

речно направленные зачатки глаз. Диск верхней губы с 4 щетинками, верхние челюсти снабжены 2 щетинками каждая.

Грудной щит с расширенным посередине валиком у основания, над которым имеется ряд щетинок, продолжающийся вдоль боковых и переднего края щита. Ко 2-му тергиту прикреплены надкрылья и рудименты крыльев, которые в таком же размере и форме сохраняются и у взрослых жуков. У основания сегмента расположен ряд щетинок, над которым посередине находится сосковидный бугорок, а выше последнего тергит дискоидально приподнят и несет еще 4 щетинки. 3-й грудной тергит несет ряд щетинок у основания. Боковые края 1—7-го брюшных тергитов приподняты под углом к основной части тергита и образуют небольшие лопасти с неровным верхним краем, вдоль которого тянется ряд щетинок. Лопасти последних сегментов видоизменены. 7—9-й тергиты у основания со многими щетинками. 9-й сегмент заканчивается 2-мя хвостобразными выростами. Стерниты имеют по 1-й щетинке по бокам. Плейриты вогнутые, в передней их части отчетливо просматриваются, подходящие к их поверхности зачатки трахейных стволов. Бедрa 1-й и 2-й пар ног по заднему краю вентральной поверхности несут ряд щетинок, наружная поверхность заднего бедра с 2 щетинками.

Келейникова С. И. Личинки жуков-чернотелок трибы Stenosini (Coleoptera, Tenebrionidae).— Энтомол. обозрение, 1976, 55, с. 101—104.

Лоуренс Дж. Ф., Медведев Г. С. Новая триба жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Австрии и ее положение в системе.— Там же, 1982, 61, № 3, с. 548—572.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 11.02.83

УДК 598.2

А. Н. Цвельх

ФОРМА ВЕРШИНЫ КРЫЛА ПТИЦ И ЕЕ ОЦЕНКА

Соотношение длин перьев, составляющих вершину крыла птиц, используется для решения ряда вопросов их систематики, зоогеографии, морфологии, экологии и т. д. То, что острота крыла увеличивается с удлинением пролетных путей у птиц разных популяций и подвидов (правило Сибоба), дает реальную возможность определить популяционную принадлежность мигрирующих птиц при их массовом отлове. Естественно, такие задачи могут решаться только с применением методов статистики. Поэтому для оценки заостренности вершины крыла птиц необходимо ее цифровое выражение — индекс.

Для оценки остроты крыла и сейчас иногда используется кистевой индекс (Gatter, 1979), предложенный Киппом (Kipp, 1959). Это отношение расстояния от вершины крыла до конца первого второстепенного махового к длине крыла. Следует отметить, что индекс Киппа есть не что иное, как «индекс верхушки крыла» или «крыловой уступ», давно используемый в русской литературе (Тугаринов, 1946; Гладков, 1949). Этот индекс, хотя в какой-то степени и соответствует заостренности крыла, но, по мнению многих исследователей (Потапов, 1967; Mlikovsky, 1978), имеет малую «разрешающую способность» и больше подходит для анализа относительной ширины крыла, чем для анализа формы его вершины. Например, индекс заостренности крыла городской ласточки (*Delichon urbica*), по нашим данным (Цвельх, 1982), достоверно отличается от такового деревенской (*Hirundo rustica*) ($P < 0,01$), но кистевые индексы этих видов достоверно не различаются. В то же время кистевые индексы нитехвостой (*Hirundo smithii*) и скальной (*Ptyoprogne rupestris*) ласточек значительно отличаются от того же индекса городской ласточки

($P < 0,001$), однако индексы остроты крыла этих птиц достоверно не различаются.

Для сравнения остроты вершины крыла птиц семейства ястребиных В. Э. Якоби (1960) использовал степень вырезанности первостепенных маховых. Для этого суммировались индексы вырезанности внутренних опахал первостепенных маховых перьев (имеющих вырезки). Величина этого суммарного индекса тем меньше, чем больше заостренность крыла. Для птиц с острым крылом (вершину крыла у них составляет наиболее дистальное нормально развитое маховое) использован индекс, для получения которого сумма длин первостепенных маховых перьев, измеренных от кистевого сгиба, делится на зоологическую длину крыла (Якоби, 1966).

Для анализа остроты крыла любой формы Голински (Holynski, 1965) предложил индекс «е»: $e = \Sigma p - \Sigma d$, где Σp — сумма удалений от вершины крыла вершин первостепенных маховых (до 8-го включительно), расположенных проксимально от вершины крыла; Σd — сумма удалений вершин перьев, расположенных дистально от вершины крыла.

Буссэ (Busse, 1967), считал, что индекс «е» применим только для оценки симметричности крыла, а для оценки остроты его необходимо суммировать удаления от вершины крыла вершин первостепенных маховых независимо от их расположения: $L = \Sigma p + \Sigma d$.

Мликовски (Mlikovsky, 1978), признавая хорошую информативность индекса «L», считает, правда без какого-либо обоснования своего мнения, что для выражения как заостренности, так и симметричности крыла должны применяться формулы математической статистики, которые обычно используются для описания распределения дискретных величин:

$$P = \frac{\Sigma (n_i - \bar{n})^4 \cdot x_i}{s^4} \quad S = \frac{\Sigma (n_i - \bar{n})^3 \cdot x_i}{s^3}$$

$$x = W - d_i \quad s^2 = (n_i - \bar{n})^2 \cdot x_i^1$$

$$\bar{n} = \frac{\Sigma n_i x_i}{n_{i \max}} \quad x' = \frac{x_i}{\Sigma x_i}$$

где: P — заостренность крыла; S — симметричность вершины крыла; n_i — номер i -того первостепенного исключая одно; W — длина крыла; d — удаление конца i -того первостепенного махового от вершины крыла.

Прежде чем перейти к обоснованию изложенного следует остановиться на значении большего или меньшего заострения крыла птиц. Важность, казалось бы незначительных, изменений в соотношениях первостепенных маховых перьев, образующих вершину крыла, несомненна, так как эти изменения поддерживаются отбором. Известно, что незаостренное разрезное крыло имеют птицы, которым часто приходится круто взлетать и садиться, т. е. летать на больших углах атаки (Гладков, 1949). Также известно, что степень заостренности концов крыльев сильно влияет на величину индуктивного сопротивления крыльев и, в конечном итоге, на аэродинамическое качество птицы. Это обусловлено тем, что в полете с концов крыльев сбегает вихревые воздушные потоки — концевые вихри, создающие дополнительное, т. н. индуктивное, сопротивление. Естественно, птице энергетически выгодно совершать дальние перелеты на крыльях лучшего аэродинамического качества, т. е. более заостренных. Таким образом, с одной стороны, мелким, подвижным, часто летающим на больших углах атаки птицам выгодно иметь незаостренное разрезное крыло, что, в конечном итоге, экономит затрачиваемую на такие полеты энергию, а с другой стороны, дальние перелеты птиц требуют большего заострения крыла, т. е. крыла лучшего аэродинамического качества. Поэтому реальная форма крыла птицы является компромиссом (Потапов, 1967) между этими двумя противоречивыми тенденциями в строении дистального отдела крыла.

Естественно, что если пролетные пути какой-либо популяции протяженнее, чем другой, то птицы, принадлежащие к ней, будут иметь, соответственно, большую заостренность крыла. Следует сказать, что у крупных птиц строение крыла зависит также и от абсолютных размеров (Кокшайский, 1977).

Блестящее исследование, касающееся формы крыла птиц, проведенное Б. К. Штегманом (1961), позволяет сделать следующие выводы: а) крыло тем острее, чем более дистально расположено самое длинное первостепенное маховое; б) если же формулы крыльев сравниваемых видов сходны, то крыло тем более острое, чем относительно короче перья, лежащие проксимально от самого длинного махового, и длиннее перья, лежащие дистально от него. Хотя, на первый взгляд, может показаться, что длинные дистальные маховые уменьшают остроту крыла в плане, нужно учесть, что эти дистальные маховые увеличивают лобовое сопротивление при полете тем больше, чем они короче.

Игнорирование изложенных закономерностей уже приводило к досадным ошибкам. Так, А. Я. Тугаринов (1946) под острым понимал крыло, заостренное от вершины не только назад, но и вперед, т. е. считал, что чем короче маховые, находящиеся дистально от самого длинного, тем крыло острее, что привело его к ошибочному отрицанию правила Сибоба (Потапов, 1967).

Вернемся теперь к анализу методов измерения остроты крыла птиц. Буссэ, анализируя индекс Голински, приводит примеры, когда у птиц, явно различающихся относительными размерами первостепенных маховых, индексы «е» равны между собой. Однако здесь игнорировалось то обстоятельство, что для межвидовых и межпопуляционных сравнений нужно соотносить индекс «е» с длиной крыла исследуемых птиц. Далее, приводится пример когда индексы «е» короля (R. regulus) и крапивника (T. troglodytes) оказались равными нулю. Это действительно недостаток индекса «е». Однако индекс «L», предлагаемый Буссэ вместо индекса «е», совершенно не пригоден для анализа заостренности крыла, поскольку не учитывается принципиальная разница между дистальными и проксимальными первостепенными маховыми, т. е. здесь повторяется та же ошибка, которая обсуждалась выше. Естественно, что и вычисление индекса симметричности крыла не имеет биологического содержания. Поскольку Мликовски исходит из позиций, принятых Буссэ, формула, предложенная им, несмотря на ее устрашающую сложность, также не может быть применена для анализа степени заостренности крыла птиц*. Таким образом, индекс «е», предложенный Голински, вполне пригоден для анализа заостренности крыла птиц, но с учетом следующих условий:

1. Не только для межвидовых, но и для любых других сравнений следует вычислять относительное значение индекса «е», т. е. делить его на длину крыла и выражать в процентах.

2. В случае, когда абсолютная величина индекса «е» равна нулю, сравнения становятся невозможными, так как полученная при этом относительная величина индекса также будет равна нулю и не будет зависеть от длины крыла, что негативно скажется при статистической обработке результатов. Здесь, по нашему мнению, будет правильно вместо нулевой разности записывать число, по величине равное значению точности, с какой производятся измерения. Обычно длина крыла мелких птиц измеряется с точностью до 0,1 мм, поэтому вместо нуля нужно подставлять это число и делить его на длину крыла.

Учитывая то, что наиболее важные интересующие нас аэродинамические силы возникают на вершине крыла птицы, и принимая во внимание упомянутые выше закономерности, нам представляется достаточным

* Индекс симметричности крыла «S» вполне может быть применен для оценки заостренности крыла, однако его преимущества перед индексом «е» не ясны.

оценивать только относительную длину перьев, лежащих у вершины крыла. Формула расчета предлагаемого нами индекса выглядит так:

$I_x = \frac{a-b}{A} 100$, где: А — длина крыла; а — длина пера, находящегося дистальнее от самого длинного, измеренного от кистевого сгиба, или удаление этого пера от вершины крыла со знаком «—»; b — длина пера, находящегося проксимальнее от самого длинного, или удаление его от вершины крыла со знаком «—».

Следует подчеркнуть, что в тех случаях, когда вершину крыла составляют несколько перьев, то самым длинным нужно считать наиболее дистальное из них. Если вершину крыла у разных особей внутри группы составляет то одно, то другое перо, самым длинным также нужно считать самое дистальное из них. Например, у зяблика самым длинным может быть как третье, так и четвертое перо. Поэтому для получения сравнимых данных нужно считать самым длинным третье перо, а в формулу подставлять размеры второго и четвертого перьев — независимо от формулы крыла конкретной птицы. Поскольку, в данном случае, изредка возможно получение одинаковых значений индекса заостренности крыла для птиц с разной формулой крыла, то лучше вместо длины крыла подставлять в формулу длину пера, принятого за самое длинное. Тогда

формула примет вид: $I_x(n) = \frac{a-b}{n} 100$, где n — длина пера, принятого за самое длинное. Естественно, что при использовании величин удалений, а не длин перьев, величина удаления должна подставляться в формулу со знаком плюс, если длина данного пера превышает длину пера, условно принятого за самое длинное. Для примера можно вычислить индекс для птиц, у которых индекс «е» оказался равным нулю (Busse, 1967): для крапивника, формула крыла которого $-4 = 5 = 6 > 3(1) > 7(2) > 8(3) > 2(4)$, для королька $-4 = 5 = 6 > 3(1) > 7(3) > 8(6) > 2(8)$ (в скобках показано удаление вершины данного пера от вершины крыла в мм).

Для крапивника: $I_x = \frac{-1+0}{47,6} 100 = -2,1$, для королька $I_x = \frac{-1+0}{53,6} 100 = -1,87$ *. Отсюда следует, что королек имеет более острое крыло, чем

Индексы заостренности крыла у подвидов и популяций птиц, различающихся длиной пролетных путей (птицы в группах расположены в порядке уменьшения длины пролетных путей)

№ группы	Подвид, популяция	Район гнездования	Индекс * I_x
1	<i>Passer domesticus bactrianus</i>	Таджикистан	2,0(3)
	<i>P. d. domesticus</i>	Средняя Европа	-0,5
2	<i>Carpodacus e. erythrinus</i>	Северная Европа	0,5(3)
	<i>C. s. kubanensis</i>	Средняя и Центральная Азия	-1,1
3	<i>Tarsiger c. cyanurus</i>	Северный Урал	-2,8(4)
	<i>T. c. ussuriensis</i>	Южная Сибирь	-3,3
	<i>T. c. pallidior, T. c. rufilatus</i>	Кам, Гималаи	-6,9
4	<i>Phylloscopus borealis talovka</i>	Северная Европа	-8,9(3)
	То же	Якутия	-9,0
5	<i>Fringilla coelebs</i>	Фенноскандия	-1,9(3)
	То же	Куршская коса	-2,8
	То же	Англия	-3,4
6	<i>Agrobates galactotes deserticola</i>	Вост. Сред. Азия	-2,9(3)
	<i>A. g. familiaris</i>	Закавказье	-5,2

* В скобках указан номер первостепенного махового пера, принятого за самое длинное.

* Данные о длине крыла взяты из Виноградова с соавт., 1976.

крапивник, так как значение индекса заостренности вершины крыла у него выше.

Нами также были вычислены индексы по данным, приведенным в работе Р. Л. Потапова (1967), специально посвященной связи остроты крыла с дальностью перелета. Различия в заостренности крыла исследованных групп птиц достаточно хорошо обоснованы и не вызывают возражений. Как можно убедиться (таблица), вычисленные нами индексы полностью соотноветствуют различиям в строении крыла и длине пролетных путей сравниваемых групп птиц.

Предлагаемый индекс позволяет быстро определять заостренность крыла птиц, обладающих сходной формулой крыла. Особенно он удобен для применения в полевых условиях, когда нужно быстро обработать большое количество отлавливаемых для кольцевания птиц. Этот индекс можно применять и для сравнения видов птиц, сильно различающихся формой крыла, но, по нашему мнению, для таких сравнений можно не прибегать к расчетам, так как определить, у какого вида более острое крыло не представляет труда, если использовать изложенные выше закономерности.

Таким образом, мы убедились, что формальный подход к данной проблеме без учета биологических особенностей объекта не раз приводил к ошибочным выводам. Из всех рассмотренных индексов, характеризующих заостренность вершины крыла птиц, в зависимости от поставленной задачи рекомендуется применять индексы, предложенные В. Э. Якоби (1960, 1966), Голински (Holynski, 1965) с учетом изложенных выше условий и автором.

- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А.* Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР.— М.: Наука, 1976.— 192 с.
- Гладков Н. А.* Биологические основы полета птиц.— М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949.— 248 с.
- Кокшайский Н. В.* Функциональные аспекты некоторых особенностей морфологии крыльев птиц.— В кн.: VII Всесоюз. орнитологическая конф. Киев, 1977, ч. 1, с. 136—138.
- Потапов Р. Л.* Зависимость формы крыла птицы от дальности перелета.— В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л.: Наука, 1967, с. 218—230.— (Тр. Зоол. ин-та; 40).
- Тугаринов А. Я.* К вопросу об изменчивости крыла у перелетных птиц.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1946, 8, с. 221—237.
- Цвелых А. Н.* Различия в скорости полета у ласточек.— Зоол. журн., 1982, 60, № 5, с. 742—746.
- Штегман Б. Г.* Рудимент дистального махового в крыле птиц.— Тр. Зоол. ин-та, 1961, 29, с. 227—256.
- Якоби В. Э.* Морфо-функциональные исследования полета птиц семейства ястребиных.— В кн.: Работы по экологии и морфологии птиц и млекопитающих. М.: Наука, 1960, с. 142—214.
- Якоби В. Э.* Морфо-экологические приспособления к скоростному полету у птиц.— В кн.: Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука, 1966, с. 64—81.
- Busse P.* Zastosowanie liczbowych wspolczynnikow ksztaltu skrzydla.— Not. orn., 1967, 8, N 1, s. 1—7.
- Gatter W.* Unterschiedliche Zuggeschwindigkeit nahe verwandter Vogelarten.— J. Ornithol., 20, 1979, S. 221—225.
- Holynski R.* Metody analizy zmiennosci formuly skrzydla ptakow.— Not orn., 1965, 6, N 2, s. 21—25.
- Kipp F. A.* Der Handflugelindex als flugbiologisches Mass.— Vogelwarte, 1959, 20, N 2, S. 77—86.
- Mlikovsky J.* Die Flugelformel der Vogel und ihre Auswertung.— Ibid., 1978, 29, N 4, S. 268—272.