

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

Брошко Євгеній Олегович

УДК 591.471.372/373:598/599

**СТРУКТУРНО-БИОМЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ
ДОВГИХ КІСТОК КІНЦІВОК В РЯДУ НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Київ – 2014

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Науковий керівник:

доктор біологічних наук, професор
Ковтун Михайло Фотійович,
головний науковий співробітник
відділу еволюційної морфології
хребетних
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор
Рековець Леонід Іванович,
головний науковий співробітник
Національного Науково-природничого
музею НАН України

доктор ветеринарних наук, професор
Костюк Володимир Кіндратович,
професор кафедри анатомії тварин
ім. академіка В. Г. Касьяненка
Національного університету біоресурсів і
природокористування України

Захист відбудеться 2 грудня 2014 року о _____ на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий « » _____ 2014 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради

Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. На фоні анатомічної одноманітності загальної структури кінцівок привертає увагу різноманіття типів локомоції у різних представників тетрапод. Це різноманіття обумовлене рядом часткових ознак в організації структури окремих компонентів локомоторного апарату хребетних і їх біомеханічних характеристик.

На розподіл навантажень на ланки скелета кінцівок впливають орієнтація кінцівок відносно тіла; маса тіла; характер локомоції. Найбільш інформативними показниками пристосування кісток до навантажень певного роду є характеристики поперечного перерізу діафіза (Feretti et al., 2001; Lieberman et al., 2004).

Для дослідження загальних особливостей морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок у межах ряду або класу застосовується алометричний метод (Gould, 1966). Алометрія морфометричних характеристик досліджена для різних груп наземних хребетних – плазунів (Blob, 2000), птахів (Biewener, 1982; Kubo, Casinos, 1994, 1998), ссавців (Alexander et al., 1979; Мельник, Клыкков, 1991) та окремих їх рядів (McMahon, 1975; Alexander, 1977; Polk et al., 2000). Результати досліджень локомоторного акту і структурно-біомеханічних властивостей скелета кінцівок використовуються для аналізу загальних закономірностей і напрямків еволюції локомоторного апарату та локомоції наземних хребетних (Alexander, 1976; Blob, Biewener, 1999; Blob, 2000; Kubo, Benton, 2007; Hutchinson, Allen, 2009).

На сьогодні стан дослідженості біомеханічних аспектів морфології довгих кісток кінцівок тетрапод не можна вважати вичерпним. Так, характеристики геометрії перерізу кісток земноводних практично недосліджені, плазунів – частково. У птахів і ссавців ці характеристики досліджені більш широко, але їх обчислення часто проводилося досить недосконалими методиками, які не враховували складність форми діафіза і давали наближені значення.

Дослідження алометричних залежностей характеристик кісток кінцівок стосувалися в основному лише морфометричних показників (маси кісток та їх лінійних розмірів). Алометрія характеристик геометрії перерізу кісток птахів і ссавців досліджена досить мало, земноводних і плазунів – недосліджена. Часто ці результати мають певні відмінності і є дещо суперечливими. Існує кілька альтернативних теоретичних моделей, які різним чином пояснюють закономірності змін морфобіомеханічних характеристик кісток в межах класів.

Залишається відкритим питання дослідження загальних закономірностей мінливості характеристик кісток кінцівок та їх порівняння у представників різних класів, яким притаманна різна орієнтація кінцівок, а також встановлення передумов для переходу від сегментальної орієнтації кінцівок до парасагітальної з точки зору біомеханіки. Крім того, залишається фактично невивченою індивідуальна (внутрішньовидова) мінливість структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок, відсутній аналіз біологічного значення цієї мінливості.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами і темами. Робота виконувалася у рамках теми відділу еволюційної морфології хребетних Інституту

зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Різноманіття життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний та функціонально-адаптивний аспекти дослідження». Державний реєстраційний номер теми 0111U000086.

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – встановити зв'язок структурно-біомеханічних властивостей довгих кісток скелета кінцівок тетрапод з орієнтацією кінцівок та характером локомоції.

Для досягнення мети було поставлено наступні завдання:

1. Дослідити морфометричні і структурно-біомеханічні характеристики довгих кісток кінцівок наземних хребетних із різних класів.

2. Проаналізувати морфометричні показники і структурно-біомеханічні властивості елементів скелета різних ланок кінцівок, їх зв'язок з орієнтацією кінцівок та особливостями локомоції.

3. Довести взаємозв'язок форми поперечного перерізу діяфіза довгих кісток кінцівок та структурно-біомеханічних характеристик (характеристик геометрії перерізу діяфіза).

4. Проаналізувати алометричні залежності морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток різних ланок скелета кінцівок у представників різних класів наземних хребетних.

5. Визначити розміри індивідуальної мінливості морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток кінцівок, встановити її зв'язок з орієнтацією кінцівок і типом локомоції.

Об'єкт дослідження – органи локомоції наземних хребетних.

Предмет дослідження – структурно-біомеханічні властивості довгих кісток кінцівок.

Методи дослідження: морфометрія, виготовлення поперечних зрізів діяфіза кісток, обчислення показників характеристик поперечного перерізу діяфіза (площа та індекс компакти, моменти інерції, радіуси інерції), методи статистичної обробки даних.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше проведено комплексне дослідження структурно-біомеханічних характеристик усіх довгих кісток кінцівок представників усіх класів наземних хребетних та їх порівняльний аналіз.

Шляхом дослідження алометричних залежностей встановлено, що зі зростанням маси тіла механічні навантаження на різні ланки скелета кінцівок зростають по-різному залежно від типу орієнтації кінцівок. Зокрема у тварин із сегментальною орієнтацією навантаження зростають найбільш інтенсивно в елементах стилоподію; у тварин з парасагітальною орієнтацією – в основних елементах зейгоподію (променевій і великогомілковій кістках); у птахів – інтенсивно в усіх досліджених елементах тазової кінцівки.

Таким чином, перехід від сегментальної до парасагітальної орієнтації кінцівок супроводжується зростанням динамічних навантажень та їх перерозподілом у ланках скелета кінцівок. Наслідком цих перебудов є більш раціональне використання кісткової речовини з одночасним зростанням механічної стійкості елементів скелета, а також зростання потенційних можливостей до адаптивної

мінливості елементів окремих ланок скелета кінцівок і освоєння різноманітних локомоторних можливостей.

Показано, що елементам різних ланок скелета кінцівок притаманна мінливість як морфометричних, так і структурно-біомеханічних характеристик, розмах якої залежить від рівня спеціалізації кінцівок.

Теоретичне і практичне значення отриманих результатів.

Матеріали дисертації ілюструють взаємозв'язок структурно-біомеханічних властивостей довгих кісток кінцівок тетрапод із орієнтацією кінцівок і типом локомоції та проливають світло на розуміння напрямків і сутності прогресивної еволюції органів наземної локомоції хребетних. Показано, що основним напрямком є перехід від сегментальної до парасагітальної орієнтації кінцівок. Внаслідок цього переходу відбувається відносно подовження дистальних ланок скелета кінцівки; перерозподіл навантажень на ланки кінцівок; зростання стійкості окремих елементів скелета кінцівок до механічних навантажень різного роду без збільшення відносної кількості кісткової речовини. Все в комплексі призвело до того, що локомоторний апарат ссавців став менш енергозатратним, а їх локомоція більш різноманітною.

В рукописі дисертаційної роботи дається обширний цифровий матеріал, який може бути використаний як порівняльний в аналогічних дослідженнях інших авторів.

Особистий внесок здобувача. Особисто зібрано близько 60 % матеріалу. Решту матеріалу взято з фондів відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології НАНУ. Самостійно проведено обробку первинного матеріалу та отримано вихідні дані щодо морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток кінцівок, проведено аналіз та статистичну обробку первинних даних. Особисто проаналізовано літературні дані та оброблено отримані результати. Консультаційна допомога в освоєнні методик дослідження надана В. І. Кликовим. Аналіз і обговорення результатів дослідження виконано з допомогою наукового керівника і співробітників відділу еволюційної морфології хребетних.

Апробація результатів дослідження. Матеріали дисертаційного дослідження представлялися на науковій конференції молодих дослідників-зоологів Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, 2012, 2013), VIII і IX Міжнародній науковій конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2012, 2013), на VII Міжнародній конференції молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2013), розширеному засіданні відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (2014).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 10 праць, з них 6 – у фахових виданнях, рекомендованих Міністерством освіти і науки України, з яких одна – у журналі, що входить до міжнародних наукометричних баз, 3 – в тезах конференцій.

Структура дисертації. Дисертаційна робота включає вступ, чотири розділи, висновки, список використаної літератури, який налічує 158 першоджерел (з них 122 – латиницею), а також 3 додатки. Загальний обсяг роботи складає 190 сторінок, з них основного тексту 128 сторінок. Робота містить 48 таблиць і 19 рисунків.

Подяки. Автор висловлює подяку науковому керівнику М. Ф. Ковтуну за надання теми дослідження, визначення напрямку і задач дослідження, консультативну допомогу у процесі підготовки рукопису дисертаційної роботи. Щиро вдячний В. І. Кликову, І. О. Богдановичу та О. М. Яригіну за допомогу в освоєнні методів дослідження і обробці результатів; а також співробітникам відділу еволюційної морфології хребетних за допомогу у зборі матеріалу, за цінні зауваження, поради та консультативну допомогу.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У розділі розглянуто основні праці з вивчення морфології і функціонування органів локомоції; механічних властивостей кістки і кісткової тканини (Amprino, Godina, 1947; Roux, 1985; Wolff, 1986); класифікації типів локомоції (Muybridge, 1887; Gregory, 1912; Суханов, 1968; Гамбарян, 1972). Розглянуто сучасний стан вивченості біомеханічних властивостей елементів скелета кінцівок; наведено основні методи досліджень і підходи до трактування отриманих результатів. Наявні дані щодо механічних навантажень на кістки кінцівок при різній орієнтації кінцівок (Vlob, 2000; Butcher et al., 2011; Sheffield, Vlob, 2011; Богданович, Клыкков, 2011). Проаналізовано праці щодо досліджень алометрії характеристик кісток та її пояснення (McMahon, 1975, 1975a; Alexander, 1977). Розглянуто основні роботи з еволюційно-морфологічного аспекту досліджень локомоторного апарату (Шмальгаузен, 1915, 1964; Северцов, 1950; Суханов, 1968; Vlob, Biewener, 1999).

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У роботі використано матеріал від особин 41 виду з чотирьох класів (табл. 1). Досліджено кістки: плечову (humerus), променеву (radius), ліктьову (ulna), стегнову (femur), великогомілкову (tibia), малогомілкову (fibula); у безхвостих амфібій: кістку передпліччя (os antebrachii) і гомілки (os cruris); у птахів: гомілкову (tibiotarsus), цівку (tarsometatarsus). Для дослідження геометрії поперечного перерізу діафіза отримано та оброблено 446 поперечних зрізів кісток. Матеріал здобуто автором особисто, а також взято з фондів Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАНУ.

Модельні види – жаба їстівна, ящірка прудка, бурозубка звичайна. На основі отриманих від них матеріалів робилися основні висновки. Дані від інших видів використано для порівняння і визначення певних тенденцій в межах класу.

Отримано морфометричні показники кісток: маса (m , г), довжина (l , мм), фронтальний (d_f , мм) і сагітальний (d_s , мм) діаметр середини діафіза. Додатково обчислені: відносна маса кістки (m_b); відносна маса і довжина окремих кісток кінцівки відносно сумарної; співвідношення діаметрів діафіза (d_f/d_s). За методом із застосуванням спеціальної комп'ютерної програми (Мельник, Клыкков, 1991) отримано показники механічних характеристик (геометрії перерізу діафіза): площа компакти (S_k , мм²), індекс компакти (i_k), головні моменти інерції (I_{max} , I_{min} , мм⁴), відношення головних моментів інерції (I_{max}/I_{min}), полярний момент інерції (J , мм⁴), радіуси інерції (i_{max} , i_{min} , мм).

Список досліджених видів

Вид	n	Досліджені елементи	Вид	n	Досліджені елементи
Жаба трав'яна (<i>Rana temporaria</i>)	1	H, Ant, Fem, Cr	Їжак (<i>Erinaceus concolor</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Жаба їстівна (<i>Pelophylax esculentus</i>)	18	H, Ant, Fem, Cr	Бурозубка звичайна (<i>Sorex araneus</i>)	10	H, R, U, Fem, T
Шипохвоста агама (<i>Uromastix sp.</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Павіан гамадрил (<i>Papio hamadryas</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Агама бородата (<i>Rogona vitticeps</i>)	2	H, R, U, Fem, T, Fib	Макак резус (<i>Macaca mulatta</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Ігуана звичайна (<i>Iguana iguana</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Заець русак (<i>Lepus europaeus</i>)	1	H, R, Fem, T
Хамелеон єменський (<i>Chamaeleo calyptrotus</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Байбак (<i>Marmota bobak</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Хамелеон леопардовий (<i>Furcifer pardalis</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Бобер (<i>Castor fiber</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Еублефар плямистий (<i>Eublepharis macularis</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Нутрія (<i>Miocastor coypus</i>)	2	H, R, U, Fem, T, Fib
Ящірка прудка (<i>Lacerta agilis</i>)	10	H, R, U, Fem, T, Fib	Борсук (<i>Meles meles</i>)	2	H, R, U, Fem, T, Fib
Ящірка зелена (<i>Lacerta viridis</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Ведмідь бурий (<i>Ursus arctos</i>)	3	H, R, U, Fem, T, Fib
Варан сірий (<i>Varanus griseus</i>)	4	H, R, U, Fem, T, Fib	Ведмідь гімалайський (<i>U. thibetanus</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib
Крижень (<i>Anas platyrhynchos</i>)	3	Fem, Tbt, Tmt	Кіт домашній (<i>Felis catus</i>)	2	H, R, U, Fem, T, Fib
Чирянка велика (<i>Anas querquedula</i>)	2	H, U, R, Fem, Tbt, Tmt	Гуанако (<i>Lama guanicoe</i>)	1	H, R, Fem, T
Чирянка мала (<i>Anas crecca</i>)	3	Fem, Tbt, Tmt	Лама (<i>L. glama</i>)	1	H, R, Fem, T
Фазан звичайний (<i>Phasianus colchicus</i>)	1	H, U, R, Fem, Tbt	Олень благородний (<i>Cervus elaphus elaphus</i>)	1	H, R, Fem, T
Журавель сірий (<i>Grus grus</i>)	4	H, Fem	Ізюбр (<i>C. e. xanthopygus</i>)	1	H, R, Fem, T
Лиска (<i>Fulica atra</i>)	1	Fem, Tbt, Tmt	Олень плямистий (<i>C. nippon</i>)	1	H, R, Fem, T
Грак (<i>Corvus frugilegus</i>)	3	H, U, R, Fem, Tbt, Tmt	Лань (<i>C. dama</i>)	1	H, R, Fem, T
Єхидна (<i>Tachyglossus aculeatus</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Гну голубий (<i>Connochaetes taurinus</i>)	1	H, R, Fem, T
Опосум віргінський (<i>Didelphis virginiana</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Нільгау (<i>Boselaphus tragocamelus</i>)	1	H, R, Fem, T
Кенгуру гірський (<i>Macropus robustus</i>)	1	H, R, U, Fem, T, Fib	Канна (<i>Taurotragus oryx</i>)	1	H, R, Fem, T

Примітка: H – плечова кістка, R – променева кістка, U – ліктьова кістка, Fem – стегнова кістка, T – великогомілкова кістка, Fib – малоогомілкова кістка, Ant – кістка передпліччя жаб, Cr – кістка гомілки жаб, Tbt – тібіотарзус птахів, Tmt – цівка птахів.

Для модельних та деяких інших видів по кожному з показників обчислено його середнє значення (M), середньоквадратичне відхилення (SD) і коефіцієнт варіації (CV) за стандартними методиками (Лакин, 1980).

Алометрия до маси тіла морфометричних і механічних характеристик кісток визначалася за рівнянням нелінійної регресії $y=ax^b$ (Клебанова и др., 1971; Шмидт-Ниельсен, 1987; Мельник, Клыков, 1991). Розрахунки нелінійної регресії проводилися за допомогою програмного забезпечення SigmaPlot 11.0.

Додатково щодо модельних видів проведено дослідження алометричних залежностей за допомогою методу багатовимірної алометрії (Jolicoeur, 1963, 1984). Оцінювалася рівномірність змін різних елементів скелета кінцівок за певною групою ознак. Коефіцієнти багатовимірної алометрії для окремих груп ознак: маси кісток і маси тіла; лінійних вимірів кісток і радіусів інерції; площі перерізу; головних і полярного моменту інерції. Дані обчислення проводилися за допомогою програми PAST (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

У розділі розглянуто різні аспекти прояву морфо-функціональних пристосувань скелета кінцівок відповідно до орієнтації кінцівок і типу локомоції.

Орієнтація кінцівок відносно тіла; її вплив на анатомічну організацію скелета кінцівок. Орієнтація кінцівок відносно тіла буває сегментальною (амфібії, плазуни) і парасагітальною (савці). Окремий випадок складають птахи з їх біпедальною наземною локомоцією. У деяких істот кінцівки можуть набувати положення проміжного між цими двома типами.

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок. Локомоція безхвостих земноводних має подвійну природу: плавання і стрибки. Тазові кінцівки здійснюють пропульсивні рухи, а грудні виконують роль амортизаторів при стрибках. Локомоція у більшості плазунів (ящірок) досить однотипна – рись з переважанням ролі тазових кінцівок (Суханов, 1968).

Різні представники плазунів мають схожі співвідношення довжини стилоподію (57-60%) і зейгоподію (40-43%). Виняток становлять окремі випадки: подовжені тазові кінцівки з рівними за довжиною стегном і гомілкою у безхвостих земноводних; подовження зейгоподію у хамелеонів. Останні випадки, на нашу думку, свідчать про визначальний вплив типу локомоції на відносні розміри ланок кінцівок. А орієнтація кінцівок на пропорції кінцівок впливає опосередковано.

Парасагітальна орієнтація кінцівок савців дозволила їм опанувати широкий спектр локомоторних адаптацій. З цим пов'язане різноманіття пропорційних відношень елементів скелета кінцівок. У савців загалом тазова кінцівка більш довга (крім стопоходячих хижих і приматів), а кістки їх стилоподію більш потужні за поперечними вимірами і масою. У більшості випадків стилоподій (52-55%) дещо довший за зейгоподій (45-48%) – у типових представників гризунів, хижих, приматів. У ехидни та віргінського опосума (при проміжному типі орієнтації кінцівок) стилоподій і зейгоподій рівні за довжиною. Водночас у бурозубки звичайної зейгоподій тазової кінцівки значно довший за стилоподій (39/61 %). Подовжений зейгоподій (52-60%) мають: кінцівки спеціалізованих бігунів –

копитних (всі), зайцеподібних і кенгуру (тазові); кінцівки плаваючих гризунів (бобра, нутрії); тазова кінцівка kota домашнього, локомоцію якого можна назвати універсальною. Специфічна за функціональними відправленнями грудна кінцівка приматів має приблизно рівну довжину ланок.

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). Стилоподій і зейгоподій крила у птахів приблизно рівні за довжиною. У тазовій кінцівці маса і довжина стегнової кістки, тібіотарзуса і цівки відносяться як 1:2:1. Тобто співвідношення ланок кінцівок у більшості птахів стає, у зв'язку з малим різноманіттям форм польоту і наземної локомоції.

Наведені вище результати підтверджують припущення про те, що на формування морфометричних характеристик скелета кінцівок впливає перш за все характер локомоції, а орієнтація кінцівок впливає опосередковано через локомоцію.

Структурно-біомеханічні характеристики довгих кісток скелета кінцівок.

Форма поперечного перерізу діафіза дозволяє визначити загальний характер механічних навантажень та їх розподіл у кістці за характером розподілу компактної речовини по периметру. На її основі визначаються площа та індекс компакти, моменти і радіуси інерції, які дозволяють уточнити характер навантажень. Нами розрізняються такі варіанти форми перерізу довгих кісток кінцівок тетрапод (рис. 1):

1. *Округла.*

2. *Еліптична*, де виділяються два варіанта: коли довга вісь еліпсу (перпендикулярна до осі максимального моменту інерції) орієнтована ближче до сагітальної або фронтальної площини.

3. *Складна*, яка обумовлена наявністю різноманітних виростів, гребенів для прикріплення м'язів, борозен та інших подібних утворів.

4. *Змішана*, яка є поєднанням округлої або еліптичної форми зі складною.

Аналіз форми поперечного перерізу кісток у модельних видів показав її несуттєву мінливість (тобто відносну стабільність) в межах виду.

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок. Серед досліджених представників плазунів форма перерізу гомологічних кісток кінцівок в цілому мало мінлива. Елементом стилоподію властива слабо еліптична форма перерізу: приблизно рівні діаметри ($d_f/d_s=0,9-1,23$) та порівняно низьке відношення моментів інерції (1,09-1,57). Це свідчить про пристосування до поєднаних навантажень на кручення і згинання. Округла форма спостерігається лише у хамелеонів і плямистого еублефара. Стилоподії варана сірого мають виражену еліптичну форму перерізу, де відношення моментів інерції становить 1,57-1,82 у зв'язку з високими навантаженнями на згинання. Для кісток зейгоподію плазунів характерні в цілому приблизно рівні діаметри (округла або слабо еліптична форма, де $d_f/d_s=0,83-1,23$). Серед кісток передпліччя форма перерізу променевої кістки завжди округла, а ліктьової – еліптична, про що свідчать і значні коливання в бік збільшення одного з її діаметрів ($d_f/d_s=0,50-1,52$). Відношення моментів інерції для кісток зейгоподію досить високе (1,5-3,0), де найбільші показники у варана сірого. Вкупі з вираженою еліптичною формою перерізу це свідчить про протидію кінцівок даного виду інтенсивним навантаженням на згинання. Низький цей індекс у хамелеонів та

агамових (1,0-1,41). Індекс компакти кісток у плазунів переважно високий (0,70-0,90), але у деревних форм (хамелеони, деякі агамові) він значно менший (0,33-0,61).

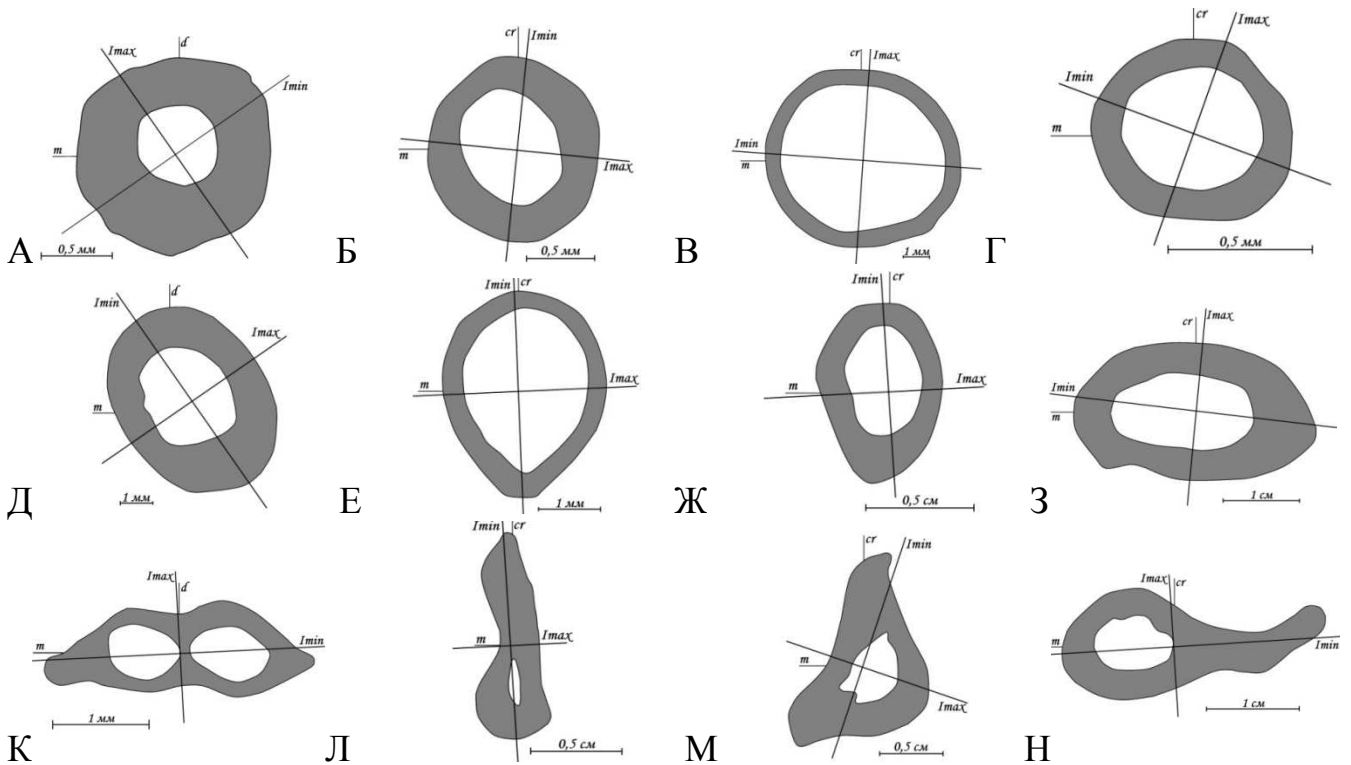


Рис. 1. Форма поперечного перерізу кісток кінцівок. Округла: А – жаба трав'яна (femur); Б – хамелеон леопардовий (femur); В – фазан звичайний (femur); Г – бурозубка звичайна (femur). Еліптична: Д – варан сірий (femur); Е – чирянка мала (femur); Ж – заєць русак (humerus); З – олень благородний (radius). Складна: К – жаба їстівна (os antebrachii); Л – ехидна (radius); М – бобер (humerus); Н – бобер (femur).

Форма перерізу кісток безхвостих земноводних значно відрізняється від такої для тварин з сегментальною орієнтацією кінцівок в цілому. Кістки грудної кінцівки характеризуються більшою величиною фронтального діаметра діафіза та значним відношенням головних моментів інерції (до 4,86-6,0). У плечовій кістці форма перерізу має змішаний тип, де складна конфігурація поєднується з округлою або еліптичною формою (пристосування до навантажень на згинання); в кістці передпліччя – змішаний тип (нагадує «∞» внаслідок злиття двох елементів), форма загалом наближена до еліптичної (пристосування до навантажень на стискання). У кістках тазової кінцівки спостерігається приблизно рівне відношення діаметрів (1,0-1,23) через осьову ротацію даних елементів. Про це свідчить і відношення моментів інерції стегнової кістки (1,06-1,24) та округла форма її перерізу. Але у кістці гомілки цей показник зростає (1,05-1,23) внаслідок підвищення ролі навантажень на згинання поряд з навантаженнями на кручення.

Тварини з парасагітальною орієнтацією кінцівок. У ссавців форма перерізу кісток стилоподію має небагато варіантів: для плечової кістки – сагітально витягнута еліптична ($d_f/d_s=0,61-0,89$); для стегнової – округла або фронтально

втягнута еліптична ($d_f/d_s=1,02-2,64$). В стегновій кістці спеціалізованих бігунів (копитних, кенгуру) завжди переважає величина сагітального діаметра ($d_f/d_s=0,86-0,97$). Відношення моментів інерції мінливе (1,02-1,90; іноді – до 3,09) і більш високе у однопрохідних і плаваючих гризунів (бобер, нутрія), у яких також наявна складна форма перерізу. Для елементів зейгоподію ссавців характерна велика різноманітність варіантів форми перерізу, часто складної. Найзагальніша риса – еліптична форма з фронтальною довгою віссю в променевої кістці ($d_f/d_s=1,07-1,93$), і з сагітальною – в ліктьовій і великогомілкової ($d_f/d_s=0,34-0,90$). Винятки: променева кістка стопоходячих (примати, гризуни, ведмеді) – переважає сагітальний діаметр ($d_f/d_s=0,61-0,92$); великогомілкова кістка бігунів (копитні, кенгуру, заєць русак) – переважає фронтальний діаметр ($d_f/d_s=1,05-1,47$). Відношення моментів інерції кісток зейгоподію досить мінливе (1,09-3,65): більш високе у ехидни, плаваючих гризунів; найменше у стопоходячих. Індекс компакти загалом порівняно високий в кістках зейгоподію (0,53-0,96), ніж в кістках стилоподію (0,43-0,84). Він найменший у тварин зі спеціалізованими бігальними (копитні) та поліфункціональними (хижі) кінцівками, а найбільший – у примітивних ссавців та плаваючих гризунів.

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). Форма перерізу кісток кінцівок птахів досить консервативна. Переріз плечової кістки має виражену еліптичну форму; ліктьової і променевої кісток – округлу (приспосовання до кручення крила при польоті). Про це свідчить рівність їх діаметрів ($d_f/d_s=0,95-1,1$) та невелике відношення моментів інерції (1,13-1,22) у більшості з досліджених видів. Переріз стегнової кістки переважно округлий (приспосовання до навантажень на кручення): відносно рівні діаметри ($d_f/d_s=0,83-1,20$), низьке відношення моментів інерції (1,11-1,40). Лише у водоплавних (рід *Anas*) він еліптичний з сагітальною довгою віссю, де відношення моментів інерції становить 1,46-1,62 (приспосовання до навантажень на згинання у цій площині при плаванні). Переріз великогомілкової кістки переважно еліптичний. Цівка має форму перерізу змішаного типу (складна, наближена до еліптичної). Індекс компакти (0,28-0,50) кісток кінцівок свідчить про тонкостінність.

Алометричні залежності від маси тіла морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток скелета кінцівок. За величиною алометричної константи b можна судити про характер залежності певного показника від маси тіла. Про ізометрію до маси тіла певної характеристики свідчить наближення її алометричної константи до 1 – для маси кістки; 0,33 – для лінійних вимірів і радіусів інерції; 0,66 – для площі компакти; 1,33 – для моментів інерції.

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок (плазуни). Маса і діаметри діафіза кісток кінцівок плазунів мають позитивну алометрію до маси тіла. Довжина кісток ізометрична до маси тіла. Їх структурно-біомеханічні характеристики зростають порівняно більш інтенсивно в елементах стилоподію (позитивна алометрія), а в елементах зейгоподію вони ізометричні до маси тіла (табл. 2).

Тварини з парасагітальною орієнтацією кінцівок (ссавці). Маса кісток кінцівок ссавців, як і плазунів, має переважно позитивну алометрію до маси тіла. Характеристики плечової і ліктьової кісток ізометричні до маси тіла. Для інших кісток спостерігається позитивна алометрія показників. При цьому алометричні

константи характеристик основних елементів зейгоподію (променевої і великогомілкової кісток) більш високі порівняно зі стегною кісткою (див. табл. 2).

Таблиця 2

Узагальнені дані алометричних залежностей від маси тіла характеристик довгих кісток кінцівок плазунів і ссавців

Ознака	Плазуни					Ссавці				
	Hum	Rad	Ulna	Fem	Tib	Hum	Rad	Ulna	Fem	Tib
m	1,198	1,232	1,315	1,101	1,085	1,131	1,143	1,074	1,171	1,113
l	0,32	0,335	0,345	0,328	0,337	0,341	0,357	0,353	0,356	0,325
d _f	0,358	0,381	0,411	0,341	0,356	0,341	0,411	0,322	0,339	0,392
d _s	0,386	0,366	0,311	0,386	0,379	0,359	0,405	0,362	0,371	0,359
S _k	0,704	0,676	0,682	0,711	0,64	0,688	0,796	0,674	0,708	0,756
I _{max}	1,55	1,392	1,4	1,571	1,403	1,373	1,518	1,334	1,391	1,598
I _{min}	1,583	1,346	1,375	1,564	1,315	1,383	1,564	1,201	1,43	1,606
J	1,564	1,371	1,391	1,569	1,375	1,375	1,533	1,291	1,399	1,604
i _{max}	0,358	0,313	0,339	0,378	0,352	0,353	0,429	0,353	0,353	0,387
i _{min}	0,366	0,323	0,301	0,359	0,316	0,369	0,415	0,31	0,367	0,383

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). Майже всі досліджені морфометричні і структурно-біомеханічні характеристики кісток тазової кінцівки птахів мають позитивну алометрію до маси тіла. Ізометричними до маси тіла є лише довжина тібіотарзуса та довжина, діаметри діафіза і радіуси інерції цівки (табл. 3).

Таблиця 3

Узагальнені дані алометричних залежностей від маси тіла характеристик довгих кісток кінцівок птахів

Ознака	Птахи			Наземні хребетні в цілому				
	Fem	Tbt	Tmt	Hum	Rad	Ulna	Fem	Tib
m	1,226	1,246	1,131	1,177	1,336	1,225	1,154	1,186
l	0,433	0,334	0,322	0,324	0,374	0,359	0,336	0,352
d _f	0,426	0,444	0,304	0,347	0,429	0,375	0,354	0,377
d _s	0,421	0,457	0,342	0,387	0,399	0,379	0,36	0,373
S _k	0,85	0,905	0,838	0,721	0,786	0,701	0,715	0,764
I _{max}	1,748	1,762	1,53	1,524	1,53	1,367	1,45	1,547
I _{min}	1,854	1,737	1,714	1,515	1,531	1,306	1,475	1,576
J	1,792	1,755	1,608	1,523	1,525	1,348	1,452	1,555
i _{max}	0,407	0,407	0,233	0,374	0,415	0,361	0,367	0,379
i _{min}	0,447	0,41	0,342	0,376	0,396	0,334	0,367	0,374

Наземні хребетні (в цілому). В межах усього ряду досліджених наземних хребетних відмічається в цілому позитивна алометрія до маси тіла для всіх досліджених морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик кісток. Як виняток, ізометричні до маси тіла довжина плечової і стегнової кісток та моменти інерції ліктьової кістки (див. табл. 3).

Індивідуальна мінливість морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток скелета кінцівок. Мінливість досліджених

характеристик кісток модельних видів досить висока (табл. 4, 5). Зокрема високі коефіцієнти варіації мають показники маси кісток, площі компакти і моментів інерції. Індeksi (відношення діаметрів діафіза, моментів інерції, індекс компакти) менш мінливі порівняно з іншими характеристиками.

Таблиця 4

Коефіцієнти варіації морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок жаби їстівної

Ознака	Hum	Ant	Fem	Cr	Ознака	Hum	Ant	Fem	Cr
m	42,86	50,0	41,38	37,5	i_k	16,98	12,96	11,59	7,79
m_b	27,78	25,0	21,05	19,51	I_{max}	56,35	50,7	44,58	45,32
l	13,55	12,17	13,15	11,9	I_{min}	47,83	41,67	43,28	45,35
d_f	13,04	15,38	15,79	13,04	I_{max}/I_{min}	22,78	23,33	11,29	17,68
d_s	15,0	20,0	15,79	15,79	J	51,79	48,78	44,0	44,69
d_f/d_s	12,28	13,69	4,0	7,32	i_{max}	13,16	14,67	11,67	13,23
S_k	31,84	23,93	27,06	25,87	i_{min}	10,53	9,68	11,11	13,2

Таблиця 5

Коефіцієнти варіації морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок ящірки прудкої і бурозубки звичайної

Ознака	Ящірка прудка					Бурозубка звичайна				
	Hum	Rad	Ulna	Fem	Tib	Hum	Rad	Ulna	Fem	Tib
m	22,5	25,0	23,33	30,0	20,0	60,0	50,0	33,33	60,0	42,86
m_b	14,29	35,71	28,0	25,0	22,5	37,78	35,0	20,83	45,45	25,4
l	6,67	7,02	7,14	8,0	6,94	9,33	7,4	7,41	12,94	5,22
d_f	8,57	20,0	10,0	11,43	20,0	11,83	16,67	11,76	20,69	8,96
d_s	13,33	10,0	16,0	7,14	12,0	8,23	11,11	7,84	13,33	13,43
d_f/d_s	13,82	16,0	23,44	7,07	16,81	12,84	10,39	7,92	17,95	9,8
S_k	12,9	25,0	28,57	23,68	25,0	20,59	25,0	20,0	29,63	32,0
i_k	9,59	6,25	8,0	13,04	9,46	16,39	6,1	8,7	21,15	7,25
I_{max}	22,64	47,37	39,53	46,33	44,34	35,48	60,0	40,0	79,45	61,17
I_{min}	22,33	53,85	58,82	53,27	44,44	20,83	40,0	35,71	51,88	60,49
I_{max}/I_{min}	21,66	19,21	25,46	12,59	25,0	29,52	14,73	13,82	37,27	22,31
J	19,85	50,0	46,67	49,23	43,2	28,04	53,33	38,09	65,53	60,33
i_{max}	8,7	15,38	11,76	12,0	15,0	14,29	18,18	13,33	22,22	10,0
i_{min}	16,67	20,0	18,18	13,64	12,5	9,09	14,29	14,29	18,18	11,11

Для порівняння визначено мінливість характеристик кісток кінцівок деяких інших видів (табл. 6). У варана сірого, локомоція якого носить певні ознаки більш вузької спеціалізації, коефіцієнти варіації характеристик кісток тазової кінцівки значно менші, ніж у ящірки прудкої. Кінцівки птахів є спеціалізованими до польоту та біпедальної наземної локомоції. Розмах мінливості характеристик їх кісток порівняно малий. Це показано для елементів тазової кінцівки качок роду *Anas* (крижня, чирянки малої) та елементів стилоподію журавля сірого. Такі показники мінливості, імовірно, пов'язані і з додатковими локомоторними пристосуваннями даних видів. Водночас, мінливість цих показників більш висока у грака, кінцівки якого не мають додаткових пристосувань порівняно з попередніми видами птахів.

Розмах коефіцієнтів варіації морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок деяких видів хребетних

Ознака	Варан сірий ¹	Крижень ²	Чирянка мала ²	Журавель сірий ³	Грак ⁴
m	27,47-39,67	7,56-8,55	7,14-10,0	5,67-8,0	2,68-45,6
m _b	5,53-6,86	6,52-8,82	0,0-5,88	-	23,81-53,33
l	3,54-13,66	2,76-3,85	2,68-3,33	1,67-1,76	4,69-8,82
d _f	5,97-10,23	6,91-12,05	0,0-6,07	1,9-5,5	0,0-7,9
d _s	9,21-15,73	4,15-14,74	0,0-3,5	2,11-7,89	1,26-3,63
d _f /d _s	17,7-28,88	2,65-16,51	0,0-6,1	3,13-3,57	1,89-7,23
S _k	14,67-16,67	7,25-15,91	2,36-16,21	10,22-13,8	12,7-25,82
i _k	33,86-43,56	7,32-20,0	4,76-21,05	8,57-10,71	12,2-27,08
I _{max}	20,09-42,47	16,71-34,49	4,93-18,72	12,17-26,5	3,41-31,47
I _{min}	17,58-36,5	11,27-32,17	9,09-12,59	10,22-25,66	1,1-28,06
I _{max} /I _{min}	28,53-39,23	4,11-10,79	4,94-8,67	2,65-8,13	3,28-5,74
J	8,6-10,45	14,44-33,14	6,2-15,98	11,39-25,75	2,25-29,92
i _{max}	8,63-17,86	4,85-13,33	2,13-12,5	1,52-9,24	1,52-10,53
i _{min}	27,47-39,67	6,57-11,48	2,38-10,26	1,4-7,51	1,14-8,65

Примітка. 1 – для femur і tibia; 2 – для femur, tibiotarsus і tarsometatarsus; 3 – для humerus і femur; 4 – для ulna, femur, tibiotarsus і tarsometatarsus.

Багатовимірна алометрия. Отримані коефіцієнти багатовимірної алометрії вказують на такі особливості відносних змін характеристик кісток у модельних видів: більш інтенсивне зростання маси кісток кінцівок ($A=0,725-1,485$), ніж маси тіла ($A=0,490-0,715$); більш інтенсивне зростання діаметрів діафіза ($A=1,067-2,356$) порівняно з довжиною кістки ($A=0,402-1,164$). Структурно-біомеханічні характеристики у різних видів змінюються по-різному в різних елементах: у жаби їстівної в кістці передпліччя площа компакти ($A=0,834$) і моменти інерції ($A=0,794-0,903$) зростають менш інтенсивно, ніж в інших кістках ($A=0,915-1,158$); у ящірки прудкої площа компакти і моменти інерції променевої і великогомілкової кісток ($A=1,788-2,373$) зростають більш інтенсивно, ніж в плечовій і стегновій кістках ($A=0,199-1,240$); у бурозубки звичайної площа компакти і моменти інерції в променевій і стегновій кістках ($A=1,220-1,700$) зростають більш інтенсивно, ніж в плечовій, ліктьовій і великогомілковій кістках ($A=0,349-0,850$).

ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕННЯ

Розміри і пропорції довгих кісток скелета кінцівок, їх взаємозв'язок з характером механічних навантажень.

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок. Як свідчать наші дані, у більшості тварин з сегментальною орієнтацією кінцівок пропорційні відношення морфометричних показників стилоподію і зейгоподію мають схожий характер. Серед досліджених видів ящірок виняток становлять хамелеони, зейгоподій яких подовжений через особливості орієнтації кінцівок (близька до парасагітальної). Безхвості земноводні у зв'язку з локомоторною спеціалізацією відрізняються від інших тварин з сегментальною орієнтацією за пропорціями маси та довжини кісток

тазової кінцівки. Їх довжина і маса рівні через рівномірний розподіл навантажень між ними.

Тварини з парасагітальною орієнтацією кінцівок. Велике розмаїття типів локомоції при парасагітальній орієнтації (у ссавців) впливає і на відносні показники морфометричних характеристик (маси, довжини) стилоподію і зейгоподію. Найбільш характерні вони для високоспеціалізованих кінцівок. Так, кінцівки, які пристосовані до інтенсивних циклічних навантажень при швидкісній локомоції, мають подовжені дистальні елементи. Згідно деяких авторів (Brown, Yalden, 1973; Butcher et al., 2011) подовження кінцівок і дистальних ланок зокрема є наслідком високої координованості рухів кінцівок у парасагітальній площині при швидкісному пересуванні. За нашими даними ці ознаки мають кінцівки копитних, тазова кінцівка кенгуру і зайцеподібних. Подовження зазнає і зейгоподій у плаваючих тварин (напівводяних гризунів). Водночас проксимальні елементи (стилоподій) подовжуються при стопоходінні (деякі хижі, тазова кінцівка приматів). Універсальність локомоторних відправлень кінцівки супроводжується відносно рівною довжиною ланок (кінцівки деяких хижих – котячі, грудна кінцівка приматів).

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). Локомоторні спеціалізації грудних і тазових кінцівок птахів незалежні одне від одного. Птахи, яким притаманні циклічні рухи кінцівок великої інтенсивності під час польоту або наземної локомоції, мають відносно подовжений стилоподій відповідно грудної або тазової кінцівки. Стилоподій крила порівняно довгий у птахів, для польоту яких характерна підвищена інтенсивність рухів (качині, фазан звичайний). Політ грака характеризується більш повільними рухами, і зейгоподій його крила порівняно довший. Порівняно довгий стилоподій тазової кінцівки властивий птахам, яким притаманна швидка наземна локомоція (фазан). Для більшості птахів добре просліджується загальна закономірність пропорційності довжини ланок тазової кінцівки – $L_{Fem}:L_{Tbt}:L_{Tmt}=1:2:1$, що відмічав і Р. Александер (Alexander, 1983).

Форма поперечного перерізу діафіза довгих кісток скелета кінцівок, її адаптивна реакція на характер механічних навантажень. Як відомо, у багатьох тетрапод грудні і тазові кінцівки відрізняються за функціями, особливо за наявності вузьких локомоторних спеціалізацій. Тому кістки різних пар кінцівок часто мають суттєві відмінності у геометрії поперечного перерізу діафіза (Demes, Jungers, 1989, 1993; Demes et al., 1991). Нами відмічено, що у представників різних класів спостерігаються певні типові варіанти форми перерізу кісток кінцівок. І орієнтація кінцівок впливає на неї передусім. Окремі видозміни локомоції зі спеціалізацією кінцівок в межах класу зумовлюють певну адаптивну мінливість, що полягає в особливостях розподілу компактної речовини в стінках діафіза.

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок. Порівняння форми перерізу кісток кінцівок досліджених видів плазунів свідчить про її певну однотипність в межах даної групи. Вона переважно округла (відносна рівність діаметрів, переважно невисокі показники відношення моментів інерції), що свідчить про переважання навантажень на кручення в кістках. У деяких видів елементи зейгоподію мають еліптичну форму перерізу (збільшення одного з діаметрів, велике відношення моментів інерції), що вказує на їх пристосування до навантажень на згинання.

Індекс компакти кісток плазунів загалом досить високий. Локомоторні спеціалізації деяких видів більш суттєво впливають на форму перерізу кісток. У варана сірого, якому притаманна прискорена локомоція на напіввипрямлених кінцівках, перерізи кісток тазової кінцівки мають виражену еліптичну форму (більш значний сагітальний діаметр, високе відношення моментів інерції) у зв'язку з інтенсивними навантаженнями на згинання. У деревних або напівдеревних ящірок скелет полегшений, на що вказує порівняно низький індекс компакти кісток їх кінцівок. Крім того, у хамелеонів і форма перерізу кісток найбільше тяжіє до округлої, що можна пов'язати з економією кісткової речовини (найбільш оптимальний розподіл речовини в стінках діяфіза) та відсутністю значних динамічних навантажень.

У безхвостих земноводних наближена до еліпсу форма перерізу плечової кістки, переважання її фронтального діаметра, досить високі індекси компакти та відношення моментів інерції вказують на її протистояння навантаженням на згинання. Кістка передпліччя жаб має складну форму перерізу, де значне переважання фронтального діаметра над сагітальним та високий індекс відношення моментів інерції свідчать про її пристосованість до згинання у фронтальній площині, а також до навантажень на стискання. Кістки тазової кінцівки жаб за формою перерізу мало відрізняються від такої у плазунів і загалом пристосовані до комбінованих навантажень на кручення та згинання.

Тварини з парасагітальною орієнтацією кінцівок. У ссавців кінцівки рухаються в парасагітальній площині, тому і кістки їх стилоподію мають переріз переважно у вигляді еліпса, витягнутого сагітально. Зустрічається багато специфічних випадків, пов'язаних з локомоторними спеціалізаціями. У примітивних ссавців (єхидна, опосум) і напівводних гризунів показники індексу компакти більш високі, що свідчить про підвищення навантажень при проміжному типі орієнтації кінцівок та пересуванні в воді відповідно.

У зейгоподії грудної кінцівки основні навантаження приймає на себе променева кістка. Помітно, що у крупних ссавців показники геометрії її перерізу значно більш високі, ніж для ліктьової кістки (особливо у копитних, у яких остання дещо редукована).

Форма перерізу діяфіза стегнової і великогомілкової кісток у ссавців в цілому досить постійна. У деяких випадках переріз стегнової кістки набуває складних обрисів за рахунок утворів для прикріплення потужних м'язів на діяфізі. Це може бути пов'язано зі специфічною для ссавців орієнтацією кінцівок (єхидна), пересуванням риссю при порівняно примітивній будові кінцівок (їжак), а також плаванням (нутрія, бобер).

Наші дані узгоджуються з висновками В. О. Кликової (1988) про те, що у копитних через обмеження ступенів свободи кінцівок та горизонтальну орієнтацію стилоподіїв, останні навантажуються на згинання переважно в сагітальній площині. При цьому перехід від пальце- до фалангоходіння супроводжується все більш помітною орієнтацією компактної речовини вздовж площини найвищих навантажень, що відповідає площині руху кінцівки. Тобто форма перерізу стає виражено еліпсоподібною, що найбільш помітно в проксимальних елементах. Схожі

особливості спостерігаються нами також в кістках тазової кінцівки кенгуру і зайцеподібних.

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). Форма перерізу діяфіза кісток крила птахів найбільш залежна від характеру польоту. Дані деяких авторів свідчать, що у птахів з активним типом польоту в кістках крила один з діаметрів перевищує інший, а індекс відношення моментів інерції високий, тобто переважають навантаження на згинання в певній площині; а при менш активному польоті – відношення діаметрів рівне, а відношення моментів інерції низьке (Habib, Ruff, 2008; Habib, 2010; Simons et al., 2011). У досліджених нами видів переріз плечової кістки еліптичний (високе відношення моментів інерції). Виняток становить чирянка велика, у якої він округлий (рівне відношення діаметрів), хоча характер її польоту найбільш інтенсивний. Ми припускаємо, що найбільш інтенсивні навантаження скелета крила на кручення спричиняє як пасивний ширяючий тип польоту, так і навпаки найбільш інтенсивний маховий. Про більш високу інтенсивність навантажень на крило у качиних свідчать і порівняно високі показники індексу компактності кісток. Щодо форми перерізу кісток тазової кінцівки птахів, то вона в основному округла (типова для птахів з розвинутою наземною локомоцією). Але у качиних переріз діяфіза стегнової кістки еліптичний (переважання сагітального діаметра та досить високий індекс відношення моментів інерції), що свідчить про більш високі навантаження на згинання у парасагітальній площині при плаванні (на їх інтенсивність вказує й високий індекс компактності). Але у водоплавної лиски форма перерізу кісток мало відмінна від типової для птахів. Тобто, при певній пристосованості до водної локомоції та конвергентній схожості з качиними в будові скелету в цілому, скелет кінцівок лиски зберігає типові для пастушкових ознаки, що забезпечують поліфункціональність кінцівок зі здатністю до ефективної наземної локомоції, як про це свідчать дані І. О. Богдановича (1995).

Вплив розмірів і маси тіла тварин на структурно-біомеханічні властивості довгих кісток скелета кінцівок. У тварин з різних класів наземних хребетних показники механічної стійкості кісток кінцівок змінюються по-різному, тобто мають різні величини алометричних експонент. Це відбувається через відмінний характер механічних навантажень та їх розподілу на елементи скелета кінцівок (Blob, 2000), що пов'язано насамперед із типом орієнтації кінцівок. Параметри алометричних залежностей характеристик різних елементів скелета кінцівок також часто мають різні величини (Stahl, Gummerson, 1967; McMahon, 1975, 1975a; Scott, 1985).

Тварини з сегментальною орієнтацією кінцівок (плазуни). Позитивна алометрія до маси тіла маси кісток кінцівок і діаметрів їх діяфіза у плазунів свідчить, що до посилення навантажень вони пристосовуються за рахунок збільшення кількості компактної речовини у стінці діяфіза. Ізометрія до маси тіла довжини кісток вказує на консервативність розмірів кінцівок та пропорцій тіла даних тварин. Площа компактності і моменти інерції в стилоподіях мають позитивну алометрію до маси тіла, тобто механічні навантаження (зокрема на кручення) в даних елементах відносно зростають при збільшенні маси тіла. Це є підтвердженням припущення про провідну роль стилоподію у кінематиці кінцівки та підтриманні тіла у плазунів. Ізометрія до маси тіла відповідних показників для елементів

зейгоподію вказує на стабільність біомеханічних властивостей останніх при змінах маси тіла і відсутність вузької спеціалізації скелета зейгоподію кінцівок.

Тварини з парасагітальною орієнтацією кінцівок (ссавці). За літературними даними, для маси кісток кінцівок ссавців експериментально визначені алометричні константи становлять $b=0,998-1,101$ (Christiansen, 2002), лінійні розміри всіх кісток кінцівок мають негативну алометрію до маси тіла, а площа компакти і моменти інерції – позитивну (Клыков, Мусабеков, 1993; Клыков и др., 1993). За іншими даними, лінійні розміри кісток ізометричні до маси тіла – $b=0,310-0,360$ (Alexander et al., 1979; Biewener, 1983). Аналіз наших даних наводить на деякі уточнення цих висновків. Як відомо, у ссавців дистальні ланки кінцівок більш мінливі, ніж проксимальні. Отже, можна припустити, що у ссавців інтенсивність відносного зростання механічних навантажень на зейгоподій і, відповідно, його механічна функція, більш вагомі, ніж для стилоподію. Наші дані показують, що у зв'язку з парасагітальною орієнтацією кінцівок у ссавців характеристики міцності різних кісток змінюються неоднаково. Для основних елементів зейгоподію (променевої і великогомілкової кісток) вони зростають більш інтенсивно (позитивна алометрія) порівняно з іншими кістками (зокрема стилоподіями).

Щодо алометрії ознак в межах одного ряду, то Т. МакМагон передбачав у копитних для довжини кістки – $b=0,250$, для діаметрів діафіза – $b=0,330$, для площі компакти – $b=0,750$ (McMahon, 1973, 1975a), що було підтверджено й іншими авторами (Alexander, 1977; Scott, 1985; Клыкова, 1988). Імовірно, що такі показники алометрії можливі лише для копитних, або іншої однорідної групи, представленої крупними тваринами. Тобто у крупних тварин кістки кінцівок значно потовщуються на фоні їх відносного вкорочення (що впливає з наведених величин експонент).

Тварини з біпедальною локомоцією (птахи). За даними деяких авторів характеристики кісток тазової кінцівки птахів, порівняно з іншими хребетними, мають найбільш високі параметри алометрії до маси тіла: маса кістки – $b=0,990-1,159$ (Cubo, Casinos, 1994; Garcia, Silva, 2006), довжина – $b=0,350$ (Alexander, 1983), діаметри діафіза – $b=0,390-0,410$ (Cubo, Casinos, 1998), площа перерізу – $0,720$, головні моменти інерції – $1,430$ (Biewener, 1982), або навіть $1,840-1,860$ (Maloiy et al., 1979). Наші результати показують схожі залежності. Високий рівень позитивної алометрії цих показників у птахів пов'язаний з їх біпедальністю. Пристосування скелета їх тазових кінцівок до відносного зростання навантажень при збільшенні маси тіла вирішується шляхом більш інтенсивного зростання кількості компактно-кісткової речовини і суто механічних характеристик діафіза (моментів інерції). Довжина відносно збільшується лише для стегна, тобто його роль у кінематиці кінцівки зі зростанням маси тіла збільшується. Щодо ізометрії до маси тіла діаметрів цівки, то проблема збільшення кількості кісткової речовини в дистальних елементах, імовірно, вирішується за рахунок зменшення медулярного просвіту, оскільки й їх індекс компакти більш високий, ніж в проксимальних елементах. При порівнянні аналогічних характеристик кісток тазової кінцівки птахів та ссавців, кістки перших більш тонкостінні, але мають більш високі алометричні константи моментів і радіусів інерції. Тобто ми припускаємо, що кістки кінцівок птахів мають більший запас міцності. В літературі дана особливість також пов'язується з

біпедалізмом птахів, коли за умови збереження невеликої відносної кількості компактної речовини зростає механічна стійкість та міцність кістки (Prange et al., 1979; Богданович, Клыков, 2011).

Наземні хребетні (в цілому). При зростанні маси тіла у тетрапод показники структурно-біомеханічних характеристик кісток їх кінцівок зростають відносно більш інтенсивно для забезпечення необхідного запасу міцності кістки. Виняток становить лише ліктьова кістка, функціональне навантаження якої, імовірно, залишається відносно незмінним (хорошою ілюстрацією цього є грудна кінцівка копитних, де променева кістка є значно більш розвинутою, а ліктьова помітно редукована). Алометричні залежності лінійних вимірів елементів скелета кінцівок свідчать про загальну тенденцію до відносного подовження і потовщення кісток зейгоподію.

Відмінності в розподілі навантажень на елементи скелета кінцівок, що притаманні представникам різних класів, в першу чергу є наслідками орієнтації кінцівок. Остання визначає величину навантажень на кручення в кінцівках. Відносне підвищення біомеханічних показників кістки при підвищенні навантажень відбувається шляхом зміни кількості компактної речовини та її розподілу у стінках діафіза. Ми вважаємо, що це створює додаткові можливості для морфо-функціональних адаптацій елементів скелета кінцівок за рахунок зміни форми перерізу діафіза. Дійсно, форма перерізу кісток зейгоподію ссавців, де навантаження на кручення зведені до мінімуму, є дуже різноманітною.

Індивідуальна мінливість морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик довгих кісток скелета кінцівок як показник адаптивних потенцій видів. Питання індивідуальної мінливості структурно-біомеханічних характеристик кісток кінцівок в межах виду практично не висвітлено в літературі. Наші дані свідчать, що, навіть при стабільній для виду формі поперечного перерізу діафіза, існує певна мінливість характеристик геометрії перерізу, як відображення сукупності індивідуальних особливостей. Високі показники мінливості властивостей кісток можуть вказувати на більш широкі потенційні можливості для їх адаптивних змін.

У модельних видів коефіцієнти варіації (CV) характеристик кісток кінцівок в цілому мають досить високі показники порівняно з даними, наведеними О. В. Яблоковим (1966) для ссавців. Хоча цей автор наголошував на тому, що мінливість маси скелета та його окремих компонентів може бути досить значною. Моменти інерції та площа компакти загалом є дуже мінливими величинами. Близькі до наших величини коефіцієнтів варіації цих ознак наводяться й у нечисленних літературних джерелах (Ruff, 1987; Demes et al., 1991).

Розмах мінливості структурно-біомеханічних характеристик окремої кістки залежить від того, наскільки стабільними і постійними є основні механічні навантаження в ній. Чим вони стабільніші, тим менш мінливими (більш стабільними) є механічні властивості кістки, і навпаки. Наприклад, у жаби їстівної найменш мінливою в цьому плані є кістка передпліччя, найбільш мінливою – плечова. У плазунів найменш мінливими виступають елементи стилоподію (імовірно, через їх найбільш значне функціональне навантаження). Слід відмітити,

що на мінливість цих ознак, очевидно, впливає і ступінь спеціалізації кінцівок. У варана сірого, якому притаманні деякі спеціалізовані форми локомоції, мінливість ознак тазової кінцівки помітно менша, ніж у ящірки прудкої. У бурозубки звичайної менш мінливими виявляються елементи зейгоподію (зростання функціонального навантаження на зейгоподій у ссавців). Водночас характеристики кісток тазової кінцівки у неї є більш мінливими порівняно з кістками грудної кінцівки. Щодо мінливості характеристик кісток кінцівок (зокрема тазових) у птахів, то помітний загалом її менший розмах порівняно з представниками інших класів. Це, імовірно, також пов'язано з певними спеціалізаціями кінцівок, оскільки у птахів через біпедальність тазові кінцівки мають порівняно мало потенційних шляхів до морфо-функціональних видозмін.

Аналіз даних багатовимірної алометрії показав ряд спільних рис для модельних видів: маса всіх кісток зростає більш інтенсивно, ніж маса тіла; діаметри діафіза зростають більш інтенсивно, ніж довжина кістки. Це свідчить про більш інтенсивне зростання кількості компактної кісткової речовини при зростанні маси тіла в онтогенезі. Щодо інших характеристик, то в різних кістках вони змінюються нерівномірно. Це пов'язано з тим, що інтенсивність навантажень на певний елемент залежить від його динамічної задіяності в локомоції поряд з іншими елементами і зокрема інтенсивності зростання механічних навантажень, що діють на нього.

ВИСНОВКИ

Вперше досліджено структурно-біомеханічні властивості довгих кісток кінцівок представників усіх класів тетрапод. Це дало змогу врахувати більшість чинників, що впливають на їх формування: орієнтацію кінцівок; характер навантажень в різних ланках кінцівок; специфіку локомоторних відправлень кінцівок, пов'язаних з біологією виду. В сукупності з дослідженням алометрії та мінливості характеристик кісток це дозволяє зробити наступні висновки.

1. Основним чинником, який впливає на структурно-біомеханічні властивості елементів скелета кінцівок тетрапод, є орієнтація кінцівок, яка визначає характер механічних навантажень, їх розподіл і динаміку в ланках скелета кінцівок. Із характером локомоції і локомоторними спеціалізаціями пов'язані часткові особливості будови кісток.

2. За формою та біомеханічними характеристиками поперечного перерізу діафіза довгих кісток скелета кінцівок можна чітко визначити пристосованість кістки до навантажень певного роду та інтенсивності. При сегментальній орієнтації кінцівок характер механічних навантажень найбільш суттєво впливає на елементи стилоподію, при парасагітальній – на елементи зейгоподію.

3. У тварин з парасагітальною орієнтацією кінцівок має місце більш висока мінливість форми поперечного перерізу діафіза кісток кінцівок порівняно з гомологічними кістками тварин з сегментальною орієнтацією кінцівок, у яких обмежуючим чинником для форми перерізу виступають навантаження на кручення.

4. Згідно з даними алометрії при зростанні маси тіла у плазунів (сегментальна орієнтація кінцівок) механічні навантаження зростають відносно більш інтенсивно в

кістках стилоподію та ізометрично в кістках зейгоподію; у ссавців (парасагітальна орієнтація кінцівок) – найбільш інтенсивно в основних кістках зейгоподію (променевій і великогомілковій), та ізометрично в плечовій і ліктьовій кістках; у птахів (біпедалізм) – більш інтенсивно в усіх кістках тазової кінцівки.

5. Підвищення структурно-біомеханічних показників елементів скелета кінцівок у відповідь на зростання механічних навантажень відбувається за рахунок відносного збільшення маси компактної речовини та більш раціонального її розподілу в стінках діафіза кістки. Саме ці риси створюють потенційні можливості для морфо-функціональних адаптацій скелета кінцівок до змін умов існування та забезпечення виживання видів.

6. Поглиблення спеціалізації кінцівок сприяє зменшенню мінливості структурно-біомеханічних характеристик їх кісток. Це підтверджує думку про певну втрату адаптаційних потенцій видами, які стали на шлях спеціалізації, незалежно від їх систематичного положення.

7. Результатом переходу від сегментальної до парасагітальної орієнтації кінцівок є: 1) більш інтенсивне зростання показників площі компакти і моментів інерції відносно маси тіла; 2) підвищення стійкості кісток до динамічних навантажень; 3) більш раціональний розподіл кісткової речовини; 4) зростання потенційних можливостей тварин до розширення функцій кінцівок і освоєння різноманітних форм локомоції.

ПУБЛІКАЦІ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Брошко Є. О. Структурно-біомеханічні властивості кісток стилоподію деяких наземних хребетних / Є. О. Брошко // Науковий часопис НПУ ім. М. П. Драгоманова. Серія № 20. Біологія: Зб. наукових праць. – К., НПУ імені М. П. Драгоманова, 2012. – № 4. – С. 94-100.

2. Брошко Е. О. К методам биомеханических исследований трубчатых костей конечностей (обзорная статья) / Е. О. Брошко // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология. Химия». – 2013. – Т. 26 (65), № 4. – С. 9-21.

3. Брошко Е. О. Особенности структурно-биомеханических параметров длинных костей конечностей некоторых представителей подотряда Lacertilia / Е. О. Брошко, М. Ф. Ковтун // Біологія та валеологія. Збірник наукових праць. – Харків, 2013. – Вип. 15. – С. 13-22. (Особистий внесок 75 %: збір та опрацювання матеріалу, аналіз літератури, написання частини статті).

4. Брошко Е. О. Некоторые структурно-биомеханические особенности длинных костей конечностей пресмыкающихся и млекопитающих / Е. О. Брошко // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология. Химия». – 2014. – Т. 27 (66), № 1. – С. 12-23.

5. Брошко Є. О. Морфометричні та біомеханічні особливості організації скелету кінцівок деяких наземних хребетних з різним типом локомоції і орієнтації кінцівок / Є. О. Брошко, М. Ф. Ковтун // Вісник Черкаського університету. Серія:

біологічні науки. – Черкаси, 2014. – Вип. 2 (295). – С. 23-31. (*Особистий внесок 75 %: збір та опрацювання матеріалу, аналіз літератури, написання частини статті*).

6. Broshko Ye. O. Variability of structural and biomechanical parameters of *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) limb bones / Ye. O. Broshko // Vestnik Zoologii. – 2014. – Vol. 48 (3). – P. 239-248.

7. Брошко Є. О. Структурні та біомеханічні особливості великогомілкової кістки деяких наземних хребетних // Науковий вісник НУБіП. – К.: ВЦ НУБіП України, 2013. – Вип. 188, Ч. 1. – С. 72-79.

8. Брошко Є. О. Структурно-біомеханічні властивості стегнової кістки деяких наземних хребетних з різним типом локомоції / Є. О. Брошко // Молодь і поступ біології: збірник тез VIII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів (3–6 квітня 2012 року, м. Львів). – Львів, 2012. – С. 187-188.

9. Брошко Є. О. Структурно-біомеханічний аналіз стегнової кістки наземних хребетних / Є. О. Брошко // «Біологія: від молекули до біосфери». Матеріали VII Міжнародної конференції молодих учених (20 – 23 листопада 2012 р., м. Харків, Україна). – Х.: ФОП Шаповалова Т.М., 2012. – С. 246.

10. Брошко Є. О. Внутрішньовидова алометрія параметрів морфометричних і структурно-біомеханічних характеристик стегнової кістки жаби озерної (*Pelophylax ridibundus*) та бурозубки звичайної (*Sorex araneus*) / Є. О. Брошко // Молодь і поступ біології: збірник тез IX Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів (16 – 19 квітня 2013 року, м. Львів). – Львів, 2013. – С. 241-242.

АНОТАЦІЯ

Брошко Є. О. Структурно-біомеханічні властивості довгих кісток кінцівок в ряду наземних хребетних. – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2014.

Дисертація присвячена вивченню зв'язку структурно-біомеханічних властивостей довгих кісток кінцівок з орієнтацією кінцівок і типом локомоції. Досліджено ряд характеристик довгих кісток кінцівок 41 виду хребетних з чотирьох класів.

Орієнтація кінцівок, маса тіла і характер локомоції визначають характер механічних навантажень і їх розподіл на окремі ланки кінцівок. Форма поперечного перерізу діафіза кістки разом з обчисленими на її основі характеристиками дозволяє визначити загальний характер навантажень, до протидії яким пристосована кістка.

Встановлено, що при сегментальній орієнтації кінцівок на їх скелет діють переважно навантаження на кручення. При цьому найбільш суттєво вони впливають на елементи стилоподію, де біомеханічні показники зростають відносно більш інтенсивно при збільшенні маси тіла. При парасагітальній орієнтації тип навантажень більш суттєво впливає таким же чином на кістки зейгоподію. У тварин з біпедальною локомоцією (птахів) ці показники зростають інтенсивно в усіх елементах тазової кінцівки.

Підвищення біомеханічних показників відбувається за рахунок відносного збільшення кількості компактної кісткової речовини і її більш раціонального розподілу в стінках діафіза.

Парасагітальна орієнтація кінцівок сприяє збільшенню потенційних можливостей до розширення функцій кінцівок і освоєння нових форм локомоції.

Ключові слова: наземні хребетні, орієнтація кінцівок, скелет кінцівок, довгі кістки, структурно-біомеханічні властивості, морфо-функціональні адаптації.

АННОТАЦІЯ

Брошко Е. О. Структурно-биомеханические свойства длинных костей конечностей в ряду наземных позвоночных. – Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Киев, 2014.

Диссертация посвящена изучению связи структурно-биомеханических свойств длинных костей конечностей с ориентацией конечностей и типом локомоции. Исследован ряд характеристик длинных костей конечностей 41 вида позвоночных из четырех классов.

Ориентация конечностей, масса тела и характер локомоции определяют характер механических нагрузок и их распределение на отдельные звенья конечностей. Форма поперечного сечения диафіза кости наряду с вычисленными на ее основе характеристиками позволяет определить общий характер нагрузок, к противостоянию которым приспособлена кость.

Установлено, что при сегментальной ориентации конечностей на их скелет действуют преимущественно нагрузки на кручение. При этом наиболее существенно они влияют на элементы стилоподия, где биомеханические показатели возрастают относительно более интенсивно при увеличении массы тела. При парасагиттальной ориентации тип нагрузок более существенно влияет таким же образом на кости зейгоподия. У животных с бипедальной локомоцией (птиц) эти показатели возрастают интенсивно во всех элементах тазовой конечности.

Повышение биомеханических показателей происходит за счет относительного увеличения количества компактного костного вещества и его более рационального распределения в стенках диафіза.

Парасагиттальная ориентация конечностей способствует увеличению потенциальных возможностей к расширению функций конечностей и освоению новых форм локомоции.

Ключевые слова: наземные позвоночные, ориентация конечностей, скелет конечностей, длинные кости, структурно-биомеханические свойства, морфо-функциональные адаптации.

SUMMARY

Broshko Ye. O. Structural and biomechanical properties of limbs' long bones in range of terrestrial vertebrates. – Manuscript. Thesis for Ph. D. degree in the specialty 03.00.08 – zoology. – I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2014.

The subject of research is structural and biomechanical properties of limbs' long bones and their relationship with limbs orientation relative to the body planes and the locomotion type. It was investigated a number of morphometric and structural and biomechanical characteristics of limbs' long bones of 41 species from four classes of vertebrates.

It has been obtained morphometric and mechanical parameters of stylopodium and zeugopodium bones of forelimbs and hindlimbs: bone mass (m , g), relative bone mass (m_r), bone length (l , mm), bone mass and length relative to the total mass and length of stylopodium and zeugopodium, midshaft frontal diameter (d_f , mm) and sagittal diameter (d_s , mm), ratio of diameters (d_f/d_s), cross-sectional area (compact area, S_k , mm²), compact index (i_k), principal (exremal) moments of inertia (I_{max} , I_{min} , mm⁴), ratio of principal moments of inertia (I_{max}/I_{min}), polar moment of inertia (J , mm⁴), radii of inertia (i_{max} , i_{min} , mm).

In the first place biomechanical properties of limb bones define by limbs orientation, body mass and locomotion type. These factors determine the loading condition and distribution of mechanical loads in certain links of the limbs.

Some features are calculated on the basis of cross-sectional shape of bone shaft. There are cross-sectional area and compacts index, moments of inertia and radii of inertia. All of them and cross-sectional shape make it possible to determine the loading condition to which the bone is adapted. Compact area and index is representative in regard to bone adaptation to resistance to the pressure and tension; principal moments of inertia show the bone resistance to bending loads, and polar moment of inertia shows the bone resistance to the torsion loads.

Established, that torsional loads mainly acting on the limb skeleton of animals that have segmental limb orientation (amphibians, reptiles). Thus loading condition most significantly affects the cross-sectional shape of midshaft in stylopodium bones of reptiles. At the same time the cross-sectional shape of bone midshaft of reptiles (especially lizards) is rather homotypic. It depends on the uniformity (high similarity measure) of locomotion types of various representatives as the effect of general features of mechanical loads. The cross-sectional shape of limb bones (particularly bones of forelimb) of anurans is significantly different from previous case so far as anurans have specific locomotor adaptations.

At the same time loading condition most significantly affects the cross-section of zeugopodium bones of mammals that have parasagittal limb orientation. Cross-sectional shape of mammals' bones is quite various. This is due to the fact that the torsional loads' restrictive effect is diminished by parasagittal limb orientation. Diversity of cross-sectional shape indicates the high degree of variability of loading conditions as well as direction of load application for the various locomotion types.

Research of allometry of structural and biomechanical parameters shows different character of their increasing relative to body mass in various parts of limbs. Structural and biomechanical parameters relatively more intensively increase in stylopodium bones of animals that have segmental limb orientation, and in zeugopodium bones of animals that have parasagittal limb orientation. Its increase equally intensively in all bones of hindlimb of birds for which is inherent bipedal locomotion.

Relative increasing of structural and biomechanical parameters occurs at the expense of relative increasing of quantity of compact bone tissue and its more efficient distribution in mid-shaft.

The variability of limb bones' morphometric and biomechanical features is depending on degree of limbs specialization regardless of systematic position of species.

Segmental limb orientation of reptiles due to the specific loading condition imposes some constraints on the structural features of elements of the limb skeleton and its morpho-functional adaptations. Parasagittal limb orientation is more progressive than segmental. It contributes to increasing of resistance to mechanical loads, more rational application of structural bone tissue, enhancement of potential ability to extension of limbs' function and using new locomotion types.

Key words: terrestrial vertebrates, limb orientation, limb skeleton, long bones, structural and biomechanical properties, morpho-functional adaptations.