

УДК 591.471.37:597/599

К МЕТОДАМ БИОМЕХАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ (ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ)

Брошко Е.О.

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина
E-mail: y.broshko@gmail.com*

Данный обзор посвящен методам исследований структурно-биомеханических свойств трубчатых костей конечностей наземных позвоночных. Существует связь формы и функции кости. Ее форма указывает на приспособления к механическим нагрузкам разного характера, определяющимся особенностями локомоции животного. Эти приспособления отображают параметры геометрии поперечного сечения диафиза: площадь и индекс компакты, моменты и радиусы инерции. Величины этих параметров указывают на устойчивость кости к определенным типам нагрузок. Для сравнения показателей разных видов используются методы аллометрии. На аллометрические зависимости влияет ряд факторов: масса тела, характер локомоции, двигательная активность, уровень метаболизма. В литературных данных отмечается неоднородность анализа структурно-биомеханических свойств костей, а также состава исследуемых видов.

Ключевые слова: позвоночные, трубчатые кости, форма, функция, структурно-биомеханические признаки, форма диафиза, геометрия сечения, аллометрия.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения закономерностей изменчивости формы и структурно-биомеханических свойств трубчатых костей конечностей на межвидовом уровне существует уже давно. При этом, данная изменчивость рассматривается как приспособительный механизм, связанный с особенностями локомоции, характерными для вида, и зависимыми также от его экологии, то есть в плане неразрывной взаимосвязи формы кости и ее функции (функциональных возможностей). Существует ряд методов, которые позволяют оценить эту связь путем выражения структурно-биомеханических признаков и их взаимозависимостей в количественных параметрах. В подобных исследованиях возникает ряд методических и аналитических вопросов. Что является первичным: форма или функция, и какой основной критерий их взаимозависимости? Какие признаки позволяют это установить? Какой признак или группа признаков является основным и обуславливает другие? Как оценивать изменчивость признаков среди разных видов? Как изменяется изменчивость на уровне класса и между классами? Этим вопросам и посвящен данный обзор.

1. СВЯЗЬ ФОРМЫ И ФУНКЦИИ

В морфологии трубчатых костей конечностей наземных позвоночных хорошо прослеживаются общие закономерности, исходя из которых форма и функция органа тесно связаны. Особенности функционирования органа задают предпосылки к появлению и закреплению определенных морфологических превращений. С другой стороны, видоизменения функции органа возможны лишь в пределах функциональных потенций, обусловленных определенной морфологией органа. По словам Ф. Я. Дзержинского и Л. П. Корзуна, «функциональные свойства аппаратов опорно-двигательной системы так же консервативны, как и их анатомия... и потому лежат в основе более стабильных связей, слагающих морфоэкологическую специфику...» [цит. по: 1]. Данные авторы полагают, что форма является первичной по отношению к функции, как образующая ее материальный субстрат [1]. Упомянутая морфоэкологическая специфика проявляется, на наш взгляд, именно во влиянии постоянных экологических факторов, определяющих морфо-функциональные специализации в пределах допустимых среди довольно жестких рамок, налагаемых строением и функциональными возможностями скелета конечностей.

Кость рассматривается как целостная механическая конструкция, способная выдерживать механические нагрузки, вызванные рядом факторов. Механическая нагрузка на кость в том или ином положении является результатом совокупного действия массы тела, силы сопротивления субстрата, тяговых усилий мышц и сухожилий, взаимодействия с другими элементами скелета [2-5]. В то же время, в силу особенностей локомоции, ориентации конечностей относительно плоскостей тела (сегментальная и парасагиттальная), экологии животного, кости подвергаются режимам нагрузок разного характера (например, преобладание нагрузок на кручение или на изгиб, разное соотношение силы и интенсивности их действия) [6-9]. Устойчивость кости к этим нагрузкам отображается в ее форме, то есть частных видоизменениях ее отдельных структур и распределении компактной и губчатой костных тканей в конкретном скелетном элементе и у конкретного вида.

Таким образом, уровень и характер нагрузок на локомоторный аппарат является одним из ведущих факторов морфо-функциональных перестроек скелета конечностей [2; 4-6; 10]. Следовательно, по форме кости можно предвидеть преобладание воздействий на нее при нормальных условиях механических нагрузок определенного типа и, соответственно, ее устойчивость к ним [5].

Существует взаимозависимость показателей структурно-биомеханических характеристик с прочностью и жесткостью кости. Так, наблюдается высокая степень корреляции параметров геометрии поперечного сечения диафиза с максимальными разрушающими нагрузками на кость.

2. ГЕОМЕТРИЯ СЕЧЕНИЯ ДИАФИЗА

Показательным в отношении иллюстрации адаптаций костей к определенному режиму нагрузок является распределение компактного костного вещества в стенках вдоль и поперек диафиза. Для полученного изображения внешнего и внутреннего

(медуллярного) контуров конфигурации разной степени сложности (в зависимости от конкретного случая) с помощью специальных методик расчетов определяются параметры геометрии сечения диафиза [10]. В сочетании с физическими свойствами костной ткани как материалу, геометрия сочетания определяет механические свойства кости в ее конкретном участке и в целом [11].

Основными геометрическими параметрами являются: площадь сечения (площадь компакты, S_k) и индекс компакты (i_k , отношение площади компакты к общей площади сечения и площади медуллярной полости в плоскости сечения – показатель устойчивости кости к нагрузкам на сжатие и растяжение), главные (экстремальные) моменты инерции (I_{max} , I_{min} , нагрузки на изгиб), полярный момент инерции (J , нагрузки на кручение), радиусы инерции (i_{max} , i_{min} , производные от площади сечения и моментов инерции) (Рис. 1). Также определяется положение осей главных моментов инерции относительно главных плоскостей (сагиттальной и фронтальной). Взаимные соотношения данных показателей четко коррелируют с формой сечения, и по ним можно определять характер относительных механических нагрузок на кость. Так, чем более отличия величин максимального и минимального моментов инерции, тем более преобладают нагрузки на изгиб относительно одной определенной плоскости (плоскости максимального момента инерции). Соответственно, сечение диафиза приобретает форму, близкую к эллипсу, длинная ось которого совпадает с плоскостью максимальных нагрузок на изгиб. Небольшое соотношение между максимальным и минимальным моментами инерции, наоборот, свидетельствует о более равномерном распределении нагрузок на изгиб по периметру кости. Кости с такими параметрами часто имеют округлую форму сечения диафиза, которая является также приспособлением к нагрузкам на кручение. Анализ совокупности подобных параметров учитывается в работах многих исследователей [10; 12-22].

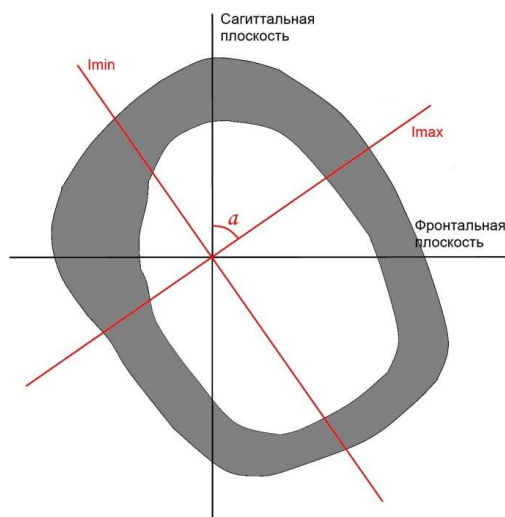


Рис. 1. Расположение осей главных моментов инерции на сечении диафиза.

На основании анализа геометрии сечения диафиза в совокупности с линейными измерениями кости проводятся исследования по таким направлениям [5; 7; 10-12; 14-16; 20-32]:

- анализ связи формы конечностей с характером локомоции и ориентацией конечностей;
- установление тенденций изменчивости формы костей конечностей в эволюционном процессе путем сравнения современных и ископаемых видов с разными типами локомоции и из разных систематических групп;
- сравнение структурно-биомеханических свойств костей конечностей животных, принадлежащих к видам одного или разных отрядов из разных экологических групп;
- оценка индивидуальной изменчивости формы костей, связанная с характером механических влияний в связи со специализацией конечностей;
- анализ последствий продолжительных механических нагрузок, отображающихся на форме кости (при эксперименте).

Все или большинство этих аспектов учитываются, как правило, одновременно в одном исследовании.

На данное время известно огромное количество литературных источников, посвященных исследованиям структурно-биомеханических свойств костей конечностей. Но прослеживается некая разрозненность в отношении учитывания в работах тех или иных признаков. Наряду с линейными размерами не так часто учитываются параметры геометрии сечения диафиза. В данном случае мы усматриваем необходимость создания целостной системы анализа всей совокупности признаков, упомянутых выше, которая бы позволяла наиболее полно оценивать степень морфо-функциональных адаптаций кости в конкретных случаях и устанавливать уровень связей разных признаков между собой.

3. АЛЛОМЕТРИЯ

Рассмотрение отдельных случаев совокупности признаков для каждого вида указывает на приспособления его костей к определенной локомоторной деятельности. Для сравнения структурно-биомеханических параметров разных видов используются математические методы (в частности, функция нелинейной регрессии), показывающие аллометрические зависимости отдельных показателей относительно некоторых общих параметров, в частности, массы тела. По одному из определений, морфологическая аллометрия означает изменения пропорций организма либо его отдельных частей, связанные с изменениями их общих размеров в онто- и филогенезе [33]. Исследования аллометрических зависимостей служат для установления связей количественных признаков с размерами тела, и является основой для сравнений, по которым можно выявить отклонения от общей модели. По мнению К. Шмидт-Ниельсена, это довольно ценный инструмент, позволяющий выявить принципы и связи, которые в противоположном случае остались бы скрытыми [34].

Связь показателей характеристик с независимой переменной (массой тела) выражается уравнением

$$y=ax^b,$$

где x – независимая переменная, y – показатель отдельного признака, a – константа начального роста (интеграционная константа), b – константа равновесия (аллометрическая константа) [10; 33-35].

На полученных графиках нелинейной регрессии по взаимному расположению точек, соответствующих показателям отдельных видов, можно видеть общие тенденции направлений приспособлений в пределах таксонов разного порядка, а также определить особенности, присущие специализированным по характеру локомоции и экологии формам [10; 33; 34].

Исследованиям аллометрических зависимостей таких характеристик костей конечностей как длина, диаметры диафиза, площадь сечения, моменты инерции и другие, посвящено большое количество работ разных лет [10; 23; 25-32; 35-51]. В некоторых исследованиях изменчивости характеристик отдельной кости в роли независимой переменной выступает размерная величина собственно исследуемой кости – ее масса или длина [32; 40; 42-44; 48; 50; 52].

Разные параметры имеют разную пропорциональность роста относительно массы тела. Масса тела является величиной, связанной с объемом тела, который будет возрастать в третьей степени к линейному измерению (например, длине). Таким образом, возрастание массы будет иметь показатель, близкий к этому, с поправкой на плотность вещества. Но, поскольку биомасса имеет плотность близкую 1, то ей можно пренебречь. Еще Г. Галилей указывал, что масса возрастает как куб линейных размеров [53]. Аллометрическая константа площади сечения кости в таком случае будет возрастать во второй степени к линейному измерению [33; 34; 54; 55]. Итак, если для массы кости принять аллометрическую константу 1, то для ее линейных измерений она будет составлять 0,33, а для площадей 0,67. Моменты инерции измеряются в мм⁴, поэтому их аллометрическая константа теоретически составляет 1,33 [31; 55].

Корреляция параметров костей с массой тела описывается по двум альтернативным моделям [10]. Модель упругого подобия показывает аллометрическую константу длины кости к массе тела 0,25, ее диаметров – 0,38, а площади поперечного сечения – 0,75. Эта модель была проиллюстрирована исследованием такой однородной и высокоспециализированной группы млекопитающих как копытные [23; 32; 48]. Другая модель – геометрического подобия (синоним – изометрическая) [49; 56] – используется для сравнения широкого ряда видов из разных отрядов и разных весовых категорий, свидетельствует об изменениях линейных размеров кости относительно массы тела с аллометрической константой 0,33 (0,31-0,36) [10; 25; 38; 41].

Модель геометрического подобия используется для описания зависимостей линейных параметров, а для описания зависимостей механических характеристик (характеристик геометрии сечений) более приемлемой является модель упругого подобия [49]. Последняя и получила свое название из-за того, что, по мнению Т. МакМахона, все размерные и механические характеристики кости связаны с механическими свойствами костной ткани, в частности, ее упругостью [32; 48-50].

Но во многих случаях трудно определить изменчивость характеристик только лишь по модели геометрического либо упругого подобия [36].

Линейные размеры костей тазовой конечности летающих птиц имеют несколько более высокие, в сравнении с млекопитающими, показатели аллометрических констант: длина кости – 0,35 [57], диаметры – 0,39-0,41 [25]. У представителей отдельных отрядов со специфическими приспособлениями к наземной локомоции эти константы могут довольно существенно отличаться: аистообразные имеют относительно более длинные голень и цевку, чем рассчитано уравнением, а гусеобразные, соответственно, имеют относительно более короткие указанные элементы [57].

Сравнивая аллометрические константы млекопитающих и птиц, можно прийти к выводу, что у птиц, как бипедальных животных, скелетные элементы тазовой конечности приобретают относительно несколько большие размеры, поскольку они одни обеспечивают опору при наземной локомоции. В то же время, скелет птиц значительно облегчен, что является приспособлением к полету. Из этого вытекает, что элементы их скелета конечностей, при сохранении относительно небольшой массы, а также высоком аллометрическом возрастании линейных размеров, должны иметь и довольно высокие моменты инерции для обеспечения высокой конструкционной прочности. То есть кости птиц имеют большой запас прочности, чем кости других наземных позвоночных, хотя и являются более тонкостенными.

По данным Э. Бивенера [24], у мелких млекопитающих и птиц геометрические характеристики сечения костей конечностей имеют такие аллометрические константы: площадь сечения – 0,72, главные моменты инерции – 1,43. В этом случае заметно, что весовая категория животного также является определяющей для аллометрических зависимостей его признаков. Тут следует отметить, что у мелких животных уровень метаболизма и двигательной активности относительно более высокие и, соответственно, скелет конечностей испытывает более интенсивные нагрузки, и поэтому нуждается в большем запасе прочности.

Как видим, среди разных таксонов одного либо разных рангов аллометрические константы могут более или менее существенно отличаться в связи с разными морфо-функциональными и локомоторными особенностями их представителей [40].

Следует добавить, что при наличии исследований довольно широких выборок млекопитающих и птиц, в литературных источниках, к сожалению, не встречается упоминаний о подобных сравнительных исследованиях среди пресмыкающихся и земноводных, и, тем более, сравнения их с млекопитающими, как животных с разной ориентацией конечностей (сегментальной и парасагиттальной). Это представляет собой неподдельный интерес, поскольку разные типы ориентации конечностей задают изначально разные режимы нагрузок на кости, и визуально сходные локомоторные адаптации пресмыкающихся и млекопитающих могут нуждаться в разных решениях с точки зрения морфологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Существует необходимость создания единой модели оценки совокупности структурно-биомеханических параметров костей конечностей, которая бы

позволяла получать целостную картину морфо-функциональных адаптаций скелетных структур в соответствии к характеру локомоции и сравнивать их между собой для разных видов и систематических групп. Это необходимо в свете некоторой разобщенности наличествующих литературных данных, где, как правило, учитывается анализ лишь отдельных структурно-биомеханических параметров и рассматривается один либо несколько видов или какая-то одна систематическая группа. Так, на наш взгляд, первичными признаками являются масса тела и масса кости, которые влияют на две группы признаков. Первая – линейные параметры (длина и диаметры кости), определяющиеся в такой же степени и двигательной активностью скелетных элементов. Вторая группа – характеристики геометрии сечения, среди которых центральной видится площадь компакты, которая влияет на моменты и радиусы инерции. Моменты инерции, кроме этого, не менее связаны и с формой диафиза, поскольку являются непосредственным выражением механической устойчивости кости.

2. Морфо-функциональные видоизменения костей конечностей связаны с видоизменениями в процессе эволюции типа конечностей и их ориентацией относительно тела, а также эволюцией локомоции (образование новых, более прогрессивных или специализированных типов локомоции). В частности, важным является сравнительный анализ образования и развития новых форм локомоции у групп животных с разной ориентацией конечностей (сегментальная у пресмыкающихся, парасагиттальная у млекопитающих, промежуточная у некоторых пресмыкающихся и млекопитающих, а также бипедализм у птиц) и их влияния на структурно-биомеханические свойства костей.
3. По нашему мнению, у животных с эволюционно более примитивным положением конечностей (земноводных и пресмыкающихся, примитивных млекопитающих), а также у птиц, могут наблюдаться более высокие аллометрические константы структурно-биомеханических параметров. В частности, сегментальное положение конечностей предусматривает несколько другой режим нагрузок, по сравнению с парасагиттальным, и поэтому выпрямление конечностей с более высоким положением тела над поверхностью земли и с одновременным ускорением локомоции при сохранении сегментальной ориентации требует больших затрат энергии и материала.
4. Уменьшение аллометрических констант массы костей и одновременное увеличение их для параметров геометрии сечения диафиза происходит у высокоспециализированных животных, которым необходимо укрепление скелетных элементов наряду с их облегчением: птицы, древесные, быстро бегающие млекопитающие. Особенно это касается птиц с их тонкостенными костями. То есть, отвечая на традиционный вопрос, можно предположить, что кости птиц прочнее, чем у млекопитающих.

Список литературы

1. Держинский Ф. Я. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) /

- Ф.Я. Держинский, Л. П. Корзун // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. / Под ред. У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г. С. Левит. – СПб: Fineday press, 2004. – С. 269–294.
2. Куммер Б. Развитие и вариации формы длинных костей в зависимости от механического воздействия / Б. Куммер // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1965. – № 7. – С. 21-29.
 3. Kummer B. Biomechanics of the mammalian skeleton. Problems of static stress / B. Kummer // Fortschritte der Zoologie. – 1977. – Vol. 24, No. 2-3. – S. 57-73.
 4. Preuschoft H. Functional anatomy of the upper extremity / H. Preuschoft // The Chimpanzee. – 1973. – Vol. 6. – P. 34-120.
 5. Radasch R. M. Biomechanics of bone and fractures / R. M. Radasch // Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice. – 1999. – Vol. 29, No. 5. – P. 1045-1082.
 6. Kummer B. Biomechanische Konsequenzen der tetrapoden Lokomotion / B. Kummer // Zool. Jahrb. Abt. 2. – 1978. – Vol. 99, No. 2. – S. 117-128.
 7. Nauwelaerts S. Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict / S. Nauwelaerts, J. Ramsay, P. Aerts // J. Anat. – 2007. – Vol. 210. – P. 304-317.
 8. Ruff C. Who's afraid of the Big Bad Wolff?: "Wolff's Law" and bone functional adaptation / C. Ruff, B. Holt, E. Trinkaus // American Journal of Physical Anthropology. – 2006. – Vol. 129. – P. 484–498.
 9. Ryan T. M. The three-dimensional structure of trabecular bone in the femoral head of strepsirrhine primates / T. M. Ryan, R. A. Ketcham // Journal of Human Evolution. – 2002. – Vol. 43. – P. 1–26.
 10. Мельник К. П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета / К. П. Мельник, В. И. Клыков. – К.: Наукова думка, 1991. – 208 с.
 11. Ferretti J. L. Analysis of biomechanical effects on bone and on the muscle-bone interactions in small animal models / J. L. Ferretti, G. R. Cointry, R. F. Capozza, R. Capiglionni, M. A. Chiappe // Journal of Musculoskeletal and Neuronal Interactions. – 2001. – Vol. 1, No.3. – P. 263–274.
 12. 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.
 13. Мельник К. П. Сравнительная оценка жесткости трубчатых костей млекопитающих / К. П. Мельник, В. А. Клыкова // Биомеханика. – Рига, 1975. – С. 73-75.
 14. Burr D. B. Femoral mechanics in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis*): structural adaptations to leaping in primates / D. B. Burr, G. Piotrowski, R. B. Martin, P. N. Cook // The Anat. Rec. – 1982. – Vol. 202. – P. 419–429.
 15. Burr D. B. Structural adaptations of the femur and humerus to arboreal and terrestrial environments in three species of macaque / D. B. Burr, C. B. Ruff, C. Johnson // American Journal of Physical Anthropology. – 1989. – Vol. 79. – P. 357-367.
 16. Lieberman D. E. Predicting Long Bone Loading From Cross-Sectional Geometry / D. E. Lieberman, J. D. Polk, B. Demes // American Journal of Physical Anthropology. – 2004. – Vol. 123. – P. 156–171.
 17. Meers M. B. Cross-sectional geometric properties of the crocodylian humerus: an exception to Wolff's Law? / M. B. Meers // J. Zool., Lond. – 2002. – Vol. 258. – P. 405-418.
 18. Meulen M. C. H. van der. Mechanobiologic Influences in Long Bone Cross-Sectional Growth / M. C. H. van der Meulen, G. S. Beaupre, D. R. Carter // Bone. – 1993. – Vol. 14. – P. 635–642.
 19. Polk J. D. A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique? / J. D. Polk, B. Demes, W. L. Jungers, A. R. Biknevicius, R. E. Heinrich, J. A. Runestad // Journal of Human Evolution. – 2000. – Vol. 39. – P. 297–325.
 20. Ruff C. B. Long Bone Articular and Diaphyseal Structure in Old World Monkeys and Apes. I: Locomotor Effects / C. B. Ruff // American Journal of Physical Anthropology. – 2002. – Vol. 119. – P. 305–342.
 21. Ruff C. B. Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – a biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation / C. B. Ruff, W. C. Hayes // American Journal of Physical Anthropology. – 1983. – Vol. 60. – P. 359–381.
 22. 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.
 23. Alexander R. McN. Allometry of the limbs of antelopes (*Bovidae*) / R. McN. Alexander // J. Zool., Lond. – 1977. – Vol. 183. – P. 125-146.
 24. Biewener A. A. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? / A. A. Biewener // J. Exp. Biol. - 1982. – Vol. 98. – P. 289-301.

25. 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, No. 1. – P. 51-62.
26. Demes B. Functional differentiation of long bones in lorises / B. Demes, W. L. Jungers // *Folia primatol.* – 1989. – Vol. 52. – P. 52-58.
27. Demes B. Long bone cross-sectional dimensions, locomotor adaptations and body size in prosimian primates / B. Demes, W. L. Jungers // *Journal of Human Evolution*. – 1993. – Vol. 25. – P. 57-74.
28. Demes B. Body size, locomotion, and long bone cross-sectional geometry in Indriid Primates / B. Demes, W. L. Jungers, K. Selpien // *American Journal of Physical Anthropology*. – 1991. – Vol. 86. – P. 537-547.
29. Kirkpatrick S. J. Scale effects on the stresses and safety factors in the wing bones of birds and bats / S. J. Kirkpatrick // *J. Exp. Biol.* – 1994. – Vol. 190. – P. 195-215.
30. Maloij G. M. O. Allometry of the legs of running birds / G. M. O. Maloij, R. McN. Alexander, R. Njau, A. S. Jayes // *J. Zool., Lond.* – 1979. – Vol. 187. – P. 161-167.
31. Meulen M. C. H. van der. Developmental mechanics determine long bone allometry / M. C. H. van der Meulen, D. R. Carter // *J. theor. Biol.* – 1995. – Vol. 172. – P. 323-327.
32. Scott K. M. Allometric trends and locomotor adaptations in the bovidae / K. M. Scott // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* – 1985. – Vol. 179. – P. 197-288.
33. Gould S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny / S. J. Gould // *Biol. Rev. Cambridge Phill. Soc.* – 1966. – Vol. 41, No. 4. – P. 587-640.
34. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. / К. Шмидт-Нильсен. – М.: Мир, 1987. – 259 с.
35. Клебанова Е. А. Морфофункциональные особенности органов опоры и движения зайцеобразных / Е. А. Клебанова, Р. С. Полякова, А. С. Соколов // *Тр. Зоол. ин-та*. – 1971. – Т.48. – С. 121-151.
36. 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.
37. 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.
38. 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. Maloij, E. M. Wathuta // *J. Zool., Lond.* – 1979. – Vol. 189. – P. 305-314.
39. Anderson J. F. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs / J. F. Anderson, A. Hal-Martin, D. A. Russell // *J. Zool., Lond.* – 1985. – Vol. 207. – P. 53-61.
40. Bertram J. E. A. Differential of the long bones in the terrestrial carnivora and other mammals / J. E. A. Bertram, A. A. Biewener // *Journal of Morphology*. – 1990. – Vol. 204. – P. 157-169.
41. Biewener A. A. Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size / A. A. Biewener // *J. Exp. Biol.* – 1983. – Vol. 105. – P. 147-171.
42. Bou J. Allometry of the limb long bones of Insectivores and Rodents / J. Bou, A. Casinos, J. Ocana // *Journal of Morphology*. – 1987. – Vol. 192. – P. 113-123.
43. Casinos A. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (*Ctenomyiinae*) / A. Casinos, F. L. S., C. Quintana, C. Viladiu // *Zoological Journal of the Linnean Society* – 1993. – Vol. 107. – P. 107-115.
44. Christiansen P. Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared / P. Christiansen // *J. Zool., Lond.* – 1999. – Vol. 247. – P. 333-348.
45. Godfrey L. Scaling of limb joint surface areas in anthropoid primates and other mammals / L. Godfrey, M. Sutherland, D. Boy, N. Comberg // *J. Zool., Lond.* – 1991. – Vol. 223. – P. 603-625.
46. Kokshenev V. B. Long-bone allometry of terrestrial mammals and the geometric-shape and elastic-force constraints of bone evolution / V. B. Kokshenev, J. K. Silva, G. J. Garcia // *J. Exp. Biol.* – 2003. – Vol. 224, No. 4. – P. 551-556.
47. McMahon T. A. Size and shape in biology / T. A. McMahon // *Science*. – 1973. – Vol. 179. – P. 1201-1204.
48. McMahon T. A. Allometry and biomechanics: limb bones and adult ungulates / T. A. McMahon // *Amer. Natur.* – 1975. – Vol. 9. – P. 547-563.

49. McMahon T. A. Using body size to understand the structural design of animals: quadrupedal locomotion / T. A. McMahon // *J. Appl. Physiol.* – 1975a. – Vol. 39. – P. 619-627.
50. Prange H. D. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals / H. D. Prange, J. F. Anderson, H. Rahn // *The Amer. Natur.* – 1979. – Vol. 113, No. 1. – P. 103-122.
51. Stahl W.R. Systematic allometry in five species of adult primates / W.R. Stahl, J. Y. Gummerson // *Growth.* – 1967. – Vol. 31. – P. 21-34.
52. Ruff C. B. Allometry between length and cross-sectional dimensions of the femur and tibia in *Homo sapiens sapiens* / C. B. Ruff // *American Journal of Physical Anthropology.* – 1984. – Vol. 65. – P. 347-358.
53. Galilei G. Dialogues concerning two new sciences: translated by H. Crew and A. de Salvio. – 1637. – New York: Macmillan, 1914. – 300 p.
54. Goldstein B. Allometric analysis of relative humerus width and olecranon length in some unspecialized burrowing mammals / B. Goldstein // *J. Mammal.* – 1972. – Vol. 53, No. 1. – P. 148-156.
55. Selker F. Scaling of long bone fracture strength with animal mass / F. Selker, D. R. Carter // *Journal of Biomechanics.* – 1989. – Vol. 22, No. 11/12 – P. 1175-1183.
56. Jungers W. L. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics / W. L. Jungers, A. B. Falsetti, C. E. Wall // *Yearbook of Physical Anthropology.* – 1995. – Vol. 38. – P. 137-161.
57. Alexander R. McN. Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds / R. McN. Alexander // *J. Zool., Lond.* – 1983. – Vol. 200. – P. 215-231.

Брошко Є.О. До методів біомеханічних досліджень трубчастих кісток кінцівок / Є.О. Брошко // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2013. – Т. 26 (65), № 4. – С. 9-21.

Даний огляд присвячено методам досліджень структурно-біомеханічних властивостей трубчастих кісток кінцівок наземних хребетних. Існує зв'язок форми і функції кістки. Її форма вказує на пристосування до механічних навантажень різного характеру, що визначаються особливостями локомоції тварини. Ці пристосування відображають параметри геометрії поперечного перерізу діафізу: площа та індекс компакти, моменти і радіуси інерції. Величини цих параметрів вказують на стійкість кістки до певних типів навантажень. Для порівняння показників різних видів використовуються методи алометрії. На алометричні залежності впливає ряд чинників: маса тіла, характер локомоції, рухова активність, рівень метаболізму. У літературних даних відмічається неоднорідність аналізу структурно-біомеханічних властивостей кісток, а також складу досліджуваних видів.

Ключові слова: хребетні, трубчасті кістки, форма, функція, структурно-біомеханічні ознаки, форма діафізу, геометрія перерізу, алометрія.

TO THE METHODS OF BIOMECHANICAL INVESTIGATIONS OF LIMBS TUBULAR BONES

Broshko Y.O.

***I.I. Schmalhausen Institute of zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine
E-mail: y.broshko@gmail.com***

This review was focused on research methods of structural and biomechanical properties of the terrestrial vertebrates' limb bones. There is a relationship between shape and function of bone. Shape of bone is quite conservative and is the primary with respect to the function. There are a large number of methods that allow us to estimate the relationships between form and function by expression of structural and biomechanical characteristics and their interdependencies in quantitative terms.

Bone shape indicates the adaptation to mechanical loads of different character. These loads are defined by the type of locomotion, the position of the limbs (segmental, parasagittal, intermediate), and ecology of animals. Adaptations of bone are represented by the parameters of the shaft's cross-sectional geometry: cross-sectional area and index, moments and radii of inertia. The values of these parameters indicate the resistance of bone to certain types of loads.

The scaling methods are used to compare the performances of different species (in particular, the function of the nonlinear regression). These methods allow us to assess changes in the parameters with respect to certain of the independent variables (in particular, body mass). The correlation of parameters of bone and body mass is described by two alternative models. First, the model of geometric similarity is used to describe the dependency of linear dimensions. Another model of elastic similarity based on the dependencies of all properties of bone from its' elasticity. The many factors are influencing on the allometric dependency. This is body mass, type of locomotion, locomotor activity, metabolic rate.

There is heterogeneity analysis of the structural and biomechanical properties of bone and sets of the studied species in the literature. No mention of the comparative studies of amphibians and reptiles and comparison of them with birds and mammals. There is a need for a unified model for estimation of sets of structural and biomechanical parameters of limb bones. It will get a complete view of morphological and functional adaptations of skeletal elements. An important perspective is to analyze the origin and development of new forms of locomotion in animal groups with different orientation of the limbs.

Keywords: vertebrates, tubular bones, shape, function, structural and biomechanical characteristics, shaft's shape, cross-sectional geometry, scaling.

References

1. Dzerzhinsky F. Ya. and Korzun L. P., Contemporary interpretation of morphology as a way of obtaining new data on the ecology and evolution of vertebrates (exemplified by birds) (in Russian), *Evolutionary Morphology from K. Gegenbaur to the Present*, 269 (Saint Petersburg, Fineday press, 2003).
2. Kummer B., Development and shape variations of long bones according to the mechanical action (in Russian), *Archive of Anatomy, Histology and Embriology*, **7**, 21 (1965).
3. Kummer B., Biomechanics of the mammalian skeleton. Problems of static stress, *Fortschritte der Zoologie*, **24 (2-3)**, 57 (1977).
4. Preuschoft H., Functional anatomy of the upper extremity, *The Chimpanzee*, **6**, 34 (1973).
5. Radasch R. M., Biomechanics of bone and fractures, *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, **29 (5)**, 1045 (1999).
6. Kummer B., Biomechanische Konsequenzen der tetrapoden Lokomotion, *Zool. Jahrb. Abt. 2*, **99 (2)**, 117 (1978).
7. Nauwelaerts S., Ramsay J., Aerts P., Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict, *J. Anat.*, **210**, 304 (2007).
8. Ruff C., Holt B., Trinkaus E., Who's afraid of the Big Bad Wolff?: "Wolff's Law" and bone functional adaptation, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **129**, 484 (2006).
9. Ryan T. M. and Ketcham R. A. The three-dimensional structure of trabecular bone in the femoral head of strepsirrhine primates, *J. of Hum. Evol.*, **43**, 1 (2002).
10. Melnik K. P. and Klykov V. I., *Locomotor Apparatus of Mammals. Aspects of Morphology and Biomechanics of the Skeleton* (in Russian), 208 p. (Kiev, Naukova dumka, 1991).

11. Ferretti J. L., Cointry G. R., Capozza R. F., Capiglioneri R., Chiappe M. A. Analysis of biomechanical effects on bone and on the muscle-bone interactions in small animal models, *Journal of Musculoskeletal and Neuronal Interactions*, **1** (3), 263 (2001).
12. Bogdanovich I. A. and Klykov V. I. Peculiarities of cross-section shape geometry of birds pelvic limbs long bones (in Russian), *Vestnik zoologii*, **45** (3), 283 (2011).
13. Melnik K. P. and Klykova V. A., Comparative evaluation of the stiffness of mammals long bones (in Russian), *Biomechanics*, 73 (Riga, 1975).
14. Burr D. B., Piotrowski G., Martin R. B., Cook P. N., Femoral mechanics in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis*): structural adaptations to leaping in primates, *The Anat. Rec.*, **202**, 419 (1982).
15. Burr D. B., Ruff C. B., Johnson C., Structural adaptations of the femur and humerus to arboreal and terrestrial environments in three species of macaque, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **79**, 357 (1989).
16. Lieberman D. E., Polk J. D., Demes B., Predicting long bone loading from cross-sectional geometry, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **123**, 156 (2004).
17. Meers M. B., Cross-sectional geometric properties of the crocodylian humerus: an exception to Wolff's Law?, *J. Zool., Lond.*, **258**, 405 (2002).
18. Meulen M. C. H. van der, Beaupre G. S., Carter D. R., Mechanobiologic influences in long bone cross-sectional growth, *Bone*, **14**, 635 (1993).
19. Polk J. D., Demes B., Jungers W. L., Biknevicius A. R., Heinrich R. E., Runestad J. A., A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique?, *J. of Hum. Evol.*, **39**, 297 (2000).
20. Ruff C. B., Long Bone Articular and diaphyseal structure in Old World monkeys and apes. I: Locomotor effects, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **119**, 305 (2002).
21. Ruff C. B. and Hayes W. C., Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – a biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **60**, 359 (1983).
22. Simons E. L. R., Hieronymus T. L., O'Connor P. M., Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in Pelecaniform birds, *J. of Morph.*, **272**, 958 (2011).
23. Alexander R. McN., Allometry of the limbs of antelopes (*Bovidae*), *J. Zool., Lond.*, **183**, 125 (1977).
24. Biewener A. A., Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size?, *J. Exp. Biol.*, **98**, 289 (1982).
25. Cubo J. and Casinos A., The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals, *An. des Sc. Natur.*, **36** (1), 51 (1998).
26. Demes B. and Jungers W. L., Functional differentiation of long bones in lorises, *Folia primatol.*, **52**, 52 (1989).
27. Demes B. and Jungers W. L., Long bone cross-sectional dimensions, locomotor adaptations and body size in prosimian primates, *J. of Hum. Evol.*, **25**, 57 (1993).
28. Demes B., Jungers W. L., Selpien K., Body size, locomotion, and long bone cross-sectional geometry in Indriid Primates, *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **86**, 537 (1991).
29. Kirkpatrick S. J., Scale effects on the stresses and safety factors in the wing bones of birds and bats, *J. Exp. Biol.*, **190**, 195 (1994).
30. Maloij G. M. O., Alexander R. McN., Njau R., Jayes A. S., Allometry of the legs of running birds, *J. Zool., Lond.*, **187**, 161, (1979).
31. Meulen M. C. H. van der and Carter D. R., Developmental mechanics determine long bone allometry, *J. Theor. Biol.*, **172**, 323 (1995).
32. Scott K. M., Allometric trends and locomotor adaptations in the bovidae, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **179**, 197 (1985).
33. Gould S. J., Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biol. Rev. Cambridge Phill. Soc.*, **41** (4), 587 (1966).
34. Schmidt-Nielsen K. *Scaling: Why is Animal Size So Important?*, 241 p. (Cambridge, University Press, 1984).
35. Klebanova Ye. A., Polyakova R. S., Sokolov A. S., Morphological and functional features of lagomorphs locomotor organs (in Russian), *Proceedings of the Zoological Institute*, **48**, 121 (1971).
36. Klykov V. I. and Musabekov K. S., Limbs skeleton of some carnivorous mammals (morphology, proportions, allometry) (in Russian), *Materials on the limbs skeleton functional morphology of the some carnivorous and ungulates*, 3 (Kiev, Institute of Zoology AS of Ukraine, 1993).

37. Klykov V. I., Melnik K. P., Klykova V. A., Some morphological and biomechanical aspects of the adaptation of limbs skeleton in ungulates (*Ungulata*) (in Russian), *Materials on the limbs skeleton functional morphology of the some carnivorous and ungulates*, 26 (Kiev, Institute of Zoology AS of Ukraine, 1993).
38. Alexander R. McN., Jayes A. S., Maloij G. M. O., Wathuta E. M., Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*), *J. Zool., Lond.*, **189**, 305 (1979).
39. Anderson J. F., Hal-Martin A., Russell D. A., Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs, *J. Zool., Lond.*, **207**, 53 (1985).
40. Bertram J. E. A. and Biewener A. A., Differential of the long bones in the terrestrial carnivora and other mammals, *J. of Morph.*, **204**, 157 (1990).
41. Biewener A. A. Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size, *J. Exp. Biol.*, **105**, 147 (1983).
42. Bou J., Casinos A., Ocana J., Allometry of the limb long bones of Insectivores and Rodents, *J. of Morph.*, **192**, 113 (1987).
43. Casinos A., F. L. S., Quintana C., Viladiu C., Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (*Ctenomyiinae*), *Zool. J. of the Lin. Soc.*, **107**, 107 (1993).
44. Christiansen P., Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared, *J. Zool., Lond.*, **247**, 333 (1999).
45. Godfrey L., Sutherland M., Boy D., Comberg N., Scaling of limb joint surface areas in anthropoid primates and other mammals, *J. Zool., Lond.*, **223**, 603 (1991).
46. Kokshenev V. B., Silva J. K., Garcia G. J., Long-bone allometry of terrestrial mammals and the geometric-shape and elastic-force constraints of bone evolution, *J. Exp. Biol.*, **224** (4), 551 (2003).
47. McMahon T. A., Size and shape in biology, *Science*, **179**, 1201 (1973).
48. McMahon T. A., Allometry and biomechanics: limb bones and adult ungulates, *The Amer. Natur.*, **109** (969), 547 (1975).
49. McMahon T. A., Using body size to understand the structural design of animals: quadrupedal locomotion, *J. Appl. Physiol.*, **39**, 619 (1975a).
50. Prange H. D., Anderson J. F., Rahn H., Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals, *The Amer. Natur.*, **113** (1), 103 (1979).
51. Stahl W. R. and Gummerson Y., Systematic allometry in five species of adult primates, *Growth*, **31**, 21 (1967).
52. Ruff C. B. Allometry between length and cross-sectional dimensions of the femur and tibia in *Homo sapiens sapiens*. *Am. J. of Phys. Anthrop.*, **65**, 347 (1984).
53. Galilei G., *Dialogues concerning two new sciences: translated by H. Crew and A. de Salvio*, 300 p. (New York: Macmillan, 1914).
54. Goldstein B., Allometric analysis of relative humerus width and olecranon length in some unspecialized burrowing mammals, *J. Mammal.*, **53** (1), 148 (1972).
55. Selker F. and Carter D. R., Scaling of long bone fracture strength with animal mass, *J. of Biomech.*, **22** (11/12), 1175 (1989).
56. Jungers W. L., Falsetti A. B., Wall C. E., Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics, *Yearb. of Phys. Anthrop.*, **38**, 137 (1995).
57. Alexander R. McN., Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds, *J. Zool., Lond.*, **200**, 215 (1983).

Поступила в редакцию 12.11.2013 г.