

УДК 599.323.4+591.485

## ПРОПОРЦИИ СКЕЛЕТА ЛЕТАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ПОДКОВОНОСООБРАЗНЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (CHIROPTHERA, RHINOLOPHOIDEA) С РАЗЛИЧНЫМИ СТРАТЕГИЯМИ КОРМОДОБЫВАНИЯ

© 2008 г. А. А. Панютина

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

e-mail: myotis@mail.ru

Поступила в редакцию 17.01.2008 г.

Исследован 261 экз. 54 видов, 10 родов 4 семейств Rhinolophoidea. Были измерены длины предплечья, пальцевых элементов передних конечностей, ступни, голени и тела. Показано, что в пределах каждого из исследованных семейств виды, имеющие сходную экологическую специализацию, обладают очень сходной формой крыла, независимо от размеров особи. В различных семействах при одинаковой форме крыла варьирует соотношение длин дистальных и проксимальных фаланг, наиболее ярко выраженное на третьем пальце. У Rhinolophidae и Megadermatidae длина дистальных фаланг этого пальца заметно превышает длину проксимальных. У Nycteridae длины фаланг практически равны, у Hipposideridae проксимальные фаланги длиннее дистальных. Результаты свидетельствуют о том, что у подковоносообразных конфигурация крыла теснейшим образом связана с трофическими адаптациями. В различных семействах становление сходных форм крыла происходило параллельно, но на разной морфологической основе.

В отряде рукокрылых представлен широкий спектр различных стратегий кормодобывания. Большинство видов питаются подвижной добычей. Они могут ловить ее различными способами: в полете, собирая с земли и растений, охотясь с присады. На примере гладконосых рукокрылых были выделены несколько основных стратегий кормодобывания, которые различаются маневренностью, скоростью и длительностью полета (Крускоп, 1998; Norberg, Rayner, 1987; Kruskop, 1999 и др.). Первый тип – “воздушные охотники открытых пространств”: охотятся в открытых стациях и используют длительный, маневренный полет. Вторая группа – “воздушные охотники зашумленных<sup>1</sup> пространств”: охотятся в сложноструктурированных пространствах и используют медленный высокоманевренный полет. Третья группа – “собиратели” и “присадники”: на лету собирают добычу с субстрата или ведут охоту с присады; полет относительно медленный и высоко-маневренный.

Для ряда крупных таксонов рукокрылых (Vesperilionidae, Phyllostomidae и др.) было показано, что с вышеупомянутыми стратегиями кормодобывания определенным образом коррелирует форма крыла, для описания которой разработан ряд индексов (Findley et al., 1972; Norberg, Rayner, 1987), например, Aspect Ratio index (ARI) – индекс

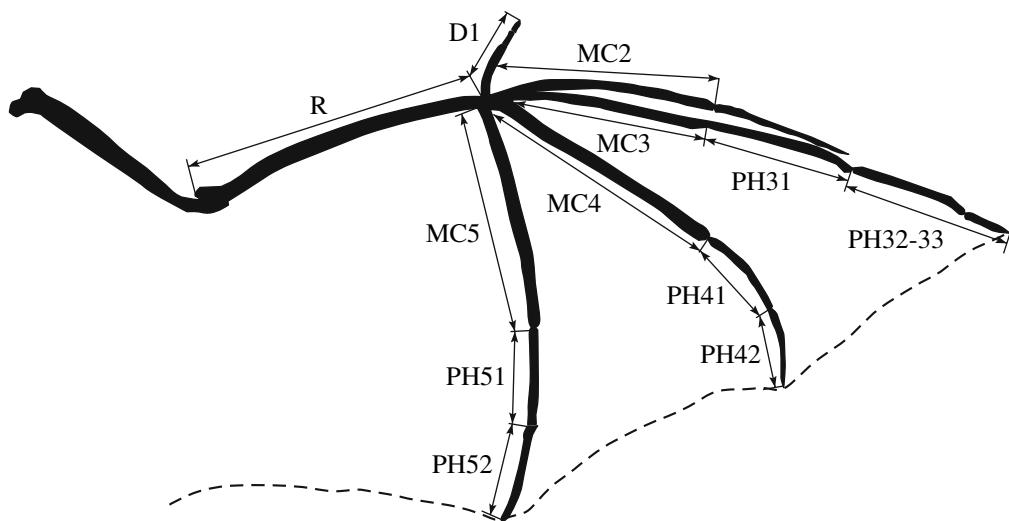
пропорций крыла:  $(R + D3)/D5$  и Wing tip index (WTI) – индекс верхушки крыла:  $D3/R$ , где  $D3 = (MC3 + PH31 + PH32)$ ,  $D5 = (MC5 + PH51 + PH52)$  (рис. 1).

При изучении соотношения этих индексов в отряде Chiroptera (Norberg, Rayner, 1987) подковоносообразных рассматривали как гомогенную группу, поскольку внутригрупповая изменчивость у них оказалась гораздо меньше, чем изменчивость внутри других крупных таксонов рукокрылых.

В рамках традиционной таксономии надсемейство подковоносообразных включает в себя 4 семейства (Wilson, Reeder, 1993; Павлинов, 2003): подковоносов, Rhinolophidae (1 род, 71 вид, в трактовке Csorba et al., 2003), листоносов Старого Света, Hipposideridae, (9 родов, 73 вида), ложных вампиров, Megadermatidae, (4 рода, 5 видов) и щелемордов, Nycteridae, (1 род, 13 видов).

Представители надсемейства Rhinolophoidea обитают только в Старом Свете. Наиболее широко они распространены в Северо-Восточной и Центральной Африке, Северо-Западной Австралии и по всей Юго-Восточной Азии, которая считается центром их разнообразия (Nowak, 1994). Большинство подковоносообразных насекомоядны, хотя в семействе ложных вампиров почти все виды в той или иной мере плотоядны (питаются преимущественно млекопитающими, рептилиями и амфибиями); хищники встречаются и среди

<sup>1</sup> Под зашумленностью мы понимаем большое количество препятствий, отражающих эхолокационные сигналы.



**Рис. 1.** Схема крыла летучей мыши: R – длина предплечья, D1 – длина первого пальца, MC2–MC5 – длины метакарпалий второго – пятого пальцев, PH31–PH51 – длины проксимальных фаланг третьего – пятого пальцев, PH32-33–PH52 – длины дистальных фаланг третьего–пятого пальцев.

щелемордов. Подковоносообразные используют в качестве охотничьих угодий широкий спектр местообитаний. Они охотятся на открытых участках (между горными хребтами, над кронами деревьев и водоемами, вдоль дорог) и в сложно-структурированных трудных для маневрирования стациях (под пологом леса, в зарослях растительности).

Подковоносообразные на фоне рукокрылых в целом не демонстрируют значительного разнообразия формы крыла и составляют довольно однородную группу. Однако анализ в пределах надсемейства (Панютина, 2002) показал, что и в этой группе можно выделить различные морфотипы крыла, которые обнаруживают связь с определенными экологическими характеристиками видов. Описанные нами для этой группы стратегии кормодобыния аналогичны некоторым, известным у гладконосых (*Vespertilionidae*), но соответствующие им морфотипы крыла представлены своим специфическим набором характеристик. Так, узкое крыло с небольшим хиропатагиумом (часть крыла, расположенная между вторым и пятым пальцами) характерно для воздушных охотников открытых пространств, широкое крыло с небольшим хиропатагиумом – для воздушных охотников зашумленных пространств. Широким крылом с большим хиропатагиумом обладают присадники и собиратели. Повидовой список групп со значениями индексов приведен в табл. 1. Однако выделенные ранее у *Rhinolophoidea* эколого-морфологические группы не отражают в полной мере всего разнообразия структурных особенностей крыла.

Цель данной работы – используя методы многомерной статистики, проверить достоверность

выявленных ранее корреляций формы крыла и стратегий кормодобыния в надсемействе *Rhinolophoidea*; исследовать соотношение различных дистальных элементов кисти в структуре крыла; выявить адаптивную и филогенетическую составляющие в формировании морфологического разнообразия летательного аппарата в данной группе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы коллекционные спиртовые материалы, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ (ЗММУ) и Зоологическом институте РАН (ЗИН).

Для анализа изменчивости морфометрических признаков исследован 261 экз. 54 видов, относящихся к 10 родам 4 семейств *Rhinolophoidea* (1/3 от общего числа видов, 2/3 от общего числа родов), из них *Rhinolophidae* – 128 экз. 22 видов, *Hipposideridae* – 107 экз. 20 видов, 5 родов, *Megadermatidae* – 14 экз. 4 видов, 3 родов, *Nycteridae* – 16 экз. 4 видов.

Для каждого экземпляра были выполнены 12 промеров скелетных элементов крыла, заключенных в летательную перепонку (длины предплечья, пальцевых элементов передних конечностей) (рис. 1). В некоторых построениях были использованы промеры длины ступни и голени, поскольку задние конечности также участвуют в поддержании летательной перепонки и влияют на полетные качества рукокрылых.

Для сравнения формы крыла у представителей выделенных ранее эколого-морфологических группировок мы разработали метод безразмерных схем. При построении схемы крыла вместо абсолютных промеров использовали индексы, полученные

**Таблица 1.** Повидовой список групп со значениями основных крыловых индексов

Группа	Значения индексов	Rhinolophidae	Hipposideridae	Megadermatidae	Nycteridae
Узкокрылые формы с небольшим хиропатагиумом	ARI > 2.05, WTI < 1.7	<i>Rhinolophus thomasi, Rh. mehelyi, Rh. coelophyllus</i>	<i>Hipposideros armiger, H. ruber, H. abae, H. lylei, H. commersoni, H. larvatus, H. galeritus, H. jonesi, H. caffer, H. turpis, H. cervinus, H. diadema</i> , все виды родов <i>Asellia, Aselliscus</i> и <i>Triaenops</i>	—	—
Ширококрылые формы с небольшим хиропатагиумом	ARI < 2.05, WTI < 1.8	<i>Rhinolophus pusillus, Rh. lepidus, Rh. macrotis, Rh. pearsoni, Rh. blasii, Rh. bocharicus, Rh. landeri, Rh. cornutus, Rh. acuminatus, Rh. borneensis, Rh. malayanus, Rh. rouxi, Rh. shameli, Rh. stheno, Rh. hildebrandti, Rh. ferrumequinum, Rh. paradoxolophus, Rh. clivosus, Rh. affinis, Rh. fumigatus, Rh. euryale, Rh. hipposideros</i>	<i>Hipposideros pomona, H. cineraceus, H. bicolor, H. ater, Coelops frithii</i>	—	—
Ширококрылые формы с большим хиропатагиумом	ARI > 1.9, WTI > 1.75	<i>Rhinolophus luctus</i>	—	Все виды	Все виды

ные в результате деления длин пальцевых элементов на длину предплечья. Поскольку третий палец подковоносых имеет обычно три фаланги, последняя из которыхrudиментарная и, по большей части, хрящевая (кроме Megadermatidae и Nycteridae, у которых она окостеневает), в процессе статистической обработки данных мы использовали только значения промеров двух костных фаланг третьего пальца. Для расчета эколого-морфологических индексов и построения безразмерных схем крыла мы использовали также значения длины третьей фаланги, если она присутствовала. Длина предплечья является одним из универсальных размерных показателей для рукокрылых (Крускоп, 1998) и обладает несколькими несомненными преимуществами перед другими показателями, например массой и длиной тела, поскольку легко и точно измеряется и не меняется в зависимости от физиологического состояния животного.

При построении безразмерных схем крыла предплечье и третий палец располагают на одной линии, пятый палец – под прямым углом к предплечью, четвертый палец – под углом 30° по отношению к третьему пальцу, второй палец – под углом 5° по отношению к третьему. Такая схема максимально приближена к естественному расположению пальцев при раскрытом крыле.

Визуализация и сравнение формы крыльев у различных видов проводилось при помощи компьютерной программы, разработанной специаль-

но для подготовки настоящей статьи А.К. Панютиным.

Для оценки достоверности выделенных ранее эколого-морфологических группировок (Панютина, 2002) мы использовали дискриминантный анализ. Для выявления попарных межродовых и межвидовых различий по тем же признакам с учетом их корреляций, а также для анализа вклада в суммарные различия между видами отдельных признаков использованы стандартный дискриминантный анализ (с учетом всех признаков) и пошаговый дискриминантный анализ с использованием только тех признаков, которые дают значимые различия.

При количественном анализе изменчивости морфологических характеристик крыла для детального описания эколого-морфологического разнообразия в группе использованы различные статистические методы из пакета статистических программ Statistica 5.05 и 6.0.

Для выявления размерной аллометрии длин фаланг относительно длины предплечья на межвидовом уровне был использован регрессионный анализ. Мы рассмотрели зависимость логарифмов длины каждой из двух фаланг от логарифма длины предплечья. Коэффициент регрессии был близок к единице, что свидетельствует в пользу изометрических отношений между ними. Чтобы статистически протестировать гипотезу об отсутствии значимой аллометрической зависимости, мы рассмотрели зависимость логарифмов отношения длины каждой из двух фаланг к длине

предплечья от логарифма длины предплечья и обнаружили, что коэффициент регрессии не достоверно отличается от нуля, что подтверждает изометрию. Анализ проводили на видовых средних. При построении линий регрессии мы ограничивались только представителями определенного семейства, относящимися к одной экологической группе. Анализ был проведен для представителей семейства *Rhinolophidae*, относящихся ко второй экологической группе, и для представителей семейства *Hipposideridae*, относящихся к первой экологической группе. В обоих случаях аллометрия не выявлена.

Для предварительной оценки значимости признаков при разделении видов использован дисперсионный анализ (MANOVA). Он позволяет определить наличие межвидовых различий по выбранным признакам и оценить вклад каждого признака в отдельности в суммарные межвидовые различия без учета корреляций между признаками.

Для апостериорного выделения группировок родов и видов использована корреляционная дистанция, позволяющая исключить влияние размernого фактора на результаты сравнения. Вычисления проводились по формуле  $(1 - r)$ , где  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона. Для графического представления матрицы дистанций проведены кластерный анализ (использованы три алгоритма: UPGMA – невзвешенное попарное сравнение с использованием арифметического среднего, WPGMA – взвешенное попарное сравнение с использованием арифметического среднего, WARD'S – метод Уорда) и многомерное шкалирование.

Для выявления и оценки корреляций между исследуемыми признаками также использовали матрицу корреляционных дистанций, графически представленную с помощью кластерного анализа.

Для оценки вклада влияния филогенетической и адаптивной составляющих в структуру морфологического разнообразия формы крыла подковоносообразных мы использовали дисперсионный анализ (MANOVA) по алгоритму GLM (обобщенной линейной модели). Обработка данных проводилась с помощью программ Systat и Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Проверка достоверности выделения экологоморфологических групп в надсемействе подковоносообразные

Как показал проведенный нами стандартный дискриминантный анализ, в котором в качестве группирующей переменной использован показатель типа кормодобывания, все выделенные по форме крыла и стратегиям кормодобывания эколо-

го-морфологические группировки четко обособлены друг от друга. Виды с неустановленными экологическими характеристиками оказались четко распределены по заданным группам, за исключением четырех видов подковоносых. Три из них, попавшие во вторую группу, на основании соотношения крыловых индексов были отнесены к первой группе (узкокрылые с небольшим хиропатагиумом). Это *Rhinolophus thomasi*, *Rh. mehelyi*, *Rh. coelophyllus*. Четвертый, *Rh. luctus* ранее был отнесен ко второй группе, но по результатам дискриминантного анализа этот вид со 100% вероятностью относится к третьей группе.

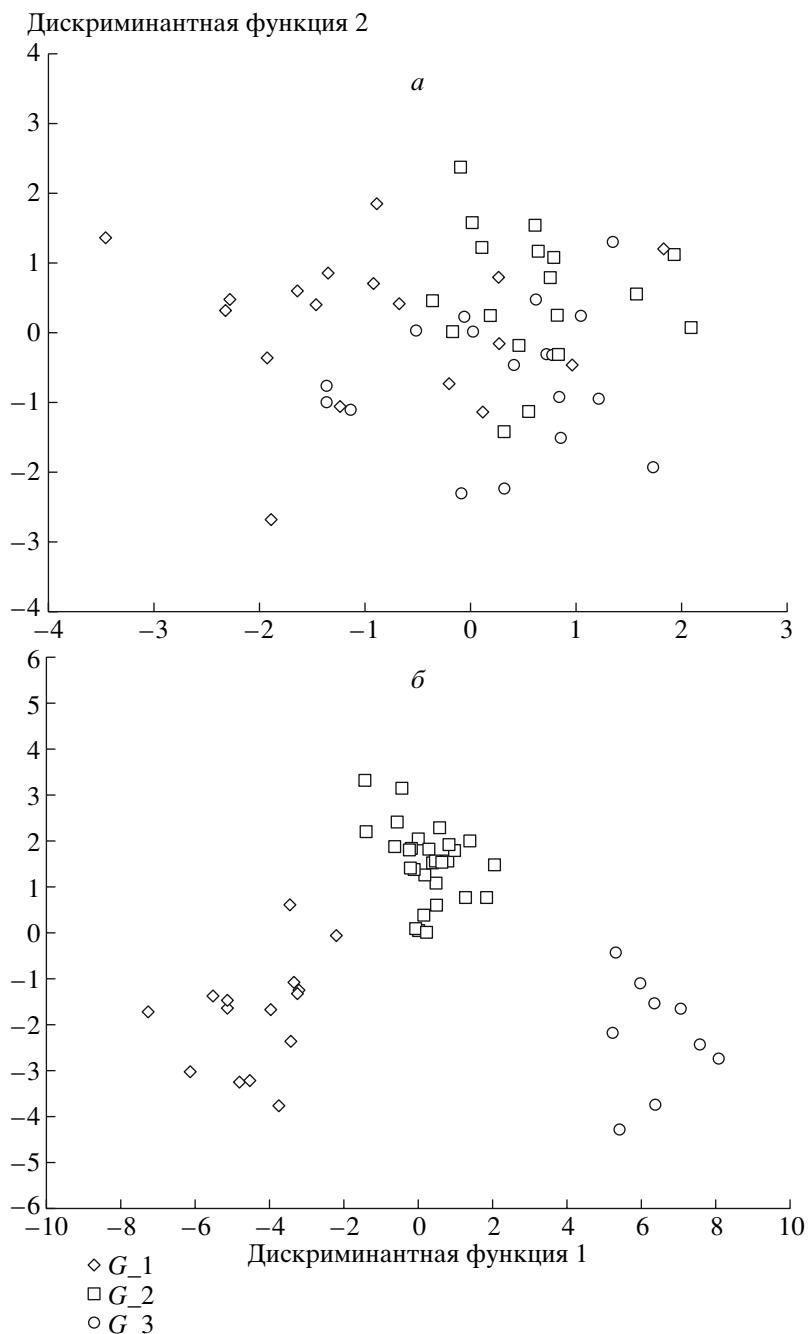
Для того чтобы удостовериться, что полученная классификация неслучайна, мы провели рандомизационный тест, при этом рандомизация подвергалась классифицирующая переменная для обучающей выборки. Полученное распределение (рис. 2а) показало практически полное перекрывание группировок. Это можно рассматривать как статистическое доказательство неслучайного характера распределения видов, заданного переменной, которая характеризует тип кормодобывания.

После введения в матрицу данных результатов апостериорной классификации стандартный дискриминантный анализ был проведен повторно. Группировки остались столь же хорошо обособлены. Редукция числа признаков картину не изменила (рис. 2б).

Первая группировка объединяет охотников открытых пространств. В нее вошло большинство представителей семейства *Hipposideridae*, за исключением четырех видов рода *Hipposideros*, которые явно тяготеют к охоте в зашумленных пространствах, и рода *Coelops*. Вторая группа – охотники зашумленных пространств – образована видами рода *Rhinolophus*, кроме *Rh. luctus*, и видами семейства *Hipposideridae*, не вошедшими в первую группу. Это *Hipposideros pomona*, *H. cineraceus*, *H. bicolor*, *H. ater* и *Coelops frithii*. Третья группа, “присадники”, представлена видами семейств *Megadermatidae* и *Nycteridae*, а также *Rh. luctus*.

Для оценки степени сходства формы крыла в пределах выделенных по стратегиям кормодобывания группировок проведено ее сравнение при помощи безразмерных схем. При сравнении особое внимание мы уделили тем видам, которые по соотношению крыловых индексов были отнесены к одной группе, а по результатам дискриминантного анализа – к другой. Это *Rhinolophus thomasi*, *Rh. mehelyi*, *Rh. coelophyllus* и *Rh. luctus*.

Форма крыла у представителей первой группы (узкокрылых с небольшим хиропатагиумом) оказывается очень сходной, включая и “спорные” виды *Rh. thomasi* и *Rh. coelophyllus* (рис. 3а). Исключение составляет лишь *Rh. mehelyi*. Самое корот-



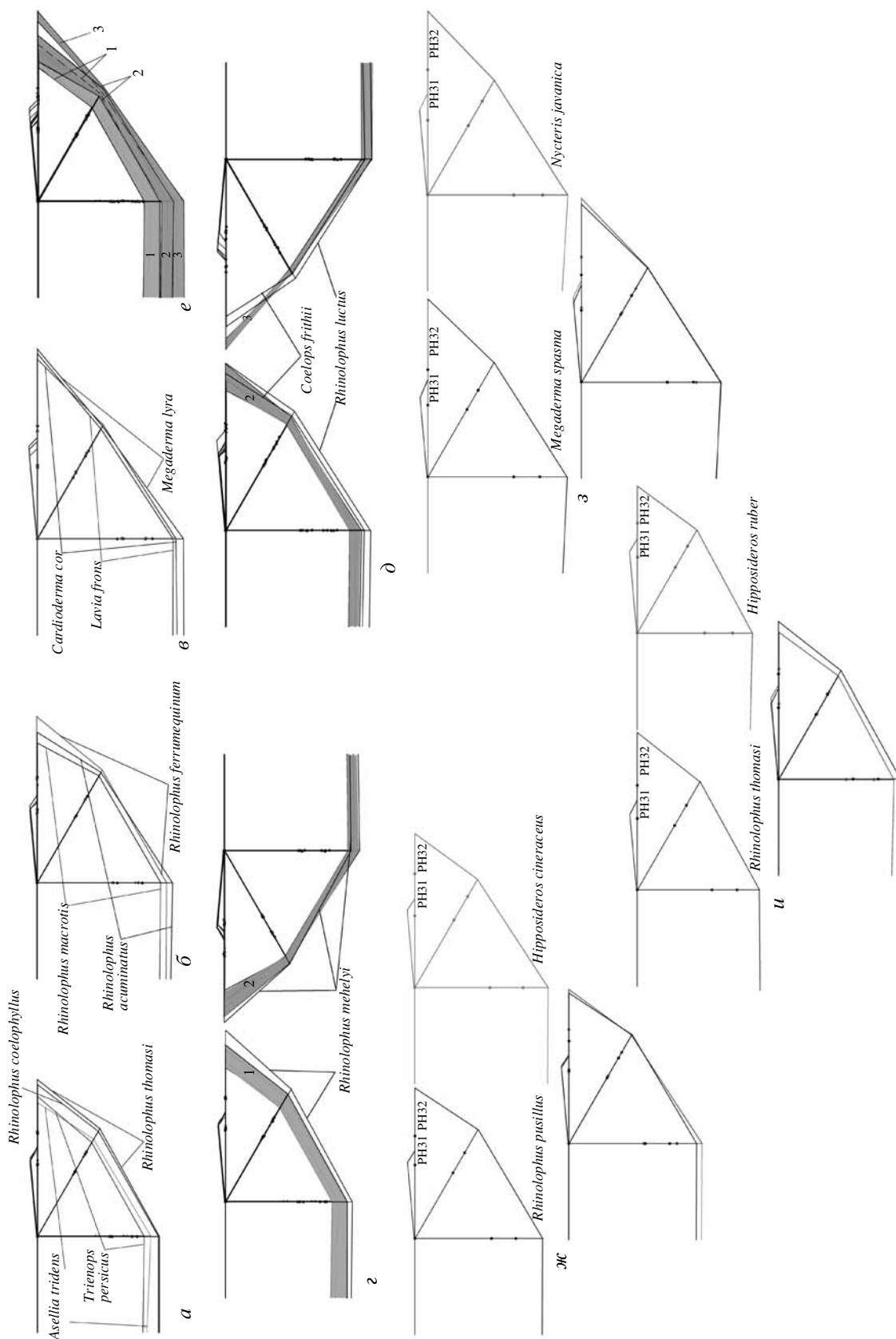
**Рис. 2.** Результаты стандартного дискриминантного анализа:  $G_1$  – воздушные охотники открытых пространств;  $G_2$  – воздушные охотники зашумленных пространств;  $G_3$  – присадники и собиратели. *а* – распределение видов подковоносообразных в пространстве первых двух канонических переменных, выделенных на основе рандомизированной классифицирующей переменной в обучающей выборке. *б* – распределение видов подковоносообразных в пространстве первых двух канонических переменных, выделенных по типу кормодобыивания в выборке, включающей все виды.

кое крыло в первой группе имеет *Asellia tridens*, самое узкое *Triaenops persicus*. Самое широкое и длинное крыло характерно для *Rhinolophus thomasi*.

*Rh. mehelyi* по форме крыла значительно отличается от всех представителей первой группы – его крыло шире и гораздо длиннее (рис. 3 $\varepsilon$ ). Однако по форме крыла этот вид не попадает и во

вторую группу: его крыло уже и длиннее, чем у видов, ее составляющих. Таким образом, *Rh. mehelyi* является одним из немногих исключений, которые невозможно отнести ни к одной из выделенных групп.

Представители второй группы (ширококрылые виды с небольшим хиропатагиумом) также



**Рис. 3.** Сравнение формы крыльев при помощи безразмерных схем: 1 – первая группа (узкокрылые с небольшим хиропатагиумом), 2 – вторая группа (ширококрылые с небольшим хиропатагиумом), 3 – третья группа (ширококрылые с большим хиропатагиумом). а – диапазон изменчивости формы крыла в первой группе (узкокрылые виды с небольшим хиропатагиумом), б – диапазон изменчивости формы крыла во второй группе (ширококрылые виды с большим хиропатагиумом), в – сравнение форм крыла *Rhinolophus megalotis* с формой крыльев *Rhinolophus lucifer* и *Coelops frithii* с формой крыльев представителей второй и третьей групп, д – сравнение форм крыльев представителей первой, второй и третьей групп, е – сравнение крыльев *Megaderma thomasi* и *Hipposideros ruber*, ж – сравнение крыльев *Megaderma spasma* и *Nycterus thomasi*, з – сравнение крыльев *Megaderma spasma* и *Nycterus javanica*, и – сравнение крыльев *Megaderma spasma* и *Nycterus spasma*, ѿ – сравнение крыльев *Megaderma spasma* и *Megaderma megalotis*.

демонстрируют значительное сходство по форме крыльев (рис. 3б). Однако из группы сразу же исключаются *Rhinolophus luctus* и *Coelops frithii*. Их крылья значительно шире, чем у других ее представителей (рис. 3д). Среди оставшихся видов *Rh. macrotis* обладает самым коротким и узким крылом. Самое широкое крыло характерно для *Rh. acuminatus*, а самым длиннокрылым видом в этой группе оказывается *Rh. ferrumequinum*.

*Rhinolophus luctus* и *Coelops frithii* по форме крыла отличаются и от представителей третьей группы (рис. 3д), поскольку у обсуждаемых видов при сходной ширине крылья значительно короче, чем у ширококрылых видов с увеличенным хиропатагиумом. Таким образом, *Rhinolophus luctus* и *Coelops frithii* по форме крыльев не соответствуют выделенным ранее типам.

В группе ширококрылых видов с увеличенным хиропатагиумом (рис. 3в) самое узкое крыло у *Lavia frons*, а самое короткое у *Cardioderma cor*. Самым длинным и широким крылом обладает *Megaderma lyra*.

На рис. 3е показано, что между группами, выделенными по форме крыла, практически отсутствует перекрывание по относительным размерам крыла (длине и ширине). Перекрывание наблюдается лишь между первой и второй группой по длине крыла.

В пределах каждой группы мы видим значительное сходство по форме крыла, не только между видами одного семейства, но и между представителями разных семейств. В экологической группе охотников зашумленных пространств это сходство можно продемонстрировать на примере таких видов, как *Rhinolophus pusillus* и *Hipposideros cineraceus* (рис. 3ж). В экологической группе присадников подобное сходство иллюстрируют *Megaderma spasma* и *Nycteris javanica*: их крылья почти совсем не различаются по форме (рис. 3з). Среди охотников открытых пространств сходство крыльев можно продемонстрировать на примере *Rhinolophus thomasi* и *Hipposideros ruber* (рис. 3и). Хотя в данном случае крылья не совсем совпадают по форме, налицо определенное сходство. По-видимому, в этой экологической группе отсутствие более ярко выраженного сходства по форме крыла между представителями *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* связано с тем, что среди подковоносных нет столь специализированных к длительному неманевренному охотничьему полету видов, как среди *Hipposideridae*. В то же время, некоторые представители последнего семейства успешно приспособились к охоте в сложно структурированных пространствах, что и определило упомянутое выше сходство крыльев у представителей этих таксонов, относящихся к группе охотников зашумленных пространств.

По результатам сравнения формы крыльев при помощи безразмерных схем видно, что в пределах каждого из семейств исследуемого надсемейства, в первую очередь *Rhinolophidae* и *Hippotideridae*, виды, имеющие сходную экологическую специализацию, обладают сходной формой крыла, независимо от размеров особи (за исключением нескольких видов, обладающих крылом нестандартной формы). Это свидетельствует о справедливости выделения эколого-морфологических группировок прежде всего на основании формы крыла, которая и является адаптивно значимой характеристикой.

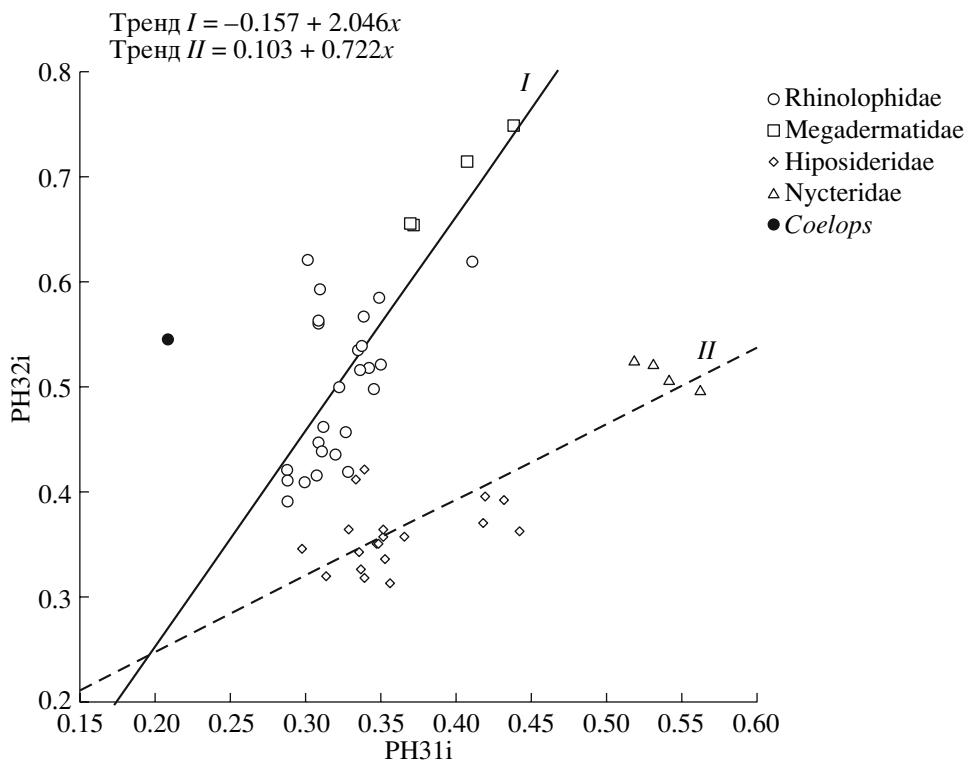
Большинство изученных нами видов надсемейства укладываются в предложенную схему классификации. Однако примененный нами метод анализа позволил обнаружить и исключить из описываемых группировок виды с нетипичной формой крыла. Индексы ARI и WTI оказались менее пригодны для построения эколого-морфологической классификации, так как не позволяют выявить виды с нетипичной формой крыла.

#### Участие пальцевых элементов в формировании внутренней структуры крыла

Показано, что в различных семействах подковонособразных при одинаковой форме крыла различается соотношение дистальных и проксимальных фаланг (Рапутина, 2005). Наиболее ярко это выражено в соотношении длин фаланг третьего пальца. У *Rhinolophidae* и *Megadermatidae* длины дистальных фаланг третьего пальца заметно превышают длины проксимальных. У *Nycteridae* длины фаланг практически равны, у *Hippotideridae* проксимальные фаланги обычно длиннее дистальных.

На рис. 4 изображена диаграмма, иллюстрирующая соотношение между длинами костных фаланг, отнесенными к длине предплечья. Поскольку длина третьего пальца определяет длину крыла, можно выделить две основные тенденции в способах удлинения крыла в семействах *Rhinolophidae* и *Hippotideridae*. Отсутствие на межвидовом уровне значимой размерной аллометрии длин фаланг относительно длины предплечья было показано нами ранее (см. раздел “Материал и методика”).

Первая тенденция характерна для подковоносов. У них удлинение крыла происходит в основном за счет увеличения дистальной фаланги. При этом ширококрылые формы занимают исходную позицию в этом ряду. Относительный размер проксимальной фаланги (PH31/R) в этой группе практически не меняется. Минимальные значения индекса дистальной фаланги (PH32-33/R) в этой группе имеют ширококрылые и короткокрылые виды, такие как *Rh. pusillus*, *Rh. lepidus*,



**Рис. 4.** Соотношение индексов проксимальной и дистальной фаланг третьего пальца у исследованных видов Rhinolophoidea.  $I$  – первый тренд удлинения крыла  $y = 2.045 (\pm 0.3016)x - 0.157 (\pm 0.1011)$ .  $II$  – второй тренд удлинения крыла  $y = 0.7222 (\pm 0.0922)x + 0.103 (\pm 0.0366)$ .

*Rh. cornutus*, *Rh. paradoxolophus*, *Rh. macrotis*, *Rh. acuminatus*, *Rh. borneensis*, *Rh. malayanus*, *Rh. rouxi*, *Rh. shamelii*, *Rh. stheno*. У ряда видов происходит увеличение относительных размеров дистальной фаланги, причем у некоторых из них оно сопровождается увеличением пятого пальца, что приводит к общему расширению крыла, как например, у *Rh. hipposideros*, *Rh. hildebrandti*, *Rh. pearsoni*, *Rh. landeri*, *Rh. blasii*. У других видов увеличения пятого пальца не происходит, в результате чего крыло становится узким и соответствует первому типу, характерному для воздушных охотников открытых пространств (однако не настолько узким, как у большинства листоносов Старого Света, имеющих узкое крыло). Это такие виды, как *Rh. coelophyllus*, *Rh. thomasi*, *Rh. mephelyi*. У *Rh. fumigatus*, *Rh. euryale*, *Rh. clivosus*, *Rh. affinis*, *Rh. ferrumequinum*, *Rh. bocharicus* наблюдается лишь незначительное увеличение пятого пальца, в результате чего крыло становится относительно узким.

Вторая тенденция свойственна листоносам Старого Света. У них удлинение крыла происходит в большей степени за счет увеличения проксимальной фаланги. Большинство видов листоносов имеют очень низкие индексы как первой, так и второй фаланг. Это виды с узким и коротким крылом (группа воздушных охотников открытых

пространств). По мере увеличения крыла у некоторых листоносов относительный размер проксимальной фаланги увеличивается. При этом одновременно с удлинением крыла у этих видов происходит и его расширение за счет пятого пальца.

Представитель рода *Coelops* не укладывается ни в одну из вышеописанных тенденций из-за экстремально длинных дистальных фаланг третьего пальца.

В обе вышеизложенные тенденции очень хорошо укладываются представители семейств ложных вампиров и щелемордов. Крайний вариант в развитии первой тенденции демонстрируют ложные вампиры. Их крыло очень сильно удлиняется за счет увеличения дистальных фаланг, увеличения проксимальных практически не происходит, но одновременно с этим крыло расширяется за счет пятого пальца. Крайний вариант в развитии второй тенденции демонстрируют щелеморды. У них происходит гипертрофия обеих фаланг, за счет чего сильно увеличивается длина хиропатагиума. Пятый палец также увеличивается, как и в предыдущей группе.

Таким образом, независимо от экологической специализации, соотношение дистальных и проксимальных фаланг определяется принадлежностью к тому или иному семейству, то есть является филогенетической составляющей разнообразия.

## Морфометрический анализ крыловых признаков

Поскольку три группировки, выделенные на основе формы крыла и эколого-морфологических индексов, не описывают в полной мере разнообразие строения крыла подковоносообразных, для построения более дробной классификации мы провели морфометрический анализ различных признаков, участвующих в формировании крыла.

### Взаимоотношения признаков

Для оценки значимости отдельных крыловых элементов в распределении видов мы различными статистическими методами провели морфометрический анализ этих признаков, включив в него также длины голени и стопы, которые наравне с пальцевыми элементами участвуют в поддержании летательной перепонки.

Результаты дисперсионного анализа показывают, что вклады всех исследованных признаков значимы при разделении видов. Уровень ошибки недостоверно отличается от нуля.

Анализ корреляции признаков (с помощью кластерного анализа) выявил две обособленные группы кластеров (рис. 5а). Первая группа представлена четырьмя кластерами (1–4). В первый кластер входят четыре признака: длины предплечья и метакарпалий второго, третьего и четвертого пальца. Эти признаки описывают размерную изменчивость. Второй кластер представлен двумя признаками – длиной голени и длиной пятой метакарпалии. Данные признаки также описывают размерную изменчивость, но в меньшей степени подвержены аллометрической зависимости, поскольку немного варьируют в одном размерном классе в пределах различных экологических специализаций. Третий кластер представлен тремя признаками – длинами проксимальных фаланг третьего – пятого пальцев. Они описывают характер проксимальной части хиропатагиума и имеют большое значение при описании разнообразия в пределах надсемейства. Четвертый кластер первой группы объединяет два признака: длину ступни и длину первого пальца. Скоррелированность этих признаков не удивительна, поскольку они описывают развитие хватательных механизмов обеих конечностей (хватательную функцию передней конечности – крыла у летучих мышей обеспечивает лишь первый палец).

Вторая группа представлена только одним кластером, который объединяет три признака: длины дистальных фаланг третьего – пятого пальцев. Их обособленное положение понятно, поскольку они описывают развитие дистальной части хиропатагиума и являются компонентами крыла, подверженными наибольшей изменчивости.

### Взаимоотношения видов

Для исследования разнообразия по вышеперечисленным признакам в исследуемом надсемействе использовали матрицу корреляционных дистанций, на основании которой выделили апостериорные группировки родов и видов.

Все три примененных в работе метода кластерного анализа (UPGMA, WPGMA, WARD`S) выделили сходные группировки, большинство из которых практически не отличались по составу, незначительно варьировало лишь взаимоотношение отдельных кластеров. Фенограмма, полученная методом UPGMA (рис. 5б), содержит 10 достаточно хорошо обособленных кластеров, которые на первом уровне ветвления образуют две группы: 1) с первого по седьмой и 2) с восьмого по десятый.

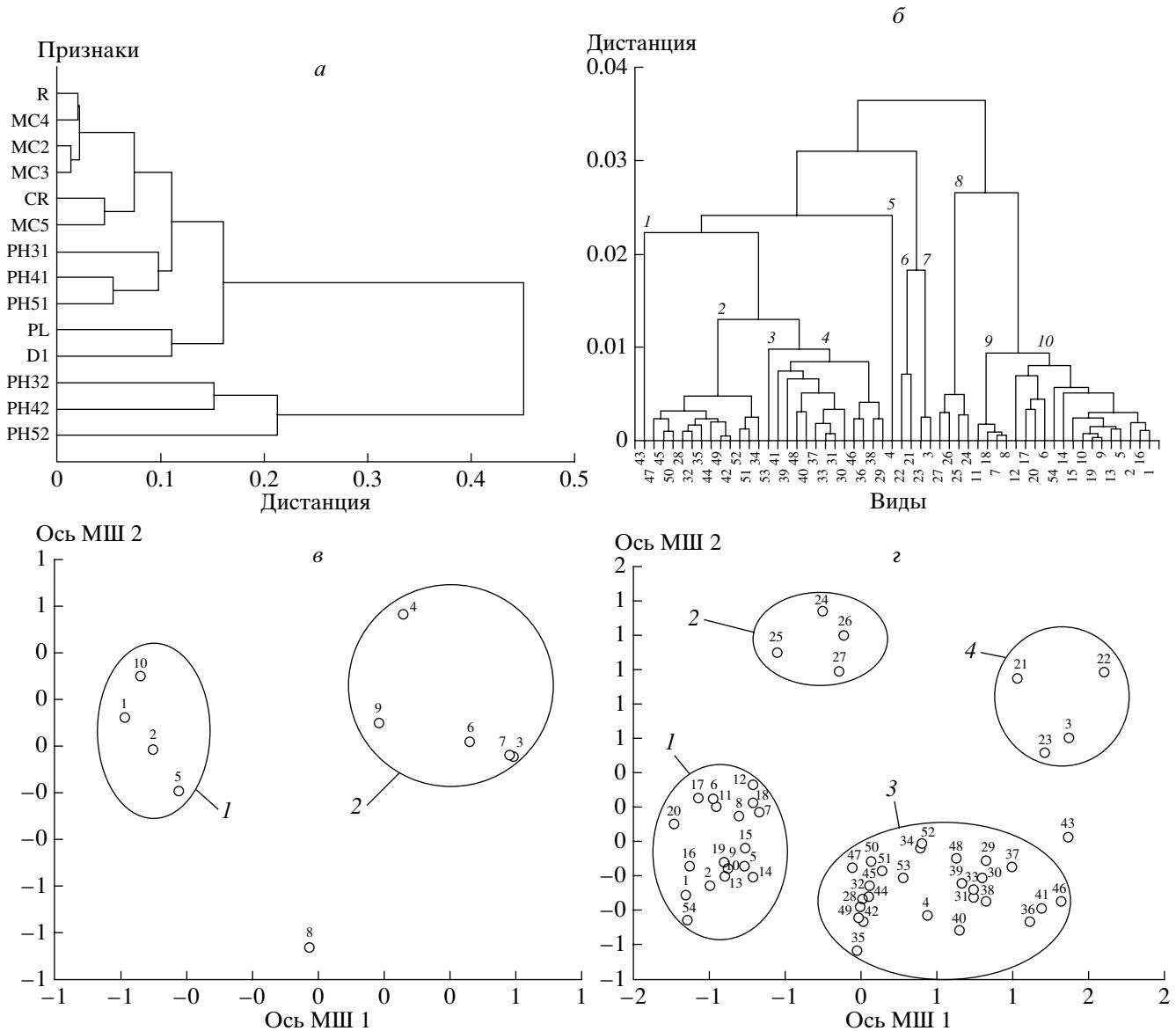
Одна группа кластеров представлена семействами *Hipposideridae* и *Nycteridae*, другая объединяет всех представителей семейства *Rhinolophidae* и *Megadermatidae*, а также включает род *Coelops*. Объединение *Megadermatidae* с *Rhinolophidae* хорошо объяснимо. Несмотря на то, что все *Megadermatidae* имеют крыло третьего типа (широкое с большим хиропатагиумом), длина дистальных фаланг у них превышает длину проксимальных, что характерно для *Rhinolophidae*.

Представители семейства *Megadermatidae* составляют два кластера (6 и 7), противопоставленных остальным кластерам первой группы. Кластер 6 объединяет *Megaderma lyra* и *Lavia frons*, а кластер 7 – *Megaderma spasma* и *Cardioderma cor*.

Остальные кластеры делятся на две группы: одну образуют все подковоносы (кластеры 1–4), другая представлена одним видом – *Coelops frithii* (кластер 5). Это единственный представитель семейства, который по соотношению крыловых индексов (ARI и WTI) в полной мере относится ко второй экологической группе, а по форме крыла близок к третьей. Соотношение фаланг третьего пальца у этого вида соответствует таковому у *Rhinolophidae*, что также является единственным случаем в семействе *Hipposideridae*. Форма крыла у этого вида сходна с таковой у *Rhinolophus luctus*, который также образует отдельный кластер (1).

Обособленное положение последнего неудивительно. Данный вид глубоко специализирован к охоте с присады, которая более характерна для представителей семейства *Megadermatidae* и отчасти *Nycteridae*, чем для представителей *Rhinolophidae*. По соотношению ARI и WTI индексов этот вид отличается от всех представителей своего семейства, но при этом не попадает в группу, которую образуют виды с широким крылом и сильно увеличенным хиропатагиумом, относящиеся к семействам *Megadermatidae* и *Nycteridae*.

Остальные виды семейства *Rhinolophidae* составляют три близких по положению кластера.



**Рис. 5.** Результаты статистической обработки признаков, участвующих в формировании крыла: *a* – фенограмма, отражающая корреляции между признаками, построенная методом UPGMA ( $1 - r$ ), где  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона: CR – длина голени, PL – длина ступни, остальные обозначения как на рис. 1. *б* – фенограмма, отражающая сходственные отношения между видами по всем исследованным признакам, построенная методом UPGMA: 1 – *Asellia tridens*, 2 – *Aselliscus tricuspidatus*, 3 – *Cardioderma cor*, 4 – *Coelops frithii*, 5 – *Hipposideros abae*, 6 – *H. armiger*, 7 – *H. ater*, 8 – *H. bicolor*, 9 – *H. caffer*, 10 – *H. cervinus*, 11 – *H. cinereus*, 12 – *H. commersoni*, 13 – *H. diadema*, 14 – *H. galeritus*, 15 – *H. jonesi*, 16 – *H. larvatus*, 17 – *H. lylei*, 18 – *H. pomona*, 19 – *H. rubber*, 20 – *H. turpis*, 21 – *Lavia frons*, 22 – *Megaderma lyra*, 23 – *M. spasma*, 24 – *Nycteris gabiensis*, 25 – *N. hispida*, 26 – *N. javanica*, 27 – *N. thebaica*, 28 – *Rhinolophus acuminatus*, 29 – *R. affinis*, 30 – *R. blasii*, 31 – *R. bocharicus*, 32 – *R. borneensis*, 33 – *R. clivosus*, 34 – *R. coelophyllus*, 35 – *R. cornutus*, 36 – *R. euryale*, 37 – *R. ferrumequinum*, 38 – *R. fumigatus*, 39 – *R. hildebrandti*, 40 – *R. hipposideros*, 41 – *R. landeri*, 42 – *R. lepidus*, 43 – *R. luctus*, 44 – *R. macrotis*, 45 – *R. malayanus*, 46 – *R. mehelyi*, 47 – *R. paradoxolophus*, 48 – *R. pearsoni*, 49 – *R. pusillus*, 50 – *R. rouxi*, 51 – *R. shameli*, 52 – *R. stheno*, 53 – *R. thomasi*, 54 – *Triaenops persicus*; 1–10 – кластеры. *в* – распределение родов подковоносообразных в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования на основе матрицы корреляционных дистанций: 1 – *Asellia*, 2 – *Aselliscus*, 3 – *Cardioderma*, 4 – *Coelops*, 5 – *Hipposideros*, 6 – *Lavia*, 7 – *Megaderma*, 8 – *Nycteris*, 9 – *Rhinolophus*, 10 – *Triaenops*; 1, 2 – группы родов. *г* – распределение видов подковоносообразных в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования на основе матрицы корреляционных дистанций: 1–54 как на рис. 5б; 1–4 – группы видов.

Один из них (кластер 2) образует группа из 12 видов: *Rhinolophus malayanus*, *Rh. rouxi*, *Rh. cornutus*, *Rh. paradoxolophus*, *Rh. borneensis*, *Rh. acuminatus*,

*Rh. pusillus*, *Rh. lepidus*, *Rh. macrotis*, *Rh. shameli*, *Rh. coelophyllus*, *Rh. stheno*. Все виды этого кластера, за исключением *Rh. coelophyllus*, по соотноше-

**Таблица 2.** Влияние экологической и таксономической составляющих на формирование эколого-морфологических группировок

Составляющая	Значение λ-статистики Уилкса	F-отношение	Число степеней свободы		Достоверность
			основные факторы	остаточная дисперсия	
Свободный член	0.020475	116.1828	14	34.0000	0.000000
Экологическая группа	0.089944	5.6692	28	68.0000	0.000000
Таксономическая принадлежность (семейство)	0.027297	5.7262	42	101.6257	0.000000
Свободный член	1.000000	0	—	—	—
Экологическая группа	0.222126	7.254037	14	29.0000	0.000004
Таксономическая принадлежность (род)	0.000472	3.801638	112	214.9849	0.000000

нию ARI и WTI отнесены ко второму типу строения крыла: это ширококрылые формы с небольшим хиропатагиумом.

К этому же типу (за исключением *Rh. mehelyi*) относятся и виды четвертого кластера. Это *Rhinolophus landeri*, *Rh. ferrumequinum*, *Rh. clivosus*, *Rh. bocharicus*, *Rh. blasii*, *Rh. pearsoni*, *Rh. hipposideros*, *Rh. hildebrandti*, *Rh. mehelyi*, *Rh. affinis*, *Rh. euryale* и *Rh. fumigatus*.

Третий кластер представлен единственным видом *Rhinolophus thomasi*. По соотношению ARI и WTI этот вид заметно отличается от представителей своего семейства (Панютина, 2002) и по значением ARI явно тяготеет к группе, объединяющей узкокрылые формы с небольшим хиропатагиумом. По безразмерной схеме (рис. 3и) крыла этот вид похож на типичных представителей Hipposideridae, относящихся к экологическому типу охотников открытых пространств.

Во второй группе кластеров обособленное положение занимают представители семейства Nusteridae (кластер 8). По форме крыла они мало отличаются друг от друга и также довольно близки экологически. Их расположение на фенограмме (ближе к Hipposideridae, чем к Rhinolophidae) можно объяснить соотношением фаланг. У исследованных форм длины дистальных и проксимальных фаланг практически равны, чего не отмечено у подковоносов, тогда как у листоносов Старого Света такое равенство длин фаланг встречается довольно часто, хотя обычно проксимальные фаланги несколько длиннее дистальных.

Представители семейства Hipposideridae составляют два кластера. Первый (9) объединяет 4 вида: *Hipposideros potona*, *H. cineraceus*, *H. bicolor*, *H. ater*. Все они относятся ко второму типу по строению крыла, что не характерно для семейства Hipposideridae. (При сравнении безразмерных схем видно практически полное совпадение по форме крыла *H. cineraceus* и *Rh. pusillus* (рис. 3ж)).

Второй кластер (10) образован двумя группами. Он включает 12 видов рода *Hipposideros*

(*H. commersoni*, *H. lylei*, *H. armiger*, *H. turpis*, *H. caffer*, *H. ruber*, *H. abae*, *H. larvatus*, *H. cervinus*, *H. diadema*, *H. galeritus*, *H. jonesi*) и представителей родов *Asellia*, *Aselliscus* и *Triaenops*. Эти виды демонстрируют типичное для листоносов Старого Света строение крыла первого типа.

Нетрудно видеть, что в полученной классификации кластеры первых двух уровней ветвления коррелируют с таксономической структурой группы (на уровне семейства), тогда как на более низких уровнях кластеризации проявляются различия в стратегиях кормодобычи. Иными словами более высокие уровни ветвления отражают филогенетическую составляющую исследуемого разнообразия, а более низкие – его экологическую (адаптивную) составляющую.

Изменчивость размеров элементов крыла и их пропорций удовлетворительно воспроизводится тремя осями многомерного шкалирования.

При анализе на родовом уровне все исследуемые роды в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования образуют три совокупности (рис. 5б). Первая включает четыре рода семейства Hipposideridae (*Aselliscus*, *Asellia*, *Hipposideros*, *Triaenops*), вторая объединяет род монотипического семейства Rhinolophidae, все три исследованных рода семейства Megadermatidae и род *Coelops* (Hipposideridae), а третья – род монотипического семейства Nycteridae. При анализе видового распределения в пространстве первых двух осей многомерного шкалирования выделяются четыре хорошо обособленные совокупности (рис. 5г), которые практически полностью соответствуют четырем исследуемым семействам. Первая полностью представлена четырьмя родами семейства Hipposideridae (*Aselliscus*, *Asellia*, *Hipposideros*, *Triaenops*). Все исследованные виды этих родов вошли в данную группу. Вторая объединяет четыре вида семейства Nycteridae. Третья составлена многочисленными видами рода *Rhinolophus*, к которым присоединяется род *Coelops* (точка номер 4). Его удаленность от остальных листоносов Старого Света, также как и некоторая обособленность

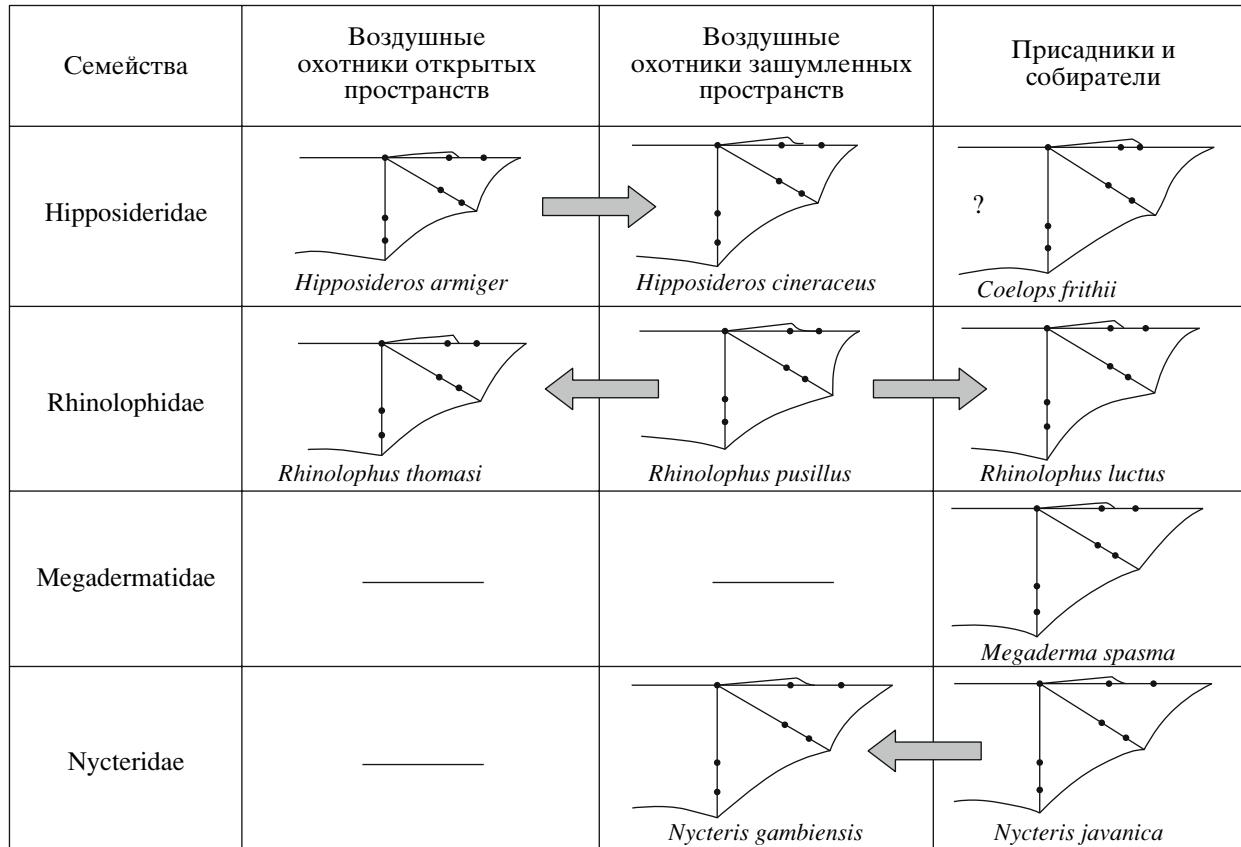


Рис. 6. Морфо-экологические типы подковоносообразных и предполагаемые направления их эволюции.

лленность *Rh. luctus* (точка номер 43), обсуждались ранее. Четвертая группировка объединяет виды семейства Megadermatidae.

Таким образом, группировки, полученные методом многомерного шкалирования, соответствуют таксономическому, а не экологическому разнообразию группы.

#### Оценка адаптивной и филогенетической составляющих в структуре морфологического разнообразия

Выше было показано, что разнообразие строения крыла Rhinolophoidea определяется двумя составляющими: адаптивной, которая проявляется в его форме, и филогенетической, которая отражается в соотношении элементов крыла.

Для проверки достоверности влияния адаптивной и филогенетической составляющих на структуру разнообразия крыла подковоносообразных был применен дисперсионный анализ с использованием обобщенной линейной модели. В первом случае оценивали совместное влияние экологической специализации (по типу стратегии кормодобывания) и таксономической принадлежности к одному из семейств, во втором случае – влияние

экологической специализации и родовой принадлежности. Дисперсионный анализ показал, что влияние и таксономической (филогенетической), и экологической (адаптивной) составляющих достоверно (табл. 2).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше результаты наглядно демонстрируют, что адаптивная радиация, связанная с освоением новых экологических ниш, у представителей изученных семейств сопровождалась различными изменениями формы крыла. Схема, отражающая основные морфоэкологические типы подковоносообразных и предполагаемые направления их эволюции приведена на рис. 6. В строках представлена адаптивная составляющая разнообразия группы, выраженная в изменении формы крыла, а в столбцах – филогенетическая, представленная конструктивными особенностями крыла.

Можно предположить, что для Rhinolophidae базовым был экологический тип охотника зашумленных пространств. В пользу этого свидетельствует то, что такая стратегия кормодобывания характерна для подавляющего большинства

видов подковоносов, и специализация в этой области у них гораздо глубже, чем у представителей других семейств. В процессе экологической радиации в этом семействе появились формы, адаптированные к охоте на открытых пространствах. Это такие виды, как *Rhinolophus thomasi* и *Rhinolophus coelophyllus*. Их крыло стало более узким, чем у лесных форм, при этом дистальные фаланги у них остаются длиннее проксимальных.

Предковые формы Hipposideridae, по-видимому, были охотниками открытых пространств. Большинство recentных представителей этого семейства придерживаются данной стратегии и характеризуются тем, что их проксимальные фаланги длиннее дистальных. В ходе освоения новых кормовых стаций среди листоносов Старого Света появляются виды, прекрасно освоившие охоту в зашумленных пространствах. Эта новая адаптация сопровождалась увеличением относительных размеров крыльев, при том, что соотношение фаланг не менялось, проксимальные фаланги оставались длиннее дистальных. Единственным исключением среди исследованных нами Hipposideridae является *Coelops frithii*. У этого вида длина дистальной фаланги третьего пальца значительно превышает длину проксимальной, тогда как фаланги четвертого и пятого пальцев практически равны по длине. В настоящее время не удается надежно интерпретировать эти особенности у данного вида. Не исключено, что они отражают ранний вариант конфигурации крыла, который был характерен для общего предка названных семейств подковоносов и листоносов Старого Света. С другой стороны, морфологическая специфика этого вида могла быть обусловлена неизвестными пока особенностями его адаптивной истории. Семейства Megadermatidae и Nycteridae представлены гораздо меньшим числом видов и демонстрируют сравнительно узкий спектр экологических специализаций в сфере кормодобыния. Уменьшение хиропатагиума наблюдается у *Nycterus gambiensis*. У видов, использующих стратегию охоты с присады и мало времени проводящих в полете, к которым относятся ложные вампиры и некоторые подковоносы, хиропатагиум сильно увеличен, а у воздушных охотников, наоборот, уменьшен, даже если их крыло широко. По аналогии, некоторое уменьшение хиропатагиума, наблюдавшееся у *Nycterus gambiensis*, связано, на наш взгляд, с преобладанием собирательства над стратегией охоты с присады в охотничьем поведении. На рисунке 6 этот вид помещен в группу охотников зашумленных пространств, поскольку из всех щелемордов он максимально близок к этой группе по своим экологическим и морфологическим характеристикам. Однако данный вид не является представителем группы охотников зашумленных пространств, он

лишь демонстрирует тенденцию к специализации в этой области.

Полученные результаты наглядно демонстрируют, что в различных семействах становление подобных форм крыла происходило параллельно, но на базе различного морфологического материала (рис. 3ж–Зи), проявляющегося в различном соотношении длин фаланг.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность Е.Г. Потаповой и В.С. Лебедеву за помощь на всех этапах работы, И.Я. Павлинову за обсуждение работы и руководство в статистической обработке материала, А.К. Панютину за разработку программного обеспечения, Л.П. Корзуну за помочь в работе с текстом. Неоцененную помощь на всех этапах работы окказал Е.Л. Яхонтов. Автор признателен всем своим коллегам, которые предоставили материал, использованный в данной работе: А.В. Борисенко, С.В. Крускому, В.А. Матвееву, П.Н. Морозову.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-49575).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крускоп С.В.*, 1998. Эколо-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). Автореф. дис. ... канд. бiol. наук. М.: Диалог-МГУ. 24 с.
- Панютина А.А.*, 2002. Форма крыла в контексте стратегий кормодобывания у подковоносообразных (Rhinolophoidea) // *Plecotus at al. Pars specialis*. С. 35–39.
- Павлинов И.Я.*, 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд. МГУ. 293 с.
- Csorba G., Ujhelyi P., Thomas N.*, 2003. Horseshoe bats of the world (Chiroptera: Rhinolophidae). Shropshire: Alana Books. 160 p.
- Findley J., Studier H., Wilson D.*, 1972. Morphologic properties of bat wings // *J. Mammal*. V. 53. P. 429–444.
- Kruskop S.*, 1999. Ecomorphological diversity of plain-nosed bats (Vespertilionidae, Chiroptera) // *Folia Theriol. Est.*, Fasc. 4. P. 1–33.
- Norberg U.M., Rayner J.M.*, 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptation, flight performance, foraging strategy and echolocation // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 316. P. 335–427.
- Nowak R.M.*, 1994. Wallker's Bats of the World. L. – Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 287 p.
- Panyutina A.A.*, 2005. Morphological and ecological diversity of the wings in rhinolophoid bats (Chiroptera, Rhinolophoidea) // *Abstr. Xth Europ. Bat Res. Symp. Galway, Ireland*.
- Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.)*, 1993. Mammal species of the world. Washington: Smithsonian Inst. Press. 1206 p.

## SKELETON PROPORTIONS OF FLYING APPARATUS IN HORSESHOE BATS (CHIROPTERA, RHINOLOPHOIDEA) WITH DIFFERENT FORAGING STRATEGIES

A. A. Panyutina

*Biological Faculty, Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

*e-mail: myotis@mail.ru*

The variability of wing shape and structure in different lineages of rhinolophoid bats (Chiroptera, Rhinolophoidea) was studied. Correlation of the wing shape with taxonomic position and biological characteristics of species was analyzed, first with the foraging strategies. The study is based on 261 specimens of 54 species of 10 genera and 4 families of Rhinolophoidea. Species of different families with common ecological specialization have similar wing shapes irrespective of the body size. However, the ratio between the distal and proximal length of phalanxes varies, especially in the third finger. In Rhinolophidae and Megadermatidae, distal phalanxes considerably prevail over proximal ones, in Nycteridae they are almost equal in length. In Hipposideridae, proximal elements are developed to the greatest extent. Wing characteristics in Rhinolophoidea were shown to be closely correlated with forage adaptations. In different families, the development of similar wing shapes occurred in parallels, but on different morphological base.