

СТРУКТУРНІ ТА БІОМЕХАНІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВЕЛИКОГОМІЛКОВОЇ КІСТКИ ДЕЯКИХ НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ

Є. О. БРОШКО, аспірант*

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

Досліджено залежність морфометричних та біомеханічних характеристик великогомілкової кістки 28 видів хребетних від типу локомоції. Визначено основні типи форми перерізу діафіза та зв'язок основних біомеханічних ознак із стійкістю до навантажень. Проаналізовано характер корелятивних зв'язків ознак кістки із масою тіла тварини. Встановлено відносне зростання біомеханічних параметрів при вищих навантаженнях у високоспеціалізованих видів. Дрібні тварини мають відносно низькі морфометричні параметри.

Хребетні, великогомілкова кістка, тип локомоції, форма діафіза, геометрія перерізу, морфометрія, біомеханічні ознаки, алометрія.

Великогомілкова кістка (*os tibia*) є основним носійним елементом зейгоподію тазової кінцівки. На гомілку діють такі механічні чинники, як маса тіла і дія м'язів – з одного боку, та реакція опору субстрату – з іншого. Завдяки цьому вона завжди навантажується на стискання. Одночасно гомілка зазнає і навантаження іншого характеру, залежно від типу локомоції та орієнтації кінцівок. У плазунів із сегментальною орієнтацією кінцівок переважають навантаження на кручення. У ссавців із парасагітальною орієнтацією кінцівок гомілка бере основну активну участь у локомоції за меншої активності стегна [4]. За деякими авторами, перехід від сегментальної до більш випростаної парасагітальної постанови кінцівок сприяє зменшенню сумарних навантажень на кістки кінцівок [5].

На характер навантажень на великогомілкову кістку впливає і взаємна рухомість скелетних елементів кінцівки. Колінний суглоб та гомілкостопний (при пальце- та фалангоходінні) мають по одному ступеню свободи широкого діапазону.

Форма і структура кістки пов'язана з її стійкістю до механічних навантажень [7]. Показовим у цьому випадку є вивчення геометрії поперечного перерізу діафіза, де основними параметрами є площа компакти, головні моменти інерції, полярний момент інерції [1, 2, 8, 10].

Мета дослідження – встановити залежність морфометричних та біомеханічних характеристик великогомілкової кістки від типу локомоції аналізуючи їх ступеневу залежність від маси тіла та їх зв'язок із формою поперечного перерізу діафіза.

* Науковий керівник – доктор біологічних наук, професор М. Ф. Ковтун

Матеріали та методи дослідження. Матеріалом для дослідження слугували великогомілкові кістки представників 28 видів трьох класів хребених: амфібій (2 види), рептилій (4 види), ссавців (22 види).

Досліджено такі ознаки кістки: маса – абсолютна (m) та відносна (M), довжина (l), фронтальний (d_f) і сагітальний (d_s) діаметри середини діяфіза. Обчислено геометричні характеристики поперечного перерізу середини діяфіза кістки: площа компактної речовини (S_k), індекс компакти (i_k), головні (екстремальні) моменти інерції (I_{max} , I_{min}), індекс співвідношення I_{max}/I_{min} , полярний момент інерції (I_p), головні радіуси інерції (i_{max} , i_{min}).

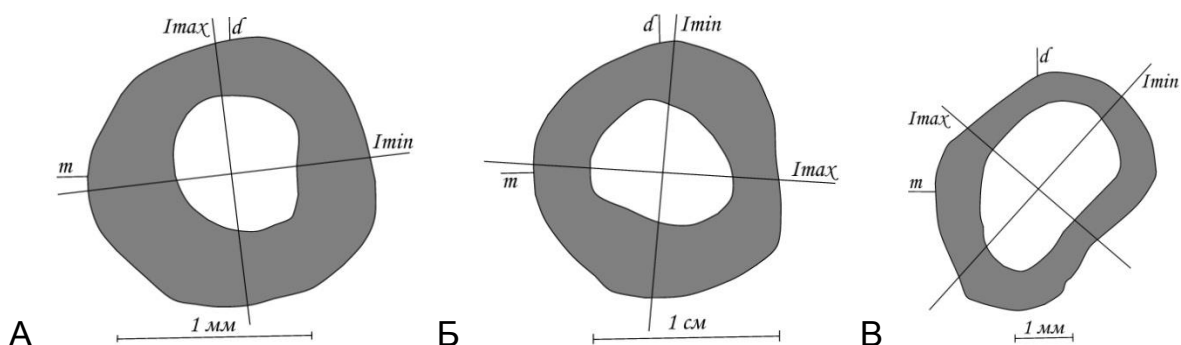
Площа компакти свідчить про стійкість кістки до стискання та розтягнення, головні моменти інерції – згин, полярний момент інерції – кручення [1, 2, 8, 10]. Співвідношення I_{max}/I_{min} ілюструє відносний розподіл максимального та мінімального навантаження на згин. Радіуси інерції пов'язують головні моменти інерції із площею перерізу.

Для аналізу характеру корелятивних зв'язків характеристик кістки із масою тіла тварини (M_T) використано степеневу залежність $y=ax^b$ [2, 3].

Результати дослідження. *Типи форми поперечного перерізу кісток.* За формою поперечного перерізу серед великогомілкових кісток досліджених видів хребетних можна виділити три основні типи:

1. Кістки з перерізом округлої форми. Така форма пов'язана із навантаженнями на кручення та згин, які діють на кістку більш або менш рівномірно у різних площинах (рис. 1, А, Б). Притаманна еменському хамелеону, єхидні, гірському кенгуру.

2. Кістки з перерізом еліптичної форми. Така форма пов'язана із переважанням навантажень на згин у площині, наближеній топографічно до максимального діаметра діяфіза (рис. 1, В, Г), та обумовлюється обмеженою рухомістю колінного і нерідко гомілкового, суглобів, які мають один ступінь свободи великих амплітуд (згинання – розгинання), що притаманна більшості з досліджених видів (сірий варан, представники приматів, хижих, копитних ссавців).



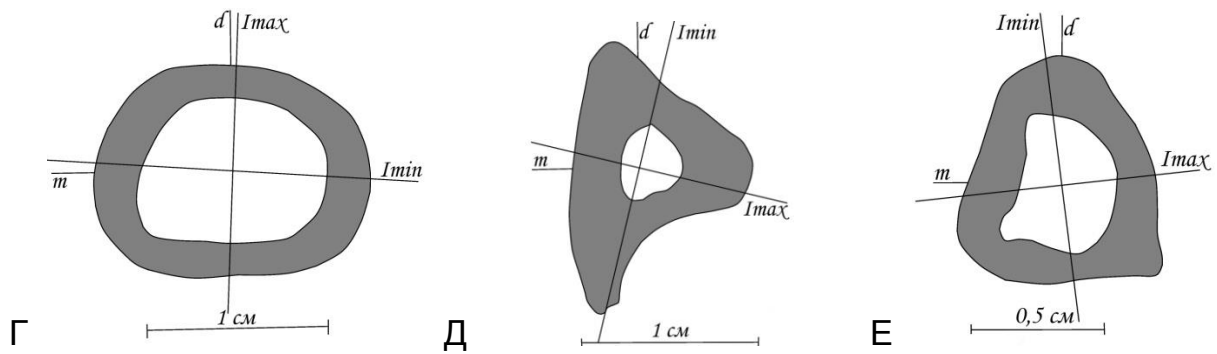


Рис. 1. Форма поперечного перерізу середини діафіза великогомілкової кістки єменського хамелеона (А), гірського кенгуру (Б), сірого варана (В), лами (Г), бобра (Д), нутрії (Е). I_{max} , I_{min} – осі головних моментів інерції; d – дорсальна поверхня кістки; m – медіальна поверхня кістки

3. Кістки з поперечним перерізом складної форми. Складна форма досягається завдяки перерозподілу компактної речовини у перерізі для посилення міцності кісток, або за наявності на останніх потужних гребенів для прикріплення м'язів (рис. 1, Д, Е). Часто спостерігається у тварин із певною локомоторною спеціалізацією: плавання у бобра та нутрії, швидкий біг у зайця та деяких копитних.

Основні характеристики великогомілкової кістки досліджених видів та їх біомеханічне значення. Досліджені характеристики великогомілкової кістки мають високі коефіцієнти кореляції із масою тіла ($r > 0,9$). Довжина кістки має слабо негативне зростання лінії регресії ($b \leq 0,33$). В усіх інших ознак цей показник позитивний: маса, діаметри діафіза, радіуси інерції ($b \geq 0,33$); площа компакти ($b > 0,66$); головні та полярний моменти інерції ($b > 1,32$). У всіх випадках b має невисокий коефіцієнт варіації CV_b (табл. 1).

Відносна маса великогомілкової кістки є більш високою у тварин, які здатні до стрибків (жаби, заєць, макака, домашній кіт, лань; табл. 2). Цю відповідність можна бачити і на графіку залежності маси кістки від маси тіла (рис. 2, А). На ньому ж точки, що позначають параметри дрібних тварин (плазунів і деяких дрібних ссавців), лежать, переважно, нижче лінії регресії, тобто свідчать про відносно низьку масу кісток.

Довжина кістки є величиною, залежною від характеру локомоції: великогомілкова кістка відносно довга у добре стрибаючих тварин (жаб, кенгуру, зайця, дрібних копитних, рис. 2, Б); відносно коротка вона у представників ящірок, їжака, гімалайського ведмедя.

1. Параметри степеневі залежності $y = ax^b$ ознак tibia від маси тіла

Ознака	a	b	S_b	CV_b , %	r
m, г	2,21	1,013	0,0787	7,77	0,982
l, мм	66,46	0,308	0,0246	8	0,961
d_f , мм	3,194	0,437	0,0366	8,38	0,961
d_s , мм	4,661	0,33	0,0223	6,75	0,972
S_k , мм ²	3,397	0,943	0,0735	7,8	0,969
I_{max} , мм ⁴	0,755	2,07	0,1307	6,32	0,976

I_{\min} , мм ⁴	1,333	1,877	0,0927	4,94	0,984
I_p , мм ⁴	1,84	1,995	0,1139	5,71	0,98
i_{\max} , мм	1,296	0,377	0,0266	7,06	0,971
i_{\min} , мм	0,973	0,386	0,0222	5,74	0,981

2. Морфометричні показники тibia досліджених видів

Вид	M_T , кг	m , г	M , %	l , мм	d_f , мм	d_s , мм
<i>Rana temporaria</i> (n=1)	0,069	0,22	0,3	39,5	2	1,9
<i>Pelophylax ridibundus</i> (n=4)	0,062	0,24	0,39	35,45	1,98	1,55
<i>Pogona vitticeps</i> (n=2)	0,2	0,2	0,1	27,35	2	2
<i>Chamaeleo calyptratus</i> (n=1)	0,082	0,08	0,01	22,5	1,6	1,3
<i>Furcifer pardalis</i> (n=1)	0,018	0,02	0,11	16,5	1,1	1
<i>Varanus griseus</i> (n=4)	2,5	1,21	0,05	47,93	3,88	4,4
<i>Tachyglossus aculeatus</i> (n=1)	1,5	6	0,4	67	5,7	6,4
<i>Didelphis virginiana</i> (n=1)	2,5	4,8	0,19	88	4,4	7
<i>Macropus robustus</i> (n=1)	35	84	0,24	266	14,5	13,8
<i>Erinaceus concolor</i> (n=1)	0,74	0,7	0,09	42,5	2,4	2,6
<i>Papio hamadryas</i> (n=1)	45	56	0,12	181	12	16
<i>Macaca mulatta</i> (n=1)	12	41	0,34	168	10	16
<i>Lepus europaeus</i> (n=1)	3,2	15,6	0,49	137	8,5	8
<i>Marmota bobak</i> (n=1)	2,35	6,1	0,26	77	5,5	7
<i>Castor fiber</i> (n=1)	12	35	0,29	125	11	12
<i>Miocastor coypus</i> (n=1)	4	11,5	0,29	96	7,5	9
<i>Meles meles</i> (n=1)	11	13,74	0,12	104	8,2	10,8
<i>Ursus arctos</i> (n=3)	77,67	201,7	0,27	224,67	17,67	20,33
<i>Ursus thibetanus</i> (n=1)	130	220	0,17	192	19	26
<i>Felis catus</i> (n=2)	3,5	11,72	0,34	99,75	7,4	8
<i>Lama guanicoe</i> (n=1)	72	-	-	324	28	19
<i>Lama glama</i> (n=1)	45	85	0,19	207	16	12
<i>Cervus elaphus elaphus</i> (n=1)	210	510	0,24	344	28	26
<i>C. e. xanthopygus</i> (n=1)	190	460	0,24	357	27	25
<i>Cervus nippon</i> (n=1)	140	355	0,25	314	27	22
<i>Cervus dama</i> (n=1)	55	214	0,39	270	24	18
<i>Connochaetes taurinus</i> (n=1)	190	-	-	349	37	26
<i>Boselaphus tragocamelus</i> (n=1)	160	-	-	324	28	19
<i>Taurotragus oryx</i> (n=1)	400	-	-	409	50	39

Отримані дані діаметрів діафіза свідчать про відносну рівність фронтального і сагітального діаметрів (округла форма) у амфібій та рептилій (за винятком сірого варана). Серед видів ссавців із п'ятипалою тазовою кінцівкою переважає сагітальний діаметр, а у парнопалих копитних – фронтальний (табл. 2), що цілком узгоджується із наявними літературними даними [2]. На графіку наведено корелятивні зв'язки фронтального діаметра із масою тіла тварини (рис. 2, В), тенденція до відносного підвищення параметрів помітна серед дрібних тварин; щодо сагітального діаметра, то суттєвих відхилень параметрів від лінії регресії не спостерігається.

На графіках залежностей геометричних характеристик перерізу від маси тіла серед досліджених видів суттєвих відхилень параметрів не виявлено (рис. 2, Г).

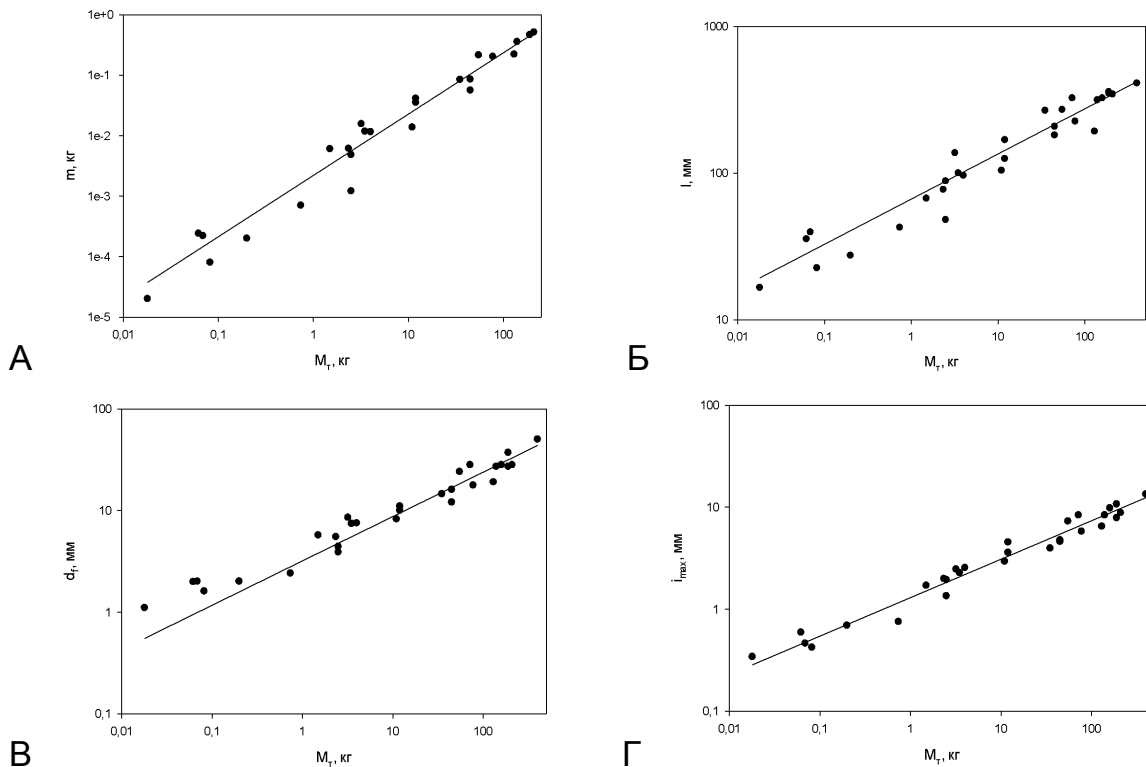


Рис. 2. Залежність маси (А), довжини (Б), фронтального діаметра (В) та максимального радіуса інерції (Г) тibia від маси тіла тварини

Індекс компакти (відношення площі компакти до площі загального перерізу кістки) свідчить про відносну товщину стінок діафіза (табл. 3). Відносно високий індекс компакти великогомілкових кісток у деяких досліджених видів обумовлюється такими чинниками: 1) специфічна локомоція, при якій на кістки тазової кінцівки припадають високі навантаження (стрибки у безхвостих земноводних; плавання у бобра; велика різноманітність видів локомоції, і, відповідно, режимів навантажень у kota домашнього); 2) велика маса тіла (гімалайський ведмідь, антилопа канна); 3) редукція малогомілкової кістки (безхвості земноводні, їжак, копитні); 4) орієнтація кінцівок. Орієнтація кінцівок у єхидни та віргінського опосума є проміжною між сегментальною та парасагітальною. Звідси високий індекс компакти у них можна пояснити тим, що більш випростана постава порівняно із предковими формами при збереженні сегментальної, або близької до неї, орієнтації кінцівок призводить до відносного зростання навантажень [5, 6].

Водночас, у тварин, що швидко бігають, які потребують конструктивного полегшення скелетних елементів для оптимізації відсоткової ваги кінцівок і економії енергетичних витрат на локомоцію спостерігається відносно низький індекс компакти (копитні, табл. 3).

3. Індекс компакти та індекс співвідношення екстремальних моментів інерції

Вид	i_k	$\frac{I_{max}}{I_{min}}$	Вид	i_k	$\frac{I_{max}}{I_{min}}$
<i>Rana temporaria</i>	0,77	1,69	<i>Castor fiber</i>	0,87	1,79
<i>Pelophylax ridibundus</i>	0,78	1,77	<i>Miocastor coypus</i>	0,67	1,33
<i>Pogona vitticeps</i>	0,58	1,41	<i>Meles meles</i>	0,77	2,01
<i>Chamaeleo calyptrotus</i>	0,77	1,1	<i>Ursus arctos</i>	0,74	1,55
<i>Furcifer pardalis</i>	0,63	1,75	<i>U. thibetanus</i>	0,89	1,89
<i>Varanus griseus</i>	0,75	2,74	<i>Felis catus</i>	0,78	1,36
<i>Tachyglossus aculeatus</i>	0,88	1,35	<i>Lama glama</i>	0,74	2,15
<i>Didelphis virginiana</i>	0,8	2,33	<i>L. guanicoe</i>	0,53	1,64
<i>Macropus robustus</i>	0,74	1,09	<i>Cervus elaphus</i>	0,65	1,22
<i>Erinaceus concolor</i>	0,82	1,38	<i>C. nippon</i>	0,6	1,69
<i>Papio hamadryas</i>	0,65	1,84	<i>C. dama</i>	0,69	1,83
<i>Macaca mulatta</i>	0,72	2,79	<i>Connochaetes taurinus</i>	0,66	1,89
<i>Lepus europaeus</i>	0,66	1,18	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	0,64	1,47
<i>Marmota bobak</i>	0,7	1,84	<i>Taurotragus oryx</i>	0,77	1,8

Параметром, що слугує для ілюстрації розподілу навантажень на згин у кістці є індекс співвідношення I_{max}/I_{min} . При переважанні навантажень на згин в одній певній площині відношення I_{max}/I_{min} більш високе (еліптична форма перерізу). А при більш рівномірному розподілі навантажень на згин та зростанні значення навантажень на кручення відношення I_{max}/I_{min} наближається до 1 (округла форма перерізу). Серед дослідженого матеріалу співвідношення I_{max}/I_{min} переважно досить високе, що свідчить про переважання навантажень на великогомілкову кістку в одній площині (табл. 3).

Висновки

1. Локомоторна спеціалізація кінцівки відбивається на морфологічній специфіці великогомілкової кістки тварини. Зокрема, підвищується індекс компактної речовини у випадку порівняно високих механічних навантажень на стискання та згин у тварин з великою масою тіла, високоспеціалізованих видів, та у ссавців, що мають примітивну для свого класу орієнтацію кінцівок (однопрохідні та сумчасті).

2. Порівняння фронтального та сагітального діаметрів діафіза дає змогу розмірковувати про форму перерізу в першому наближенні, але остаточний та більш обґрунтований висновок можна робити лише після визначення головних моментів інерції та положення їх осей на перерізі. Розподіл навантажень на згин тісно пов'язаний із формою перерізу. Отже, виходячи з отриманих нами даних, можна стверджувати про те, що у більшості досліджених тварин великогомілкова кістка переважно зазнає статодинамічних навантажень на згин в одній площині внаслідок особливостей кінематики зейгоподію, пов'язаної із рухомістю суглобів, якими він з'єднується з іншими ланками тазової кінцівки.

3. Аналіз корелятивних зв'язків морфометричних та біомеханічних параметрів кісток із масою тіла та їх графіків у досліджених видів дає змогу зауважити про таке:

- у дрібних тварин спостерігається стійка тенденція щодо відносного зниження маси та довжини великогомілкової кістки без зменшення біомеханічних показників, що, можливо, є компенсаторною функцією та підтверджує положення про функціональне пристосування кістки В. Ру [9], згідно з яким остання має максимально можливу міцність за мінімальної витрати матеріалу;

- незалежно від вагової категорії тварин, відносно зростання головних моментів інерції спостерігається при підсиленні значення тазової кінцівки у локомоції (стрибки у жаб та зайця, біпедальний біг у кенгуру).

Список літератури

1. Богданович И.А. Особенности формы поперечных сечений длинных костей конечности у птиц / И.А.Богданович, В.И.Клыков // Vestnik zoologii. – 2011. – Т. 45, № 3. – С. 283–288.
2. Мельник К.П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета / К.П.Мельник, В.И.Клыков. – К.: Наук. думка, 1991. – 208 с.
3. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? / Шмидт-Ниельсен К. – М.: Мир, 1987. – 259 с.
4. 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.
5. 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 // Journal of Experimental Biology. – 1999. – Vol. 202. – P. 1023–1046.
6. 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 // Journal of Experimental Biology. – 2001. – Vol. 204. – P. 1099–1122.
7. 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.Capigliani, M.A.Chiappe // Journal of Musculoskeletal and Neuronal Interactions. – 2001. – Vol. 1, № 3. – P. 263–274.
8. 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.
9. Roux W. Gesamelte abhandlungen ьber entwicklungsmechanik der organismen / Roux W. – Leipzig, 1895. – 816 p.
10. Simons E.L.R. Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in Pelecaniform birds / E.L.R.Simons, T.L.Hieronimus, P.M.O'Connor // Journal of Morphology. – 2011. – Vol. 272. – P. 958–971.

Исследована зависимость морфометрических и биомеханических характеристик большеберцовой кости 28 видов позвоночных от типа

локомоции. Определены основные типы формы сечения диафиза и связь основных биомеханических признаков со стойкостью к нагрузкам. Проанализирован характер коррелятивных связей признаков кости с массой тела животного. Установлено относительное возрастание биомеханических параметров при высоких нагрузках у высокоспециализированных видов. Мелкие животные имеют относительно низкие морфометрические параметры.

Позвоночные, большеберцовая кость, тип локомоции, форма диафиза, геометрия сечения, морфометрия, биомеханические признаки, аллометрия.

Morphometric and biomechanical properties of the tibia in 28 vertebrates species and dependence on the locomotion type were investigated. The main types of diaphysis sectional shape, the coherence of the basic biomechanical characteristics and the load resistance were established. We analyze the correlative links between the bone characteristics and body mass. It's argued that specialized species have relatively increasing of biomechanical parameters due to higher loads. We emphasize here that small animals have relatively low morphometric parameters.

Vertebrates, tibia, locomotion type, diaphysis shape, cross-sectional geometry, morphometry, biomechanical characters, allometry.