

УДК 591.471.37:597/599

Є. О. Брошко, М. Ф. Ковтун

МОРФОМЕТРИЧНІ ТА БІОМЕХАНІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ СКЕЛЕТУ КІНЦІВОК ДЕЯКИХ НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ З РІЗНИМ ТИПОМ ЛОКОМОЦІЇ І ОРІЄНТАЦІЇ КІНЦІВОК

Досліджено деякі особливості відносних змін структурно-біомеханічних властивостей скелетних елементів стилоподію і зейгоподію кінцівок плазунів і ссавців. Визначено наступні морфометричні і структурно-біомеханічні параметри кісток: маса кістки; лінійні лінійні розміри кістки – довжина, фронтальний і сагітальний діаметри діафізу; параметри геометрії перерізу діафізу: площа компакти, моменти інерції (головні і полярний), радіуси інерції. Встановлено, що вказані параметри кісток стилоподію і зейгоподію мають різний характер алометричних залежностей від маси тіла. В усіх випадках відмічено позитивну алометрію маси кістки та ізометрію довжини кістки до маси тіла. Більшість параметрів елементів стилоподію плазунів і елементів зейгоподію ссавців мають позитивну алометрію до маси тіла. Це свідчить про різний характер механічних навантажень на окремі елементи скелету кінцівок у представників різних класів, що пов'язано з відмінною орієнтацією кінцівок (сегментальна у плазунів, пара сагітальна у ссавців).

Ключові слова: плазуни, ссавці, скелет кінцівок, орієнтація кінцівок, структурно-біомеханічні параметри, алометрія.

Постановка проблеми. Аналіз останніх досліджень і публікацій. Представники класів плазунів і ссавців характеризуються різною орієнтацією кінцівок відносно тіла (сегментальна у плазунів, парасагітальна у ссавців), а звідси й особливостями локомоції. Орієнтація кінцівок впливає на характер структурно-біомеханічних особливостей довгих кісток кінцівок в межах різних класів, зумовлених різним розподілом механічних навантажень на різні ланки скелету кінцівок.

У плазунів при сегментальній орієнтації кінцівок елементи скелету стилоподію підлягають переважно навантаженням на кручення у зв'язку зі значною осьовою ротацією кінцівки під час локомоції. У ссавців з прямою постановкою кінцівок в елементах стилоподію переважають навантаження на згин [8]. Хоча у примітивних їх представників (однопрохідні, деякі сумчасті) у зв'язку з особливою постановкою кінцівок (проміжна між сегментальною і парасагітальною) тут присутні також значні навантаження на кручення, подібні до таких у рептилій [9].

Ті чи інші навантаження на кістку найбільш адекватно визначаються величинами і взаємовідношеннями параметрів поперечного перерізу діалізу кістки.

Алометричні залежності параметрів кісток від маси тіла можуть бути описані за допомогою двох альтернативних моделей [4]. Згідно моделі геометричної подібності параметри змінюються ізометрично до маси тіла. Вона прийнятна для розгляду відносних змін лінійних розмірів [4, 7, 10, 13, 14]. Згідно моделі пружної подібності параметри змінюються неізометрично і залежать від пружних властивостей кістки, що більш характерно для параметрів геометрії поперечного перерізу [6, 14]. Але в багатьох випадках важко визначити мінливість параметрів у відповідності лише до однієї з цих моделей [2].

Мета статті – виявити масштаб мінливості структурно-біомеханічних параметрів довгих кісток кінцівок плазунів і ссавців, а також спроба визначення загальних закономірностей цих змін у тетрапод.

Методика

Досліджено довгі кістки кінцівок 9 видів рептилій і 23 видів ссавців: плечова (humerus), променева (radius), ліктьова (ulna), стегнова (femur) і великогомілкова (tibia) (табл. 1).

Таблиця 1

Список досліджених видів

Вид	n	Досліджені елементи	Вид	n	Досліджені елементи
Шипохвоста агама (<i>Uromastix sp.</i>)	1	H, R, U, F, T	Байбак (<i>Marmota bobak</i>)	1	H, R, U, F, T
Бородата агама (<i>Pogona vitticeps</i>)	2	H, R, U, F, T	Бобер (<i>Castor fiber</i>)	1	H, R, U, F, T
Звичайна ігуана (<i>Iguana iguana</i>)	1	H, R, U, F, T	Нутрія (<i>Miocastor coypus</i>)	2	H, R, U, F, T
Єменський хамелеон (<i>Chamaeleo calytratus</i>)	1	H, R, U, F, T	Борсук (<i>Meles meles</i>)	2	H, R, U, F, T
Леопардовий хамелеон (<i>Furcifer pardalis</i>)	1	H, R, U, F, T	Бурій ведмідь (<i>Ursus arctos</i>)	3	H, R, U, F, T
Плямистий еублефар (<i>Eublepharis macularis</i>)	1	H, R, U, F, T	Гімалайський ведмідь (<i>Ursus thibetanus</i>)	1	H, R, U, F, T
Прудка ящірка (<i>Lacerta agilis</i>)	10	H, R, U, F, T	Кіт домашній (<i>Felis catus</i>)	2	H, R, U, F, T
Зелена ящірка (<i>Lacerta viridis</i>)	1	H, R, U, F, T	Гуанако (<i>Lama guanicoe</i>)	1	H, R, F, T
Сірий варан (<i>Varanus griseus</i>)	4	H, R, U, F, T	Лама (<i>Lama glama</i>)	1	H, R, F, T
Єхидна (<i>Tachyglossus aculeatus</i>)	1	H, R, U, F, T	Благородний олень (<i>Cervus elaphus elaphus</i>)	1	H, R, F, T
Опосум (<i>Didelphis virginiana</i>)	1	H, R, U, F, T	Ізюбр (<i>C. e. xanthopygus</i>)	1	H, R, F, T
Гірський кенгуру (<i>Macropus robustus</i>)	1	H, R, U, F, T	Плямистий олень (<i>Cervus nippon</i>)	1	H, R, F, T
Їжак (<i>Erinaceus concolor</i>)	1	H, R, U, F, T	Лань (<i>Cervus dama</i>)	1	H, R, F, T
Звичайна бурозубка (<i>Sorex araneus</i>)	10	H, R, U, F, T	Голубий гну (<i>Connochaetes taurinus</i>)	1	H, R, F, T
Павіан гамадріл (<i>Papio hamadryas</i>)	1	H, R, U, F, T	Нільгау (<i>Boselaphus tragocamelus</i>)	1	H, R, F, T
Макак резус (<i>Macaca mulatta</i>)	1	H, R, U, F, T	Канна (<i>Taurotragus oryx</i>)	1	H, R, F, T
Заєць русак (<i>Lepus europaeus</i>)	1	H, R, F, T			

Примітка: H – плечова кістка, R – променева кістка, U – ліктьова кістка, F – стегнова кістка, T – великогомілкова кістка.

Визначено морфометричні і структурно-біомеханічні параметри кісток: маса (m, г); лінійні розміри – довжина (l, мм), фронтальний (d_f , мм) і сагітальний (d_s , мм) діаметри; параметри геометрії поперечного перерізу – площа компакти (S_k , мм²), головні (I_{max} , I_{min} , мм⁴) і полярний (J, мм⁴) моменти інерції, радіуси інерції (i_{max} , i_{min} , мм). Основні параметри геометрії перерізу є показниками опору кістки до тих чи інших

навантажень: на стискання і розтяг (площа компакти), згин (головні моменти інерції), кручення (полярний момент інерції) [1, 15]. Для визначення вказаних механічних параметрів було використано спеціальну методику. Зображення перерізу наносилося на координатну сітку, де визначалися координати окремих точок на зовнішньому і внутрішньому контурах перерізу. Отримані координати оброблялися за допомогою спеціальної комп'ютерної програми [4] з отриманням величин параметрів геометрії перерізу.

Для визначення коефіцієнтів алометричного росту параметрів кістки відносно маси тіла використано алометричний метод, який виражає зміни параметрів відносно певної незалежної змінної (в даному випадку маси тіла). Для цього використано рівняння нелінійної регресії: $y=ax^b$, де x – незалежна змінна (маса тіла), y – показник окремого параметра, a – константа початкового росту, b – алометрична константа [4, 5, 11, 13]. Відповідно до загальноприйнятих теоретичних розрахунків при ізометрії параметрів до маси тіла їх алометрична константа буде складати: для маси кісток – 1, лінійних параметрів – 0,33, площі перерізу – 0,67, моментів інерції – 1,33. Якщо відповідні алометричні константи більші за вказані величини, це свідчить про позитивну алометрію ознаки відносно маси тіла, якщо менші – про негативну алометрію. Розрахунки показників нелінійної регресії проведено за допомогою програми SigmaPlot 11.0.

Результати та їх обговорення

Плазуни. Для параметрів кісток кінцівок рептилій встановлено наступні показники їх кореляції з масою тіла. Високий рівень кореляції з масою тіла має більшість параметрів усіх досліджених кісток: лінійні розміри, площа компакти і радіуси інерції ($r>0,7$; табл. 2). Кореляція з масою тіла моментів інерції різних кісток має деякі відмінності. У ліктьовій і великогомілковій кістках (0,639-0,742) вона більша, ніж в ліктьовій і кістках стилоподію (0,468-0,605). Кореляція з масою тіла маси елементів скелету тазової кінцівки (0,689-0,707) більш висока порівняно з такою для елементів грудної кінцівки (0,39-0,467).

При дослідженні алометричних залежностей параметрів кісток від маси тіла у рептилій виявлено деякі характерні особливості. Судячи з показників алометричної константи b , маса досліджених кісток рептилій має позитивну алометрію відносно маси тіла (1,085-1,315; табл. 2). Зміни лінійних розмірів кісток кінцівок відносно маси тіла також мають загальні тенденції для всіх кісток: ізометрія довжини кістки (0,32-0,345), позитивна алометрія діаметрів діафізу (0,341-0,411). Серед останніх параметрів виключення складає сагітальний діаметр ліктьової кістки, для якого спостерігається невелика негативна алометрія (0,311). Для параметрів геометрії поперечного перерізу елементів стилоподію і зейгоподію відмічено різний характер залежностей. Вказані параметри кісток стилоподію мають позитивне алометричне зростання відносно маси тіла (площа компакти – 0,704-0,711; моменти інерції – 1,55-1,583; радіуси інерції – 0,358-0,378). У той же час в кістках зейгоподію спостерігається переважно ізометрія даних параметрів з масою тіла (площа компакти – 0,64-0,682; моменти інерції – 1,315-1,403; радіуси інерції – 0,301-0,352).

Позитивна алометрія маси кістки і діаметрів діалізу (фронтального і сагітального) відносно маси тіла свідчить про те, що на підвищення навантажень на скелет кінцівок кістки реагують збільшенням кількості компактно-кісткової речовини. Ізометрія довжини кожної з досліджених кісток до маси тіла свідчить про пропорційні зміни розмірів елементів кінцівок відносно маси тіла, а також вказує на їх консервативність у плазунів.

Таблиця 2

Алометричні залежності параметрів кісток кінцівок від маси тіла у плазунів

	a	b	S_b	r		a	b	S_b	r
Humerus					Radius				
m	0,771	1,198	0,172	0,467	m	0,111	1,232	0,196	0,39
l	46,62	0,32	0,039	0,915	l	34,08	0,335	0,052	0,865
d _f	4,053	0,358	0,028	0,958	d _f	2,039	0,381	0,055	0,867
d _s	4,106	0,386	0,025	0,97	d _s	1,93	0,366	0,045	0,904
S _k	6,55	0,704	0,084	0,82	S _k	2,419	0,676	0,079	0,824
I _{max}	8,42	1,55	0,151	0,597	I _{max}	0,516	1,392	0,183	0,468
I _{min}	5,789	1,583	0,166	0,544	I _{min}	0,371	1,346	0,166	0,548
J	14,24	1,564	0,157	0,573	J	0,888	1,371	0,175	0,503
i _{max}	1,198	0,358	0,038	0,925	i _{max}	0,589	0,313	0,051	0,859
i _{min}	1,016	0,366	0,05	0,878	i _{min}	0,495	0,323	0,052	0,858
Ulna					Femur				
m	0,321	1,315	0,173	0,484	m	1,201	1,101	0,119	0,707
l	36,82	0,345	0,054	0,865	l	55,47	0,328	0,037	0,925
d _f	2,277	0,411	0,06	0,862	d _f	4,065	0,341	0,03	0,951
d _s	2,195	0,311	0,046	0,882	d _s	4,951	0,386	0,027	0,965
S _k	3,158	0,682	0,064	0,883	S _k	8,058	0,711	0,078	0,839
I _{max}	1,641	1,4	0,118	0,733	I _{max}	14,13	1,571	0,151	0,605
I _{min}	0,614	1,375	0,142	0,649	I _{min}	7,655	1,564	0,178	0,481
J	2,254	1,391	0,128	0,697	J	21,84	1,569	0,162	0,553
i _{max}	0,795	0,339	0,033	0,941	i _{max}	1,443	0,378	0,038	0,928
i _{min}	0,5	0,301	0,047	0,873	i _{min}	1,139	0,359	0,051	0,87
Tibia									
m	0,535	1,085	0,123	0,689	I _{max}	1,005	1,34	0,09	0,832
l	42,67	0,337	0,039	0,92	I _{min}	0,428	1,279	0,112	0,762
d _f	3,387	0,356	0,04	0,921	J	1,461	1,312	0,092	0,826
d _s	3,467	0,379	0,032	0,951	i _{max}	0,671	0,338	0,032	0,946
S _k	4,566	0,64	0,059	0,89	i _{min}	0,461	0,316	0,037	0,918

Примітка. Тут і в таблиці 3: *a* – константа початкового росту; *b* – алометрична константа; *S_b* – похибка алометричної константи; *r* – коефіцієнт кореляції.

Позитивну алометрію параметрів геометрії перерізу діафізу кісток стилоподію можна вважати підтвердженням припущення про провідну роль стилоподію в кінематиці кінцівки і підтриманні положення тіла, оскільки на них діють максимальні механічні навантаження. Тому при певних видоспецифічних змінах будови кінцівки внаслідок морфо-функціональних пристосувань до того чи іншого типу локомоції у рептилій, на наш погляд, найбільш мінливим є саме стилоподій. У той же час ізометрія вказаних параметрів скелету зейгоподіальної ланки з масою тіла у плазунів може вказувати на постійність відносних змін параметрів даних кісток і можливу відсутність адаптивних спеціалізацій зейгоподію, які проявляються на цьому рівні. Одним з небагатьох виключень серед досліджених нами рептилій є хамелеони, у яких відносно подовжений зейгоподій. Це пояснюється специфічною орієнтацією кінцівок хамелеонів, близькою до парасагітальної.

Виходячи з наших даних, у рептилій (в даному випадку, у ящірок) спостерігається мінливість довжини кістки згідно моделі геометричної подібності (ізометрія), а діаметрів діафізу – згідно моделі пружної подібності. Сукупна мінливість параметрів

геометрії усіх досліджених кісток плазунів може бути описана за допомогою обох моделей. З одного боку, відмічена значна позитивна алометрия у кістках стилоподію (модель пружної подібності), з іншого боку, переважає ізометрична залежність у кістках зейгоподію (модель геометричної подібності). Таким чином, загальні закономірності змін параметрів для різних кісток у ящірок відрізняються від тих, які можна спостерігати, наприклад, у ссавців. Це, імовірно, викликано тим, що потенційні можливості для змін характеру локомоції у рептилій обмежуються сегментальною орієнтацією кінцівок. Тому головні зміни відображаються на параметрах діафізу кісток стилоподію, які підлягають найбільшій кількості механічних навантажень.

Ссавці. усі параметри кісток кінцівок досліджених видів ссавців мають високий рівень кореляції з масою тіла ($r > 0,7$). Виключення складають моменти інерції перерізу ліктьової кістки (0,574-0,614; табл. 3).

Таблиця 3

Алометричні залежності параметрів кісток кінцівок від маси тіла у ссавців

	a	b	S_b	r		a	b	S_b	r
<i>Humerus</i>					<i>Radius</i>				
m	1,099	1,131	0,042	0,882	m	0,409	1,143	0,059	0,833
l	43,01	0,341	0,015	0,977	l	43,44	0,357	0,014	0,981
d _f	4,334	0,341	0,018	0,972	d _f	2,863	0,411	0,028	0,949
d _s	5,136	0,359	0,016	0,977	d _s	2,212	0,405	0,023	0,954
S _k	9,153	0,688	0,034	0,921	S _k	3,589	0,796	0,042	0,887
I _{max}	16,99	1,373	0,057	0,808	I _{max}	1,122	1,518	0,099	0,531
I _{min}	9,151	1,383	0,065	0,797	I _{min}	0,646	1,564	0,09	0,631
J	26,98	1,375	0,058	0,809	J	1,778	1,533	0,097	0,553
i _{max}	1,553	0,353	0,015	0,981	i _{max}	0,829	0,429	0,024	0,962
i _{min}	1,138	0,369	0,019	0,974	i _{min}	0,575	0,415	0,018	0,974
<i>Ulna</i>					<i>Femur</i>				
m	0,487	1,074	0,069	0,793	m	1,365	1,171	0,035	0,908
l	41,27	0,353	0,031	0,954	l	50,54	0,356	0,014	0,982
d _f	2,567	0,322	0,03	0,953	d _f	4,888	0,339	0,02	0,964
d _s	3,395	0,362	0,033	0,939	d _s	4,315	0,371	0,014	0,983
S _k	4,033	0,674	0,058	0,85	S _k	8,571	0,708	0,035	0,906
I _{max}	1,748	1,334	0,099	0,614	I _{max}	13,56	1,391	0,069	0,73
I _{min}	0,798	1,201	0,102	0,574	I _{min}	8,393	1,43	0,069	0,757
J	2,627	1,291	0,1	0,602	J	21,59	1,399	0,069	0,74
i _{max}	0,929	0,353	0,035	0,935	i _{max}	1,498	0,353	0,021	0,964
i _{min}	0,655	0,31	0,032	0,945	i _{min}	1,193	0,367	0,015	0,981
<i>Tibia</i>									
m	1,303	1,113	0,036	0,914	I _{max}	6,269	1,598	0,069	0,812
l	58,51	0,325	0,016	0,897	I _{min}	3,822	1,606	0,072	0,815
d _f	3,621	0,392	0,018	0,974	J	10,11	1,604	0,07	0,814
d _s	4,031	0,359	0,016	0,974	i _{max}	1,195	0,387	0,016	0,979
S _k	7,772	0,756	0,031	0,936	i _{min}	0,954	0,383	0,016	0,98

Маса кісток ($b=1,074-1,171$ – позитивна алометрия) і їх довжина ($b=0,325-0,357$ – ізометрія) у ссавців мають такі ж тенденції змін, як і у плазунів. Алометричні залежності інших розглянутих параметрів у ссавців мають значення зворотні до таких у рептилій. Тобто спостерігається переважно ізометрія до маси тіла більшості параметрів елементів стилоподію, а також ліктьової кістки (діаметри діафізу – 0,322-0,359; площа

компакти – 0,674-0,708; моменти інерції – 1,201-1,43; радіуси інерції – 0,31-0,369), і позитивна алометрия параметрів основних елементів зейгоподію – променевої і великогомілкової кісток (діаметри діафізу – 0,359-0,411; площа компакти – 0,756-0,796; моменти інерції – 1,518-1,606; радіуси інерції – 0,383-0,429) (табл. 3).

За даними деяких авторів у ссавців спостерігається переважно негативна алометрия довжин і діаметрів кісток і виражена позитивна алометрия площі перерізів і моментів інерції [2-4]. Однак це не повністю підтверджується нашими даними.

Згідно наших даних у ссавців параметри кісток стилоподію змінюються ізометрично відносно маси тіла. Що стосується кісток зейгоподію (променева і великогомілкова кістки), які у ссавців піддаються основним механічним навантаженням, то їх структурно-біомеханічні параметри мають досить високу позитивну алометрію до маси тіла. При порівнянні елементів зейгоподію грудної кінцівки у ліктьовій кістці відмічено ізометрію досліджених параметрів до маси тіла (на відміну від променевої). Причому алометрична константа полярного моменту інерції перерізу ліктьової кістки свідчить навіть про невелику негативну алометрію. Тобто при зростанні маси тіла у ссавців навантаження на кручення у ліктьовій кістці зростають менш інтенсивно. В цілому зміни параметрів кісток стилоподію можна описати за допомогою моделі пружної подібності. Таким чином, у зв'язку з парасагітальною орієнтацією кінцівок, у ссавців кістки стилоподію проявляють відносно постійні властивості механічної стійкості при зростанні маси тіла. А основні несучі компоненти зейгоподію (променева і великогомілкова кістки) збільшують свої характеристики міцності більш інтенсивно (в тому числі й за рахунок відносного збільшення кількості кісткової речовини – позитивна алометрия діаметрів діафізу і площі компакти). Як відомо, у ссавців мінливість окремих елементів скелету кінцівок збільшується у напрямку від проксимального до дистального. Тому можна припустити, що у них механічна функція скелетних елементів зейгоподію є більш суттєвою, ніж у елементів стилоподію.

Алометричні залежності у межах класу ссавців відображають усереднені зміни параметрів кісток кінцівок, тобто демонструють їх загальні закономірності. Певні локомоторні спеціалізації можуть викликати досить значні відхилення від загального тренду відносних змін показників. Однак наявність у дослідженій вибірці представників видів ссавців з адаптаціями протилежного характеру підтверджує загальну закономірність змін параметрів. А похибка загальної алометричної константи для певного параметру вказує на розмах певних відхилень.

Загальні закономірності мінливості параметрів у плазунів і ссавців. Стосовно закономірностей змін лінійних параметрів наші висновки узгоджуються з висновками Р. Блоба [8]: довжина кісток плазунів відносно менша, ніж у ссавців, а діаметри кісток ящірок мають такі ж алометричні залежності, як і у ссавців. Також слід додати, що зв'язок лінійних розмірів (довжина, діаметри кісток) з руйнуючим навантаженням є дещо меншою порівняно з параметрами перерізу кістки [12].

В цілому для тетрапод характерні наступні особливості відносного зростання морфометричних і структурно-біомеханічних параметрів елементів скелету кінцівок. Маса кістки завжди має позитивну алометрію до маси тіла. Довжина кістки завжди є ізометричною до маси кістки. В елементах скелету кінцівок, які підлягають найбільшим механічним навантаженням, спостерігається позитивний алометричний ріст діаметрів діафізу і параметрів геометрії перерізу діафізу. Таким чином, при зростанні маси тіла структурно-біомеханічні параметри зростають відносно більш інтенсивно для забезпечення необхідного запасу міцності кістки. Ліктьова кістка – єдиний елемент, для якого не відмічено подібної закономірності ні у плазунів, ні у ссавців. Її механічна функція, імовірно, зменшується при зростанні маси тіла. Добрим

прикладом цього є грудна кінцівка копитних, де променева кістка є значно більш розвинутою. Хоча у цьому дослідженні дані по ліктьовій кістці копитних не враховуються, але й без них можна говорити про подібну тенденцію для всіх тварин в цілому. Якщо порівнювати загальні тенденції відносних змін морфометричних і структурно-біомеханічних параметрів скелету різних ланок кінцівки у плазунів і ссавців, то можна говорити про відносне потовщення кісток зейгоподію і збільшення їх механічної функції у тетрапод в цілому (враховуючи також такі чинники, як орієнтація кінцівок і збільшення маси тіла).

Висновки

1. Структурно-біомеханічні параметри елементів скелету різних ланок кінцівки (стилоподію і зейгоподію) у плазунів і ссавців мають різний характер аллометричних залежностей від маси тіла. Так досить високий рівень позитивної аллометрії цих параметрів в кістках стилоподію у плазунів і зейгоподію у ссавців (при ізометрії з масою тіла параметрів інших кісток). Це, імовірно, пов'язано з різним характером розподілу механічних навантажень по ланкам кінцівки у представників різних класів у зв'язку з різною орієнтацією кінцівок. Сегментальна орієнтація кінцівок передбачає більш інтенсивні навантаження на елементи стилоподію, а парасагітальна – на елементи зейгоподію. Відповідно, характеристики міцності цих елементів мають більш інтенсивний відносний ріст кількісних параметрів при збільшенні маси тіла.

2. У тетрапод в цілому відмічається загальна тенденція до відносного зростання структурно-біомеханічних параметрів елементів скелету зейгоподію при збільшенні маси тіла.

3. Судячи з аллометричних залежностей параметрів кісток зейгоподію грудної кінцівки, у тетрапод зі зростанням маси тіла спостерігається підвищення механічної функції променевої кістки поряд з її зниженням для ліктьової кістки.

Література

1. Богданович И. А. Особенности формы поперечных сечений длинных костей конечности у птиц / И.А. Богданович, В.И. Клыков // *Vestnik zoologii*. – 2011. – Т. 45. – №3. – С. 283-288.
2. Клыков В. И. Скелет конечностей некоторых хищных млекопитающих (морфология, пропорции, аллометрия) / В. И. Клыков, К. С. Мусабеков // *Материалы по функциональной морфологии скелета конечностей представителей хищных и копытных млекопитающих*. – К.: Институт зоологии АН Украины, 1993. – С. 3-26.
3. Клыков В. И. Некоторые морфо-биомеханические аспекты адаптации скелета конечностей копытных (*Ungulata*) / В. И. Клыков, К. П. Мельник, В. А. Клыкова // *Материалы по функциональной морфологии скелета конечностей представителей хищных и копытных млекопитающих*. – К.: Институт зоологии АН Украины, 1993. – С. 26-50.
4. Мельник К. П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета / К. П. Мельник, В. И. Клыков. – К.: Наукова думка, 1991. – 208 с.
5. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. / К. Шмидт-Ниельсен. – М.: Мир, 1987. – 259 с.
6. Alexander R. McN. Allometry of the limbs of antelopes (*Bovidae*) / R. McN. Alexander // *J. Zool., Lond.* – 1977. – Vol. 183. – P. 125-146.
7. Alexander R. McN. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*) / R. McN. Alexander, A.S. Jayes, G. M. O. Maloiy, E. M. Wathuta // *J. Zool., Lond.* – 1979. – Vol. 189. – P. 305-314.
8. Blob R. W. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodylians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? / R. W. Blob // *Journal of Zoology, London.* – 2000. – Vol. 250. – P. 507-531.
9. Butcher M. T. In vivo strains in the femur of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) during terrestrial locomotion: testing hypotheses of evolutionary shifts in mammalian bone loading and design / M. T. Butcher, B. J. White, N. B. Hudzik, W. C. Gosnell, J. H. A. Parrish, R. W. Blob // *The Journal of Experimental Biology.* – 2011. – Vol. 214. – P. 2631-2640.

10. Cubo J. The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals / J. Cubo, A. Casinos // *Annales des Sciences Naturelles*. – 1998. – Vol. 36, N 1. – P. 51-62.
11. Gould S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny / S. J. Gould // *Biol. Rev. Cambridge Phill. Soc.* – 1966. – Vol. 41, N 4. – P. 587-640.
12. Jurist J. M. Human ulnar bending stiffness, mineral content, geometry and strength / J. M. Jurist, A. S. Foltz // *J. Biomechanics*. – 1977. – Vol. 10. – P. 455-459.
13. McMahon T. A. Size and shape in biology / T. A. McMahon // *Science*. – 1973. – Vol. 179. – P. 1201-1204.
14. McMahon T. A. Allometry and biomechanics: limb bones and adult ungulates / T. A. McMahon // *Amer. Natur.* – 1975. – Vol. 9. – P. 547-563.
15. Simons E. L. R. Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in Pelecaniform birds / E. L. R. Simons, T. L. Hieronymus, P. M. O'Connor // *Journal of Morphology*. – 2011. – Vol. 272. – P. 958-971.

Аннотация. Брошко Е. О., Ковтун М. Ф. *Морфометрические и биомеханические особенности организации скелета конечностей некоторых позвоночных с различным типом локомоции и ориентации конечностей.* Исследованы некоторые особенности относительных изменений структурно-биомеханических свойств скелетных элементов стилоподия и зейгоподия конечностей пресмыкающихся и млекопитающих. Определены следующие морфометрические и структурно-биомеханические параметры костей: масса кости; линейные размеры кости – длина, фронтальный и сагиттальный диаметры диафиза; параметры геометрии сечения диафиза: площадь компакты, моменты инерции (главные и полярный), радиусы инерции. Установлено, что указанные параметры костей стилоподия и зейгоподия представителей разных классов имеют различный характер аллометрических зависимостей от массы тела. Во всех случаях отмечена положительная аллометрия массы кости и изометрия длины кости к массе тела. Большинство параметров элементов стилоподия пресмыкающихся и элементов зейгоподия млекопитающих имеют положительную аллометрию к массе тела. Это свидетельствует о различном характере механических нагрузок на отдельные элементы скелета конечностей у представителей разных классов, что связано с различной ориентацией конечностей (сегментальная у пресмыкающихся, парасагиттальная у млекопитающих).

Ключевые слова: пресмыкающиеся, млекопитающие, скелет конечностей, ориентация конечностей, структурно-биомеханические параметры, аллометрия.

Summary. Broshko Y. O., Kovtun M. F. *Morphometric and biomechanical characteristics of the limb skeleton organization of some vertebrates with different locomotion type and limb orientation.* Some features of the relative changes in the structural and biomechanical properties of stylopodium and zeugopodium elements of limbs' skeleton of reptiles and mammals have been investigated. Morphological and functional adaptations of limbs' skeletal elements in representatives of different classes of terrestrial vertebrates are directly related to limbs orientation and features of locomotion type. This leads to the fact that stylopodium bones of reptiles and mammals are subjected to mechanical loads of different character.

The structural and biomechanical parameters of stylopodium and zeugopodium bones of reptiles' and mammals' limbs were investigated. There are bone mass, linear dimensions (length and shaft diameters – frontal and sagittal), parameters of shaft's cross-sectional geometry (cross-sectional area, second and polar moments of inertia, radiuses of inertia). Parameters of cross-sectional geometry allow to establishing a quantitative expression of bone resistance to the loads of certain character: pressure and tension (cross-sectional area), bending (second moments of inertia), torsion (polar moment of inertia).

It has been found that the parameters of stylopodium and zeugopodium bones of representatives of different classes have different character of allometric dependences on body mass. In all cases are noted positive allometry of bone mass and isometry of bone length to body mass. Most parameters of stylopodium elements of reptiles and zeugopodium elements of mammals have positive allometry to body mass. At the same time, the parameters of zeugopodium bones of reptiles and stylopodium bones of mammals are varies isometrically relative to body mass. All this testifies to the different character of the mechanical loads on the individual elements of the limbs' skeleton of representatives of different classes, which is associated with a different orientation of limbs (segmental in reptiles,

parasagittal in mammals). From this, we can make the following conclusions. The main loads are imposed on stylopodium in reptiles and zeugopodium in mammals. There is a general trend of increasing of mechanical load on the zeugopodium skeleton when the vertebrates' body mass are increasing. Also noted increase of the mechanical function of the radius compared with the ulna in vertebrates.

Key words: *reptiles, mammals, limb skeleton, limbs orientation, structural and biomechanical parameters, allometry.*

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Одержано редакцією	11.02.2014
Прийнято до публікації	14.03.2014