

MILYEN A TEHERBÍRÓ, DE KÖNNYŰ CSÖVES CSONT SZERKEZETE?

A biomechanikai optimum vizsgálata állati és emberi végtagcsontokon

Horváth Gábor, Suhai Bence, Bernáth Balázs, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Fizika Tanszék
Gerics Balázs, Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Anatómiai és Szövetani Tanszék
Csorba Gábor, Magyar Természettudományi Múzeum, Állattár
Gasparik Mihály, Magyar Természettudományi Múzeum, Föld- és Őslénytár
Évinger Sándor, Pap Ildikó, Magyar Természettudományi Múzeum, Embertani Tár

Milyen a biomechanikailag optimális végtagcsont?

A gerincesek végtagjainak vázát belül üreges, központi üregében többnyire velőt tartalmazó, hosszú csöves csontok alkotják, amelyeknek bizonyos határokon belül például hajlítási és csavarási igénybevételeket is egyaránt ki kell bírniuk. E kívánalom a csontok robusztussága irányában hat. Ugyanakkor mozgáskor a végtagokat minden lépéskor periodikusan föl kell gyorsítani, majd le kell lassítani, s mindez annál nagyobb izommunkát követel, minél nagyobb a végtagok tömege. A minél kisebb izommunkával történő mozgás igénye a csontok könnyűsége irányában hat, amit jól példáz az is, hogy a mozgáskor nagyobb sebességű, vagyis a test hossz tengelyétől távolabb eső, hosszú végtagcsontok könnyebbek, vékonyabbak a kisebb sebességű, a hossz tengelyhez közelebb eső csontoknál. Az evolúció során e két ellentétes hatás határozta meg a csontok alakjának és tömegének optimumát. Az a csontszerkezet az optimális, amely a lehető legkisebb anyagfőlhasználás mellett a lehető legnagyobb szilárdságot biztosítja a mechanikai igénybevételekkel szemben.

A csöves csontok egyik jellemző geometriai paramétere a belső és külső átmérőjük K hányadosa ($0 \leq K < 1$) és az ebből származtatott $V = 1 - K$ relatív falvastagság. Biomechanikai optimalizációval négy eltérő optimum származtatható K -ra [1–7]: Ha a minimális tömegű csontnak meghajlásokat kell elviselnie, akkor K optimális értéke

$$K_b = \sqrt{1 - \frac{\rho_v}{\rho_c}} \equiv \sqrt{1 - Q}, \quad Q = \frac{\rho_v}{\rho_c}, \quad (1)$$

ahol ρ_c a csont sűrűsége, ρ_v pedig a belsejében levő velőé. Ha a minimális tömegű csont éppen a felületi rétege elszakadásának vagy összeroppanásának határáig hajolhat meg, akkor K optimális értéke

$$K_{sz} = \sqrt{\frac{2 - \sqrt{1 - 3Q^2 + 6Q}}{1 - Q}}. \quad (2)$$

Ha a minimális tömegű csont nem törhet el, akkor K optimuma:

$$K_t = 1 - Q. \quad (3)$$

1. táblázat

A csöves velős csont belső és külső átmérője K hányadosának optimális értékei $Q = Q_1 = 0,5$ és $Q_2 = 0,44$ esetén, ahol Q a velő ρ_v és a csont ρ_c sűrűségének aránya

$Q_1 = 0,5$	$K_{sz1} = 0,63$	$K_{h1} = 0,71$	$K_{i1} = 0,50$	$K_{ü1} = 0,52$
$Q_2 = 0,44$	$K_{sz2} = 0,67$	$K_{h2} = 0,75$	$K_{i2} = 0,56$	$K_{ü2} = 0,55$

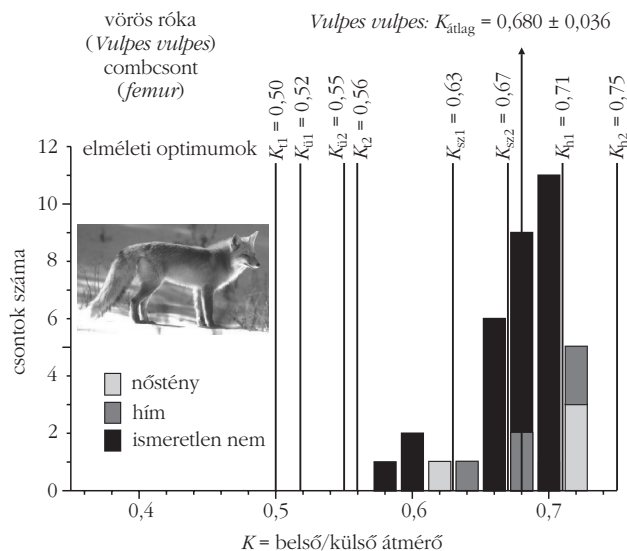
Ha a minimális tömegű csontnak a talajhoz való ütődést kell sérülés nélkül elviselnie, akkor K optimuma:

$$K_{ii} = \sqrt{\frac{1 - \sqrt{2Q - Q^2}}{1 - Q}} \quad (4)$$

K e négy optimuma kizárólag a $Q = \rho_v / \rho_c$ aránytól függ. Állatokban Q értékét eddig csak két esetben mérték [3, 6]: $Q_1 = 0,5$ vagy $Q_2 = 0,44$. Az 1. táblázat a K_h , K_{sz} , K_i és $K_{ü}$ optimumok értékeit tartalmazza $Q = Q_1$ és Q_2 esetén. Az emberi cortikális csont sűrűsége 1700 és 2100 kg/m³ között változik, míg a sárga (gyakorlatilag zsírból álló) velőé 930 kg/m³ körüli [8, 9].

Hogy ellenőrizzék elméletük helyességét, Alexander és Currey [2, 3, 6] megmérték 70 állatfaj 240 csöves csontjának K -értékét. Azt találták, hogy K 0,4 és 0,8 között változik fajtól függően. E mérések azonban fizikus szempontból hibásak voltak, mert sokszor egy adott faj bizonyos csonttípusának csak egyetlen példányán történt K mérése, a különböző fajok csontjainak K -értékeit pedig gyakran eltérő módszerrel regisztrálták, miáltal az adathalmaz statisztikailag inhomogén volt. E vizsgálatokból arra a végkövetkeztetésre jutottak [3–5], hogy a gerincek végtagscsontjai biomechanikailag optimális szerkezetűek. Így vált az irodalomban széles körben elfogadottá az a nézet, miszerint az állatok csöves csontjainak $V = 1 - K$ relatív falvastagsága az evolúció során úgy alakult,

1. ábra. 36 róka- (*Vulpes vulpes*) combcsonton (*femur*) mért átlagos K -értékek, ahol K a csont belső és külső átmérőjének hányadosa. Az átlag a csontok kaudális és mediális nézetből készített röntgenfelvételeinek számítógépes kiértékelésével kapott két, közel azonos K -érték számtani közepe. A függőleges nyíl K átlagértékét mutatja, míg a függőleges vonalak K 1. táblázatbeli nyolc különböző optimumát szemléltetik.



hogy a csont teljes tömege (amibe beleértendő a velő is) minimális legyen adott mechanikai terhelés elviselése mellett. Történt mindez annak ellenére, hogy a $K(Q)$ elméleti optimumokat meghatározó Q kontroll-paraméternek, azaz a velő- és csontsűrűség hányadosának pontos értéke és esetleges fajon belüli vagy fajok közötti változékonysága máig sem ismert. De még ha ismert is lenne Q egy adott fajban, a faj csöves csontjai relatív falvastagságának biomechanikai optimalizációját csakis K kis fajon belüli szórásával lehetne bizonyítani. Azonban minden korábbi vizsgálatban ismeretlen volt K szórása az említett módszertani hiányosság következtében.

A fentiek miatt szükségesnek láttuk a csöves csontok optimális szerkezetéről széles körben elterjedt vélekedés [1–3] alapos ellenőrzését és kísérleti fölülvizsgálatát [7, 10–13]. Ezért kifejlesztettünk egy számítógépes programcsomagot, amellyel a csöves csontokról készített röntgenfelvételek kiértékelését követően meghatározható az adott csonttípus K -paraméterének, illetve $V = 1 - K$ relatív falvastagságának átlaga és szórása a csontok hossza mentén. E kiértékelő programcsomag segítségével nagyszámú csontmintán végezhetjük el a falvastagságméréseket a korábbinál nagyobb pontossággal, miáltal ellenőrizhettük a falvastagság biomechanikai optimumainak elméleti jóslatait. A továbbiakban röviden beszámolunk a rókák (*Vulpes vulpes*), varjak (*Corvus corone cornix*), szarkák (*Pica pica*) és emberi múmiák csöves csontjain végzett vizsgálataink eredményeiről.

Rókacsontok

Az 1. ábra a vörös róka (*Vulpes vulpes*) combcsontjain mért K -értékek gyakoriságát mutatja, ahol K a csontok kaudális és mediális nézetből készített röntgenfelvételeinek számítógépes kiértékelésével kapott két, közel azonos K -érték számtani közepe [11]. Látható, hogy a vizsgált rókacsontok között számos olyan is akadt, amelyek K -értéke pontosan egyezett az 1. táblázatbeli K_{sz1} , K_{sz2} és K_{h1} optimumok valamelyikével. Ez jól demonstrálja, hogy miért nem lehet eldönteni egy csöves csont biomechanikai optimalizációjának mértékét és mikéntjét, ha csak egyetlen csont K -paraméterét méri meg, mint tették a korábbi vizsgálatokban. Ugyanakkor olyan rókacsontok, amelyek K -értéke megközelítette volna az 1. táblázatbeli K_{i1} , K_{i2} , $K_{ü1}$, $K_{ü2}$ optimumok valamelyikét, nem fordultak elő. Ezek szerint a vörös róka combcsontjai úgy optimalizáltak, hogy minimális tömegük mellett vagy a szakadási/összeroppanási, vagy pedig a hajlítási terheléseket képesek elviselni. A rókacsontok K -értékének minimuma, maximuma, átlaga és szórása rendre $K_{\min} = 0,59$, $K_{\max} = 0,74$, $K_{\text{átlag}} = 0,681$ és $\sigma_K = 0,036$ -nak adódott. Mivel azon rókáknak a kora és neme, amelyekből a csontok származtak, sokszor ismeretlen volt, K kortól és/vagy nemtől való esetleges függését nem lehetett megállapítani.

Mivel a velő és csont sűrűségének Q hányadosa a rókában sem ismert, ezért kiszámítottuk azon Q_{sz} , Q_h , Q_i , illetve $Q_{ü}$ optimális értékeket, amelyek biztosítanák, hogy a vizsgált rókacsontok tömege minimális legyen a szaka-

2. táblázat

Dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) és szarka (*Pica pica*) humerus (felkarcsont), femur (combcsont) és tibiotarsus (lábszárcsont) végtagsontjai belső és külső átmérője K hányadosának átlagértéke ($K_{\text{átlag}}$), szórása (σ_K), minimuma (K_{min}) és maximuma (K_{max}), melyeket a kaudális és mediális nézetből készített röntgenfelvételek számítógépes kiértékelésével kaptunk. N : csontok száma

faj	csont	töltőanyag	$K_{\text{átlag}}$	σ_K	K_{min}	K_{max}	N
<i>Corvus corone cornix</i>	humerus	levegő	0,78	0,03	0,72	0,83	16
	femur	velő	0,79	0,02	0,75	0,82	21
	tibiotarsus	velő	0,71	0,04	0,62	0,76	19
<i>Pica pica</i>	humerus	levegő	0,78	0,02	0,74	0,81	40
	femur	velő	0,77	0,02	0,73	0,81	50
	tibiotarsus	velő	0,67	0,05	0,57	0,77	46

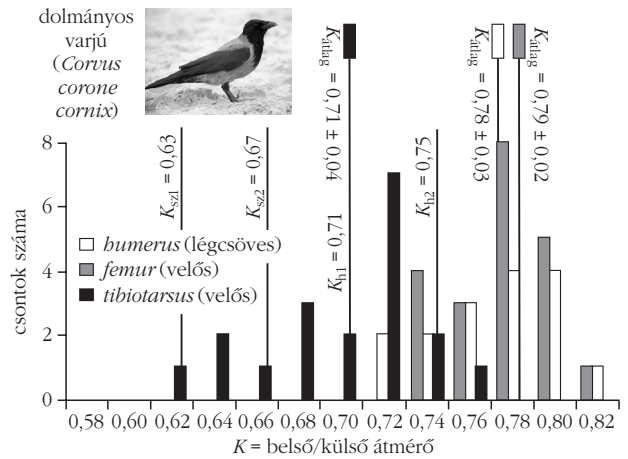
dási/összeroppanási, hajlítási, törési, illetve ütődési terhelések elviselése mellett a mért K -értékekre. Azt találtuk, hogy a szakadási/összeroppanási, illetve hajlítási terhelésekre kapott átlagos $Q_h = 0,52$, illetve $Q_{sz} = 0,41$ optimumok közel állnak a korábban mért $Q_1 = 0,5$, illetve $Q_2 = 0,44$ értékekhez, míg a törési és ütődési terhelések esetén igen távol.

Mind a négy szóban forgó mechanikai terhelés mellett azt is kiszámítottuk, hogy a vizsgált rókacsontok tömege mennyivel lenne nehezebb az optimális K -jú csonthoz képest $Q_1 = 0,5$ és $Q_2 = 0,44$ mellett. Azt kaptuk, hogy a rókacsontok átlagos μ relatív tömegnövekménye 1%-nál kisebb volt szakadási/összeroppanási és hajlítási terhelésekre, míg törési és ütődési terhelésekre μ átlaga maximum 5,4%-nak adódott. Tehát a rókacsontok relatív tömegnövekménye mind a négy terhelés esetén kicsinek tekinthető. Ennek az az oka, hogy a négy terhelésre vonatkozó $\mu(K)$ függvények nagyon laposak a minimumuk közelében, ezért K -nak az optimumtól való jelentős eltérése is csak csekély tömegnövekményt eredményez a minimális tömeghez képest. A rókacsontok K -ja a 0,59 és 0,74 közötti meglehetősen széles tartományban változik, aminek az lehet a magyarázata, hogy az optimálistól eltérő relatív falvastagságú csontok nem sokkal nagyobb tömegűek, mint az optimális falvastagságú csont.

Madárcsontok

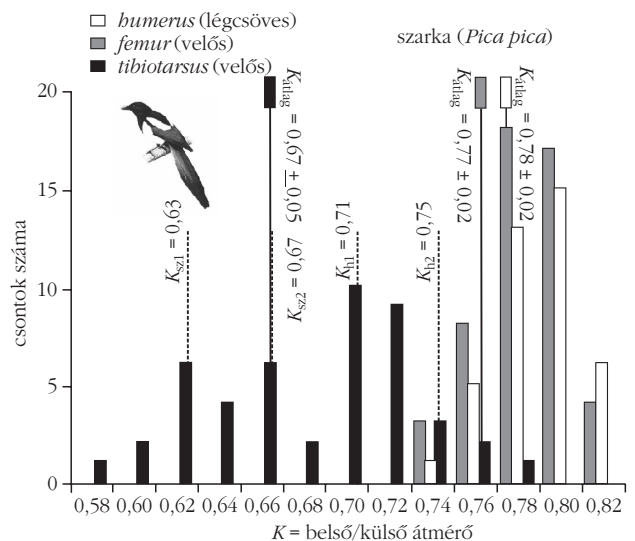
Számos madár bizonyos hosszú csöves végtagsontjainak üregét velő helyett levegő tölti ki. E légsöves csontok K -paraméterének $K^* = 0,93$ optimuma [3] sokkal nagyobb, mint a velős csontok bármely optimuma (1. táblázat). Érdekes ezért mérni velős és légsöves madárcsontok K paraméterét.

Mi a dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) és a szarka (*Pica pica*) humerus (felkarcsont), femur (combcsont) és tibiotarsus (lábszárcsont) szárny-, illetve lábcsontjainak K -paraméterét mértük [13]. A varjú légsöves humerus ($K_{\text{humerus}} = 0,78 \pm 0,03$) és velős femur ($K_{\text{femur}} = 0,79 \pm 0,02$) combcsontjainak K -ja és σ_K szórása gyakorlatilag (statisztikailag) megegyezik, míg a velős tibiotarsus



2. ábra. Dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) humerus (felkarcsont), femur (combcsont) és tibiotarsus (lábszárcsont) végtagsontjain mért átlagos K -értékek. Az átlag a csontok kaudális és mediális nézetből készített röntgenfelvételeinek számítógépes kiértékelésével kapott két, közel azonos K -érték számtani közepe. A fekete, fehér, illetve szürke téglalapban végződő függőleges vonalak K 2. táblázatbeli átlagértékeit mutatják, míg a függőleges vonalak K velős csontokra érvényes négy különböző optimumát szemléltetik (1. táblázat).

($K_{\text{tibiotarsus}} = 0,71 \pm 0,04$) lábszárcsontok K -ja statisztikailag szignifikánsan kisebb (2. ábra, 2. táblázat). Ugyanezt kaptuk a megfelelő szarkacsontokra is: $K_{\text{humerus}} = 0,78 \pm 0,02$; $K_{\text{femur}} = 0,77 \pm 0,02$; $K_{\text{tibiotarsus}} = 0,67 \pm 0,05$ (3. ábra, 2. táblázat). A varjúcsontok K -ja valamivel nagyobb a szarkacsontokénál, de a különbség statisztikailag nem szignifikáns. Mindkét madárfajban a tibiotarsus lábszárcsontok $\sigma_K (= 0,04-0,05)$ szórása közel kétszerese a humerus ($\sigma_K = 0,02-0,03$) és femur ($\sigma_K = 0,02$) csontokénak. Ha a velő és a csont sűrűségének hányadosa $Q = Q_1 = 0,5$, akkor a varjú és szarka velős lábszárcsontjai a hajlítási terhelések elviselésére optimalizáltak, míg a velős combcsontjai távol esnek bármely elméleti optimumtól (2., 3. ábra). Ha viszont $Q = Q_2 = 0,44$, akkor mindkét madárfaj lábszár- és combcsontjai távol esnek bármelyik optimumtól. A varjú és szarka légsöves felkarcsontjainak $W = 1 - K$ relatív falvastagsága sokkal nagyobb, mint a

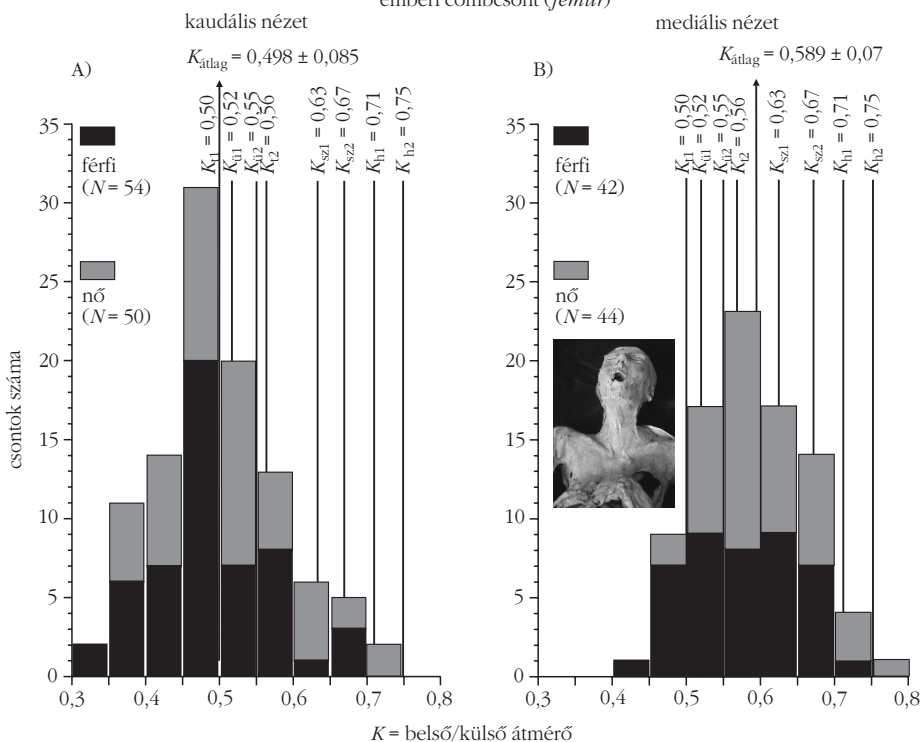
3. ábra. Mint a 2. ábra, de most a szarka (*Pica pica*) esetén.

3. táblázat

Emberi combcsontok (<i>femur</i>) belső és külső átmérője K hányadosának átlagértéke ($K_{\text{átlag}}$), szórása (σ_K), minimuma (K_{min}) és maximuma (K_{max}), amelyeket a kaudális és mediális nézetből készített röntgenfelvételek számítógépes kiértékelésével kaptunk. N : csontok száma. Gyermek: 0 és 20 év között, felnőtt: 21 és 50 év között, idős: 50 év fölött					
csoport	nézet	$K_{\text{átlag}}$	σ_K	K_{min}	K_{max}
összes ($N = 107$, 52 nő + 55 férfi)	kaudális	0,498	0,085	0,345	0,732
	mediális	0,589	0,070	0,442	0,783
fiatalok ($N = 33$, 18 nő + 15 férfi)	kaudális	0,549	0,075	0,379	0,685
	mediális	0,585	0,056	0,458	0,709
felnőttek ($N = 28$, 18 nő + 10 férfi)	kaudális	0,462	0,052	0,379	0,610
	mediális	0,589	0,070	0,480	0,783
idősek ($N = 46$, 16 nő + 30 férfi)	kaudális	0,485	0,093	0,345	0,732
	mediális	0,592	0,081	0,442	0,725

$W^* = 1 - K^* = 1 - 0,93 = 0,07$ elméleti optimum, és így e csontok sokkal vastagabb falúak, mint az optimális, minimális tömegű légcsőves csontok. Arra a váratlan eredményre jutottunk tehát, hogy a varjú és a szarka felkarcsontjának és combcsontjának K -ja gyakorlatilag azonos annak ellenére, hogy a felkarcsont légcsőves, a combcsont pedig velős. Márpedig az elméleti (biomechanikai optimum) jóslat szerint a légcsőves felkarcsont K -értékének sokkal nagyobbak kellene lennie a velős combcsont K -értékénél.

4. ábra. Emberi combcsontok (*femur*) K -értékei, melyeket a kaudális (A) és mediális (B) nézetből készített röntgenfelvételek számítógépes kiértékelésével kaptunk. A függőleges nyilak K átlagértékeit mutatják, míg a függőleges vonalak K 1. táblázatbeli nyolc különböző optimumát szemléltetik.



Emberi csontok

A vizsgált emberi combcsontok a Magyar Természettudományi Múzeum Embertani Tárának Újkori múmiagyűjteményében őrzött egyénektől származtak. A maradványok a váci domonkosrendi Fehérek templomának kriptaiból kerültek elő, és az 1731 és 1838 közötti temetkezésekből származnak. A leletegyüttes különlegességét az adja, hogy a halotti anyakönyvekből és a koporsófeliratokból ismert az elhalálozás dátuma, a halottak kora, neme, neve és esetenként a foglalkozása is [14]. 57 egyén (28 nő, 29 férfi) 107 combcsontját vizsgáltuk [12]. A statisztikai elemzések céljából az egyéneket a következő három korcsoportra osztottuk: fiatalok (0 és 20 év között, 20 egyén), felnőttek (21 és 50 év között, 14 egyén), idősek (50 év fölött, 23 egyén). Amennyiben lehetséges volt, egy adott egyénnek mind a jobb, mind pedig a bal combcsontjáról készítettünk röntgenfelvételeket mediális és kaudális nézetből.

A 4. ábra a humán combcsontok K -értékeinek gyakorisági eloszlását mutatja a kaudális és mediális nézetre, a 3. táblázat pedig e csontok K -értékének átlagát, szórását, minimumát és maximumát tartalmazza a három korcsoport szerint. Kaudális nézetből K átlaga mindig kisebb volt, mint mediálisból. A $K_{\text{kaudális}}$ és $K_{\text{mediális}}$ közti eltérés annak következménye, hogy az emberi combcsont nem pontosan hengerszimmetrikus. A kortól és nézettől függően K szórása 0,052 és 0,093 között változott, valamint K a $K_{\text{min}} = 0,345$ és $K_{\text{max}} = 0,783$ szélsőértékek között mozgott. K ezen jelentős szórása miatt a vizsgált emberi combcsontok között több olyan is volt, amelynek K -ja közelítőleg megegyezett az 1. táblázatbeli nyolc optimum valamelyikével. Felnőtteknél a

$K_{\text{kaudális}}^{\text{átlag}} = 0,498$ érték közel áll a

$K_1 = 0,5$ optimumhoz, míg a

$K_{\text{mediális}}^{\text{átlag}} = 0,589$ érték a $K_2 = 0,56$

és $K_{sz1} = 0,63$ optimumok között

van. Ezek szerint tehát a felnőtt

emberek combcsontjai a törési

vagy szakadási/összeroppanási

terhelések elviselésére optimalizáltak.

Mivel a fiatalok korcsoportjánál a $K_{\text{kaudális}}^{\text{átlag}} = 0,549$ érték

közel van a $K_{u2} = 0,55$ optimumhoz,

az fiatalok combcsontja az ütődés elviselésére optimalizált.

Az átlagos K -értékekben nem találtunk

statisztikailag szignifikáns különbséget

sem a jobb és a bal combcsontok között,

sem pedig a nemek és a korcsoportok között.

Az emberi végtagsontok relatív falvastagságának az oldaliságtól (jobb-bal oldaltól),

valamint a kortól és nemtől való függetlensége jól demonstrálja,

hogy milyen robusztus a csőves velős csontok

szerkezete egy adott fajban.

Összehasonlításként érdemes megemlíteni,

hogy a röpképes madarak és a kihalt ősi repülő

hüllők, a pterozauruszok levegővel töltött csöves végtagcsontjainak K -ja a legmagasabb (1-hez legközelebbi) az állatvilágban, a szárazföldi emlősök és a röpképtelen madarak végtagcsontjainak K -ja 0,5 körüli, míg a vízi állatokban K igen kicsi (0-hoz legközelebbi) [6, 15]. Láttuk, hogy amíg róka combcsontokra $K = 0,68 \pm 0,036$ $K_{\min} = 0,59$ és $K_{\max} = 0,74$ szélsőértékekkel, valamint a varjú, illetve a szarka velős combcsontjaira $K = 0,79 \pm 0,02$, $K_{\min} = 0,75$, $K_{\max} = 0,82$, illetve $K = 0,77 \pm 0,02$, $K_{\min} = 0,73$, $K_{\max} = 0,81$, addig emberi combcsontokra $K_{\text{kaudális}} = 0,498 \pm 0,085$, $K_{\text{mediális}} = 0,589 \pm 0,07$ $K_{\min} = 0,345$ és $K_{\max} = 0,783$ extrémumokkal. Az emberi combcsont K -ja szignifikánsan kisebb a rókáénál, a varjúénál és a szarkáénál, azaz az előbbinek jelentősen nagyobb a relatív falvastagsága. A végtagcsontok relatív falvastagságának fajok közötti változékonysága egyrészt az eltérő életmódok megkövetelte különböző biomechanikai optimumokkal magyarázható, másrészt pedig azzal, hogy nincs nagy szelekciós nyomás a relatív falvastagság pontos beállítására, mivel az optimumtól való nagyobb eltérések sem járnak a csontok tömegének jelentősebb növekedésével. Az emberi combcsontok K -értékének σ_K szórása 1,4–4,6-szerese a róka-, varjú- és szarka-csontokénak. Az emberi combcsont K -jának maximális eltérése $\Delta K = K_{\max} - K_{\min} = 0,438$, ami közel háromszorosa a rókacombcsont $\Delta K = 0,15$ értékének, valamint több mint hatszorosa a varjú és szarka velős combcsontja $\Delta K = 0,07$ – $0,08$ értékének. Egy adott faj végtagcsontjai relatív falvastagságának biomechanikai optimalizációja K kis szórásában nyilvánul meg. Mivel az emberi combcsontok K -jának nagy a szórása a róka-, varjú- és szarkacsontokhoz képest, ezért emberben a végtagcsontok relatív falvastagságának optimalizációja kevésbé finoman hangolt.

Következtetések

Egy minimális tömegű és adott mechanikai terhelést (szakadást/összeroppanást, hajlítást, törést, ütődést) kibíró csöves velős csont külső és belső átmérője K hányadosának és az abból származtatott $V = 1 - K$ relatív falvastagságnak az optima csak a velő és csont sűrűségének Q arányától függ. Róka- és emberi combcsontok, valamint varjú és szarka láb- és szárnycsontok röntgenképének számítógépes kiértékelésével nagyszámú csont K -értékét mértük, miáltal K átlagát és szórását tudtuk nagy pontossággal meghatározni. Fölhasználva a Q korábban mások által mért értékeit, mérési eredményeink azt támasztják alá, hogy amíg a rókák combcsontja szakadási/összeroppanási vagy hajlítási terhelések elviselésére optimalizálódott, valamint a varjú és szarka velős lábszárcsontja a hajlítási terhelés elviselésére optimalizált, addig a felnőtt emberek combcsontja szakadási/összeroppanási vagy törési terhelésekre, míg a fiataloké az ütődésre. Ugyanakkor a varjú és a szarka velős combcsontja és légcsőves felkarcsontja távol esik bármely elméleti optimumtól. Az emberi végtagcsontok relatív falvastagsága gyakorlatilag azonos a jobb és bal lábban, továbbá független a nemtől és az életkortól. Az emberi combcsontok relatív falvastagságának közel másfélszer-ötször akkora a szórása, mint a rókáké, varjaké és szarkáké. Az emberi combcsontok kisebb mér-

tékben követik a biomechanikai optimumot a rókákéhoz, varjakéhoz és szarkákéhoz képest, aminek az lehet a magyarázata, hogy az emberek kisebb mértékben vannak kitéve a természetes szelekció hatásának, mint a vadon élő rókák, varjak és szarkák. Mivel Q pontos értéke rókákban, varjakban, szarkákban és emberekben egyaránt ismeretlen, nem lehet kizárni azt a lehetőséget sem, hogy a vizsgált róka-, varjú-, szarka- és embercsontok minimális tömegűek és bármely mechanikai terhelési fajta elviselésére optimalizáltak. Mivel bármely terhelési típus esetén az optimálistól nem nagy mértékben eltérő relatív falvastagságú csont tömege csak alig nagyobb az optimális falvastagságú csonténál, a relatív falvastagság precíz biomechanikai optimalizálásának nincs nagy szelekciós előnye, evolúciós jelentősége. Ezzel magyarázható a relatív falvastagság fajon belüli viszonylag nagy szórása.

Köszönetnyilvánítás

Kutatómunkánkat az Országos Tudományos Kutatási Alap T-034982 számú pályázata, a magyar Oktatási Minisztérium 3 éves Széchenyi István ösztöndíja és a német Alexander von Humboldt Alapítvány 14 hónapos ösztöndíja támogatta. Hálásak vagyunk idősebb *Gasparik Mihálynak*, aki a róka-, varjú- és szarkacsontokat bocsátotta rendelkezésünkre. Köszönjük továbbá *Kampó Máriának* a nagyszámú csontról készített röntgenfelvételeket.

Irodalom

1. F. PAUWELS: *Biomechanics of the Locomotor Apparatus* – Springer-Verlag, Berlin, 1980.
2. J.D. CURREY: *Bones as a mechanical structure* – In: *Biomechanics: Principles and Applications* (szerk.: R. Huijskes, D. van Campen, J. de Wijn) pp. 75–85, Nijhoff, Hague, 1982.
3. R.MCN. ALEXANDER: *Optima for Animals*, 2.1. fejezet: *Optimum structures – Tubular bones* – pp. 13–17, Edward Arnold Limited, London, 1982.
4. R.MCN. ALEXANDER: *Animal Mechanics*, 4.11. fejezet: *Bending* – 2. kiadás, pp. 127–131, Packard Publishing Limited, Blackwell Scientific Publications, London, 1983.
5. R.MCN. ALEXANDER: *Optima for Animals*, 2.1. fejezet: *Optimum structures – Tubular bones* – átdolgozott kiadás, pp. 17–22, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1996.
6. J.D. CURREY, R.MCN. ALEXANDER: *The thickness of the walls of tubular bones* – *J. Zool. London A* 206 (1985) 453–468
7. HORVÁTH, G.: *A mechanika biológiai alkalmazása: biomechanika* – egyetemi tankönyv, 262 o., ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 2001.
8. S.C. COWIN (szerk.): *Bone Mechanics Handbook* – 2. kiadás, CRC Press, Boca Raton, Florida, 2001.
9. J.D. CURREY: *Bones: Structure and Mechanics* – Princeton University Press, Princeton, 2002.
10. HORVÁTH G., SUHAI B., GERICS B.: *Milyen az optimálisan könnyű és teherbíró végtagcsont? A velős csontok optimális szerkezetének fölvizsgálata* – poszter, Magyar Biofizikai Társaság XIX. Vándorgyűlése, 1999. augusztus 25–28., Gépipari és Automatizálási Műszaki Főiskola, Kecskemét, Kivonatok gyűjteménye 150. o., 1999.
11. B. BERNÁTH, B. SUHAI, B. GERICS, G. CSORBA, M. GASPARIK, G. HORVÁTH: *Testing the biomechanical optimality of the wall thickness of limb bones in the red fox (*Vulpes vulpes*)* – *Journal of Biomechanics* 37(2004) 1561–1572
12. S. ÉVINGER, B. SUHAI, B. BERNÁTH, B. GERICS, I. PAP, G. HORVÁTH: *How does the relative wall thickness of human femora follow the biomechanical optima? An experimental study on mummies* – *Journal of Experimental Biology* 208 (2005) 899–905
13. B. SUHAI, M. GASPARIK, G. CSORBA, B. GERICS, G. HORVÁTH: *Wall thickness of gas- and marrow-filled avian long bones: measurements on humeri, femora and tibiotarsi in crows (*Corvus corone cornix*) and magpies (*Pica pica*)* – *Journal of Biomechanics* (2006) (nyomdában)
14. I. PAP, É. SUSÁ, L. JÓZSA: *Mummies from the 18–19th century Dominican Church of Vác, Hungary* – *Acta Biologica Szegediensis* 42 (1997) 107–112
15. S.M. SWARTZ, M.B. BENNETT, R.D. CARRIER: *Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight* – *Nature* 359 (1992) 726–729