

В.Л. Шевченко, Т.М. Жилина

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *GRACILACUS AUDRIELLUS* (BROWN, 1959) RASKI, 1962 (NEMATODA: PARATYLENCHIDAE) С ЧЕРНИГОВСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Впервые для Черниговского Полесья указываются места находок вида *G.audriellus*. Приводятся описания самцов и самок, анализируется изменчивость морфометрических показателей и степень их постоянства.

V.L. Shevchenko, T.M. Zhilina

FEATURES MORPHOMETRICS OF *GRACILACUS AUDRIELLUS* (BROWN, 1959) RASKI, 1962 (NEMATODA: PARATYLENCHIDAE) FROM CHERNIGIV POLISSYA

Populations of *G.audriellus* from Chernigiv Polissya, Ukraine are first described. Morphometrics and illustrations of females and males are provided.

Надійшла 15.02.2012 р.

УДК 591.471.37:597/599

Є.О. Брошко

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАНУ,
вул. Хмельницького, 15, м. Київ, 01601

**СТРУКТУРНО-БІОМЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ КІСТОК
СТИЛОПОДІЮ ДЕЯКИХ НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ**

Хребетні, стилоподій, геометрія перерізу, тип локомоції, орієнтація кінцівок, моменти інерції.

Відомо, що структурні особливості скелету в цілому і окремих його елементів обумовлені особливостями рухової активності тварини, що структура довгих кісток кінцівок є наслідком морфо-функціональних адаптацій до характеру локомоції та інтенсивності рухової активності, що на структуру цих кісток впливає форма і маса тіла та характер орієнтації кінцівок відносно площин тіла (сегментальна або парасагітальна).

Вважається, що в скелеті кінцівок основному навантаженню піддаються кістки стилоподію (humerus, femur) та зейгоподію (ulna, radius, tibia, fibula, у птахів – специфічні утвори тазових кінцівок – tibiotarsus і tarsometatarsus).

Деякі механічні властивості довгих кісток пов'язані із внутрішньою структурою кістки, яку можна спостерігати на поперечному перерізі діафізу кістки. Зокрема, це моменти інерції та кут відхилення осей головних моментів інерції відносно сагітальної площини [2]. Будь-які зміни цих показників пов'язані зі змінами механічних

властивостей кістки, і навпаки. Це також стосується і змін співвідношення сагітального і фронтального діаметрів перерізу діафізу, що може бути показником пропорційності між руйнуючими моментами [5].

Метою даної роботи є вивчити структуру та механічні властивості кісток стилоподіїв, як наслідок морфо-функціональних адаптацій до типу локомоції та орієнтації кінцівок на прикладі окремих представників різних класів наземних хребетних.

Матеріал та методика досліджень

Матеріалом для дослідження слугували кістки стилоподіїв представників 4 видів, які належать до різних класів наземних хребетних: Земноводних (*Amphibia*) – жаба трав'яна (*Rana temporaria*) (n=1), Плазунів (*Reptilia*) – варан сірий (*Varanus griseus*) (n=3), Птахів (*Aves*) – грак (*Corvus frugilegus*) (n=3) та Ссавців (*Mammalia*) – їжак східноєвропейський (*Erinaceus concolor*) (n=1).

У кожній із розглянутих кісток досліджено сагітальний (d_s , мм) і фронтальний (d_f , мм) діаметри середини діафізу та їх співвідношення (d_f/d_s). Лінійні виміри здійснено за допомогою штангенциркуля.

Конттури поперечних перерізів було нанесено на координатну сітку. Отримані координати зовнішніх контурів та контурів медулярних порожнин за допомогою спеціальної комп'ютерної програми [2] використано для обчислення таких параметрів: площа перерізу (S , мм²), індекс компакти (i_k), головні моменти інерції (I_{max} , I_{min} , мм⁴) та їх співвідношення (I_{max}/I_{min}), полярний момент інерції (I_p , мм⁴), а також місцезнаходження центру мас перерізу і положення головних осей інерції, зокрема, кут між віссю максимальних моментів інерції та сагітальною площиною (α , °) (рис. 1).

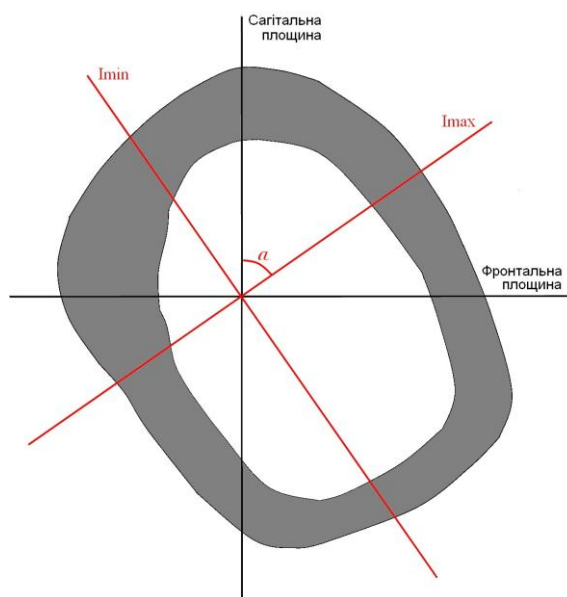


Рис. 1. Ілюстрація повороту осей інерції на прикладі стегнової кістки *V. Griseus*

Морфометричні та геометричні показники, що визначаються біомеханікою кістки, дають змогу оцінити розподіл компактної речовини у відповідь на навантаження, яким піддається кістка.

За індексом компакти діафізу оцінюється відносна товщина стінки діафізу кістки. Головні моменти інерції та їх співвідношення дають змогу оцінити відносне навантаження у сагітальній і фронтальній площинах. Головні моменти інерції

характеризують стійкість до навантажень згину, а полярний момент – стійкість до навантажень кручення [1; 8].

Результати досліджень і їх обговорення

Трав'яна жаба характеризується сегментальним положенням кінцівок і одноманітним характером наземної локомоції (стрибки), де пропульсивну роль відіграють тазові кінцівки, кістки яких значно подовжені, утворюючи потужні важелі, а грудні кінцівки виконують амортизуючу роль під час приземлення. Також жаба може пересуватися і дрібним рисеподібним кроком [3]. У статичній позі стилоподії трав'яної жаби займають положення близьке до паралельного відносно площини опори.

Сірий варан має характерне для плазунів сегментальне розміщення кінцівок. Тип локомоції характеризується як рисеподібний крок, а іноді – швидка рись із переважанням активності тазових кінцівок [3]. У статичній позі стилоподії орієнтовані паралельно до площини опори.

Грудна і тазова кінцівки грака здійснюють зовсім різні локомоторні акти. Крило пристосоване до активного польоту, а добре розвинена ходильна тазова кінцівка – до біпедальної наземної локомоції. Характер польоту можна охарактеризувати як маховий із елементами ширяння. Тип наземної локомоції – крокуючий. Стегнова кістка під час опори має близьке до горизонтального положення. Положення плечової кістки під час польоту можна охарактеризувати як перпендикулярне до сагітальної площини. Кінцівки їжака, як і всіх ссавців, мають парасагітальну орієнтацію і пристосовані до локомоції риссю. Рухові акти кінцівок здійснюються переважно в парасагітальній площині.

Поперечні перерізи середини діяфізу кісток (рис. 2) показують різну картину значень індексу компакти у представників різних класів (табл. 1). Слід відмітити значне стоншення стінок діяфізу кісток у грака, де матеріал розподіляється по периметру більш-менш рівномірно із утворенням форми, близької до тонкостінного кільця, що вірогідно пов'язано із зменшенням маси тіла тварини внаслідок адаптації до польоту [1].

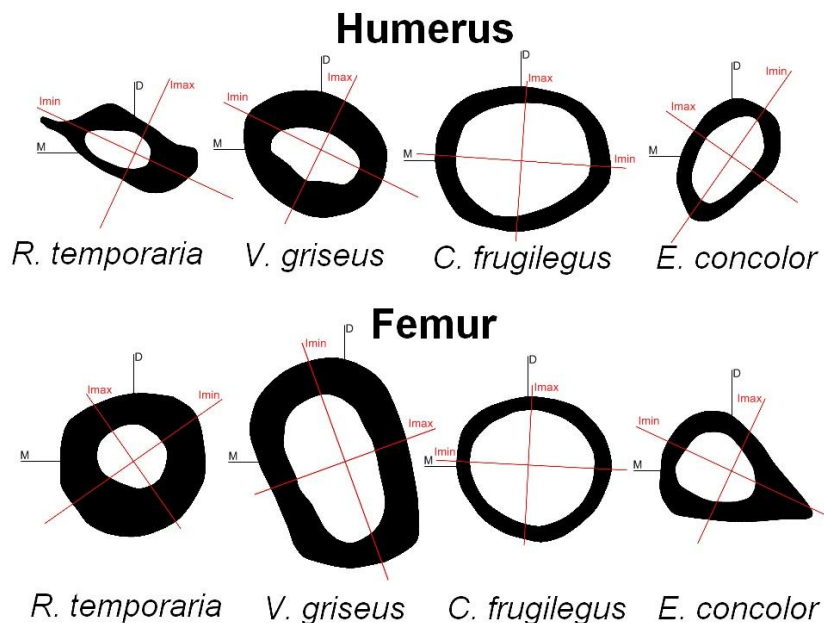


Рис. 2. Форма поперечного перерізу діяфізу кісток стилоподіїв у різних видів.

D – дорсальний маркер сагітальної площини; M – медіальний маркер фронтальної площини; I_{max} , I_{min} – головні осі моментів інерції

Таблиця 1.

Морфометричні параметри досліджених кісток

	d_s	d_f	d_f/d_s	S	i_k
<i>R. temporaria</i>					
Humerus (n=1)	1,8	3,5	1,94	0,46	0,73
Femur (n=1)	1,7	1,8	1,06	1,22	0,84
<i>V. griseus</i>					
Humerus (n=1)	5,5	5	0,9	14,81	0,8
Femur (n=3)	6,37±0,38	4,8±0,17	0,76±0,07	14,24±2,7	0,6±0,1
<i>C. frugilegus</i>					
Humerus (n=2)	5,05±0,07	6,25±0,21	1,24±0,02	10,2±0,25	0,39±0,01
Femur (n=3)	4,13±0,48	4,5	1,09±0,04	4,77±1,15	0,33±0,05
<i>E. concolor</i>					
Humerus (n=1)	5	3,2	0,64	7	0,57
Femur (n=1)	3	4,2	1,4	6,14	0,66

Основні геометричні параметри форми поперечних перерізів середини діафізу кісток наведено у табл. 2. Високі значення полярного моменту інерції мають плечова та стегнова кістки сірого варана і плечова кістка грака як такі, що під час виконання локомоторних функцій піддаються обертаючим навантаженням. У грака в цілому кістки крила мають значно вищі показники моментів інерції, ніж ходильної кінцівки. Зокрема, відомо, що плечова кістка птаха зазнає обертаючих навантажень [6].

Таблиця 2.

Основні геометричні показники поперечного перерізу кісток

	I_{max}	I_{min}	I_{max}/I_{min}	I_p	α
<i>R. temporaria</i>					
Humerus (n=1)	0,06	0,01	6	0,07	25
Femur (n=1)	0,17	0,16	1,06	0,33	36
<i>V. griseus</i>					
Humerus (n=1)	29,67	20,8	1,43	50,47	26
Femur (n=3)	49,73±16,84	26,93±5,41	1,82±0,32	76,66±21,87	60±9
<i>C. frugilegus</i>					
Humerus (n=2)	42,27±5,02	27,44±0,92	1,54±0,12	69,71±20,95	3±6
Femur (n=3)	10,17±3,2	8,59±2,4	1,17±0,05	18,75±5,6	7±7
<i>E. concolor</i>					
Humerus (n=1)	15,13	6,71	2,25	21,84	55
Femur (n=1)	9,16	4,22	2,17	13,38	25

У земноводних і плазунів за умов сегментального положення кінцівок кістки стилоподію піддаються обертаючим навантаженням, а у ссавців за умов парасагітального положення – згинаючим [4]. У птахів, для яких характерний біпедальнізм, стегнова кістка, ймовірно, піддається одночасно згинаючим та обертаючим навантаженням внаслідок її орієнтації, яка наближається до горизонтальної під час опори [1; 6].

Положення центральних осей інерції відносно сагітальної площини проявляє загальну тенденцію – вони здебільшого повернуті у латеральному напрямі. Значний поворот осей інерції у латеральному напрямі має стегнова кістка сірого варана (табл. 2), що можна пояснити сегментальним положенням кінцівок, коли напрям найбільших згинаючих навантажень наближається до фронтальної площини, а не сагітальної, як це буває при парасагітальній орієнтації. У плечовій кістці їжака осі інерції значно відхиляються у медіальному напрямі під впливом маси тулуба, яка чинить великі згинаючі навантаження. У грака, навпаки, спостерігаються малі відхилення осей інерції від сагітальної площини (у плечовій кістці латерально, у стегновій – переважно медіально), що свідчить про переважання згинаючих навантажень у сагітальній площині.

Плечова кістка трав'яної жаби сплюснута відносно фронтальної площини (рис. 2). Вісь максимальних моментів інерції в неї за положенням наближається до сагітальної площини тіла тварини. Таке положення осей інерції очевидно виникає під впливом переміщення центра маси тіла на передні кінцівки тварини на завершальному етапі стрибку. Стегнова кістка у трав'яної жаби має на перерізі діяфізу більш округлу форму, що свідчить про рівномірне навантаження у сагітальній і фронтальній площинах. На наш погляд, це може бути спричинено особливостями локомоторних рухів, які обумовлюють навантаження кручення, коли необхідний рівномірний розподіл компактної речовини, а також тим, що під час відштовхування обидві тазові кінцівки функціонують синхронно.

Осі моментів інерції плечової кістки сірого варана мають незначний кут відхилення у латеральному напрямі, що можна пояснити тим, що грудні кінцівки у сірого варана здійснюють значну опору для тіла, а в зв'язку із сегментальним положенням кінцівок площина дії основних навантажень відхиляється від сагітальної площини кістки. Тазові кінцівки мають більш високі ступені свободи і є активнішими під час руху. Отже, вони повинні відчувати більшу реакцію опору субстрату. Тож стегнова кістка має значне відхилення осей інерції у латеральному напрямку, а положення вісі максимальних моментів інерції наближається до перпендикулярного відносно напрямку руху.

Кістки стилоподію грака мають невеликі середні значення кута повороту осей інерції і, таким чином, положення осей максимальних моментів інерції близьке до сагітальної площини.

Форма перерізу діяфізу плечової кістки їжака є дещо сплюсненою і витягнута сагітально, а його стегнова кістка дещо сплюснута відносно осей максимальних моментів інерції. Загалом, переріз діяфізу має форму, близьку до трикутної, де заокруглене розширення спрямоване медіо-дорсально.

Відносно невеликі значення полярного моменту інерції у трав'яної жаби свідчать про незначні обертаючі навантаження під час локомоції. За даними К. Райт [9], стегнова кістка хвостатого земноводного тигрової амбістоми (*Ambystoma tigrinum*) має середнє значення полярного моменту інерції близько $0,5 \text{ мм}^4$, що є близьким до наших даних для безхвостих земноводних ($0,33 \text{ мм}^4$), і свідчить про порівняно низьку стійкість до обертаючих навантажень кісток земноводних (табл. 2).

Полярний момент інерції стегнової кістки сірого варана має більше відносне значення (табл. 2), ніж у тегу (*Tupinambis merianae*) з інфраряду сцинкоподібних (*Scincomorpha*), в якого воно становить в середньому $4,55 \text{ мм}^4$ [7; 9].

Порівняно з даними Е. Саймонс зі співавторами [8] для 16 видів пеліканоподібних (*Pelecaniformes*), відношення $I_{\text{max}}/I_{\text{min}}$ для плечової кістки грака є вищим, за винятком *Phalacrocorax penicillatus*, а індекс компактності i_k в цьому ж випадку є значно нижчим, за винятком фрегатів (*Fregata*) та пеліканів (*Pelecanus*), у яких цей показник ще менший,

ніж у грака (особливо у *Pelecanus*). На думку авторів це пов'язано із тим, що для *Fregata* і *Pelecanus* притаманний статичний ширяючий політ, тоді як інші розглянуті види мають політ динамічного ширяючого, махового або змішаного типу. Хоча змієшийки (*Anhinga*), які також мають статично ширяючий політ, мають найвищі показники індексу компактності. Ці ж автори доходять висновку, що відношення I_{\max}/I_{\min} зростає у птахів зі змішаним типом польоту, а статично ширяючі птахи мають більші значення полярного моменту інерції, ніж птахи із маховим польотом.

За даними К. П. Мельника і В. І. Кликова, індекс d_f/d_s у комахоїдних ссавців (*Insectivora*) становить у плечовій кістці $0,74 \pm 0,04$, а у стегновій – $1,58 \pm 0,05$, що є досить близьким до наших даних для їжака (табл. 2). Загалом, серед показників для представників 10 рядів, вказаних цими авторами, для плечової кістки вони є одними з найменших, а для стегнової – навпаки, найбільшими. Щодо індексу компактності, то ці автори наводять для комахоїдних такі дані: для плечової кістки – $53,55 \pm 0,8$ %, для стегнової – $58,24 \pm 1$ %, що також є близькими до наших. Серед розглянутих авторами представників 10 рядів ссавців для комахоїдних плечова кістка має одне із найменших значень індексу d_f/d_s , а стегнова – середнє [2].

Висновки

Сила та напрям навантаження впливає на форму поперечного перерізу діафізу: більший діаметр перерізу відповідає площині, в якій прикладаються найбільші навантаження, і вісь максимальних моментів інерції проходить перпендикулярно до максимального діаметру діафізу. Показники моментів інерції можуть значно коливатися у різних видів, оскільки тип та швидкість локомоції й орієнтація кінцівок визначають характер та інтенсивність навантажень на кістки. Так, у трав'яної жаби ці показники порівняно невеликі, тоді як у кісток стилоподію грудних і тазових кінцівок сірого варана та їжака, а також крила грака вони є досить значними, що визначається інтенсивною руховою активністю їх кінцівок. Грак і їжак виконують інтенсивні циклічні рухи (політ і біг риссю відповідно), а стилоподії сірого варана через сегментальне положення кінцівок зазнають відносно більших обертаючих навантажень. На кут положення осей інерції відносно сагітальної площини також впливає орієнтація кінцівок, яка визначає площину, в якій відбувається рух кістки відносно інших скелетних елементів та тіла тварини і його центра мас, оскільки вага тіла (поряд із дією м'язів) є найважливішим чинником стато-динамічних навантажень на кістку.

ЛІТЕРАТУРА

1. Богданович И. А. Особенности формы поперечных сечений длинных костей конечности у птиц / И. А. Богданович, В. И. Клыков // *Vestnik zoologii*. – 2011. – Т. 45. – №3. – С. 283-288.
2. Мельник К. П. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета: монография / К. П. Мельник, В. И. Клыков. – К.: Наукова думка, 1991. – 208 с.
3. Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод: монография / Владимир Борисович Суханов. – Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1968. – 225 с.
4. R. W. Blob. 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. J. Cubo. 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. 1. – P. 51-52.
6. E. de Margerie. Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight / E. de Margerie // *Journal of Anatomy*. – 2002. – Vol. 201. – P. 521-526.
7. K. M. Sheffield. Locomotor loading mechanics in the hindlimbs of tegu lizards (*Tupinambis meriana*): 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.
8. E. L. R. Simons. 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.
9. K. M. Wright. Loading mechanics in femora of tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*) and tegu lizards (*Tupinambis meriana*): implications for the evolution of limb bone design: a thesis presented to the graduate school of Clemson University. In partial fulfillment of the requirements for the degree Master of Science, Biological Sciences / Kathrin Megan Wright. – 2008. – 113 p.

Е.О. Брошко

СТРУКТУРНО-БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КОСТЕЙ СТИЛОПОДИЯ НЕКОТОРЫХ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Исследованы кости стилоподия представителей разных классов наземных позвоночных. Форма и геометрические свойства поперечного среза диафиза длинных костей конечностей зависят от типа локомоции и ориентации конечностей.

Y.O. Broshko

STYLOPODIUM BONES STRUCTURAL AND BIOMECHANICAL PROPERTIES OF SOME TERRESTRIAL VERTEBRATES

It has been investigated stylopodium bones of representatives from different classes of terrestrial vertebrates. The shape and geometric properties of long bone cross-sectional diaphysis depends on the locomotion type and limbs orientation.

Надійшла 21.05.2012 р.