

УДК 591.471.37:597/599

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-БИОМЕХАНИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ДЛИННЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДОТРЯДА *LACERTILIA*

Брошко Е.О., Ковтун М.Ф.

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

Характер локомоции и ориентация конечностей влияют на строение локомоторного аппарата животных. Для ящериц характерно относительно малое разнообразие типов локомоции и сегментальная ориентация конечностей. Исследованы структурно-биомеханические особенности костей стилоподия и зейгоподия их конечностей. Показательными являются величины индексов соотношений диаметров диафиза и моментов инерции его сечения, а также индекса компакты. По ним можно судить о форме сечения диафиза и преобладании определенных механических нагрузок. Некоторые представители ящериц имеют эволюционно продвинутые особенности локомоции, которые отображаются на форме диафиза костей их конечностей. Параметры геометрии сечения диафизов костей стилоподия имеют положительную аллометрию к массе тела. В костях зейгоподия они изменяются изометрически. Это свидетельствует о более высокой адаптивности костей стилоподия к изменениям массы тела.

Ключевые слова: ящерицы, характер локомоции, ориентация конечностей, длинные кости конечностей, структурно-биомеханические параметры, форма сечения диафиза.

Specific features of structural and biomechanical parameters of long bones of limbs of some representatives of suborder *Lacertilia*. Broshko Ye.O., Kovtun M.F. – Locomotion type and limbs orientation affects the structure of the locomotor apparatus of animals. Characteristic feature of lizards is a relatively small variety of locomotion types and segmental limbs orientation. The structural and biomechanical specific features of stylopodium and zeugopodium bones of their limbs were studied. Values of index of shaft diameters ratio and of moments of inertia ratio and also cross-sectional index are indicative in this case. It can help to determine the shaft cross-sectional shape and the prevalence of certain mechanical loads. Some representatives of the lizards have the evolutionarily advanced features of locomotion, which are displayed in the shaft shape of bones of their limbs. Cross-sectional parameters of shaft of stylopodium bones have positive allometry to body mass. In zeugopodium bones they vary isometrically. This indicates a higher adaptability of stylopodium bones to changes of body mass.

Key words: lizards, locomotion type, limbs orientation, long bones of limbs, structural and biomechanical parameters, cross-sectional shape of shaft.

ВСТУПЛЕНИЕ

Как известно, характер локомоции накладывает определенный отпечаток на строение локомоторного аппарата животных. Имеет значение и ориентация конечностей относительно тела (сегментальная или парасагиттальная), в зависимости от которой различается характер распределения веса тела на конечности и их кинематика. В связи с этим большой интерес представляют особенности структурно-биомеханических параметров длинных костей конечностей у пресмыкающихся (в данном случае у ящериц).

Форма сечения диафиза длинных костей скелета конечностей у ящериц менее изменчива, чем у более высокоорганизованных животных (млекопитающих). Это, видимо, обусловлено меньшим разнообразием типов локомоции у рептилий по сравнению с млекопитающими.

Ящерицы имеют типичную для рептилий сегментальную ориентацию конечностей, при которой стилоподии ориентированы в горизонтальной плоскости. Различаются следующие основные способы четырехногого передвижения у ящериц [2]: медленный рысеобразный шаг, медленная и быстрая рысь с преобладанием тазовых конечностей. Кроме того, некоторым сравнительно более крупным представителям подотряда (игуановые, варановые) свойственна ускоренная локомоция на полувыпрямленных приведенных к телу конечностях, что отличает их, к примеру, от лацертид. Многие представители ящериц из разных семейств способны также к лазанию по деревьям и камням. Особым случаем является локомоция хамелеонов, имеющих специализированные хватательные конечности, которые приобрели ориентацию, близкую к парасагиттальной. Еще один особый тип локомоции ящериц – двуногий бег, возникший независимо у отдельных представителей разных семейств. Характер локомоции связан с местообитанием животного: приуроченность к пустынным и степным ландшафтам предполагает наличие способности передвигаться быстрой рысью, а обитание в скалистой местности или в ландшафтах с древесной растительностью сочетается со способностью к лазанию.

Элементы разных звеньев скелета конечностей подвергаются механическим нагрузкам различного характера. В костях зейгоподиев преобладают нагрузки на изгиб, а кости стилоподиев благодаря сегментальной ориентации конечностей подвергаются преимущественно нагрузкам на кручение [6; 10; 12]. У рептилий эти нагрузки относительно более высокие, чем у птиц и высших млекопитающих, в связи с чем кости у них имеют больший запас прочности [6; 8; 9; 11; 12].

В современной литературе структурно-биомеханические свойства костей конечностей рептилий проанализированы фрагментарно. Практически не исследованы для представителей Lacertilia межвидовые аллометрические зависимости параметров геометрии сечения диафиза: площади компакты и

моментов инерции. А эти параметры являются наиболее показательными для анализа структурно-биомеханических особенностей элементов скелета конечностей.

Цель данной работы – рассмотреть особенности структурно-биомеханических параметров длинных костей конечностей ящериц и их связь с характером локомоции, а также относительные изменения этих параметров для гомологичных костей в пределах подотряда.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследованы скелетные элементы конечностей 9 видов ящериц из 6 семейств (табл. 1). Это кости стилоподия – плечевая (humerus), бедренная (femur), и кости зейгоподия – лучевая (radius), локтевая (ulna), большеберцовая (tibia), малоберцовая (fibula). Проанализированы следующие морфометрические и структурно-биомеханические параметры: масса кости (m); линейные размеры – длина (l), фронтальный (d_f) и сагиттальный (d_s) диаметры диафиза; параметры геометрии поперечного сечения середины диафиза – площадь компакты (S_k), главные (I_{max} , I_{min}) и полярный (J) моменты инерции, радиусы инерции (i_{max} , i_{min}). Также вычислены коэффициенты: индекс соотношения фронтального и сагиттального диаметров диафиза (d_f/d_s), индекс компакты (i_k), индекс соотношения главных моментов инерции (I_{max}/I_{min}).

Таблица 1

Список изученных видов

| Вид | n | Характер локомоции | Местообитание |
|--|----|------------------------|------------------------|
| Агамовые (<i>Agamidae</i>) | | | |
| Шипохвостая агама (<i>Uromastix sp.</i>) | 1 | Быстрая рысь | Аридные ландшафты |
| Бородатая агама (<i>Pogona vitticeps</i>) | 2 | Быстрая рысь, лазание | Аридные ландшафты |
| Игуановые (<i>Iguanidae</i>) | | | |
| Обыкновенная игуана (<i>Iguana iguana</i>) | 1 | Быстрая рысь*, лазание | Влажнотропические леса |
| Хамелеоновые (<i>Chamaeleonidae</i>) | | | |
| Йеменский хамелеон (<i>Chamaeleo calypttratus</i>) | 1 | Лазание | Влажные горные леса |
| Леопардовый хамелеон (<i>Furcifer pardalis</i>) | 1 | Лазание | Влажнотропические леса |
| Эubleфаровые (<i>Eublepharidae</i>) | | | |
| Пятнистый эubleфар (<i>Eublepharis macularius</i>) | 1 | Быстрая рысь, лазание | Аридные ландшафты |
| Настоящие ящерицы (<i>Lacertidae</i>) | | | |
| Прыткая ящерица (<i>Lacerta agilis</i>) | 10 | Быстрая рысь | Равнинные ландшафты |
| Зеленая ящерица (<i>Lacerta viridis</i>) | 1 | Быстрая рысь | Равнинные ландшафты |
| Варановые (<i>Varanidae</i>) | | | |
| Серый варан (<i>Varanus griseus</i>) | 4 | Быстрая рысь* | Аридные ландшафты |

Примечание: * – наличие факультативной локомоции на полувыпрямленных конечностях.

Определены аллометрические зависимости параметров каждой кости от массы тела, а также диаметров диафизов от длинокостей. Для этого использовано уравнение нелинейной регрессии $y=ax^b$, где x – независимая переменная (масса тела, длина кости), y – показатель отдельного параметра, a – константа начального роста, b – аллометрическая константа [1; 3]. Согласно общепринятым теоретическим расчетам, при изометрии параметров к массе тела аллометрическая константа составляет: для массы костей – 1, линейных параметров – 0,33, площади сечения – 0,67, моментов инерции – 1,33. Если соответствующие аллометрические константы больше указанных величин, это свидетельствует о положительной аллометрии признака относительно массы тела, если меньше – об отрицательной аллометрии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Форма диафиза. Особенности механических нагрузок при видоизменениях характера локомоции у представителей разных семейств ящериц отображаются в изменениях формы сечения диафиза (рис. 1). Это хорошо иллюстрируется показателями индексов (табл. 2).

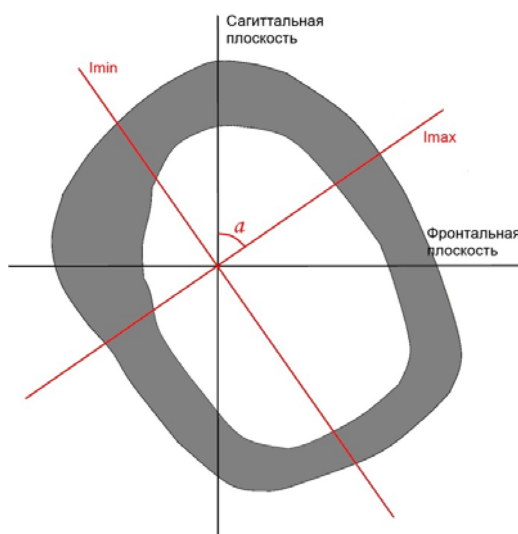


Рис. 1. Расположение осей главных моментов инерции на сечении диафиза.

У шипохвостой агамы соотношение диаметров диафизов близко к 1, кроме локтевой кости, где оно наименьшее (0,58; табл. 2). Небольшие величины соотношения моментов инерции для плечевой, лучевой и бедренной костей свидетельствуют об их округлой форме вследствие преобладания нагрузок на кручение. В локтевой и костях голени они более значительны из-за преобладания нагрузок на изгиб. Показатели индекса компактны всех костей близки к среднему показателю для всех представленных видов (табл. 2).

Бородатая агама имеет почти равное соотношение диаметров всех изученных костей (0,94-1,15), а максимальный момент инерции значительно

превышает минимальный только в локтевой кости (1,86). Индексы компакты сечений диафизов (кроме лучевой кости) имеют показатели меньше среднего значения среди представленных (табл. 2). Эти особенности свидетельствуют о наличии нагрузок разного характера и уменьшении массы костей вследствие приспособленности к лазанию.

Сходные особенности имеет форма диафизов костей и у обыкновенной игуаны: округлая форма (эллиптическая только в лучевой), низкий индекс компакты.

У хамелеонов отношения диаметров и моментов инерции свидетельствуют о преимущественно округлой форме сечения диафизов, а также преобладании нагрузок на изгиб в костях зейгоподиев. Индекс компакты всех костей у леопардового хамелеона самый низкий среди представленных видов. Интересно, что при сходном характере локомоции кости йеменского хамелеона, в отличие от леопардового, имеют показатели индекса компакты близкие к средним, а бедренная кость – даже самый высокий из них (табл. 2).

Таблица 2

**Показатели коэффициентов геометрии сечения диафиза
исследованных видов**

| | d_f/d_s | i_k | I_{max}/I_{min} | d_f/d_s | i_k | I_{max}/I_{min} | d_f/d_s | i_k | I_{max}/I_{min} |
|------------------------|----------------|-------|-------------------|---------------|-------|-------------------|---------------|-------|-------------------|
| | Humerus | | | Radius | | | Ulna | | |
| <i>Uromastix sp.</i> | 1,15 | 0,71 | 1,33 | 1,25 | 0,76 | 1,25 | 0,58 | 0,64 | 1,67 |
| <i>P. vitticeps</i> | 1,15 | 0,59 | 1,37 | 1,12 | 0,72 | 1,27 | 1,07 | 0,76 | 1,86 |
| <i>I. iguana</i> | 1 | 0,33 | 1,2 | 1 | 0,82 | 1,52 | 0,64 | 0,73 | 2,45 |
| <i>Ch. calyptratus</i> | 1,18 | 0,75 | 1,13 | 1,1 | 0,61 | 1,6 | 1 | 0,76 | 1,78 |
| <i>F. pardalis</i> | 1,09 | 0,48 | 1,13 | 1 | 0,47 | 1 | 0,9 | 0,54 | 1,5 |
| <i>E. macularius</i> | 1 | 0,83 | 1,2 | 1,33 | 0,79 | 1,74 | 1,25 | 0,83 | 1,19 |
| <i>L. agilis</i> | 1,23 | 0,73 | 1,57 | 1 | 0,8 | 1,51 | 0,64 | 0,75 | 2,71 |
| <i>L. viridis</i> | 1 | 0,68 | 1,57 | 0,67 | 0,78 | 1,19 | 0,5 | 0,73 | 2,35 |
| <i>V. griseus</i> | 0,9 | 0,8 | 1,43 | 1,14 | 0,9 | 1,47 | 1,52 | 0,86 | 2,75 |
| Средний | 1,08 | 0,66 | 1,33 | 1,07 | 0,74 | 1,39 | 0,9 | 0,73 | 2,03 |
| | Femur | | | Tibia | | | Fibula | | |
| <i>Uromastix sp.</i> | 0,94 | 0,57 | 1,39 | 1,08 | 0,56 | 1,57 | 0,88 | 0,74 | 1,5 |
| <i>P. vitticeps</i> | 0,94 | 0,46 | 1,32 | 1 | 0,58 | 1,41 | 1,04 | 0,73 | 1,27 |
| <i>I. iguana</i> | 0,9 | 0,52 | 1,38 | 1,08 | 0,55 | 1,25 | 1,1 | 0,77 | 1,65 |
| <i>Ch. calyptratus</i> | 0,9 | 0,76 | 1,18 | 1,23 | 0,77 | 1,1 | 1,38 | 0,84 | 2,33 |
| <i>F. pardalis</i> | 1 | 0,64 | 1,09 | 1,1 | 0,63 | 1,75 | 1,67 | 0,75 | 2 |
| <i>E. macularius</i> | 1 | 0,57 | 1,13 | 1 | 0,67 | 1,38 | 1,67 | 0,8 | 1,27 |
| <i>L. agilis</i> | 0,99 | 0,69 | 1,35 | 1,13 | 0,74 | 1,72 | 1 | 0,85 | 1,42 |
| <i>L. viridis</i> | 0,92 | 0,66 | 1,71 | 1,22 | 0,72 | 1,77 | 0,83 | 0,85 | 3 |
| <i>V. griseus</i> | 0,76 | 0,6 | 1,82 | 0,89 | 0,75 | 2,74 | 1,17 | 0,87 | 2,36 |
| Средний | 0,93 | 0,61 | 1,37 | 1,08 | 0,66 | 1,63 | 1,19 | 0,8 | 1,87 |

У пятнистого зублефара все изученные кости имеют округлую форму сечения. Соотношение моментов инерции свидетельствует о небольшом преобладании нагрузок на изгиб в костях зейгоподиев. Индекс компакты диафизов костей грудной конечности один из самых высоких среди

представлених видів, а тазової – близький к середньому показателю. Округлая форма сечения и толстостенность диафизов может свидетельствовать об относительно слабой специализации скелета конечностей у данного вида.

Сечения диафизов костей у лацертид имеют более или менее выраженную эллиптическую форму. Согласно величинам отношения моментов инерции эти нагрузки наиболее выражены в локтевой и костях голени. Индекс компакты костей грудной конечности близок к среднему показателю, для тазовой конечности – несколько превышает средний (табл. 2).

Для серого варана характерна эллиптическая форма сечения диафиза всех исследованных костей, которые подвергаются более значительным нагрузкам на изгиб по сравнению с другими видами. Индексы компакты здесь значительно превышают средние показатели для представленных видов (табл. 2).

Соотношения диаметров диафиза костей грудной конечности у исследованных видов в целом не свидетельствуют о явном преобладании величины одного из диаметров над другим. Для костей тазовой конечности отчетливо заметно преобладание сагиттального диаметра над фронтальным у серого варана. Это свидетельствует о явно преобладающих нагрузках на изгиб элементов его скелета конечностей при быстрой локомоции на полувыпрямленных конечностях.

У исследованных видов преобладает форма сечения диафиза близкая к округлой (влияние нагрузок на кручение) для плечевой, лучевой и бедренной костей (исключение в виде эллиптической формы – у серого варана). Эллиптическая форма (как следствие влияния нагрузок на изгиб) преобладает в локтевой и костях голени. По нашему мнению, изменчивость формы сечения диафиза костей грудной конечности является менее показательной по причине относительно меньших динамических нагрузок в сравнении с тазовой конечностью, которая более активна при быстрой локомоции [2].

Индекс компакты является наименьшим у ящериц так или иначе приспособленных к лазанию по деревьям – обыкновенной игуаны, леопардового хамелеона, бородатой агамы. Это связано с необходимостью облегчения их скелета.

Аллометрические зависимости параметров. Представленные аллометрические зависимости параметров свидетельствуют об общих тенденциях их относительных изменений в пределах подотряда Lacertilia.

Большинство из приведенных параметров имеют высокий уровень корреляции с массой тела (табл. 3). Преимущественно средний уровень корреляции имеют показатели моментов инерции. Наиболее низкую корреляцию с массой тела проявляет масса кости. При этом отмечается положительная аллометрия массы кости к массе тела ($b=1,101-1,315$). Длина кости изменяется относительно массы тела изометрически ($b=0,32-0,337$). Диаметры диафиза имеют тенденцию к положительной аллометрии ($b=0,341-0,411$). Положительную аллометрию имеют также параметры геометрии сечения диафизакостей стилоподиев: площадь компакты ($b=0,704-0,711$), моменты инерции ($b=1,55-1,583$) и радиусы инерции ($b=0,358-0,378$). Это

лишний раз подтверждает ведущую роль стилоподия в движениях конечности и поддержании положения тела. Для костей зейгоподиев эти параметры изменяются в целом изометрически к массе тела (аллометрическая константа b площади компакты – 0,64-0,688, моментов инерции – 1,346-1,406, радиусов инерции – 0,301-0,352), причем для малоберцовой кости наблюдается даже небольшая тенденция к отрицательной аллометрии моментов инерции ($b=1,279-1,382$) (табл. 3).

Таблица 3

Аллометрические зависимости структурно-биомеханических параметров костей конечностей от массы тела у исследованных видов ящериц

| | a | b | S _b | CV _b ,% | R | a | b | S _b | CV _b ,% | R |
|------------------------------------|----------------|-------|----------------|--------------------|-------|---------------|-------|----------------|--------------------|-------|
| | <i>Humerus</i> | | | | | <i>Femur</i> | | | | |
| m, г | 0,771 | 1,198 | 0,172 | 14,34 | 0,467 | 1,201 | 1,101 | 0,119 | 10,83 | 0,707 |
| l, мм | 46,62 | 0,32 | 0,039 | 12,06 | 0,915 | 55,47 | 0,328 | 0,037 | 11,14 | 0,925 |
| d _f , мм | 4,053 | 0,358 | 0,028 | 7,79 | 0,958 | 4,065 | 0,341 | 0,03 | 8,71 | 0,951 |
| d _s , мм | 4,106 | 0,386 | 0,025 | 6,44 | 0,97 | 4,951 | 0,386 | 0,027 | 7 | 0,965 |
| S _k , мм ² | 6,55 | 0,704 | 0,084 | 11,91 | 0,82 | 8,058 | 0,711 | 0,078 | 11,01 | 0,839 |
| I _{max} , мм ⁴ | 8,42 | 1,55 | 0,151 | 9,72 | 0,597 | 14,13 | 1,571 | 0,151 | 9,63 | 0,605 |
| I _{min} , мм ⁴ | 5,789 | 1,583 | 0,166 | 10,48 | 0,544 | 7,655 | 1,564 | 0,178 | 11,41 | 0,481 |
| J, мм ⁴ | 14,24 | 1,564 | 0,157 | 10,06 | 0,573 | 21,84 | 1,569 | 0,162 | 10,35 | 0,553 |
| i _{max} , мм | 1,198 | 0,358 | 0,038 | 10,49 | 0,925 | 1,443 | 0,378 | 0,038 | 9,99 | 0,928 |
| i _{min} , мм | 1,016 | 0,366 | 0,05 | 13,65 | 0,878 | 1,139 | 0,359 | 0,051 | 14,25 | 0,87 |
| | <i>Radius</i> | | | | | <i>Tibia</i> | | | | |
| m, г | 0,111 | 1,232 | 0,196 | 15,91 | 0,39 | 0,535 | 1,085 | 0,123 | 11,33 | 0,689 |
| l, мм | 34,08 | 0,335 | 0,052 | 15,67 | 0,865 | 42,67 | 0,337 | 0,039 | 11,45 | 0,92 |
| d _f , мм | 2,039 | 0,381 | 0,055 | 14,53 | 0,867 | 3,387 | 0,356 | 0,04 | 11,17 | 0,921 |
| d _s , мм | 1,93 | 0,366 | 0,045 | 12,4 | 0,904 | 3,467 | 0,379 | 0,032 | 8,43 | 0,951 |
| S _k , мм ² | 2,419 | 0,676 | 0,079 | 11,65 | 0,824 | 4,566 | 0,64 | 0,059 | 9,29 | 0,89 |
| I _{max} , мм ⁴ | 0,516 | 1,392 | 0,183 | 13,11 | 0,468 | 4,743 | 1,403 | 0,119 | 8,5 | 0,742 |
| I _{min} , мм ⁴ | 0,371 | 1,346 | 0,166 | 12,3 | 0,548 | 1,934 | 1,315 | 0,145 | 11,03 | 0,639 |
| J, мм ⁴ | 0,888 | 1,371 | 0,175 | 12,79 | 0,503 | 6,723 | 1,375 | 0,129 | 9,39 | 0,702 |
| i _{max} , мм | 0,589 | 0,313 | 0,051 | 16,15 | 0,859 | 1,073 | 0,352 | 0,033 | 9,37 | 0,941 |
| i _{min} , мм | 0,495 | 0,323 | 0,052 | 16,19 | 0,858 | 0,763 | 0,316 | 0,045 | 14,17 | 0,883 |
| | <i>Ulna</i> | | | | | <i>Fibula</i> | | | | |
| m, г | 0,321 | 1,315 | 0,173 | 13,16 | 0,484 | 0,14 | 1,287 | 0,193 | 14,98 | 0,407 |
| l, мм | 36,82 | 0,345 | 0,054 | 15,61 | 0,865 | 42,97 | 0,336 | 0,039 | 11,64 | 0,918 |
| d _f , мм | 2,277 | 0,411 | 0,06 | 14,54 | 0,862 | 2,209 | 0,385 | 0,05 | 12,98 | 0,893 |
| d _s , мм | 2,195 | 0,311 | 0,046 | 14,93 | 0,882 | 1,992 | 0,382 | 0,034 | 8,93 | 0,946 |
| S _k , мм ² | 3,158 | 0,682 | 0,064 | 9,34 | 0,883 | 2,494 | 0,64 | 0,05 | 7,78 | 0,927 |
| I _{max} , мм ⁴ | 1,641 | 1,4 | 0,118 | 8,46 | 0,733 | 1,005 | 1,34 | 0,09 | 6,69 | 0,832 |
| I _{min} , мм ⁴ | 0,614 | 1,375 | 0,142 | 10,33 | 0,649 | 0,428 | 1,279 | 0,112 | 8,72 | 0,762 |
| J, мм ⁴ | 2,254 | 1,391 | 0,128 | 9,17 | 0,697 | 1,461 | 1,312 | 0,092 | 7 | 0,826 |
| i _{max} , мм | 0,795 | 0,339 | 0,033 | 9,67 | 0,941 | 0,671 | 0,338 | 0,032 | 9,36 | 0,946 |
| i _{min} , мм | 0,5 | 0,301 | 0,047 | 15,59 | 0,873 | 0,461 | 0,316 | 0,037 | 11,71 | 0,918 |

Примечание: а – константа начального роста; b – аллометрическая константа; S_b – отклонение b; CV_b – коэффициент вариации b; r – коэффициент корреляции.

При рассмотрении взаимной аллометрии линейных размеров костей (табл.4) заметно, что диаметры диафиза изменяются относительно длины кости изометрически ($b=0,926-1,078$). Наши данные по аллометрическим зависимостям линейных размеров костей несколько расходятся с данными Р. Блоба [6], приведенным исключительно для представителей семейств игуанид и варанид. При такой же положительной аллометрии к массе тела диаметров диафиза ($b=0,377-0,39$) у них длина кости имеет отрицательную аллометрию к массе тела ($b=0,297-0,309$), а также наблюдается значительная отрицательная аллометрия длины кости к диаметрам диафиза ($b=0,762-0,816$).

Таким образом, специфика характера локомоции и ее связь с размерами тела в данных семействах отображается и на изменениях линейных размеров относительно массы тела, отличающимся от таковых в нашем исследовании, где присутствуют и представители других семейств ящериц.

Таблица 4

Аллометрические зависимости диаметров диафиза от длины кости у исследованных видов ящериц

| | a | b | S _b | CV _b ,% | R | a | b | S _b | CV _b ,% | R |
|---------------------|----------------|-------|----------------|--------------------|-------|---------------|-------|----------------|--------------------|-------|
| | <i>Humerus</i> | | | | | <i>Femur</i> | | | | |
| d _f , мм | 0,068 | 1,029 | 0,085 | 8,24 | 0,963 | 0,069 | 0,996 | 0,067 | 6,74 | 0,975 |
| d _s , мм | 0,057 | 1,063 | 0,101 | 9,52 | 0,952 | 0,057 | 1,078 | 0,089 | 8,28 | 0,961 |
| | <i>Radius</i> | | | | | <i>Tibia</i> | | | | |
| d _f , мм | 0,041 | 1,071 | 0,121 | 11,31 | 0,939 | 0,068 | 1,033 | 0,053 | 5,09 | 0,986 |
| d _s , мм | 0,04 | 1,064 | 0,124 | 11,67 | 0,936 | 0,061 | 1,043 | 0,082 | 7,86 | 0,968 |
| | <i>Ulna</i> | | | | | <i>Fibula</i> | | | | |
| d _f , мм | 0,041 | 1,058 | 0,154 | 14,58 | 0,906 | 0,038 | 1,062 | 0,082 | 7,75 | 0,968 |
| d _s , мм | 0,071 | 0,926 | 0,165 | 17,86 | 0,875 | 0,03 | 1,093 | 0,095 | 8,66 | 0,959 |

Примечание: а – константа начального роста; b – аллометрическая константа; S_b – отклонение b; CV_b – коэффициент вариации b; r – коэффициент корреляции.

Для описания аллометрических зависимостей параметров кости у млекопитающих существует две альтернативные модели – модель геометрического и модель упругого подобия. Согласно модели геометрического подобия аллометрическая константа линейных размеров кости относительно массы тела составляет $0,33 \pm 0,02$, то есть проявляется изометрия [1; 5]. Согласно модели упругого подобия аллометрические константы составляют: для длины кости – 0,25, диаметров диафиза – 0,38, площади компакты – 0,75 [4]. В целом, у млекопитающих наблюдается преимущественно отрицательная аллометрия длин и диаметров костей и выраженная положительная аллометрия площади компакты и моментов инерции [1]. Исходя из наших данных, у ящериц наблюдается изменчивость длины кости согласно модели геометрического подобия (изометрическая), а диаметров диафиза – согласно модели упругого подобия (не изометрическая). Совокупная изменчивость параметров геометрии сечения всех исследованных костей может

быть описана с помощью обеих моделей: с одной стороны значительная положительная аллометрия в костях стилоподиев (модель упругого подобия), с другой – преобладание изометрии с небольшими отклонениями в костях зейгоподиев (модель геометрического подобия). Таким образом, общие особенности изменений параметров для разных костей у ящериц отличаются от тех, которые наблюдаются у млекопитающих. Это вызвано тем, что изменчивость характера локомоции у ящериц ограничена сегментальной ориентацией конечностей. Поэтому основные изменения претерпевают параметры диафизов костей стилоподиев.

Видоизменения характера локомоции у некоторых представителей подотряда Lacertilia. Возникновение быстрого бегана полувыпрямленных конечностях у ящериц может считаться довольно прогрессивным шагом в их эволюции и эволюции их локомоции. Но открытым для обсуждения остается вопрос о постоянном использовании данной способности и дальнейшем ее совершенствовании. С другой стороны, у всех представителей семейства хамелеоновых имеется ориентация конечностей, близкая к парасагиттальной. Но их локомоция менее динамична, чем у остальных ящериц, и, соответственно, скелет их конечностей подвергается менее интенсивным динамическим механическим нагрузкам.

Согласно имеющимся данным, изменение положения тела и ориентации конечностей в эволюционном процессе у рептилий имеют некоторые особенности в силу ограничивающей роли определенных факторов. В частности, возникновение позы животного с относительно более выпрямленными конечностями приводит к уменьшению нагрузок на кручение. Таким образом, отдельные представители современных рептилий (некоторые ящерицы, крокодилы), имея при быстрой локомоции полувыпрямленные конечности и уменьшенную аксиальную ротацию бедренной кости, могут считаться успешными в естественном отборе и перспективными для дальнейшей эволюции [8; 9]. Но при сохранении сегментальной ориентации конечностей и дальнейшем их выпрямлении в случаях, подобных рассматриваемым, в костях стилоподиев будут возрастать нагрузки на изгиб. Возможными путями преодоления этой проблемы видятся изменение ориентации конечностей с сегментальной на парасагиттальную (что отчасти реализовано у хамелеонов), либо уменьшение массы тела, что компенсирует затраты энергии и материала для обеспечения устойчивости костей к нагрузкам на изгиб [7; 8; 9].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вследствие довольно однообразного характера локомоции среди разных представителей подотряда Lacertilia (за исключением хамелеонов) структурно-биомеханические параметры элементов скелета их конечностей изменяются преимущественно изометрически относительно массы тела. Сегментальная ориентация конечностей накладывает свой отпечаток на эту изменчивость: при

возрастании массы тела относительно более интенсивно возрастают масса костей и диаметры диафизов, что связано с увеличением количества костного вещества в связи с возрастанием механических нагрузок. Также более интенсивно возрастают площадь компакты и моменты инерции костей стилоподиев, поскольку данные элементы подвергаются наибольшему нагружкам при локомоции и поэтому наиболее чувствительны к их изменениям. Представители некоторых семейств (варановые, агамовые, игуановые) имеют характерные особенности локомоции, которые можно считать эволюционно продвинутыми; ограничивающим фактором к прогрессивным изменениям есть сегментальная ориентация конечностей.

Литература

1. Мельник К.П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета / К.П. Мельник, В.И. Клыков. – К.: Наукова думка, 1991. – 208 с.
2. Суханов В.Б. общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод / В.Б. Суханов – Л. : Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1968. – 225 с.
3. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? Пер. с англ. / К. Шмидт-Нильсен. – М.: Мир, 1987. – 259 с.
4. Alexander R. McN. Allometry of the limbs of antelopes (*Bovidae*) / R. McN. Alexander // J. Zool., Lond. – 1977. – Vol. 183. – P. 125-146.
5. 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.
6. 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.
7. Blob R. W. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses / R.W. Blob // Paleobiology. – 2001. – Vol.27, № 1. – P. 14-38.
8. Blob R. W. In vivo locomotor strain in the hindlimb bones of *Alligator mississippiensis* and *Iguana iguana*: implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture / R.W. Blob, A. Biewener // J. Exp. Biol. – 1999. – Vol. 202. – P. 1023-1046.
9. Blob R. W. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*) / R. W. Blob, A. Biewener // J. Exp. Biol. – 2001. – Vol. 204. – P. 1099-1122.

10. Brown J. The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals / J. Brown, D. W. Yalden // *Mammal Review*. – 1973. – Vol. 3. – № 4. – P. 107-134.

11. Butcher M. T. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in river cooter turtles (*Pseudemys concinna*) / M. T. Butcher, R. W. Blob. – *J. Exp. Biol.* – 2008. – Vol. 211. – P. 1187-1202.

12. Butcher M. T. In vivo strains in the femur of river cooter turtles (*Pseudemys concinna*) during terrestrial locomotion: tests of force-platform models of loading mechanics / M. T. Butcher, N. R. Espinoza, S. R. Cirilo, R. W. Blob // *J. Exp. Biol.* – 2008. – Vol. 211. – P. 2397-2407.

Особливості структурно-біомеханічних параметрів довгих кісток кінцівок деяких представників підряду *Lacertilia*. Брошко Є.О., Ковтун М.Ф. – Характер локомоції та орієнтація кінцівок впливають на будову локомоторного апарату тварин. Для ящірок характерне відносно невелике різноманіття типів локомоції і сегментальна орієнтація кінцівок. Досліджено структурно-біомеханічні особливості кісток стилоподію і зейгоподію їх кінцівок. Показовими є величини індексів відношень діаметрів діафізу і моментів інерції його перерізу, а також індексу компакти. За ними можна судити про форму перерізу діафізу та переважання певних механічних навантажень. Деякі представники ящірок мають еволюційно просунуті особливості локомоції, які відображаються на формі діафізу кісток їхніх кінцівок. Параметри геометрії перерізу діалізів кісток стилоподію мають позитивну аллометрію до маси тіла. У кістках зейгоподію вони змінюються ізометрично. Це свідчить про більш високу адаптивність кісток стилоподію до змін маси тіла.

Ключові слова: ящірки, характер локомоції, орієнтація кінцівок, довгі кістки кінцівок, структурно-біомеханічні параметри, форма перерізу діафізу.