

**УДК 591.471.37:597/599**

## **НЕКОТОРЫЕ СТРУКТУРНО-БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЛИННЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

*Брошко Е.О.*

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

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.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Представители классов пресмыкающихся и млекопитающих характеризуются различной ориентацией конечностей относительно тела (сегментальная у пресмыкающихся, парасагиттальная у млекопитающих), а отсюда и особенностями локомоции. Ориентация конечностей влияет на характер структурно-биомеханических особенностей длинных костей конечностей в пределах различных классов, обусловленных различным распределением механических нагрузок на различные звенья скелета конечностей.

У пресмыкающихся при сегментальной ориентации конечностей элементы скелета стилоподия подвержены преимущественно нагрузкам на кручение в связи со значительной осевой ротацией конечности во время локомоции [1-4]. У млекопитающих с прямой постановкой конечностей в элементах стилоподия преобладают нагрузки на изгиб [2]. Хотя у примитивных их представителей (однопроходные, некоторые сумчатые) в связи с особой постановкой конечностей (промежуточная между сегментальной и парасагиттальной) здесь присутствуют также значительные нагрузки на кручение, подобные таковым у рептилий [5].

Те или иные нагрузки на кость наиболее адекватно определяются величинами и взаимоотношением параметров поперечного сечения диафиза кости.

Аллометрические зависимости параметров костей от массы тела могут быть описаны с помощью двух альтернативных моделей [6]. Согласно модели геометрического подобия параметры изменяются изометрически к массе тела. Она применима для рассмотрения относительных изменений линейных размеров [6-13]. Согласно модели упругого подобия параметры изменяются неизометрически и зависят от упругих свойств кости, что более характерно для параметров геометрии поперечного сечения [12; 14; 15]. Но во многих случаях сложно определить изменчивость параметров в соответствии лишь с одной из моделей [16].

Цель данной работы – выявить масштаб изменчивости структурно-биомеханических параметров длинных костей конечностей пресмыкающихся и млекопитающих, а также попытка определения общих закономерностей этих изменений у тетрапод.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы длинные кости конечностей 9 видов рептилий и 23 видов млекопитающих: плечевая (humerus), лучевая (radius), локтевая (ulna), бедренная (femur) и большеберцовая (tibia) (табл. 1). Определены их морфометрические и структурно-биомеханические параметры: масса ( $m$ , г); линейные размеры – длина ( $l$ , мм), фронтальный ( $d_f$ , мм) и сагиттальный ( $d_s$ , мм) диаметры; параметры геометрии поперечного сечения – площадь компакты ( $S_k$ , мм<sup>2</sup>), главные ( $I_{max}$ ,  $I_{min}$ , мм<sup>4</sup>) и полярный ( $J$ , мм<sup>4</sup>) моменты инерции, радиусы инерции ( $i_{max}$ ,  $i_{min}$ , мм). Основные параметры геометрии сечения являются показателями сопротивления кости к тем или иным нагрузкам: на сжатие и растяжение (площадь компакты), изгиб (главные моменты инерции), кручение (полярный момент инерции) [17; 18]. Для определения указанных механических параметров была использована специальная методика. Изображение сечения наносилось на координатную сетку, где определялись координаты отдельных точек на внешнем и внутреннем контурах сечения. Полученные координаты обрабатывались с помощью специальной компьютерной программы [6] с получением величин параметров геометрии сечения.

Для определения коэффициентов аллометрического роста параметров кости относительно массы тела использован аллометрический метод, который выражает изменения параметров относительно определенной независимой переменной (в данном случае массы тела). Для этого использовано уравнение нелинейной регрессии:  $y = ax^b$ , где  $x$  – независимая переменная (масса тела),  $y$  – показатель отдельного параметра,  $a$  – константа начального роста,  $b$  – аллометрическая константа [6; 11; 19-24]. Согласно общепринятым теоретическим расчетам, при изометрии параметров к массе тела их аллометрическая константа будет составлять: 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.

Расчеты показателей нелинейной регрессии произведены с помощью программы SigmaPlot 11.0.

Таблица 1

Список исследованных видов

Вид	n	Исследованные элементы	Вид	n	Исследованные элементы
Шипохвостая агама ( <i>Uromastix sp.</i> )	1	H, R, U, F, T	Байбак ( <i>Marmota bobak</i> )	1	H, R, U, F, T
Бородатая агама ( <i>Pogona vitticeps</i> )	2	H, R, U, F, T	Бобр ( <i>Castor fiber</i> )	1	H, R, U, F, T
Обыкновенная игуана ( <i>Iguana iguana</i> )	1	H, R, U, F, T	Нутрия ( <i>Miocastor coypus</i> )	2	H, R, U, F, T
Йеменский хамелеон ( <i>Chamaeleo calypratus</i> )	1	H, R, U, F, T	Барсук ( <i>Meles meles</i> )	2	H, R, U, F, T
Леопардовый хамелеон ( <i>Furcifer pardalis</i> )	1	H, R, U, F, T	Бурый медведь ( <i>Ursus arctos</i> )	3	H, R, U, F, T
Пятнистый зублефар ( <i>Eublepharis macularius</i> )	1	H, R, U, F, T	Гималайский медведь ( <i>Ursus thibetanus</i> )	1	H, R, U, F, T
Прыткая ящерица ( <i>Lacerta agilis</i> )	10	H, R, U, F, T	Кот ( <i>Felis catus</i> )	2	H, R, U, F, T
Зеленая ящерица ( <i>Lacerta viridis</i> )	1	H, R, U, F, T	Гуанако ( <i>Lama guanicoe</i> )	1	H, R, F, T
Серый варан ( <i>Varanus griseus</i> )	4	H, R, U, F, T	Лама ( <i>Lama glama</i> )	1	H, R, F, T
Ехидна ( <i>Tachyglossus aculeatus</i> )	1	H, R, U, F, T	Благородный олень ( <i>Cervus elaphus elaphus</i> )	1	H, R, F, T
Опоссум ( <i>Didelphis virginiana</i> )	1	H, R, U, F, T	Изюбр ( <i>C. e. xanthopygus</i> )	1	H, R, F, T
Горный кенгуру ( <i>Macropus robustus</i> )	1	H, R, U, F, T	Пятнистый олень ( <i>Cervus nippon</i> )	1	H, R, F, T
Еж ( <i>Erinaceus concolor</i> )	1	H, R, U, F, T	Лань ( <i>Cervus dama</i> )	1	H, R, F, T
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> )	10	H, R, U, F, T	Голубой гну ( <i>Connochaetes taurinus</i> )	1	H, R, F, T
Павиан гамадрил ( <i>Papio hamadryas</i> )	1	H, R, U, F, T	Нильгау ( <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
Заяц русак ( <i>Lepus europaeus</i> )	1	H, R, F, T			

Примечание: H – плечевая кость, R – лучевая кость, U – локтевая кость, F – бедренная кость, T – большеберцовая кость.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пресмыкающиеся

Для параметров костей конечностей рептилий установлены следующие показатели их корреляции с массой тела. Высокий уровень корреляции с массой тела имеют большинство параметров всех исследованных костей: линейные размеры, площадь компакты и радиусы инерции ( $r > 0,7$ ; табл. 2). Корреляция с массой тела моментов инерции разных костей имеет некоторые различия. В

локтевой и большеберцовой костях (0,639-0,742) она больше, чем в лучевой и костях стилоподия (0,468-0,605). Корреляция с массой тела массы элементов скелета тазовой конечности (0,689-0,707) более высокая по сравнению с таковой для элементов грудной конечности (0,39-0,467).

**Таблица 2**  
Аллометрические зависимости параметров костей конечностей от массы тела у пресмыкающихся

	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>S<sub>b</sub></b>	<b>r</b>		<b>a</b>	<b>b</b>	<b>S<sub>b</sub></b>	<b>r</b>
<b><i>Humerus</i></b>					<b><i>Radius</i></b>				
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 <sub>f</sub>	4,053	0,358	0,028	0,958	d <sub>f</sub>	2,039	0,381	0,055	0,867
d <sub>s</sub>	4,106	0,386	0,025	0,97	d <sub>s</sub>	1,93	0,366	0,045	0,904
S <sub>k</sub>	6,55	0,704	0,084	0,82	S <sub>k</sub>	2,419	0,676	0,079	0,824
I <sub>max</sub>	8,42	1,55	0,151	0,597	I <sub>max</sub>	0,516	1,392	0,183	0,468
I <sub>min</sub>	5,789	1,583	0,166	0,544	I <sub>min</sub>	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 <sub>max</sub>	1,198	0,358	0,038	0,925	i <sub>max</sub>	0,589	0,313	0,051	0,859
i <sub>min</sub>	1,016	0,366	0,05	0,878	i <sub>min</sub>	0,495	0,323	0,052	0,858
<b><i>Ulna</i></b>					<b><i>Femur</i></b>				
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 <sub>f</sub>	2,277	0,411	0,06	0,862	d <sub>f</sub>	4,065	0,341	0,03	0,951
d <sub>s</sub>	2,195	0,311	0,046	0,882	d <sub>s</sub>	4,951	0,386	0,027	0,965
S <sub>k</sub>	3,158	0,682	0,064	0,883	S <sub>k</sub>	8,058	0,711	0,078	0,839
I <sub>max</sub>	1,641	1,4	0,118	0,733	I <sub>max</sub>	14,13	1,571	0,151	0,605
I <sub>min</sub>	0,614	1,375	0,142	0,649	I <sub>min</sub>	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 <sub>max</sub>	0,795	0,339	0,033	0,941	i <sub>max</sub>	1,443	0,378	0,038	0,928
i <sub>min</sub>	0,5	0,301	0,047	0,873	i <sub>min</sub>	1,139	0,359	0,051	0,87
<b><i>Tibia</i></b>									
m	0,535	1,085	0,123	0,689	I <sub>max</sub>	1,005	1,34	0,09	0,832
l	42,67	0,337	0,039	0,92	I <sub>min</sub>	0,428	1,279	0,112	0,762
d <sub>f</sub>	3,387	0,356	0,04	0,921	J	1,461	1,312	0,092	0,826
d <sub>s</sub>	3,467	0,379	0,032	0,951	i <sub>max</sub>	0,671	0,338	0,032	0,946
S <sub>k</sub>	4,566	0,64	0,059	0,89	i <sub>min</sub>	0,461	0,316	0,037	0,918

*Примечание:* здесь и в таблице 3 *a* – константа начального роста; *b* – аллометрическая константа; *S<sub>b</sub>* – ошибка аллометрической константы; *r* – коэффициент корреляции.

При исследовании аллометрических зависимостей параметров костей от массы тела у рептилий выявлены некоторые характерные особенности. Судя по показателям аллометрической константы *b*, масса исследованных костей рептилий

имеет положительную аллометрию относительно массы тела (1,085-1,315; табл. 2). Изменения линейных размеров костей конечностей относительно массы тела также имеют общие тенденции для всех костей: изометрия длины кости (0,32-0,345), положительная аллометрия диаметров диафиза (0,341-0,411). Среди последних параметров исключение составляет сагиттальный диаметр локтевой кости, для которого наблюдается небольшая отрицательная аллометрия (0,311). Для параметров геометрии поперечного сечения элементов стилоподия и зейгоподия отмечен различный характер зависимостей. Указанные параметры костей стилоподия имеют положительный аллометрический рост относительно массы тела (площадь компакты – 0,704-0,711; моменты инерции – 1,55-1,583; радиусы инерции – 0,358-0,378). В то же время, в костях зейгоподия наблюдается преимущественно изометрия данных параметров с массой тела (площадь компакты – 0,64-0,682; моменты инерции – 1,315-1,403; радиусы инерции – 0,301-0,352).

Положительная аллометрия массы кости и диаметров диафиза (фронтального и сагиттального) относительно массы тела свидетельствует о том, что на повышение нагрузок на скелет конечностей кости реагируют увеличением количества компактного костного вещества. Изометрия длины каждой из исследованных костей к массе тела свидетельствует о пропорциональных изменениях размеров элементов конечностей относительно массы тела, а также указывает на их консервативность у ящериц.

Положительную аллометрию параметров геометрии сечения диафиза костей стилоподия можно считать подтверждением предположения о ведущей роли стилоподия в кинематике конечности и поддержании положения тела, поскольку на них воздействуют максимальные механические нагрузки. Поэтому при определенных видоспецифических изменениях строения конечности вследствие морфо-функциональных приспособлений к тому или иному типу локомоции у рептилий, на наш взгляд, наиболее изменчивым является именно стилоподий. В то же время, изометрия указанных параметров для элементов скелета зейгоподиального звена с массой тела у ящериц может указывать на постоянство относительных изменений параметров данных костей и возможное отсутствие адаптивных специализаций зейгоподия, проявляющихся на этом уровне. Одним из немногих исключений среди исследованных нами представителей рептилий являются хамелеоны, у которых относительно удлинен зейгоподий. Это объясняется специфической ориентацией конечностей хамелеонов, близкой к парасагиттальной.

Исходя из наших данных, у рептилий (в данном случае, у ящериц) наблюдается изменчивость длины кости согласно модели геометрического подобия (изометрическая), а диаметров диафиза – согласно модели упругого подобия (неизометрическая). Совокупная изменчивость параметров геометрии сечения всех исследованных костей пресмыкающихся может быть описана с помощью обеих моделей. С одной стороны, отмечена значительная положительная аллометрия в костях стилоподия (модель упругого подобия), с другой стороны, преобладает изометрическая зависимость в костях зейгоподия (модель геометрического подобия). Таким образом, общие закономерности изменений параметров для разных костей у ящериц отличаются от тех, которые можно наблюдать, например, у

млекопитающих. Это, вероятно, вызвано тем, что потенциальные возможности к изменениям характера локомоции у рептилий ограничиваются сегментальной ориентацией конечностей. Поэтому главные изменения сказываются на параметрах диафиза костей стилоподия, подверженных наибольшему количеству механических нагрузок.

### **Млекопитающие**

Все параметры костей конечностей исследованных видов млекопитающих имеют высокий уровень корреляции с массой тела ( $r > 0,7$ ). Исключение составляют моменты инерции сечения локтевой кости (0,574-0,614; табл. 3).

Масса костей ( $b=1,074-1,171$  – положительная аллометрия) и их длина ( $b=0,325-0,357$  – изометрия) у млекопитающих имеют такие же тенденции изменений, как и у пресмыкающихся. Аллометрические зависимости остальных рассмотренных параметров у млекопитающих имеют значения обратные таковым у рептилий. То есть, наблюдается преимущественно изометрия к массе тела большинства параметров элементов стилоподия, а также локтевой кости (диаметры диафиза – 0,322-0,359; площадь компакты – 0,674-0,708; моменты инерции – 1,201-1,43; радиусы инерции – 0,31-0,369), и положительная аллометрия параметров основных элементов зейгоподия – лучевой и большеберцовой костей (диаметры диафиза – 0,359-0,411; площадь компакты – 0,756-0,796; моменты инерции – 1,518-1,606; радиусы инерции – 0,383-0,429) (табл. 3).

По данным некоторых авторов у млекопитающих наблюдается преимущественно отрицательная аллометрия длин и диаметров костей и выраженная положительная аллометрия площади сечений и моментов инерции [6; 16; 25]. Однако это не полностью подтверждается нашими данными.

Согласно нашим данным, у млекопитающих параметры костей стилоподия изменяются изометрически относительно массы тела. Что касается костей зейгоподия (лучевая и большеберцовая кости), которые у млекопитающих подвергаются основным механическим нагрузкам, то их структурно-биомеханические параметры имеют довольно высокую положительную аллометрию к массе тела. При сравнении элементов зейгоподия грудной конечности в локтевой кости отмечена изометрия изученных параметров к массе тела (в отличие от лучевой). Причем аллометрическая константа полярного момента инерции сечения локтевой кости свидетельствует даже о небольшой отрицательной аллометрии. То есть, при возрастании массы тела у млекопитающих нагрузки на кручение в локтевой кости возрастают менее интенсивно. В целом изменения параметров костей стилоподия можно описать с помощью модели геометрического подобия, а костей зейгоподия – с помощью модели упругого подобия. Таким образом, в связи с парасагиттальной ориентацией конечностей, у млекопитающих кости стилоподия проявляют относительно постоянные свойства механической устойчивости при возрастании массы тела. А основные несущие компоненты зейгоподия (лучевая и большеберцовая кости) увеличивают свои прочностные характеристики более интенсивно (в том числе и за счет относительного увеличения количества костного вещества – положительная аллометрия диаметров диафиза и площади компакты). Как известно, у млекопитающих изменчивость отдельных элементов скелета

конечностей увеличивается в направлении от проксимального к дистальному. Поэтому можно предположить, что у них механическая функция скелетных элементов зейгоподия является более существенной, чем у элементов стилоподия.

**Таблица 3**  
Аллометрические зависимости параметров костей конечностей от массы тела у млекопитающих

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

Аллометрические зависимости в пределах класса млекопитающих отображают усредненные изменения параметров костей конечностей, то есть демонстрируют их общие закономерности. Определенные локомоторные специализации могут вызывать довольно значительные отклонения от общего тренда относительных изменений показателей. Однако наличие в исследуемой выборке представителей видов млекопитающих с адаптациями противоположного характера подтверждает

общую закономерность изменений параметров. А ошибка общей аллометрической константы для определенного параметра указывает на размах определенных отклонений.

#### **Общие закономерности изменчивости параметров у пресмыкающихся и млекопитающих**

В отношении закономерностей изменений линейных параметров, наши выводы согласуются с выводами Р. Блоба [2]: длина костей пресмыкающихся относительно меньше, чем у млекопитающих, при приблизительно равных диаметрах, а диаметры костей ящериц имеют такие же аллометрические зависимости, как у млекопитающих. Также следует добавить, что связь линейных размеров (длина, диаметры кости) с максимальной разрушающей нагрузкой является несколько меньшей по сравнению с параметрами сечения кости [26].

В целом для тетрапод характерны следующие особенности относительного роста морфометрических и структурно-биомеханических параметров элементов скелета конечностей. Масса кости всегда имеет положительную аллометрию к массе тела. Длина кости всегда является изометричной к массе тела. В элементах скелета конечностей, подверженных наибольшему механическому нагрузкам, наблюдается положительный аллометрический рост диаметров диафиза и параметров геометрии сечения диафиза. Таким образом, при возрастании массы тела структурно-биомеханические параметры возрастают относительно более интенсивно для обеспечения необходимого запаса прочности кости. Локтевая кость является единственным элементом, для которого не отмечена подобная закономерность ни у пресмыкающихся, ни у млекопитающих. Ее механическая функция, вероятно, уменьшается при возрастании массы тела. Хорошим примером этого является грудная конечность копытных, где лучевая кость является гораздо более развитой. Хотя в этом исследовании данные по локтевой кости копытных не учитываются, но и без них можно говорить о подобной тенденции для всех животных в целом. Если сравнивать общие тенденции относительных изменений морфометрических и структурно-биомеханических параметров элементов скелета разных звеньев конечности у пресмыкающихся и млекопитающих, то можно говорить об относительном утолщении костей зейгоподия и увеличении их механической функции у тетрапод в целом (учитывая также такие факторы, как ориентация конечностей и увеличение массы тела).

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

1. Структурно-биомеханические параметры элементов скелета различных звеньев конечности (стилоподия и зейгоподия) у пресмыкающихся и млекопитающих имеют различный характер аллометрических зависимостей от массы тела. Так, довольно высок уровень положительной аллометрии этих параметров в костях стилоподия у пресмыкающихся и зейгоподия у млекопитающих (при изометрии с массой тела параметров остальных костей). Это, вероятно, связано с различным характером распределения механических нагрузок по звеньям конечности у представителей разных классов в связи с различной ориентацией



- конечностей. Сегментальная ориентация конечностей предполагает более интенсивные нагрузки на элементы стилоподия, а парасагиттальная – на элементы зейгоподия. Соответственно, прочностные характеристики этих элементов имеют более интенсивный относительный рост количественных параметров при увеличении массы тела.
2. У тетрапод в целом отмечается общая тенденция к относительному возрастанию структурно-биомеханических параметров элементов скелета зейгоподия при увеличении массы тела.
  3. Судя по аллометрическим зависимостям параметров костей зейгоподия грудной конечности, у тетрапод с возрастанием массы тела наблюдается повышение механической функции лучевой кости наряду с ее снижением для локтевой кости.

#### Список литературы

1. Brown J. The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals / J. Brown, D.W. Yalden // *Mammal Review*. – 1973. – Vol. 3. – No 4. – P. 107-134.
2. 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.
3. 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.
4. Sheffield K. M. Locomotor loading mechanics in the hindlimbs of tegu lizards (*Tupinambis merianae*): comparative and evolutionary implications / K.M. Sheffield, M.T. Butcher, S.K. Shugart, J.C. Gander, R.W. Blob // *The Journal of Experimental Biology*. – 2011. – Vol. 214. – P. 2616-2630.
5. 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.
6. Мельник К. П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета / К. П. Мельник, В. И. Клыкков. – К.: Наукова думка, 1991. – 208 с.
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. 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.
9. 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.
10. 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.
11. McMahon T. A. Size and shape in biology / T. A. McMahon // *Science*. – 1973. – Vol. 179. – P. 1201-1204.
12. McMahon T. A. Allometry and biomechanics: limb bones and adult ungulates / T. A. McMahon // *Amer. Natur.* – 1975. – Vol. 9. – P. 547-563.
13. 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.
14. Alexander R. McN. Allometry of the limbs of antelopes (*Bovidae*) / R. McN. Alexander // *J. Zool., Lond.* – 1977. – Vol. 183. – P. 125-146.
15. 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.

16. Клык В. И. Скелет конечностей некоторых хищных млекопитающих (морфология, пропорции, аллометрия) / В. И. Клык, К. С. Мусабеков // Материалы по функциональной морфологии скелета конечностей представителей хищных и копытных млекопитающих. – К.: Институт зоологии АН Украины, 1993. – С. 3-26.
17. Богданович И. А. Особенности формы поперечных сечений длинных костей конечности у птиц / И. А. Богданович, В. И. Клык // Vestnik zoologii. – 2011. – Т. 45. – №3. – С. 283-288.
18. 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.
19. 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.
20. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. / К. Шмидт-Нильсен. – М.: Мир, 1987. – 259 с.
21. Huxley J. S. Problems of relative growth. – London, 1932. – 276 p.
22. 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.
23. Smith R. J. Rethinking allometry / R. J. Smith // J. Theor. Biol. – 1980. – Vol. 87. – P. 97-111.
24. Smith R. J. Determination of relative size: the "criterion of subtraction" Problem in allometry / R.J. Smith // J. Theor. Biol. – 1984. – Vol. 108. – P.131-142.
25. Клык В. И. Некоторые морфо-биомеханические аспекты адаптации скелета конечностей копытных (*Ungulata*) / В. И. Клык, 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.
26. 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.

**Брошко Є.О. Деякі структурно-біомеханічні особливості довгих кісток кінцівок плазунів і ссавців / Є.О. Брошко // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2014. – Т. 27 (66), № 1. – С. 12-23.**

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 аллометричних залежностей від маси тіла. В усіх випадках відмічено позитивну аллометрію маси кістки та ізометрію довжини кістки до маси тіла. Більшість параметрів елементів стилоподію плазунів і елементів зейгоподію ссавців мають позитивну аллометрію 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, аллометрія.