

УДК 591.471.36/.37:[599+598.2]

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМЫ ПОПЕРЕЧНЫХ СЕЧЕНИЙ ДЛИННЫХ КОСТЕЙ ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТИ У ПТИЦ

**И. А. Богданович, В. И. Клыков**

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: ibogdanovich@rambler.ru*

Получено 5 февраля 2010

Принято 30 марта 2011

**Особенности формы поперечных сечений длинных костей тазовой конечности у птиц.** Богданович И. А., Клыков В. И. — Проведен сравнительный анализ основных параметров геометрии поперечных сечений (моменты инерции, радиусы инерции, индекс компакты) бедренной и большеберцовой костей представителей птиц и млекопитающих со сходной массой тела. Отмечено, что при достоверно меньшей величине индекса компакты поперечные сечения костей птиц характеризуются относительно высокими значениями главных осевых моментов и радиусов инерции. Предполагается, в частности, что сопротивляемость костей на изгиб у птиц достигается преимущественно за счет разнесения компактного вещества от центра тяжести поперечного сечения, что более оптимально по сравнению с увеличением его количества.

**Ключевые слова:** форма поперечного сечения, функциональная морфология, длинные кости конечностей, птицы.

**Peculiarities of Cross-Sections Shape Geometry of Birds Pelvic Limbs Long Bones.** Bogdanovich I. A., Klykov V. I. — The main parameters (compact index, moments and radiuses of inertia) of some birds femur and tibia cross-sections are analysed in compare with that's of mammals with similar body mass. It is shown, that compact index of birds bones cross-sections reliably less whereas a moments and radiuses of inertia relatively high. It is suggested, that increasing of bones resistance to bending and torsional loads in birds is reached mainly by moving away of compact substance from a centre of gravity of cross-section, that is more optimal than increasing of its quantity.

**Key words:** cross-section shape, functional morphology, long limb bones, birds.

### Введение

Одной из наиболее выраженных особенностей строения скелета птиц является пневматизация некоторых костей. До сравнительно недавнего времени считалось, что представление о биологическом значении пневматизации не пополнилось от открытия этого явления в XIII в. (Шкляр, 1961). Традиционным было суждение о формировании пневматичности для облегчения скелета, которое упоминается и в современных работах (Britt et al., 1998; Wedel, 2006) в непосредственной связи с полетом. Однако Н. А. Гладков приводит данные об абсолютно мизерном облегчении скелета птиц в сравнении с таковым млекопитающих (Гладков, 1949), которое более поздними исследованиями определяется к тому же как недостоверное (Шмидт-Ниельсен, 1987). Кроме того, у ряда хорошо летающих представителей класса (крачки, чайки, воробьинообразные) длинные кости конечностей заполнены костным мозгом (Шкляр, 1961; Cubo, Casinos, 2000) и не имеют воздушных полостей, связанных с респираторной системой, что определяет истинную пневматизацию (Bühler, 1992). До недавнего времени происхождение пневматизации костей птиц остается не вполне понятным (Casinos, Cubo, 2001), а высказанное предположение о ее взаимосвязи с механическими нагрузками (Дементьев, 1940) казалось недостаточно обоснованным (Шкляр, 1961). Подобным образом не вполне понятна и такая морфологическая особенность длинных костей конечностей птиц как их относительная тонкостенность (вне зависимости от того, заполнены они мягким веществом или нет) в сравнении с гомологичными костями млекопитающих. Именно этому аспекту посвящена настоящая публикация. Дополняя проведенные ранее сравнительные изучения биомеханических характеристик костей птиц с использованием в анализе их внешних диаметров (Cubo, Casinos, 1998; Клыков та ін., 2008), нами предпринято

исследование поперечных сечений костей. Анализ геометрических свойств таких сечений позволяет более глубоко понять особенности функциональных связей между формой кости и механическими нагрузками у представителей разных таксономических групп. Известно, что площадь компакты, осевые (максимальный и минимальный) моменты инерции площади сечения функционально связаны с нагрузками на сжатие и изгиб соответственно.

Основная задача настоящего исследования — оценить форму поперечных сечений длинных костей тазовой конечности птиц (в середине диафиза) с точки зрения ее оптимальности в отношении нагрузок на изгиб. Основное внимание в данном случае уделено функциональному объяснению установленной ранее закономерности: скорость утолщения костей птиц (бедренной и большеберцовой) с возрастом массы тела заметно выше, чем гомологичных костей млекопитающих (Клыков та ін., 2008). В рамках поставленной задачи мы посчитали интересным осветить два вопроса: насколько строение костей птиц (связанное с формой их поперечных сечений) является общим, т. е. консервативным в пределах класса, и специфично ли оно для птиц?

### Материал и методы

Для решения первого из указанных выше вопросов нами избраны 6 видов птиц разной массы тела и разной локомоторной специализации: цесарка (*Numida meleagris*), кракс (*Crax fasciolata*), индейка (*Meleagris gallopavo*), гусь (*Anser anser*), глухарь (*Tetrao urogallus*) и нанду (*Rhea americana*); для решения второго — данные, полученные для костей птиц, сравнили с таковыми для гомологичных костей млекопитающих со сходной массой тела: норка (*Mustela vison*), корсак (*Vulpes corsak*), нутрия (*Myocastor coypus*), лиса обыкновенная (*Vulpes vulpes*), кошка пятнистая (*Felis libyca*) и волк (*Canis lupus*) (табл. 1). Исследованы бедренная (femur) и большеберцовая (tibia) кости.

Кости разрезали поперечно в середине диафиза фрезой толщиной 0,5 мм, срезы снимали цифровой камерой с последующим сканированием полученного изображения на масштабно-координатную бумагу. Внутри полученного сечения проводили прямоугольную систему координат с нанесением пронумерованных точек на внутреннем и внешнем контурах и определяли координаты каждой из них (Богданович, Клыков, 1997). С помощью программы (Мельник, Клыков, 1991) получали основные параметры конкретного сечения: площадь компакты, индекс компакты, главные осевые (максимальный и минимальный) моменты инерции сечения и соответствующие им радиусы инерции (табл. 1).

### Результаты и обсуждение

Предваряя обсуждение полученных результатов, отметим, что в процессе наземной локомоции в опорную фазу конечности животных работают в режиме продольного сжатия массой тела с проксимального конца и реакцией опоры с дистального. При этом кости конечностей испытывают разного вида нагрузки: сжатия, изгиба, кручения и сдвига. Учитывая, что ведущим формообразующим фактором для длинных костей конечностей являются изгибающие моменты сил, при изучении костей нагрузками кручения и сдвига без большой погрешности можно пренебречь в первом приближении.

Сопrotивление кости на изгиб зависит от ряда факторов, а именно: физических свойств костной ткани, количества самой ткани и, что особенно важно, ее распределения в объеме кости. Поскольку физические свойства костной ткани (модуль упругости первого рода) инвариантны в отношении систематической принадлежности животных, учесть остальные факторы в функциональном анализе можно с помощью понятия «осевой момент инерции плоской фигуры» (сечения), которое используется в сопротивлении материалов при исследовании изгиба балок (Тимошенко, 1965).

Для иллюстрации основной идеи статьи нами проанализированы модели равнопрочных сечений (имеющих равные моменты сопротивлений на изгиб) и диаграмма, отражающая значения основных параметров этих сечений (рис. 1). Главные из них проанализированы при сравнении поперечных сечений исследованных нами костей (табл. 1). Отличия представленных моделей касаются периметра сечений, который пропорционален внешнему диаметру кости, площади компактного вещества и осевого момента инерции как показателя геометрических свойств сечения, определяющего сопротивляемость кости на изгиб. За 100% принято максимальное значение параметра.

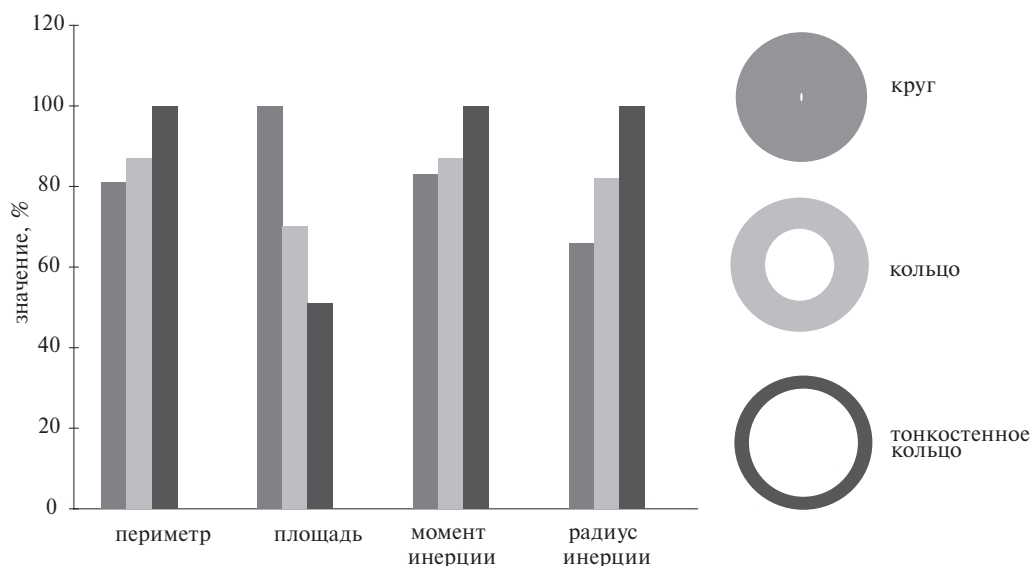


Рис. 1. Равнопрочные сечения (справа) и диаграмма соответствующих этим сечениям значений периметра, площади, осевого момента инерции и радиуса инерции (слева).

Fig. 1. Sections of equal strength (on the right) and diagram of values of perimeter, the areas, the axial moment of inertia and inertia radius corresponding to these sections (at the left).

Таблица 1. Основные параметры изученных сечений

Table 1. The main parameters of cross-sections studied

Вид	Масса тела, кг	Кость	$i_k$	$I_{max}$	$I_{min}$	$i_{max}$	$i_{min}$
Птицы							
Цесарка	1,45	Femur	0,43	164,2	135,2	2,70	2,45
		Tibia	0,48	101,4	67,6	2,37	1,94
Кракс	2,15	Femur	0,37	199,0	143,9	3,01	2,56
		Tibia	0,28	125,3	77,7	3,39	2,67
Индейка	3,40	Femur	0,38	382,8	227,5	3,63	2,80
		Tibia	0,48	279,5	189,31	3,05	2,51
Гусь	3,60	Femur	0,45	159,3	123,8	2,67	2,35
		Tibia	0,51	129,0	85,4	2,48	2,02
Глухарь	6,00	Femur	0,32	193,5	159,1	3,09	2,80
		Tibia	0,31	218,6	149,1	3,28	2,71
Нанду	19,00	Femur	0,37	5797,2	4094,5	7,05	5,92
		Tibia	0,53	6875,4	3954,6	6,41	4,86
Млекопитающие							
Норка	1,16	Femur	0,58	58,0	35,1	1,70	1,32
		Tibia	0,68	38,1	29,0	1,54	1,35
Корсак	2,20	Femur	0,44	77,9	58,8	2,29	2,00
		Tibia	0,59	61,8	48,9	1,92	1,71
Нутрия	3,90	Femur	0,66	357,8	237,1	2,59	2,11
		Tibia	0,74	261,0	157,0	2,70	2,09
Лиса обыкновенная	5,00	Femur	0,49	233,1	158,8	2,89	2,38
		Tibia	0,67	250,0	205,2	2,56	2,32
Кошка пятнистая	5,60	Femur	0,49	307,9	235,0	3,05	2,66
		Tibia	0,64	296,1	206,9	2,80	2,34
Волк	22,00	Femur	0,60	1402,3	1065,2	4,14	3,60
		Tibia	0,58	1317,2	1103,3	3,73	3,41

Примечание.  $i_k$  — индекс компакты (отношение площади компакты к общей площади сечения);  $I_{max}$  — максимальный момент инерции, мм<sup>4</sup>;  $I_{min}$  — минимальный момент инерции, мм<sup>4</sup>;  $i_{max}$  — максимальный радиус инерции, мм<sup>2</sup>;  $i_{min}$  — минимальный радиус инерции, мм<sup>2</sup>.

Представленные модели отражают три основных типа формы поперечных сечений длинных костей. В отличие от техники, искусственно избирающей оптимальную для данных условий и требований форму элемента конструкции, в биологии достижение сходного эффекта может быть реализовано разными путями (Воск, 1959). Выбор того или иного пути зависит, в частности, от того, насколько оптимально будет функционировать организм в целом в условиях определенной экологической ниши.

Анализ моделей показывает, что имеется три типичных пути достижения одинаковой прочности кости: с максимальным количеством материала и минимальными величинами периметра и момента инерции («круг»); с минимальным количеством материала при максимальных значениях периметра и момента инерции («тонкостенное кольцо»); с промежуточными значениями параметров («кольцо»; рис. 1).

Первое, о чем свидетельствуют полученные данные, это заметно меньшая величина индекса компакты костей птиц в сравнении с гомологичными костями млекопитающих, имеющих сходную массу тела (табл. 1). Средние значения индекса для бедренной и большеберцовой костей составляют соответственно  $0,375 \pm 0,019$  и  $0,480 \pm 0,044$  для птиц и  $0,54 \pm 0,032$  и  $0,66 \pm 0,031$  для млекопитающих. Расхождения средних имеют надежность  $p = 0,001$  для бедренной кости и  $p = 0,005$  для большеберцовой. Поскольку отмеченная особенность характерна для всех исследованных птиц независимо от их локомоторной специализации, можно считать ее достаточно общей, консервативной в пределах класса. На фоне указанной особенности главные биомеханические параметры (осевые моменты инерции) несколько меньшей величины по сравнению с млекопитающими только у гуся и глухаря. Наземная локомоция у представителей этих видов происходит с относительно небольшой скоростью и малой величиной шага, в результате чего их тазовые конечности (в том числе скелет) испытывают сравнительно малые механические нагрузки. У остальных птиц обсуждаемые показатели существенно выше, чем у млекопитающих (с учетом массы тела) при заметно меньших величинах индекса компакты (табл. 1).

Ранее нами было установлено вполне определенное различие в реакции костей на изменение массы тела в сравнительном ряду, выраженной через относительные величины их внешних диаметров («периметров» на диаграмме) у птиц и млекопитающих. В частности, отмечено сравнительно более выраженное утолщение диафиза костей у птиц (Кликов та ін., 2008). Это свидетельствует о том, что достижение сравнительно высоких величин моментов инерции у птиц происходит главным образом за счет «разнесения» компактного вещества относительно центра тяжести поперечного сечения без существенного утолщения стенок диафиза. Для подтверждения этого предположения нами вычислены максимальные и минимальные радиусы инерции — геометрические характеристики сечения, связывающие моменты инерции фигуры с ее площадью. Данные таблицы 1 свидетельствуют о том, что величины радиусов инерции исследованных костей у птиц в целом выше, чем у млекопитающих со сходной массой тела и «отставание» глухаря и гуся, отмеченное для моментов инерции, несколько сглаживается.

Вероятно, сравнительно малые значения индекса компакты костей птиц отчасти могут компенсироваться их ламинарным строением, более адаптивным (по сравнению с остеонным) в отношении скручивающих нагрузок и характерным, например, для бедренной кости гуся (De Margerie, 2002). Именно такие нагрузки максимальны в бедренной кости птиц (как бипедальных животных), ориентированной при опоре значительно ближе к горизонтальному положению по сравнению, например, с бипедальными же динозаврами, бедренная кость которых ориентирована близко к вертикальному положению (Carrano, 1998; Carrano, Viewener, 1999).

## Заключение и перспективы

В целом можно сделать вывод, что изученные трубчатые кости птиц по сравнению с гомологичными костями млекопитающих сходной массы тела имеют более тонкие стенки диафизов и относительно высокие значения таких структурно-биомеханических параметров, как осевые моменты и радиусы инерции поперечных сечений.

Адаптация длинных костей тазовых конечностей птиц к более высокому уровню механических нагрузок, обусловленных бипедализмом (по сравнению с четвероногими млекопитающими), увеличением массы тела или с такими особенностями наземной локомоции, как скорость передвижения, достигается у птиц преимущественно за счет утолщения диафиза кости (увеличения периметра) без существенного увеличения в нем количества костного материала. Исходя из этого, исследованные кости птиц можно рассматривать как пример третьей из приведенных моделей («тонкостенное кольцо»), которая характеризуется максимальным значением периметра, момента инерции и радиуса инерции и минимальным значением количества материала («площадь»; рис. 1). Таким образом, одним из следствий «птичьей» модели строения исследованных костей является, в частности, снижение их массы.

Сечения костей млекопитающих сходны со второй моделью («кольцо») с промежуточными значениями параметров (рис. 1). Примером первой из моделей могут служить, например, кости ламантина и слона из млекопитающих и пингвина из птиц (личные наблюдения). Такое строение костей у слона, весьма вероятно, связано с его размерами, столбообразной постановкой конечностей и особенностями локомоции (Гамбарян, 1972). Развитие пахиостоза (заполненности костным материалом) костей ламантина связано с его гидростатическими адаптациями (Суханов и др., 1986). Подобное в определенном смысле значение (утяжеление скелета с уменьшением плавучести) имеет строение костей у пингвина.

На представленном достаточно ограниченном сравнительном материале можно говорить лишь об общих тенденциях, тогда как более детальный анализ соответствия структуры костей функциональным отправлениям конечностей (бег, бег с прыжками, лазание и т. д.) требует расширения набора объектов исследования. Можно, однако, предположить, что именно биомеханический фактор был первичным в определении обсуждаемой специфики птичьих костей (в данном случае костей тазовой конечности), а вторично появилась возможность увеличения собственно пневматичности и/или увеличения количества костного мозга. Такое предположение следует из того, что бипедализм предков птиц предшествовал полету (Курочкин, Богданович, 2008 а, б) и на стадии перехода к воздушной локомоции требовалось максимальное сохранение прочности костей наряду с их облегчением.

Для окончательного решения вопроса о соотношении структуры и относительной массы костей следует, на наш взгляд, провести сравнительное исследование на отдельных скелетных элементах конечностей (трубчатых костях) и на возможно более обширном материале. Это следует из того, что традиционным ранее было определение относительной массы всего скелета или целых его поясов, существенную долю которых у птиц составляют мощно развитые таз и грудина.

Мы искренне признательны рецензенту за конструктивные замечания и рекомендации, следование которым было весьма полезным для авторов.

*Богданович И. А., Клыков В. И.* Динамика некоторых биомеханических характеристик костей тазовой конечности у фазана (*Phasianus colchicus*) в постнатальном онтогенезе // *Вестн. зоологии.* — 1997. — 31, N 3. — С. 50–53.

*Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих. — Л.: Наука, 1972. — 333 с.

- Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц. — М. : МОИП, 1949. — 248 с.
- Дементьев Г. П. Птицы. Руководство по зоологии. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. — Т. 6. — 856 с.
- Кликов В. И., Богданович И. О., Березкин О. Г. Порівняльна алометрия довгих кісток тазової кінцівки ссавців та птахів // Вісник Житомирського ДАЕУ. — 2008. — 2, № 1 (21). — С. 59–63.
- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2008 а. — № 1. — С. 5–17.
- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. Морфо-функциональная эволюция локомоторного аппарата птиц и происхождение полета: Современные проблемы биологической эволюции : Материалы конф. «К 100-летию Гос. Дарв. Музея» (17–20 сент. 2007, Москва). — М. : Изд-во ДМ, 2008 б. — С. 39–76.
- Мельник К. П., Клыков В. И. Локомоторный аппарат млекопитающих. — Киев : Наук. думка, 1991. — 207 с.
- Суханов В. Б., Гамбарян П. П., Клыков В. И. Специфика скелета передней конечности ламантина // Ламантин / В. Е. Соколов. — М. : Наука, 1986. — С. 157–187.
- Тимошенко С. П. Сопротивление материалов. — М. : Наука, 1965. — Т. 1. — 363 с.
- Шкляров Л. П. К вопросу о биологической сущности пневматизации скелета птиц // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. — Минск, 1961. — С. 87–97.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М. : Мир, 1987. — 259 с.
- Britt V. B., Makovicky P. J., Gauthier J., Bonde N. Postcranial pneumatization in Archaeopteryx // Nature. — 1998. — 395. — P. 374–376.
- Bock W. I. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // Evolution. — 1959. — 13, N 2. — P. 194–211.
- Bühler P. Light bones in birds // Los Angeles County Museum of Natural History. Sci. Ser. — 1992. — 36. — P. 385–394.
- Carrano M. T. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology // Paleobiology. — 1998. — 24. — P. 450–469.
- Carrano M. T., Biewener A. A. Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion // J. Morphol. — 1999. — 240. — P. 237–249.
- Casinos A., Cubo J. Avian long bones, flight and bipedalism // Compar. Biochem. and Physiol. Part A. — 2001. — 131. — P. 159–167.
- Cubo J., Casinos A. The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals // Ann. Des Sci. Natur. — 1998. — 1. — P. 51–62.
- Cubo J., Casinos A. Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds // Zool. J. Linn. Soc. — 2000. — 130. — P. 499–510.
- De Margerie E. Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight // J. Anat. — 2002. — 201. — P. 521–526.
- Wedel M. J. Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs // Integrative Zoology. — 2006. — 2. — P. 80–85.