленность водного баланса: вверх – положительный и вниз – отрицательный.

Таким образом, в условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры имеет место абсолютное снижение антидиуретического рефлекса, что подчеркивает значение статического мышечного компонента антигравитационной функции в почечной регуляции [Могендович, 1957; Белкания, 1972]. Определенное значение имеет также усиление

диуретической активности и по механизму рефлекса Генри-Гауэра [Henry et al., 1956; Gauer et al., 1961]. Уже на вторые сутки нахождения животных па стенде у них отмечались некоторая одутловатость лица и отечность верхних и нижних век. Можно полагать, что эти симптомы отражали повышение давления в системе сосудов верхней поллой вены и были вызваны гидростатическим перемещением периферического объема крови в центральные вены грудной полости. Это, в свою очередь, привело к повышению наполнения полостей сердца, а, следовательно, и к раздражению рецепторов желудочков сердца с последующим усилением диуретической активности.

Таким образом, увеличение потерь жидкости при пониженной гравитационной нагрузке обусловлено, с одной стороны, ослаблением статического мышечного компонента регуляции выделительной функции почек, а с другой – перераспределением циркулирующего объема крови и увеличением его в центральных венах и полостях сердца, что приводит к активации диуретической функции по механизму рефлекса Генри-Гауэра.

Исследование содержания в крови калия и натрия после пребывания животных в стендовых условиях показало и нарушение баланса этих катионов как в плазме, так и в эритроцитах (рис. 9.12, 9.13).

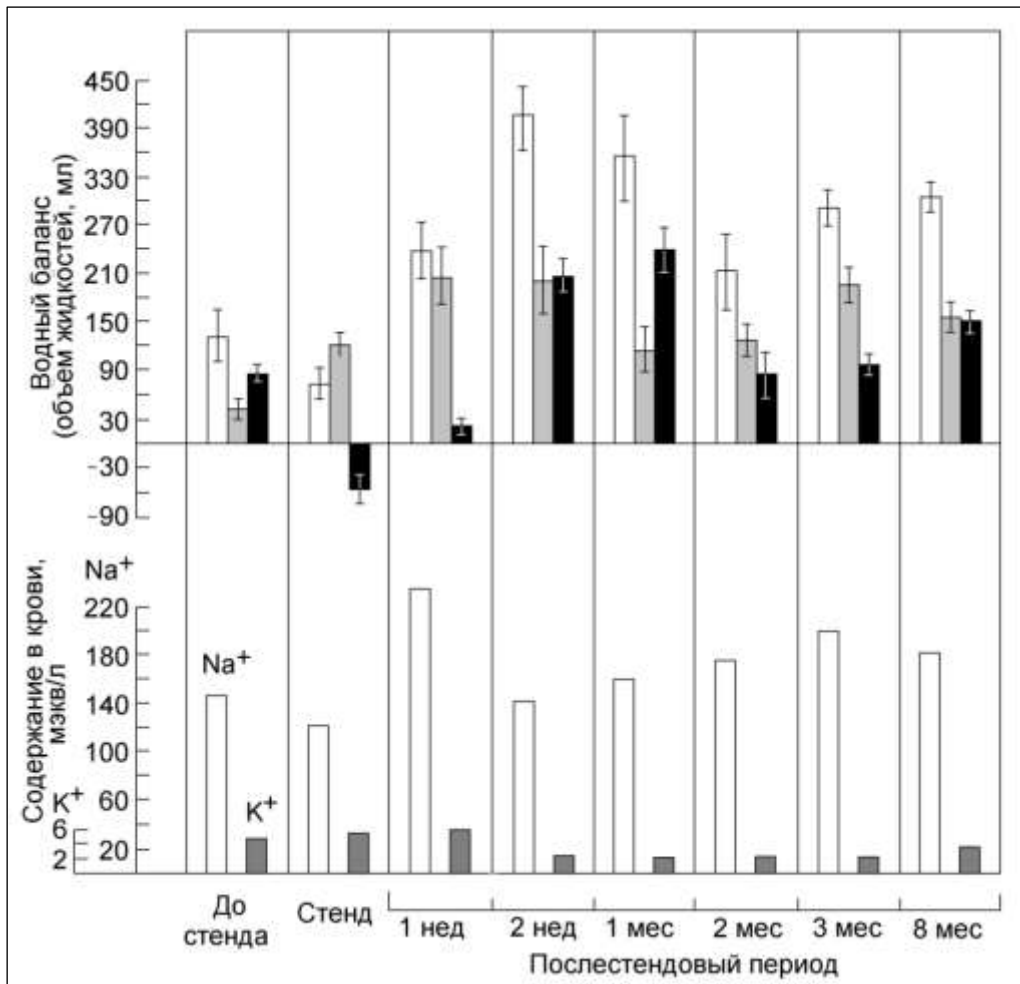


Рис. 9.12. Изменение жидкостного баланса (вверху) и содержание в крови катионов Na<sup>+</sup> и K<sup>+</sup> (внизу) у обезьян в моделируемых условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры.

Вверху: белые столбики – количество потребляемой за сутки жидкости (в мл), серые столбики – суточный диурез (в мл), черные столбики – величина и направленность водного баланса.

Снижение содержания натрия в плазме крови было обусловлено, вероятно, потерями его с мочой, поэтому можно считать, что моделируемые условия пониженной гравитационной нагрузки не только подавляют антидиуретический рефлекс, но и снижают антинатрийуретическую активность соответствующих систем регуляции. Обнаруженные явления согласуются с эффектами невесомости и других моделей, имитирующих условия гипогравитации [Гении и др., 1969; Григорьев, Козыревская, 1970; Berry, 1971; Cauer, 1971; Расе, 1973; Балаховский, Наточин, 1973; Leach, Rambaut, 1974]. Аналогичные сдвиги водно-солевого обмена отмечены и в опытах на других животных [Коваленко, 1974], а также в ходе 9-суточного космического полета обезьяны [Hahn et al., 1971; Median, Racier, 1971].

С первых дней после снятия обезьян со стенда и возвращения к обычной опорной нагрузке на фоне сохранения повышенного диуреза и повышения потребления жидкости сопровождалось возвращением к нарастающему положительному водному балансу на протяжении последующих 12 месяцев (рис. 9.13). Существенные изменения претерпевал в послестеновом периоде и водно-солевой обмен. В первую неделю антидиуретическая реакция, несмотря на возвращение к положительному водному балансу, оставалась ослабленной на фоне некоторого увеличения потребления жидкости (см. рис. 9.12). Это сочеталось с резким увеличением содержания в крови натрия – до 232,6 мэкв/л (при исходном уровне 163 мэкв/л). На третьей неделе потребление жидкости возросло, соответственно увеличился также и положительный водный баланс. Данное состояние сохранялось и к концу месяца послестенового периода. Через 2 месяца количество потребляемой жидкости уменьшилось, но мочеотделение по-прежнему было увеличенным, а содержание электролитов в плазме постепенно выравнивалось.

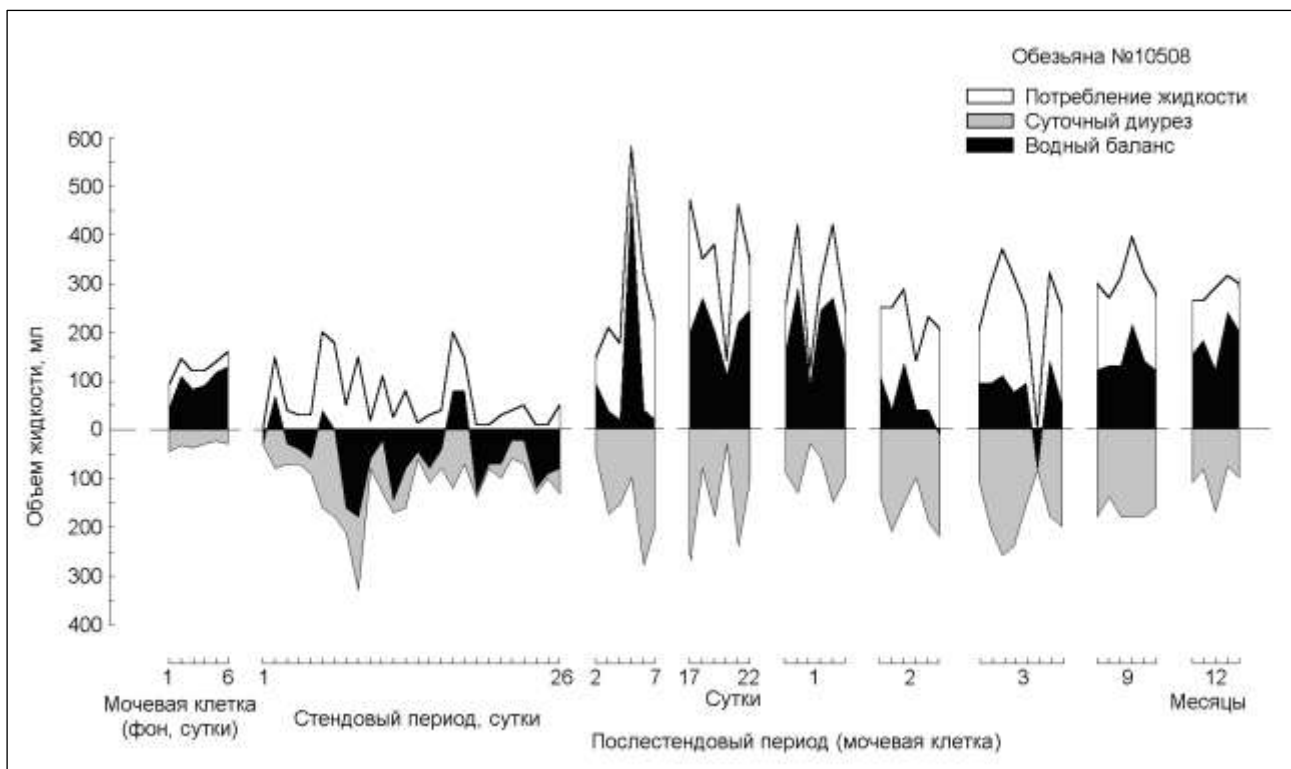
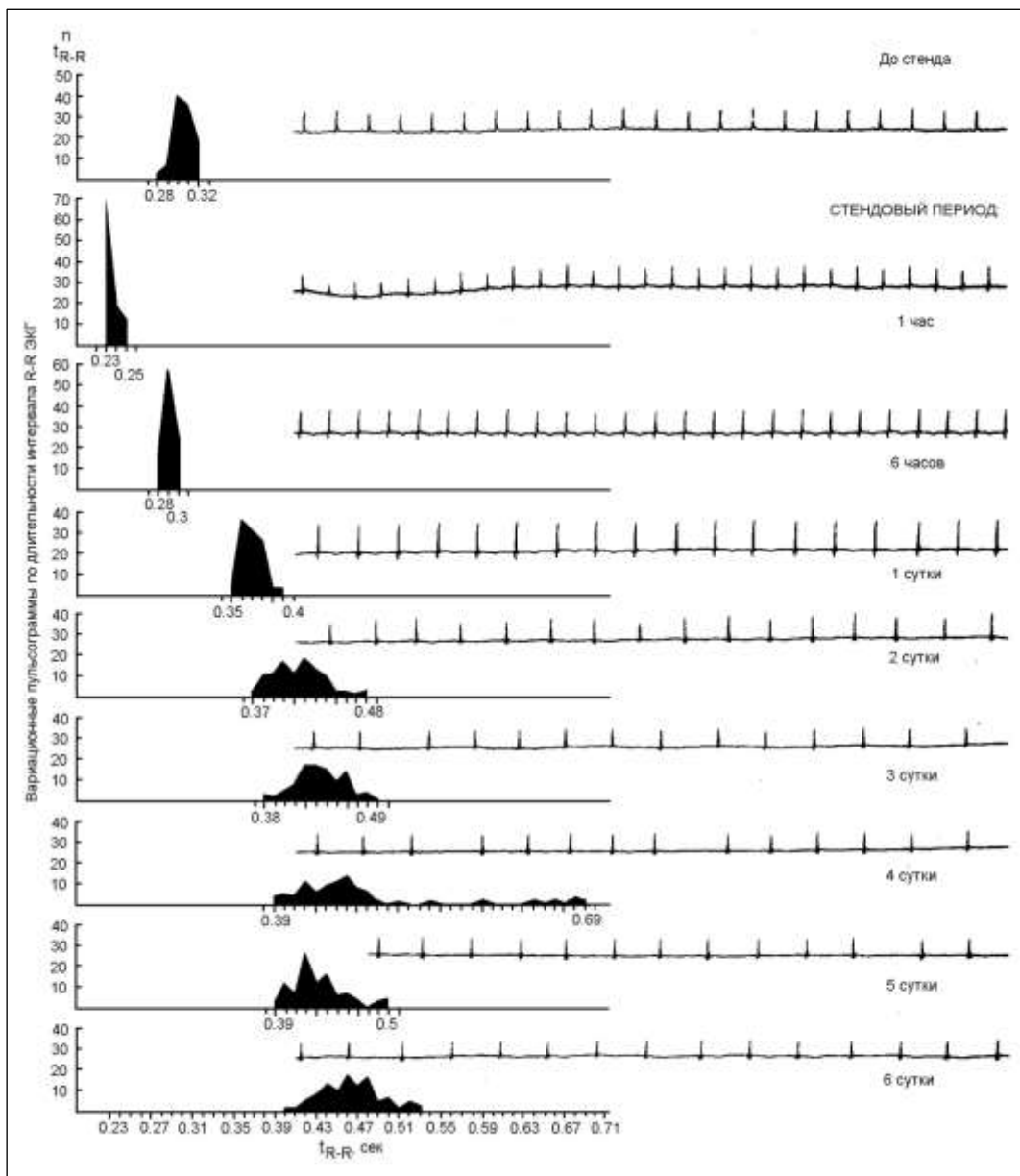


Рис. 9.13. Динамика общего потребления жидкости (белый профиль), суточного диуреза (серый профиль) и водного баланса (черный профиль) у обезьян 10508 при 26-суточном пребывании на стенде «пониженной гравитации».

Направленность водного баланса: вверх – положительный и вниз – отрицательный.

Сразу после помещения животных на стенд соответственно психоэмоциональному напряжению при «входе» в условиях эксперимента частота сердечных сокращений и дыхания увеличивалась. На представленном рисунке 9.14 хорошо видно учащение

сердечного ритма по фрагментам ЭКГ, а также сдвиг «заостренных» вариационных пульсограмм в сторону меньшей длительности интервалов R-R в первые часы нахождения животного в условиях наклонного вывешивания на стенде. Однако уже к концу первых суток отражением четкой адаптации к стендовым условиям является выраженное снижение частоты сердечного ритма по сравнению с исходным состоянием (до стенда). В дальнейшем же, начиная уже со вторых суток отмечается выраженное уширение и сдвиг полимодальных вариационных пульсограмм в сторону больших длительностей интервала R-R. Соответственно такой динамике пульсограммы на ЭКГ отмечалась четкая дыхательная аритмия, которая приближалась к телеметрической характеристике состояния обезьян в условиях свободного поведения в вольере (рис. 9.14). Такое соответствие позволяет с большей уверенностью полагать, что отмечаемые стендовые эффекты в большей мере связаны с моделируемыми эффектами «пониженной гравитации», нежели с неспецифическими проявлениями психоэмоционального напряжения.



Рисю 9.14. Динамика изменения частоты сердечного ритма в первые часы и сутки нахождения обезьяны на стенде «пониженной гравитации».

Слева – вариационные пульсограммы, справа – фрагменты ЭКГ.

Сосудистая реакция (по артериальному давлению), в общем, соответствовала динамике сердечного ритма. После первичных изменений сосудистая реакция у одних обезьян характеризовалась снижением уровня давления в первые несколько суток, а у других – его повышением. Несмотря на эти различия, можно выделить общие особенности сосудистой реакции при длительном пребывании животных в условиях пониженной гравитационной нагрузки. Во-первых, это наличие первичной реакции, проявляющейся в первые сутки нахождения животного на стенде и сопровождающейся сходными изменениями частоты пульса и дыхания, во-вторых, достоверное уменьшение пульсового давления па протяжении всего стендового периода у большинства животных и, в-третьих, нестабильность уровня АД с большими колебаниями его в разные сутки эксперимента (рис. 9.15).

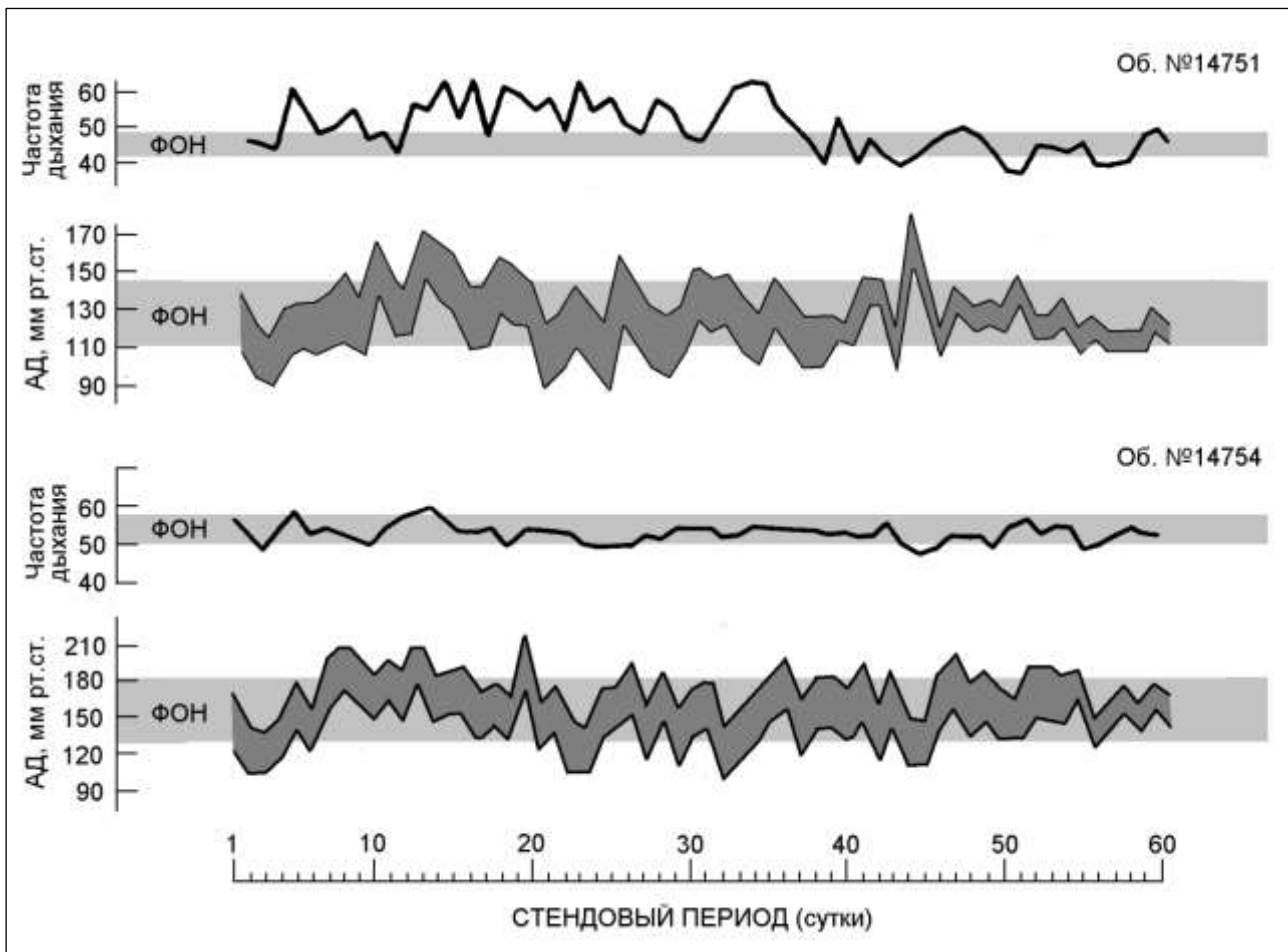


Рис. 9.15. Динамика частоты дыхания и артериального давления (АД) у обезьян на протяжении 60-суточного пребывания в стендовых условиях пониженной опорной нагрузки («лунный стенд»).

Светло-серый прямоугольный профиль абсолютный диапазон колебания частоты дыхания и АД в фоновом периоде перед стендом: верхний край профиля ограничен крайней величиной систолического, нижний край – диастолического АД. Темный профиль - измеряемые величины АД на протяжении стендового периода.

У большинства обезьян по характеристикам ЭКГ (уменьшение амплитуды основных зубцов R, S и T – см. рис. 9.16) и по хронокардиограмме (увеличение фаза асинхронного сокращения и длительности периода напряжения, укорочение периода изгнания и механической систолы, уменьшение внутрисистолического показателя, времени изгнания



минутного объема и увеличение индекса напряжения миокарда) определялись признаки относительной гиподинамии миокарда (рис. 9.17).. Данный эффект согласуется с имеющимися данными [Ларин и др., 1967а, б; Johnson, 1971; Bergman et al., 1974; Пестов, Гератеволь, 1975] об ухудшении сердечной активности и снижении сократительной способности миокарда в условиях невесомости (по данным электро-, сейсмокардиографии и фазового анализа сердечного цикла).

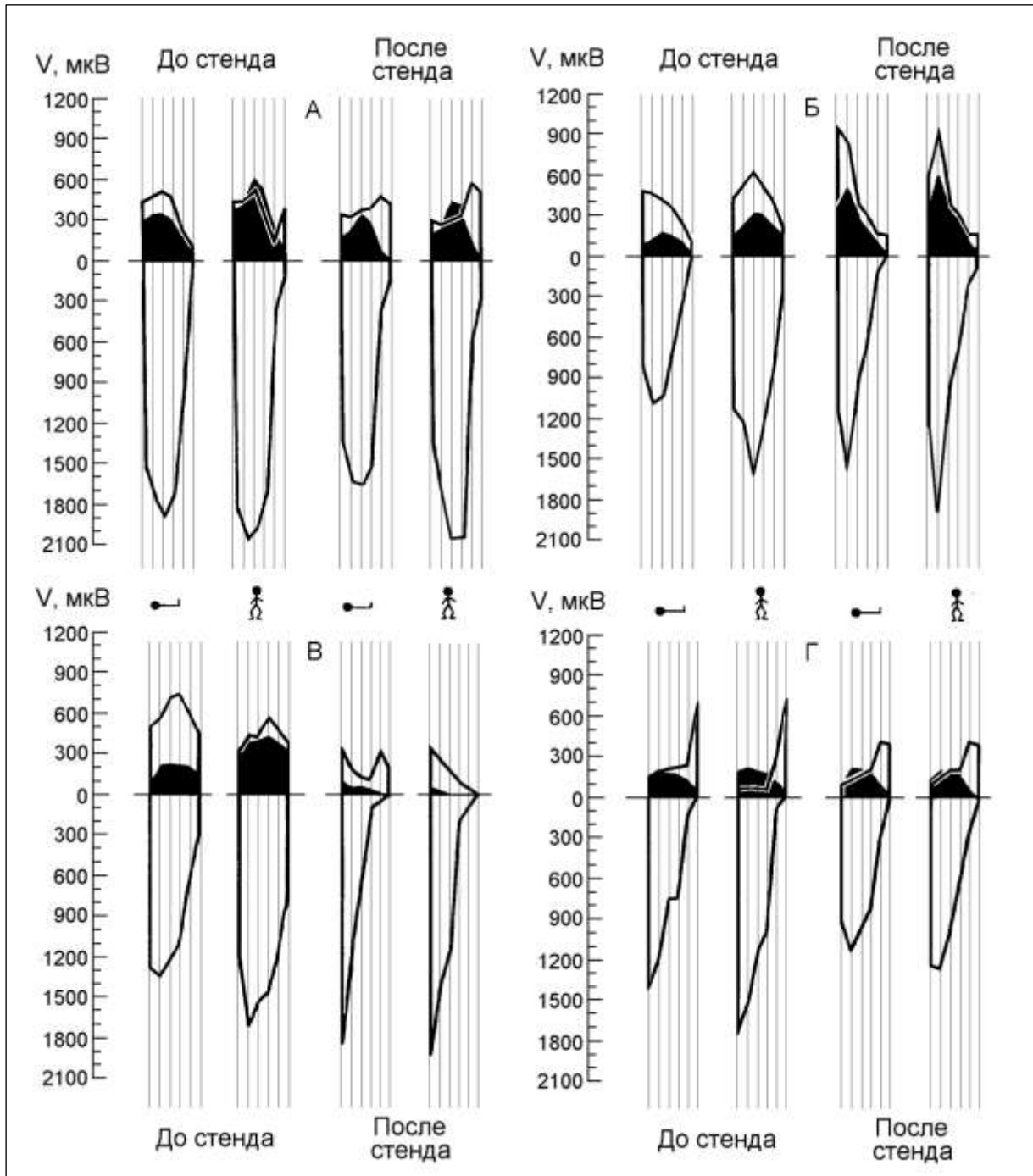


Рис. 9.16. Горизонтальный грудной ЭКГ-профиль у обезьян (А, Б, В и Г) до и после длительного пребывания в моделируемых условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры («лунный стенд»).

ЭКГ-профиль строится по амплитудам (V, мкВ) грудных стандартных отведений ( $V_1, V_2, V_3, V_4, V_5, V_6$ ) – подробнее см. [Белкания, 1982].

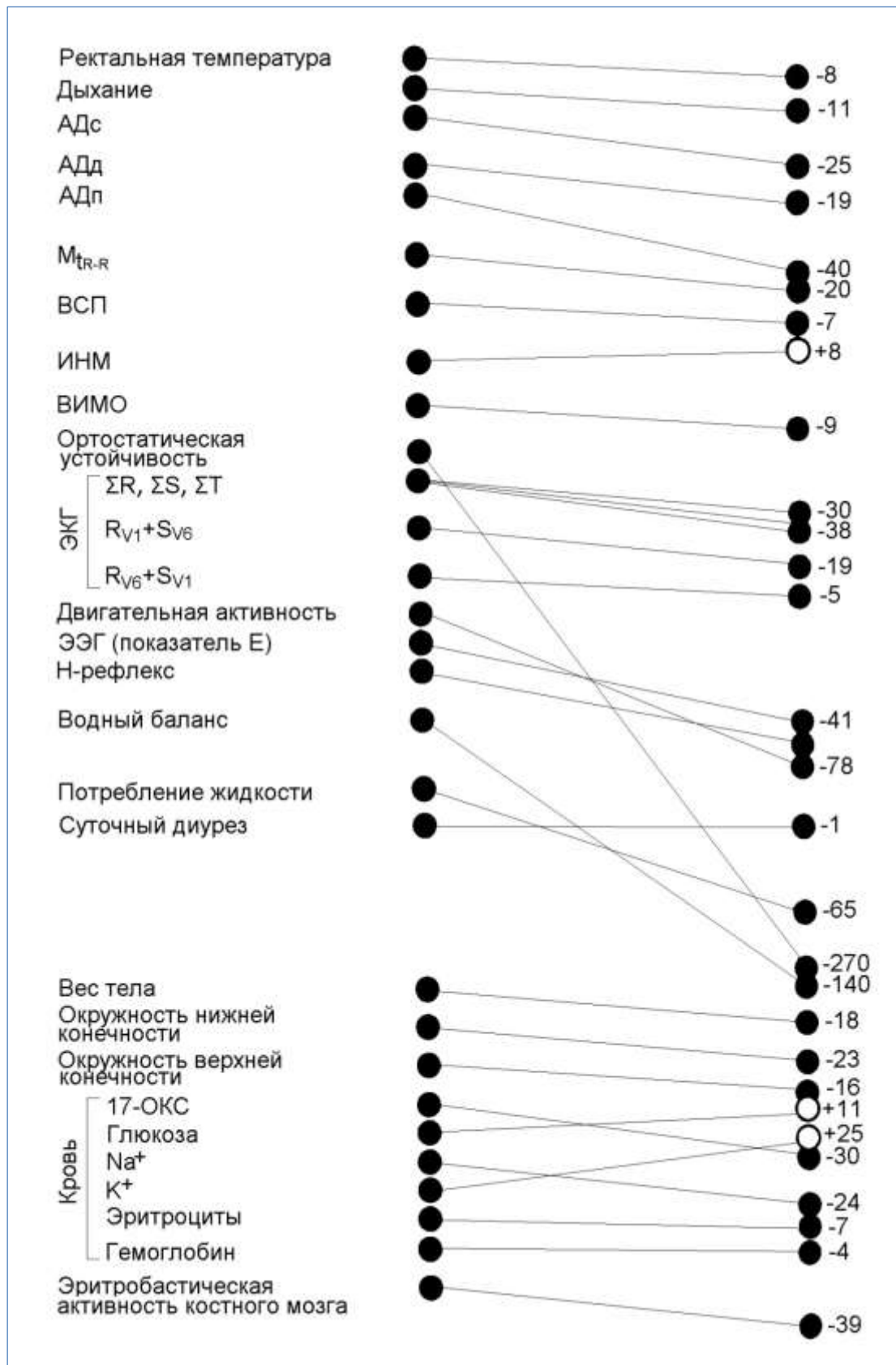


Рис. 9.17. Направленность и относительная (к фону) величина функциональных сдвигов у обезьян (в %) при длительном пребывании их в стендовых условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры («лунный стенд»).

У обезьян в условиях основного стендового эксперимента отмечалось снижение уровня 17-ОКС в плазме крови, по крайней мере, с 20-х суток эксперимента (см. рис. 9.17). Эти данные сопоставимы с наблюдаемым в космическом полете снижением выведения 17-ОКС, что, по-видимому, отражает уменьшение функциональных возможностей коры надпочечников [Балаховский, Наточин, 1973]. Это может быть вызвано как влиянием условий «пониженной гравитационной нагрузки», так и динамикой неспецифической гормональной реакции, сопровождающей адаптационное, включая психоэмоциональное, напряжение животного в экспериментальной обстановке.

Особо следует отметить появление у 6 из 18 подопытных животных рвоты, сопровождавшейся уменьшением общей двигательной активности и некоторым снижением АД. Вначале предполагалось, что в патогенезе рвоты, помимо других факторов, участвуют и вестибуло-вегетативные реакции. Было замечено, что обезьяны при круговых перемещениях по стенду определенным образом ориентируют и стабилизируют голову. При ходьбе и, особенно, при беге, как правило, они совершали минимальные движения головой, поэтому, при ориентировочно-исследовательских реакциях сохранялся лишь глаздвигательный компонент. Создавалось впечатление, что обезьяны фиксируют как бы «щадящее» положение тела и головы.

Однако это предположение было подвергнуто сомнению, когда у всех животных с подобной реакцией было обнаружено паретическое расширение желудка без видимых структурных изменений его стенок. Симптом «вздутия» живота в той или иной степени был выражен у многих обезьян: талия живота сглаживалась, перкуторно над передней брюшной стенкой определялся высокий тимпанит. Однако каких-либо выраженных явлений непроходимости не отмечалось: обезьяны нормально кормились, дефекация у них не нарушалась. Рвота обычно наступала при приеме большого количества пищи, поэтому ее связывали с возможным перекармливанием животных. Все это позволило полагать, что рвота была обусловлена гипотонией гладкой мускулатуры желудка. При этом она могла быть настолько атоничной, а стенка его могла растягиваться до такой степени, что, например, у обезьяны №14373 при вскрытии был обнаружен разрыв стенки переполненного желудка (рис. 9.18). Края разрыва и прилегающие участки стенки были совершенно неизменными, так что нельзя было предполагать, что разрыв произошел в результате травматического прободения или на месте язвы. По-видимому, стендовые условия приводили к снижению тонуса гладкой мускулатуры органов пищеварительного тракта. Как показали контрольные эксперименты, фактор кругового движения животного, по крайней мере, в условиях нормальной опорной нагрузки, не является ведущим в патогенезе рвотного синдрома. Кроме того, полученные данные свидетельствуют о необходимости особого подхода к выработке диеты для животных, находящихся в длительном стендовом эксперименте.

Следует отметить, что у обезьян, хорошо перенесших пребывание на стенде в течение длительного времени, данный симптом не был постоянным и вздутие живота проходило самопроизвольно. Состояние гладкой мускулатуры желудочно-кишечного тракта может служить одним из критериев устойчивости животных к условиям «пониженной гравитационной нагрузки» и отражать состояние механизмов вегетативной регуляции, проявляющейся, в частности, на уровне моторной функции пищеварительных органов. Учитывая, что желудочно-кишечный тракт – тонкий индикатор ряда нервных влияний [Резенков, 1946; Хазен, 1948; Филиппович и др., 1962; Парин и др., 1967], можно полагать, что использование нервно-железистого аппарата пищеварительной системы в качестве индикатора для суждения о реакциях нейровегетативной регуляции в условиях космического полета вполне обосновано и целесообразно.

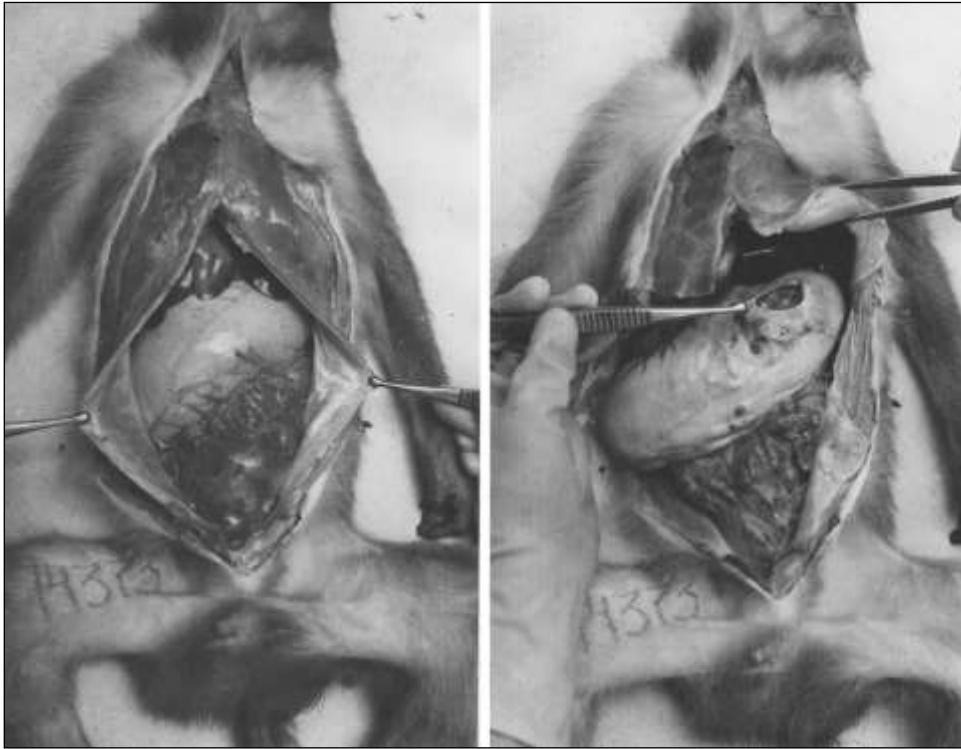


Рис. 9.18. Растяжение с разрывом желудка у обезьяны после длительного пребывания на стенде «пониженной гравитации».

За исключением обезьяны № 12037, у которой при нахождении в течение 15 суток в мочевиной клетке отмечались вздутие живота и рвота, у других животных ни в мочевиной клетке, ни в контрольных экспериментах подобных явлений не было. Наблюдавшиеся случаи острого расширения желудка не являются исключительными в клинике обезьян. Так, описаны соответственно 24 случая [Smith et al., 1969] и 12 случаев [Turner, 1971] острого расширения желудка у макаков. При этом было отмечено как обычное явление, сопутствующее острому расширению желудка, разрывы его стенки по большой кривизне около пилорического отдела. Возможной причиной острой атонии желудка в этих случаях считают постепенный сдвиг бактериальной флоры желудочно-кишечного тракта, обусловленный употреблением в пищу большого количества углеводов. При этом соответственно изменению профиля флоры может продуцироваться токсин, вызывающий атонию, или просто усиливаться газообразование, что, в свою очередь, приводит к расширению желудка.

Не исключая такую возможность, по-видимому, следует учитывать и значение функционального фактора в происхождении атонии гладкой мускулатуры. В пользу этого свидетельствует тот факт, что состояние, достаточно редко (3%) встречающееся в обычных условиях содержания животных, при стендовом эксперименте в виде преходящих симптомов было отмечено у всех животных, и у двух из них завершилось острым расширением желудка. Можно полагать, что в основе отмеченного явления лежит фактор общей функциональной гиподинамии как определяющий синдром «гипогравитации».

После снятия обезьян со стенда у них отмечалась существенная потеря веса (12–30%). Однако следует отметить, что увеличение продолжительности стендового эксперимента более одного месяца не сопровождалось пропорциональным снижением веса. Наибольшие изменения веса тела происходили в первые три недели эксперимента. Снижение веса тела после полета на 2–5% отмечалось практически у всех космонавтов. В опытах на собаках после полета спутника «Космос-110» продолжительностью 22 суток потери массы были еще более существенными (до 30%), а при 9-суточном полете обезьяны на биоспутнике Biosatellite III уменьшение веса ее тела составило 20% [Воробьев и др., 1969, 1970; Johnson, 1971; Median, Racier, 1971; Гуровский и др., 1974]. Таким образом, эффект влияния

невесомости на вес тела человека и животных нашел свое отражение и в исследуемой модели «синдрома гипогравитации».

Обращает на себя внимание прямая зависимость между потерями в весе и уровнем общей двигательной активности. Потери в весе сочетались с выраженным уменьшением объемов конечностей, особенно задних, которые в обычных условиях несут наибольшую опорную нагрузку. Так, объем передних конечностей (по окружности плеча) уменьшался в разных экспериментах на 15–27%, тогда как объем бедер снижался на 24–35%. Более выраженное уменьшение объемов конечностей по сравнению с общей потерей веса отражало и атрофию мышечной массы, о чем свидетельствовали изменения в неврологическом статусе.



Рис. 9.19. Ослабление опорных реакций у обезьян при реадaptации к обычным условиям опорной нагрузки после длительного пребывания на стенде «пониженной гравитации».

После снятия со стенда обезьяны лежали пластом, с трудом приподнимая свое туловище на полусогнутых конечностях (рис. 9.19). Они не оказывали сопротивления пассивным сгибаниям в суставах, хватательные рефлексы были ослаблены, сухожильные – несколько повышены. При выпуске обезьян в жилую клетку отмечались выраженные изменения в их локомоции и позной статике. Обращало на себя внимание сохранение сгибательной установки конечностей, заметное и при передвижении обезьян по полу. В первые часы поза была неустойчивой, обезьяны пошатывались. Во время ходьбы опорные конечности находились в полусогнутом состоянии, одновременно отмечалось значительное прогибание позвоночной дуги. Отсутствовали прыжковые элементы, характерные для локомоции обезьян. При передвижении по стенкам клетки были заметны трудности в дотягивании до прутьев, движения обезьян были замедлены, неуверены, они часто промахивались или срывались с прутьев.

Резкое снижение опорных реакций было особенно заметно при спрыгивании или, вернее срыве обезьян с потолка клетки. Животные «шлепались» на пол, ударяясь не только нижней поверхностью тела, но и головой, не удерживая ее. Следует заметить, что в отличие от обычной опорной прыжковой реакции после стенда в момент свободного падения конечности обезьян оставались согнутыми и приведенными к туловищу.

Отмеченные статические и локомоторные расстройства в послестеновом периоде сохранялись довольно долго, но степень выраженности их постепенно уменьшалась. Наиболее длительно сохранялись расстройства опорной прыжковой реакции. После 11-суточного эксперимента период последствий статических расстройств равнялся 4 суткам, после 20-26 сточного – 8-10 суток, а после 60-суточного затягивался до 2 недель. Наиболее длительно сохранялись расстройства опорной прыжковой реакции. В опытах с кратковременным пребыванием животных на стенде «пониженной гравитации» особых статокинетических расстройств в послестеновом периоде не обнаруживалось.

При исследовании ответа камбаловидной мышцы на электрическое раздражение большеберцового нерва (Н-рефлекс) отмечалось значительные его изменения по сравнению с исходным состоянием (до стенда). При регистрации электрического ответа камбаловидной мышцы при моносинаптическом тестировании. величина сигнала была усилена, чтобы более четко представить волну Н-ответа. Обращает внимание растянутость волны электрического потенциала и медленное ее затухание. Изменения характеристик Н-рефлекса согласуется с описанными сдвигами в неврологическом статусе и свидетельствует о снижении функционального состояния нервно-мышечной системы.

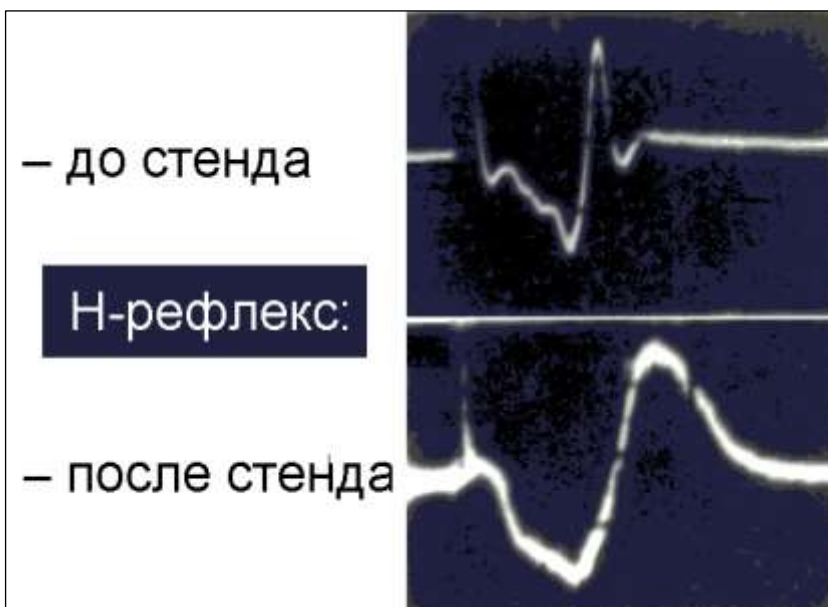


Рис.9.20. Моносинаптическое тестирование (Н-рефлекс) у обезьяны в фоновом периоде (до стенда) и после длительного пребывания в моделируемых условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры («лунный стенд»). Подробнее о методике тестирования см. [Белкания, 1982].

Исследования морфологических и обменных сдвигов у обезьян при пребывании их на стенде показали, что в основе снижения функционального состояния нервно-мышечной системы лежат выраженные структурные и метаболические нарушения [Португалов и др., 1973]. Изменения метаболизма проявлялись в уменьшении или полном исчезновении гликогена – субстрата энергетического обмена белых мышечных волокон, а также в снижении запаса липидов – субстрата энергетического обмена красных волокон. Снижение активности гликолитических и окислительных ферментов свидетельствует о глубоких нарушениях метаболизма углеводов, белков и липидов в скелетных мышцах. Снижение, частичное или полное исчезновение активности миофибриллярной АТФазы в отдельных, участках мышц отражает нарушение энергетики мышечной ткани. Важно подчеркнуть, что эти изменения наиболее выражены в камбаловидной и диафрагмальной мышцах, которые, как известно, играют большую роль в позно-тонических реакциях организма.

В отличие от описанной картины, контрольные животные за тот же срок пребывания на стенде в обычных условиях позной статики прибавляли в весе на 6–9%, физическое состояние их было хорошим, каких-либо изменений в неврологическом статусе и состоянии мышечной системы не обнаруживалось.

На ЭЭГ при длительном (20–26 суток) пребывании в стендовых условиях отмечались резкое снижение амплитуды колебаний потенциалов во всех регистрируемых отведениях, доминирование медленных низкоамплитудных волн и подавление высокочастотной ритмики. Вариационные электрограммы [Белкания, 1976] в отведениях от различных структур головного мозга показывали совершенно четкое ослабление мощности биоэлектрического фона, которое отражало снижение общего функционального состояния центральных нервных структур [Белкания, 1982] и вполне соответствовало общим проявлениям «синдрома гипогравитации» по остальным системам организма (рис. 9.21, 9.22).

Рис. 9.21. Вариационные электрограммы (поверхностные отведения от коры больших полушарий) у обезьян до и после длительного (15 суток) пребывания на стенде «пониженной гравитации».

Обозначение кожных отведений ЭЭГ: 1 – лоб-лоб, 2 – темя-темя, 3 – затылок-затылок, 4 – лоб-темя слева, 5 – лоб-темя справа, 6 – лоб-темя справа, 7 – темя-затылок справа, 8 – лоб-затылок слева.

Белый профиль, ограниченный черной кривой – число пересечений (n) амплитудных уровней электрограммы (фоновый период перед стендом); наружный край серого профиля – после пребывания на стенда.

Принцип построения вариационной электрограммы: 15-20-секундный фрагмент записи ЭЭГ пересекается параллельными амплитудными уровнями с шагом в 5 мкВ в направлении положительных и отрицательных колебаний потенциалов относительно изоэлектрического уровня, условно принятого за нулевой (0). Подсчитывается число пересечений электрограммой каждого из амплитудных уровней (n) и строится их распределение (см. на рисунке). Основные характеристики вариационной электрограммы: амплитудная –  $M_0$  и частотная –  $\Delta x$  (показаны на рисунке в позиции 6), интегральные показатели –  $\sigma$ ,  $M_0/\Delta x$ ,  $k=M_0 \cdot 100/\Sigma n_i$ ,  $E=M_0 \cdot \Sigma n_i/\Delta x$  [подробнее см. Белкания, 1976, 1982].

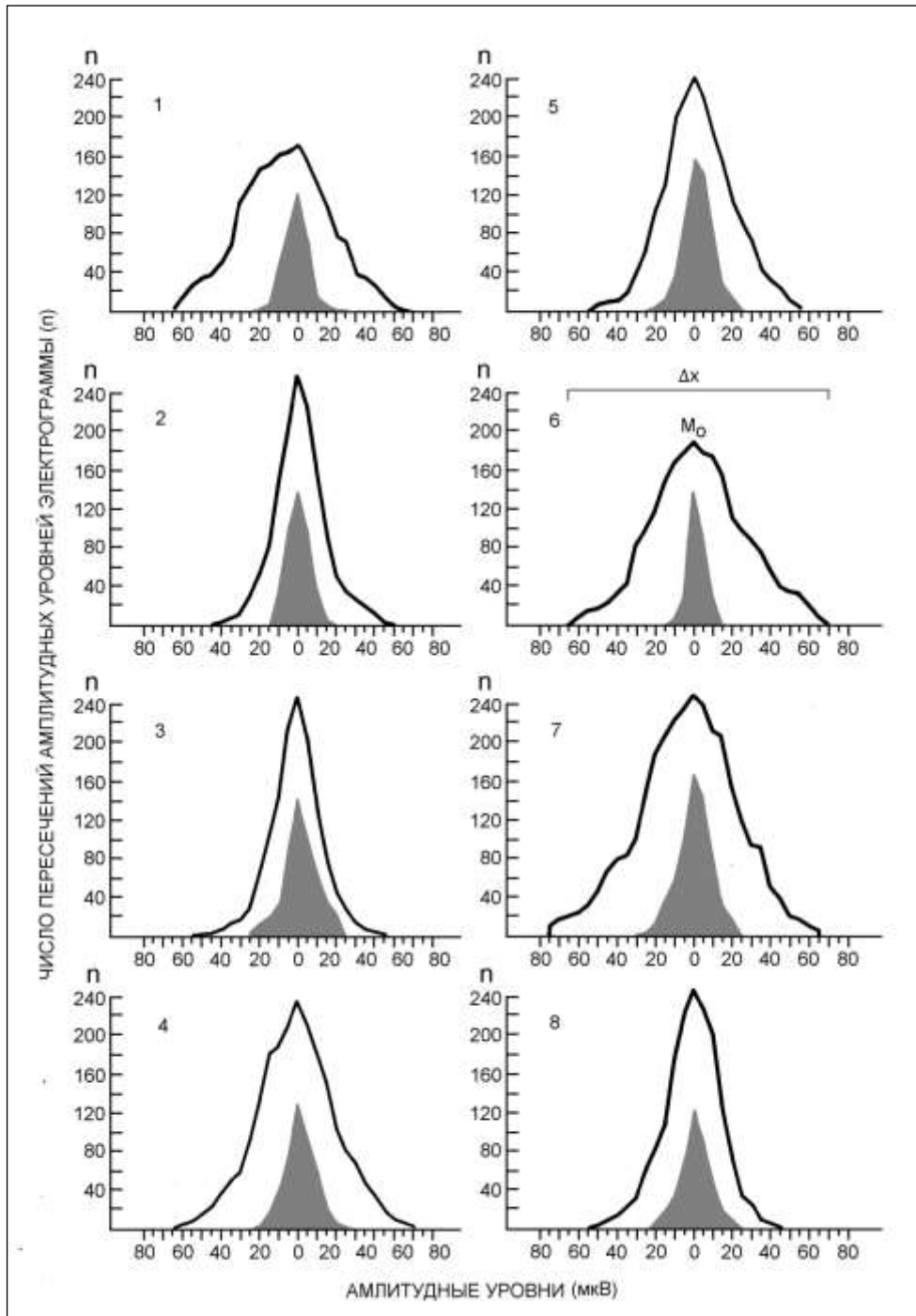
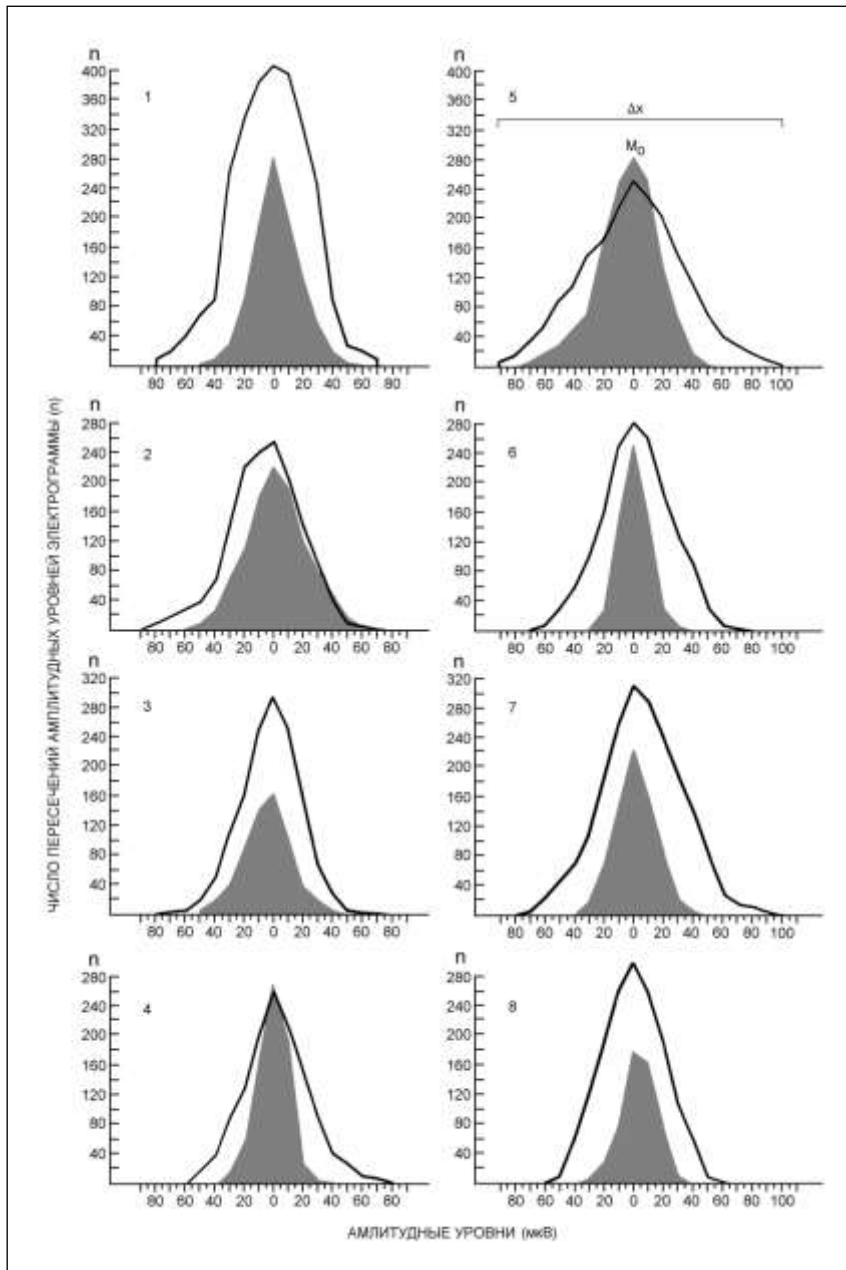


Рис. 9.22. Вариационные электрограммы у обезьян до и после длительного пребывания (26 суток) на стенде «пониженной гравитации».

Обозначение отведений ЭЭГ с имплантированных в мозг электродов: 1 – кора больших полушарий (поле 4), 2 – задний гипоталамус, 3 – заднее вентро-латеральное ядро таламуса, 4 – флоккулюс, 5 – задние отделы червя мозжечка, 6 – передняя доля мозжечка, 7 – зубчатое ядро, 8 – фастигиальное ядро.

Белый профиль, ограниченный черной кривой – число пересечений ( $n$ ) амплитудных уровней электрограммы (фоновый период перед стендом); наружный край серого профиля – после пребывания на стенда.





В этой связи следует упомянуть данные электрофизиологических исследований при проведении первого [Сисакян, Яздовский (ред), 1962] и второго [Сисакян (ред), 1963] групповых космических полетов. Отвлекаясь от индивидуальных особенностей ЭЭГ у обследованных космонавтов, важно отметить, что после полета для всех них было также характерно снижение уровня биоэлектрической активности коры головного мозга, обнаруживаемое как в покое, так и при функциональных пробах. В экспериментах на животных (крысах, кроликах, кошках и обезьянах) при кратковременной невесомости было показано снижение частоты и возрастание амплитуды биопотенциалов в отведениях от коры головного мозга. Изменения электрической активности подкорковых центров были менее выражены [Клочков, 1963; Гранпьер, 1968; Китаев-Смык, 1974]. При более длительном (до 9 суток) пребывании обезьяны в невесомости [Biosatellite-3] также отмечено уменьшение биоэлектрической активности коры головного мозга и в меньшей степени амигдаллярного комплекса. При этом изменения ЭЭГ становились более выраженными к концу полета, на 8- и 9-е сутки [Hartley, Adey, 1971; Walter et al., 1971]. Конечно, все эти данные могут быть лишь условно сопоставлены с результатами эксперимента на стенде «пониженной

гравитации». Для понимания изменений функционального состояния ЦНС необходимы дальнейшие исследования как в наземных модельных экспериментах, так и особенно в космических полетах при длительном влиянии невесомости. И все же полученные нами данные, а также литературные сведения о влиянии длительной гиподинамии [Агаджанян и др., 1965; Ефименко, 1969] позволяют полагать, что наблюдаемые электроэнцефалографические изменения отражают снижение функциональной активности ЦНС и установление нового уровня нервной регуляции физиологических функций организма.

При выпуске обезьян в клетку отмечались выраженные изменения в их локомоции и статике. Первое, на что было обращено внимание, - это сохранение сгибательной установки конечностей, заметное при передвижении обезьян по полу. В первые часы поза была неустойчивой, обезьяны пошатывались. При ходьбе опорные конечности находились в полусогнутом состоянии, одновременно отмечался значительный прогиб позвоночной дуги. Совершенно отсутствовали прыжковые элементы, характерные для локомоции обезьян. При передвижении по стенкам клетки заметны были трудности при дотягивании до прутьев, движения обезьян были замедлены, неуверенными, часто конечности промахивались или срывались с прутьев.

Резкое снижение опорных реакций особенно проявлялось при спрыгивании, вернее срыве обезьян с потолка. При этом животные «шлепались» на пол клетки всей нижней поверхностью своего тела, ударяясь головой об пол, не удерживая ее. Следует отметить, что, в отличие от обычного падения конечности оставались согнутыми и приведенными к туловищу.

Отмеченные статические и локомоторные расстройства в послестеновом периоде сохранялись длительное время. После 11-суточного эксперимента период последствий статических расстройств составил 4 суток, а после 20–26- и 60-суточного – 8–10 суток. Наиболее долго сохранялись расстройства опорной прыжковой реакции. В опытах с кратковременным пребыванием животных на стенде особых статокинетических расстройств в последствии не обнаруживалось.

В послестеновом периоде у обезьян в первые же сутки ректальная температура (см. рис. 9.9) возвращалась к исходному уровню, оставаясь, однако, несколько ниже его на протяжении периода статокинетических расстройств. Это, по-видимому, было связано с произвольным ограничением животным общей двигательной активности. В дальнейшем у некоторых обезьян температура заметно повышалась по сравнению с исходным уровнем, что может косвенно свидетельствовать о возможном увеличении энергозатрат в процессе реадaptации к обычному гравитационному окружению.

Со стороны сердечно-сосудистой системы отмечалась большая лабильность уровня АД. У обезьяны № 10508 наблюдалось постепенное развитие гипертонического состояния, которое сохранялось на протяжении нескольких месяцев после снятия ее со стенда. Это сочеталось с прогрессивным снижением ортостатической устойчивости (см. ниже). Аналогично изменялся общий уровень АД и у обезьяны № 9911 (20 суток стендового опыта). У остальных животных (с меньшей продолжительностью пребывания в стендовых условиях) АД быстро восстанавливалось до исходного уровня.

В период неустойчивой сердечно-сосудистой регуляции по вариационным пульсометрическим показателям отмечалось относительное ослабление симпатических регуляторных влияний на кардиальную функцию. Причем, настолько выраженное, что не перекрывалось неспецифической психоэмоциональной реакцией на фиксацию на поворотном столе. Так, из рисунка 9.23 видно, что при фиксации обезьян вариационные пульсограммы в послестеновом периоде по сравнению с предстендовым выражено смещены вправо в сторону больших длительностей интервала R–R, полимерны и соответственно характеризуются большими значениями показателей разброса.

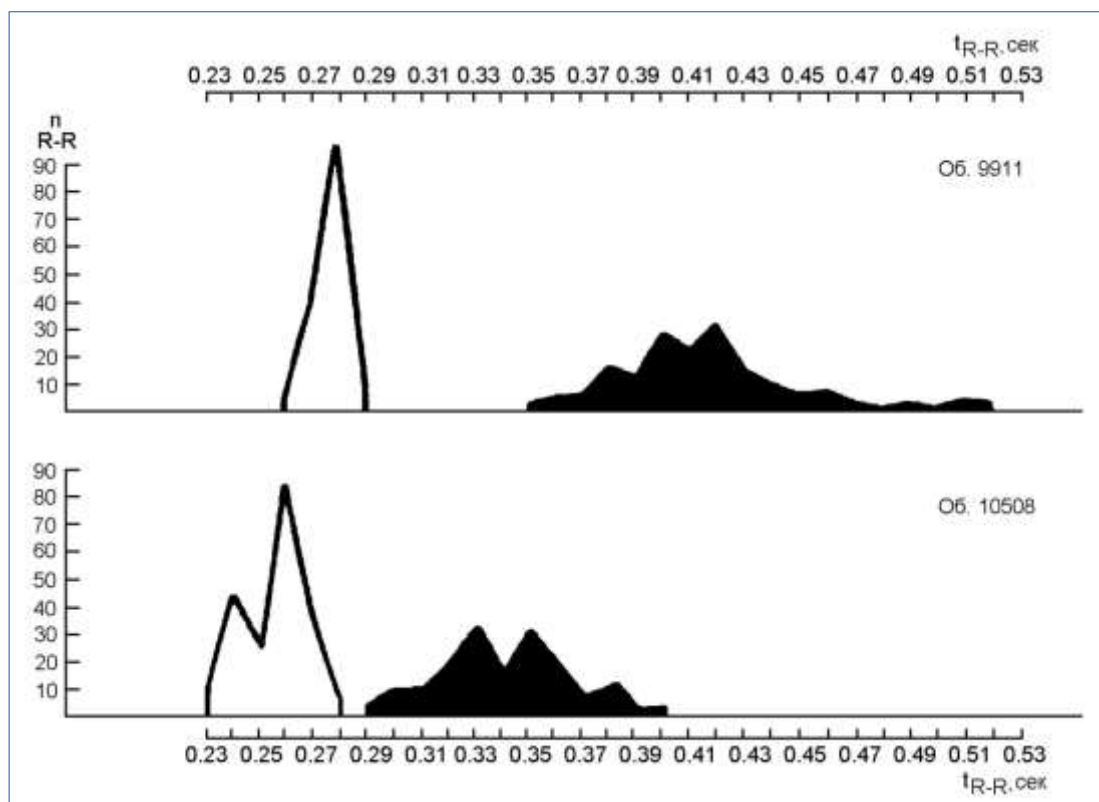
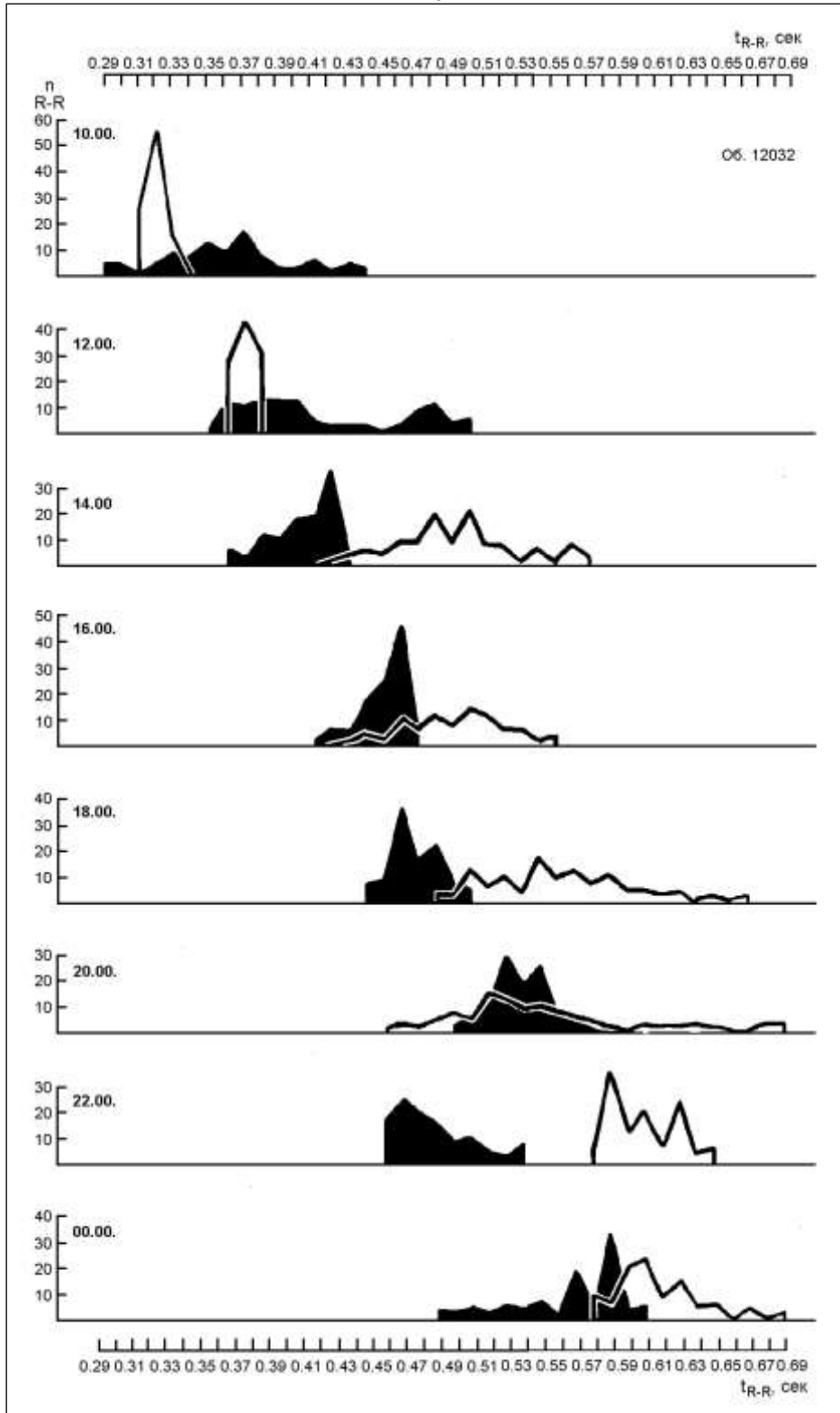


Рис. 9.23. Вариационные пульсограммы у обезьяны до (белый профиль, очерченный черной кривой) и после (зачерненный профиль) длительного пребывания в моделируемых условиях пониженной гравитационной нагрузки («лунный стенд»).

Несмотря на то, что с 10 до 12 часов дня сердечная деятельность обезьян характеризуется максимальной активностью, вариационные пульсограммы уширены, полимерны и сдвинуты вправо по сравнению с таковыми в исходном состоянии. Интересно, что в отличие от предстендового периода в интервале 14.00—00.00 ч частотная характеристика сердечного ритма при телеметрической регистрации [Belkanija, Tatojan, 1976a] была более высокой и относительно более стабилизированной. Эту особенность можно связать с тем, что животное обследовалось при наличии еще не компенсированных статокINETических расстройств и обычные условия опорной нагрузки, по-видимому, воспринимались им как нагрузочный фактор. В период неустойчивой регуляции сердечно-сосудистой функции относительно низким было и содержание 17-ОКС в плазме крови.

Рис. 9.24. Суточная динамика сердечного ритма (по вариационным пульсограммам) у обезьяны до (белый профиль, очерченный черной кривой) и после (зачерненный профиль) длительного пребывания в моделируемых условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры («лунный стенд»).



Существенные изменения претерпевал в послестеновом периоде и водно-солевой обмен. В первую неделю антидиуретическая реакция, несмотря на положительный баланс, оставалась ослабленной на фоне некоторого увеличения потребления жидкости (см. рис. 9.12). Это сочеталось с резким увеличением содержания в крови натрия – до 232,6 мэкв/л (при исходном уровне 163 мэкв/л), что также может являться причиной описанных выше изменений сердечно-сосудистой функции. На третьей неделе потребление жидкости возросло, соответственно увеличился также и положительный водный баланс. Данное состояние сохранялось и к концу месяца послестенового периода. Через 2 месяца ко-

личество потребляемой жидкости уменьшилось, но мочеотделение по-прежнему было увеличенным, а содержание электролитов в плазме постепенно выравнивалось.

Следует отметить также постоянно выраженную умеренную гипергликемическую реакцию (128—136 мг%) во время 26-суточного стендового периода и сохранение этой реакции у обезьяны № 10508 на протяжении двух месяцев послестенового периода. Интересно, что содержание глюкозы в крови в первые сутки стендового периода не изменялось. У обезьяны № 12032 изменения содержания глюкозы в крови были менее выраженными.

### 9.3. Система крови в симптомокомплексе вегетативных расстройств

Интерес к гематологической характеристике влияния на обезьян условий пониженной гравитационной нагрузки определялся, во-первых, известным значением гемопозитического обеспечения организменной адаптации к планетной гравитации [Коржуев, 1964-1976]; во-вторых, четким совмещением динамики развития системы крови с онтогенетическими этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека (см. в Очерке 4) и, в третьих, с достаточно четкими изменениями состава периферической крови у космонавтов в реальной невесомости при космическом полете.

Возможность модельного воспроизведения гравитационных эффектов по системе кроветворения в диапазоне от максимального проявления влияния земной гравитации в процессе онтогенетического формирования прямохождения и до условий «пониженной гравитационной нагрузки» на стенде с наклонным вывешиванием дает возможность проведения более детального клинического и экспериментального анализа уменьшения эритроцитарной массы, снижения резистентности эритроцитов, уменьшения содержания гемоглобина и тромбоцитов в крови, нейтрофильного лейкоцитоза и лимфопении, наблюдаемых в полете [Fischer et al., 1967; Berry, Catterson, 1967; Berry, 1969; Легеньков и др., 1973; Гуровский и др., 1975].

Имеющиеся и полученные нами данные по обоим направлениям моделирования демонстрируют включение системы кроветворения в реализацию антигравитационной функции организма соответственно уровню позно-локомоторной адаптации к земной гравитации. В предыдущем разделе была дана общая характеристика физиологических эффектов на стенде «пониженной гравитации». Было показано, что наряду с выраженными статокинетическими нарушениями и изменениями в мышечной системе развились и определенные вегетативные сдвиги, в том числе и по системе крови.

Реакция системы крови в первые сутки пребывания обезьян в условиях пониженной гравитационной нагрузки определяется психоэмоциональным напряжением животного при «входе» в экспериментальную обстановку. При этом в первые часы отмечалось повышенное и беспорядочное двигательное возбуждение животного, которому приходилось приспособливаться к необычным условиям локомоции. Соответственно повышались частота сердечных сокращений и дыхания, систолическое и диастолическое давление. При этом часовая динамика гематологических показателей вполне сопоставима с другими вегетативными сдвигами. Несмотря на ожидаемое сгущение, красная кровь у обезьян существенно не изменялась, гематокрит и гемоглобин незначительно колебались около исходного уровня, несколько увеличивалось лишь содержание эритроцитов в периферической крови. Общее содержание лейкоцитов через 2–4 часа увеличивалось, отмечалась абсолютная и относительная нейтрофилия, лимфо- и эозинопения. Полного исчезновения эозинофилов из периферической крови не наблюдалось. При этом, первичные реакции системы крови в основном эксперименте в стендовых условиях наклонного вывешивания обезьян и в контрольных условиях с обычной позной статикой в основном были сходными, что отражает близкие уровни психоэмоционального возбуждения животных.

У большинства обезьян без первичного лейкоцитоза лейкоцитарная реакция па протяжении стендового периода протекала в две фазы (рис. 9.25). Первая фаза длилась 4—10

суток и характеризовалась лейкопенией с нейтрофильным сдвигом, абсолютной и относительной лимфопенией. В этой же фазе уменьшалось содержание в крови гемоглобина, эритроцитов и ретикулоцитов, сохранялась эозинопения, гематокрит уменьшался. У двух обезьян уменьшалось и содержание в крови тромбоцитов. Такая динамика в определенной мере может свидетельствовать о функциональном подавлении гемопоэза. Этот вывод вполне правомочен, если учесть, что именно в этот период физиологические системы перестраиваются на более низкий уровень функционирования. Такая перестройка отражалась в максимальном урежении сердечного ритма и дыхания, снижении АД, выраженном понижении ректальной температуры, установлении определенного жидкостного баланса. Данные признаки косвенно свидетельствуют о переходе различных систем организма на более низкий энергетический уровень функционирования.

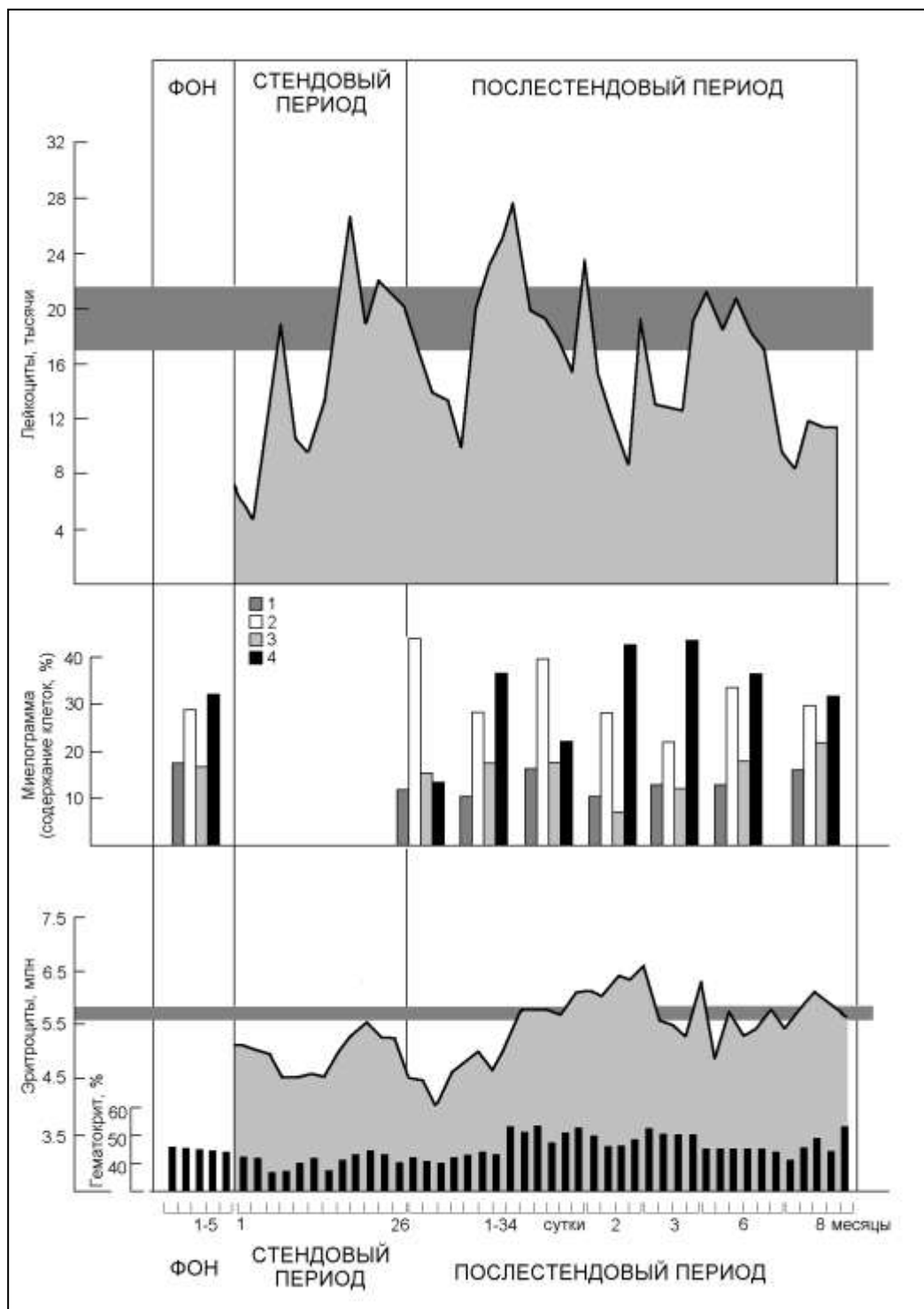


Рис. 9.25. Динамика показателей системы крови у обезьяны №10508 при 26-суточном пребывании на стенде «пониженной гравитации» и в послестеновом периоде.

Вверху – профиль общего числа лейкоцитов в периферической крови, затемненное горизонтальное поле – пределы индивидуальных колебаний в фоновом периоде. В центре – содержание молодых клеток белого ряда (1), зрелых нейтрофилов (2), лимфоцитов (3) и клеток красного ряда (4) в костном мозге. Внизу – профиль числа эритроцитов (затемненное горизонтальное поле – пределы индивидуальных колебаний в фоновом периоде), столбики – гематокрит.

У части обезьян такая гематологическая фаза не выявлялась, хотя частота сердечного ритма и дыхания, ректальная температура и АД, как у остальных животных, устанавливались на более низком уровне. Более того, у некоторых из них, наоборот, отмечался нейтрофильный лейкоцитоз, который оказался максимальным накануне гибели животного.

В дальнейшем у большинства животных в стендовых условиях после относительной лейкопении в первой фазе наблюдался умеренный нейтрофильный лейкоцитоз с повышением СОЭ (вторая фаза). В периферической крови появлялись, правда, в небольшом количестве, эозинофилы, увеличивалось абсолютное число лимфоцитов, несмотря на остающийся ниже исходного относительный показатель. В этой фазе вообще увеличивалось абсолютное содержание лейкоцитов как по сравнению с первой фазой, так и с исходным периодом. Вторая фаза, правда, не всегда так четко выражена. Так, в 60-суточном эксперименте после первой лейкопенической фазы, пик которой приходился на 8–11-е сутки, у обезьяны отмечалось некоторое увеличение числа лейкоцитов, однако общий их уровень оставался ниже исходного. Такой характер лейкоцитарной реакции сопровождался и сохранением на протяжении всего 60-суточного стендового периода сниженного содержания в крови эритроцитов и гемоглобина (рис. 9.26).

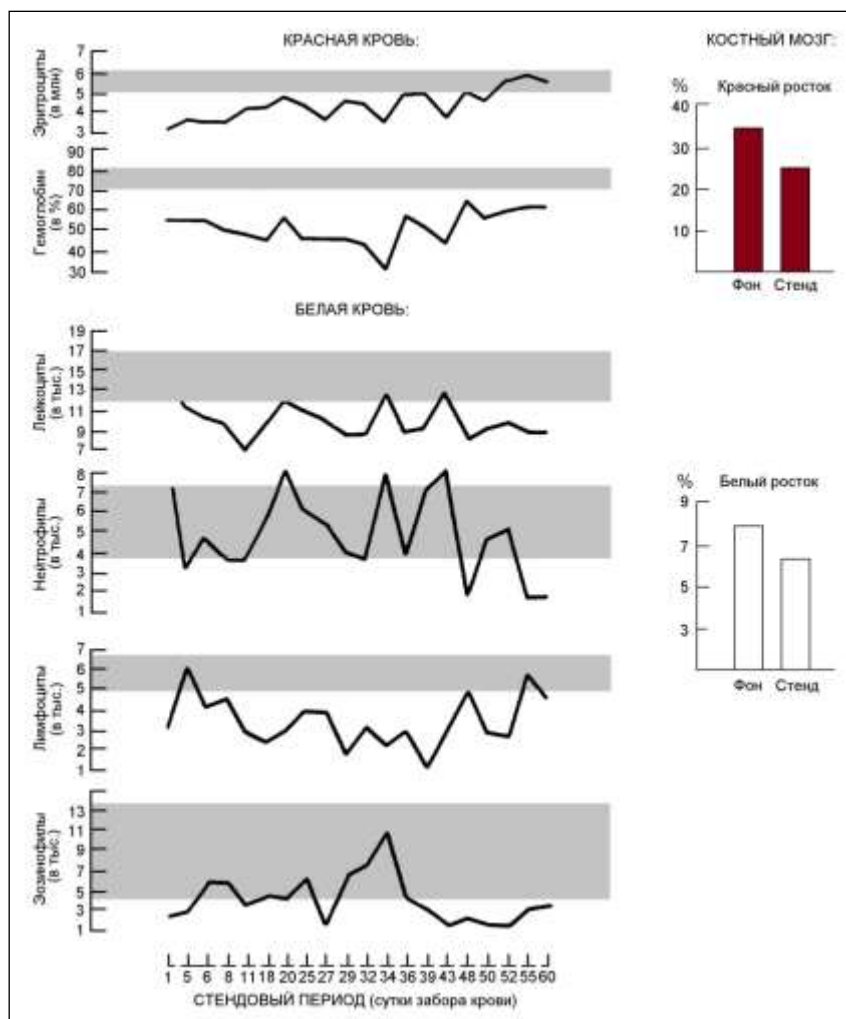


Рис. 9.26. Динамика изменения морфологического состава периферической крови и костного мозга у обезьяны при 60-суточном пребывании на стенде «пониженной гравитации».

Слева показатели периферической крови: горизонтальный серый прямоугольный профиль – абсолютные пределы фоновых величин показателей периферической крови перед стендом (данные 5-разовых анализов крови на протяжении 10 дней).

Справа изменения общего количества эритробластических элементов (красный росток) и клеток белой крови (белый росток) в костном мозге до стенда (Фон) и через 60 суток стендового периода.

Можно полагать, что гематологические сдвиги во второй фазе отражают фактическую реакцию системы крови на развивающееся напряжение гомеостаза в организме обезьяны. Причин для этого напряжения вполне достаточно. Одна из них – несоответствие между уровнем общей двигательной активности, которая в начальный стендовый период остается достаточно высокой, и степенью статистического напряжения (опорной реакции), обеспечивающего определенный функциональный уровень фоновой активности. Как известно, мышечная деятельность сопровождается лейкоцитозом. У обезьян при длительном пребывании на стенде уровень общей двигательной активности постепенно уменьшался. Именно в первом периоде и отмечалась лейкопеническая реакция, тогда как во второй гематологической фазе, соответственно подавлению двигательной активности, нарастал лейкоцитоз.

Если дополнительно учесть, что в первой фазе уменьшалось содержание гемоглобина, эритроцитов и ретикулоцитов в крови, то можно полагать, что снижение уровня опорной нагрузки приводит к некоторой гипофункции системы гемопоза как по белому, так и красному ростку. Сопоставляя эти гематологические сдвиги с таковыми у контрольных животных, несмотря на некоторое сходство реакций в первые часы–сутки, следует отметить значительно меньшую гипофункцию системы кроветворения или отсутствие ее при сохранении обычного уровня опорной реакции.

Во второй гематологической фазе у опытных обезьян, помимо нейтрофильного лейкоцитоза, отмечалась кажущаяся активация эритропоза. В периферической крови к концу пребывания обезьян, на стенде (не менее 14 суток) число эритроцитов и ретикулоцитов несколько увеличивалось, однако параллельно повышался и показатель гематокрита. Вероятнее всего, эти изменения вызваны уменьшением объема плазмы, а не истинной активацией эритропоза. В пользу этого довода свидетельствует тот факт, что во всех экспериментах, продолжавшихся не менее 14 суток, отмечалось снижение общего числа эритробластических элементов в костном мозге. Если в предстендовом период относительная доля клеток красного ряда составляла 22–53%, то после стенда – 13–24%. В среднем содержание эритробластических элементов в костном мозге уменьшалось на 39% (см. рис. 9.25 и 9.26).

По-видимому, гипофункциональный уровень костного кроветворения устанавливался на протяжении 2–4 недель, не прогрессируя в дальнейшем. Об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что у обезьян к концу 60-суточного эксперимента общее число эритробластических элементов в пунктате костного мозга снизилось на 9,5%, что значительно меньше, чем в 14- и 20–26-суточных экспериментах. При торможении эритропоза в костном мозге возникает асинхрония между синтезом гемоглобина и потерей ядра эритробластическими элементами [Кассирский, Алексеев, 1962; Hollan, 1962, 1963]. Это сопровождается появлением или увеличением содержания в периферической крови пойкилоцитов, анизоцитов и полихроматофильных эритроцитов (рис. 9.27). Кроме того, усиливается гипохромия эритроцитов в периферической крови.



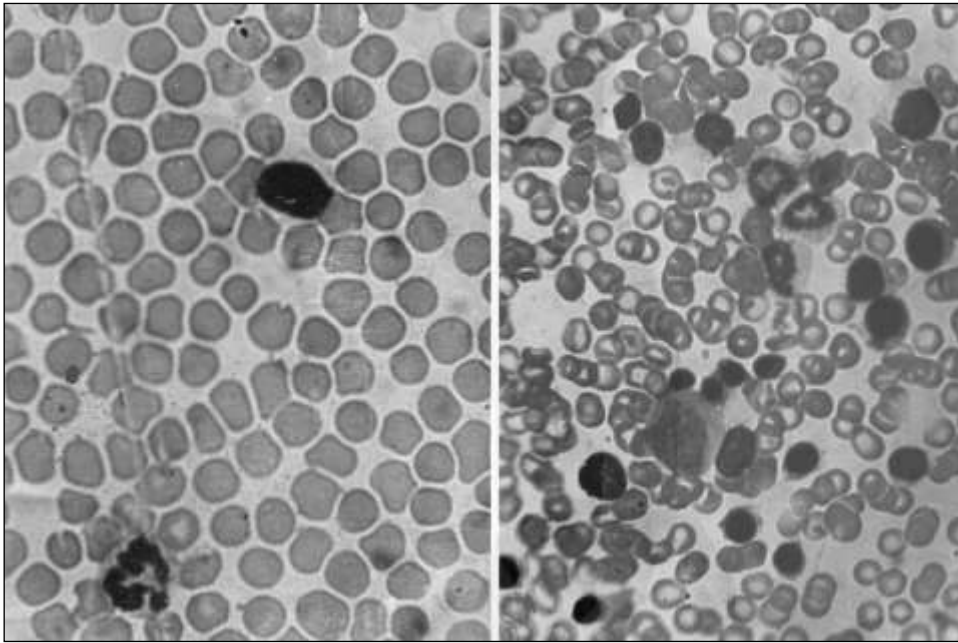


Рис. 9.27. Микрофотограмма мазков периферической крови обезьяны до (слева) и после (справа) 20-суточного пребывания на стенде «пониженной гравитации».

Анализ имеющейся литературы [Черниговский и др., 1967; Рябов, 1971] показывает, что определенная интенсивность новообразования эритроцитов обеспечивается нормальным тонусом на всех уровнях нервной системы, опосредующей свое влияние на эритропоэз через нервно-гуморальный регуляторный комплекс. Большое значение в формировании нормального тонуса нервно-эндокринного функционального комплекса, а через него и эритропоэза, по-видимому, принадлежит опорной реакции и элементов в костном мозге.

В стендовых условиях оба этих фактора оказываются дефектными: опорная нагрузка – изначально, а общая двигательная активность – вторично, в результате изменения функционального состояния организма. Таким образом, имеются вполне реальные причины гипофункции эритропоэтической системы. Уместно в этой связи сослаться на работы [Коржуев, 1964, 1968, 1971], которые достаточно убедительно аргументируют представление о зависимости костного кроветворения от относительной величины гравитационной нагрузки и уровня двигательной активности животного.

Дополнительным свидетельством тому, что наблюдаемое торможение эритропоэза наступает вследствие пониженной опорной нагрузки, является отсутствие изменений эритробластической активности у животных в контроле. Следует учесть, что у контрольных животных при сохранении обычного уровня опорной реакции, несмотря на всю совокупность обстановочных и психоэмоциональных раздражителей (изоляция, относительная фиксация в костюме и подвесной системе, относительная стереотипность в направлении передвижения, периодическое взятие на руки и контакт с экспериментатором), не наблюдалось и остальных сдвигов, характерных для условий пониженной опорной нагрузки. Так как в контрольных условиях устранялся основной экспериментальный фактор – пониженная гравитационная нагрузка по вектору опоры, то причиной первого порядка, вызвавшей весь симптомокомплекс расстройств на стенде «пониженной гравитации», в частности и снижение эритробластической активности костного мозга, по-видимому, следует считать снижение уровня опорной реакции.

Определенный интерес вызывает уменьшение содержания в крови тромбоцитов. Лишь у одного животного в эксперименте, продолжавшемся менее 7 суток, содержание их увеличилось. В контрольных условиях у всех животных количество тромбоцитов в крови увеличивалось.

Послестеновый период характеризовался выраженной лабильностью состава периферической крови (см. рис. 9.25), что вполне соответствовало неустойчивости вегетативной регуляции других физиологических систем организма (сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной) и сохранению выраженной ортостатической недостаточности кровообращения. В этом отношении следует подчеркнуть высокую информативность гематологических показателей у обезьян, достаточно четко отражающих динамику вегетативных сдвигов как во время нахождения животных на стенде, так и в периоде реадаптации. Пожалуй, основной особенностью гематологических проявлений в периоде последствия явились признаки стимуляции гемопоэза – нарастающее усиление эритробластической активности костного кроветворения, повышение содержания клеток красного ряда в миелограмме, увеличение количества эритроцитов, ретикулоцитов и гемоглобина в крови. Особенно выраженный эритробластоз отмечался после восстановления обычных характеристик опорной реакции и двигательной активности обезьян.

В отношении лейкоцитарной формулы было характерно повышение абсолютного и относительного содержания лимфоцитов и резкое увеличение содержания эозинофилов в крови (от 6,6 до 21,8% у разных животных). Другая особенность – большие колебания количества лимфоцитов и эозинофилов, обусловившие и неустойчивость общего содержания лейкоцитов в крови. В то же время колебания числа нейтрофилов были минимальны. Изменения гематологических показателей в послестеновый период соответствовали неустойчивости вегетативной регуляции и по другим системам организма.

Как показали проведенные исследования, у обезьян основные гематологические сдвиги, развивающиеся на стенде «пониженной гравитации», в определенной мере сопоставимы с таковыми в реальном космическом полете, а также в условиях гипокинезии [Lamb et al., 1964; Johnson et al., 1974; Киселев и др., 1975]. Кроме того, гематологические показатели хорошо коррелируют с другими проявлениями состояния регуляции вегетативных функций и поэтому могут быть дополнительным диагностическим критерием.

В стендовом эксперименте достаточно трудно отдифференцировать влияние психоэмоционального напряжения, однако контрольные опыты, в которых были сохранены все условия стендового эксперимента, кроме пониженной опорной нагрузки, позволяют полагать, что наблюдаемые сдвиги и расстройства обусловлены именно ослаблением опорной реакции. Важно подчеркнуть, что если в после стендовом периоде статокINETические нарушения компенсируются в течение 8–10 дней, то вегетативные сдвиги, включая изменения гемопоэза, сохраняются более длительное время.

Отмеченные изменения системы крови у обезьян наряду с другими физиологическими эффектами «пониженной гравитации» подчеркивают триггерное значение опорной реакции во взаимодействии организма с земной гравитацией. В диапазоне от ослабления этой реакции в условиях наклонного вывешивания обезьян и до нарастающего напряжения познелокомоторной формы адаптации к земной гравитации в процессе онтогенетического формирования прямохождения у человека отмечаются соответствующие уровню гравитационной напряженности системные изменения соматических и вегетативных функций организма.

#### **9.4. Состояние ортостатической регуляции кровообращения**

Как было показано, при длительном пребывании животных в условиях пониженной гравитационной нагрузки по вектору опоры снижается уровень функционального состояния по ряду систем. Кроме того, изменения в мышечной системе и водно-солевого обмена свидетельствуют о качественных изменениях функций этих систем. Помимо этого, у всех обезьян, находившихся на стенде более двух недель, отмечалось выраженное ослабление ортостатической устойчивости, проявившееся в развитии циркуляторных расстройств (рис. 9.28). По данным измерения АД, во всех случаях сосудистая ортостатическая реакция была ослаблена, вплоть до развития в первые минуты пробы у обезьян пре- и коллаптоидного

состояния. Одновременно отмечались и соответствующие изменения в общем статусе животных: обезьяны обвисали на поворотном столе, закатывая глаза, коже лица бледнела. Пре- и коллаптоидному состоянию соответствовало резкое снижение и стойкое АД ( на рис. 9.28 два последних примера).

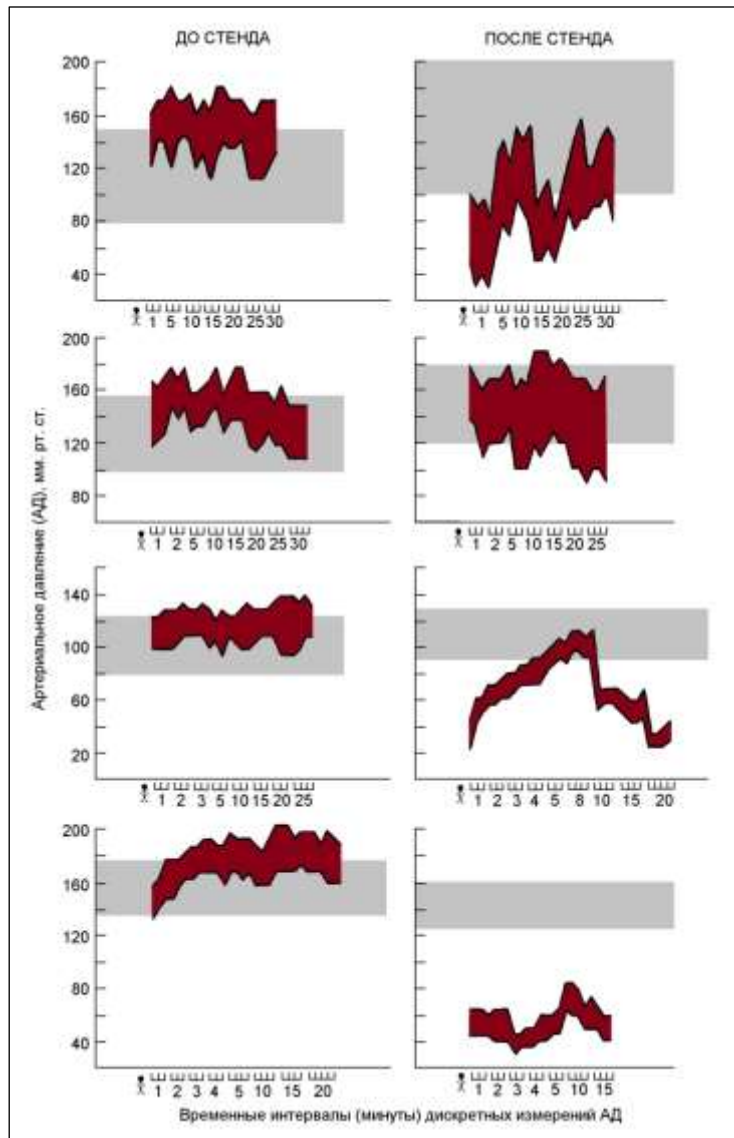


Рис. 9.28. Изменения артериального давления (АД) у обезьян в клиностатике и при ортостатическом воздействии до и после длительного пребывания на стенде пониженной гравитации по вектору опоры («лунный стенд»).

Светло-серый горизонтальный прямоугольник – крайние величины уровня систолического (верхний край) и диастолического (нижний край) АД в исходном состоянии в клиностатике перед пробой, темный профиль – изменения АД при ортостатическом воздействии.

Ось абсцисс – дискретность измерений АД по временным (минуты) интервалам.

Помимо недостаточности сосудистого компонента ортостатической реакции выражено ослабевала и нарушалась динамическая функция сердца (рис. 9.29). Если обычная пульсометрическая реакция, характеризовавшаяся в предстендовый период учащением и стабилизацией сердечного ритма, соответственно смещением вариационной пульсограммы влево и уменьшением показателей разброса, после стенда была невыраженной, а у некоторых животных даже извращалась: вместо учащения сердечного ритма наступало его урежение (обезьяна № 10508). У обезьяны № 9911 отмечалось учащение сердечного ритма и смещение вариационной кривой влево, однако регуляция динамической функции сердца

была крайне нестабилизированной (вариационная пульсограмма уширена, полимерна и характеризуется высокими показателями разброса).

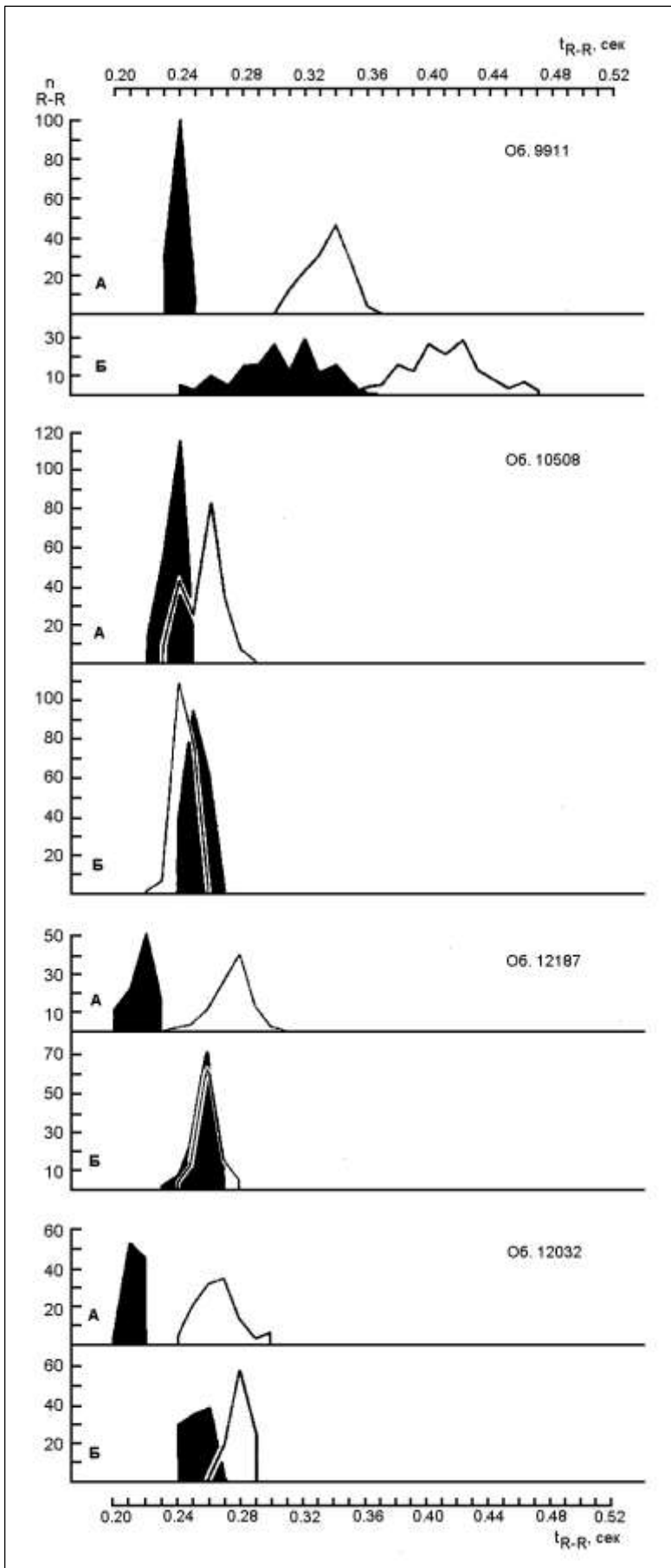


Рис. 9.29. Вариационные пульсограммы обезьян до (А) и после (Б) длительного пребывания на стенде «пониженной гравитации» – в горизонтальном положении (белый профиль) и при ортостатическом воздействии (зачерненный профиль) на поворотном столе.

Недостаточность кардиального компонента компенсации отражается и в хронокардиограмме. При ортостатическом воздействии более выражено, чем в исходном состоянии, укорачивались период изгнания и длительность систолы ( $P < 0,02$ ), одновременно удлинялся период напряжения. Все это отражало недостаточно эффективное поддержание необходимого минутного объема кровообращения. С одной стороны, это было обусловлено недостаточностью сосудистой компенсации, а с другой – гиподинамическим состоянием миокарда. Последнее достаточно четко выявляется и по характеристикам горизонтального ЭКГ-профиля. После снятия обезьян со станда уже исходные показатели ЭКГ-профиля отражали снижение функциональной активности сердца - уменьшение амплитуды зубцов R, S и T как в клиностафике, так и в ортостатике [Белкания, 1982].

О функциональной слабости компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения в ортостатическом положении тела свидетельствует быстрое купирование циркуляторных расстройств сразу после перевода обезьян в горизонтальное положение (рис. 9.30).

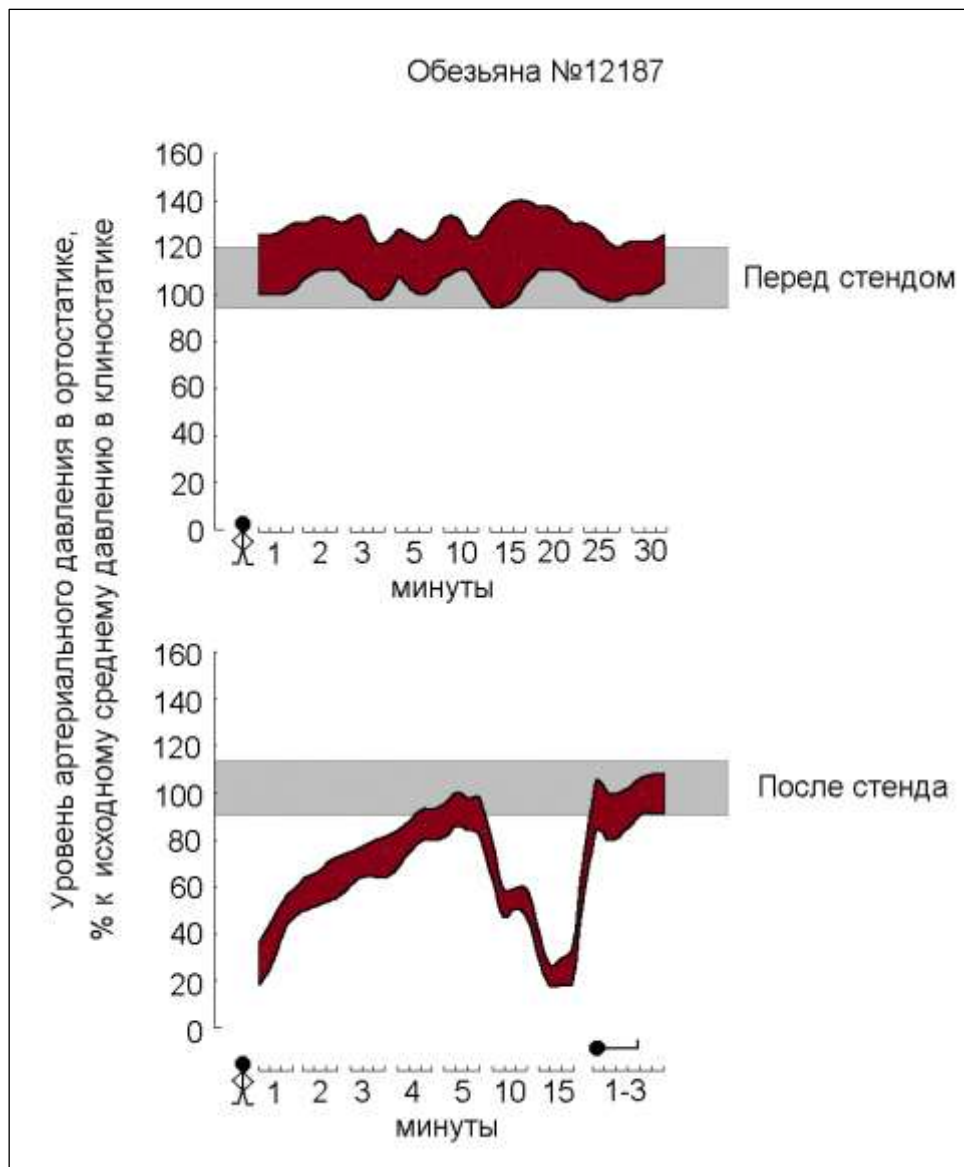


Рис. 9.30. Регуляции артериального давления (АД) при ортостатической пробе у обезьяны №12187 после пребывания на станде «пониженной гравитации».

Уровни систолического и диастолического АД в исходном состоянии в клиностафике перед пробой (светлый горизонтальный прямоугольник) и при ортостатическом воздействии

(темный профиль) даются в % к исходной величине среднего АД перед пробой (ось ординат).

Ось абсцисс – временные интервалы (минуты) дискретных измерений АД. Фигурками обозначены позные условия регистрации АД – в ортостатике и в клиностатике.

Помимо недостаточности ортостатической регуляции на уровне систем обеспечения отмечено и явное нарушение ее на уровне центральных регуляторных механизмов. Снижение возбудимости центральных нервных структур проявилось в отсутствии характерной реакции активации па ЭЭГ, а в некоторых структурах – и в извращении ее на фоне положительной гравитационной нагрузки при ортостазе. После длительного (свыше 15 суток) пребывания на стенде, первичная реакция активации па ЭЭГ при ортостатической нагрузке отсутствовала, быстро появлялись медленные колебания потенциалов. Последние, по-видимому, отражают циркуляторные расстройства, быстро развивающиеся при ортостазе. Интегральный показатель «энергии» биоэлектрического фона Е (Белкания, 1982) отражал абсолютное по сравнению с исходным состоянием и, особенно, относительное по сравнению с горизонтальным положением выраженное ослабление биоэлектрической реакции как на уровне корковых (рис. 9.31, вверху), так и подкорковых и мозжечковых (рис. 9.31, внизу) мозговых структур.

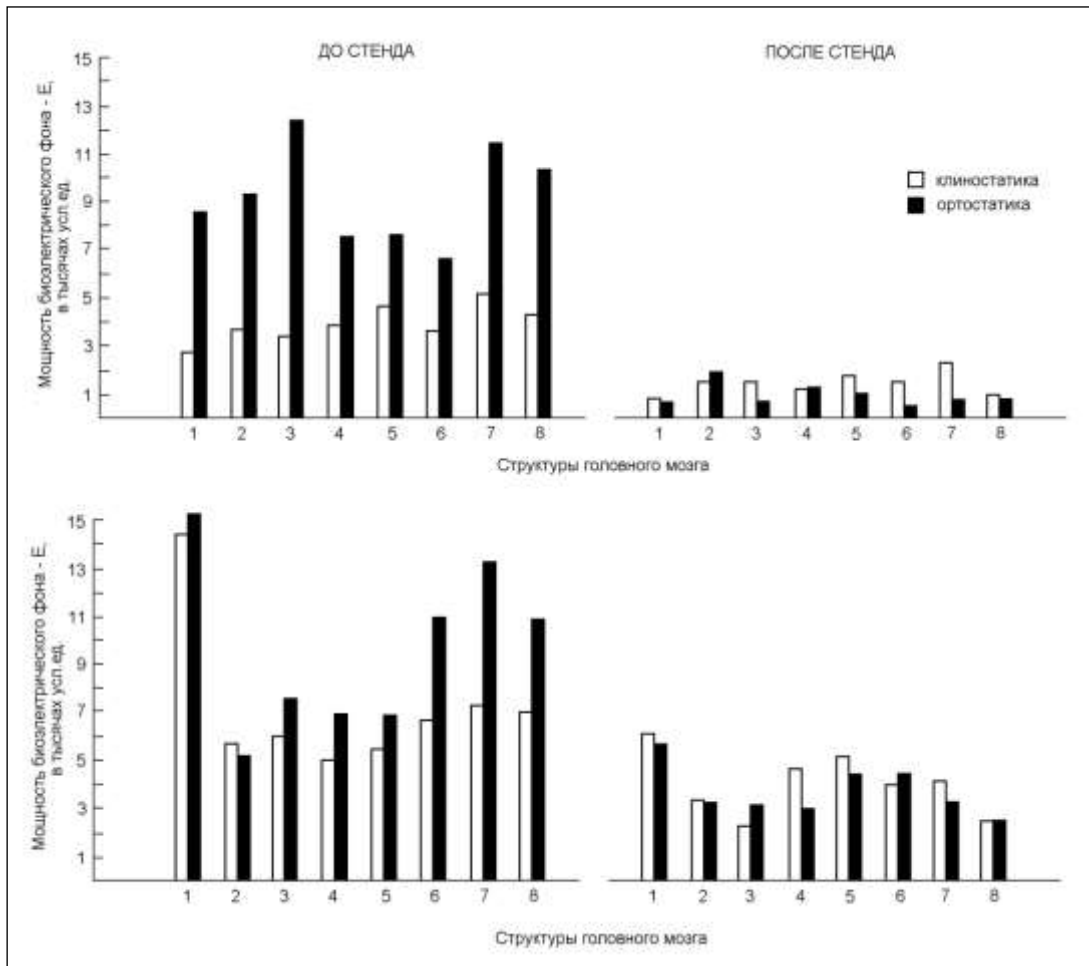


Рис. 9.31. Биоэлектрическое отражение (E) состояния покоя в клиностатике и в ортостатике у обезьян до и после длительного (15-26 суток) пребывания обезьяны в условиях стенда «пониженной гравитации».

Вверху: 1 – лоб-лоб, 2 – темя-темя, 3 – затылок-затылок, 4 – лоб-темя слева, 5 – лоб-темя справа, 5 – темя-затылок справа, 6 – лоб-затылок слева.

Внизу: 1 – кора больших полушарий (поле 4), 2 – задний гипоталамус, 3 – заднее вентральное ядро таламуса, 4 – флоккулюс, 5 – задний отдел червя мозжечка, 6 – передняя доля мозжечка, 7 – зубчатое ядро, 8 – фастигинальное ядро.  
Показатель «мощности» (E) биоэлектрического фона (см. рис. 9.21).

Полученные данные свидетельствуют о глубокой гипореактивности механизмов ортостатической регуляции. Это состояние достаточно длительно сохранялось в периоде реадaptации. При этом устанавливалась определенная корреляция между значительными колебаниями в регуляции различных вегетативных функций, особенно в системе крови, и степенью ортостатической устойчивости. Так, у обезьяны № 10508 (рис. 9.32) сразу после снятия со стенда ортостатическая устойчивость снижалась умеренно, однако в дальнейшем, соответственно неустойчивой регуляции других функций организма в процессе реадaptации, она снижалась прогрессивно, что особенно проявилось через 1–2 месяца после снятия животного со стенда. Затем, параллельно стабилизации других физиологических функций, улучшалась и ортостатическая регуляция. Наконец, к концу года после снятия со стенда сердечно-сосудистая ортостатическая реакция полностью восстанавливалась и соответствовала исходным характеристикам. Аналогичной была и динамика восстановления ортостатической устойчивости у обезьяны № 9911 после 20-суточного пребывания в условиях «пониженной» гравитационной нагрузки (рис. 9.33).

Полученные данные важны в том смысле, что расстройства ортостатической регуляции в более отдаленном периоде уже не связываются непосредственно с теми нарушениями, которые развиваются к концу пребывания обезьян на стенде. В течение первого месяца после снятия со стенда практически полностью восстанавливается функциональное состояние мышечной системы, восполняются потери жидкости и электролитов, улучшается общее физическое состояние животных, повышается реактивность сердечно-сосудистой системы, не отмечается каких-либо видимых нарушений кардиальной функции. Однако системная реакция организма на ортостатическое воздействие продолжает быть ослабленной, что связано, вероятно, с сохраняющейся длительное время в последствии неустойчивой регуляцией вегетативных функций. В этой связи следует упомянуть данные [Гуровский и др., 1974] о нараставшем ухудшении ортостатической устойчивости у космонавта А. Г. Николаева после 18-суточного полета: на 5-е сутки переносимость ортостатической пробы у него была значительно хуже, чем на 3-й сутки после приземления. Этот факт, а также полученные нами данные на животных пока трудно однозначно интерпретировать, однако следует обратить внимание на возможность ухудшения ортостатической устойчивости в более отдаленный период реадaptации.

Проведенные исследования показали, что длительное пребывание обезьян на стенде с пониженной опорной нагрузкой сопровождается развитием симптомокомплекса, который определяется как «синдром гипогравитации». Важно, что в его развитии отмечается определенная фазовая последовательность. В первые сутки, особенно первые часы, усиливается психоэмоциональной активности животных, отражая реакцию на экспериментальную обстановку. Эта реакция, безусловно, является неспецифической и сходна по своим характеристикам с таковой и у контрольных животных. Освоение с обстановкой сопровождается и высокой двигательной активностью обезьян. Следует отметить, что создаваемые экспериментальные условия в отношении психоэмоционального стресса не являются чрезвычайными для животных. Об этом свидетельствует быстрое освоение обезьянами жизни на стенде и длительное пребывание на нем (до 60 суток), т. е. животные достаточно успешно приспосабливаются к необычным условиям существования.

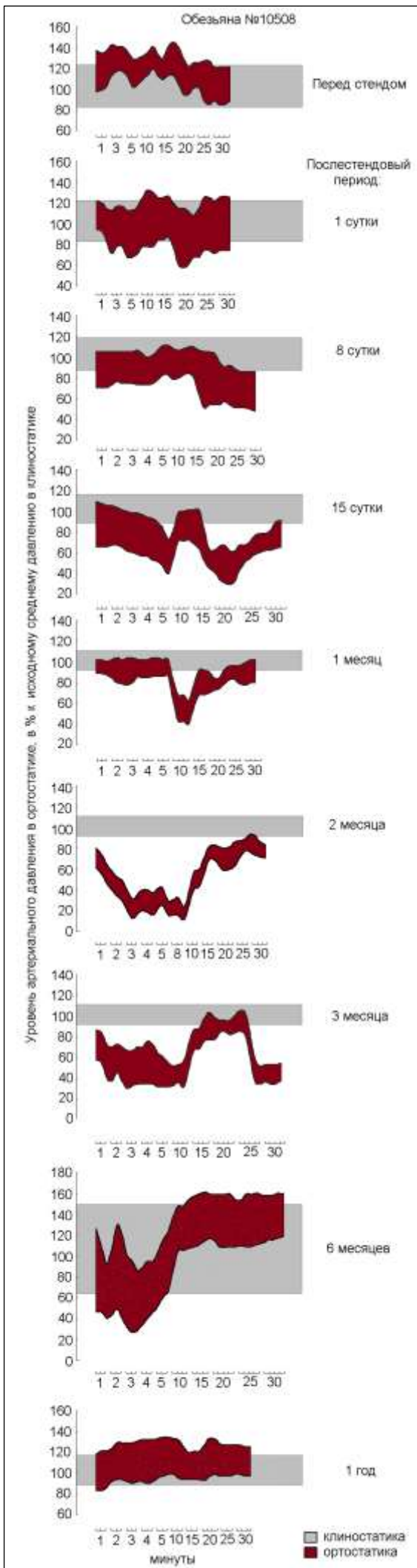


Рис. 9.32 Динамика регуляции артериального давления (АД) при ортостатической пробе у обезьяны №10508 после пребывания на стенде «пониженной гравитации».

Уровни систолического и диастолического АД в исходном состоянии в клиностагике перед пробой (светло-серый горизонтальный прямоугольник) и при ортостатическом воздействии (темный профиль) даются в % к исходной величине среднего АД перед пробой (ось ординат).

Ось абсцисс – дискретность и время (в минутах) измерений АД.





Несомненно, что психоэмоциональный компонент поведения животных в стендовых условиях создает определенный функциональный фон, который отражается на особенностях развивающихся расстройств. Каково это влияние в проведенных нами экспериментах, на других моделях и непосредственно в космическом полете – установить пока трудно, и для этого необходимы дальнейшие специальные исследования. Несомненно одно – любой экспериментальный фактор, любое воздействие, особенно связанное с изменением условий обитания, всегда сочетается с эмоциональным компонентом, который представляет собой обязательную составляющую общей адаптации животного организма.

Очевидным следствием основного моделируемого условия – снижения гравитационной нагрузки явилось ослабление опорной реакции, выразившееся в сгибательном характере статики. Это именно тот эффект, который отмечался и у космонавтов на поверхности Луны и который до этого был воспроизведен в лабораторных условиях также наклонного вывешивания людей [Богданов и др., 1970, 1971]. Следует учитывать еще одну существенную составляющую модели с наклонным вывешиванием – изменение гидростатических условия кровообращения. Имеющиеся данные [Белкания, 1982] свидетельствуют о высокой устойчивости обезьян к ортостатическому воздействию и об эффективных механизмах компенсации гидростатического фактора в сердечно-сосудистой системе у приматов с полу- и вертикальной позной статикой по сравнению с животными с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (подробнее см. в Очерке 3). Это позволяет полагать, что изменение гидростатических условий кровообращения у обезьян на «лунном стенде» – существенное звено в патогенезе моделируемого «синдрома гипогравитации». Уменьшение статической нагрузки (позный компонент гравитационной нагрузки) на мышечную систему с соответствующим снижением ее антигравитационной функции, а также направленное изменение гидростатических условий гемодинамики (циркуляторный компонент гравитационной нагрузки) представляют собой основные стендовые эффекты, «запускающих» развитие и всех остальных изменений в реализации функциональной системы антигравитации (ФСА).

Отмеченные системные изменения состояния животных по центральной нервной, нервно-мышечной, эндокринной, сердечно-сосудистой, выделительной системам и в системе крови свидетельствуют о снижении общей функциональной активности организма и развитии гипореактивного состояния, одно из кардинальных проявлений которого – выраженная ортостатическая неустойчивость у обезьян после длительного пребывания их в стендовых условиях. При этом важно отметить, что, если наблюдаемые у обезьян в послестеновом периоде потери в весе, атрофия мышц и статокINETические расстройства достаточно быстро восстанавливались, то вегетативные сдвиги сохранялись более длительное время. Среди последних, особое внимание следует обратить на торможение эритробластической активности костного кроветворения и на снижение ортостатической устойчивости сердечно-сосудистой системы.

Рассмотренная модель с наклонным вывешиванием обезьян [Белкания, 1982] является еще одной стендовой наземной моделью эффектов невесомости. Ее физическая основа – измененная ориентация животного, наиболее близкого к человеку по характеру позной статики, относительно направления действия силы тяжести. А стало быть, и организации функциональной системы адаптации к земной гравитации (ФСА), организующей основой которой является гравитационная нагрузка по вектору опоры на скелетно-мышечную и сердечно-сосудистую системы по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. При этом ослабевают и изменяются по направленности как механические проявления гравитационных влияний, так и способность животных к восприятию их. Полученные на этой модели сопоставимые с реальной невесомостью физиологические эффекты («синдром гипогравитации») свидетельствует не только о важном значении земной гравитации как таковой, но и о необходимости определенной ориентации животного

организма в гравитационном поле Земли для сохранения гомеостатических характеристик его функций. Существенно, что наступающие изменения не затрагивают избирательно какую-либо физиологическую систему, а отражаются на всех функциях. Это отражает многокомпонентную функциональную организацию системной реакции организма на действие земной гравитации, а адаптации к ней, как это было показано по онтогенетическому формированию прямохождения (подробнее см. в Очерке 4), придает ей системный и организменный характер.

\* \* \*

Рассмотренные выше материалы свидетельствуют, что ответ организма на действие силы тяжести носит комплексный характер и помимо конкретных мышечных реакций, обязательно включает участие механизмов нейроэндокринной регуляции и соответствующие изменения в состоянии и регуляции вегетативных функций. Вероятный принцип его организации – функциональная система антигравитации (ФСА), которая обеспечивает адаптивное напряжение в различных системах организма, направленное на оптимальное обеспечение его функций в гравитационном поле Земли и устойчивую ориентацию организма по отношению к направлению действия силы тяжести. Это основное свойство ФСА, с одной стороны, обеспечивает необходимую мобилизацию функций организма, а с другой – высокую пластичность системы при недостаточности какого-либо регуляторного звена.

Различные физиологические системы, участвующие в реализации ФСА, по-видимому, однозначны и могут быть обозначены как системы обеспечения. В отношении же гравирецепторного восприятия они различаются по степени проявляемости механического эффекта гравитации в их функционировании и по удельному значению автономных афферентных систем в формировании первичного звена ФСА – гравирецепторной системы. Следует отметить, что компонентный состав этой системы наряду с известной характеристикой действующего фактора (силы тяжести) определяет специфичность ФСА и особенности ее центральной организации [Белкания, 1982].

Важным свойством ФСА является функциональная полярность в отношении восприятия силы тяжести. Именно это свойство в условиях всеобъемлющего и постоянного воздействия планетных гравитационных сил определяет при изменениях положения тела животного относительно постоянного по направленности вектора силы тяжести полный диапазон влияния земной гравитации на организм и позволяют моделировать физиологические эффекты повышенного (ортостатика, модель экспериментальной бипедии) и пониженного (клиностатика, «лунный стенд» с наклонным вывешиванием обезьян) влияния земной гравитации. Напомним, что именно такой принцип результативно был использован и при исследовании геотропизма растений, в которых было продемонстрировано биологическое значение гравитации на уровне растительных организмов, и задолго до прямых экспериментов в Космосе было предсказано поведение растений в невесомости.

Животные, в отличие от растений, активно изменяют положение в пространстве и ориентацию по отношению к вектору гравитации, но и для них основным ориентиром как в эволюционном развитии, так и повседневной жизнедеятельности явилась гравитационная нормаль, адаптация по которой определила полярность строения тела и свойство полярности восприятия силы тяжести. Именно восприятие влияние гравитации определяет и соответствующий режим функционирования ФСА.

Свойство полярности восприятия гравитационного влияния обусловлено

функциональной характеристикой механорецепторов, реагирующих на действие механического фактора в определенном направлении [Gernandt, 1949; Ильинский, 1971]. Поляризация по отношению к направлению действия стимула в процессе эволюции потребовала во всех механорецепторах пространственной реорганизации чувствующих элементов этих клеток. Строгая ориентация киноцилий механорецепторных клеток обусловила полярное восприятие стимула: наклон в сторону киноцилии и ее базальной ножки возбуждает, а отклонение в противоположном направлении – тормозит рецепторную клетку [Винников, 1979]. Так, классический механорецептор – тельце Пачини генерирует импульс возбуждения лишь при сдавливании его по продольной оси [Ильинский, 1966]. Максимальное возбуждение генерируется волосковыми клетками статоциста при оптимальном проявлении тангенциального смещения отолита.

Электрофизиологические исследования [Budelmann, 1976] показали, что степень электрической реакции рецептора гравитации моллюсков (по частоте разрядов в статическом нерве) зависит от ориентации рецепторных клеток в макуле, т. е. от направления их поляризации. При этом отдельные рецепторные клетки проявляют активность только при стимуляции в пределах определенного угла, вне которого реакция в них отсутствует. В мышечном веретене возникает и поддерживается потенциал возбуждения лишь при растяжении его. При этом важно отметить, что необходимость поддержания тонической активности мышечных веретен обеспечивается особой эфферентной системой регуляции [Kuffler, Hunt, 1952; Гранит, 1957], что определяет сложную функциональную организацию проприоцептивного компонента гравирецепторного восприятия. Интерорецепторы сосудистого русла реагируют на растяжение сосудистой стенки [Черниговский, 1960]; в отношении восприятия гравитации степень растяжения стенки сосудов пропорциональна увеличению гидростатического давления.

При вертикальном положении тела человека проявление действия силы тяжести, совпадающей с длинной осью тела, максимально в отношении как деформации тканей опорного скелета и мышечной системы, так и проявления гидростатических влияний на жидкие среды организма. Поэтому активность гравирецепторной системы увеличивается по мере приближения «функциональной оси» восприятия составляющих ее гравирецепторов к вектору силы тяжести и достигает максимума при совмещении последних по направлению.

Свойство полярности в восприятии силы тяжести проявляется и в соответствующих функциональных характеристиках практически всех физиологических систем организма, которые направленно изменяются при различном положении тела от горизонтального до вертикального – феноменологическая модель восприятия и адаптации к земной гравитации (подробнее см. в Очерках 1 и 2). В связи с этим в зависимости от проявляемости гравитационного воздействия при различной ориентации тела мы имеем дело с различным состоянием ФСА.

Особое значение как составной компонент ФСА имеет сердечно-сосудистая система. Она является эффлекторной в одной из важнейших антигравитационных реализаций – компенсации гидростатического фактора кровообращения. При этом в полной мере используется афферентный аппарат собственно сердечно-сосудистой системы. Однако, помимо автономной реализации, гемодинамическая система играет важную роль в обеспечении повышенной энергетической потребности других физиологических систем, в первую очередь нервной и мышечной. Без оптимальной регуляции ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору невозможна и устойчивая ориентация тела в гравитационном пространстве Земли. В связи с этим регуляция сердечно-сосудистой системы в ортостатике не только отражает проявляемость и автономную по ССС компенсацию гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения, но и характеризует состояние ФСА, являясь важнейшей системой ее обеспечения во всех звеньях. В ее основе лежит

центральная организация основных гравирецепторных афферентных систем с последующей функциональной реализацией на уровне мышечной и вегетативных систем обеспечения, в частности и сердечно-сосудистой.

Потому-то и столь разнообразны состояния, при которых нарушается ортостатическая устойчивость. В составе ФСА нет незначущих компонентов, поэтому нарушения на любом уровне организации ее сопровождаются нарушением ортостатической регуляции и развитием циркуляторных расстройств. Перечень известных клинических состояний и экспериментальных воздействий, при которых наблюдается ортостатическая недостаточность кровообращения очень широк. И, наконец, это состояния, связанные с пребыванием человека в невесомости или в условиях, моделирующих ее [подробнее см. Белканиа, 1982]. Неслучайно одним из демонстративных функциональных проявлений синдрома «пониженной гравитации» по экспериментальной модели с наклонным вывешиванием обезьян («лунный стенд») являлись ортостатические циркуляторные расстройства, длительно сохраняющиеся в послестеновом периоде. Все это, несомненно, свидетельствует об организменной целостности регуляции по гравитационному фактору, а отсюда понятен и давно известный [Ellis, 1936] полиэтиологический характер постуральных расстройств.

Все изложенное, с одной стороны, определяет антигравитационную функцию организма как фундаментальное свойство, лежащее в основе базовой общей реактивности и резистентности организма, а с другой - нацеливает при исследовании актуальных нарушений этой функции на необходимость расширения аналитических возможностей функциональной диагностики с учетом гравитационного фактора, в первую очередь, по двигательной и циркуляторной системам.

Комплексное исследование ортостатической реакции основных физиологических систем позволяет не только установить значение использованных экспериментальных воздействий, но и выявить симптоматику нарушений различных звеньев системной регуляции. Такой подход необходим для более дифференцированной оценки состояния ФСА и выявления возможного уровня нарушения ортостатической регуляции. В связи с этим целесообразно проведение ортостатической пробы с привлечением специальных методов исследования и других, помимо сердечно-сосудистой, физиологических систем.

Следует отметить еще одно обстоятельство, обусловившее специальный интерес к характеристике и анализу реакций организма в ортостатике. При ортостатической ориентации тела в пространстве ФСА функционирует в относительно напряженном режиме. Об этом свидетельствует и направленность функциональных сдвигов особенно у приматов, включая человека (см. в таблице ниже - Ор).

Прямой интерес представляет сопоставление направленности ортостатических сдвигов с функциональной характеристикой основных физиологических систем обезьян при относительном уменьшении проявления действия силы тяжести на организм. Такое сопоставление на основе модели с наклонным вывешиванием животного («лунный стенд»), позволяющего уменьшить гравитационную нагрузку по вектору опоры и по гидростатическому фактору кровообращения показало после длительного пребывания в стендовых условиях выраженные сопряженные и одномерные изменения со стороны двигательного поведения обезьян и ССС. Очевидным следствием основных моделируемых условий явилось ослабление опорной реакции с соответствующими статокинетическими расстройствами при локомоции, а по ССС – циркуляторная недостаточность в ортостатике, вплоть до коллаптоидного состояния.

По-видимому, не следует специально разделять эффекты снижения опорной нагрузки и изменения гидростатических условий. Системы проприоцептивного и интероцептивного восприятия гравитационного фактора являются составными компонентами афферентного входа ФСА - гравирецепторной системы. Изменение или ослабление функциональной

активности последней несомненно сказывается и на режиме работы всей ФСА. Минимизация афферентного входа ФСА, выраженное ослабление активности статического компонента мышечной системы и затруднение формирования обратного афферентного проприоцептивного потока не в состоянии обеспечить устойчивую организацию ФСА. Составляющие ее «субсистемы» переходят на более автономизированный режим функционирования; при этом наступающие двигатели (см. рис. 9.17) противоположны по своей направленности тем, которые отмечаются при относительном усилении гравитационных влияний, например в ортостатике или в условиях экспериментальной бипедии. Организм теряет некоторые функциональные свойства, определяющие его как целостную динамическую систему во взаимодействии с гравитационным фактором. При этом нельзя исключать как возможности перехода различных систем организма в патологическое качество (глубокие повреждения структуры и функции), так и вероятности развития адаптационных процессов. Однако в любом случае устойчивость организма к естественной гравитационной нагрузке в ортостатике существенно снижается. Об этом достаточно убедительно свидетельствуют и данные космических полетов и разнообразных модельных экспериментов.

Анализируя материалы биохимических исследований, проведенных во время длительных полетов орбитальных станций «Скайлэб», полагают [Leach, Rambaut, 1974], что хотя физиологические издержки адаптации к невесомости и выражаются в значительном дефиците электролитов в организме, однако достигнутое компенсированное состояние все же адекватно требованиям среды. При этом обращается внимание, что новое состояние гомеостаза, по-видимому, не может быть достигнуто без указанных физиологических издержек, которые, если не принять должных мер, могут понизить функциональные резервы организма, особенно по возвращению на Землю – в обычную гравитационную среду.

«Синдром гипогравитации», развивающийся не только, как в рассматриваемой экспериментальной модели («лунный стенд»), а и в других условиях, например, клиностатическая гипокинезия при длительном содержании на постельном режиме или в условиях иммерсии – это, как бы пограничное состояние. Переход его в патологическое качество или в режим относительной компенсации определяется индивидуальными свойствами резистентности и реактивности животного организма. Наблюдаемые сдвиги ряда функций у обезьян, несомненно, свидетельствуют о необходимости определенных мер, расширяющих и усиливающих функциональные возможности организма. Вне этих мер возможность декомпенсации функций усиливается. Например, развитие статокINETических расстройств и пре- и коллаптоидного состояния у обезьян в ортостатике в послестеновтом периоде. Представление о ФСА явилось основной методологической предпосылкой постановки экспериментов с ослаблением опорной реакции. Развитие, помимо статокINETических расстройств, ряда вегетативных сдвигов подтверждает представление о многокомпонентной организации антигравитационной функции организма и свидетельствует о сопряженной однонаправленности и взаимообусловленности соматических и вегетативных реакций на изменения гравитационного окружения.

В стендовых экспериментах с наклонным вывешиванием обезьян (лунный стенд) были промоделированы (синдром «пониженной гравитации») основные биологические эффекты реальной невесомости: изменения костной структуры и мышечной массы, статокINETические расстройства, нарушения сердечно-сосудистой системы, особенно проявляющиеся в периоде реадаптации в форме ортостатической гипотонии или коллапса, изменения в жидкостном и электролитном балансах. Кроме того, как показали наши исследования, имеются вполне определенные основания полагать, что ослабление функциональной активности гемопоэза, особенно красного ростка, также непосредственно обусловлены изменением гравитационного окружения.

Эксперименты на обезьянах позволили развить представление о дифференцированном

восприятию этими животными гравитационного окружения, что обуславливает у них и более выраженную реакцию на дефицит гравитационного раздражения (невесомость, моделируемые условия гипогравитации). Это проявляется в более сжатом во времени развитии и степени выраженности «гипогравитационных» эффектов. Для наземных стендовых экспериментов данное обстоятельство важно в плане получения относительно укороченной во времени, но адекватной феноменологически и по степени выраженности эффектов модели. Существенной особенностью модели с наклонным вывешиванием обезьян явилось сохранение свободы двигательного поведения и локомоторной активности. Имеются основания допустить, что отсутствие или снижение уровня фонового («стартового») позного обеспечения мышечной и ССС при сохраняющейся локомоторной активности, может потенцировать и усугублять расстройства по «синдрому гипогравитации».

Биологической основой эффективности моделирования «синдрома гипогравитации» на стенде с наклонным вывешиванием («лунный стенд») является, что животные особенно привычны к значительным изменениям положения тела в пространстве, а возможности использования ими полу- и вертикальной позной статики обуславливают высокую структурно-функциональную организацию гравирецепторной системы. Это, в свою очередь, определяет сходный с прямоходящим человеком механизм ориентации тела в гравитационном поле Земли и организацию системной реакции на воздействие силы тяжести. Существенным моментом при этом является аналогичная направленность реагирования ССС на раздражители различной природы на основе сходной с человеком и принципиальной отличной от животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией типологической организации динамического состояния ССС (подробнее см. в Очерке 3).

Исследования реакции со стороны разных систем организма в ортостатике и нарушений ортостатической регуляции у разных животных, включая человека – «феноменологическая» и «филогенетическая» модели адаптации к земной гравитации»; характеристика проявлений адаптации к земной гравитации человека в постнатальном онтогенезе в процессе формирования прямохождения («онтогенетическая модель») и в дальнейшей жизнедеятельности человека как прямоходящего существа (сидя, стоя, при ходьбе) – «антропогенетическая модель»; наконец, экспериментальные модели адаптации к пониженному влиянию земной гравитации – «синдром гипогравитации» у обезьян («лунный стенд») и к повышенному влиянию земной гравитации на модели экспериментальной бипедии у обезьян существенно расширяют представление о целостном организменном характере многокомпонентной организации ФСА и сопряженном взаимодействии соматических систем, в первую очередь – скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой в адаптации к земной гравитации. Приведенные материалы о функционировании ФСА в различных режимах позного опосредования влияния земной гравитации (клиностастика, ортостатика и антиортостатика, наклонное вывешивание обезьян на «лунном стенде», обезьяны-бипеды и обезьяны-пронограды) обосновывает правомочность такого представления, позволяя конкретизировать регуляторные механизмы и определить свойства системы в целом [Белкания, 1982].

Данное направление исследований перспективно и еще в одном аспекте, который рассматривается в представленных в «Очерках» материалах. Эволюция структурных и реактивных свойств сердечно-сосудистой системы самым тесным образом связана со становлением антигравитационной функции организма. Общей тенденцией всех наблюдаемых в фило- и онтогенезе изменений реактивных свойств сердечно-,сосудистой системы, как отмечалось выше, является совершенствование и усиление функционирования прессорных механизмов, обеспечивающихся как рефлекторными, так и гуморальными факторами. По сводным данным [Хаютин, 1964], при раздражении механо- и хеморецепторов внутренних органов, кожи и мышц в 28% отмечался депрессорный и в 72% - прессорный эффект изменений артериального давления.

Базисом совершенствования прессорных механизмов служат, по нашему убеждению, функциональные преобразования в ряде физиологических систем, прежде всего в сердечно-сосудистой, обеспечившие приспособление организма к существованию в гравитационном поле Земли. Наибольшая степень развития этих преобразований связана с переходом к ортоградной статике и приспособление животных организмов к земному тяготению обогатило механизмы нервной регуляции кровообращения [Хаютин, Сони́на, Лукошкова, 1977]. Прогрессивное развитие антигравитационных механизмов и двигательного аппарата вообще, повышение энергетического обмена и рост общей энергетики кровообращения в процессе эволюции сопровождалось усложнением сердечно-сосудистой регуляции и усилением зависимости ее от головного мозга.

Представляется, что функциональный комплекс антигравитационных реакций и механизмов, их обеспечивающих, является одним из факторов развития артериальной гипертонии человека. Не случайно при функциональной диагностике артериальной гипертонии, особенно ее нейрогенной формы, выявляется повышение активности именно тех регулирующих сосудистый тонус и гемодинамику систем [Мясников, 1965; Карпман, 1965; Шхвацабая, 1971, 1978; Шхвацабая и др., 1972; Чернова и др., 1976; Эрина и др., 1976; Ермоленко и др., 1976; Марков, 1970; Lake, 1979; Некрасова, Петрушева, 1979; Коркушко и др., 1980], которые вне заболевания постоянно находятся в состоянии тонической активности, направленной на компенсацию гравитационных эффектов (см. в таблице ниже).

И не случайно лица, у которых ортостатическая реакция, помимо увеличения частоты пульса, диастолического давления и общего периферического сопротивления, сопровождается также отчетливым повышением систолического и минутного объемов, а в ряде случаев и ударного, более склонны к развитию гипертонической болезни [Москаленко, Глезер, 1979]. Данное наблюдение чрезвычайно интересно, так как в нем достаточно четко по основным гемодинамическим показателям улавливается связь между именно гиперкинетическим состоянием сердечно-сосудистой системы по сердечному выбросу и именно на ортостатическое воздействие и развитием артериальной гипертонии [Дарцмелия, 1984; Дарцмелия, Белкания, Демин, 1985; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990; Рыжаков, Дилеян, 2001; Дилеян, 2001].

Данное наблюдение тем более интересно, что у обезьян подобный характер ортостатической реакции по соотношению минутного объема крови (МОК) стоя/лежа (гиперкинетическое состояние или III тип) встречался в 36%, а у человека в 45% всех наблюдений, сочетаясь с высоким исходным уровнем АД (см. в Очерке 8, рис. 8.25). Еще более высокая доля гиперкинетического состояния гемодинамики в ортостатике (III тип) была у обезьян-бипедов (70%) на фоне стабильно высокого АД. Если при этом учесть, что обезьяны по сравнению с другими видами животных наиболее склонны к развитию у них спонтанной гипертонии [Магакян, Миминошвили, Кокая, 1956], то полученные нами данные могут явиться дополнительным свидетельством связи между гиперреактивным состоянием антигравитационной функции организма и развитием гипертонической болезни. Свидетельством тому является четкое нарастание такого типа состояния ССС при формировании артериальной гипертонии в условиях экспериментальной бипедии у обезьян.

В этой связи можно привести данные [Саркисов, Ремизов, 1960; Шош и др., 1976] о том, что у животных, которые, помимо иммобилизации, подвергались постоянно фиксации в вертикальном положении вверх головой (по 5 часов ежедневно), развивалась гипертония в отличие от животных, иммобилизованных в горизонтальном положении. Кроме того [Шош и др., 1976], введение адреналина и норадреналина при ортостатическом положении вызывало более значительное



повышение АД по сравнению с горизонтальным положением, тогда как чувствительность к гипотензивным агентам (ацетилхолину, гистамину, серотонину) в ортостазе уменьшалась. Приведенные данные свидетельствуют о том, что ортостатика в значительной мере усиливает реактивность гипертензивных механизмов регуляции.

Можно полагать, что при действии ряда факторов, обладающих по отношению к антигравитационным реакциям синергическим эффектом, например, психоэмоционального напряжения, функционирование этих систем может перейти на высший предел регуляции с развитием стойкого гиперреактивного состояния и с последующим переходом в гипертоническую болезнь. Такое предположение вполне реально, если учесть однонаправленность антигравитационной реакции организма (Ор) по большинству функциональных показателей и соответствующих характеристик у больных с артериальной гипертонией (АГ). Ниже представлена сводка качественной направленности изменений ряда параметров у здоровых людей в ортостатике и гипертоников (по сравнению со здоровыми):

Параметр	Ор	АГ	Параметр	Ор	АГ
Активность симпато-адреналовой системы	+	+	Объем циркулирующей крови	-	-
Секреция катехоламинов (адреналин, норадреналин)	+	+	Минутный объем кровообращения	-	-
Активность гипофизарно-адренокортикальной системы	+	+	Систолический объем крови	-	-
Антидиуретическая активность	+	+	Сократительная функция сердца:	-	-
Активность ренина	+	+	- изометрическое напряжение	+	+
Активность ангиотензина	+	+	- период изгнания	-	-
Секреция альдостерона	+	+	- внутрисистолический показатель	-	-
Глюкокортикоидная активность	+	+	Индекс напряжения миокарда	+	+
Активность кининовой системы	+	+	Артериальное давление:	+	+
Функция щитовидной железы	+	+	- систолическое	±	+
Основной обмен	+	+	- диастолическое	+	+
Эритропоэз	+	+	Общее периферическое сопротивление сосудов	+	+
Ретикулоцитоз	+	+	Скорость распространения пульсовой волны	+	+
Гематокрит	+	+	Кровоток:	-	-
Диурез	+	+	- внутренние органы	-	-
			- почки	-	-
			- мышцы	-	-

При интерпретации представленных сведений надо иметь в виду, что они у гипертоников касаются состояния в клиностатическом положении лежа, т.е. положения, в котором соответственно традиционной клинической практики и проводится большинство диагностических исследований и соответственно получена эта информация. Но даже в таком сопоставлении есть определенный смысл – видна, с одной стороны, прессорная направленность регуляции сердечно-сосудистой системы в ортостатике по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения; а, с другой стороны, закрепление такой направленности у гипертоников в характеристиках состояния в положении лежа.

Что касается значения психоэмоционального напряжения в патогенезе гипертонического состояния, то следует особо подчеркнуть, что у приматов, включая

человека, синергия его проявляется с прессорной направленностью регуляции сердечно-сосудистой системы по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения именно в ортостатике (подробнее см. в Очерке 3). Тогда как в клиностатике психоэмоциональное напряжение, как и у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, сопровождается оптимальной гемодинамической реактивностью (увеличение сердечного выброса, снижение сосудистого сопротивления, увеличение периферических кровотоков).

Модифицирующее влияние регуляции в ортостатике по гравитационному фактору кровообращения, лежащее в основе типологической организации динамического состояния ССС, определяет гемодинамическую реактивность у приматов, включая человека, принципиально отличную, от проноградных животных (подробнее см. в Очерке 3). В том числе, и в формировании гипертонического состояния, убедительным подтверждением чему является формирование артериальной гипертонии практически у всех обезьян-бипедов (подробнее см. в Очерке 8).

Определяется [Судаков, 1976], что развитие устойчивой артериальной гипертонии на основе эмоциональных стрессов зависит от генетической и индивидуально приобретенной предрасположенности и устойчивости нейроэндокринных механизмов индивидуумов. Приведенные в «Очерках» материалы позволяют полагать, что такой генетической основой, и не только при эмоциональном стрессе для *Homo erectus* является, прежде всего, эволюционно сформировавшийся и онтогенетически закрепляемый комплекс антигравитационных регуляций – **антропогенетическая модель** физиологии и патологии человека. Конечно, реализация такой видовой наследственной предрасположенности, помимо видовой конституционной основы, во многом определяется социальными и социально-гигиеническими факторами в жизни индивидуума. Диапазон же состояний, прямо или опосредованно связанных с основным биологическим качеством человека – прямохождением и напряжением антигравитационной функции значительно шире, чем артериальная гипертония и сопряженные с ней состояния, и определяют нозологический профиль видовой патологии человека как прямоходящего существа – антропатологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- 1 Авазбакиева М.Ф. К вопросу о сезонных изменениях крови, кровообращения и основного обмена у человека. - В кн.: Совещание по экологической физиологии. - М.-Л.: Издательство АН СССР, 1959, с. 3-4.
- 2 Агаджанян Н.А., Бизин Ю.П., Доронин Г. П. и др. О влиянии на организм человека длительного пребывания в замкнутой камере малого объема.— В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1965, т.4, с.31-43.
- 3 Аджимолаев Т.А. Системные механизмы роста и развития организма. - В кн.: Советская педиатрия (ежегодные публикации об исследованиях советских авторов, выпуск 7). - М.: Медицина, 1989, с.26-45.
- 4 Акинщикова Г.И. Телосложение и реактивность организма человека. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. - 90 с.
- 5 Алексеев В.П. Остеометрия. Методика антропологических исследований. - М.,1966.
- 6 Алексеев В.П. Становление человека. - М.: Политиздат, 1984, - 462 с.
- 7 Алексеев В.П. Историческая антропология и этногенез. - М.: Наука, 1989. -441с.
- 8 Аршавский И.А. Закономерности индивидуального развития после реализации позы стояния. - В кн.: Очерки по возрастной физиологии. - М.: Медицина, 1967, с.386-452.
- 9 Аршавский И.А. Факторы, определяющие рост (физиологические механизмы роста). – В кн.: Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975, с.147-161.
- 10 Аршавский И.А. Основы возрастной периодизации. - В кн.: Возрастная физиология. - Л.: Наука, 1975, с.5-67.
- 11 Белкания Г. С. Вариационная электрограмма как метод анализа электрической активности мозга.— В кн.: Материалы Всесоюз. конф. по электрофизиологии. Каунас, 1976, с. 36.
- 12 Аршавский И.А. Антигипергравитация, рост, гиподинамия, невесомость в свете данных физиологии онтогенеза. - В кн.: Проблема адаптации человека к длительному космическому полету в трудах К.Э.Циолковского и современность. - М., 1979, с.87-91.
- 13 Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. - М.: Наука, 1982. - 270 с.
- 14 Аршавский И.А. Некоторые методологические и теоретические аспекты анализа закономерностей индивидуального развития организмов. – Вопросы философии, 1986, №11, с.95-105.
- 15 Багрий А.С., Белкания Г.С., Диленян Л.Р. Антропофизиологический подход как методологическая основа в разработке новых диагностических средств превентивной медицины и поддержки здоровья // Медицинский альманах, 2013, №2(26), с. 165-168.
- 16 Баландин Н.Ф. О происхождении нормальной кривизны позвоночника у человека. – Дисс., 1871.
- 17 Балаховский И. С, Наточин Ю. В. Обмен веществ в экстремальных условиях космического полета и при его имитации. - Проблемы космической биологии, т.22. - М.: Наука, 1973 - 212 с.
- 18 Белкания Г.С. Почечный компонент антигравитационной функции организма. – Космич. биология и медицина, 1972, т.6, 36, с.8-13.
- 19 Белкания Г.С., Разумеев А.Н., Лапин Б.А. Изменения физиологических функций у обезьян на стенде «пониженной гравитации». – Космическая биология и медицина, 1974, №5, с.17-27.

- 20 Белкания Г. С. Вариационная электрограмма как метод анализа электрической активности мозга.— В кн.: Материалы Всесоюз. конф. по электрофизиологии. Каунас, 1976, с. 36.
- 21 Белкания Г.С. Функциональная система антигравитации. - М.: Наука, 1982. - 288 с.
- 22 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Определение ударного и минутного сердечного выброса у обезьян. – Космич. Биол. и авиакосмич. мед., 1983, т.17, №4, с.72-75.
- 23 Белкания Г.С, Дарцмелия В.А. Экспериментальная бипедия у обезьян - модель для многоцелевых исследований по гравитационной биологии и физиологии. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1983, т.17, №6, с.81-85.
- 24 Белкания Г.С, Дарцмелия В.А. Физиологические эффекты ортоградной статики и прямохождения у обезьян. - В кн.: Материалы Международного симпозиума по гравитационной биологии и физиологии. - М., 1983, с.23-24.
- 25 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Прямохождение как фактор развития артериальной гипертонии у приматов. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т.18, №3, с.14-19.
- 26 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н. Способ определения сердечного выброса крови у животных. - Физиологический журнал СССР им. Сеченова, 1985, т.71, №3, с. 383-389.
- 27 Белкания Г.С. Исследование адаптивных особенностей механизма регуляции гликемии у макаков резусов. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т.18, №6, с.62-66.
- 28 Белкания Г, С., Воронцов В. И., Зданкевич Н. Н. Направленность гормональных сдвигов при острой стрессовой реакции у обезьян с различной реактивностью // Патологическая физиология и экспериментальная терапия, 1984, 4, с.52-57.
- 29 Белкания Г.С., Лапин Б.А., Дарцмелия В.А. Гравитационный фактор в физиологии и патологии антропогенеза. - В кн.: XVIII совещание постоянно действующей группы социалистических стран по космической биологии и медицине по программе «Интеркосмос». Материалы симпозиума. - М., 1985, с.101-102.
- 30 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Галустян М.В., Демин А.Н., Курочкин Ю.Н., Шеремет И.П. Антропофизиологическая основа видового стереотипа реактивности сердечно-сосудистой системы у приматов. - Вестник АМН СССР, 1987а, №10, с.52-60.
- 31 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Галустян М.В., Демин А.Н., Неборский А.Т., Шеремет И.П. О влиянии положения тела на изменения гемодинамики, возникающие при эмоциональном напряжении. - Физиология человека, 1987б, т.13, №2, с.345-351.
- 32 Белкания Г.С. Антропологические аспекты физиологии и патологии кровообращения у приматов. - В кн.: Материалы Всесоюзной конференции. Вопросы медицинской приматологии. Наиболее перспективное использование обезьян в медицине и биологии. Сухуми, 22-30 октября 1987. - Сухуми, 1987, с.119-121.
- 33 Белкания Г.С, Курочкин Ю.Н., Рахманов А.С., Симавонян К.В., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Филенко В.Е. Морфологические проявления адаптации обезьян к ортоградной статике и прямохождению. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1987, т.21, №6, с.50-54.
- 34 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Курочкин Ю.Н., Галустян М.И., Гвинджилия И.В. Антропофизиологическая основа формирования артериальной гипертонии у приматов // Физиологический журнал СССР. 1988. т.84, 11, с.1664-1676.
- 35 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Галустян М.В., Шеремет И.П., Курочкин Ю.Н., Неборский А.Т. Эмоциональное напряжение, постуральная регуляция кровообращения и некоторые противоречия в представлениях о патогенезе артериальной гипертонии. // Успехи физиологических наук. 1990. т.21, 1. с.78-96.

- 36 Белкания Г.С., Ткачук В.Г., Пухальска Л., Корольчук А.П. Антропофизиологический подход в биоритмологическом обеспечении здоровья. Сообщение 1. Прямохождение как синхронизатор суточного ритма кардиодинамики // Физическое воспитание студентов творческих специальностей. – Харьков: ХГАДИ (ХХПИ), 2003а, 3, с. 11-34.
- 37 Белкания Г.С., Ткачук В.Г., Пухальска Л., Корольчук А.П., Багрий А.С. Антропофизиологический подход в биоритмологическом обеспечении здоровья и подготовки спортсменов. 2. Диагностическая информативность электрометрии кожи для хронодесма. Педагогіка, психологія та медико-біологічні проблеми фізичного виховання і спорту. Харків, 2003б, № 5, с.85-102.
- 38 Белкания Г., Пухальска Л., Трумпикас М. Фило- и онтогенетическая адаптация к прямохождению – антропогенетическая модель роста, физического развития, старения и патологии человека. – Научные труды I съезда физиологов СНГ. Сочи, Дагомыс, 19-23 сентября 2005 года. М.: Медицина-Здоровье, 2005, том 2, с. 208, №593. [http://www.physiology-cis.org/files/1congress\\_v2\\_th571-869\\_p201-312.pdf](http://www.physiology-cis.org/files/1congress_v2_th571-869_p201-312.pdf)
- 39 Белкания Г., Пухальска Л., Гибински П., Сobotницки О., Костенко Н., Левандовский К., Трумпикас М., Величка Л., Онищук Ф. Антропофизиологический подход в коррекции и поддержке здоровья. – Научные труды I съезда физиологов СНГ. Сочи, Дагомыс, 19-23 сентября 2005 года. М.: Медицина-Здоровье, 2005, том 2, с. 209, №594. [http://www.physiology-cis.org/files/1congress\\_v2\\_th571-869\\_p201-312.pdf](http://www.physiology-cis.org/files/1congress_v2_th571-869_p201-312.pdf)
- 40 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И. Пухальская Л.Г., Коньков Д.Г. Антропофизиологический подход в диагностической оценке состояния сердечно-сосудистой системы // Медицинский альманах, 2013а, 4(28), с. 108-114.
- 41 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Пухальская Л.Г., Коньков Д.Г. Особенности методического обеспечения антропофизиологической диагностики состояния сердечно-сосудистой системы // Медицинский альманах, 2013б, 6(30), с. 208-214
- 42 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Кононец В.В., Пухальская Л.Г. «Гравитационная биология – антропология» в антропогенетическом обосновании здоровья и нездоровья. Электронный научный журнал «Современные проблемы науки и образования», ISSN 2070-7428. №4, 2014. <http://www.science-education.ru/118-13976>
- 43 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С. и др. Кардиодинамические основы и перспективы клинического использования реографии – Нижний Новгород: изд-во Нижегородской государственной медицинской академии, 2016. – 220 с.
- 44 Белкания Г.С., Шпукал Л.И., Кравчук Н.Н. Лорин-Эпштейн Моисей Юльевич (1888-1945): сборник библиографических и научных материалов. – Винница, 2017. – 332 с. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 45 Беретта-Ангвиссола А. Аспекты хронопатологии и хронотерапии функции сердца и сосудов. - Вестник АМН СССР, 1960, №1, с.34-39.
- 46 Богданов В. А., Гурфинкель В. С, Панфилов В В. Изменения позы человека при стоянии в условиях пониженного тяготения. – Биофизика, 1970, т.15, №1, с.179-183.
- 47 Богданов В. А., Гурфинкель В. С, Панфилов В. В. Движения человека в условиях лунного тяготения. - Космич. биология и медицина, 1971, т.5, № 2, с.3-13.
- 48 Бровар В.Я. Сила тяжести и морфология животных. - М.: Изд-во АН СССР, 1960. - 238 с.
- 49 Бунак В.В. Методика антропометрических исследований. 3-е изд. - М.-Л., 1931. - 222 с.
- 50 Бунак В.В. Теоретические вопросы учения о физическом развитии и его типах у человека. - Учен. зап. МГУ, 1940, вып.35, с.7-56.
- 51 Бунак В.В. Антропометрия. - М., 1941. - 368 с.
- 52 Бунак В.В. Рукопись, 1941. - Библиотека НИИ антропологии.

- 53 Бунак В.В. Основной тип кривой роста млекопитающих. Бюлл. МОИП отд. биологии, 1946, т.51 (4-5).
- 54 Бунак В.В. Современное состояние проблемы эволюции стопы у предков человека. - Палеолит Крыма, 1954, вып. III.
- 55 Бунак В.В. Закономерности относительного роста как основного фактора формообразования в позднем (постэмбриональном) онтогенезе // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1961, т. 40, 2, с.3-16.
- 56 Бутнев Ю.П. К вопросу о динамике биологических норм у обезьян. - Бюлл. эксперимент. биол. и мед., 1957, т.44, №9, с.27-30.
- 57 Винников Я. А. Эволюция рецепторов. - Л.: Наука, 1979. - 140 с.
- 58 Власов Ю.А., Окунева Г.Н. Кровообращение и газообмен человека. - Новосибирск: Наука, 1983. - 205 с.
- 59 Власов Ю.А. Онтогенез кровообращения человека. - Новосибирск: Наука, 1985, - 266 с.
- 60 Войтенко В.П., Полюков А.М. Системные механизмы развития и старения. - Л., 1986. - 184 с.
- 61 Волинкин Ю. М., Васильев П. В. Некоторые результаты исследований, проведенных во время полета корабля «Восход». - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1967, т.6, с.53-66.
- 62 Воробьев Е. И., Нефедов Ю. Г., Какурин Л. И. и др. Медицинские исследования, выполненные во время полетов космических кораблей «Союз-3», «Союз-4» и «Союз-5». - Космич. биология и медицина, 1969, т.3, № 4, с.46-54.
- 63 Воробьев Е. И., Егоров А. Д., Какурин Л. И., Нефедов Ю. Г. Медицинское обеспечение и основные результаты обследования экипажа космического корабля «Союз-9». - Космич. биология и медицина, 1970, т.4, № 6, с.26-31.
- 64 Второй групповой космический полет и некоторые итоги полетов советских космонавтов на кораблях «Восток» / Под ред. Н. М. Сисакяна. - М.: Наука, 1965. - 228 с.
- 65 Газенко О. Г., Гюрджиан А. А. Физиологические эффекты гравитации. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1967, т.6, с.22-42.
- 66 Газенко О.Г., Парфенов Г.П. Космическая биология в третьем десятилетии. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1982, т.16, №2, с.4-12.
- 67 Гаврилов Л.А., Гаврилова Н.С. Биология продолжительности жизни. - М.: Наука, 1986. - 168 с.
- 68 Гайтон А. Минутный объем сердца и его регуляция. - М.: Медицина, 1969. - 472 с.
- 69 Генин А. М., Сорокин П. А. Длительное ограничение подвижности как модель влияния невесомости на организм человека. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.9-16.
- 70 Генин А.М., Сорокин П.А. и др. Основные результаты исследования влияния 70-суточной гиподинамии на организм человека. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.243.
- 71 Генин А.М., Какурин Л.И. 30-суточный эксперимент с моделированием физиологических эффектов невесомости. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1972, т.6, №4, с.26-28.
- 72 Голиков П.П. Времена года, организм и лечение. - Владивосток: Изд-во АН СССР, 1968. - 172 с.
- 73 Гранпьер Р. Психомоторные реакции обезьян при полетах по баллистической кривой. - Космич. биология и медицина, 1968, т.2, №3. с.3-7.
- 74 Григорьев А. И., Козыревская Г. И. Саморегулирующая функция почек у членов экипажей космических кораблей «Союз-4» и «Союз-5». - Космич. биология и медицина, 1970, т.4, №5, с.57-59.
- 75 Гурова Н.И. Возрастная морфология грудной клетки человека. - М.: Просвещение,

1965. - 216 с.
- 76 Гуровский Н. Н., Егоров А. Д., Какурин Л. И., Нефедов Ю. Г. Основные результаты медицинских исследований членов экипажей космических кораблей «Союз». - В кн.: Невесомость: Медико- биологические исследования. - М.: Медицина, 1974, с.116-132.
- 77 Гуровский Н. Н., Еремин А. В., Газенко О. Г. и др. Медицинские исследования во время полетов космических кораблей «Союз-12», «Союз-13», «Союз-14» и орбитальной станции «Салют-3». - Космич. биология и авиакосмич. медицина, 1975, т.9, №2, с.48-54.
- 78 Гурфинкель В.С., Коц А.М., Шик М.Л. Регуляция позы человека. - М.: Наука, 1965. - 256 с.
- 79 Гурфинкель В. С, Пальцев Е. И., Фельдман А. Г., Эльнер А. М. Изменения некоторых двигательных функций человека после длительной гиподинамии. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.148-161.
- 80 Давыдовский И.В. Проблема причинности в медицине (этиология). - М.: Медицина, 1962. - 176 с.
- 81 Данилова Е.И., Свиридов А.И. Рост и окостенение скелета конечностей в условиях экспериментально измененной нагрузки. - Зоол. журнал, 1953, т.32, №4, с.780-786.
- 82 Данилова Е.И. К эволюции кисти и стопы в связи с происхождением человека.- Вопросы антропологии, 1971, вып.31. - 180 с.
- 83 Данилова Е.И. Эволюция руки. - Киев: «Вища школа», 1979. - 368 с.
- 84 Данилова Е.И. Элементы гоминизации и дегоминизации в конечностях ископаемых и современных высших приматов. – М.: Изд-во МГУ, 1989, с.104-125.
- 85 Дарцмелия В.А. Значение ортостатического фактора в развитии и выявлении артериальной гипертензии. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – М.: Институт медико-биологических проблем МЗ СССР, 1984. - 24 с.
- 86 Дарцмелия В.А., Белкания Г.С., Демин А.Н. Типологический анализ центральной и периферической гемодинамики в ортостатике у здоровых лиц и больных с артериальной гипертензией. - Физиология человека, 1985, т.II, №5, с.770-777.
- 87 Демин А.Н., Галустьян М.В., Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Реотахоосциллографическая регистрация артериального давления у обезьян // Космическая биология и авиакосмическая медицина, 1986, 3, с.73-75.
- 88 Демин А.Н. Сравнительный физиологический анализ регуляции кровообращения в ортостатике у животных и человека. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л.: Институт физиологии АН СССР, 1990. – 20 с.
- 89 Деряпа Н.Р., Мошкин Н.П., Посный В.С. Проблемы медицинской биоритмологии. - П.; Медицина, 1985. – 208 с.
- 90 Джонсон П. Периферическое кровообращение. М.: Медицина, 1982. – 208 с.
- 91 Джохансон Д., Иди М. Люси: истоки рода человеческого. - М.: Мир, 1984. – 295 с.
- 92 Диленян Л.Р. Антропофизиологические, половые и возрастные особенности центральной и периферической гемодинамики в норме и при артериальной гипертензии – Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – Н.-Новгород, 2001. – 25 с.
- 93 Донован Б.Т., ван дер Верф тен Бош Дж.Дж. - Физиология полового развития. - М.: Педагогика, 1974. - 189 с.
- 94 Дорфман Л.Г., Черданцев В.Г. Дестабилизация соплазматической сегрегации и дробления под действием клиностагирования. - Онтогенез, 1977, т.8, №3, с.238-249.
- 95 Држевецкая И.А. Эндокринная система растущего организма. - М.: Высшая школа, 1971. - 207 с.
- 96 Дубинин Н.П., Ваулина Э.Н. Эволюция и гравитация. - В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, с.7-16.
- 97 Дюльдин А.А. Размеры тела и гравитация. Оценка влияния гравитации на размеры организма методом подобия и размерностей. - В кн.: Гравитация и организм.- М.:

- Наука, 1976, гл.4, с.47-73.
- 98 Еремин А. В., Бажанов В. В., Маришук В. Л. и др. Физическая тренировка человека в условиях длительной гиподинамии. В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.191-199.
  - 99 Ермоленко В. М., Лифшиц Н. Л., Михайлов А. А., Сумарков А. В. Артериальная гипертензия и хронический гемодиализ. - Кардиология, 1976, т.16, №5, с. 39—45.
  - 100 Ефименко Г. Д. Функциональное состояние центральной нервной системы при длительной гиподинамии. - В кн.: Проблемы космической биологии. М.: Наука, 1969, т.13, с.122-132/
  - 101 Ефремова З.К. Возрастные нормативы кровяного давления у павианов гамадрилов. - В кн.: Вопросы экспериментальной биологии и патологии. - Сухуми, 1969, с.25-26.
  - 102 Жеденов В.Н. Сравнительная анатомия приматов. - М.: Высшая школа, 1962. - 626 с.
  - 103 Зенкевич Л.А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. - Журн. общей биологии, 1944, т.5, №3, с.129-171.
  - 104 Иванов К.П. Кислородное голодание и температура тела. - Л.: Наука, 1968.
  - 105 Иванов К.П. Биоэнергетика и температурный гомеостаз. - Л.: Наука, 1972. - 172 с.
  - 106 Ильинский О.Б. Электрофизиология механорецепторных элементов. - В кн.: Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств. - М.-Л.: Наука, 1966, с.154-171.
  - 107 Ильинский О.Б. Физиология сенсорных систем. Физиология механорецепторов. - Л.: Наука, 1975, ч.3. - 560 с.
  - 108 Какурин Л. И., Лебедев А. А. Итоги медицинских исследований, выполненных на кораблях «Союз». - В кн.: Тезисы 4-го Междунар. симпоз. «Человек в космосе». - Ереван 1971, с.3-4.
  - 109 Карпман В.Л. Фазовый анализ сердечной деятельности. - М.: Медицина, 1965. - 275 с.
  - 110 Кассирский И.А., Алексеев Г.А. Клиническая гематология. - М.: Медицина, 1963. - 800 с
  - 111 Касьян И.И., Максимов Д.Г., Попов И.Г. и др. Некоторые результаты медицинских исследований на корабле «Восход». - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1971, т.16, с.11-24.
  - 112 Кацитадзе Э.И. Эволюция вертикальной ходьбы: анатомо-биологический очерк. - Тбилиси: «Сабчота Сакартвело», 1968. - 200 с.
  - 113 Катаев-Смык Л.А. Реакция животных и людей в условиях кратковременной невесомости. - В кн.: Невесомость: Медико-биологические исследования. - М.: Медицина, 1974, с.41-66.
  - 114 Киселев Р. К., Балаховский И.С, Вировец О.А. Изменение массы гемоглобина при длительной гипокинезии. - Космич. биология и авиакосмич. медицина, 1975, т.9, №5, с.80-84
  - 115 Клиорин А.И., Чтецов В.П. Биологические проблемы учения о конституции человека. - Л.: Наука, 1979, с.5-37.
  - 116 Клочков А. М. Изменение электрической активности коры головного мозга и подкорковых образований животных в условиях кратковременной невесомости и перегрузок. - В кн.: Авиационная и космическая медицина. – М., 1963, с.242
  - 117 Ковешникова А.К. Влияние измененной статики животного на строение его мышц и скелета. - Изв. АПН РСФСР, 1951, вып.35, с.19-34.
  - 118 Коваленко Е.А., Васильев П.В. Патогенез синдрома невесомости. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 3, с.356-369.
  - 119 Коваленко Е.А. Патологический анализ действия на организм невесомости. - В кн.: Невесомость. Медико-биологические исследования. – М.: Медицина, 1974, с.237-277.
  - 120 Кокая Г.Я. Электрокардиограммы здоровых обезьян в норме и при некоторых



- патологических состояниях. - Бюлл. эксперимент. биол. и мед., 1954, т.38, №12, с.23-26.
- 121 Кокая Г.Я. Электрокардиограмма низших обезьян различных видов и возрастов. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - Сухуми, 1958. - 15 с.
- 122 Комендантов Г.Л., Копанев В.И. Космическая форма болезни движения. - В кн.: Невесомость: Медико-биологические исследования. М.: Медицина, 1974, с.75-83.
- 123 Комфорт А. Биология старения. - М.: Мир, 1967. - 397 с.
- 124 Коржуев П.А. Гемоглобин: Сравнительная физиология и биохимия. - М.: Изд-во АН СССР, 1964. - 358 с.
- 125 Коржуев П.А. Физико-биохимические аспекты проблемы невесомости. - В кн.: Медико-биологические исследования в невесомости. - М.: Медицина, 1968. с.89—93.
- 126 Коржуев П.А. Эволюция, гравитация, невесомость. - М.: Наука, 1971. - 152 с.
- 127 Коржуев П.А. Проблема оксигенации гемоглобина. - Успехи физиологических наук, 1973, т.4, №3, с.69-112.
- 128 Коржуев П.А. Эволюция скелета позвоночных животных и силы гравитации.- В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, гл. 3, с.31-46.
- 129 Коркушко О.В., Калиновская Е.Г., Белый А.А., Асинова М.И. Активность ренина в плазме крови у здоровых людей и больных гипертонической болезнью в зависимости от возраста. - Кардиология, 1980, т.20, №4, с.48-51.
- 130 Косицкий Г.И. (ред.) Превентивная кардиология: Руководство./Под ред. Г.И.Косицкого. - М.: Медицина, 1987. - 512 с.
- 131 Крылов Д.Н., Кулакова Т.П. Роль биологических и социальных факторов в формировании нейрофизиологических функций.- В кн.: Соотношение биологического и социального в развитии человека. - М., 1974, с.66-69.
- 132 Куксова М.И. Кровотворная система обезьян в норме и патологии. - М.: Медицина, 1972. - 128 с.
- 133 Курочкин Ю.Н., Полулях Ю.Т. Соматические признаки биологического возраста и периодизация постнатального онтогенеза у низших обезьян. - В кн.: Вопросы медицинской приматологии. Наиболее перспективное использование обезьян в медицине и приматологии. Сухуми, 27-30 октября 1987 г. - Сухуми, 1987, с.23-24.
- 134 Курочкин Ю.Н., Белкания Г.С. Биологическая закономерность роста в постнатальном онтогенезе у низших обезьян. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1988, т.22, №1, с.66-70.
- 135 Курочкин Ю.Н. Физическое развитие и морфологические проявления адаптации к гравитационному фактору при ортоградной статике и прямохождении у обезьян. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: Институт медико-биологических проблем МЗ СССР, 1992. - 23 с.
- 136 Лакин Г.Ф. Динамика роста и развития низших обезьян. - Изв. АН СССР, серия биол., 1947, №2, с.301-310.
- 137 Лакин Г.Ф. Рост, развитие и выращивание низших обезьян. Автореф. дисс. ... канд. - Сухуми, 1954. - 16 с.
- 138 Лакин Г.Ф. Изменение пропорций тела в онтогенезе низших обезьян. - Ж. Советская антропология, 1958, №2, с.21-27.
- 139 Лакин Г.Ф. Вес и размеры тела узконосых обезьян. - В кн.: Биология и акклиматизация обезьян (Материалы симпозиума 15-17 октября 1973 г.). - М.: Наука, 1973, с.70-72.
- 140 Лакин Г.Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1980. - 291 с.
- 141 Лапин Б.А., Норкина Л.Н., Черкович Г.М. и др. Обезьяна - объект медицинских и биологических экспериментов. - Сухуми, 1963. - 332 с.
- 142 Лапин Б.А., Джикидзе Э.К., Фридман Э.П. Руководство по медицинской приматологии. - М.: Медицина, 1987. - 189 с.
- 143 Легеньков В.И., Балаховский И.С., Береговкин А.В. и др. Изменения состава

- периферической крови при 18- и 24-суточных космических полетах. - Космическая биология и медицина, 1973, т.7, №1, с.39-45
- 144 Лорин-Эпштейн М.Ю. О значении сравнительно-антропологических исследований для хирургии и для патологии вообще. - Русский антропол. журн., 1927, т.15, №3/4, с.98-100. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 145 Лорин-Эпштейн М.Ю. Положения конечностей или сегментов туловища при повреждениях или поражениях, их теоретико-филогенетический смысл и практическое значение // Новый хирургический архив, 1928, т.16, кн. 4, с. 532–542. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 146 Лорин-Эпштейн М.Ю. Рациональна ли интра- или экстраплевральная декомпрессия сердца при некоторых расстройствах компенсации, сопровождающихся увеличением размеров его. (Эволюционные предрасполагающие моменты в патологии сердца человека) // Русская клиника, 1929, т. 12, № 63/64, с.116–137. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 147 Лорин-Эпштейн М.Ю. Конечные и пред конечные илеиты, илеоэвентериты и илеомезентериты как факторы страданий илео-цеко-аппендикулярного перекрестка. (К анатомии, физиологии и патологии конечного и преконечного отрезков подвздошной кишки и брыжейки ее в связи с переходом к вертикальному передвижению). – Новый хирургический архив, 1929, т.19, кн. 76, с.528-545. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 148 Магакян Г.О. Материалы по изучению артериального давления у обезьян. - В кн.: Труды 2-й расширенной научной сессии института клинической и экспериментальной кардиологии АН ГССР. - Тбилиси, 1953, с.107-111.
- 149 Магакян Г.О., Миминошвили Д.И., Кокая Г.Я. Экспериментальное изучение патогенеза гипертонии и коронарной недостаточности. – Клиническая медицина, 1956, т.34, № 7, с.30-39.
- 150 Мажуга П.М., Хрисанфова Е.Н. От вероятного к очевидному. - Киев: «Молодь», 1989. - 168 с.
- 151 Мазуркевич Г.С, Тюкавин А.И. Эволюция сосудистой системы. - В кн.: Физиология кровообращения: Физиология сосудистой системы. - Л.: Наука, 1984. - 652 с.
- 152 Марков Х.М. Патифизиология артериальной гипертонии. - София: Медицина и физкультура, 1970. - 376 с.
- 153 Маршалл Р.Д., Шеферд Дж.Т. Функция сердца у здоровых и больных. - М.: Медицина, 1972. - 392 с.
- 154 Меерсон Ф.З., Орлов Л.И., Ипатов А.И., Чашина З.З., Кирилина Ю. Влияние эмоционального напряжения на сократительную функцию сердца человека. - Кардиология, 1979, т.19, №7, с.91-94.
- 155 Миклашевская Н.Н., Соловьев В.С., Година Е.З. Ростовые процессы у детей и подростков. – М.: Изд-во МГУ, 1988. - 183 с.
- 156 Могендович М.Р. Рефлекторное взаимодействие локомоторной и висцеральной систем. - Л.: Медгиз, 1957. - 430 с.
- 157 Моисеев А.А. (ред.) Человек. Медико-биологические данные / пер. с англ. Ю. Д. Парфенова (Публикация № 23 Международной комиссии по радиологической защите). Коллектив авторов. - М.: Медицина, 1977. - 496 с.
- 158 Мясников А.Л. Гипертоническая болезнь и атеросклероз. - М.: Медицина, 1965. - 615 с.
- 159 Некрасова А.А., Петрушева И.В. О характере реакции стероидных гормонов плазмы крови у больных гипертонической болезнью на различные виды стимуляции. - Кардиология, 1979, т.19, №12, с.20-24.
- 160 Нестурх М.Ф. Приматология и антропогенез. - М.: Медгиз, 1960. - 187 с.
- 161 Никитюк Б.А. Факторы роста и морфо-функционального созревания организма. - М.: Наука, 1978. - 144 с.

- 162 Парин В.В., Баевский Р.М., Емельянов М.Д., Хазен И.М. Очерки по космической физиологии. - М.: Медицина, 1967а. - 136 с.
- 163 Парин В.В., Баевский Р. М., Волков Ю.И., Газенко О.Г. Космическая кардиология. - Л.: Медицина, 1967б. - 206 с.
- 164 Парин В.В., Газенко О.Г., Юганов Е.М.и др. Невесомость: Медико-биологические исследования. - М.: Медицина, 1974. - 456 с.
- 165 Парин В.В., Касьян И.И. Медико-биологические исследования в невесомости. - М.: Медицина, 1968. - 464 с
- 166 Парин В.В., Крупина Т.Н., Михайловский Г.П., Тизул А.Я. Основные изменения в организме здорового человека при 120-суточном постельном содержании. - Космич. биология и медицина, 1970, т.4, № 5, с.59-64.
- 167 Парин В.В., Меерсон Ф.З. Очерки клинической физиологии кровообращения. - М.: Медицина, 1965. - 500 с.
- 168 Парфенов Г.П. Биологические исследования в космосе. - Мир науки, 1982, т.26, №4, с.8-12.
- 169 Пейпер А. Особенности деятельности мозга ребенка. - Л.: Медгиз, 1962. - 518 с.
- 170 Первый групповой космический полет / Под ред. Н.М. Сисакяна, В.И. Яздовского. - М.: Наука, 1964. - 156 с.
- 171 Пестов И.Д., Гератеволь З.Дж. Невесомость. – В кн.: Основы космической биологии и медицины. М.: Наука, 1975, т. 2, кн. 1, с. 324-369.
- 172 Пестов И.Д. Невесомость как экстремальный фактор космического полета. - В кн.: Руководство по физиологии. - М.: Наука, 1979, с.138-193.
- 173 Покровский В.М., Шейх-заде Ю.Р., Воверейдт В.В. Сердце при гипотермии. – Л.: Наука, 1984. – 141 с.
- 174 Португалов В.В., Лапин Б.А., Ильина-Какуева Е.И. и др. О некоторых морфологических и обменных сдвигах у обезьян при моделировании пониженной весомости. - В кн.: Материалы Междунар. симпоз. по космич. биологии и медицине. – Берлин, 1973, с.491-503.
- 175 Проссер Л. (ред) Сравнительная физиология животных. Т. 3./ Под ред. Л.Проссера. - М.: Мир, 1978. - 653 с.
- 176 Рашмер Р. Динамика сердечно-сосудистой системы. – М.: Медицина, 1981, - 600 с.
- 177 Резенков И.П. Качество питания и функции организма. М.: Медгиз, 1946. - 190 с.
- 178 Рокотов Н.А., Богина И.Д., Болотина О.П. Влияние длительного ограничения двигательной активности на жизнедеятельность обезьян. - В кн.: Проблемы космической биологии, т.2. - М.: Изд-во АН СССР, 1962, с.417-427.
- 179 Рыжаков Д.И., Диленян Л.Р. Антропофизиологический анализ центральной и периферической гемодинамики с артериальной нормо-гипертензией. Нижегородский медицинский журнал 2001г. №1, с.25-31.
- 180 Рябов И.С. Основы физиологии и патологии эритропоэза. - Л.: Медицина, 1971. - 256 с.
- 181 Саркисов Д.С, Ремезов П.И. Воспроизведение болезней человека в эксперименте. - М.: Медгиз, 1960. - 780 с.
- 182 Светлов П.Г. Физиология (механика) развития.- Л.: Наука, 1978, с.85-122.
- 183 Северцев А.Н. Морфологические закономерности эволюции. - М.: Изд-во АН СССР, 1939. - 610 с.
- 184 Серова Л.В. Перспективы изучения процессов роста и развития млекопитающих в условиях космического полета. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.156-161.
- 185 Серова Л.В., Денисова Л.А. и др. Влияние гипергравитации на развитие плода млекопитающих. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.32-37.
- 186 Сисакян Н.М., Яздовский В.И. (ред) Первый групповой космический полет / Под

- ред. Н.М. Сисакяна, В.И. Яздовского. - М.: Наука, 1964. - 156 с.
- 187 Сисакян Н.М. (ред) Второй групповой космический полет и некоторые итоги полетов советских космонавтов на кораблях «Восток» / Под ред. Н. М. Сисакяна. - М.: Наука, 1965. - 228 с.
- 188 Скуратова С.А., Оганов В.С. и др. Постнатальная дифференцировка скелетных мышц. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.88-97.
- 189 Слоним А. Д. О физиологических механизмах природных адаптации животных и человека. - В кн.: Докл. на ежегодном заседании Ученого совета, посвящен. памяти акад. М.Быкова. - М.-Л.: Наука, 1964, с.39-42.
- 190 Смитт А.Г. Основы гравитационной биологии. - В кн.: Основы космической биологии и медицины. - Москва-Вашингтон - М.: Наука, 1975, т.2, кн.1, с.141-176.
- 191 Сравнительная физиология животных. Т. 3./ Под ред. Л.Проссера. - М.: Мир, 1978. - 653 с.
- 192 Старцев В.Г., Чирков А.М. Отдаленные эффекты кардиопатогенного эмоционального стресса у павианов гамадрилов. - В кн.: Моделирование патологических состояний человека, т. 2. - М., 1977, с.180-188.
- 193 Судаков К.В. Церебральные механизмы патогенеза артериальной гипертонии. - Кардиология, 1976, т.16, № 5, с.12-18.
- 194 Таннер Дж. Биология человека. - М., 1979, с.366-471.
- 195 Татоян С.Х. Суточная динамика электрокардиограммы у макак резусов по данным телеметрической регистрации. - Бюлл. эксперимент. биол. и мед., 1970а, т.49, №4, с.29-32.
- 196 Татоян С.Х. Телеметрическая электрокардиография у павианов гамадрилов. - Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1970б, т.6, №1, с.55-63.
- 197 Уткин И.А., КУКСОВА М.И. Изменение количества лейкоцитов при повторных исследованиях крови обезьян в одних и тех же условиях. - Доклады АН СССР, 1956, т.108, №5, с.981-984.
- 198 Уткин И.А. Динамика процессов в организме в связи с реакцией на новизну во внешней среде. - В кн.: Физиология и патология высшей нервной деятельности обезьян. - Сухуми, 1960, с.7-16.
- 199 Филиппович С. И. О приспособительных процессах при нарушении деятельности пищеварительной системы. - М., 1962. - 162 с.
- 200 Фолков Б., Нил Э. Кровообращение. - М.: Медицина, 1976. - 463 с.
- 201 Фролькис В.В., Мурадян Х.К. Экспериментальные пути продления жизни. - Л.: Наука, 1988. - 245 с.
- 202 Хазен И.М. Влияние электрического поля УВЧ на секреторную и моторную функцию тонкого кишечника при пониженном барометрическом давлении. - В кн.: Влияние пониженного барометрического давления на процессы пищеварения. - М.: Изд-во АМН СССР, 1948, с.78.
- 203 Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. Биология человека. - Пер. с англ. - М.: Мир, 1979. - 611 с.
- 204 Хаютин В.М. Сосудодвигательные рефлексy. - М.: Наука, 1964. - 375 с.
- 205 Хаютин В.М., Сони́на Р.С., Лукошкова Е.В. Центральная организация вазомоторного контроля. - М.: Медицина, 1977. - 351 с.
- 206 Чекирда Н.Ф, Чхаидзе Л.В., Колосов И.А. и др. О моделировании движений человека в невесомости и в водной среде с биомеханических позиций. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1969, № 3, с.334-338.
- 207 Черкович Г.М. Возрастные колебания частоты сердцебиений у обезьян в норме и брадикардия с синусовой аритмией в результате экспериментального невроза. - Бюлл. эксп. биол. и мед., 1960, т.50, №8, с.46-49.
- 208 Черниговский В. Н. Интероцепция. Л.: Наука, 1985. 413 с

- 209 Черниговский В.Н., Шехтер С.Ю., Ярошевский А.Я. Регуляция эритропоэза. - Л.: Наука, 1967. - 102 с.
- 210 Чернова Н.А., Некрасова А.А., Ланцберг Л.А. Особенности изменений кининовой системы крови при гипертонической болезни. - Кардиология, 1976, т.16, №5, с.46-52.
- 211 Чирков А.М. Функциональная активность симпато-адреналовой системы и стероидопродуцирующих желез при стрессорных воздействиях у обезьян. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - Л., 1984. - 26 с.
- 212 Чирков А.М., Чирковка С.К., Старцев В.Г. Эмоциональный стресс у обезьян. - Л.: Наука, 1987. - 164 с.
- 213 Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста. - В кн.: Рост животных. - М.-Л.: Биомедгиз, 1935, с.8-60.
- 214 Шмальгаузен И.И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. - В кн.: Рост животных. - М.-Л.: Биомедгиз, 1935, с.61-74.
- 215 Шмидт-Ниельсон К. Размеры животных: почему они так важны? - М.: Мир, 1987. - 259 с.
- 216 Шош Й., Гати Т., Чалаи Л., Деши И. Патогенез болезней цивилизации. - Будапешт, 1976. - 156 с.
- 217 Шошенко К.А. Кровеносные капилляры. - Новосибирск: Наука, 1975. - 376 с.
- 218 Шхвацабая И.К. К вопросу о взаимоотношении прессорных и депрессорных гуморальных механизмов в патогенезе гипертонической болезни. - Терапевтический архив, 1971, т.43, №7, с.3-9.
- 219 Шхвацабая И.К. Некоторые вопросы патогенеза гипертонической болезни. - Кардиология, 1972, т.12, №8, с.5-13.
- 220 Шхвацабая И.К. Нейрогуморальные механизмы артериальной гипертензии. Новосибирск: Наука, 1978.
- 221 Шульженко Е.Б., Виль-Вильямс И.С. Возможность проведения длительной водной иммерсии методом "сухого погружения". - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1976, т.10, №1, с.82-84.
- 222 Эрина Е.В., Ляева Т. Н., Першакова Л. П. Некоторые аспекты патогенеза и профилактического лечения гипертонических кризов. - Кардиология, 1976, т.16, №5, с.18- 25.
- 223 Юганов Е.М., Касьян И.И., Черепяхин М.А., Горшков А.И. О некоторых реакциях человека в условиях пониженной весомости. - В кн.: Проблемы космической биологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т.2, с.206-214.
- 224 Юганов Е.М., Горшков А.И., Бряннов И. И. и др. Вестибулярные реакции космонавтов при полете на корабле «Восход». - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1965, т.6, с.907-912.
- 225 Юганов Е.М., Лапаев Э.В., Дехтярев В.А. О вестибуло-вегетативных реакциях при воздействии угловых и кориолисовых ускорений в условиях невесомости. - В кн.: Медико-биологические исследования в невесомости. - М.: Медицина, 1968, с.305—310.
- 226 Юровская В.З. Изменение массы мышц передних конечностей в эволюции человека. - Вопросы антропологии, 1975, вып.51. - 184 с.
- 227 Юровская В.З. Изменение массы мышц задних конечностей в эволюции человека. - Вопросы антропологии, вып.52, 1976, с.66-76.
- 228 Юровская В.З. Онтогенетические изменения относительных весов мышц задней конечности у человека и животных. - Вопросы антропологии, вып.58, 1978, с.42-55.
- 229 Юровская В.З. Эволюция локомоции гоминоидов. - М.: Изд-во МГУ, 1989, с.155-180.
- 230 Якимов В.П. Данные по возрастным изменениям веса тела павианов гамадрилов. - Зоол. журнал, 1947, т.26, вып.2, с.163-168.

- 231 Belkaniya G. S., Tatoyan S. Kh. Pulsimetric analysis of the heart rhythm of restrained and unrestrained rhesus macaques // *Z. Versuchstierk.*, 1976a, Bd. 18, p. 62-77.
- 232 Belkaniya G.S., Tatojan S.H. Electrocardiographic analysis of orthostatic reactions in rhesus monkeys // *Z. Versuchstierk.*, 1976b, Bd.18, p.247-263.
- 233 Belkaniya, G.S., Dilenyan, L.R., Konkov, D.G. *et al.* An anthropogenic model of cardiovascular system adaptation to the Earth's gravity as the conceptual basis of pathological anthropology. *J Physiol Anthropol* **40**, 9 (2021).  
<https://doi.org/10.1186/s40101-021-00260-2>
- 234 Bergman St. A., Hoffler G. M., Johnson R. L. Evolution of the electromechanical properties of the cardiovascular system.— In: Proc. of the Skylab Life Sci. Sympos., 1974, vol. 2, p. 255—283.
- 235 Berry Ch. A. Status report on space medicine in the United States.— *Aerospace Med.*, 1969, vol. 40, p. 762—769.
- 236 Berry Ch. A. Summary of medical experience in Apollo-7 through 11 manned spaceflights.— *Aerospace Med.*, 1970, vol. 41, p. 500—519.
- 237 Berry Ch. A. Medical results of Apollo-14 implication for longer duration space flight,— In: XXII Intern. Astronaut. Congr. Brussels, 1971.
- 238 Berry Ch. A., Catterson A. D. The final Gemini summary conference publication, 1967. 51 p.
- 239 Bourne G. (ed.) *The Rhesus monkey. Vol. 1: Anatomy and Physiology/ Ed. G.Bourne.* - New York, 1975. - 420 p.
- 240 Budelmann B. U. Equilibrium systems in molluscs.— In: Structure and function of proprioception and invertebrates. L., 1976, p. 526—566.
- 241 Buspy D. E. A prospective look at medical problems from hazards of space operations.— *Space Life Sci.*, 1968, vol. 4, N 2/3, p. 157—427/
- 242 Cann C, Harry P., Genet K at all. Comparison of vertebral and peripheral mineral losses in diffuse osteoporosis in monkeys. - *Radiology*, 1980, v.134, №2, p.525-529.
- 243 Cherverud J.M., Dow M.M., Leutenegger W. The quantitative assessment of phylogenetic analyses: Sexual dimorphism in body weight among primates. - *Evolution*, 1985, 39, №6, p.1335-1351.
- 244 Dietlein L. F. Skylab: A beginning.— In: Proc. of the Skylab Life Sci. Sympos.. 1974, vol. 2, p. 369—388.
- 245 Ellis L. B., Haynes F. W. Postural hypotension with particular reference to its occurrence in disease of the antral nervous system.— *Arch. Intern. Med.*, 1936, vol. 58, N 5, p. 773—798.
- 246 Fischer C J., Johnson Ph. C, Berry Ch. A. Red blood cell mass and plasma volume changes in manned space-flight.— *J. Amer. Med. Assoc.*, 1967. vol. 200, p. 579—583/
- 247 Foley J.P. First year development of a rhesus monkey (*Macaca mulatta*) reared in isolation. - *J. Genet. Psychol.*, 1934, 45, p. 39-105.
- 248 Foodeen J., Iror R.J. Growth curves, dental emergence norms and supplementary morphological observations in known – age captive orang-utans. - *Amer. J. Primatol.*, 1983, v.5, №4, p.285-301.
- 249 Forsyth P.P., Rosenblum M.A. A restraining device and procedure for continuous blood pressure recording in monkeys. – *J. Exp. Behav.*, 1964, v. 7, p.367-368.
- 250 Forsyth R.P., Baireuther R. Systemic arterial blood pressure and pulse rate in chronically restrained rhesus monkey. – *Am. J. Physiol.*, 1967, v.212, p.1461-1463.
- 251 Forsyth R.P., Nies A.S., Wyler P., Neutze J., Melmon K.L. Normal distribution of cardiac output in the unanesthetized restrained rhesus monkey. - *J. Appl. Physiol.*, 1968, v. 25, N6, p.736-741.
- 252 Forsyth R.P., Hoffbrand B.I., Melmon K.L. Redistribution of cardiac output during hemorrhage in the unanesthetised monkey. - *Circulation research*, v. 27, Sept., 1970, p.311-320.

- 253 Gavan J.A. Growth and development of the chimpanzee; a longitudinal and comparative study. – *Human Biol.*, 1953, v.25, p.93-143.
- 254 Gauer O. H. Selected features of reflex volume control and their possible bearing on physiological changes in the weightless condition.— In: 4th Intern. Symp. on basic environmental problems of man in space. Yerevan, 1971, p. 71—73.
- 255 Gernandt D.E. Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation // *J. Neurophysiol.*, 1949, 12(3), pp. 173-184. doi: 10.1152/jn.1949.12.3.173.
- 256 Gluckman P., Beedle A., Buklijas T., Low F., Hanson M. Principles of Evolutionary Medicine, Second edition. Oxford University Press, 2016a. – 376 pp.
- 257 Goy R.W., Bridson W.E., Robinson J.A. Puberty in the rhesus male (Abstract only). – *Jut. J. Primatol.*, 1982, p.3-288.
- 258 Grunspan D.Z., Nesse R.M., Barnes M.E., Brownell S.E. Core principles of evolutionary medicine: A Delphi study // *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2018 (1), pages 13–23.
- 259 Hahn P. M, Hoshizaki T., Adey W. R. Circadian rhythms of the *Macaca ne-mestrina* monkey in Biosatellite III.—*Aerospace Med.* 1971, vol. 42, X 3, p. 295—304.
- 260 Hartley J., Adey W. R. Sleep and wake states in the Biosatellite III monkey: visual and computer analysis of telemetered electroencephalographic data from earth orbital flight.— *Aerospace Med.*, 1971, vol. 42, N 3, p. 304—313.
- 261 Hartman C.G. Studies in the reproduction of the monkey (*Macaques rhesus*), with special reference to menstruation and pregnancy. - *Contr. Embryol., Carneg. Justn*, 1932, 23, p.1-162.
- 262 Hayama S., Preuschoft H., Gunther M.M. Curvature of the Japanese macaque vertebral column in the acquisition process of bipedalism. - *Prim. Rep*, 1983.
- 263 Hayama S. Lumbar lordosis, spinal compensatory curvature found in Japanese macaques trained for the acquisition of bipedalism. - Department of Anatomy, Kansai Medical University Moriguchi, Osaka 570, Japan (Рукопись), 1986a.
- 264 Hayama S. Spinal compensatory curvature found in Japanese macaques trained for the acquisition of bipedalism. - *Сэйге, J. Growth*, 1986b, 25, N4, p.161-178.
- 265 Henry J., Pearce I. The possible role of cardiac atrial stretch receptors in the induction of changes in urine flow.—*J. Physiol.*, 1956, vol. 131, p. 572.
- 266 Henry J., Gauer O., Sieker O. The effect of moderate changes in blood volume on left and right atrial pressures.—*Circulat. Res.*, 1956a, vol. 4, p. 91.
- 267 Henry J., Gauer O., Reeves J. Evidence of the atrial location of receptors influencing urine flow.— *Circulat. Res.*, 1956b, vol. 4, p. 85.
- 268 Hobson W.C., Winter J.S.D., Reyes, F. I., Fuller, G. B. & Faiman, C. Nonhuman primates as models for studies on puberty. - In: Serio M., Martini L. (ed.): "Animal Models in Human Reproduction". - New York: Raven Press, 1980. - 409 p.
- 269 Hollan S. R. Some new aspects of nerve resection anemia.— In: *Proc. VIII Europ. Congr. Haematol.* Basel; New York, 1962, p. 291—303.
- 270 Hollan S. R. Uber die neural Regulation der Blutzellen.— *Folia haematol.*, 1963, vol. 80, N 2, p. 138—152.
- 271 Ishida H. Climbing, bipedalism and anthropoid hind limb muscles. - *Antropologia contemporanea*. Abstracts of the VIII Intern. Congr. of Primatology, 1980, v.3, n.2, p.215.
- 272 Jamada K., Sakamoto K., Sato J. Study of intervertebral disc Hernation in bipedal rats. - *Tokushima Journal of Experimental Medicine*, 1960, v.7, p.93-103.
- 273 Johnson R. L. Prolonged space missions.— In: Fourth intern, symp. basic environm. problems of man in space. Yerevan, 1971, p. 3.
- 274 Johnson P. C, Driscoll T. B., Le Blance A. D. Blood volume changes.— In: *Proc. of the Skylab Life Sci. Symp.*, 1974, vol. 2, p. 69—79.
- 275 Krise G.M., Wald N. Normal blood picture of the *Macaca mulatta* monkey. - *J. Appl.*

- Physiol., 1958, v.12, p.482-484.
- 276 Kuffler S. W., Hunt C. C. Mammalian small-nerve fibers: a system for efferent nervous regulation of muscle spindle discharge.— Res. Publ. Nerv. Ment. Dis., 1952, vol. 30, p. 24—47.
- 277 Kunes J., Demin A.N., Jelinek J., Capek K., Belkaniya G.S. Stress Hypertension in monkeys // Physiol. Bohemoslov.,1990,vol.39,N5,p.417-423.
- 278 Leach C. S., Rambaut P. C. Biochemical responses of the Skylab crewmen.— In: Proc. of the Skylab life sci. Sympos.. 1974, vol. 2, p. 1—28.
- 279 Lake C. Relationship of sympathetic nervous system tone and blood pressure,—Nephron, 1979, vol. 23, N 2—3, p. 84—90.
- 280 Lamb L. E. An assessment of the circulatory problem of weightlessness in prolonged space flight.— Aerospace Med.. 1964, vol. 35, N 5. p. 413— 419.
- 281 Lashley K.S., Watson J.B. Notes on the development of a young monkey. - J. Anim. Behav., 1913, 3, p. 114-139.
- 282 Lindergart B., Lindholm T., Narevsten Y. Bone mineral mass evaluation using two different commercial systems. - In: Proc. Symposium on Bone. Mineral Determination, Stockholm-Studvik, AE-489, 1974, p.111-120.
- 283 Makita T., Anjiki T., Goto H., Hakoi K., Hirabara K., Ishida T., Kakazu H., Mochizuki S., Ozaki K., Sagara E., Saito Y., Shimouchi T., Sone K., Tominaga M., Tsuzuki Y. and Watanabe M. Body and organ weights and the length of intestine of Japanese monkey (*Macaca fuscata*) II. - The Yamaguchi J. of Vet. Med., 1987, No 12, p. 97-100.
- 284 Median J. P., Racier R. D. Cardiovascular observations of the *Macaca ne-mestrina* monkey in Biosatellite III.—Aerospace Med., 1971, vol. 42, N 3, p. 323—336.
- 285 Myers J.H., Blackwell Z.H. Cardiovascular physiology and fluid volume studies in the baboon. - In: Second International Congress of Dermatology. Abstracts of scientific papers. Yerkes Regional Research. Center Emory University. Atlanta, Georgia, USA, 1-3, 1968, p.19.
- 286 Pace N. Electrolyte and metabolic problems of weightlessness.— Physiologist, 1973, vol. 16, N 2, p. 212— 224.
- 287 Robbins W.J, Brody S, Hogan A.G, Jackson, C. M. & Greene, C. W. Changes in body proportions from the 2nd fetal mo to adulthood. In: Growth. New Haven: Yale University Press, 1928.
- 288 Scammon R.E. The Growth of the Human Reproductive System. - In: Second International Congress for Sex Research. Ed. A.W. Greenwood. - London, 1930, p.118-123.
- 289 Schultz A.N. Fetal growth and development of the Rhesus monkey. - Contr. Embriol. Carneg. Just., 1937, 26, p.71-97.
- 290 Schultz A.N. Postembryonic age changes. - In: Primatologie. Handbuch der Primatenkunde, 1956, 1, p.887-964.
- 291 Schultz A.N. Age changes in primates and their modification in man. - Jn. Tanner JH (ed): "Human Growth". - Oxford: Pergamon, 1960, p.1
- 292 Schultz A.N. The Life of Primates. - New York: Universe Books, 1969. - 230 p.
- 293 Singh B., Chakravarti R.N., Chuttani P.N., Wahi P.L. Electrocardiographic studies in rhesus monkey. - J. Appl. Physiol., 1970, v.28, p.346-349.
- 294 Smith C., Ansevin A. Blood pressure of the normal rhesus monkey.- Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1957, v.96, N2, p.428-432.
- 295 Smith A. W., Casey H. W., La Croix J. T., Johnson D. K.. Acute bloat syndrome (gastric dilatation) in *Macaca mulatta*.— J. Amer. Med. Assoc., 1969, vol. 155. N 7, p. 1241 – 1244.
- 296 Spade A. A., Krasnow W. D. Exploratory study of man's self-locomotion capabilities with a space suit in lunar gravity. NASA TN D-2641 / Tech Note U S Natl Aeronaut Space Adm, 1966 May;1-15.
- 297 Stone P. W. Man's motor performance including acquisition of adaptation effects in



- reduced gravity environment.— In: IV Intern. Man-in-Space Symp. Yerevan, 1971, p. 96—97.
- 298 Tanner J.M. Growth at Adolescence. - Sec. Edition, Oxford: Blackwell, 1962. - 294 p.
- 299 Tanner J.M. Education and Physical Growth. Second Edition. - New York: International Universities Press, 1964 - 315 p.
- 300 Thornton W. E., Hofjter G. W., Rum-mel J. A. Anthropometric changes and fluid shifts.— In: Proc. of the Skylab Life Sci. Sympos., 1974, vol. 2, p. 211—232.
- 301 Turner A. E., Cowey A. Bloat syndrome in captive rhesus monkeys: report of twelve cases.— J. Inst. Anim. Techn., 1971, vol. 22. N 4, p. 181 — 186.
- 302 Vandenberg J.C. Hormonal basis of sex skin in male rhesus monkeys. - Gen. comp. Endocrinol., 1965, p.5-31.
- 303 Van Wagenen G. Maturity induced by testosterone in the young male monkey. - Fed. Proc, 1947, p. 6:219.
- 304 Van Wagenen G., Simpson M.E. Testicular development in the rhesus monkey. - Anat. Rec., 1954, p.118-231.
- 305 Van Wagenen G., Catchpole H.R. Physical growth of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). - Amer. J. Phys. Anthropol., 1956, p.19-245.
- 306 Varki A. Nothing in medicine makes sense, except in the light of evolution // Journal of Molecular Medicine, 2012, vol. 90, Issue 5, pp 481–494.
- 307 Walter D. O., Berkhout J. I., Buch-ness R. et al. Digital computer analysis of neurophysiological data from Biosatellite III.— Aerospace Med., 1971, vol. 42, N 3, p. 314—321.
- 308 Watts E.S., Gavan J.A. Postnatal growth of nonhuman primates: The problem of the adolescent spurt. - Hum. Biol., 1982, p.54-97.
- 309 Watts E.S. Adolescent growth and development of monkeys, apes and humans. - In: Nonhuman Primate Models for Human Growth and Development, Alan R. Lisa., Inc., 1985, p.41-65
- 310 Williams George C.; Nesse Randolph M. The Dawn of Darwinian Medicine // The Quarterly Review of Biology, 1991, vol. 66, No. 1, pp. 1-22.
- 311 Wortz E. C, Prescott E. J. Effect of subgravity traction simulation on the energy costs of walking.— Aerospace Med., 1966, vol. 37, N 12, p. 1217—1222.
- 312 Yungers W.L. Implications of quadriceps femora's function in nonhuman primates: A comparative electromyographic analysis. - Antropologia contemporanea. Abstracts of the VIII Intern. Congr. of Primatology, 1981, v.3, N2, p.218.