

МІНЛИВІСТЬ ПРОПОРЦІЙ СКЕЛЕТНИХ ЕЛЕМЕНТІВ АПАРАТУ НАЗЕМНОЇ ЛОКОМОЦІЇ ПТАХІВ

**І.О. БОГДАНОВИЧ, кандидат біологічних наук
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України**

Проведено порівняльне дослідження мінливості морфометричних ознак скелетних елементів апарату наземної локомоції представників 38 видів 7 рядів птахів. Встановлено алометричну залежність обраних ознак та їх корелятивний зв'язок, зокрема з масою тіла. Серед пропорцій таза тільки його відносна довжина корелює з масою тіла і найконсервативніша порівняно з його відносною шириною в різних відділах. Серед елементів вільної кінцівки наймінливішою є відносна довжина цівки, найконсервативнішою – відносна довжина гомілки.

Мінливість, скелет, апарат наземної локомоції, птахи.

За свідомством Дж. Вайлса із співавторами протягом понад 100 років більшість біологів вважали, що клас птахів досить одноманітний і може бути порівняний з рядами інших хребетних [1]. А.Ромер, наприклад, зауважив, що морфологічно "...різниця між колібрі та альбатросом значно менша, ніж між кішкою і тюленем" [2]. Однак вивчення понад 200 видів птахів дало змогу вищенаведеним авторам припустити, що анатомічне різноманіття серед птахів настільки ж виражене, як таке серед інших хребетних аналогічного таксономічного рангу [1]. Відповідно до методики авторів серед морфологічних ознак були обрані абсолютні розміри різних частин тіла. Природно, що виражена авторами в балах різноманітність буде тим більшою, чим більша розмірна різниця порівнюваних об'єктів. Щодо конструктивного різноманіття, більш інформативним ми вважаємо порівняння ознак у відносному їх вираженні (індексів).

Попередні дослідження свідчать, що скелет (зокрема елементів локомоторного апарату) птахів морфологічно більш різноманітний (пластичний) порівняно з мускулатурою [3]. Саме цим пояснюється вибір для дослідження саме скелетних елементів.

Метою дослідження було порівняння мінливості морфометричних ознак скелетних елементів апарату наземної локомоції представників 38 видів 7 рядів птахів.

Матеріал і методи досліджень. На сьогодні одержано дані від 38 видів птахів 7 рядів (*Tinamiformes*, *Anseriformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*, *Passeriformes*) з масою тіла від 102 г (*Coturnix japonicus*) до 6000 г (*Tetrao urogallus*).

Для одержання цифрового матеріалу застосовано традиційний метод остеологічної морфометрії з точністю вимірювань до 0,1 мм. Для

отримання алометричних залежностей стандартними засобами математичної статистики (SPSS Sigma Plot v8.0) використано абсолютні розміри.

Експериментальні точки були апроксимовані степеневою функцією $y = ax^b$ (де y – ознака, x – маса тіла або довжина елемента), яка досить часто застосовується у схожих випадках.

Результати дослідження. Серед елементів апарата наземної локомоції птахів таз можна вважати найкомплекснішим з топографічного та функціонального погляду. З одного боку, він є елементом тулуба і поряд з грудиною визначає форму тіла загалом. Крім того, кістки таза є місцем проксимальної фіксації найпотужніших локомоторних м'язів тазової кінцівки, які забезпечують рухи як у кульшовому, так і у колінному суглобах. Форма, ступінь розвитку та орієнтація кісток таза суттєво впливає на функціональні параметри дії більшості з цих м'язів [4].

Як бачимо з даних табл. 1, у межах досліджених птахів найменш мінливою (за величиною коефіцієнта варіації) є відносна довжина таза, тоді як краніальна, дорсальна і вентральна його ширина суттєво більш варіабельні та цілком порівнювані за величиною відповідного коефіцієнта (табл. 1). Припускаємо, що порівняно велику мінливість ширини таза в різних відділах можна пояснити з двох головних причин: 1 – дорсальна ширина таза, яка відбиває відстань між осями обертання в кульшових суглобах, тобто постанову тазових кінцівок, яка тісно пов'язана з різними локомоторними спеціалізаціями (біг, лазіння, плавання та ін.) [3, 4, 5]; 2 – краніальна і вентральна ширина таза формується залежно від ступеня розвитку локомоторних м'язів, які латерально прикріплюються преацетабулярно до клубових та постацетабулярно до сідничних і лобкових кісток. Наведена залежність була доведена, в тому числі експериментально [6, 7]. Ступінь розвитку локомоторних м'язів (у цьому випадку тазової кінцівки), у свою чергу, також тісно пов'язаний із наведеними вище адаптаціями.

1. Параметри нормального розподілу довжини таза птахів (L_p , % від довжини $truncus$), краніальної (V_{cr}), дорсальної (V_d) та вентральної (V_v) ширини таза (% від довжини таза)

Параметри ($n = 38$)	L_p	V_{cr}	V_d	V_v
$M \pm m$	57,71±0,842	44,59±2,055	66,30±2,439	66,44±2,685
Розмах	47,7 – 77,0	18,7 – 68,1	34,2 – 97,3	36,1 – 103,3
σ	5,12	12,50	15,04	16,55
Cv (%)	8,87	28,03	22,68	24,91

Для з'ясування можливого зв'язку індексів таза з масою тіла нами проведено відповідний алометричний аналіз (табл. 2). Дані таблиці свідчать про те, що тільки відносна довжина таза певним чином пов'язана з масою тіла, хоча і з порівняно малим значенням показника ступеня алометрії (0,04), до того ж досить мінливого (коефіцієнт варіації 31,7 %) та

помірним коефіцієнтом кореляції (0,47). Щодо відносної ширини таза у всіх трьох відділах, то ці індекси інваріантні щодо маси тіла, про що свідчать практично нульові значення як показників степеня алометрії, так і коефіцієнта кореляції (табл. 2.).

Щодо пропорцій окремих елементів тазової кінцівки. Серед вивчених птахів відносна довжина стегна варіює від 17,4 % до 35,3 % відносно довжини всієї кінцівки, гомілки – від 45,5 % до 49,7 %, цівки – від 19,3 % до 39,2 %. При цьому коефіцієнт варіації становить відповідно 14,03 %, 4,2 % і 16,2 % (табл. 3).

2. Параметри регресії ($y = ax^b$) довжини таза (L_p), краніальної (V_{cr}), дорсальної (V_d) та вентральної (V_v) ширини таза птахів на масу тіла та коефіцієнт кореляції (r)

Параметри (n = 38)	L_p	$V_p cr$	$V_p d$	$V_p v$
a	4,46	44,61	66,30	66,44
$b \pm S_b$	0,04±0,013	1,16e-10 ±0,046	7,11e-11 ±0,038	4,35e-11 ±0,039
r	0,47	0	0	0
C_v (%)	31,7	4,01e+10	5,30e+10	8,95e+10

C_v – коефіцієнт варіації показника степеня b

3. Параметри нормального розподілу відносної довжини тазової кінцівки* (L_{tk} , % від довжини *truncus*) та її скелетних елементів (% від довжини всієї кінцівки) досліджених птахів

Параметри (n = 38)	L_{tk}	L_f	L_t	L_{tm}
$M \pm m$	192,7±7,17	30,09±0,69	44,38±0,30	25,54±0,67
Розмах	116,8 – 302,9	17,4 – 35,3	45,5 – 49,7	19,3 – 39,2
σ	43,61	4,222	1,849	4,147
C_v (%)	22,6	14,03	4,17	16,24

* Сумарна довжина стегнової, великогомілкової кісток та цівки

Отже, найконсервативнішою є відносна довжина гомілки, наймінливішою – відносна довжина цівки. Консервативність відносної довжини гомілки (тібіотарзуса) зберігається навіть у такої певною мірою крайньої форми як кулик-довгоніг (*Himantopus himantopus*) – 48,1 % при відносній довжині кінцівки понад 400 % від довжини *truncus*.

Про характер зміни довжини кожного із скелетних елементів із зміною довжини кінцівки загалом (алометрії) свідчать дані з табл. 4.

Величина експоненти для стегна і гомілки відповідно менше або дорівнює одиниці, тобто ці елементи подовжуються (відносно) повільніше або пропорційно до довжини кінцівки загалом. Аналогічний висновок було зроблено С. Гейтсі щодо стегна птахів, яке стає відносно коротшим з видовженням кінцівки [8]. В той же час довжина цівки збільшується з видовженням кінцівки (показник степеня додатній і більше одиниці, табл. 4). Це свідчить про те, що збільшення довжини кінцівки у птахів досягається переважно завдяки дистальному елементу. При цьому

коефіцієнт варіації показника степеня алометрії найменшої величини саме для цівки, тобто характер зв'язку між пропорціями (індексами) кінцівки та цівки найменш мінливий.

4. Параметри регресії ($y = ax^b$) довжини скелетних елементів тазової кінцівки на довжину кінцівки та коефіцієнт кореляції (r)

Параметри (n = 38)	Femur	Tibia	Tarsometatarsus
a	0,52	0,44	0,13
b ± Sb	0,89± 0,060	1,00± 0,015	1,12± 0,068
r	0,93	0,99	0,94
Cv (%)	6,7	1,5	6,0

Cv – коефіцієнт варіації показника степеня b

Висновки

Проведене в даному аспекті дослідження визначає порівняно більш мінливі (обумовлені переважно функціонально) ознаки, що саме забезпечують структурне різноманіття птахів та обумовлюють шляхи та механізми їх адаптивної радіації. Порівняння одержаних для тазової кінцівки даних з такими грудної (крила) та з даними для інших рядів безперечно розширить висновки щодо різноманіття життєвих форм та мінливості загалом.

Список літератури

1. Wyles J.S. Birds, behavior, and anatomical evolution / J.S.Wyles, K J.G.unkel, A.C.Wilson // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1983. – Vol. 80. – P. 4394–4397.
2. Romer A.S. Vertebrate Paleontology / Romer A.S. – [3rd ed.]. Chicago: Chicago Press, 1966. – 468 p.
3. Богданович И.А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика / И.А.Богданович // Вестн. зоол. – 1997. – Вып. № 3. – 152 с.
4. Stolpe M. Physiologisch – anatomische Untersuchungen uber die hintere Extremitat der Vogel / M.Stolpe // J.Ornithol. – 1932. – Vol. 80, N 2. – S.161–247.
5. Кузьмина М.А. Тетеревиные и фазановые СССР / Кузьмина М.А. – Алма-Ата: Наука Каз. ССР, 1977. – 294 с.
6. Долго-Сабуров Б.А. Анализ функциональных взаимоотношений между мышцей и костью / Б.А.Долго-Сабуров // Тр.IV Всесоюзн. съезда зоологов, анатомов и гистологов. – Киев – Харьков, 1931. – С.231–232.
7. Быков Н.М. Влияние мышечной деятельности на форму таза и его конечностей / Б Н.М.ыков, Е.А.Котикова // Арх.АГЭ. – 1932. – Т. 11. – Вып. 2. – С.337–360.
8. Gatesy S.M. Bipedalism, flight and the evolution of theropod locomotor diversity / S.M.Gatesy, K.M.Middleton // Journ. of Vertebrate Paleontology. – 1997. – 17. – P.308–329.

Проведено сравнительное исследование изменчивости морфометрических признаков скелетных элементов аппарата наземной локомоции представителей 38 видов птиц 7 отрядов. Установлена аллометрическая зависимость избранных признаков и их коррелятивная

связь, в частности с массой тела. Среди пропорций таза только его относительная длина коррелирует с массой тела и наиболее консервативна по сравнению с его шириной в разных отделах. Среди элементов свободной конечности наиболее изменчивой является относительная длина цевки, наиболее консервативной – относительная длина голени.

Изменчивость, скелет, аппарат наземной локомоции, птицы.

Comparative variability of morphometric features of terrestrial locomotion apparatus skeletal elements was studied in birds of 38 species 7 orders. Allometric relationship of selected features established and its correlation, in particular, with body weight. From the pelvic proportions only relative length is correlated with body weight and most conservative in compare with its width in different parts. The most variable from limbs elements is a relative length of tarsometatarsus and most conservative – the relative length of tibiotarsus.

Variability, skeleton, terrestrial locomotion apparatus, birds.