

описанными И. А. Рубцовым (1956) и для некоторых других подвидов *W. equina* (*W. equina equina* L., *W. equina ivashenzovi* Rubz.).

Проведенные исследования дают основания считать, что указанные морфологические признаки являются недостаточно четкими диагностическими показателями для определения систематического положения *W. equina bianchii*. Использование только морфологических критериев для определения видовой, а тем более подвидовой принадлежности всегда допускает возможность неправильной идентификации видов-двойников или дробления хороших видов. Поэтому для определения точного систематического положения необходимо использовать дополнительные методы исследования.

SUMMARY

Samples from two populations of *Wilhelmia equina bianchii* Rubz. (Diptera, Simuliidae) were studied relative to 25 linear and meristic characters in order to evaluate their taxonomic significance. The characters appear to be almost constant within a population. In interpopulation analysis a character significance directly depends on a transgression level of its extremal variability, give no exact idea of the *W. equina bianchii* taxonomic position and therefore, require certain additional methods.

- Качворян Э. А., Тертерян А. Е. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков у мошки *Eusimulium zakharienze* Rubz. (Diptera, Simuliidae).— Ереван, 1976, с. 1—27.— Рукопись деп. в ВИНТИ, 16.12.76, № 313—76—Деп.
 Плохинский Н. А. Биометрия.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970.— 367 с.
 Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae).— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.— 859 с.— (Фауна СССР. Насекомые двукрылые; Т. 6. Вып. 6).
 Усова З. В. Фауна мошек Карелии и Мурманской области (Diptera, Simuliidae).— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961.— 286 с.

Донецкий университет

Поступила в редакцию
17.XII 1980 г.

УДК 591.471.36/37:599.32

В. К. Гирин

О ЗАВИСИМОСТИ ДЛИНЫ СВОБОДНОГО ОТДЕЛА ТАЗОВЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ И ДЛИННИКОВЫХ ПРОПОРЦИЙ ИХ ЗВЕНЬЕВ ОТ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗА ЖИЗНИ ГРЫЗУНОВ

Эволюционный процесс в наибольшей степени проявляется в перестройке тех систем и органов, которые непосредственно взаимодействуют со средой: нервной системы и органов чувств покровов, органов локомоции и др.

В жизнедеятельности наземных позвоночных важное место принадлежит конечностям, функции которых многогранны, равно как и приспособительные изменения в их строении. Выбор грызунов в качестве объекта наших эколого-морфологических исследований тазовых конечностей продиктован прежде всего широкой экологической дифференциацией этих животных и их систематическим разнообразием. Это открывает перспективу для различных сопоставлений изучаемых органов в пределах отряда. С целью выяснения важнейших морфологических адаптаций тазовых конечностей мы изучали в сравнительно-морфологическом плане с учетом особенностей экологии животных два главных биомеханических компонента: скелет как систему рычагов приложения силы статолокомоторных мышц и саму мускулатуру.

Настоящее сообщение посвящено результатам изучения и анализа длинниковых промеров скелета. Несмотря на то, что длинниковым характеристикам конечностей или их отдельным звеньям уделяли внимание многие исследователи, специальных работ, касающихся грызунов в связи с особенностями их экологии очень мало (Самсонов, 1953; Зацепина, 1955; Манзий, 1959; Гамбарян, 1960, 1972; Полякова, 1971, Коток, Манзий, 1973; Манзий, Мороз, 1981). Достоинством этих работ является попытка функционального объяснения тех или иных длинниковых особенностей конечностей

разных грызунов. Мы исследовали 29 скелетов 10 видов 6 семейств грызунов, в числе которых 2 вида древеснолазающих (обыкновенная белка — *Sciurus vulgaris* L. и соня-полчок — *Glis glis* L.), 1 вид роющих (обыкновенный слепыш — *Spalax microphthalmus* Güld.), 3 вида провизарно роющих (крапчатый суслик — *Citellus suslicus* Güld., обыкновенный хомяк — *Cricetus cricetus* L. и байбак — *Marmota bobac* Müll.), 1 вид ведущих полуводный образ жизни (речной бобр — *Castor fiber* L.), 3 вида наземных (серая крыса — *Rattus norvegicus* Berk., земляной заяц — *Allactaga jaculus* Pall. и тарбаганчик — *Alactagulus acontion* Pall.). Все животные взрослые. Цифры, приводимые нами, являются усредненными величинами по всем исследованным представителям вида.

Исследованные виды отличаются способом и быстротой передвижения. Поэтому небезынтересно было установить относительную длину задних конечностей как основных движителей при поступательном движении тела. Индекс относительной длины задних конечностей определяли путем деления абсолютной длины конечности на длину позвоночника. При этом, в отличие от других исследователей, мы брали не длину всего позвоночника, а только его статолокомоторные отделы: крестец, поясница, грудной и шейный отделы (таблица). Этот индекс позволяет

Относительная длина звеньев тазовой конечности некоторых грызунов
(в % к общей длине конечности)

Показатель	Белка	Суслик	Байбак	Хомяк	Слепыш	Крыса	Соня	Бобр	Тарбаганчик	Земляной заяц
Отношение длины скелета тазовой конечности к позвоночнику *	1,13	0,79	0,69	0,71	0,54	0,84	0,97	0,86	1,60	1,76
Отношение длины скелета тазовой конечности к передней	1,46	1,38	1,13	1,21	1,42	1,45	1,29	1,53	3,84	2,79
Бедро	31,1	33,8	36,3	38,2	37,2	34,6	31,9	28,7	22,5	25,9
Голень	34,7	32,9	33,3	35,8	35,2	37,4	34,1	34,8	33,2	34,1
Предплюсна	5,8	6,6	5,9	6,6	7,6	3,9	6,5	6,9	3,8	5,4
Плюсна	13,6	12,8	11,1	7,9	8,2	12,6	11,8	13,0	29,4	22,1
Фаланги III пальца	14,8	13,9	13,4	11,5	11,8	11,5	15,7	16,6	11,1	12,6
Стопа	34,3	33,3	30,4	26,0	27,6	28,0	34,0	36,5	44,3	40,0
Отношение длины пяточного бугра к длине стопы	0,113	0,142	0,195	0,207	0,261	0,177	0,138	0,109	0,083	0,098

* Сумма длины крестцового, поясничного, грудного и шейного отделов.

судить о соотношении элементов статики и динамики в работе локомоторного аппарата: чем он больше, тем активнее локомоция, и чем меньше, тем больше статическая нагрузка на конечности или нагрузка в виде нелокомоторных движений конечностей.

Наши исследования показали, что более длинные тазовые конечности у земляного зайца, тарбаганчика и белки. У остальных грызунов данный индекс не превышает единицы и самый малый у слепыша, байбака и хомяка. Как видно, более длинными конечностями обладают животные, передвигающиеся прыжками, и чем длиннее задние конечности, тем больше длина прыжка. Более короткие конечности у животных малоподвижных, редко и непродолжительно передвигающихся галопом. Что же касается слепыша, то он всю жизнь передвигается под землей, продельвая тесные ходы. Остальные виды занимают промежуточное положение и по величине индекса и по локомоторной активности.

С целью выяснения роли грудных и тазовых конечностей в статолокомоции мы сопоставляли длину свободных отделов тазовой и грудной

конечностей и получили различные индексы (таблица): наибольшие у тарбаганчика и земляного зайца. У остальных исследованных грызунов индекс не превышает 1,6. Это значит, что у этих грызунов в статолокомотии принимают участие обе пары ног, а у земляных зайцев и тарбаганчиков почти исключительно задняя пара, передняя же используется для несилowych, нелокомоторных функций (медленно передвигающийся земляной заяц изредка опирается и на передние конечности).

И все же ни один из приведенных индексов не дает полного представления об особенностях биомеханики задних конечностей. Ведь каждый из исследованных видов отличается не только различной скоростью и продолжительностью бега — их тазовые конечности еще и по-разному специализированы к нелокомоторным функциям: рытью, плаванию, лазанию, уходу за своим телом и другим, которые, несомненно, также накладывают отпечаток на морфологию конечностей, в том числе и на длинниковые показатели.

Для более полного эколого-функционального изучения тазовых конечностей много может дать анализ длинниковых пропорций их звеньев — отношение длины каждого звена к длине всей тазовой конечности. Результаты расчетов приведены в таблице. Прежде чем анализировать эти данные, отметим одну общую особенность. Наиболее изменчивыми оказываются концевые звенья свободной конечности: дистальное — автоподий и проксимальное — стилоподий, наиболее консервативным — среднее звено — зейгоподий (Манзий, Мороз, 1981). Так, несмотря на все функциональные различия, относительная длина голени колеблется от 32,9 (суслик) до 37,4% (крыса), т. е. в пределах 4,5%. Учитывая это, рассмотрим относительную длину стило- и автоподия.

Относительная длина стилоподия или бедра варьирует в больших пределах: от 22,5 до 38,2% (амплитуда 15,7%). Длинным бедром обладают животные, чередующие нескоростную локомоцию с рытьем: хомяк, слепыш, байбак, крыса и суслик, а более коротким — прыгающие и плавающие: тарбаганчик, земляной заяц, бобр, белка, соя.

Однако для того, чтобы с большей уверенностью говорить о закономерной зависимости между длиной бедра и характером функций задних ног, необходимо рассмотреть относительную длину автоподия — стопы. Из таблицы видно, что этот показатель изменяется в широких пределах: от 26,0 до 44,3% (амплитуда 18,3%). Заметна обратная коррелятивная зависимость между относительной длиной стопы и относительной длиной бедра: чем длиннее бедро, тем относительно короче автоподий и наоборот. Так, длинную стопу имеют тарбаганчик, земляной заяц, бобр, более короткую хомяк, слепыш, байбак. На первый взгляд кажется странным некоторое сходство показателей у прыгающих грызунов и у полуводных. Однако оно имеет объяснение: и те и другие отталкивают свое тело задними конечностями, только первые в воздушной среде, а вторые — в водной.

Относительно длинный столбиковый и короткий дистальный отделы у роющих животных объясняются силовой направленностью движений в суставах, что особенно важно при рытье. У прыгающих удлинение автоподия приводит к увеличению амплитуды размаха сгибаний — разгибаний голеностопного сустава и к выигрышу в скорости движения, на чем остановимся ниже. У полуводных удлинение автоподия приводит также и к увеличению его площади, что способствует лучшему отталкиванию от воды.

Для полноты картины укажем также, что различия в длине стопы касаются главным образом плюсны (таблица). Ее относительная длина колеблется от 7,9 (хомяк) до 29,4% (тарбаганчик) (амплитуда почти 22%). Что же касается фаланг пальцев, то их относительная длина варьирует от 11,1 до 16,6% (амплитуда 5,5%), т. е. длина фаланг, как и голени малоинформативна для функционального анализа тазовых конечностей.

Заслуживает внимания еще один индекс — отношение длины пяточного бугра к длине стопы. Пяточный бугор является самым важным плечом приложения силы мышц, разгибающих скакательный сустав и бросающих тело вперед по восходящей кривой при прыжках. Согласно законам механики, чем длиннее этот рычаг, тем больше выигрыш в силе и проигрыш в скорости движения в голеностопном суставе и, наоборот, чем короче пяточный бугор, тем более ощутимый выигрыш в скорости. И действительно, у животных, резко отталкивающих свое тело задними конечностями, пяточный бугор короткий (тарбаганчик, земляной заяц, бобр, белка), более длинный он у роющих и медленно передвигающихся (слепыш, хомяк, байбак).

Все изложенное позволяет сделать следующие выводы:

1. Адаптивная перестройка тазовой конечности грызунов, различающихся образом жизни, проявляется в изменении длины конечностей в целом и в изменении длины их звеньев.

2. Среди исследованных нами форм более длинные задние конечности имеют те животные, основной способ передвижения которых — прыжок, осуществляемый на почве или на ветвях деревьев (тушканчик, белка, соня-полчок), либо плавание посредством толчков задними конечностями. У роющих животных задние конечности короче.

3. Увеличение длины конечности прыгающих и плавающих произошло, главным образом, за счет дистальных отделов — автоподия. Удлинение автоподия у прыгающих приводит к увеличению амплитуды размаха сгибательно-разгибательных движений в голеностопном суставе, а длинный автоподий плавающих обеспечил увеличение площади стопы и лучшее отталкивание в водной среде. Увеличению скорости локомоции способствует также скоростной тип движения в голеностопном суставе (короткий пяточный бугор).

4. Задние конечности роющих грызунов характеризуются относительно длинным бедром и короткой стопой, а движения в суставах обеспечивают выигрыш в силе за счет проигрыша в скорости.

5. Наименьшие различия относительной длины имеет голень. Будучи средним звеном, она в наименьшей степени подвержена непосредственному воздействию толчков, исходящих от почвы или от тяжести тела.

Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих.— Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1960.— 195 с.

Гамбарян П. П. Бег млекопитающих.— Л.: Наука, 1972.— 335 с.

Зацепина Р. А. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР.— Учен. зап./Казан. ун-т, 1955, 115, № 8, с. 241—247.

Коток В. С., Манзий С. Ф. К функциональному анализу относительной длины звеньев тазовой конечности некоторых млекопитающих.— Вестн. зоологии, 1973, № 4, с. 43—47.

Манзий С. Ф. Особенности строения запястья млекопитающих в связи с различной функцией грудных конечностей.— В кн.: Проблемы функциональной морфологии двигательного аппарата. М.: Медгиз, 1956, с. 79—82.

Манзий С. Ф. Запястья млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1959.— 32 с.

Манзий С. Ф., Мороз В. Ф. К вопросу об эволюционной диспозиции грудных конечностей и о судьбе коракондов и лопатки позвоночных.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1981, № 7, с. 20—27.

Полякова Р. С. Морфо-функциональные особенности строения скелета конечностей белых.— Тр. Зоол. ин-та, 1971, 48, с. 121—151.

Самсонов Б. П. Типы строения костно-мышечной системы грызунов в связи с их различной функциональной деятельностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1953.— 15 с.

Житомирский пединститут
им. И. Я. Франко

Поступила в редакцию
5.1 1982 г.