

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ
І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

МЕЛЬНИК ОЛЕКСІЙ ОЛЕГОВИЧ

УДК 591.47:598.2

**БІОМОРФОЛОГІЯ М'ЯЗОВО-СКЕЛЕТНИХ СТРУКТУР
ПЛЕЧОВОГО СУГЛОБА ПТАХІВ**

16.00.02 – патологія, онкологія і морфологія тварин

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата ветеринарних наук

Київ – 2016

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у Національному університеті біоресурсів і природокористування України Міністерства освіти і науки України

Науковий керівник: доктор ветеринарних наук, професор
Костюк Володимир Кіндратович,
Національний університет біоресурсів
і природокористування України,
професор кафедри анатомії тварин
ім. акад. В. Г. Касьяненка

Офіційні опоненти: доктор ветеринарних наук, доцент
Тибінка Андрій Михайлович,
Львівський національний університет
ветеринарної медицини та біотехнологій
ім. С. З. Гжицького,
професор кафедри нормальної та патологічної
морфології і судової ветеринарії

кандидат біологічних наук
Шатковська Оксана Веніамінівна,
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України,
науковий співробітник відділу
еволюційної морфології хребетних

Захист відбудеться «18» травня 2016 року о 13⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.004.03 у Національному університеті біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Генерала Родимцева, 19, навчальний корпус № 1, кімната 97

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Національного університету біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 13, навчальний корпус № 4, кімната 41а

Автореферат розісланий « » квітня 2016 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради

Н. Г. Грушанська

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Не дивлячись на довготривалий період вивчення і наявність значної кількості публікацій, біоморфологія систем та органів тваринних організмів взагалі та птахів зокрема, залишається далеко не вивченою. Це повною мірою стосується і скелетних та м'язових компонентів плечового суглоба птахів. Певні успіхи у вивченні цих питань були зроблені впродовж кінця XIX та XX століть (Cuvier G., 1800; Gadow H., Selenka E., 1893; Fürbringer M., 1902; Гладков Н. А., 1937; Gregory D. V., 1979; Боев З. Н. 1986; Штегман Б. К., 1950; Berge J. C. V., 1975; Сыч В. Ф., 1999; Мельник О. П., 2011; та ін.). Грудні кінцівки птахів трансформовані у особливий орган – крило, що у всіх без винятку птахів виведене з опори і здебільшого забезпечує політ. Це крило у деяких водоплавних птахів є допоміжним, а у плаваючих (пінгвіноподібні) – основним органом підводного плавання. Крило нелітаючих, або так званих безкільових птахів, що за деякими даними (Мельник О. П., 2011) ніколи не літали, не виконує функцію органа польоту, однак забезпечує функції гальма та керма під час швидкого бігу і різких поворотів під час цього. Забезпечення зазначених функцій крила накладає і певні відбитки на будову скелетних структур плечового суглоба та на ступінь розвитку і диференціації м'язів, що на нього діють (Witmer L. M., 2002; Zhou Z., 2004).

Проведений аналіз літературних джерел свідчить, що й на сьогодні будова скелетних та м'язових складових плечового суглоба залишається ще далеко нез'ясованою (Сыч В. Ф., 1999). Залишаються не встановленими не лише причини і механізми розвитку тих чи інших скелетних структур плечового суглоба, але й причини та механізми диференціації його м'язів.

Недостатнє з'ясування цих питань не дає можливості об'єктивного розуміння закономірностей розвитку біоморфологічних адаптацій м'язово-скелетних структур плечового суглоба птахів.

Ми погоджуємося з думкою деяких дослідників (Мороз В. Ф., 2003), що однією із головних задач, а можливо і головною, сучасної біоморфології залишається проблема становлення тісного взаємозв'язку між формою, структурою і функцією м'язово-скелетних елементів у гравітаційному полі Землі. Це свідчить про актуальність дисертаційної роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Науково-дослідна робота за темою дисертації виконувалася відповідно до планової теми кафедри анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка Національного університету біоресурсів і природокористування України: «Розробити наукові основи біоморфології органів локомоції птахів» (номер державної реєстрації 0114U000653, 2014–2018 рр.).

Мета і задачі дослідження. Метою досліджень було встановлення біоморфологічних особливостей скелетних структур плечового суглоба та м'язів, що на нього діють у представників різних рядів класу птахів. Для її досягнення були поставлені такі задачі:

- провести аналіз концептуальних положень щодо філогенезу м'язових та скелетних структур плечового суглобу, а також питань диференціації та трансформації його складових елементів;

- встановити результати впливу адаптаційних факторів на процеси закономірного розвитку плечового суглоба птахів;

- провести порівняльно-анатомічні дослідження принципу будови, форми і морфометричних параметрів скелета та м'язів плечового суглоба птахів, що характеризуються як подібними, так і принципово різними біоморфологічними адаптаціями до типу, швидкості і тривалості польоту;

- встановити особливості внутрішньої будови скелетних структур плечового суглобу птахів із різними біоморфологічними адаптаціями, а також закономірності розташування компактної і губчастої речовин та їх розвитку за даними рентгенологічних та комп'ютерно-томографічних досліджень.

Об'єкт дослідження – біоморфологія плечового суглобу представників різних рядів класу птахів, що характеризуються різними біоморфологічними адаптаціями.

Предмет дослідження – порівняльно-анатомічні, структурні і топографічні особливості м'язово-скелетних структур плечового суглоба птахів з різними біоморфологічними адаптаціями до типу, швидкості і тривалості польоту.

Методи дослідження. Для досягнення мети та завдань досліджень використано наступні методи та методики:

- спостереження у природі та вивчення відеоматеріалів – для визначення типів польоту різних видів птахів;

- остеометричне дослідження скелетних структур плечового суглобу – для встановлення співвідношень розвитку цих структур між собою у різних видів птахів;

- рентгенологічне та комп'ютерно-томографічне дослідження – для встановлення закономірностей розташування компактної та губчастої речовин;

- анатомічне препарування – для встановлення точних місць фіксації м'язів, а також встановлення наявності або відсутності перистості і напрямку м'язових волокон

- визначення маси кожного окремого м'яза та м'язових груп з метою встановлення співвідношень їх розвитку.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше проведено широке біоморфологічне дослідження плечового суглоба на представниках майже всіх рядів класу птахів. Встановлено закономірності розташування компактної та губчастої речовин у скелетних структурах плечового суглоба птахів. Висловлено гіпотезу про остеомерну будову кісткових структур, що складаються з різних за щільністю компактних складових.

Вперше виявлено деякі, раніше ніким неописані м'язи, а також вперше описано низку особливостей диференціації м'язів, що діють на плечовий суглоб птахів.

Доведено провідну роль особливостей польоту птахів на формування і розвиток біоморфологічних адаптацій м'язово-скелетних структур їх плечового суглоба.

Практичне значення одержаних результатів. Проведені дослідження дозволяють зробити значний внесок у вирішення проблем взаємозв'язку між формою, структурою і функцією, а також у розуміння механізмів трансформації та диференціації м'язово-скелетних елементів плечового суглоба птахів. Результати проведених біоморфологічних досліджень дозволяють встановити дійсні закономірності становлення та розвитку м'язово-скелетних структур плечового суглоба птахів.

Результати досліджень, викладені у дисертації, прийнято для використання та впроваджено в навчальний процес та науково-дослідну роботу кафедри анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка НУБіП України, а також на морфологічних кафедрах вищих навчальних закладів України, Російської Федерації, Республіки Білорусь, Республіки Молдова, Республіки Казахстан, Республіки Польща та Словацької Республіки, що підтверджено актами впровадження.

Особистий внесок здобувача. Аналіз літературних джерел, розроблення та обґрунтування методів досліджень, самі дослідження, аналіз отриманих результатів, їх узагальнення, трактування, висновки та практичні рекомендації здійснено здобувачем особисто.

Апробація результатів дисертації. Основні матеріали дисертаційної роботи було викладено здобувачем та отримано загальне схвалення на XI науково-практичній конференції молодих вчених «Молоді вчені у вирішенні актуальних проблем біології, тваринництва та ветеринарної медицини» (м. Львів, 2012 р.); щорічних наукових звітах і конференціях науково-педагогічних працівників, наукових співробітників та аспірантів факультету ветеринарної медицини Національного університету біоресурсів і природокористування України (м. Київ, 2013–2015 рр.); XII Міжнародній науково-практичній конференції «Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва» (м. Київ, 2013 р.); XI Міжнародній науковій конференції «Морфологія нового століття», присвяченій 115-річчю заснування НУБіП України та 100-річчю з дня народження першого Почесного члена кафедри анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка доктора біологічних наук, професора Сави Филімоновича Манзія (м. Київ, 2013 р.); річному симпозиумі факультету ветеринарної медицини Бухарестського університету сільськогосподарських наук і ветеринарної медицини «Contribution of the Scientific Research to Veterinary Medicine Progress» (м. Бухарест, Румунія, 2013 р.); II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РСФСР и Башкирской АССР, доктора ветеринарных наук, профессора Хамита Валеевича Аюпова (м. Уфа, Російська Федерація, 2014 р.); XXX Конгресі Європейської асоціації ветеринарних анатомів (м. Клуж-Напока, Румунія, 2014 р.); XIII Міжнародній науково-практичній конференції професорсько-викладацького складу та аспірантів

«Проблеми ветеринарної медицини, якості і безпеки продукції тваринництва» (м. Київ, 2014 р.); XIV Міжнародній науково-практичній конференції професорсько-викладацького складу та аспірантів «Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва», присвяченій 95-річчю факультету ветеринарної медицини (м. Київ, 2015 р.); XXXI Конгресі Польського анатомічного товариства (м. Варшава, Республіка Польща, 2015 р.); III Міжнародній науково-практичній конференції молодих вчених «Актуальні проблеми наук про життя та природокористування» (м. Київ, 2015 р.); XII Міжнародній науковій конференції «Морфологія на межі тисячоліть», присвяченій 95-річчю з часу заснування кафедри анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка (м. Київ, 2015 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Сучасні аспекти та перспективи розвитку ветеринарної медицини», присвяченій 30-річчю факультету ветеринарної медицини Сумського національного аграрного університету (м. Суми, 2015 р.).

Публікації. Основні результати дисертації викладено у 15 наукових працях, з яких 3 статті у фахових виданнях України, 3 статті у фахових виданнях України, включених до міжнародної наукометричної бази даних, стаття у науковому виданні іншої держави, стаття у науковому виданні іншої держави, включеному до міжнародної наукометричної бази даних, 7 тез наукових доповідей.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційну роботу викладено на 433 сторінках комп'ютерного друку. Вона складається зі вступу, огляду літератури, обґрунтування вибору напрямів досліджень, матеріалів та методів, результатів досліджень, аналізу та узагальнення результатів досліджень, висновків, практичних рекомендацій, списку використаних джерел, що налічує 214 найменувань, у тому числі 154 латиницею. Роботу ілюстровано 283 рисунками та 8 таблицями, що представлено окремим томом у додатках і характеризують різні біоморфологічні адаптації плечового суглоба птахів. Також у додатках міститься 18 актів впровадження про наукове і практичне використання результатів досліджень.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Вибір напрямів дослідження, матеріал і методи виконання роботи

Дослідження за темою дисертаційної роботи проводилися на кафедрі анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка Національного університету біоресурсів і природокористування України. Деякі з досліджень було проведено на базі Вроцлавського природничого університету (Республіка Польща).

Дослідження скелетних та м'язових структур плечового суглоба було проведено на представниках класу птахів, що належать до 22 рядів та 91 виду (табл. 1).

Досліджені види птахів характеризуються різними біоморфологічними адаптаціями, що обумовлено пристосуванням до різного типу, швидкості і тривалості польоту, або його відсутності (безкільові) чи плавання (пінгвіноподібні).

Перелік досліджених таксонів.

п/п	Назва таксонів	К-сть видів	К-сть екз.
Підклас Сучасні або Віялохвості птахи Subclassis Neornithes s. Ornithurae			
Надряд Безкільові Superordo Paleognathae			
1.	Ряд Страусоподібні	Ordo Struthioniformes	1 5
2.	Ряд Нандуподібні	Ordo Rheiformes	1 5
3.	Ряд Казуароподібні	Ordo Casuariiformes	1 5
4.	Ряд Ківіподібні	Ordo Apterygiformes	1 3
Надряд Плаваючі Superordo Natantes			
5.	Ряд Пінгвіноподібні	Ordo Sphenisciformes	1 5
Надряд Літаючі Superordo Volantes			
6.	Ряд Гагароподібні	Ordo Gaviiformes	2 7
7.	Ряд Пірникозоподібні	Ordo Podicipediforme	2 7
8.	Ряд Пеліканоподібні	Ordo Pelecaniformes	4 15
9.	Ряд Лелекоподібні	Ordo Ciconiiformes	5 19
10.	Ряд Фламінгоподібні	Ordo Phoenicopteriformes	1 5
11.	Ряд Гусеподібні	Ordo Anseriformes	14 54
12.	Ряд Соколоподібні або Хижі птахи	Ordo Falconiformes	7 26
13.	Ряд Куроподібні	Ordo Galliformes	12 93
14.	Ряд Журавлеподібні	Ordo Gruiformes	6 18
15.	Ряд Сивкоподібні	Ordo Charadriiformes	3 15
16.	Ряд Голубоподібні	Ordo Columbiforme	3 10
17.	Ряд Папугоподібні	Ordo Psittaciformes	6 26
18.	Ряд Зозулеподібні	Ordo Cuculiformes	1 3
19.	Ряд Совоподібні	Ordo Strigiformes	4 20
20.	Ряд Серпокрильцеподібні	Ordo Apodiformes	1 5
21.	Ряд Дятлоподібні	Ordo Piciformes	2 6
22.	Ряд Горобцеподібні	Ordo Passeriformes	15 72

Матеріал для досліджень було одержано із фондів кафедри анатомії тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка Національного університету біоресурсів і природо-користування України, Київського зоопарку, кафедри анатомії тварин Вроцлавського природничого університету, зоологічного музею Вроцлавського університету, а також отримано під час польових зборів.

Під час дослідження скелетних структур плечового суглоба птахів, крім опису будови, проводилась їх остеометрія згідно розробленої схеми (рис. 1), а саме: L_{co} – довжина коракоїда; A_0 – ширина коракоїда на рівні його основи; $A_{1/2}$ – ширина коракоїда на рівні $1/2$ його довжини; A_1 – ширина проксимального кінця коракоїда; $B_{1/2}$ – товщина коракоїда на рівні $1/2$ його довжини; B_1 – товщина проксимального кінця коракоїда; L_s – довжина лопатки; S_0 – ширина лопатки на рівні її основи; $S_{1/2}$ – ширина лопатки на рівні $1/2$ її довжини; S_1 – ширина лопатки на рівні її каудального кінця; cl – довжина

ключиці; L – загальна довжина крила; LH – довжина плечової кістки; Ha_0 – сегментальний діаметр проксимального кінця плечової кістки; Hb_0 – сагітальний діаметр плечової кістки; $Ha_{1/2}$ – сегментальний діаметр плечової кістки на рівні середини діяфіза; $Hb_{1/2}$ – сагітальний діаметр плечової кістки на рівні середини діяфіза; Ha_1 – сегментальний діаметр проксимального кінця плечової кістки; Hb_1 – сагітальний діаметр проксимального кінця плечової кістки.

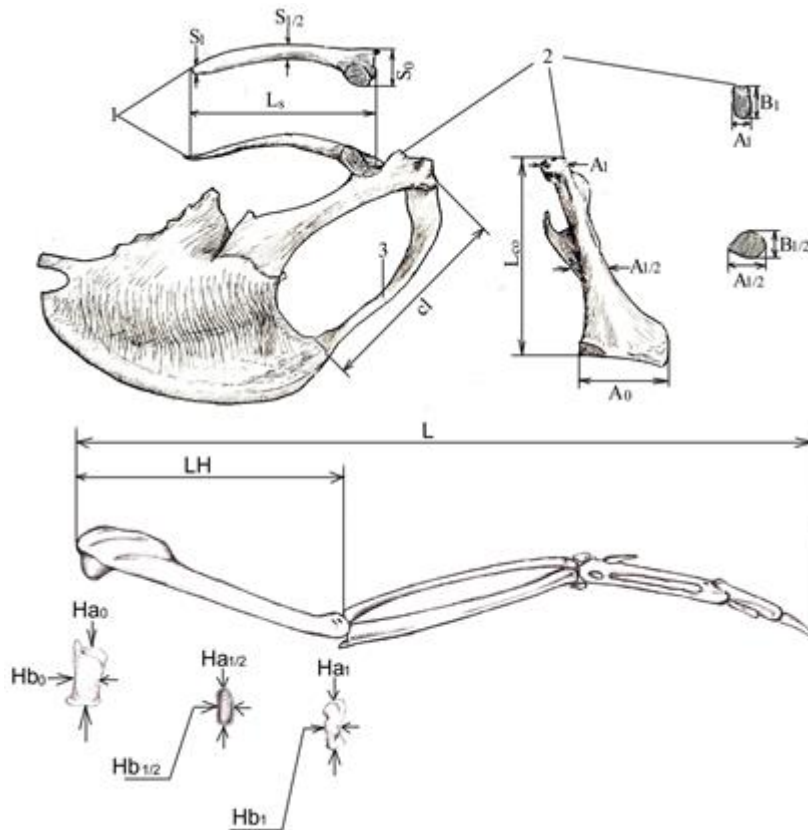


Рис. 1. Схема промірів скелетних структур плечового суглоба

Загалом під час остеометричних досліджень було зроблено понад 7500 вимірювань. Отриманий цифровий матеріал було оброблено статистично за допомогою комп'ютерної програми «БІОМ». З метою проведення функціонального аналізу визначали співвідношення структур плечового суглоба між собою, що дало змогу зрозуміти певні закономірності їх розвитку. Скелетні структури плечового суглоба досліджуваних видів птахів замальовувалися або фотографувалися з метою доповнення роботи ілюстративним матеріалом.

Для з'ясування внутрішньої будови і взаєморозміщень компактної та губчастої речовин, а також типів галуження трабекул губчастої речовини у скелетних структурах плечового суглоба птахів було проведено їх рентгенологічні дослідження. Частину цих досліджень було проведено у рентгенкабінеті кафедри терапії та клінічної діагностики НУБіП України за допомогою рентгенівського діагностичного цифрового комплексу для ветеринарії – ВАТЕЛ-1 альфа, частина – на базі кафедри хірургії Вроцлавського природничого університету за допомогою рентгенапарату

«Siemens» Vertix 3D/150 kv:500 mA. У результаті рентгенологічних досліджень було встановлено закономірності розташування компактної та різних типів губчастої речовини у скелетних структурах плечового суглоба птахів. Крім того, за допомогою методу плоскої рентгенометрії було визначено ступінь розвитку компактної речовини у цих структурах. Під час рентгенологічних досліджень було проведено 2196 вимірювань.

Крім рентгенологічних на базі Вроцлавського природничого університету було проведено комп'ютерно-томографічні дослідження за допомогою комп'ютерного томографа «Siemens Somatom Emotion 16», що дали можливість створити 3-D моделі взаєморозташування скелетних структур плечового суглоба та встановити раніше невідомі особливості їх будови.

Міологічні дослідження плечового суглоба різних видів птахів проводили на свіжих або фіксованих 10 % розчином формаліну трупах. Після опису і визначення точок фіксації м'язів їх розсікали з метою визначення розташування м'язових волокон. Крім того, з метою з'ясування ступеня розвитку м'язів та м'язових груп кожен м'яз зважували. Під час препарування м'язи замальовували або фотографували з метою доповнення роботи ілюстративним матеріалом.

Під час описування матеріалу користувалися загальноживаними анатомічними термінами та їх комбінаціями.

У процесі досліджень користувалися вимірювальними інструментами: штангенциркуль (ГОСТ 166-89), металева лінійка (ГОСТ 427-75), рулетка (ГОСТ 7502-98), електронні (Item No. FS-500, 500 g × 0,1 g) та торсійні ваги (ВТ до 500 мг, 1 поділка = 1 мг). Препарування дрібних об'єктів здійснювали під бінокулярною або настільною лупою (БЛ-2).

РЕЗУЛЬТАТИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДОСЛІДЖЕННЯ

Плечовий суглоб птахів (рис. 2) – це складний суглоб, що утворений кістками плечового пояса та плечовою кісткою. Найбільш масивною з кісток плечового пояса є коракоїд, що зумовлено дією на нього підвищених функціональних навантажень, зокрема кількістю та масою м'язів, які на ньому фіксуються. Своїм дистальним кінцем коракоїд малорухомо з'єднується із грудною кісткою. Він є досить потужною структурою, один кінець якої дає опору крилу, інший упирається у грудну кістку, що створює надійну опору для нього. Коракоїд є видовженою кісткою, завдяки чому піднімається вперед і вгору. Це надає, по-перше, певну аеродинамічну перевагу під час польоту, оскільки центр ваги птаха при цьому опиняється на

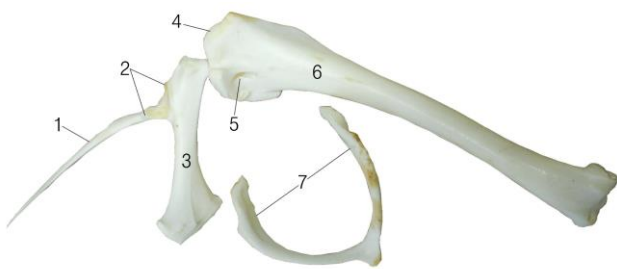


Рис. 2. Скелетні структури плечового суглоба білого лелеки:
1 – лопатка; 2 – суглобова ямка;
3 – коракоїд; 4 – голівка плечової кістки;
5 – пневматична ямка;
6 – плечова кістка; 7 – вилочка.

по-перше, певну аеродинамічну перевагу під час польоту, оскільки центр ваги птаха при цьому опиняється на

лінії, що з'єднує центри площ крил, що, у свою чергу, забезпечує стійкість і те, що у стані спокою птах може складати крила вздовж боків тіла. По-друге, зверху не залишається місця для лопатки і вона набуває видовженої, шаблеподібної форми і розташовується горизонтально, паралельно до хребта та одночасно створює субстрат для міцної фіксації м'язами. З коракоїдом лопатка з'єднується нерухомо. В місці з'єднання лопатки та коракоїда є суглобова ямка, у яку входить голівка плечової кістки і, таким чином, формується плечовий суглоб.

Ключиці птахів, на перший погляд, не мають відношення до плечового суглоба. Однак зростання дистальних кінців ключиць у вилочку не дозволяє їм рухатися навколо своєї осі, що зміцнює плечовий пояс та пом'якшує поштовхи під час помахів крил і слугує амортизатором. Це наклало і певні відбитки на будову як скелетних, так і м'язових структур плечового суглоба птахів.

У представників надряду безкільових птахів (африканський страус, нанду, ему, звичайний ківі) лопатка і коракоїд трансформовані у єдину кісткову структуру, а у африканського страуса до складу цієї структури входить і ключиця. У ему ключиці являють собою тоненькі і короткі кісточки, які, як і в африканського страуса, не утворюють вилочку. У нанду та ківі ключиці взагалі відсутні. Ми вважаємо, що у цих видів їх ніколи і не було. Плечова кістка у страуса та ківі видовжена, а у нанду та ему – дугоподібно вигнута. Її довжина відносно загальної довжини крила коливається від 48,5 % у нанду до 66,3 % – у ківі. Слід зазначити, що у ему дуже маленьке крило, яке на 21,7 % менше довжини лопатки. Надзвичайно маленьке крило і у ківі, а його плечова кістка на 19,3 % більша за довжину лопатки. Пневматична ямка плечової кістки у безкільових птахів відсутня. Зазначене дає підстави підтвердити думку деяких авторів (Мельник О. П., 2011), що безкільові птахи ніколи не літали. Для плаваючих (пінгвін Гумбольдта) характерна значно видовжена і розширена у своїй каудальній частині лопатка. Вилочка у пінгвінів значно розширена у своїй проксимальній частині. Коракоїд стовбоподібний і видовжений. Плечова кістка має сплюснуту форму. Пневматична ямка досить велика.

У представників надряду літаючих птахів особливості будови скелетних структур плечового суглоба пов'язані з особливостями розвитку крила та польоту. Лопатка у них завжди звужена і має шаблеподібну форму. Коракоїд завжди більш або менш розширений в основі і звужується проксимально. Ключиці здебільшого з'єднані між собою і формують вилочку. Ця вилочка, як показали наші дослідження, відіграє амортизаційну роль під час польоту, оскільки під час опускання крила у польоті, воно, долаючи опір повітря, через суглобову западину тисне на проксимальні кінці коракоїдів і зближує їх. Вилочка ж амортизує і запобігає вивиху у грудино-коракоїдному суглобі. Нашу думку наочно підтверджує і форма вилочки, що залежно від певного типу, швидкості і тривалості польоту є різною. Так, у гагаро-, деяких пелікано-, деяких лелеко- та сивкоподібних вилочка дугоподібно вигнута і налягає на передній край кіля, з яким з'єднується короткою зв'язкою. У більшості пелікано- та деяких журавлеподібних вона зростається з кілем грудної кістки, створюючи додаткову опору для плечового суглоба. У деяких лелеко-, деяких

журавле- та горобцеподібних вилочка дещо дугоподібно вигнута, але не доходить до кіля. Її дистальний кінець переходить у невеличкий відросток – гіпоклейдум або нижню ключицю. Від цього відростка до кіля грудної кістки відходить сухожилок. У пірникозо-, фламінго- та соколоподібних вона має розширені проксимальні кінці, не доходить до кіля і дещо розширена у дистальній частині. У куроподібних вилочка вузька, має V-подібну форму і не має дугоподібних вигинів. Дистальний кінець вилочки у всіх куроподібних має різного ступеня виражений гіпоклейдум. Необхідно відмітити, що у павича є ще й додаткова вилочка, що виникла внаслідок осифікації внутрішнього апоневроза надкоракоїдного м'яза. Розташовується вона паралельно до основної вилочки. У голубо-, папуго-, зозуле-, сово-, стриже- та дятлоподібних вилочка має V-подібну форму, але у них немає гіпоклейдума.

Плечова кістка у досліджених видів літаючих птахів характеризується округлою, іноді дещо сплющеною голівкою, різним ступенем розвитку дельтоподібного гребеня та обов'язковою наявністю пневматичної ямки.

Скелетні структури плечового суглоба птахів мають і певні ступені розвитку. Так, довжина коракоїда відносно довжини плечової кістки у досліджених видів коливається від 30,3 % у страуса до 116,6 % у чорного стрижа, а ширина його основи відносно власної довжини – від 20 % у великої синиці до 93,0 % у африканського страуса. Відносно довжини плечової кістки, довжина лопатки коливається від 39,1 % у рожевого пелікана до 184,2 % у чорного стрижа, довжина вилочки – від 13,4 % у страуса до 124,5 % у стрижа, а плечова кістка відносно довжини крила – від 17,4 % у стрижа до 66,3 % у звичайного ківі. Це яскраво підтверджує, що чим довша плечова кістка, тим менша здатність до польоту. Адже кращих і віртуозніших літунів ніж стрижі не існує, а ківі є нелітаючим птахом.

Рентгенологічні дослідження (рис. 3) скелетних структур плечового суглоба птахів показують, що у пірникозоподібних коракоїд губчастий з дрібнопетлистим галуженням трабекул, які проксимально розташовані більш щільно. Ключиця дистально більше компактна ніж губчаста, а проксимально – навпаки. Лопатка здебільшого губчаста. Плечова кістка має рівномірну товщину компакти з усіх боків. Її діяфіз не містить трабекул, вони є лише у суглобових ділянках кістки. У ділянці голівки плечової кістки галуження трабекул дуже щільне.



Рис. 3. Рентгенструктура кісток плечового суглоба

У досліджених пеліканоподібних коракоїди мають великопетлисте галуженням трабекул та рівномірну товщину компакти. Вилочка у баклана є більше компактною дистально, а проксимально – губчастою. У олуші ключиця губчаста, лопатка – губчаста з дрібно- та великопетлистим галуженням трабекул. Плечова кістка має

У досліджених пеліканоподібних коракоїди мають великопетлисте галуженням трабекул та рівномірну товщину компакти. Вилочка у баклана є більше компактною дистально, а проксимально – губчастою. У олуші ключиця губчаста, лопатка – губчаста з дрібно- та великопетлистим галуженням трабекул. Плечова кістка має

рівномірну товщину компакти, однак у кінцевих ділянках діафіза вона потоншується. Діафіз практично не містить трабекул. Вони є лише в ділянках епіфізів і розміщені більш щільно в напрямі суглобових поверхонь.

У лелеко-, фламінго-, куро-, голубо-, сово-, дятло- та горобцеподібних лопатка з розгалуженими у її краніальній частині трабекулами, трубчастим коракоїдом, губчастою у проксимальній і компактною у дистальній частинах вилоккою та трубчастою, з незначним вмістом у діафізі трабекул і губчастою у епіфізах плечовою кісткою. У досліджених гусеподібних скелетні структури плечового суглоба характеризуються трубчастим коракоїдом та губчастою ключицею. Лопатка у гусеподібних є губчастою у своїй краніальній частині і здебільшого компактною у каудальній. Плечова кістка трубчаста з певними видовими відмінностями у розташуванні і галуженні трабекул.

У соколоподібних коракоїд трубчастий, а лопатка та ключиця – губчасті. Краніальній половині лопатки притаманне велико-, а каудальній дрібнопетлисте галуження трабекул. Подібне спостерігається і у галуженні трабекул у ключиці. Плечова кістка трубчаста. У ділянці епіфізів знаходяться великопетлисті трабекули, що розміщені більш щільно у її суглобових ділянках. Трубчаста частина кістки містить поодинокі трабекулярні балки.

У журавлеподібних дистальна частина коракоїда дрібно-, а середня та проксимальна – великопетлисті з чітко вираженими трабекулярними балками, що по лінії середньої осі коракоїда розташовуються «ялинкоподібно». Плечова кістка журавлеподібних трубчаста з щільним галуженням трабекул у суглобових ділянках. У діафізі плечової кістки дрібнопетлисте галуження спостерігається лише у ділянці дельтоподібного гребеня.

Серед досліджених сивкоподібних лопатка є здебільшого губчастою, але каудально – компактною. Коракоїд – губчастий з дрібнопетлистим галуженням трабекул, але спостерігаються декілька невеликих безтрабекулярних ділянок. Вилочка губчаста у проксимальній і компактна у дистальній частинах. Галуження трабекул плечової кістки є великопетлистим і ущільненим у суглобових ділянках.

Таку внутрішню будову скелетних елементів плечового суглоба птахів можна пояснити тільки функціональними навантаженнями, обумовленими швидкістю, типом і тривалістю польоту.

Застосування методів плоскої рентгенометрії, показало, що для пірникозо-, деяких пелікано-, більшості лелеко-, фламінго-, більшості гусе-, деяких соколо-, більшості куро-, деяких журавле-, деяких сивко-, дятло- та більшості горобцеподібних компактна речовина середини діафіза плечової кістки, хоч і не значно, але більш товстіша з латерального боку ніж з медіального, і лише у деяких лелеко-, гусе-, соколо- та куроподібних вона абсолютно або майже однакова. Однак, у голубо- та совоподібних вона завжди більша з медіального боку. У коракоїді компактна речовина є товстішою з латерального боку у більшості пелікано-, деяких лелеко- і гусе-, всіх соколо-, більшості куро- і журавле- та всіх сово- і горобцеподібних. Проте, у пірникозо-, деяких пелікано-, фламінго-, більшості гусе-, деяких журавле-, всіх сивко-, голубо- та дятлоподібних, вона товстіша з медіального боку. І тільки у павича

товщина компакти з обох боків практично однакова. Вилочка у деяких пелікано-, лелеко-, гусе- сивко-, дятло- та деяких горобце-, а також більшості соколо- і журавле- та всіх куроподібних, є більшою з латерального боку, у пірникозо-, деяких пелікано-, соколо-, голубо- та сово- більшості лелеко- та гусеподібних з медіального, а у фламінго-, та деяких журавле-, сивко- та горобцеподібних товщина компактної речовини з обох боків однакова. Товщина компактної речовини дорсального та вентрального країв лопатки ніколи не буває однаковою. У пірникозо-, деяких пелікано-, соколо-, журавле- і горобце- більшості лелеко-, гусе-, фламінго-, та сивко- і дятлоподібних товстішою є компактна речовина дорсального, а у інших досліджених видів навпаки – на вентрального краю лопатки. Ми вважаємо, що ступінь розвитку компактної речовини обумовлений лише впливом більших або менших функціональних навантажень на них, які, у свою чергу, обумовлені особливостями польоту.

Комп'ютерно-томографічні дослідження скелетних структур плечового

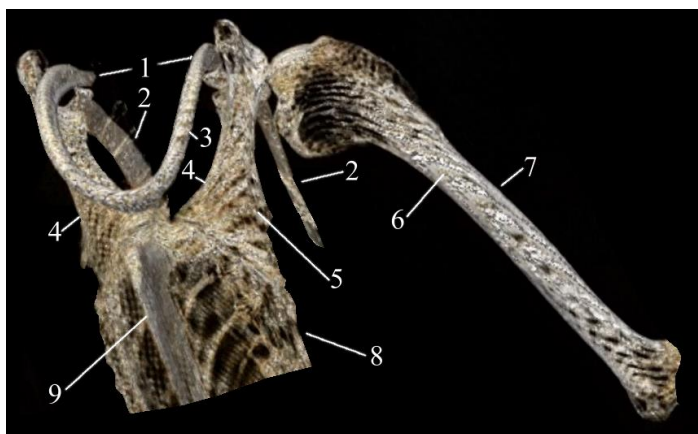


Рис. 4. Комп'ютерна томографія скелетних структур плечового суглоба птахів.

суглоба птахів (рис. 4), показали раніше невідомі особливості будови цих структур. Було встановлено, що кісткові структури плечового суглоба складаються з кісткових кілець, що мають міомероподібну форму, які ми називаємо кільцевими остеомерами. Слід зазначити, що ці остомери, як і міомери, мають вигини. Ці вигини мають різні кути, але не бувають гострими. Проведені дослідження дають змогу припустити, що остеомери поділяються на тверді і м'які, які

чергуються між собою. Наше припущення ґрунтується на тому, що під час проходження рентгенівських променів комп'ютерного томографа одні остеомери залишаються видимими, а інші – ні. Однак ці питання потребують більш поглиблених як комп'ютерно-томографічних, так і мікро-магнітно-резонансних досліджень.

Комп'ютерна томографія показала, що у деяких птахів розташування трабекул у плечовій кістці має своєрідну орієнтацію, яка за своєю формою нагадує орієнтацію м'язових волокон у двоперистих м'язах.

На плечовий суглоб птахів діють не лише м'язи власне плечового суглоба але й м'язи плечового пояса та ліктьового суглоба.

До м'язів (рис. 5) плечового пояса птахів належать: передній та задній ромбоподібні, передній та задній найширші, краніальний (поверхневий), середній (глибокий) та каудальний зубчасті, грудний, над- та підкоракіодний м'язи.



Рис. 5. М'язи птахів: 1 – фрагмент плеча; 2 – глибокий пласт грудного м'яза; 3 – кіль; 4 – поверхневий пласт грудного м'яза.

Подібний м'яз у більшості досліджених видів є типовим. Однак у деяких соколо- та більшості куроподібних цей м'яз диференційований на два пласти – поверхневий та глибокий.

Птахи, здебільшого характеризуються наявністю двох (переднього та заднього) найширших м'язів спини, що мають типову фіксацію і диференціацію. Проте у гагаро- та деяких лелекоподібних задній найширший м'яз з'єднаний апоневротичною ніжкою з медіальною поверхнею лопатко-триголового м'яза. У пелікано- та деяких лелекоподібних між заднім та переднім м'язами знаходиться апоневротична мембрана. Отже, диференціація цих м'язів є неповною. У стрижа взагалі відсутня диференціація найширшого м'яза спини на передній та задній. Крім того, в ділянці середньої частини цього недиференційованого м'яза розташовується поперечна сухожильна перетинка, що формує його своєрідну двочеревцевість.

Птахам здебільшого притаманні три зубчасті м'язи – краніальний, середній або глибокий та каудальний, що мають типову фіксацію та диференціацію. Гагаро- та пірникозоподібним притаманний лише один – каудальний зубчастий м'яз. Краніальний та середній у них трансформовані у апоневрози. Середній є типовим за точками фіксації, його диференціація на зубці настільки повна, що їх можна розглядати як окремі м'язи. У гусеподібних середній зубчастий м'яз здебільшого диференційований на три зубці. Проте у крижня їх два, у мандаринки лише один, а у каролінки він взагалі відсутній. Каудальний зубчастий м'яз здебільшого диференційований на два зубці і має типову топографію. Однак у гірської гуски, крижня та каролінки є лише один зубець. У більшості куроподібних краніальний зубчастий м'яз представлений у вигляді одного зубця, а у гімалайського монала – двох. Середній зубчастий м'яз у сірої куріпки та гімалайського монала відсутній, оскільки трансформований у апоневроз. У фазана він на зубці не диференціюється. Каудальний зубчастий м'яз диференційований у фазана на два зубці, а у гімалайського монала він слабо диференційований від краніального зубчастого м'яза. У соколоподібних,

Передній ромбоподібний м'яз, здебільшого має типові точки фіксації. Однак у досліджених гагаро- та деяких куроподібних цей м'яз відсутній. У лелеко-, деяких гусе- та журавлеподібних цей м'яз не віддиференційований від ключично-шийного м'яза. У деяких дятлоподібних він диференційований на два зубці – передній та задній. У більшості горобцеподібних цей м'яз не фіксується до остистих відростків останніх шийних гребців, а лише до грудних.

Задній, або глибокий ромбо-

зокрема у канюків, краніальний зубчастий м'яз представлений лише одним зубцем, у великого яструба їх два, а у малого – три. Середній зубчастий м'яз у яструбів являє собою лише один зубець, у мохноногого канюка – два, а у канюка – три. Каудальний зубчастий м'яз у великого яструба чітко диференційований на три зубці, у інших соколоподібних ця диференціація виражена слабо. У канюка глибокі м'язові волокна каудальної частини каудального зубчастого м'яза є продовженням заднього ромбоподібного м'яза. Серед журавлеподібних у журавля антигони краніальний та каудальний зубчасті м'язи надзвичайно слабо диференційовані між собою і фактично є одним зубчастим м'язом. Середній зубчастий м'яз у даного виду відсутній.

Грудний м'яз у всіх птахів має завжди типову фіксацію. Однак у гагаро- та пірникозоподібних він чітко диференційований на два окремих пласти – поверхневий та глибокий, більше з яких розвинутий поверхневий. Характерною особливістю цих пластів є різний напрямок м'язових волокон. М'язові волокна поверхневого пласта мають вентральний напрямок, а глибокого – каудальний. Часткова диференціація грудного м'яза на пласти спостерігається також у фламінго, білої гуски, фазана та вальдшнепа. У пеліканоподібних від плечової частини грудного м'яза відходить пропатагiальна порція, від якої відходять ще три жорсткі та довгі сухожилки, що з'єднуються з сухожилками пропатагiального м'яза. Те ж спостерігається і у фламінго-, соколо-, куро-, сивко-, папуго- та совоподібних, але у них відходить лише один сухожилок. У лелекоподібних, зокрема у сірої чаплі, в ділянці дельтоподібного гребня цей м'яз з'єднаний сухожильною ніжкою з коракоїдно-променеви́м м'язом. Від плечової частини грудного м'яза у стрижа відходить сухожилок до капсули плечового суглоба.

Надкоракоїдний м'яз у всіх досліджених видів птахів є типовим за точками фіксації.

Підкоракоїдний м'яз у переважної більшості птахів має типові точки фіксації. Однак у деяких досліджених куро- та горобцеподібних цей м'яз чітко диференціюється на голівки – каудальну та медіальну. У великого строкатого дятла цей м'яз трансформований у підкоракоїдну зв'язку, що за точками фіксації відповідає підкоракоїдному м'язу.

До м'язів плечового суглоба птахів належать: краніальний та каудальний лопаткоплечові або надлопаткові, підлопатковий, дельтоподібний, малий дельтоподібний, передній та задній коракоїдно-плечові та ключично-плечовий м'язи.

Краніальний лопаткоплечовий або краніальний надлопатковий м'яз у більшості досліджених видів птахів має типові точки фіксації. Здебільшого типовим є і каудальний лопаткоплечовий м'яз. У гагаро-, пірникозо-, деяких лелеко- гусе-, куро- і горобце-, більшості соколо-, стриже- та совоподібних краніальний та каудальний надлопаткові м'язи не диференційовані між собою і являють суцільний надлопатковий м'яз. У стрижеподібних, крім того, підлопатковий м'яз не віддиференційований від надлопаткового. Проте каудальна частина надлопаткового м'яза диференційована на два пласти (латеральний та медіальний). У пеліканоподібних є чітко диференційовані

краніальний та каудальний надлопаткові м'язи, але краніальний надлопатковий абсолютно не віддиференційований від підлопаткового м'яза, тим самим являє собою суцільний краніальний надлопатково-пілопатковий м'яз. У сивко- та совоподібних підлопатковий м'яз лише частково віддиференціований від надлопаткового м'яза. Крім того, у вухатої сови від підлопаткового м'яза диференціюється ще й коракоїдна частина (порція), що фіксується до каудальної поверхні середньої частини коракоїда.

Підлопатковий м'яз, крім вищезазначених випадків, є типовим для більшості досліджених видів птахів.

Типові точки фіксації і диференціацію має і дельтоподібний м'яз. Однак у гагароподібних серед м'язів плечового суглоба дельтоподібний м'яз є найбільш розвинутим. У пеліканоподібних він частково диференційований на два пласти – поверхневий та глибокий. Проте у фламінго- та горбцеподібних спостерігається диференціація цього м'яза на дві голівки, одна з яких закінчується у ділянці дельтоподібного гребеня, а інша – у ділянці латеральної поверхні, у фламінго- середньої, а у горбцеподібних дистальної частини плечової кістки. У ділянці проксимальної частини цього м'яза у пелікано-, фламінго-, соколо-, деяких журавле- (журавель антигона) та деяких горбцеподібних від нього відходить сухожилна ніжка, що йде до середньої частини латеральної поверхні лопатки. У пелікано- та деяких гусеподібних від середньої частини зазначеного сухожилка відходить сухожилна ніжка до сухожилка лопатко-триголового м'яза, а від дистальної частини м'яза відходить сухожилна ніжка до м'язового черевця лопатко-триголового м'яза.

Малий дельтоподібний м'яз притаманний далеко не всім дослідженим видам птахів. В наших дослідженнях цей м'яз було виявлено у пелікано-, деяких гусе-, куро-, журавле-, а також у всіх сивко-, папуго- та стрижеподібних. Однак у пеліканоподібних малий дельтоподібний м'яз чітко диференційований на дві голівки – лопаткову та коракоїдну. Слід зазначити, що лопаткова голівка диференційована на два пласти – поверхневий та глибокий. Необхідно відмітити і те, що диференціація лопаткової голівки малого дельтоподібного м'яза на пласти є настільки чіткою і повною, що глибокий пласт може бути названий глибокою голівкою малого дельтоподібного м'яза. Від медіальної поверхні коракоїдної голівки відходить сухожилна ніжка до капсули плечового суглоба. Слід зазначити, що подібна диференціація малого дельтоподібного м'яза спостерігається і у деяких куроподібних (фазан).

Коракоїдно-плечовий м'яз поділяються на передній та задній, що здебільшого мають типові точки фіксації та диференціацію. Однак, пелікано-, лелеко-, більшості гусе- та деяким журавлеподібним притаманний лише один недиференційований коракоїдно-плечовий м'яз. У фламінгоподібних передній коракоїдно-плечовий м'яз диференційований на дві голівки – коротку або коракоїдну та довгу або грудну. Слід зазначити, що у журавля антигони та досліджених дятлоподібних коракоїдно-плечові м'язи відсутні.

Ключично-плечовий м'яз виявлено лише у гагаро-, пірникозо- фламінго-, деяких гусе- та куроподібних.

До м'язів ліктьового суглоба у досліджених птахів належать: коракоїдно-променеви́й, лопатко-триголовий, латеральний та медіальний плече-триголові, пропатагiальний, та ключично-пропатагiальний м'язи.

Коракоїдно-променеви́й м'яз здебільшого типовий. Однак, у гагароподібних він має коротке м'язове черевце та довгі сухожилки. У ділянці дельтоподібного гребеня плечової кістки його м'язове черевце слабо диференційоване від плечового м'яза. У пірникозо- та сивкоподібних, цей м'яз диференційований на дві голівки, що мають спільний початок на коракоїді і чітко диференційовані між собою. У пірникозоподібних одна з голівок у ділянці проксимальної третини передпліччя переходить у поверхневу фасцію передпліччя. У сивкоподібних одна з голівок є двочеревцевою. У пелікано-, лелеко- та гусеподібних цей м'яз диференційований на дві ніжки. У пеліканоподібних одна з ніжок фіксується, крім коракоїда, ще й до латерального горба плечової кістки, а у більшості лелеко- та гусеподібних – тільки до латерального горба плечової кістки. У деяких лелеко- та гусеподібних цей м'яз теж диференційований на дві ніжки, але не у проксимальній, а у дистальній частині м'яза. Ці ніжки закінчуються на медіальних поверхнях проксимальних кінців ліктьової та променевої кісток. Крім того, у гусе- та деяких куро- і журавлеподібних на рівні дельтоподібного гребеня від м'яза відходить пропатагiальна м'язова порція, що сухожилно сполучається з еластичним пропатагiальним сухожилком. У соколо- та деяких журавлеподібних цей м'яз має додатковий сухожилок, що фіксується до медіальної поверхні плечової кістки.

Лопатко-триголовий м'яз у птахів здебільшого має типові точки фіксації. Однак у пелікано-, лелеко-, гусе-, деяких журавле- та сивкоподібних від проксимальної частини м'яза відходить сухожилна, або лопаткова ніжка, що йде до дорсального краю середньої частини лопатки. У гагаро-, лелеко-, фламінго-, гусе-, деяких соколо-, журавле-, сивко- та стрижеподібних він, крім лопатки, сухожилною, або плечовою ніжкою, фіксується і до проксимальної частини латеральної поверхні плечової кістки. У деяких гусе-, та журавлеподібних є ще й додаткова сухожилна ніжка, що фіксується до капсули плечового суглоба. У деяких соколоподібних дистальна частина лопатко-триголового м'яза диференціюється на дві ніжки – ліктьову та апоневротично-пропатагiальну. Ліктьова ніжка фіксується до ліктьового горба, а апоневротично-пропатагiальна являє собою єдине ціле з малим пропатагiальним сухожилком та частково переходить у поверхневу фасцію передпліччя.

Стосовно плече-триголових м'язів слід зазначити, що вони характеризуються певною специфічністю диференціації. Так, у одних випадках може бути наявним і латеральний, і медіальний плече-триголові м'язи, в других – лише медіальний, а в третіх – один, не диференційований плече-триголовий м'яз. Однак у кожному конкретному випадку можуть бути свої варіанти. У гагаро-, пелікано-, гусе-, деяких соколо-, куро-, папуго- і сово-, та горобцеподібних є один плече-триголовий м'яз. Проксимальна частина цього м'яза чітко диференційована на латеральну та медіальну ніжки, що беруть

початок від пневматичної ямки та медіальної поверхні шийки плечової кістки. Закінчується м'яз сухожильно в ділянці ліктьового горба ліктьової кістки. Слід зазначити, що у деяких гусе-, соколо-, куро-, папуго-, сово-, а також у сивкоподібних початок плече-триголового м'яза диференційований не на дві, а на три голівки – латеральну, медіальну та середню, котра починається у пневматичній ямці плечової кістки. Необхідно відмітити і те, що у деяких із досліджених совоподібних спостерігається часткова осифікація внутрішнього апоневроза та кінцевого сухожилка плече-триголового м'яза. Зокрема, у сірої неяситі ця осифікація спостерігається у дистальній частині м'яза, а у вухатої сови – у проксимальній.

У пірникозо-, лелеко-, фламінго-, деяких соколо- (яструби), журавле- та стрижеподібних є один медіальний плече-триголовий м'яз, що починається від медіального горба та медіальної поверхні шийки лопатки і закінчується, на ліктьовому горбі ліктьової кістки. Слід зазначити, що дослідженим дятлоподібним притаманні і латеральний, і медіальний плече-триголові м'язи. Латеральний плече-триголовий у дятла починається м'язово у ділянці шийки лопатки поруч з лопатко-триголовим м'язом. Проте у тукана цей м'яз починається теж м'язово, але на капсулі плечового суглоба і голівці плечової кістки. Закінчується м'яз у обох видів на ліктьовому горбі ліктьової кістки. Медіальний плече-триголовий м'яз теж має відмінності у досліджених видів. Зокрема, у дятла він починається м'язово-сухожильно, але не на плечовій кістці, як у переважної більшості досліджених видів птахів, а на вентральному краї шийки лопатки.

Пропатагіальний м'яз або напружувач літальної перетинки, зазвичай починається від проксимального кінця вилокки, коракоїда та дельтоподібного гребеня плечової кістки. У лелеко- та дятлоподібних у ділянці переходу його м'язового черевця у сухожилок він не віддиференційований від пропатагіального сухожилка грудного м'яза. У гагаро-, пелікано-, лелеко-, гусе-, соколо-, куро-, журавле-, сивко-, сово-, стриже-, дятло- та деяких горобцеподібних (омелюх) в ділянці дельтоподібного гребеня пропатагіальний м'яз розгалужується на два сухожилки – довгий та короткий. Довгий сухожилок, що у своїй середній частині для забезпечення розтягнення літальної перетинки містить еластичне (гумоподібне) утворення, закінчується здебільшого в ділянці зап'ястка. Однак, у лелекоподібних цей сухожилок за еластичним (гумоподібним) утворенням розгалужується ще на два сухожилки, що йдуть до сухожилка променевого розгинача зап'ястка і закінчуються на дистальному кінці променевої кістки. У совоподібних довгий сухожилок у ділянці фіксації до зап'ястка, осифікується і формує своєрідний кістковий важіль. Короткий сухожилок пропатагіального м'яза здебільшого закінчується в ділянці проксимального кінця латеральної поверхні ліктьової кістки. Слід зазначити, що цей сухожилок у лелекоподібних дещо вище рівня ліктьового суглоба розділений на дві ніжки, що йдуть до променевого розгинача зап'ястка і закінчуються в ділянці середньої третини променевої кістки. У гусеподібних, на відміну від інших досліджених птахів, він закінчується на дистальному кінці латеральної поверхні плечової кістки, де переходить у поверхневу фасцію

передпліччя. У фламінго-, папуго- та деяких горобцеподібних (крук, грак) пропатогіальний м'яз чітко диференційований на коракоїдно- та лопатко-пропатогіальну частини, що починаються від коракоїда та краніального кінця лопатки і характеризуються складною системою розгалуження сухожилків. У пірникозоподібних пропатогіальний м'яз має типовий початок, однак також характеризується складною системою галуження сухожилків.

Слід зазначити, що всі викладені вище особливості будови м'язів, що діють на плечовий суглоб птахів описано вперше. Необхідно відмітити і те, що, з досліджених видів, лише у чорного стрижа вперше виявлено ключично-пропатогіальний м'яз. Цей м'яз починається м'язово на латеральній поверхні проксимальної половини вилочки і переходить у сухожилок, що на рівні ліктьового суглоба переходить у сухожилок, пропатогіального м'яза, який закінчується в ділянці зап'ястка.

Слід зазначити, що м'язи плечового суглоба у досліджених представників класу птахів, маючи здебільшого подібні точки фіксації можуть суттєво відрізнитися за ступенем розвитку. Аналіз показує, що м'язи плечового пояса є здебільшого слаборозвинутими. Однак, грудний та надкоракоїдний м'язи, що теж належать до цієї групи і є головними м'язами польоту, мають значний розвиток, оскільки грудний м'яз опускає, а надкоракоїдний – піднімає крило під час польоту. Слід зазначити, що розвиток грудного м'яза значно перевищує розвиток надкоракоїдного. У наших дослідженнях ця різниця коливається від 2,6 у кам'яної куріпки до 28,7 разів у канюка.

У групі м'язів плечового та ліктьового суглобів немає м'язів, які у кожному конкретному випадку повинні бути обов'язково більшими або меншими. Немає чіткої стабільності і у розвитку м'язових груп цих суглобів. Разом з тим, у більшості досліджених видів птахів, група м'язів ліктьового суглоба є більш розвинутою ніж плечового. Ми вважаємо, що це обумовлено функціональними навантаженнями як наслідок пристосування до певного типу, швидкості і тривалості польоту.

ВИСНОВКИ

У дисертації наведено теоретичне узагальнення щодо біоморфології скелетних та м'язових компонентів плечового суглоба птахів, які характеризуються різними типами, швидкістю і тривалістю польоту, що дозволяє провести аналіз концептуальних положень не лише філогенезу м'язово-скелетних компонентів суглоба, але й процесів їх диференціації та трансформації.

1. У більшості досліджених птахів, крім безкільових, ключиці трансформуються у єдину структуру та утворюють здебільшого V-подібної форми вилочку. У безкільових вони або відсутні (нанду, звичайний ківі), або зберігають самостійність (ему), або ж разом із лопаткою та коракоїдом формують єдину кісткову структуру. Лопатка являє собою видовжену, вузьку, шаблеподібної форми кістку, значно розширену каудально у пінгвіноподібних, що, у свою чергу, створює додаткову площу для фіксації потужних м'язів.

Коракоїди являють собою масивні стовпоподібні кістки, що слугують опорою плечового суглоба.

2. Крила птахів повністю звільнені від будь-яких опорних функцій, їх роль, здебільшого, зводиться до польоту, що накладає свої відбитки на ступінь розвитку плечової кістки, як складової плечового суглоба. Найдовша плечова кістка, відносно загальної довжини скелету крила, виявлена у звичайного ківі (66,3 %), а найкоротша – у чорного стрижа (17,4 %). Це вказує на те, що чим довша плечова кістка, тим менше пристосованість до польоту. Голівка плечової кістки здебільшого має приплюснуту форму, що суттєво обмежує обертальні рухи у плечовому суглобі та забезпечує стабілізацію крила в польоті.

3. Ластоподібна грудна кінцівка, а також особливості будови скелетних структур плечового суглоба пінгвіноподібних (сплюснута плечова кістка, каудально розширена лопатка, потужні коракоїди та вилочка) спричинені дією підвищених функціональних навантажень, що виникли як наслідок пристосування до виконання гребних функцій крилом під час швидкого підводного плавання на великих глибинах.

4. Виявлені у деяких видів птахів потовщення компактної речовини латерального чи медіального боків плечової кістки, коракоїда та вилочки, а також дорсального чи вентрального країв лопатки, на нашу думку, обумовлені різними типами польоту та відповідними функціональними навантаженнями, що, у свою чергу, викликає необхідність зміцнення зазначених структур з того чи іншого боку. Абсолютно або практично однакова товщина компактної речовини латерального і медіального боків скелетних складових плечового суглоба свідчить про рівномірний розподіл функціональних навантажень.

5. Встановлені особливості внутрішньої будови скелетних структур плечового суглоба (товщина компактної речовини, наявність різних типів галуження трабекул) залежать виключно від впливу на них більшого або меншого функціонального навантаження, що обумовлено пристосуванням до певного типу польоту, його швидкості та тривалості.

6. Наявність більшого або меншого ступеня розвитку компактної та губчастої речовин в тій або іншій частині скелетних складових плечового суглоба обумовлені впливом певних функціональних навантажень, що залежать від типу польоту його швидкості і тривалості. Різні типи галуження трабекул та наявність поодиноких трабекулярних балок у різних ділянках плечової кістки та коракоїда є своєрідними допоміжними ребрами жорсткості, що забезпечують міцність кістки. Чим щільніше галуження трабекул у тій або іншій ділянці, тим вище функціональне навантаження на ці ділянки.

7. Комп'ютерно-томографічними дослідженнями встановлено, що кісткові структури плечового суглоба складаються з кісткових кілець міомероподібної форми, які ми називаємо кільцевими остеомерами. Ці остеомери поділяються на тверді і м'які, що чергуються між собою. Розташування трабекул у плечовій кістці у деяких видів птахів має «ялинкоподібну» орієнтацію із проксимально та дистально спрямованою «верхівкою», що обумовлено переважаючим напрямом дії функціональних навантажень.

8. Плечовий суглоб птахів є багатовісним суглобом, рухи в якому забезпечують не лише м'язи власне плечового суглоба, але й м'язи плечового пояса та деякі м'язи ліктьового суглоба. Головними м'язами польоту птахів є м'язи плечового пояса, зокрема грудний, що опускає крило та надкоракіодний, що його піднімає. Це підтверджується як точками фіксації, так і ступенем їх розвитку.

9. Кількість м'язів, що діють на плечовий суглоб птахів, ступінь їх розвитку і диференціації є різними, що обумовлено особливостями функціонування крила під час польоту, а у водоплавних птахів – і особливостями підводного плавання з використанням крил.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

Проведені дослідження дають змогу зрозуміти процес становлення плечового суглоба птахів, зокрема його скелетних, сполучнотканинних та м'язових структур, що діють на нього і формувалися внаслідок біоморфологічних адаптацій до певного типу швидкості і тривалості польоту у середовищі існування та під безперервним впливом функціональних навантажень на суглоб. Зазначене є важливим аспектом під час проведення наукових досліджень подібного плану.

Результати проведених досліджень можуть бути використані під час написання навчальної літератури та наукових публікацій з ветеринарного, біологічного та інших напрямів, а також використані під час лекційних курсів з анатомії тварин.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України:

1. Мельник О. О. Стан і перспективи вивчення біоморфології плечового суглоба птахів / **О. О. Мельник**, В. К. Костюк // Науково-технічний бюлетень Інституту біології тварин. – 2013. – № 1–2. – Вип. 14. – С. 386–392. *(Здобувач самостійно провів дослідження та узагальнення отриманих даних).*

2. Мельник О. О. Біоморфологія м'язів плечового суглоба звичайного канюка / О. О. Мельник // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. – 2013. – Вип. 188. – Ч. 2. – С. 44–50.

3. Мельник О. О. Біоморфологічні особливості м'язів, що діють на плечовий суглоб деяких представників родини чаплевих / О. О. Мельник // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології ім. С. З. Гжицького. – 2015 – Ч. 2. – С. 119–124.

Статті у наукових фахових виданнях України,

включених до міжнародної наукометричної бази даних:

4. Мельник О. О. Біоморфологічні Особливості м'язів польоту деяких гусеподібних / О. О. Мельник // Науковий вісник Національного університету

біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. – 2014. – Вип. 201. – Ч. 1. – С. 119–123.

5. Мельник О. О. Біоморфологічні особливості м'язів що діють на плечовий суглоб рожевого фламінго / О. О. Мельник // Вісник Сумського національного аграрного університету. – 2015. – Вип. 7 (37). – С. 54–58.

6. Мельник О. О. Біоморфологія скелета плечового суглобу журавлеподібних / О. О. Мельник // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. – 2015. – Вип. 217. – Ч. 1. – С. 116–120.

Стаття у науковому виданні іншої держави

7. Мельник А. О. О биоморфологии структурных элементов плечевого сустава птиц / А. О. Мельник // Descrierea CIP Națională a Cărții, Universitatea Agrară de Stat din Moldova. Lucrări științifice / Univer. Agrară de tat din Moldova, Fac. De Medicină Veterinară. – 2013. – P. 151–155

Стаття у науковому виданні іншої держави,

включеному до міжнародної наукометричної бази даних

8. Мельник А. О. Биоморфология мышц, действующих на плечевой сустав розового пеликана / А. О. Мельник // Иппология и ветеринария. – 2015. – Вып. 2 (16). – С. 52–58.

Тези наукових доповідей:

9. Мельник О. О. Біоморфологія м'язів плечового суглобу деяких представників роду канюків / О. О. Мельник // Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XII Міжнародна науково-практична конференція. – тези доповіді. – К.: ПП «Дірект Лайн», 2013. – С. 34–36.

10. Alexey O. Melnyk. About Biomorphology of Birds Shoulder joint / Alexey O. Melnyk // Contribution of the Scientific Research to Veterinary Medicine Progress: Annual Symposium Faculty of Veterinary Medicine. – Bucharest, November 21–22, 2013. – P. 293–294.

11. Мельник А. О. Биоморфология мышц полёта некоторых представителей отряда соколообразные / А. О. Мельник // Современные достижения ветеринарной медицины и биологии в сельскохозяйственное производство: II Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, 21–22 февраля 2014 года, Уфа Башкирский ГАУ: тезисы доклада: – Уфа, 2014. – С. 244–246.

12. Melnyk O. O. Morphology of the Pectoral Girdle of Some Paddlefish and Sturgeons / **O. O. Melnyk, S. Tomasz** // Anatomia, Histologia, Embryologia. Special Issue: Proceedings of the XXXth Congress of the European Association of Veterinary Anatomists, Cluj-Napoca, Romania, July 23–26, 2014 – V. 43. – P. 64. *(Здобувач провів дослідження та підготував матеріали до друку).*

13. Костюк В. К. Біоморфологічні особливості м'язів польоту деяких дятлоподібних / В. К. Костюк, **О. О. Мельник** // Проблеми ветеринарної

медицини, якості і безпеки продукції тваринництва: XIII Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів присвяченої 20-річчю набуття університетом статусу національного: тези доповіді. – К.: НУБіП України, 2014. – С. 33–34. *(Здобувач провів дослідження та підготував матеріали до друку).*

14. Мельник О. О. Біоморфологічні особливості м'язів польоту деяких журавлеподібних / О. О. Мельник // Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XIV Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів присвячена 95-річчю факультету ветеринарної медицини, 21–22 травня 2015 року: тези доповіді. – К.: НУБіП України, 2015. – С. 54–56.

15. Melnyk Oleg P. Flight muscles of birds / Melnyk Oleg P., **Melnyk Oleksij O.** // XXXI Congres of the Polish Anatomical Society. – Warszawa, WUM, 25–27 June, 2015. – P. 49. *(Здобувач провів дослідження та підготував матеріал до друку).*

АНОТАЦІЯ

Мельник О. О. Біоморфологія м'язово-скелетних структур плечового суглоба птахів. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата ветеринарних наук за спеціальністю 16.00.02 – патологія, онкологія і морфологія тварин. – Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, 2016.

У дисертаційній роботі за допомогою остеологічних, остеометричних та рентгенологічних і комп'ютерно-томографічних досліджень скелетних та м'язових складових плечового суглоба птахів наведено дані щодо особливостей їх будови у 91 виду класу птахів, які відносяться до 22 рядів.

Встановлено видові особливості будови, а також остеометричні характеристики плечової кістки, коракоїда, лопатки та вилочки. Виявлено, що плечова кістка є найдовшою, відносно загальної довжини скелету крила, у звичайного ківі (66,3 %), а найкоротшою у чорного стрижа (17,4 %), що доводить – чим довша плечова кістка, тим менша пристосованість до польоту. Голівка плечової кістки має приплюснуту форму, що суттєво обмежує обертальні рухи у плечовому суглобі та забезпечує стабілізацію крила у польоті.

Встановлено, що скелетні структури плечового суглоба пінгвіноподібних: сплюснута плечова кістка, каудально розширена лопатка, потужний коракоїд та вилочка спричинені дією підвищених функціональних навантажень, що виникли як наслідок пристосування до виконання гребних функцій крилом під час швидкого підводного плавання. Встановлено, що потовщення компактної речовини скелетних структур навантаженнями, що, у свою чергу, викликає необхідність зміцнення зазначених структур.

Доведено, що внутрішня будова скелетних структур плечового суглоба залежить виключно від впливу на них певних функціональних навантажень, що

залежать від типу польоту, його швидкості та тривалості. Комп'ютерно-томографічними дослідженнями встановлено, що кісткові структури плечового суглоба складаються з кісткових кілець, які мають міомероподібну форму. Ці остеомери поділяються на тверді і м'які, що чергуються між собою.

Встановлено, що кількість м'язів, які діють на плечовий суглоб птахів, ступінь їх розвитку і диференціації є різними, що обумовлено особливостями функціонування крила під час польоту, а у водоплавних птахів – особливостями підводного плавання з використанням крил.

Ключові слова: біоморфологія, плечовий суглоб, птахи, м'язи польоту, м'язи плечового суглоба.

АНОТАЦІЯ

Мельник А. О. Біоморфологія м'язово-скелетних структур плечевого суглоба птахів. – На правах рукопису.

Дисертація на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук по специальности 16.00.02 – патология, онкология и морфология животных. – Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев, 2016.

В диссертационной работе с помощью остеологических, остеометрических, рентгенологических и компьютерно-томографических исследований скелетных и мышечных составляющих плечевого сустава птиц приведены данные относительно особенностей их строения у 91 вида класса птиц, относящихся к 22 рядам. Установлены видовые особенности строения, а также остеометрические характеристики плечевой кости, коракоида, лопатки и вилочки. Среди видовых особенностей следует отметить, что у большинства исследованных птиц, кроме безкилевых, ключицы трансформируются в единую структуру и формируют V-образной формы вилочку. У безкилевых эти вилочки либо отсутствуют (нанду, обыкновенный киви), либо сохраняют самостоятельность (эму), либо же вместе с лопаткой и коракоидом формируют единую костную структуру (африканский страус). Лопатка представляет собой вытянутую, саблеобразной формы кость, значительно расширенную каудально у пингвинообразных, что, в свою очередь, создает дополнительную площадь для фиксации мощных мышц. Коракоиды представляют собой массивные столбообразные кости, которые служат опорой плечевого сустава.

Остеометрическими методами исследований установлено, что плечевая кость является самой длинной, относительно общей длины скелета крыла, у обыкновенного киви (66,3 %), являющегося нелетающей птицей, а наиболее короткой у высоколетной птицы – черного стрижа (17,4 %), что убедительно доказывает – чем длиннее плечевая кость, тем меньше приспособленность к полету в плоть до его отсутствия. Головка плечевой кости, в основном имеет несколько приплюснутую форму, что существенно ограничивает вращательные движения в плечевом суставе и тем самым обеспечивает стабилизацию крыла в полете. Проведенными исследованиями установлено, что ластообразная грудная конечность, а также особенности строения скелетных структур плечевого сустава пингвинообразных, а именно: сильно сплюснутая плечевая

кость, значительно расширенная каудально лопатка, мощный коракоид и расширенная проксимально вилочка обусловлены действием повышенных функциональных нагрузок в гравитационном поле Земли, возникших как следствие приспособления к выполнению гребных функций крылом во время быстрого подводного плавания и на больших глубинах.

Обнаруженные нами, методом плоской рентгенографии, у некоторых видов птиц утолщения компактного вещества с той или иной стороны скелетных структур плечевого сустава обусловлены различными типами полета и соответствующими функциональными нагрузками, что, в свою очередь, вызывает необходимость усиления указанных структур. Абсолютно или практически одинаковая толщина компактного вещества, с той или иной стороны, скелетных составляющих плечевого сустава свидетельствует о равномерном распределении функциональных нагрузок. Доказано, что внутреннее строение скелетных структур плечевого сустава (толщина компактного вещества, наличие тех или иных типов ветвления трабекул) зависит исключительно от действия на них определенных функциональных нагрузок, зависящих от типа полета, его скорости и продолжительности. Наличие большей или меньшей степени развития компактного и губчатого вещества в той или иной части скелетных составляющих плечевого сустава обусловлены влиянием определенных функциональных нагрузок, что зависят от типа полета его скорости и продолжительности. Различные типы ветвления трабекул и наличие одиночных трабекулярных балок в различных участках плечевой кости и коракоида являются своеобразными дополнительными ребрами жёсткости, которые обеспечивают крепость кости. Чем плотнее ветвление трабекул в том или ином участке, тем выше функциональные нагрузки на эти участки.

Впервые компьютерно-томографическими исследованиями установлено, что костные структуры плечевого сустава состоят из костных колец, имеющих миомеробразную форму. Эти кольцевые остеомеры делятся на твердые и мягкие, чередующиеся между собой. Кроме того, впервые описанные нами остеомеры, налегают друг на друга. Это, в свою очередь, обеспечивает необходимую прочность, гибкость и амортизацию кости как органа, несущего определенные статические нагрузки. Благодаря компьютерно-томографическим исследованиям было установлено, что расположение трабекул в плечевой кости у некоторых видов птиц имеет «елочкоподобную» ориентацию с проксимально и дистальна направленными вершинами, что, в свою очередь, обусловлено преобладающим действием функциональных нагрузок.

Плечевой сустав птиц является многоосным и сложным суставом, движения в котором обеспечивают не только мышцы собственно плечевого сустава, но и мышцы плечевого пояса и некоторые мышцы локтевого сустава. Главными мышцами полета являются мышцы плечевого пояса, в частности грудная мышца, что опускает крыло и надкоракоидная – которая его поднимает. Это подтверждается как точками фиксации, так и степенью их развития. Следует отметить, что опускание крыла во время полета требует больших усилий нежели его подъем. Методом анатомического

препарирования установлено, что количество мышц, тем или иным образом действующих на плечевой сустав птиц, степень их развития и дифференциации различны, что обусловлено особенностями функционирования крыла во время полета, а у водоплавающих птиц – и особенностями подводного плавания с использованием крыльев.

Ключевые слова: биоморфология, плечевой сустав, птицы, мышцы полета, мышцы плечевого сустава.

ANNOTATION

Melnyk O. O. Biomorphology of the musculoskeletal structures of shoulder girdle of birds. – The Manuscript.

Dissertation for obtaining the academic degree of candidate of veterinary sciences, specialty 16.00.02 – pathology, oncology and morphology of animals. – National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, 2016.

In the dissertation, with a help of osteological, osteometrical, radiographic and computed tomographic studies, data about structural features of skeletal and muscle components of shoulder joint of birds that belong to 91 species 22 orders of class of birds are given.

Specific structural features as well as osteometrical characteristics of humerus, coracoid, scapula and furcula were established. It was found that relatively to the total length of the skeleton of wing the humerus is the longest in kiwi (66.3 %) that is a flightless bird and the shortest in black swifts (17.4 %) which is a high flight bird. This fact clearly shows that the longer humerus is the less fitness for flight a bird has. Humeral head has mostly flattened shape that substantially limits rotational movements of the shoulder joint and stabilizes the wings during flight.

It was found that skeletal structures of the shoulder joint of Sphenisciformes, namely flattened humerus, caudally expanded scapula, mighty coracoid and furcula, were caused by the influence of increased functional loads that have arisen as a result of adaptation for performing rowing functions of wing during fast diving at great depths. It was established that the thickening of compact substance of both sides of skeletal structures of the shoulder joint are caused by different types of flight and relevant functional loads, which in turn necessitates strengthening of these structures.

It was proved that the internal structure of skeletal structures of shoulder joint (thickness of compact substance, presence of different types of trabeculae branching) depends only on certain functional loads that influence on them that depends on the type of flight, its speed and duration. Computed tomographic studies showed that bony structures of the shoulder joint consists of bony rings that have myomere-like shape. These osteomers are divided into firm and soft that alternate each other.

It was established that the amount of muscles that act on the shoulder joint of birds, their degree of development and differentiation are different due to the peculiarities of functioning of wing during flight, and in waterfowl due to features of diving with the use of wings.

Key words: biomorphology, shoulder joint, birds, flight muscles, muscles of the shoulder joint.