



УДК 591.471.372-375:598.2

НЕКОТОРЫЕ СЛУЧАИ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ АДАПТАЦИЙ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ

Е. О. Брошко

Криворожский государственный педагогический университет

e-mail: y.broshko@gmail.com

Ключевые слова: птицы, бипедализм, конечности, кости, сечение диафиза, механические нагрузки.

Some cases of morphofunctional adaptations of the limb skeleton in birds.

Ye. O. Broshko. Kryvyi Rih State Pedagogical University.

Bipedalism in birds has significant effect on their limb morphology that is very conservative. Overspecialization of limbs leads to more significant adaptations of the skeleton.

In this work, the limb bones of seven bird species were investigated. They are humerus, ulna, radius, femur, tibiotarsus and tarsometatarsus (Table 1). The following parameters were evaluated: bone mass (m , g), total bone length (l , mm), frontal (df , mm) and sagittal (ds , mm) diameters of the mid-shaft; parameters of cross-sectional geometry of the mid-shaft: cortical area (A , mm^2), second moments of area (I_{max} , I_{min} , mm^4), polar moment of area (J , mm^4) (Table 2). The following indices were also calculated: ratio of mid-shaft diameters (df/ds), cross-sectional index (ik), and ratio of second moments of area (I_{max}/I_{min}) (Table 3). Cortical area, second moments of area and polar moment of inertia represent the bone resistance to the various mechanical

loads: compression, bending and torsion, respectively. The cross-section shape of the mid-shaft is directly associated with these parameters. Interspecific allometry of bone characteristics was investigated as well (Table 4 and 5). It was established that wing bones are mainly characterized by elliptical cross-section shape (Fig. 1). However, in representatives of the genus *Anas* this shape is circular. It is explained by significant torsional loads caused by the intensity of flight. The most typical cross-section shape of hindlimb bones (especially femur) is circular (Fig. 2). This indicates the predominance of torsional loads in hindlimbs, caused by the most types of terrestrial locomotion. Swimming is accompanied by a significant increase of bending loads in the sagittal plane thereby resulting in an elliptical cross-section shape of the *Anas* femur. However, the latter characteristic is not the single adaptation to swimming. Mechanical characteristics increase more intensively to adapt bird limb bones to the growth of relative mechanical loads induced by increasing of their body mass. It is demonstrated by positive allometry of these characteristics ($b > 0.67$ – for cortical area, $b > 1.33$ – for second moments of area). Linear dimensions of bones are mainly isometric to the body mass. Thus, in bipedalism, limb bone properties undergo qualitative changes (increase in strength and resistance to loads) rather than quantitative ones (relative enlargement).

Keywords: birds, bipedalism, limbs, bones, cross-section of the mid-shaft, mechanical loads.

Деякі випадки морфо-функціональних адаптацій скелета кінцівок птахів. Є. О. Брошко. Криворізький державний педагогічний університет.

Біпедальність у птахів значно впливає на морфологію їхніх кінцівок, яка досить консервативна. Вузька спеціалізація кінцівок призводить до більш суттєвих адаптацій їхнього скелета. У даній роботі досліджені кістки кінцівок семи видів птахів: плечова, ліктьова, променева, стегнова, великогомілкова, цівка (табл. 1). Визначені маса (m , г), загальна довжина кістки (l , мм), фронтальний (df , мм) та сагітальний (ds , мм) діаметри середини діафіза; параметри геометрії перерізу діафіза: площа перерізу (A , мм²), головні моменти інерції (I_{max} , I_{min} , мм⁴), полярний момент інерції (J , мм⁴) (табл. 2). Обчислено індекси: співвідношення діаметрів діафіза (df/ds), індекс компактності (ik), співвідношення головних моментів інерції (I_{max}/I_{min}) (табл. 3). Площа перерізу, головні та полярний моменти інерції відображають стійкість кістки до механічних навантажень різного характеру: на стискання, згинання і кручення відповідно. Форма перерізу діафіза безпосередньо пов'язана з цими параметрами. Досліджена також міжвидова алометрия характеристик (табл. 4, 5). Встановлено, що кістки крила мають переважно еліптичну форму перерізу (рис. 1). Але у представників роду *Anas* вона округла через значні навантаження на кручення, викликані інтенсивним характером польоту. Для перерізу кісток тазової кінцівки (особливо, стегнової) найбільш типова форма – округла (рис. 2). Це свідчить про переважання в тазовій кінцівці



навантажень на кручення при більшості форм наземної локомоції. Але водоплавання супроводжується значним підвищенням навантажень на згинання у сагітальній площині, оскільки переріз стегнової кістки *Anas* має еліптичну форму. Проте дана особливість – не єдиний шлях адаптацій до водоплавання. До підвищення відносних механічних навантажень при збільшенні маси тіла кістки кінцівок птахів пристосовуються шляхом більш інтенсивного відносного зростання механічних показників. Це демонструє їх позитивна аллометрія (для площі перерізу – $b > 0.67$, для моментів інерції – $b > 1.33$). Лінійні розміри кісток переважно ізометричні до маси тіла. Таким чином, при біпедалізмі властивості кісток кінцівок зазнають скоріше якісних змін (підвищення міцності та стійкості до навантажень), ніж кількісних (відносне збільшення).

Ключові слова: птахи, біпедалізм, кінцівки, кістки, переріз діафіза, механічні навантаження.

Особым направлением эволюции локомоторного аппарата позвоночных является бипедализм. Он встречается у современных млекопитающих, ископаемых ящеров, некоторых современных рептилий (факультативно), но наиболее ярко выражен у птиц.

Задействованность в наземной локомоции исключительно тазовых конечностей и, как следствие, смещение центра тяжести тела накладывают значительный отпечаток на строение конечностей (Hutchinson, Allen, 2009). Вместе с тем, строение и кинематика скелета конечностей у птиц весьма консервативны. Мало изменчивы общие пропорции звеньев конечности, особенно, тазовой. В последней бедро значительно менее подвижно по сравнению с другими звеньями. Кроме того, оно ориентировано горизонтально и подвергается одновременно нагрузкам на кручение и на изгиб (Margerie, 2002; Farke, Alicea, 2009; Hutchinson, Allen, 2009; Богданович, Клыков, 2011). Трубчатые кости конечностей птиц, будучи относительно более легкими и тонкостенными, имеют более высокие относительные показатели механических и прочностных параметров (в частности, площади сечения и моментов инерции), чем у млекопитающих (Prange et al., 1979; Богданович, Клыков, 2011). Последнее свойство связано с тем, что более выпрямленное положение конечностей и переход к бипедализму обуславливает более высокую силу реакции субстрата и повышение нагрузок на скелет (Vlob, Viewener, 2001).

Скелет птиц в целом является, возможно, некой универсальной структурой, мало чувствительной к влиянию экологических факторов (если не считать изменения относительной длины конечностей и шеи, и изменения в строении таза). Но, несмотря на консервативность строения, конечности птиц могут приобретать в процессе эволюции и некоторые специфические черты, связанные с определенными морфо-функциональными адаптациями. То есть, некоторые случаи узких экологических специализаций могут быть основаны не только на изменении относительных размеров элементов скелета конечностей, но и на определенных изменениях их формы.

Цель данной работы – на отдельных примерах рассмотреть некоторые пути изменчивости структурных и механических свойств трубчатых костей конечностей птиц в связи с их морфо-функциональными адаптациями к определенным типам локомоции.

Материалы и методы

В данной работе использован материал по семи видам птиц с различной экологией. Четыре из них являются водоплавающими: кряква (*Anas platyrhynchos* L. 1758), чирок-трескунок (*A. querquedula* L. 1758), чирок-свистунок (*A. crecca* L. 1758), лысуха (*Fulica atra* L. 1758). Серый журавль (*Grus grus* L. 1758) приурочен к водно-болотным ландшафтам и имеет удлинненную тазовую конечность. Обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus* L. 1758) имеет тазовую конечность, приспособленную ко многим формам наземной локомоции. Грач (*Corvus frugilegus* L. 1758) видимых специализаций конечностей не имеет.

Исследованы кости грудной и тазовой конечности: плечевая (humerus), локтевая (ulna), лучевая (radius), бедренная (femur), большеберцовая (tibiotarsus), цевка (tarsometatarsus) (табл. 1). Большая часть работы посвящена скелету тазовой конечности. Скелет крыла рассмотрен лишь у четырех представленных видов на предмет общей формы сечения диафиза его элементов.

Таблица 1. Список исследованного материала.

Table 1. The list of the studied material.

Вид Species	n	Масса, кг Weight, kg	Исследованные элементы скелета Studied skeleton elements
<i>Anas platyrhynchos</i>	3	1.0	femur, tibiotarsus, tarsometatarsus
<i>Anas querquedula</i>	2	0.4	humerus, ulna, radius, femur, tibiotarsus, tarsometatarsus
<i>Anas crecca</i>	3	0.33	femur, tibiotarsus, tarsometatarsus
<i>Phasianus colchicus</i>	1	1.5	humerus, ulna, radius, femur, tibiotarsus
<i>Grus grus</i>	4	5.0	humerus, femur
<i>Fulica atra</i>	1	0.6	femur, tibiotarsus, tarsometatarsus
<i>Corvus frugilegus</i>	3	0.43	humerus, ulna, radius, femur, tibiotarsus, tarsometatarsus

Исследованы морфометрические характеристики: масса (m, г), общая длина кости (l, мм), фронтальный (df, мм) и сагиттальный (ds, мм) диаметры середины диафиза. Определены структурно-биомеханические параметры геометрии поперечного сечения середины диафиза: площадь сечения, или площадь компакты (A , мм²), главные (экстремальные) моменты инерции (I_{\max} , I_{\min} , мм⁴), полярный момент инерции (J , мм⁴) (табл. 2). Последние получены с помощью специальной компьютерной программы (Мельник, Клыков, 1991), позволяющей наиболее точно определять механические характеристики сечения сложной формы в отличие от стандартных формул, дающих лишь приближенные аппроксимированные значения. Также вычислены индексы: соотношение диаметров диафиза (df/ds); индекс компакты (i_k) – отношение площади сечения стенки диафиза к общей площади его поперечного сечения; соотношение главных моментов инерции (I_{\max}/I_{\min}) (табл. 3).

Механические характеристики отображают устойчивость кости к определенным механическим нагрузкам: площадь и индекс компакты – устойчивость к нагрузкам на сжатие; главные моменты инерции – к нагрузкам на изгиб; полярный момент инерции – к нагрузкам на кручение (Lieberman et al., 2004; Богданович, Клыков, 2011; Simons et al., 2011).



Для межвидового сравнения полученных непараметрических данных использован аллометрический метод с применением уравнения нелинейной регрессии:

$$y = ax^b,$$

где x – независимая переменная (масса тела), y – показатель отдельной характеристики, a – константа начального роста, b – аллометрическая константа (Gould, 1966; Клебанова и др., 1971; McMahon, 1973; Шмидт-Ниельсен, 1987; Мельник, Клыков, 1991). При изометрии к массе тела аллометрическая константа b составляет: для массы кости – 1.0, длины и диаметров кости – 0.33, площади компакты – 0.67, моментов инерции – 1.33. В исследовании аллометрии диаметров диафиза к длине кости изометрия определяется при $b=1.0$. Также установлены ошибка аллометрической константы (S_b) и коэффициент корреляции (r).

Расчеты параметров нелинейной регрессии характеристик осуществлялись с помощью программного пакета SigmaPlot 11.0.

Результаты и обсуждение

Форма поперечного сечения диафиза. У большинства исследованных нами птиц кости крыла имеют эллиптическую форму сечения (рис. 1). Исключение составляют представители рода *Anas*, у которых кости крыла в сечении округлые. Общеизвестно, что полет Утиных имеет очень интенсивный характер. А характер полета и распределение основных нагрузок на крыло тесно связаны с формой поперечного сечения костей крыла (Habib, 2010; Habib, Ruff, 2008). Так, у птиц с парящим полетом индексы соотношений диаметров диафиза и главных моментов инерции близки к 1, а форма сечения более округлая. У птиц с более активным полетом указанные соотношения более значительны, а форма сечения костей приближается к эллиптической (Simons et al., 2011). Эти две модели строения связаны с адаптациями костей крыла к нагрузкам различного характера при различных типах полета (округлое сечение – адаптация к преобладающим нагрузкам на кручение, эллиптическое – к нагрузкам на изгиб вдоль плоскости, соответствующей плоскости максимального диаметра).

Таблица 2. Средние значения исследованных характеристик костей конечностей.
Table 2. Mean values of studied characteristics of limb bones.

Вид Species	M	L	d_t	d_s	A	I_{max}	I_{min}	J
Humerus								
<i>A. querquedula</i>	2.7	83.0	6.3	6.0	12.41	52.81	40.99	93.8
<i>Ph. colchicus</i>	2.0	64.5	6.5	7.8	11.57	72.78	50.59	123.37
<i>G. grus</i>	28.2±1.6	239.0±4.2	15.8±0.3	14.2±0.3	46.98±4.8	1303.5± 158.58	860.46± 87.96	2163.9± 246.4
<i>C. frugilegus</i>	1.5±0.5	64.2±2.8	6.3±0.2	5.1±0.1	10.2±0.1	42.3±5.0	27.4±0.9	69.7±5.9
Ulna								
<i>A. querquedula</i>	1.6	67.0	5.0	5.0	8.34	20.87	18.5	39.37
<i>Ph. colchicus</i>	2.5	58.0	5.3	7.3	8.97	40.4	23.26	63.66
<i>C. frugilegus</i>	1.8±0.8	73.7±6.5	5.1±0.1	4.8±0.06	7.6±0.97	19.8±1.5	16.3±1.8	36.0±3.3
Radius								
<i>A. querquedula</i>	0.65	67.0	3.0	3.3	4.7	3.91	3.19	7.1

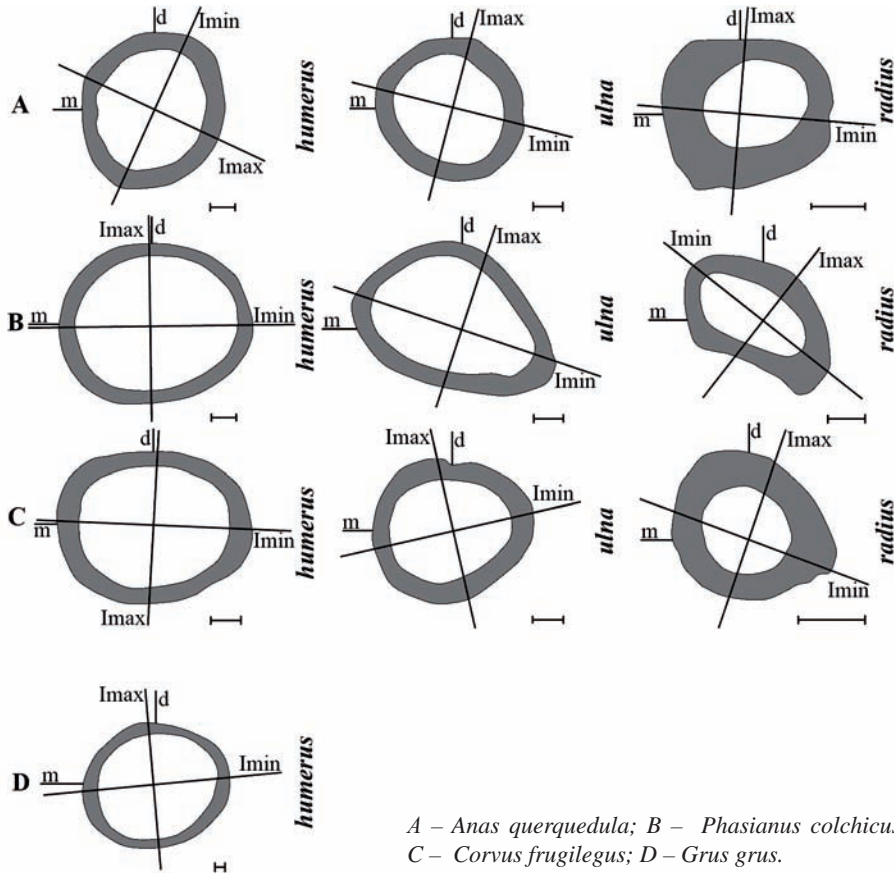
Продолжение таблицы 2.

Вид Species	M	L	d _r	d _s	A	I _{max}	I _{min}	J
<i>Ph. colchicus</i>	0.85	58.0	3.7	3.7	5.56	9.51	3.88	13.39
<i>C. frugilegus</i>	0.3±0.14	72.5±8.2	1.9±0.4	2.0±0.3	1.9±0.6	0.9±0.5	0.5±0.28	1.4±0.77
Femur								
<i>A. platyrhynchos</i>	1.7±0.13	48.3±1.5	4.5±0.5	5.33±0.3	7.37±1.1	20.4±4.8	14.0±3.9	34.4±8.8
<i>A. querquedula</i>	0.95±0.4	44.3±2.5	5.0±0.7	4.15±0.2	5.7±1.5	13.97±	9.29±	23.26±
<i>A. crecca</i>	0.4±0.04	31.7±1.5	2.8±0.2	3.4±0.1	2.5±0.4	6.39	4.05	10.44
<i>Ph. colchicus</i>	2.6	81.3	7.0	7.2	12.68	2.9±0.29	1.8±0.24	4.7±0.52
<i>G. grus</i>	22.5±1.8	120.0±2.0	10.9±0.6	11.4±0.9	31.95±	70.64	63.62	134.26
<i>F. atra</i>	1.5	56.0	4.7	5.0	6.68	441.15±	358.87±	800.02±
<i>C. frugilegus</i>	1.1±0.03	49.3±2.3	4.5	4.1±0.15	4.9±1.26	116.89	92.07	25.75
Tibiotarsus								
<i>A. platyrhynchos</i>	2.3±0.2	81.0±3.1	4.6±0.3	4.1±0.17	7.2±1.15	14.8±2.5	10.6±1.2	25.4±3.7
<i>A. querquedula</i>	1.4±0.42	73.8±4.6	3.5	4.1±0.14	5.6±0.68	9.8±3.52	7.2±2.42	17.0±5.9
<i>A. crecca</i>	0.6±0.04	54.0±1.8	2.9±0.17	2.5	2.5±0.06	2.23±0.1	1.7±0.15	3.9±0.24
<i>Ph. colchicus</i>	5.8	110.0	6.6	6.8	13.89	67.47	56.64	124.11
<i>F. atra</i>	2.2	103.7	4.7	4.2	5.71	12.82	9.62	22.44
<i>C. frugilegus</i>	1.7±0.38	85.3±7.0	4.1±0.17	4.0±0.06	5.3±1.12	9.3±2.0	7.55±1.3	16.9±3.3
Tarsometatarsus								
<i>A. platyrhynchos</i>	1.2±0.1	45.7±1.3	4.4±0.5	4.1±0.6	6.6±0.48	12.4±4.3	10.0±3.2	22.4±7.4
<i>A. querquedula</i>	0.9	42.5	4.0	4.3	7.01	11.49	8.9	20.49
<i>A. crecca</i>	0.3±0.03	29.8±0.8	3.0	2.5	2.2±0.25	2.0±0.38	1.4±0.17	3.4±0.54
<i>F. atra</i>	1.2	57.9	4.0	3.9	7.32	10.56	8.71	19.27
<i>C. frugilegus</i>	0.9±0.03	54.6±3.7	3.7±0.29	4.4±0.12	5.1±0.83	8.8±0.3	5.5±0.16	14.3±0.3

Но, согласно нашим данным, мы предполагаем, что как более пассивный парящий полет (альбатросов, грифов), так и, наоборот, наиболее активный маховый полет (уток) связан с повышением нагрузок в целом и на кручение в частности в плечевой кости. Об этом у исследованных видов уток свидетельствует более высокий показатель индекса компакты (табл. 3). В то же время наименьшие среди исследованных птиц индексы компакты в костях крыла имеет фазан. Это, очевидно, связано с тем, что он крайне редко прибегает к полету и костный материал скелета его крыльев менее прочен.

Что касается тазовой конечности, то на основании нашего материала можно предположить, что для птиц с развитой наземной локомоцией наиболее типична форма сечения костей, близкая к округлой (рис. 2). В частности, это характерно для бедренной кости, что указывает на ее приспособленность к нагрузкам на кручение. Форма сечения большеберцовой кости во многих случаях эллиптическая с фронтальной длинной осью (более округлая форма свойственна лишь грачу). Сечение цевки исследованных видов имеет сложную форму, но в целом близко к эллипсу с фронтальной длинной осью.

Заметно, что исключение снова составляют представители Утиных, у которых сечение бедренной кости имеет форму эллипса, вытянутого вдоль сагиттальной плоскости. Это связано с движениями ног вдоль этой плоскости при плавании, когда преодолевается сопротивление водной среды. О более высоких нагрузках на тазовую конечность Утиных можно судить и по более высокому индексу компакты в их бедренной и большеберцовой костях (табл. 3). Это результат адаптации к водоплаванию. При этом, по словам Р.Александера, укороченная тазовая конечность Гусеобразных делает их наземную локомоцию одной из самых энергозатратных среди птиц (Alexander, 2004).

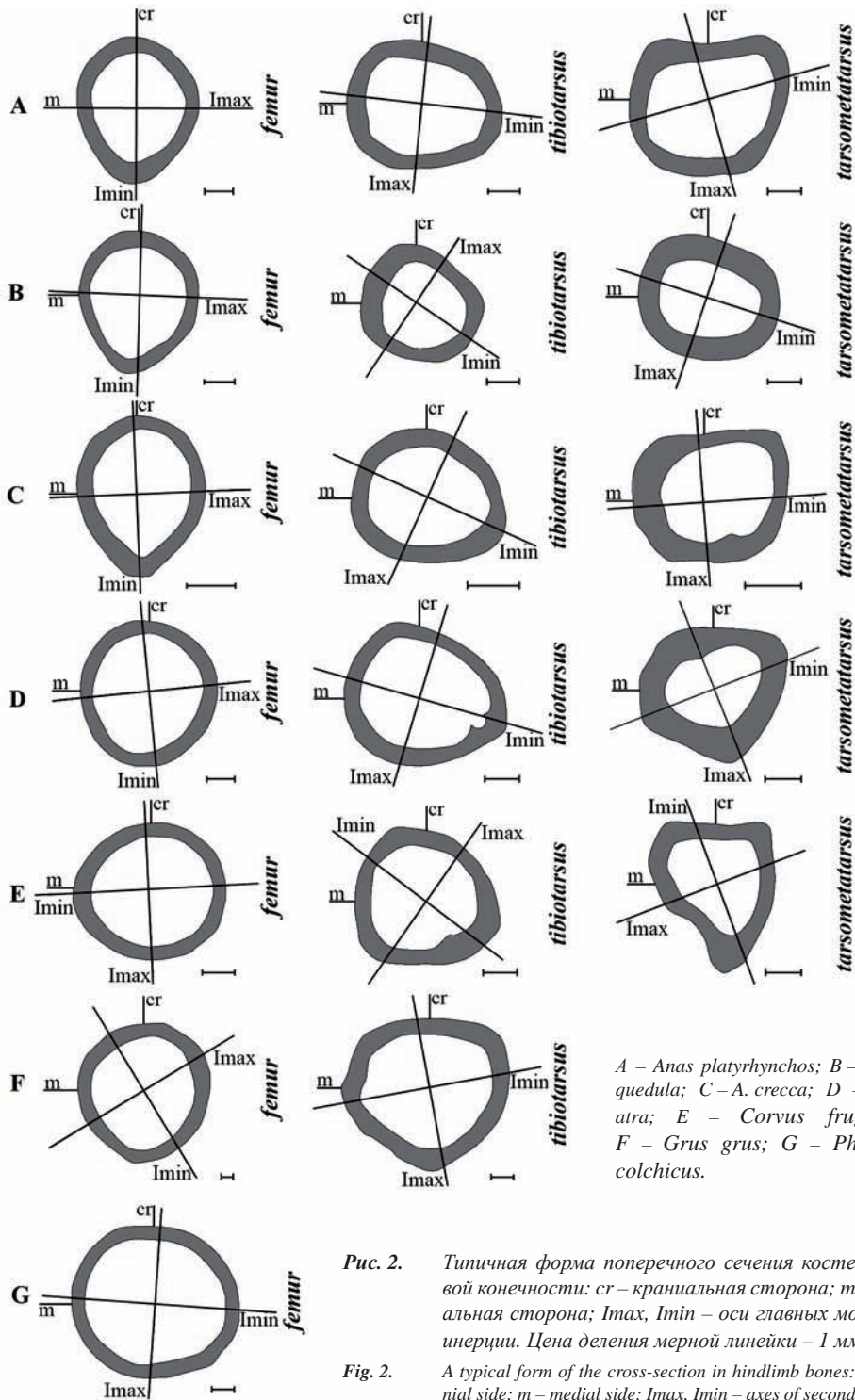


A – *Anas querquedula*; B – *Phasianus colchicus*;
C – *Corvus frugilegus*; D – *Grus grus*.

Рис. 1. Типичная форма поперечного сечения костей грудной конечности: d – дорсальная сторона; m – медиальная сторона; Imax, Imin – оси главных моментов инерции. Цена деления мерной линейки – 1 мм.

Fig. 1. A typical form of the cross-section in forelimb bones: d – dorsal side; m – medial side; Imax, Imin – axes of second moments of area. The measurement scale value is 1 mm.

Однако в данную модель адаптаций к водоплаванию не вписывается лысуха: хотя она плавает так же хорошо, как и утки, но подобных особенностей строения скелет ее ног не имеет. Такие различия объясняются различной природой адаптаций к водной локомоции у Пастушковых и Утиных, несмотря на их довольно значительное конвергентное сходство (в частности, в некоторых аспектах строения таза и относительной длине проксимальных элементов тазовой конечности). Различия же наблюдаются в строении дистальных элементов, где у лысухи сохраняются черты, характерные для Пастушковых. Эти черты обеспечивают полифункциональность конечности с сохранением способности к эффективной наземной локомоции (Богданович, 1995; Bogdanovich, 2014).



A – Anas platyrhynchos; B – A. querquedula; C – A. crecca; D – Fulica atra; E – Corvus frugilegus; F – Grus grus; G – Phasianus colchicus.

Рис. 2. Типичная форма поперечного сечения костей тазовой конечности: *cr* – краниальная сторона; *m* – медиальная сторона; *Imax*, *Imin* – оси главных моментов инерции. Цена деления мерной линейки – 1 мм.

Fig. 2. A typical form of the cross-section in hindlimb bones: *cr* – cranial side; *m* – medial side; *Imax*, *Imin* – axes of second moments of area. The measurement scale value is 1 mm.



Таблица 3. Индексы поперечного сечения диафиза костей конечностей.

Table 3. Indices of mid-shaft cross-sections of limb bones.

Вид Species	d_l/d_s	i_k	I_{max}/I_{min}	d_l/d_s	i_k	I_{max}/I_{min}	d_l/d_s	i_k	I_{max}/I_{min}
	<i>Humerus</i>			<i>Radius</i>			<i>Ulna</i>		
<i>A. querquedula</i>	0.95	0.42	1.29	1.1	0.66	1.23	1.0	0.44	1.13
<i>Ph. colchicus</i>	1.2	0.3	1.44	1.0	0.58	2.45	1.38	0.35	1.74
<i>G. grus</i>	1.12	0.28	1.51	-	-	-	-	-	-
<i>C. frugilegus</i>	1.24	0.39	1.54	0.98	0.65	1.89	1.06	0.41	1.22
	<i>Femur</i>			<i>Tibiotarsus</i>			<i>Tarsometatarsus</i>		
<i>A. platyrhynchos</i>	0.84	0.41	1.46	1.13	0.5	1.4	1.09	0.49	1.39
<i>A. querquedula</i>	0.84	0.38	1.5	1.17	0.46	1.36	1.08	0.56	1.29
<i>A. crecca</i>	0.82	0.36	1.62	1.16	0.42	1.36	1.2	0.38	1.5
<i>Ph. colchicus</i>	1.03	0.32	1.11	1.03	0.41	1.19	-	-	-
<i>G. grus</i>	0.96	0.35	1.23	-	-	-	-	-	-
<i>F. atra</i>	0.94	0.36	1.14	1.12	0.38	1.33	1.03	0.62	1.21
<i>C. frugilegus</i>	1.09	0.33	1.17	1.04	0.42	1.22	0.83	0.48	1.62

Аллометрия морфометрических и механических характеристик костей тазовой конечности птиц

Параметры аллометрических зависимостей характеристик костей тазовой конечности среди исследованных видов свидетельствуют о таких их особенностях: все исследованные характеристики имеют высокий уровень корреляции с массой тела; при увеличении массы тела они возрастают значительно более интенсивно (положительная аллометрия) (табл. 4). И, пожалуй, наиболее ярко это проявляется для характеристик бедренной кости.

Таблица 4. Параметры аллометрических зависимостей от массы тела характеристик костей тазовой конечности ($p < 0,0001$).Table 4. Parameters of allometric dependences of pelvic limb bones on body weight ($p < 0.0001$).

Признак Character	a	b	S_b	r	Признак Character	a	b	S_b	r
<i>Femur</i>					<i>Tibiotarsus</i>				
m	2.025	1.226	0.176	0.886	m	2.923	1.246	0.283	0.858
l	59.43	0.433	0.075	0.901	l	93.52	0.334	0.144	0.747
d_r	5.409	0.426	0.085	0.877	d_r	5.231	0.444	0.090	0.915
d_s	5.803	0.421	0.027	0.984	d_s	4.936	0.457	0.156	0.807
A	8.39	0.850	0.098	0.930	A	8.635	0.905	0.199	0.884
I_{max}	26.88	1.748	0.187	0.878	I_{max}	20.64	1.762	0.427	0.807
I_{min}	18.84	1.854	0.224	0.836	I_{min}	14.82	1.737	0.471	0.779
J	45.94	1.792	0.203	0.861	J	35.52	1.755	0.447	0.795
<i>Tarsometatarsus</i>									
m	1.406	1.131	0.426	0.793	A	7.909	0.838	0.413	0.750
l	52.04	0.322	0.272	0.569	I_{max}	14.9	1.530	0.561	0.764
d_r	4.583	0.304	0.096	0.873	I_{min}	12.15	1.714	0.570	0.774
d_s	4.474	0.342	0.250	0.623	J	27.06	1.608	0.565	0.768

Большинство характеристик большеберцовой кости также имеют положительную аллометрию к массе тела за исключением ее длины, которая изометрична к массе тела. Отмечено общее сходство аллометрических зависимостей в большеберцовой и бедренной костях. Но, тем не менее, длина голени возрастает более пропорционально (изометрично) к увеличению размеров тела.

Зависимости от массы тела характеристик цевки несколько отличаются от таковых в остальных костях. Большинство ее характеристик также имеет высокий уровень корреляции с массой тела. Как исключение, более низкая она для ее длины и сагиттального диаметра. Величины аллометрических констант свидетельствуют о положительной аллометрии к массе тела массы цевки, площади ее сечения и моментов инерции (то есть, механических характеристик). Отрицательную аллометрию имеет фронтальный диаметр диафиза. В то же время длину и сагиттальный диаметр диафиза цевки можно считать изометричными к массе тела.

Взаимная корреляция линейных размеров имеет более высокий уровень в бедренной и большеберцовой кости, чем в цевке (табл. 5). В большеберцовой кости диаметры изометричны к длине. При этом наблюдается их отрицательная аллометрия в бедренной кости и цевке. Эти данные свидетельствуют о том, что среди костей тазовой конечности птиц размеры большеберцовой кости являются наиболее стабильными: ее диаметры изменяются прямо пропорционально к ее длине. Зато диаметры бедренной кости и, тем более, цевки возрастают менее интенсивно по сравнению с их длиной. Поэтому данные элементы при увеличении своей длины относительно истончаются.

По данным некоторых источников, у бегающих птиц бедренная кость при возрастании массы тела относительно укорачивается и утолщается, а другие кости (более дистальные) – удлиняются и истончаются (Maloiy et al., 1979). Результаты по данной выборке соответствуют этим выводам лишь частично: если указанные закономерности для большеберцовой кости и цевки подтверждаются, то касательно бедренной кости

наши данные свидетельствуют о ее относительно удлинении (что связано, вероятно, с включением в выборку серого журавля).

В целом, согласно имеющимся данным, масса и линейные размеры костей тазовой конечности птиц имеют более высокие параметры аллометрии к массе тела по сравнению с другими позвоночными: для массы кости – $b=0,99-1,16$ (Cubo, Casinos, 1994; Garcia, Silva, 2006), для длины – $b=0,35$ (Alexander, 1983), для диаметров диафиза – $b=0,39-0,41$ (Cubo, Casinos, 1998). Это касается и аллометрии характеристик геометрии поперечного сечения: для площади сечения – $b=0,72$, для главных моментов инерции – $b=1,43$ (Biewener, 1982), или даже $b=1,84-1,86$ (Maloiy et al., 1979).

Таблица 5. *Параметры аллометрических зависимостей диаметров диафиза от длины кости ($p < 0,0001$).*

Table 5. *Parameters of allometric dependences of diaphyseal diameter on bone length ($p < 0.0001$).*

Признак Character	a	b	S_b	r
Femur				
d_f	0.108	0.959	0.092	0.971
d_s	0.132	0.917	0.103	0.958
Tibiotarsus				
d_f	0.06	0.964	0.224	0.910
d_s	0.048	1.003	0.284	0.879
Tarsometatarsus				
d_f	0.896	0.375	0.216	0.727
d_s	0.222	0.739	0.265	0.865



Наши данные также свидетельствуют о значительных величинах аллометрических констант характеристик костей тазовой конечности у птиц. При этом аллометрические изменения происходят согласно модели упругого подобия, как это отмечено и некоторыми другими авторами (Cubo, Casinos, 1997).

Мы допускаем, что такие величины аллометрических показателей связаны в первую очередь с бипедализмом, который влечет за собой сравнительно более высокие нагрузки исключительно на тазовые конечности. Соответственно, это требует гораздо большего запаса прочности элементов скелета, чем у других тетрапод. Так, более интенсивно возрастает количество компактного костного вещества (за счет интенсивного возрастания массы костей и площади их сечения), а также механические показатели (моменты инерции). Это согласуется с некоторыми данными о том, что у наиболее крупных птиц, хорошо приспособленных к скоростной наземной локомоции (например, бескилевых), показатели геометрии сечения диафиза (площадь компакты и моменты инерции) повышены (Main, Wiewener, 2007). В целом также можно отметить, что птицы с большой массой тела часто проявляют лучшие способности к скоростной наземной локомоции.

Наряду с положительной аллометрией механических показателей большеберцовой кости и цевки, следует отметить то, что их линейные размеры более изометричны к массе тела. То есть, длина элемента скелета (с точки зрения механики – длина плеча рычага) относительно возрастает только для бедра. Поэтому можно предположить, что роль последнего в кинематике конечности увеличивается при возрастании массы тела. Об этом же свидетельствует и отрицательная аллометрия диаметров диафиза бедренной кости к ее длине (то есть, последняя возрастает несколько более интенсивно по сравнению с первыми). Что касается изометрии с массой тела диаметров цевки, то в данном случае проблема увеличения количества костного вещества разрешается за счет уменьшения медуллярного просвета. Это подтверждает и величина индекса компакты, которая в цевке больше, чем в бедренной кости (табл. 4). Кроме того, диаметры ее диафиза имеют отрицательную аллометрию к ее длине. Таким образом, цевка приспособляется к интенсивному возрастанию механических нагрузок только за счет относительного увеличения количества компактного вещества и показателей механической устойчивости.

Выводы

Наиболее интенсивные движения крыльев при полете связаны с наибольшими нагрузками на кручение в скелете крыла. Поэтому птицы с полетом наиболее интенсивного характера предположительно имеют более округлую форму поперечного сечения костей крыла.

Разнообразие вариантов формы поперечного сечения костей тазовой конечности у птиц довольно невелико, что объясняется относительной консервативностью форм их наземной локомоции. Но некоторые особые локомоторные специализации (например, водоплавание) возможны лишь при наличии специальных морфологических видоизменений элементов скелета конечностей. В рассмотренном случае это изменение формы сечения диафиза у уток. С другой стороны, это не единственный путь – у лысухи подобных изменений именно в диафизе костей не произошло.

Бипедальная локомоция определяет высокую интенсивность относительного возрастания нагрузок на скелет тазовой конечности при возрастании массы тела,

о чем свидетельствует высокий уровень аллометрических показателей структурно-биомеханических характеристик костей.

Для морфологии скелета животных с бипедальной локомоцией можно отметить некоторые закономерности: характеристики костей конечностей изменяются более в сторону повышения прочности компактного вещества и устойчивости к нагрузкам (качественные изменения), чем в сторону увеличения линейных размеров и массы элемента (количественные изменения).

Литература

- Богданович И. А. Морфо-экологическая характеристика аппарата наземной локомоции лысухи (*Fulica atra*). – Киев, 1995. – 38 с. – (Препринт / НАН Украины, Институт зоологии; 95.01).
- Богданович И. А., Клыков В. И. Особенности формы поперечных сечений длинных костей конечности у птиц // *Vestnik zoologii*. – 2011. – Т. 45, № 3. – С. 283-288.
- Клебанова Е. А., Полякова Р. С., Соколов А. С. Морфофункциональные особенности органов опоры и движения зайцеобразных // *Тр. Зоол. ин-та*. – 1971. – Т. 48. – С. 121-151.
- Мельник К. П., Клыков В. И. Локомоторный аппарат млекопитающих. Вопросы морфологии и биомеханики скелета. – Киев: Наукова думка, 1991. – 208 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. – Москва: Мир, 1987. – 259 с.
- Alexander R. McN. Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds // *J. Zool., Lond.* – 1983. – Vol. 200. – P. 215-231.
- Alexander R. McN. Bipedal animals, and their differences from humans // *J. Anat.* – 2004. – Vol. 204. – P. 321-330.
- Biewener A. A. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? // *J. Exp. Biol.* – 1982. – Vol. 98. – P. 289-301.
- Blob R. W., Biewener A. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*) // *J. Exp. Biol.* – 2001. – Vol. 204. – P. 1099-1122.
- Bogdanovich I. A. Morphoecological peculiarities of pelvis in several genera of rails with some notes on systematic position of the coot, *Fulica atra* (Rallidae, Gruiformes) // *Vestnik zoologii*. – 2014. – Vol. 48(3). – P. 249-254.
- Cubo J., Casinos A. Scaling of skeletal element mass in birds // *Belg. J. Zool.* – 1994. – Vol. 124. – P. 127-137.
- Cubo J., Casinos A. Flightlessness and long bone allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes // *Neth. J. Zool.* – 1997. – Vol. 47. – P. 209-226.
- Cubo J., Casinos A. The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals // *An. Sc. Natur.* – 1998. – Vol. 36, N. 1. – P. 51-62.
- Farke A. A., Alicea J. Femoral strength and posture in terrestrial birds and non-avian theropods // *Anat. Rec.* – 2009. – Vol. 292. – P. 1406-1411.
- Garcia G. J. M., Silva J. K. L. da. Interspecific allometry of bone dimensions: A review of the theoretical models // *Phys. Life Rev.* – 2006. – Vol. 3. – P. 188-209.
- Gould S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev. Cambridge Phill. Soc.* – 1966. – Vol. 41, N. 4. – P. 587-640.



- Habib M. The structural mechanics and evolution of aquaflying birds // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2010. – Vol. 99. – P. 687-698.
- Habib M. B., Ruff C. B. The effects of locomotion of the structural characteristics of avian long bones // *Zool. J. Linn. Soc.* – 2008. – Vol. 153. – P. 601-624.
- Hutchinson J. R., Allen V. The evolutionary continuum of limb function from early theropods to birds // *Naturwissenschaften.* – 2009. – Vol. 96. – P. 423-448.
- Lieberman D. E., Polk J. D., Demes B. Predicting long bone loading from cross-sectional geometry // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2004. – Vol. 123. – P. 156-171.
- Main R. P., Biewener A. A. Skeletal strain patterns and growth in the emu hindlimb during ontogeny // *J. Exp. Biol.* – 2007. – Vol. 210. – P. 2676-2690.
- Maloiy G. M. O., Alexander R. McN., Njau R., Jayes A. S. Allometry of the legs of running birds // *J. Zool., Lond.* – 1979. – Vol. 187. – P. 161-167.
- Margerie E. de. Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight // *J. Anat.* – 2002. – Vol. 201. – P. 521-526.
- McMahon T. A. Size and shape in biology // *Science.* – 1973. – Vol. 179. – P. 1201-1204.
- Prange H. D., Anderson J. F., Rahn H. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals // *Amer. Natur.* – 1979. – Vol. 113, N. 1. – P. 103-122.
- Simons E. L. R., Hieronymus T. L., O'Connor P. M. Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in Pelecaniform birds // *Journal of Morphology.* – 2011. – Vol. 272. – P. 958-971.

References

- Alexander, R. McN. (1983). Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds. *J. Zool.*, 200, 215-231.
- Alexander, R. McN. (2004). Bipedal animals and their differences from humans. *J. Anat.*, 204, 321-330.
- Biewener, A. A. (1982). Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *J. Exp. Biol.*, 98, 289-301.
- Blob, R. W., & Biewener A. (2001). Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *J. Exp. Biol.*, 204, 1099-1122.
- Bogdanovich, I. A. (1995). *Morphoecological description of apparatus of terrestrial locomotion in Common Coot (Fulica atra)*. Kiev. (Preprint / NAS of Ukraine, Institute of Zoology; 95.01) [In Russian]
- Bogdanovich, I. A. (2014). Morphoecological peculiarities of pelvis in several genera of rails with some notes on systematic position of the coot, *Fulica atra* (Rallidae, Gruiformes), *Vestnik zoologii*, 48 (3), 249-254.
- Bogdanovich, I. A., & Klykov V. I. (2011). Peculiarities of the cross-section shape geometry of limb long bones in birds. *Vestnik Zoologii*, 45 (3), 283-288. [In Russian]
- Cubo, J., & Casinos, A. (1994). Scaling of skeletal element mass in birds. *Belg. J. Zool.*, 124, 127-137.
- Cubo, J., & Casinos, A. (1997). Flightlessness and long bone allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes. *Neth. J. Zool.*, 47, 209-226.
- Cubo, J., & Casinos, A. (1998). The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals. *An. Sc. Natur.* 36 (1), 51-62.
- Farke, A. A., & Alicea, J. (2009). Femoral strength and posture in terrestrial birds and non-avian theropods. *Anat. Rec.*, 292, 1406-1411.

- Garcia, G. J. M., & Silva, J. K. L. da. (2006). Interspecific allometry of bone dimensions: A review of the theoretical models. *Phys. Life Rev*, 3, 188-209.
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev. Cambridge Phill. Soc.*, 41(5), 87-640.
- Habib, M. (2010). The structural mechanics and evolution of aquaflying birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 99, 687-698.
- Habib, M. B., & Ruff, C. B. (2008). The effects of locomotion of the structural characteristics of avian long bones. *Zool. J. Linn. Soc.*, 153, 601-624.
- Hutchinson, J. R., & Allen, V. (2009). The evolutionary continuum of limb function from early theropods to birds. *Naturwissenschaften*, 96, 423-448.
- Klebanova, Ye. A., Polyakova R. S., & Sokolov A. S. (1971). Morphofunctional peculiarities of support and motion organs in lagomorphs. *Transactions of Zoological Institute*, 48, 121-151. [In Russian]
- Lieberman, D. E., Polk, J. D., & Demes, B. (2004). Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 123, 156-171.
- Main, R. P., & Biewener, A. A. (2007). Skeletal strain patterns and growth in the emu hindlimb during ontogeny. *J. Exp. Biol.*, 210, 2676-2690.
- Maloiy, G. M. O., Alexander, R. McN., Njau R., & Jayes, A. S. (1979). Allometry of the legs of running birds. *J. Zool., Lond.*, 187, 161-167.
- Margerie, E. de. (2002). Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight. *J. Anat.*, 201, 521-526.
- McMahon, T. A. (1973). Size and shape in biology. *Science*, 179, 1201-1204.
- Melnik, K. P., & Klykov, V. I. (1991). *Locomotor apparatus of mammals. Aspects of morphology and biomechanics of the skeleton*. Kiev: Naukova Dumka [In Russian]
- Prange, H. D., Anderson J. F., & Rahn H. (1979). Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals. *Amer. Natur.*, 113 (1), 103-122.
- Schmidt-Nielsen K. (1987). *Scaling: Why is animal size so important?* Moscow: Mir. [In Russian]
- Simons, E. L. R., Hieronymus, T. L., & O'Connor, P. M. (2011). Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in Pelecaniformes birds. *Journal of Morphology*, 272, 958-971.