

УДК 612.7:616.7
ББК 28.707.3+54.18
М71

HUMAN LOCOMOTION:
THE CONSERVATIVE MANAGEMENT
OF GAIT-RELATED DISORDERS

by Thomas C. Michaud

Copyright © 2011, by Thomas C. Michaud

Все права защищены. Книга или любая ее часть не может быть скопирована, воспроизведена в электронной или механической форме, в виде фотокопии, записи в память ЭВМ, репродукции или каким-либо иным способом, а также использована в любой информационной системе без получения разрешения от издателя. Копирование, воспроизведение и иное использование книги или ее части без согласия издателя является незаконным и влечет уголовную, административную и гражданскую ответственность.

Научно-популярное издание

АНАТОМИЧЕСКИЕ ПОЕЗДА

Мишо Томас С.

ЛОКОМОЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

**Протокол обследования, оценка, лечение
и профилактика травм, связанных с циклом походки**

Главный редактор Р. Фасхутдинов
Руководитель медицинского направления О. Шестова
Ответственный редактор О. Ключникова
Научный редактор А. Кибзий
Литературный редактор К. Буравов
Художественный редактор Е. Анисина
Компьютерная верстка С. Терентьева
Корректоры Н. Шахмарданова, Ю. Дорогова

Страна происхождения: Российская Федерация
Шығарылған елі: Ресей Федерациясы

ООО «Издательство «Эксмо»
123308, Россия, город Москва, улица Зорге, дом 1, строение 1, этаж 20, каб. 2013.
Тел.: 8 (495) 411-68-86.

Home page: www.eksmo.ru E-mail: info@eksmo.ru

Өндіруші: «ЭКСМО» АҚБ Баспасы,

123308, Ресей, қала Мәскеу, Зорге көшесі, 1 үй, 1 ғимарат, 20 қабат, офис 2013 ж.
Тел.: 8 (495) 411-68-86.

Home page: www.eksmo.ru E-mail: info@eksmo.ru

Тауар белгісі: «Эксмо»

Интернет-магазин: www.book24.ru

Интернет-магазин: www.book24.kz

Интернет-дүкен: www.book24.kz

Импортер в Республику Казахстан ТОО «РДЦ-Алматы».

Қазақстан Республикасындағы импорттаушы «РДЦ-Алматы» ЖШС.

Дистрибьютор и представитель по приему претензий на продукцию,
в Республике Казахстан: ТОО «РДЦ-Алматы»

Қазақстан Республикасында дистрибьютор және өнім бойынша арыз-талаптарды

қабылдаушының өкілі «РДЦ-Алматы» ЖШС,

Алматы қ., Домбровский көш., 3-а, литер Б, офис 1.

Тел.: 8 (727) 251-59-90/91/92; E-mail: RDC-Almaty@eksmo.kz

Өнімнің жарамдылық мерзімі шектелмеген.

Сертификация туралы ақпарат сайтта: www.eksmo.ru/certification

Сведения о подтверждении соответствия издания согласно законодательству РФ
о техническом регулировании можно получить на сайте Издательства «Эксмо»
www.eksmo.ru/certification

Өндірген мемлекет: Ресей. Сертификация қарастырылмаған

Мишо, Томас С.

М71 Локомоция человека : протокол обследования, оценка, лечение и профилактика травм, связанных с циклом походки / Томас С. Мишо ; [перевод с английского К. Мищенко]. — Москва : Эксмо, 2022. — 480 с. : ил. — (Анатомические поезда).

ISBN 978-5-04-115714-2

В течение года более 1,9 миллиона бегунов ломают по крайней мере одну кость, и примерно 50% из них получают травмы, которые навсегда лишают их возможности участвовать в спортивных состязаниях. Несмотря на широкое распространение травм, связанных с движением, большинство практикующих врачей продолжают полагаться на устаревшие и неэффективные протоколы лечения с упором на пассивные вмешательства, такие как противовоспалительные препараты и полное исключение активности больной конечности. Эта книга о движении человека, содержащая более 1000 ссылок и 530 подробнейших иллюстраций, предлагает логический подход к обследованию, оценке, лечению и профилактике травм, связанных с циклом походки.

УДК 612.7:616.7
ББК 28.707.3+54.18

ISBN 978-5-04-115714-2 © Мищенко К., перевод на русский язык, 2021
© Оформление. ООО «Издательство «Эксмо», 2022

12+

book 24.ru

Официальный
интернет-магазин
издательской группы
"ЭКСМО-АСТ"

ЧИТАЙ
ГОРОД

ПРИСОЕДИНЯЙТЕСЬ К НАМ!



eksmo.ru

Мы в соцсетях:

f eksmolive

vk eksmo

o eksmolive

+ eksmo.ru

o eksmo_live

o eksmo_live

ISBN 978-5-04-115714-2



9 785041 115714 2 >

В электронном виде книги издательства вы можете
купить на www.litres.ru

ЛитРес:
один клик до книги



ПРЕДИСЛОВИЕ

Изначально предполагалось, что данный текст станет обновленной версией моей первой книги «*Ортезы для стоп и другие формы консервативного ухода за стопами*», которая была опубликована William&Wilkins еще в 1993 году. Поскольку сам процесс описания и иллюстрирования ортезов для стоп был достаточно трудоемким и времязатратным, я планировал исключительно обновить ссылки и добавить несколько новых иллюстраций. Это заняло бы не более 6 месяцев. Однако каким-то образом простое обновление постепенно переросло в расширенную версию, а расширенная версия, в свою очередь, медленно, но верно превратилась в полностью переписанную книгу. Прежде чем я осознал это, я потратил на написание и иллюстрирование «*Локомоции человека*» почти 3000 часов.

Сейчас, оглядываясь назад, я понимаю, что с самого начала знал: «обновление» превратится в совершенно новую книгу — поскольку та информация, которую я пересматривал, была слишком увлекательной. В то время, когда я писал «*Ортезы для стоп*», наука об анализе походки представляла собой двухмерную оценку движения во фронтальной плоскости, происходящего между задней частью стопы и ногой; как было доказано позже, эти движения плохо коррелировали с истинными трехмерными движениями и, соответственно, едва ли обладали какой-либо клинической ценностью. Получавшиеся в результате этого протоколы лечения, основанные на двухмерных оценках фронтальной плоскости, также оказались весьма ограниченными: так, например, ошибочно предполагалось, что ортопедические подкладки способны исправить неправильное выравнивание костей между пяткой и ногой.

За последние 15 лет исследователи разработали и существенно усовершенствовали доступные методы визуализации. Проводя оценку трехмерного движения после хирургического встраивания металлических шариков, штифтов и / или стержней в различные кости нижней конечности и таза, исследователи теперь могут

более точно оценить трехмерные паттерны движения, присущие каждому этапу цикла походки. Использование интракорткальных штифтов в качестве золотого стандарта для оценки движения способствовало разработке менее инвазивных методов трехмерной визуализации, которые в настоящее время доступны в клинической практике. Впервые в истории исследователи могут оценить эффективность конкретного лечебного вмешательства, наблюдая за влиянием этого вмешательства на модели трехплоскостного движения *in vivo*.

Многим специалистам сложно принять эти исследования, поскольку 3-мерный анализ движений постоянно приводит к выводам, которые опровергают давние клинические убеждения. Например, многочисленные высококачественные трехмерные анализы движений подтвердили, что ортопедические приспособления не всегда изменяют движение, манипуляции с позвоночником не способствуют изменению положения смещенных позвонков, а методы классификации стопы, сопоставляющие выравнивание передней части стопы с патологическим движением, не работают. С другой стороны, трехмерные исследования движений доказали, что боль в ретропателлярной области с большей вероятностью вызвана слабостью мышц тазобедренного сустава, нежели связана с внутренней слабостью четырехглавой мышцы и/или смещением костей самого колена. В результате были разработаны высокоэффективные протоколы лечения, нацеленные на мышцы-разгибатели/отводящие мышцы бедра, что привело к значительному увеличению эффективности лечения болей в ретропателлярной области.

Определенного прогресса достигли и лаборатории. В то время как 20 лет назад наиболее предпочтительными лечебными вмешательствами при травмах мягких тканей являлись инъекции кортикостероидов, нестероидные препараты и иммобилизация, сегодня анализ ремоделирования фибробластов с помощью электронных

Локомоция человека

микроскопов подтверждает, что реабилитационные укрепляющие упражнения более эффективно восстанавливают сухожилия и мышцы, чем кортизон, НПВП¹ и отдых. Использование для восстановления сухожилий упражнений с сопротивлением постепенно вытесняет популярные, но неэффективные протоколы фармакологического лечения. Применяя новейшие технологии,

современные исследователи лишь подтверждают то, что имеющие опыт консервативных вмешательств практики знали на протяжении многих десятилетий: практическая мануальная терапия, ортопедия и реабилитационные упражнения предоставляют недорогие, эффективные, долгосрочные решения для большинства травм, связанных с походкой.

¹ Нестероидные противовоспалительные препараты. — *Прим. науч. ред.*

БЛАГОДАРНОСТИ

Финальный вариант этой книги не похож на исходный черновик. Моя склонность к неправильно построенным сложным предложениям, заключенным в скобки вводным фразам, «расщепленным инфинитивам» и абзацам из трех страниц делала черновик этой книги почти нечитаемым. К счастью, благодаря помощи нескольких моих коллег, мне все же удалось преобразовать этот невразумительный «шероховатый» вариант в окончательный текст. В частности, неоценимый вклад как в синтаксис, так и в технические данные внесли Джордж ДеФранка, Сет Бурстейн и Рекс Байрд. Я также особенно признателен Мэтту Дилно и Деб Милберн, которые помогли мне найти большую часть из 3000 журнальных статей, необходимых для завершения этой книги. Мэтт, ортопед из Австралии, ставший мне близким другом, знает клиническую биомеханику лучше, чем кто-либо из моих знакомых, и дал бесценные указания как в отношении общего содержания книги, так и в отношении тех глав, которые посвящены ортопедии и обувному «снаряжению». И наконец, что немаловажно: я хотел бы поблагодарить мою жену Кари, которая не только позировала почти для всех иллюстраций, но и организовала макет страницы, и даже помогала мне обводить чернилами многие из карандашных рисунков, когда я отставал от графика. Кари удалось превратить этот утомительный процесс написания книги и создания иллюстраций в удивительно приятное занятие.

Содержание

Предисловие	3
-------------	---

Благодарности	5
---------------	---

Глава 1. Эволюция бипедализма	11
-------------------------------	----

Sahelanthropus tchadensis (Сахелантроп чадский)	16
Ardipithecus ramidus (Ардипитек рамидус)	17
Australopithecus anamensis (Австралопитек анамский)	20
Australopithecus afarensis (Австралопитек афарский)	21
Australopithecus garhi (Австралопитек гархи)	25
Australopithecus africanus (Австралопитек африканский)	25
Paranthropus robustus (Парантроп «массивный»)	25
Homo rudolfensis (Человек рудольфский)	26
Homo habilis (Человек умелый)	27
Homo ergaster (Человек работающий)	28
Homo georgicus (Дманисский гоминид)	28
Homo erectus (Человек прямоходящий)	28
Homo floresiensis (Человек флоресский)	30
Homo antecessor (Человек-предшественник)	31
Homo heidelbergensis (Человек гейдельбергский)	32
Homo neanderthalensis (Человек неандертальский)	32
Homo sapiens (Человек разумный)	33

Глава 2. Структурная и функциональная анатомия	37
--	----

Плоскости движения	38
Функциональная анатомия	42
Межфаланговые суставы	43
Плюснефаланговые суставы	43

Первый луч	45
Второй, третий и четвертый лучи	45
Пятый луч	46
Поперечный сустав предплюсны	46
Подтаранный сустав	50
Голеностопный сустав	54
Межберцовые суставы	56
Коленный сустав	59
Тазобедренный сустав	67
Таз	74
Позвоночник	81
Мышечная эффективность и взаимодействие сил	88
Глава 3. Идеальные движения цикла походки	109
Краткое описание цикла походки: статичная опора	116
Движения в фазе опоры: этап контакта	117
Середина фазы опоры	131
Этап продвижения вперед	138
Движения в фазе переноса	145
Краткое резюме по теме «Функции мышц в цикле походки: большая ягодичная мышца»	149
Мышца, выпрямляющая позвоночник	149
Средняя ягодичная мышца	150
Малая ягодичная мышца	150
Напрягатель широкой фасции бедра	150
Подзвдошно-поясничная мышца	150
Портняжная мышца	150
Приводящие мышцы	151
Мышцы задней поверхности бедра	151
Четырехглавая мышца бедра	151
Подколенная мышца	151
Передняя большеберцовая мышца, длинный разгибатель большого пальца стопы, длинный разгибатель пальцев стопы и третья малоберцовая мышца	152

Задняя большеберцовая мышца, длинный сгибатель пальцев стопы и длинный сгибатель большого пальца стопы	152
Икроножная и камбаловидная мышцы	153
Длинная и короткая малоберцовые мышцы	153
Мышца, отводящая большой палец стопы, и мышца, приводящая большой палец стопы	154
Короткий сгибатель большого пальца стопы и короткий сгибатель пальцев стопы	157
Межкостные мышцы и червеобразные мышцы	162
Краткое резюме факторов, связанных с улучшением экономии при беге	163
Бег на длинные дистанции	163
Спринт	164
Глава 4. Нарушения в цикле походки	169
Тенденции развития выравнивания нижних конечностей	169
Выравнивание в горизонтальной плоскости	169
Выравнивание во фронтальной плоскости	179
Развитие медиальной продольной арки стопы	184
Выравнивание головок плюсневых костей	209
Различие в длине плюсневых костей	218
Разница в длине конечностей	222
Чрезмерная мобильность	229
Минимальные диапазоны движения, необходимые для походки без компенсаций	236
Минимальные диапазоны	237
Лечение при ограниченном движении	244
Нейромоторная координация и сила	281
Глава 5. Анализ биомеханики	315
Обследование в положении лежа на спине	315
Обследование в положении лежа на животе	322
Обследование в положении сидя	326
Обследование в положении стоя	327
Обследование в динамике	342

Глава 6. Ортопедические стельки для стоп	349
Механизм действия	349
Способы создания слепка ортопедической стельки	354
Лабораторная подготовка и изготовление ортопедической стельки	360
Модификация позитивной модели	360
Ортопедические подпорки	362
Ортопедические каркасы	369
Ортопедические дополнения	372
Техники изготовления в кабинете	377
Выдача ортопедических стелек	379
Решение ортопедических проблем	380
Специфические проблемы: возможные причины и способы коррекции	380
Глава 7. Обувь	387
Глава 8. Протоколы лечения	401
Тендинит ахиллова сухожилия	402
Сесамоидиты	406
Метатарзалгия и стрессовые переломы плюсневых костей	407
Разрыв подошвенной пластины	408
Межпальцевой неврит	409
Hallux abductovalgus	410
Hallux limitus и hallux rigidus	411
Боль в пятке	413
Тендинит задней большеберцовой мышцы	417
Растяжение латеральных связок голеностопного сустава	420
Импинджмент-синдром переднемедиальной части голеностопного сустава	426
Компартмент-синдромы ноги	428
Медиальный большеберцовый стресс-синдром	429
Стрессовые (усталостные) переломы	431
Пателлофemorальный болевой синдром	435
Тендинит надколенника	440

Содержание

Синдром подвздошно-большеберцового тракта	443
Боль в медиальной части колена	446
Тендинит подколенной мышцы	447
Растяжения мышц задней поверхности бедра	449
Болевой синдром большого вертела	455
Боль в передней части тазобедренного сустава и в паховой области	457
Растяжение приводящих мышц бедра	461
Заболевания поясницы	465
Предметный указатель	477

Эволюция бипедализма

Процесс хождения на двух ногах является нестабильной формой передвижения. Достаточно понаблюдать за попыткой любого малыша сделать несколько шагов — и вы поймете всю сложность этой задачи. Кроме того, это достаточно необычный способ перемещения: из более чем 4000 видов млекопитающих, существующих на Земле на сегодняшний день, лишь один ходит в вертикальном положении (1). Даже Платон прокомментировал удивительную природу той формы передвижения, которую мы предпочитаем, назвав людей единственными «двуногими, лишенными оперения».

В 1871 году Чарльз Дарвин заявил, что именно передвижение на двух ногах является той определяющей чертой, которая отделяет человека от наших предков-обезьян (2). Дарвин предположил, что именно переход к ходьбе на двух ногах освободил наши руки, тем самым позволив нам использовать инструменты, что, в свою очередь, создало предпосылки для быстрого увеличения мозга. Эта линия рассуждений согласуется и с позицией современных антропологов, таких как Мэри Лики (3), которая утверждает, что передвижение на двух ногах «освободило руки для бесчисленных возможностей: ношения предметов, изготовления инструментов, сложных манипуляций <...> эта новая свобода передних конечностей бросила определенный вызов. И мозг увеличился, чтобы принять его. Так сформировалось человечество».

Согласно классической теории эволюции бипедализма, произошедшее примерно 2,5 миллиона лет назад смещение тектонических плит вызвало быстрое глобальное похолодание, которое быстро превратило некогда густые леса восточной Африки в открытые луга саванны. Поскольку источники пищи стали более удаленными друг от друга, нашим четверногим предкам пришлось подняться в вертикальное положение и пойти. Теоретически, именно такая новая форма передвижения позволяла ранним гоминидам осматривать высокие травы саванны и преодолевать большие расстояния в поисках пищи.

Проблема этой «гипотезы саванны» состоит в том, что недавние открытия указывают на неверность выбранного временного промежутка. В 2001 году группа французских и кенийских

палеонтологов объявила об обнаружении многочисленных экземпляров гоминида возрастом около 6 миллионов лет, которого они назвали *Orrorin tugenensis* — *Оррорин тугененсис* (4). Бедренная кость этого раннего гоминида, обнаруженного на холмах Туген в Кении, была удивительно похожа на кость человека: у нее даже была бороздка для наружной запирающей мышцы на задней стороне шейки бедренной кости. Такая бороздка присутствует лишь у двуногих животных, что подтверждает тот факт, что *Orrorin*, скорее всего, ходил в вертикальном положении (рис. 1.1). В 2002 году группа палеонтологов во главе с Майклом Брюне (5) представила недавно обнаруженный череп гоминида, возрастом около 7 миллионов лет, которого они назвали *Sahelanthropus tchadensis* — Сахелантроп чадский (в честь региона в Африке, где были обнаружены останки этих ископаемых). Хотя никаких других останков обнаружено не было, череп этого гоминида обладал центрально расположенным большим затылочным отверстием, что явно свидетельствует о том, что *Sahelanthropus* был «заядлым двуногим»: у двуногих большое затылочное отверстие расположено центрально, поскольку голове приходится балансировать на вертикально расположенном шейном отделе позвоночника. Это контрастирует почти со всеми четверногими, которые ходят с опущенными головами и обычно обладают большим запирающим отверстием, смещенным кзади. Таким образом, открытие *Sahelanthropus tchadensis* в Африке сдвигает истоки передвижения на двух ногах с 4 миллионов лет назад до как минимум 7 миллионов. Это означает, что ранние гоминиды были двуногими примерно за 4 миллиона лет до образования лугов саванны, за 5 миллионов лет до того, как наши освободившиеся руки стали выполнять манипуляции с инструментами и по крайней мере за 6 миллионов лет до значительного увеличения мозга. Таким образом, эти недавние открытия оставляют без ответа вопросы относительно тех причин, которые привели нас к прямохождению.

Очевидно, что переход к двуногой походке пошел нам на пользу, но что же заставило этих ранних гоминидов подняться на две ноги и сле-

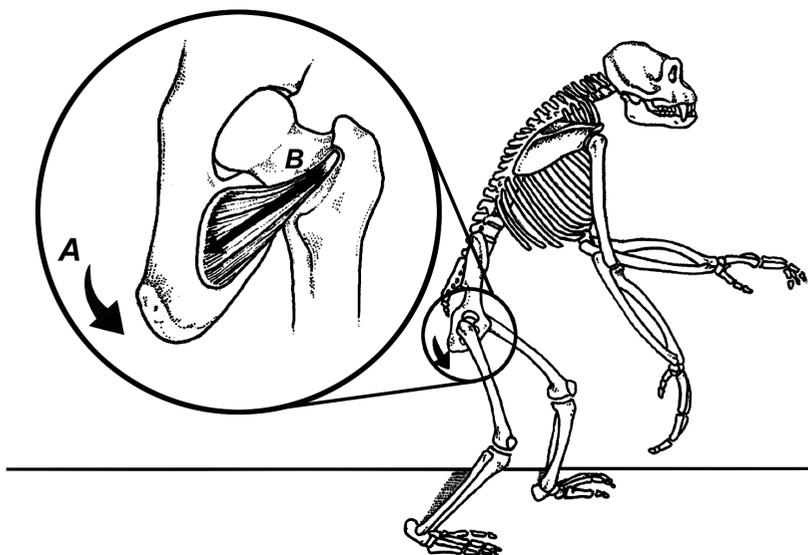


Рис. 1.1. В отличие от локомоции четвероногих, ходьба на двух ногах заставляет седалищную кость двигаться вниз и вперед (стрелка А), что значительно увеличивает растягивающее напряжение, приходящееся на сухожилие наружной запирающей мышцы там, где оно проходит по задней части шейки бедренной кости (В)

лать первые несколько шагов? Основные современные теории на этот счет можно свести к следующим объяснениям.

1) **Освобождение рук:** передвижение на двух ногах освободило руки, чтобы ранние гоминиды могли более эффективно переносить еду и/или потомство. Это снизило метаболические затраты на поиски пищи, поскольку теперь можно было переносить бóльшие количества еды на бóльшие расстояния. Однако, хотя это действительно стало чрезвычайно важным фактором в связи с увеличившимся временем на поиски пропитания из-за формирования лугов саванны, это едва ли дало бы существенное преимущество Сахелантропу, жившему 7 миллионов лет назад в густых лесах, где на поиски пищи уходило совсем немного времени.

2) **Улучшение зрения:** положение стоя в вертикальном положении увеличивает зрительный диапазон, позволяя сделать эффективнее поиски пищи и/или наблюдение за хищниками. Однако опять же: это было важным фактором после появления лугов саванны, но не 7 миллионов лет назад, когда *toumai* и *orrorin* обитали в густых лесных джунглях.

3) **Акватическая теория:** первоначально описанная Алистером Харди, а затем популяризованная Элейн Морган (6). Эта теория утверждает, что ранние гоминиды стали двуногими в характеризующейся относительной невесомостью водной среде. Они подтверждают эту теорию наблюдениями о том, что, в отличие от большинства млекопитающих, люди лишены волос и обладают тол-

стым слоем подкожного жира, который необходим для плавучести и теплоизоляции в водной среде. Они также отмечают, что во время родов лишь у человека потомство проходит по вагинальному каналу головой вперед, что делает рождение на земле опасным. Несмотря на то, что в популярной прессе данная теория все еще представлена как действительная, практически все аспекты теории водных ресурсов были отклонены (7).

4) **Теория демонстрации угрозы:** в 1974 году Р. Гатри предположил, что самые ранние гоминиды мужского пола использовали свои обнаженные пенисы в качестве «органа проявления угрозы», чтобы запугивать других соперников мужского пола (8). Хотя это действительно могло произойти с некоторыми из самых ранних гоминидов, в целом такая концепция кажется надуманной, и лишь немногие палеонтологи считают данную теорию обоснованной.

5) **Регулирование температуры:** ходьба в вертикальном положении уменьшает воздействие солнечного излучения на кожу, что позволяет увеличить дистанцию поисков пищи под полуденным тропическим солнцем. Хотя это не играло роли для самых ранних гоминидов (примерно 7 миллионов лет назад), начиная с 5 миллионов лет назад оно, скорее всего, обеспечило им значительное преимущество по сравнению с четвероногими обезьянами.

6) **Повышение эффективности:** эта теория предполагает, что переход от четвероногой походки к ходьбе на двух ногах был связан со сни-

жением затрат на передвижение, что позволяло экономить драгоценные калории и увеличить дистанцию для поиска пищи. Даже небольшое снижение метаболических затрат на локомоцию могло бы принести значительную пользу ранним гоминидам, поскольку сэкономленные калории можно было бы использовать для развития и/или размножения. Из всех предложенных теорий, теория повышения эффективности изучалась наиболее интенсивно, и, что удивительно, ранние исследования оказались безрезультатными.

В 1973 году Тейлор и Раунтри (9) провели анализ метаболической эффективности обученных молодых шимпанзе, когда те передвигались как на двух, так и на четырех ногах. Поскольку метаболические затраты на локомоцию у двух моделей походки были одинаковыми, авторы заявили, что повышение биомеханической эффективности не может быть фактором развития перемещения на двух ногах. В 1996 году Стюдель (10) проанализировал литературу, касающуюся противоречий в метаболической эффективности, и пришел к выводу, что из-за формы таза шимпанзе их центр тяжести смещен вперед, что заставляет их ходить в наклонном положении с преувеличенным сгибанием в тазобедренном и коленном суставах (рис. 1.2). Это крайне неэффективно, поскольку шимпанзе вынужден создавать усилие для продвижения вперед спереди от тазобедренного сустава, а не позади разогнутого бедра, как это делает человек. Опираясь на существенные различия в выравнивании скелета между шимпанзе и современными людьми, Стюдель (10) утверждает, что ранние гоминиды столкнулись бы с аналогичными проблемами и что энергетиче-

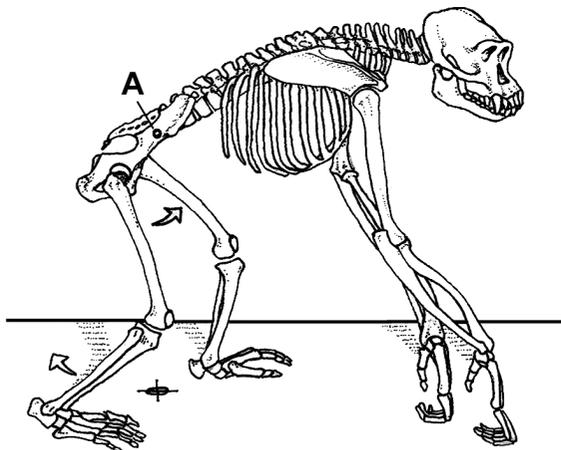


Рис. 1.2. В отличие от *Homo sapiens*, более длинный таз шимпанзе смещает их центр тяжести вперед (точка А), что заставляет их ходить с согнутыми бедрами и коленями (белые стрелки)

ческая эффективность не должна учитываться при обсуждении истоков бипедализма, поскольку «невозможно сравнивать столь разных по структуре ранних гоминидов и современных людей». Выводы Тейлора, Раунтри (9) и Стюделя (10) были подтверждены более поздними исследованиями Накацукаса и соавторов (11): они рассчитали метаболическую эффективность широкого круга приматов и продемонстрировали, что в любой ситуации бипедализм метаболически дороже, чем передвижение на четырех ногах.

Выступая в защиту возникшего благодаря перемещению на двух ногах увеличения эффективности, Сокол и соавторы (12) отмечают, что исследование Тейлора и Раунтри (9) было ошибочным, поскольку они изучали исключительно молодых шимпанзе (которые нередко менее эффективны, чем их взрослые собратья), в связи с чем авторам не удалось провести полный биомеханический анализ метаболических затрат при ходьбе на двух и на четырех ногах. В своем чрезвычайно подробном исследовании Сокол и соавторы (12) провели анализ затрат на локомоцию 5 взрослых шимпанзе (возрастом от 6 до 33 лет), после чего они потратили 4 месяца на обучение шимпанзе ходьбе на двух и на четырех ногах по беговой дорожке. При этом, на шимпанзе одевались маски, что позволяло измерить уровень потребления кислорода, а высокоскоростной видеоанализ производился с применением кинематических данных, рассчитанных путем движения между маркерами, помещенными на плечо, локоть, запястье, колени и голеностоп каждого шимпанзе. Путем экстраполяции информации, полученной из этих данных, была проведена оценка вращательного момента в суставах, а затем посчитан объем мышц, задействованных при каждом шаге, и проведено сравнение с общим количеством контактов при двуногой и четвероногой локомоции.

Используя изучение эффективности из других исследований, Сокол и соавторы (12) определили, что при усреднении между 5 шимпанзе ходьба на двух ногах была чуть более затратной, чем перемещение на четырех ногах. Однако более детальный анализ, сравнивающий двуногую и четвероногую локомоции у отдельных шимпанзе, показал, что у 3 шимпанзе бипедализм был более «дорогостоящим», у 2 шимпанзе затраты на локомоцию были одинаковы в обоих случаях, а у одного конкретного шимпанзе (33 лет, женского пола) затраты на перемещение на двух ногах были значительно ниже, чем при четвероногой локомоции. На самом деле, этот особенно эффективный шимпанзе

потреблял лишь 0,16 мл кислорода на килограмм на метр при ходьбе на двух ногах по сравнению с 0,29 мл кислорода при ходьбе на четырех ногах. Авторы пришли к выводу, что даже при условии, что наши ранние предки ходили с «согнутыми коленным и тазобедренным суставами», переход к ходьбе на двух ногах мог способствовать некоторой экономии энергии. Это, в свою очередь, наложило бы свой отпечаток на критический отбор в пользу ходьбы на двух ногах.

Споры о метаболической эффективности продолжались до октября 2009 года, когда журнал *Science* опубликовал результаты 15-летнего анализа гоминида *Ardipithecus ramidus* (Ардипитек рамидус, сокращенно «*Арди*»), жившего 4,4 миллиона лет назад. Этот важный гоминид жил более чем на 1 миллион лет раньше, чем Люси, и биомеханический анализ удивительно полного скелета *Арди* подтвердил, что она могла легко стоять на двух ногах и фактически была «двуногой» (рис. 1.3). Это открытие было весьма неожиданным, поскольку ученые предполагали, что 4,4 миллиона лет назад ходьба на двух ногах была лишь случайным явлением у наших предков-гоминидов и не являлась основным способом передвижения. Тот

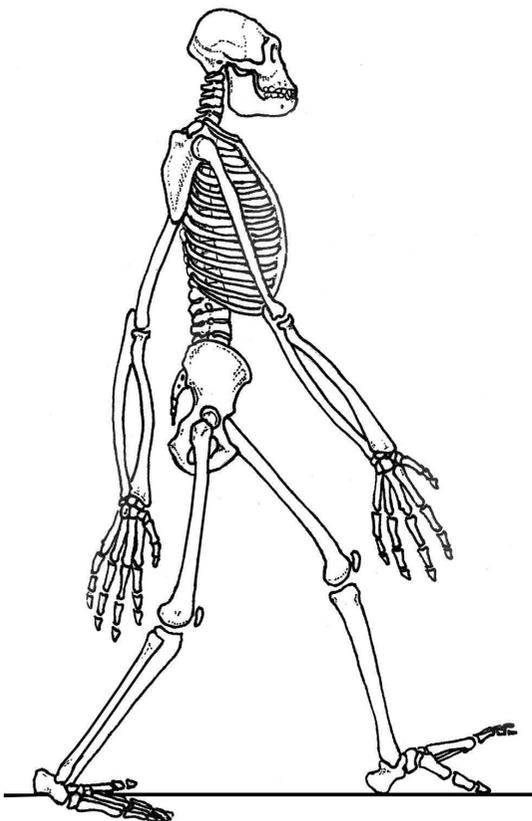


Рис. 1.3. *Ardipithecus ramidus*. Модифицировано и перерисовано с иллюстрации J. H. Matternes в *Science*. 2009; 326: 101.

факт, что *Арди* ходила вертикально, как обычное двуногое существо, заставил ученых поменять свой взгляд на нашего общего предка: до *Арди* эксперты предполагали, что чем дальше мы уходим вглубь эволюционного дерева, тем больше наши предки напоминают шимпанзе. Однако открытие *Арди* поменяло такое восприятие, поскольку ее скелет обладал неожиданным количеством черт, присущих современному человеку. Так, например, среди костей ее рук наблюдались удивительно короткие большие пальцы, короткие пястные кости и исключительно подвижные запястья, что подтверждало, что она не могла передвигаться по земле на костяшках пальцев рук. Стопа ардипитека также имела неожиданный вид: внешне она напоминала стопу шимпанзе, но ее меньшие плюсневые кости по своей функции больше походили на человеческие — они были короткими и чрезвычайно сильными, что позволяло *Арди* ходить с небольшим разгибанием в тазобедренном суставе в фазе толчка в походке.

Самое удивительное «скелетное» открытие, связанное с ходьбой на двух ногах, заключалось в том, что поясничный отдел *Арди* был настолько подвижен, что она могла выгнуть спину в лордоз,

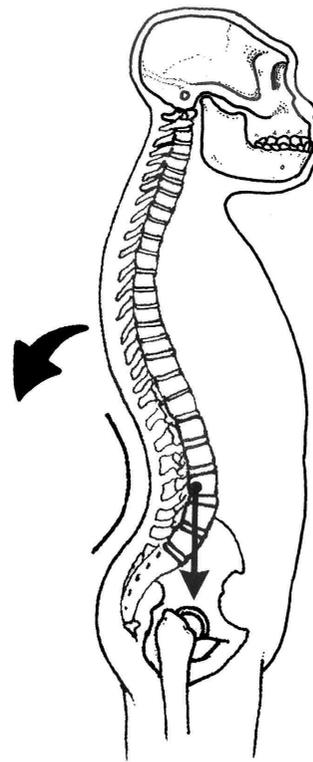


Рис. 1.4. За счет возможности разгибать поясничный отдел позвоночника в положение лордоза (стрелка), *Ardipithecus* способен уравновесить верхнюю часть тела над тазом, тем самым сводя к минимуму нагрузку на мускулатуру тазобедренного сустава и спины

тем самым эффективно сбалансировав вес верхней части своего тела над тазом. Способность к созданию лордоза в поясничном отделе позвоночника была необходима для улучшения метаболической эффективности, поскольку балансирование верхней части тела над тазом способствует заметному уменьшению вращательных моментов для позвоночника, мышц тазобедренного сустава, что, в свою очередь, значительно снижает затраты на локомоцию (рис. 1.4). Именно из-за того, что поясничный отдел шимпанзе является достаточно жестким (тем самым обеспечивая бесценную защиту от сил сдвига, действующих на позвоночник при скручивании между ветвями), они не могут эффективным образом сохранять баланс в вертикальном положении и способны ходить на двух ногах, лишь чрезмерно сгибая свои колени, бедра и позвоночник.

Форма верхней части таза *Арди* также была весьма неожиданной: ее подвздошные кости были развернуты вперед, тем самым позволяя отводящим мышцам бедра более эффективно поддерживать вес во время опоры на одну конечность. Это отличается от подвздошных костей шимпанзе, которые располагаются в одной плоскости со спиной и выступают вверх к ребрам (рис. 1.5). Поскольку подвздошные кости шимпанзе развернуты назад, средняя ягодичная мышца ведет себя в большей степени как разгибатель бедра и неспособна стаби-

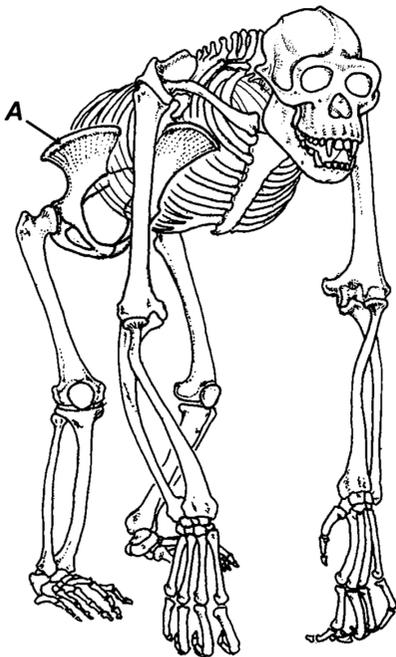


Рис. 1.5. Подвздошные кости шимпанзе (А) расположены во фронтальной плоскости, что делает невозможным для отводящих мышц бедра обеспечивать эффективную стабилизацию таза при опоре на одну конечность

лизировать таз во фронтальной плоскости в фазе опоры на одну конечность (то есть шимпанзе не может стоять вертикально на одной ноге).

Все эти данные подтверждают, что наш последний общий предок по своей форме не был похож на современного шимпанзе, но в большей степени представлял собой смесь шимпанзе и человека. *Арди* подтвердила то, что при ретроспективном взгляде кажется вполне очевидным: в то время как современные люди потратили последние 7 миллионов лет, развиваясь в нашу нынешнюю форму, шимпанзе и обезьяны также значительно эволюционировали (возможно, даже в большей степени), развивая те черты, которые делают их более эффективными при виси на ветвях и перемещении по высоким деревьям.

Поскольку наш последний общий предок обладал подвижным поясничным отделом позвоночника и верхней частью таза, расположенной под небольшим углом вперед, переход к ходьбе на двух ногах мог произойти намного проще, чем предполагалось ранее, когда за основу была выбрана модель, в центре которой стояли шимпанзе. Особенности строения могли обеспечить гоминидам переходного периода незначительное увеличение метаболической эффективности при наземной локомоции, а также давали возможность использовать свои руки, например, для обеспечения пищей беременных особей женского пола, тем самым гарантируя, что естественный отбор будет в значительной степени способствовать ходьбе на двух ногах (13). Тщательно проанализировав каждую деталь скелета *Арди* и сравнив его с прошлыми и настоящими гоминидами, Лавджой и соавторы (14) утверждают, что последний общий предок не обладал навыками длительного виса или лазания по высоким ветвям и, скорее всего, провел большую часть своего времени на нижнем уровне ветвей, а, возможно, частично даже и на земле. Они предполагают, что задняя конечность последнего общего предка «оставалась доминирующей при поддержке массы тела во время висов и лазания на деревьях», что облегчало переход к вертикальной ходьбе на двух ногах. Лавджой и др. (14) утверждали, что если бы ранние гоминиды могли приспособиться к лазанию так же, как это сделали обезьяны и шимпанзе, «ни сама ходьба на двух ногах, ни ее социальные корреляты, скорее всего, не развивались бы вовсе».

Собрав воедино постоянно растущие «запасы» скелетных останков наших предков-гоминидов, исследователи смогли составить генеало-

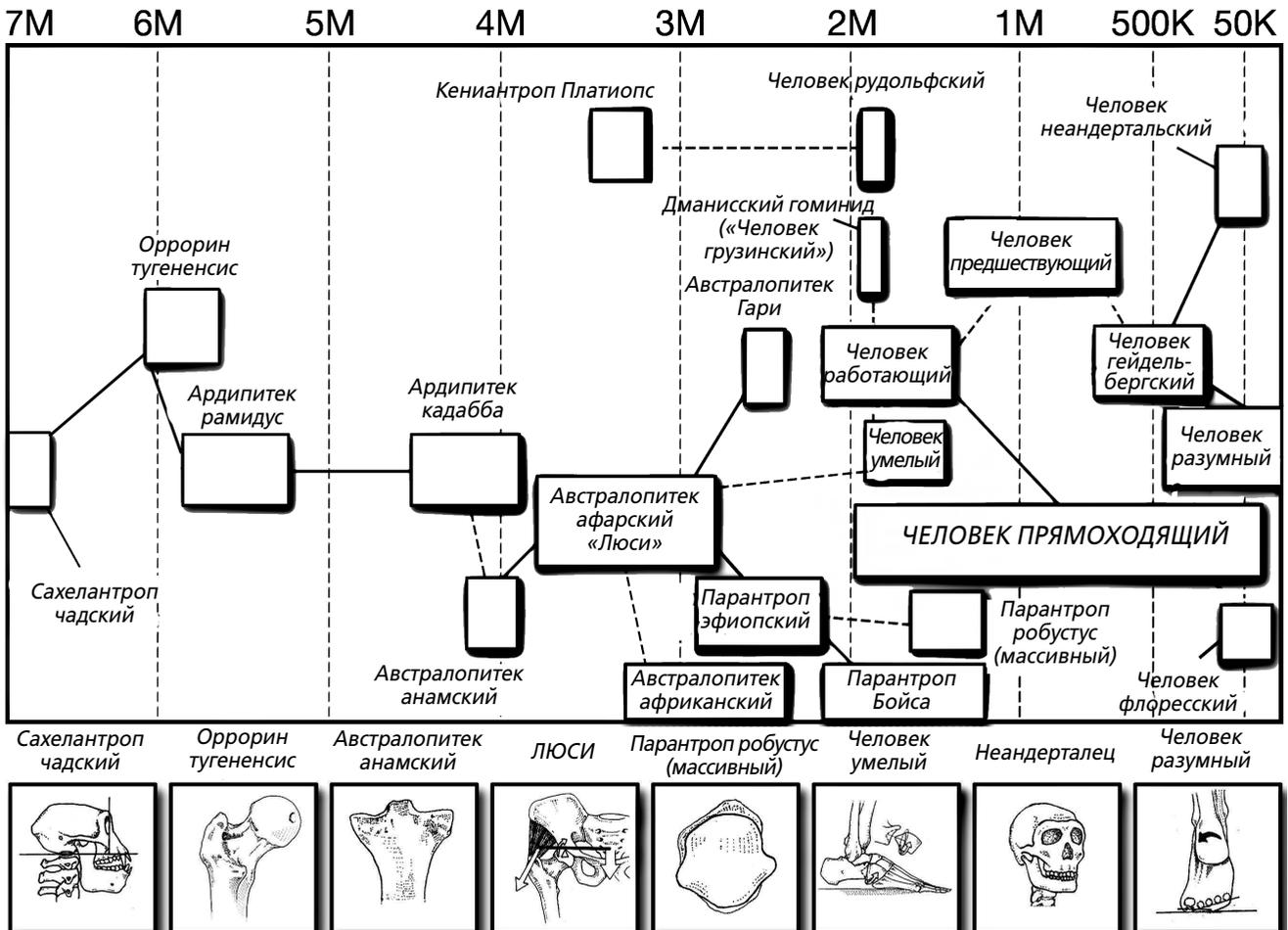


Рис. 1.6. Хронологическая шкала наших предков-гоминидов. Сплошные линии означают неоспоримые связи, в то время как пунктирные линии отражают предполагаемые, но не подтвержденные связи. Основано на информации Вонга К. «The human pedigree. Scientific American». Январь 2009: 60–63.

гическое древо, описывающее процесс перехода к эффективному бипедализму, длившийся 7 миллионов лет (рис. 1.6). В следующем разделе мы рассмотрим анатомические изменения у каждого из наших предков-гоминидов и соотнесем эту информацию с тем, как эти изменения улучшают эффективность прямохождения и бега.

Sahelanthropus tchadensis (Сахелантроп чадский)

Название рода *Sahelanthropus* переводится как «Человек из Сахеля» и относится к африканскому региону, расположенному недалеко от Сахары, где впервые был найден этот гоминид. Свое название вид получил в честь республики Чад, где было найдено большинство ископаемых образцов. Прозвище, которым назван этот ранний предшественник — *Тумай* (*Toumai* — «Надежда жизни») — местные жители часто используют для детей, рожденных незадолго до засушливого сезона (15).

Среди обнаруженных скелетных останков были: один раздробленный череп, ряд фрагментов челюсти и несколько зубов. Датированный более чем 7-ю миллионами лет назад, череп *Тумай* имеет основание, схожее с *Ardipithecus* и Люси. Этим подтверждается факт, что *Sahelanthropus* определенно был гоминидом, а не вымершей обезьяной (16). Реконструированный череп имел центрально расположенное большое затылочное отверстие, что является существенным признаком ходьбы на двух ногах: такое расположение одновременно способствовало балансу головы на верхней части шейного отдела позвоночника и обеспечивало перпендикулярный угол между орбитами глаз и основанием черепа (рис. 1.7). Такой угол необходим для зрительного восприятия при ходьбе на двух ногах и не наблюдается у четвероногих. К сожалению, без дополнительных костных фрагментов невозможно проверить, насколько *Sahelanthropus* был прямоходящим.