

**Изменчивость посткраниального скелета утиных:  
в поисках узлов приложения отбора (?стабилизирующего)  
в локомоторном аппарате птиц**



Н.В. Зеленков

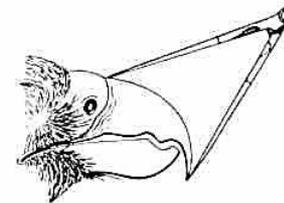
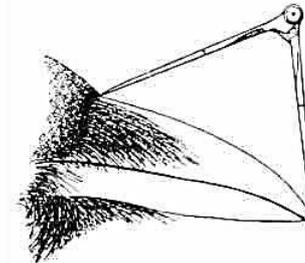
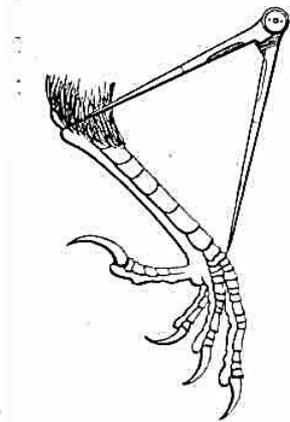
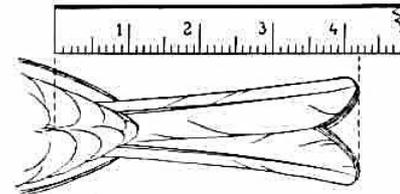
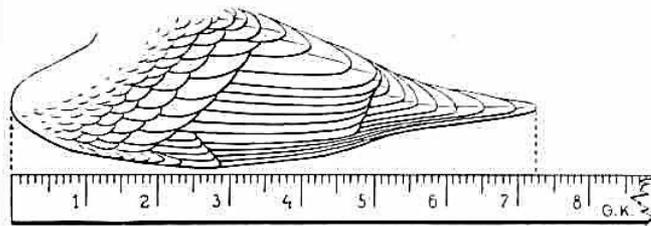
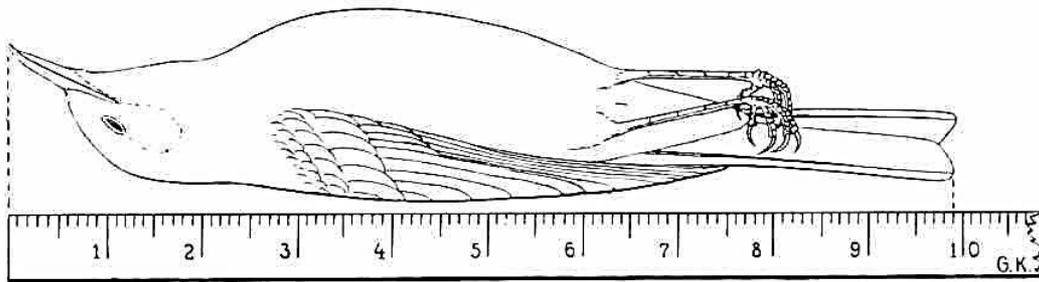
Палеонтологический институт РАН

## ВВЕДЕНИЕ

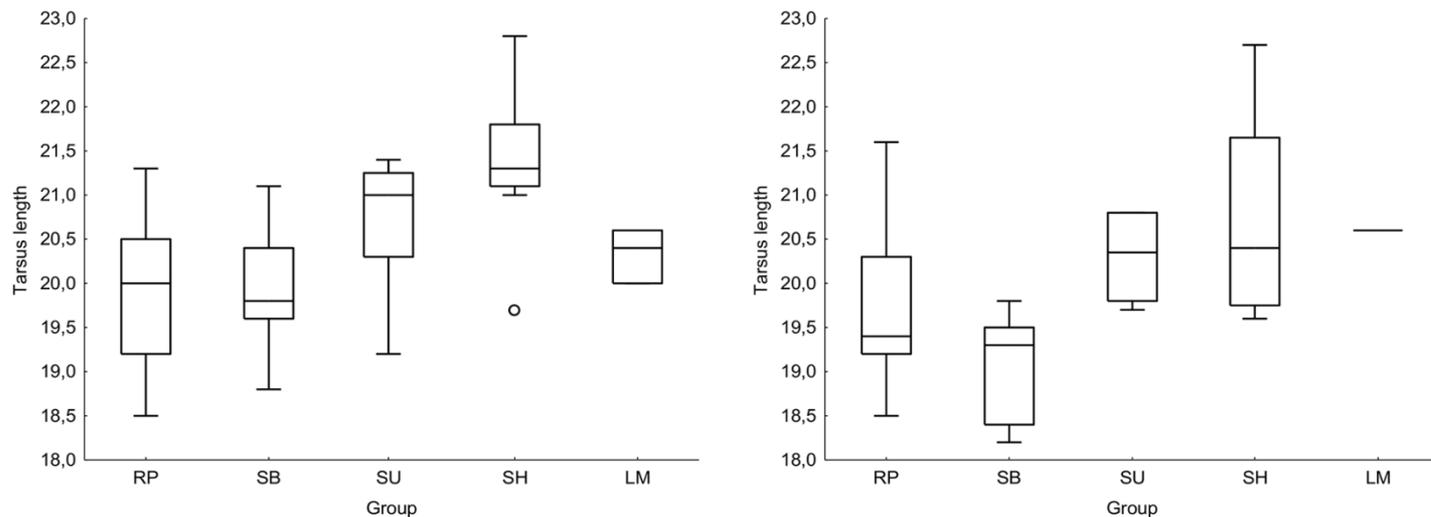
1. Обычно считается, что скелет птиц характеризуется очень незначительной индивидуальной и внутривидовой изменчивостью – это объясняется следствием жесткости отбора на адаптации к полету. (НО ЭТО, НАСКОЛЬКО МНЕ ИЗВЕСТНО, НИКОГДА НЕ БЫЛО ПОКАЗАНО)

2. Эти представления, составляют основу исследований в палеонтологии и зооархеологии, базирующихся на определениях птиц преимущественно по элементам посткраниального скелета, зачастую фрагментарным.

3. Стабильность пропорций отдельно взятой кости птиц никогда специально не изучалась – однако предполагаемая стабильность представляет собой необходимое условие для успешного определения птиц по фрагментам костей.



Морфологическая изменчивость (индивидуальная, географическая и проч.) учитывается в громадном числе работ – но, в основном, касается наружных промеров.



**TABLE 1.** Morphometric analysis of body measurements of the Long-tailed Reed Finch *Donacospiza albifrons*. All measurements are given in mm, except body mass, which is given in g. Given the small sample size for several populations, no statistical comparison between them was performed.

Variable	Sex	Llanos de Moxos (LM)				Río de la Plata (RP)				Southern Brazil (SB)			
		Mean	SD	Min–Max	n	Mean	SD	Min–Max	N	Mean	SD	Min–Max	n
Wing	♂	62.2	0.87	61.2–62.9	3	62.3	1.83	59.2–66.4	25	61.6	1.96	58.9–65.5	9
	♀	60.0	-	-	1	58.7	2.92	53.2–65.7	18	58.4	1.70	56.3–61.2	8
Tail	♂	66.2	2.90	64.1–68.2	3	72.6	4.06	67.3–82.9	24	70.3	2.48	67.1–76.0	9
	♀	62.3	-	62.3	1	70.5	4.39	61.0–76.5	16	66.6	3.62	63.3–74.5	8
Tarsus	♂	20.3	0.31	20.0–20.6	3	19.9	0.80	18.5–21.3	25	19.9	0.74	18.8–21.1	9
	♀	20.6	-	20.6	1	19.8	0.92	18.5–21.6	17	19.1	0.62	18.2–19.8	8
Culmen	♂	14.8	0.23	14.5–14.9	3	13.1	0.50	12.2–14.2	24	13.5	0.43	13.0–14.3	9
	♀	14.4	-	-	1	13.1	0.92	18.5–21.6	18	13.5	0.21	13.2–13.8	7
Body mass	♂	18.9	0.76	18.1–19.6	3	14.7	1.48	13.7–16.4	3	-	-	-	-
	♀	16.1	-	-	1	14.2	0.24	14.0–14.5	4	15.0	-	-	1

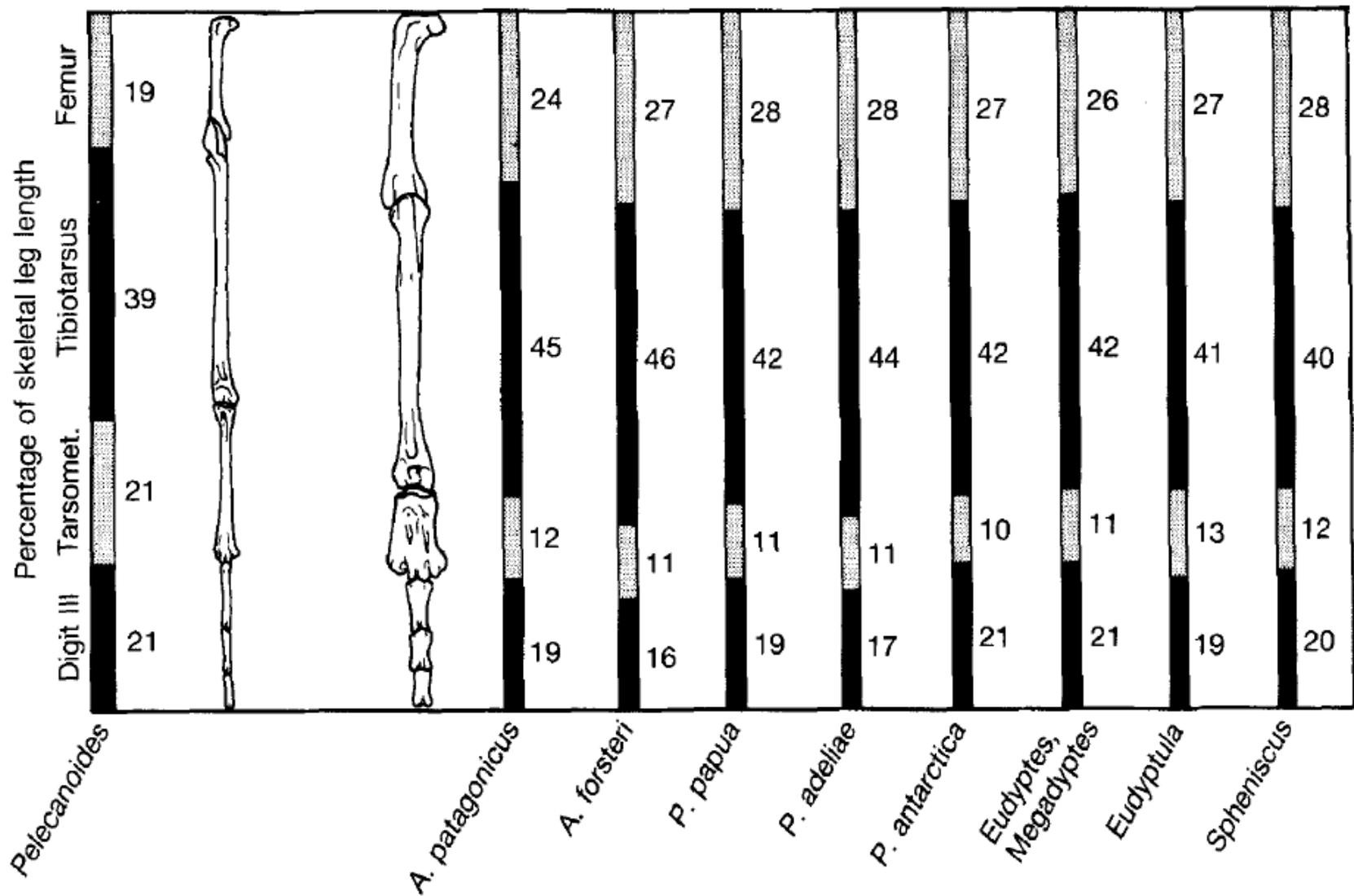
Пример преподнесения информации об изменчивости у *Donacospiza albifrons* (Lopez, 2017).

Summary statistics ( $\bar{x} \pm$  standard deviation,  $n$ ) for selected skeletal measurements (mm) of the common diving-petrel (*Pelecanoides urinator*), and seven Recent and nine fossil species of penguin

Species	Bill length	Cranium length	Humerus length	Humerus MWM	Femur length	Tarsometatarsus length
<i>Pelecanoides urinator</i>	26.6 ± 1.1 (40)	25.7 ± 0.9 (41)	43.3 ± 2.3 (44)	3.2 ± 0.2 (44)	23.8 ± 1.3 (44)	26.3 ± 1.3 (42)
Recent penguins						
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	111.1 ± 6.5 (28)	74.0 ± 2.5 (29)	112.1 ± 4.1 (30)	21.3 ± 1.1 (30)	96.0 ± 3.4 (30)	45.1 ± 2.2 (29)
<i>A. forsteri</i>	103.3 ± 5.0 (29)	87.9 ± 3.0 (31)	131.6 ± 4.5 (34)	25.4 ± 1.3 (35)	118.5 ± 3.7 (36)	45.7 ± 2.0 (36)
<i>Pygoscelis adeliae</i>	58.4 ± 2.6 (31)	61.7 ± 2.3 (32)	73.0 ± 2.7 (32)	14.6 ± 0.7 (32)	79.5 ± 3.0 (32)	31.8 ± 1.4 (31)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	57.6 ± 3.8 (33)	52.8 ± 1.4 (38)	61.8 ± 1.8 (40)	12.1 ± 0.7 (40)	67.9 ± 2.1 (40)	28.3 ± 1.2 (39)
<i>Megadyptes antipodes</i>	73.8 ± 3.4 (28)	61.0 ± 1.6 (27)	77.4 ± 1.2 (30)	15.2 ± 0.6 (30)	84.1 ± 1.8 (30)	35.5 ± 0.9 (30)
<i>Eudyptula minor</i>	47.6 ± 2.8 (34)	45.0 ± 1.6 (35)	45.8 ± 1.7 (35)	7.5 ± 0.5 (35)	50.8 ± 2.3 (35)	23.1 ± 1.3 (34)
<i>Spheniscus magellanicus</i>	62.8 ± 3.5 (50)	58.7 ± 1.6 (50)	71.4 ± 2.3 (51)	12.8 ± 1.0 (51)	75.6 ± 3.0 (51)	33.1 ± 1.3 (50)

Возможно, что наиболее близкое исследование по характеру – изучение вариации во внешней и скелетной морфологии пингвинов (Livezey, 1989).

Но и в этой работе исследовался размах изменчивости между видами.



И хотя в этой работе был использован богатый остеологический материал (более 500 скелетов), все результаты обсуждались с точки зрения межвидовой или межродовой изменчивости, но не внутривидовой (индивидуальной).

PATTERNS AND EVOLUTIONARY  
SIGNIFICANCE OF GEOGRAPHIC  
VARIATION IN THE SCHISTACEA  
GROUP OF THE FOX SPARROW  
(*PASSERELLA ILIACA*)

BY

ROBERT M. ZINK

Museum of Vertebrate Zoology and  
Department of Zoology  
University of California  
Berkeley, California 94720

ORNITHOLOGICAL MONOGRAPHS NO. 40

PUBLISHED BY  
THE AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION  
WASHINGTON, D.C.  
1986

Мне известна единственная работа, где бы целенаправленно изучалась внутривидовая изменчивость скелетных параметров у птиц – это исследование географической изменчивости у североамериканской пестрогрудой овсянки (Zink, 1986).

В этой работе было показано в общих чертах соответствие структуры остеологической гетерогенности популяций овсянки со структурой по экстерьерным признакам.

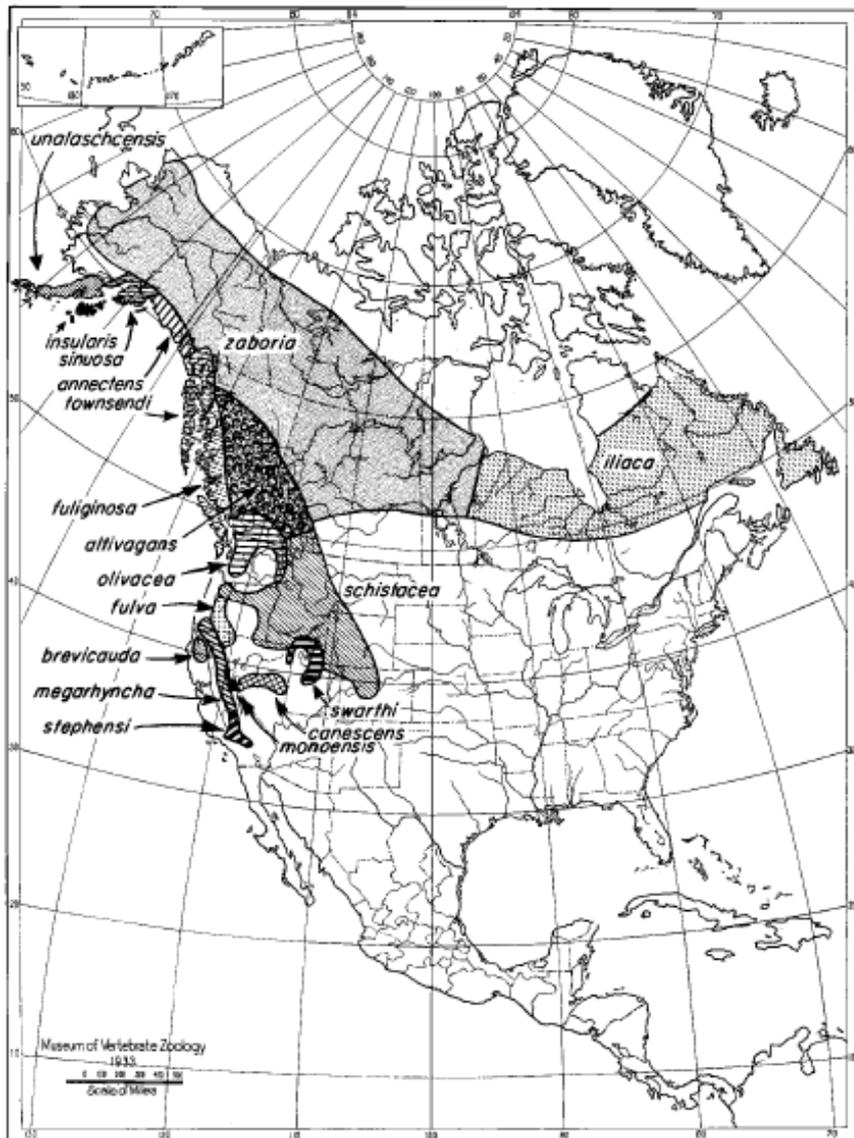
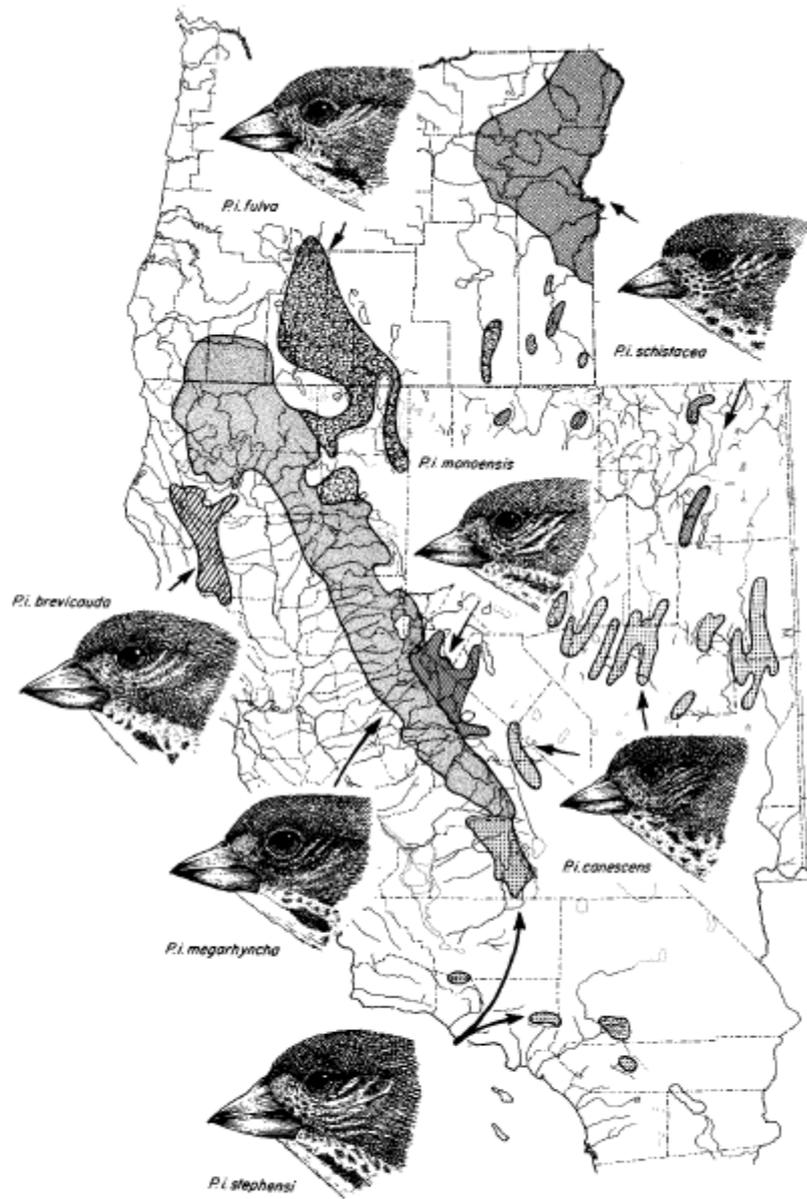


FIGURE 1. Breeding ranges of the 18 subspecies of the Fox Sparrow in North America. Subspecific taxonomy follows the A. O.U. Check-list (1957); see also Miller (1956). The ranges are generalized, because breeding Fox Sparrows are not continuously distributed over the range of each subspecies. Three subspecies groups are recognized (Swarth 1920): Iliaca (*iliaca*, *altivagans*, *zaboria*), Unalaschcensis (*unalaschcensis*, *insularis*, *sinuosa*, *annectens*, *townsendi*, *fuliginosa*), and Schistacea (*schistacea*, *megarhyncha*, *stephensi*, *brevicauda*, *fulva*, *canescens*, *olivacea*, *swarthi*, *monoensis*). Winter range is the southern United States, extreme northern Mexico, and coastal regions of the western United States.

У пестрогрудых овсянок очень сложно структурированный ареал и выделяется 15-18 подвидов.



У пестрогрудых овсянок очень сложно структурированный ареал и выделяется 15-18 подвидов.

FIGURE 3. Breeding distribution of seven subspecies of the Fox Sparrow in Oregon, Nevada, and California. Ranges are generalized because breeding Fox Sparrows are not continuously distributed within the boundaries of each subspecies. Scale drawings of heads of males illustrate geographic variation in bill size and approximate shape only. Subtle plumage differences shown here are typical of individual variation in all populations and are not meant to indicate diagnostic geographic differences.

## SKELETAL MEASUREMENTS

Measurements of 15 skeletal characters judged relatively accurate (Zink 1983) were taken on each specimen: (1) SKULW—maximum width of skull across the bullae, (2) SKULL—partial length of skull measured from suture at posterior end of bulla to a notch on the anterior face of the post-orbital process, (3) CORAL—length of coracoid, (4) SCPEW—width of the proximal end of the scapula, (5) STERL—length of the sternum, (6) PSYNL—posterior synsacrum length, (7) SYNMW—maximum width of the synsacrum, (8) FEPEW—width of the proximal end of the femur, (9) FEDEW—width of the distal end of the femur, (10) FEMRL—length of the femur, (11) TIBOL—length of the tibiotarsus, (12) HTROL—length of the trochanter (humerus), (13) HUMRL—length of the humerus, (14) ULNAL—length of the ulna, and (15) ULPEW—width of the proximal end of the ulna. Most of these measurements are pictured and described more fully in Robins and Schnell (1971).

Правда, в этой работе использовалось очень немного промеров скелета, в основном — длины костей.

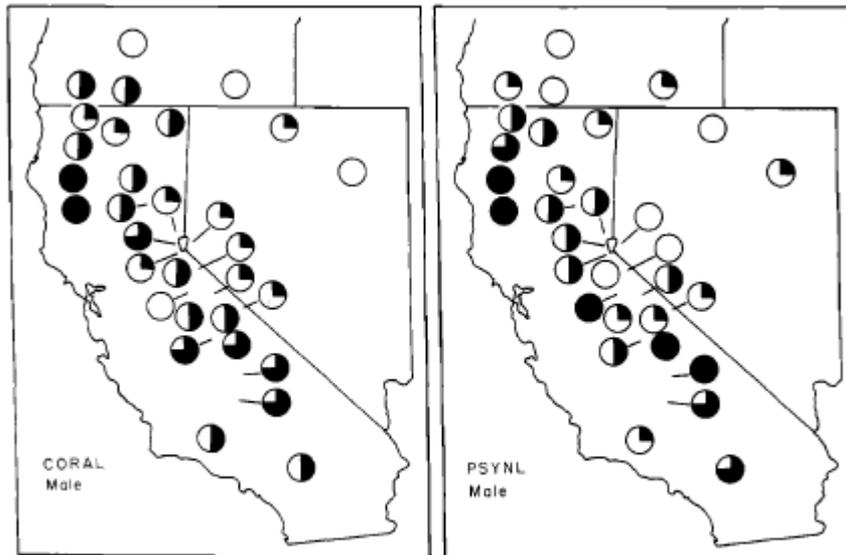


FIGURE 13. Pie diagrams showing general pattern of geographic variation in the lengths of the coracoid (CORAL) and posterior synsacrum (PSYNL). See Fig. 8.

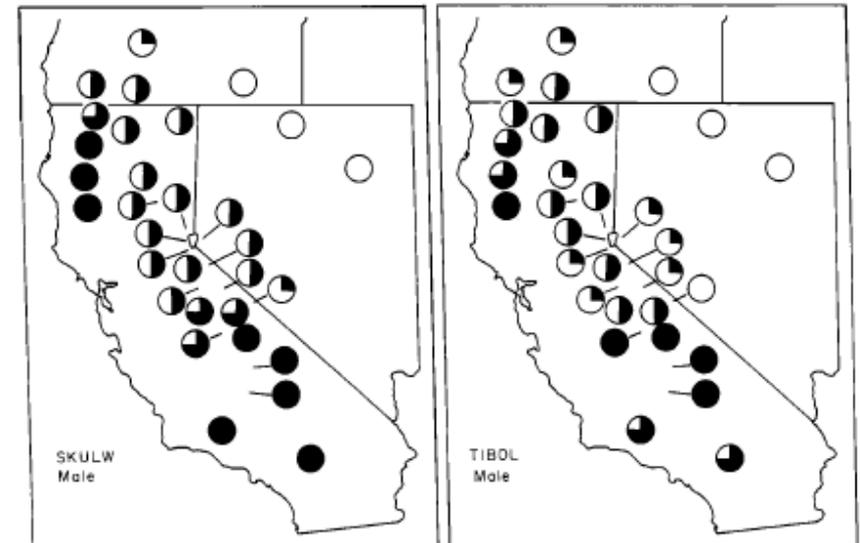


FIGURE 12. Pie diagrams depicting pattern of variation in width of the skull (SKULW) and length of the tibiotarsus (TIBOL). See Fig. 8.

Aus dem Institut für Paläoanatomie,  
Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin  
der Universität München  
(Vorstand: Professor Dr. J. Boessneck)

Vergleichend morphologische Untersuchungen  
an Einzelknochen des postcranialen Skelettes  
in Mitteleuropa vorkommender  
Enten, Halbgänse und Säger

*Inaugural-Dissertation*  
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde der Tierärztlichen Fakultät  
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von  
ELISABETH WOELFLE  
aus München

München 1967

UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK KIEL  
- ZENTRALBIBLIOTHEK -

Утиные – одна из наиболее хорошо представленных групп: как в палеонтологической летописи, так и в зооархеологических материалах.

Индивидуальная изменчивость скелета утиных прицельно изучалась лишь однажды (Woelfle, 1967).

SCHNATTERENTE

	männlich				weiblich			
	N	Min.	Max.	$\bar{x}$	N	Min.	Max.	$\bar{x}$
L:	12	79.1	86.2	81.80	13	72.7	82.9	77.84
LC:	13	89.1	100.5	94.80	13	85.0	94.3	89.28
H:	11	23.6	29.7	26.59	13	23.2	26.8	25.43
KB:	13	33.8	39.0	36.21	13	31.8	37.8	34.57

PFEIFENTE

	männlich				weiblich			
	N	Min.	Max.	$\bar{x}$	N	Min.	Max.	$\bar{x}$
L:	28	65.5	81.8	75.49	24	69.3	76.9	72.81
LC:	27	73.1	93.9	88.18	24	78.6	91.1	84.42
H:	27	22.1	28.2	26.16	24	23.4	27.1	25.16
KB:	28	32.2	38.9	35.02	24	31.6	40.0	34.69

LÖFFELENT

	männlich				weiblich			
	N	Min.	Max.	$\bar{x}$	N	Min.	Max.	$\bar{x}$
L:	29	66.6	78.5	72.65	22	64.5	73.3	68.00
LC:	28	79.3	92.8	86.69	22	76.1	90.1	81.28
H:	29	22.8	26.6	24.57	23	21.7	25.0	23.19
KB:	29	28.2	33.0	30.61	22	27.3	33.4	29.95

KNÄCKENTE

	männlich				weiblich	
	N	Min.	Max.	$\bar{x}$		
L:	13	58.6	63.9	61.57	57.8	60.2
LC:	13	64.3	80.1	71.47	67.8	70.7
H:	14	20.5	23.1	21.46	20.5	21.5
KB:	13	24.5	28.6	26.30	26.1	28.2

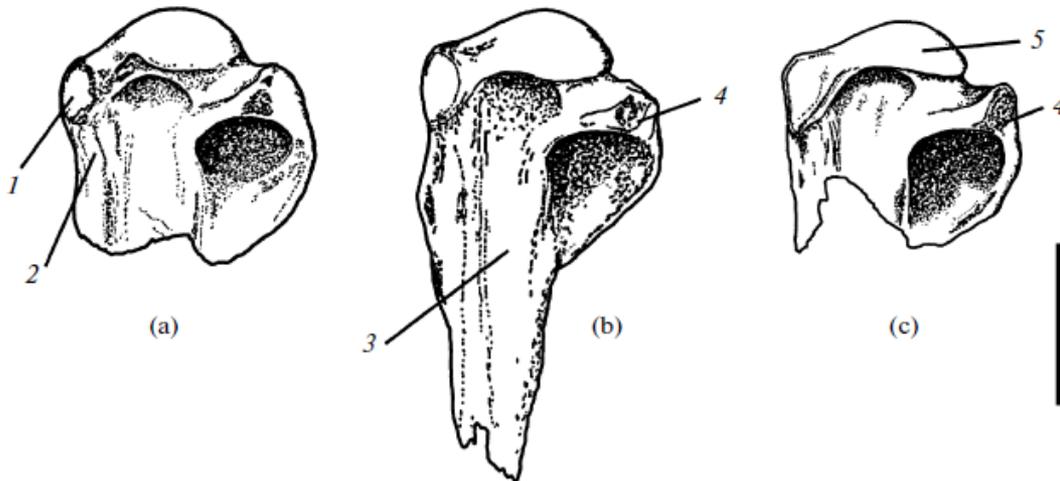
В работе Вёлфле исследовались только диапазоны размерной изменчивости по нескольким промерам для каждой кости.

Не изучалась зависимость размеров друг от друга; вариабельность одних размером относительно других и проч.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ:

**Проверить стабильность пропорций элементов посткраниального скелета птиц на примере европейских речных уток. Установить зависимость отдельных измерений от общих размеров кости.**

Это знание позволит оценить вариабельность внутри отдельно взятых элементов посткраниального скелета и покажет, можно ли опираться на фрагментарные остатки костей в определении отдельных таксонов и для реконструкции размера птицы.





## МАТЕРИАЛ:

Посткраниальные скелеты 243 экз. европейских видов речных уток (кряква, шилохвость, серая утка, свиязь, широконоска, чирок-трескунок, чирок-свистунок), добытые в разных регионах Евразии из коллекций нескольких Европейских музеев (Москва, Санкт-Петербург, Париж, Штутгарт, Барселона, Киев).



Чирок-трескунок *A. querquedula* 14+6

Чирок-свистун *A. crecca* 31+2

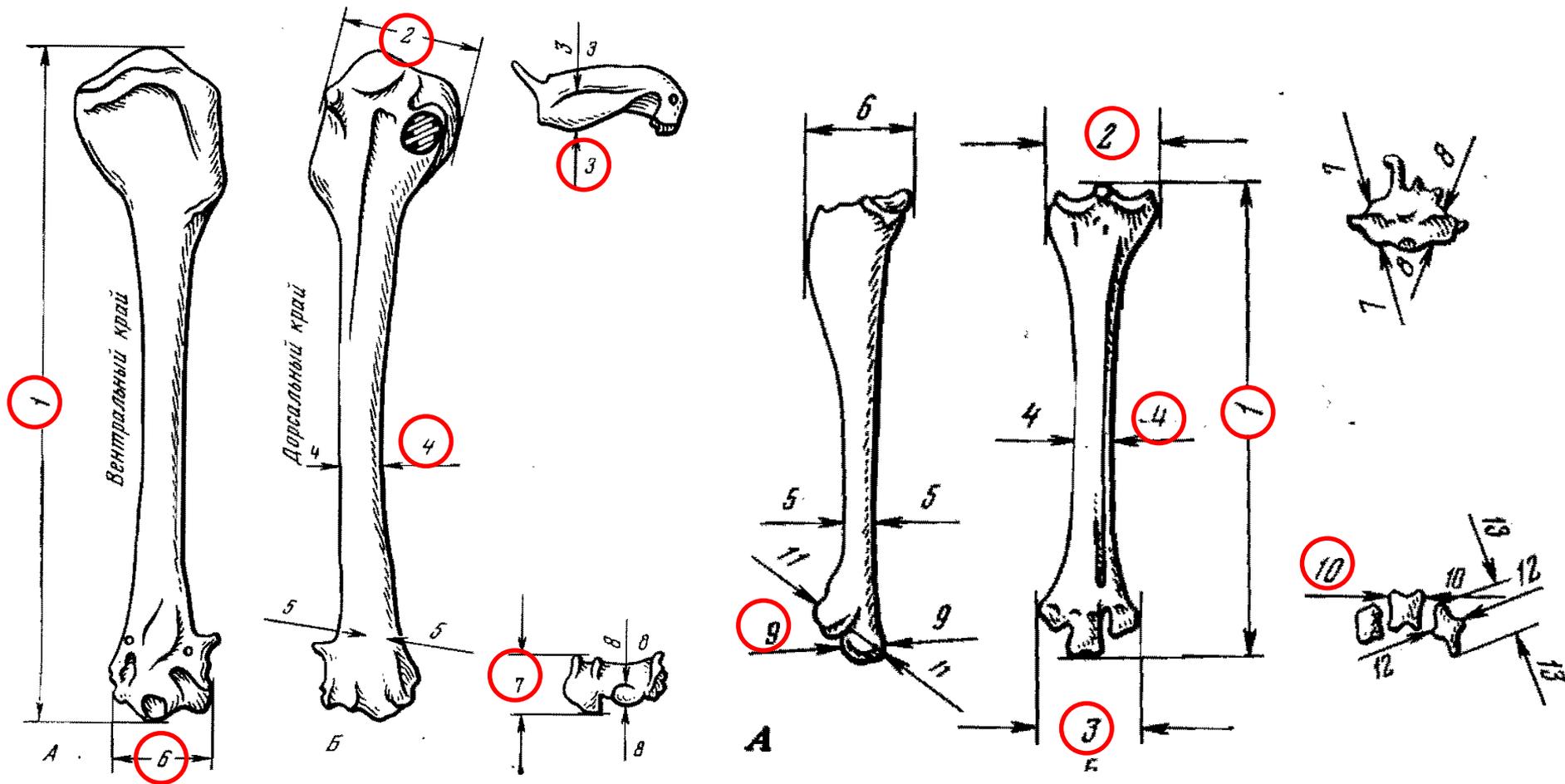
Свиязь *A. penelope* 23+4

Широконоска *A. clypeata* 25+3

Серая утка *A. strepera* 16+2

Шилохвость *A. acuta* 17+5

Кряква *A. platyrhynchos* 74+7

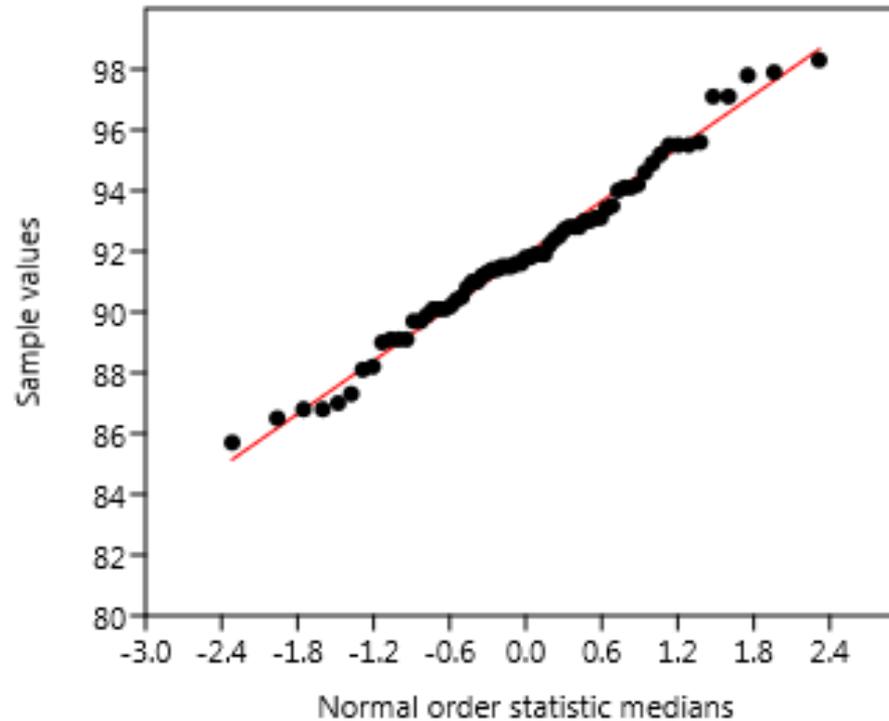


**ПРИМЕРЫ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ПРОМЕРОВ  
ДЛЯ ПЛЕЧЕВОЙ КОСТИ И ТАРСОМЕТАТАРСУСА**

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Species (ΣROV; mean ROV)	TL (103; 14.7)	TB (192; 27.4)	ShW (171; 24.4)	CL (115; 16.4)	IL (222; 31.7)	Elongation index (CL/TL)	Robustness index (ShW/TL)
<i>A. crecca</i> (118; 23.6)	33.24±1.23 31.0-35.2 (n=20) 3.71; -7%+6%	4.24±0.32 3.5-4.8 (n=20) 7.44; -17%+13%	3.5±0.24 3.1-4.1 (n=20) 6.73; -11%+17%	11.19±0.39 10.4-11.7 (n=20) 3.49; -7% +5%	5.45±0.47 4.8-6.7 (n=20) 8.56; -12% +23%	0.34±0.01 0.32-0.35 (n=20) 2.87	0.11±0.01 0.10-0.12 (n=20) 5.14
<i>A. querquedula</i> (99; 19.8)	36.28±1.08 34.5-38.2 (n=15) 2.97; -5%+5%	4.49±0.21 4.0-4.9 (n=15) 4.76; -11%+10%	3.79±0.21 3.4-4.2 (n=15) 5.45; -11%+11%	12.05±0.39 11.4-12.9 (n=15) 3.26; -5%+7%	5.8±0.52 5.1-7.1 (n=15) 8.94; -12%+22%	0.33±0.01 0.31-0.36 (n=15) 3.9	0.10±0.005 0.10-0.11 (n=15) 4.38
<i>A. clypeata</i> (105; 21.0)	41.3±1.44 38.9-43.3 (n=21) 3.48; -6%+5%	5.3±0.51 4.5-6.1 (n=21) 9.7; -15%+15%	4.63±0.19 4.2-5.0 (n=21) 4.11; -9%+8%	14.19±0.49 13.0-14.9 (n=21) 3.42; -8%+5%	7.02±0.56 5.9-8.3 (n=21) 7.93; -16%+18%	0.34±0.01 0.33-0.35 (n=21) 2.13	0.11±0.005 0.10-0.13 (n=21) 4.49
<i>A. penelope</i> (126; 25.2)	41.97±1.83 38.1-45.4 (n=25) 4.35; -9%+8%	5.81±0.34 4.8-6.3 (n=25) 5.9; -17%+8%	4.94±0.38 4.2-5.6 (n=25) 7.64; -15%+13%	15.28±0.8 13.2-16.8 (n=24) 5.24; -14%+10%	7.43±0.66 6.3-8.7 (n=24) 8.81; -15%+17%	0.36±0.01 0.33-0.39 (n=24) 3.8	0.12±0.01 0.10-0.13 (n=25) 6.33
<i>A. strepera</i> (94; 18.8)	44.76±1.3 42.3-48.2 (n=15) 2.91; -5%+8%	6.63±0.5 6.0-7.7 (n=15) 7.57; -10%+16%	5.29±0.3 4.8-5.8 (n=15) 5.76; -9%+10%	16.43±0.43 15.7-17.1 (n=15) 2.6; -4%+4%	7.85±0.58 6.6-8.8 (n=15) 7.39; -16%+12%	0.37±0.01 0.35-0.39 (n=15) 2.77	0.12±0.01 0.11-0.13 (n=15) 6.05
<i>A. acuta</i> (112; 22.4)	44.95±2.17 40.5-48.5 (n=15) 4.83; -10%+8%	6.36±0.45 5.7-7.2 (n=15) 7.08; -10%+13%	5.07±0.42 4.4-5.7 (n=15) 8.36; -13%+12%	16.21±0.95 14.0-17.9 (n=15) 5.87; -14%+10%	7.89±0.48 7.1-8.8 (n=15) 6.12; -10%+12%	0.36±0.01 0.35-0.37 (n=15) 1.88	0.11±0.01 0.10-0.13 (n=15) 5.77
<i>A. platyrhynchos</i> (149; 29.8)	49.91±2.27 44.5-55.0 (n=71) 4.54; -11%+10%	6.69±0.46 5.6-8.1 (n=71) 6.8; -16%+21%	5.63±0.39 4.6-6.4 (n=71) 6.91; -18%+14%	17.6±0.92 15.7-19.6 (n=71) 5.2; -11%+11%	8.3±0.55 7.0-10.0 (n=71) 6.6; -16%+21%	0.35±0.01 0.33-0.37 (n=71) 2.75	0.11±0.005 0.10-0.13 (n=71) 4.81

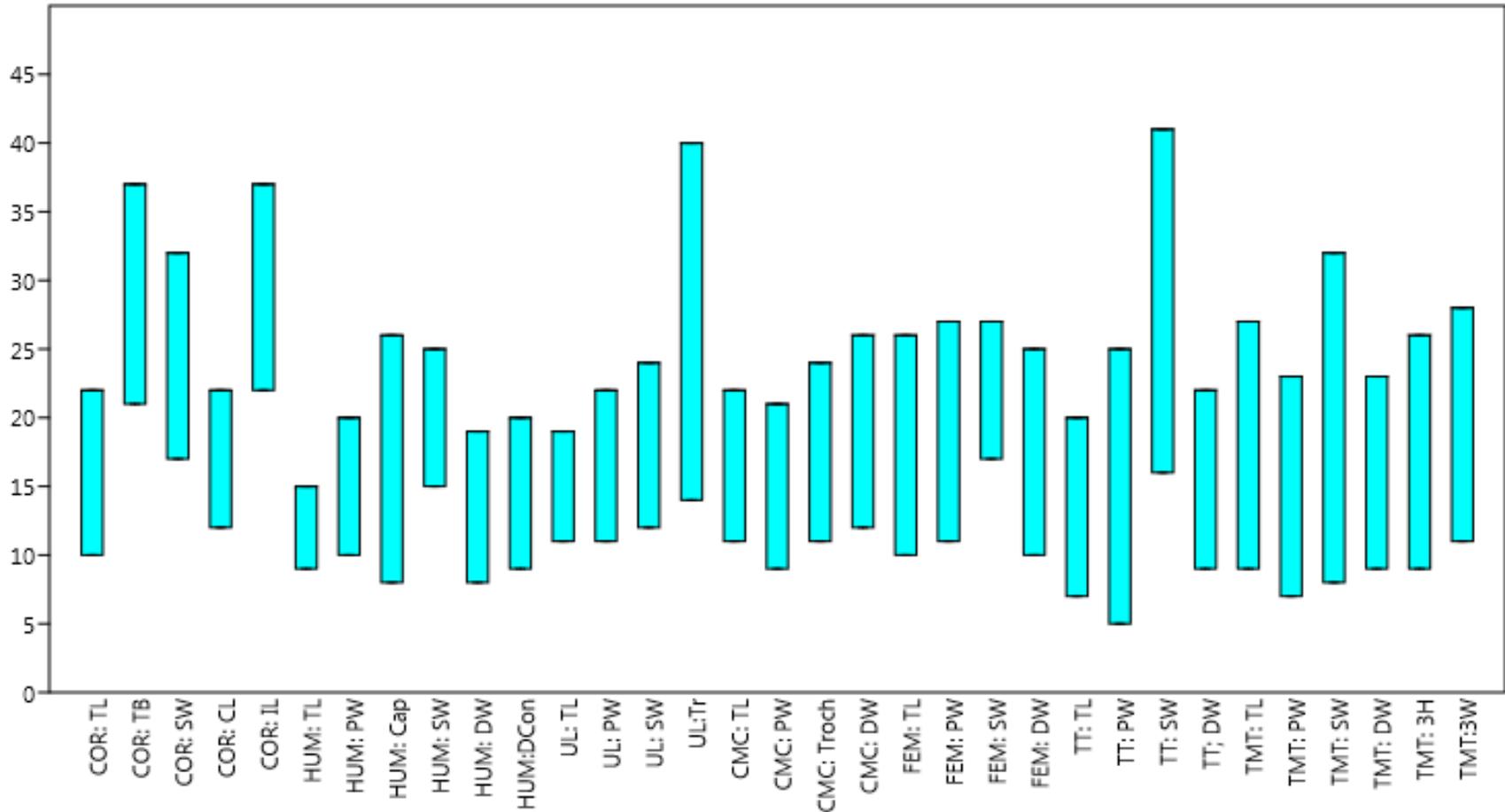
Пример: параметры изменчивости коракоида



Подавляющее большинство линейных измерений распределены нормально – пол не учитывался.

Пример: нормальное распределение общей длины плечевой кости кряквы.

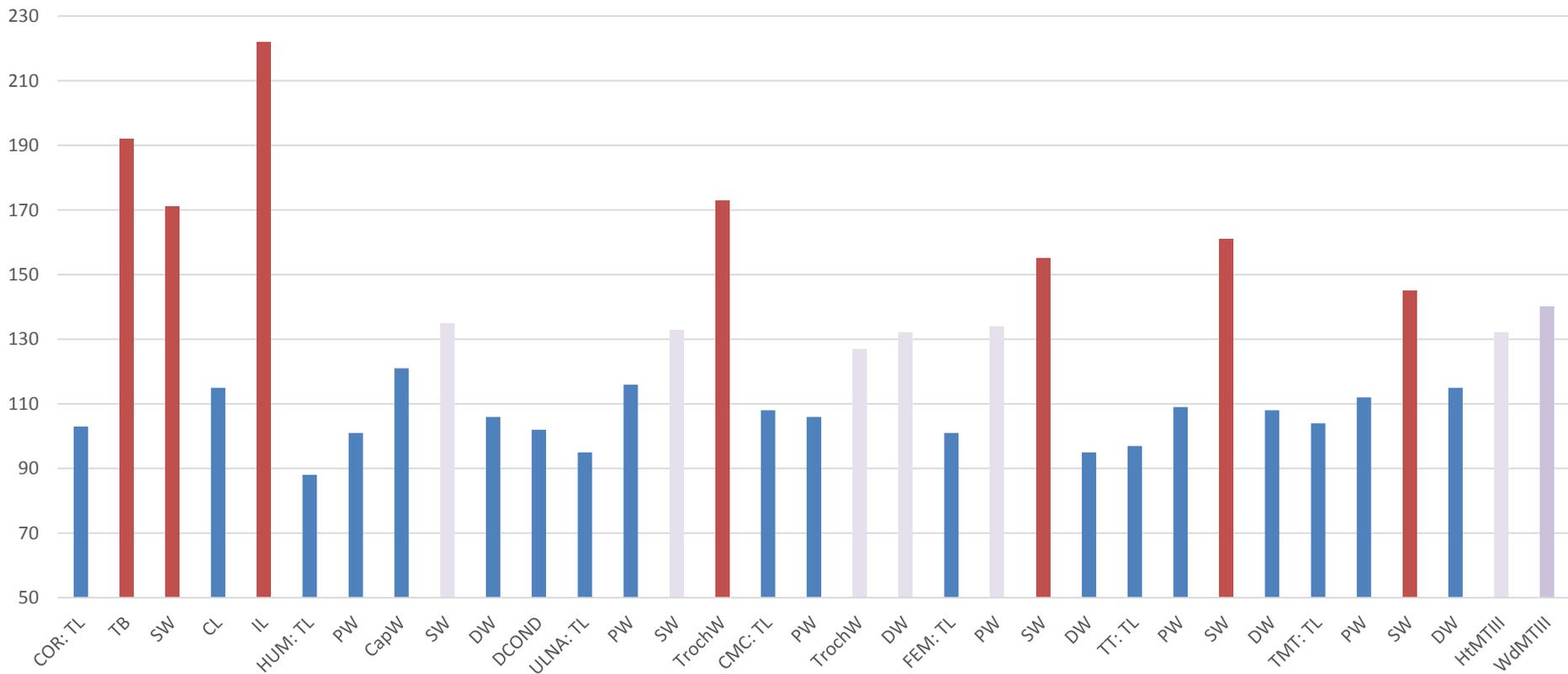
## РЕЗУЛЬТАТЫ



ДВ - Диапазон вариаций относительно среднего (в %) для всех измерений.

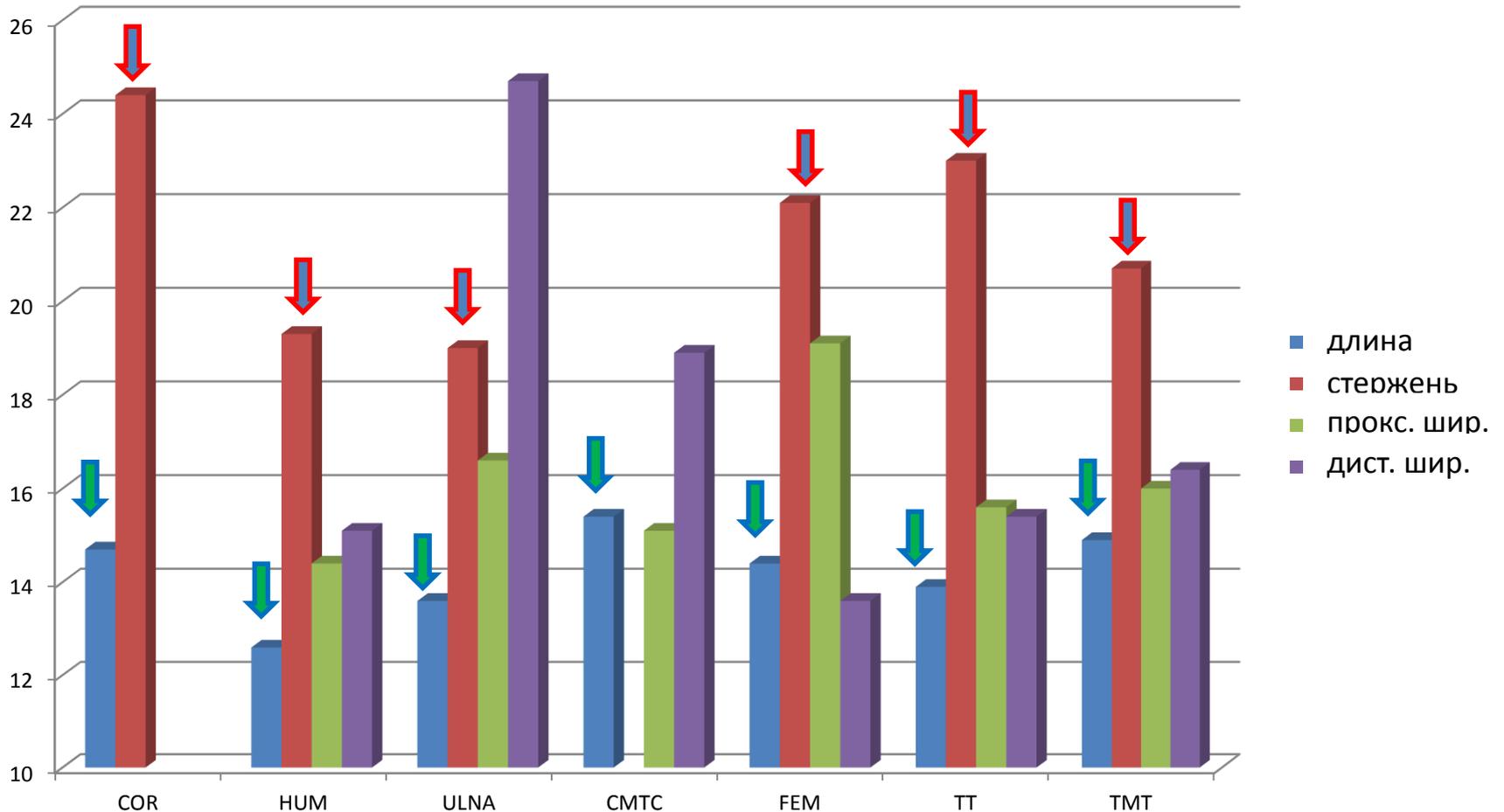
Нижняя граница столбиков – минимальное значение ДВ,  
верхняя – максимальное (для всех видов).

# sum ROV



Полная сумма всех ДВ по каждому измерению

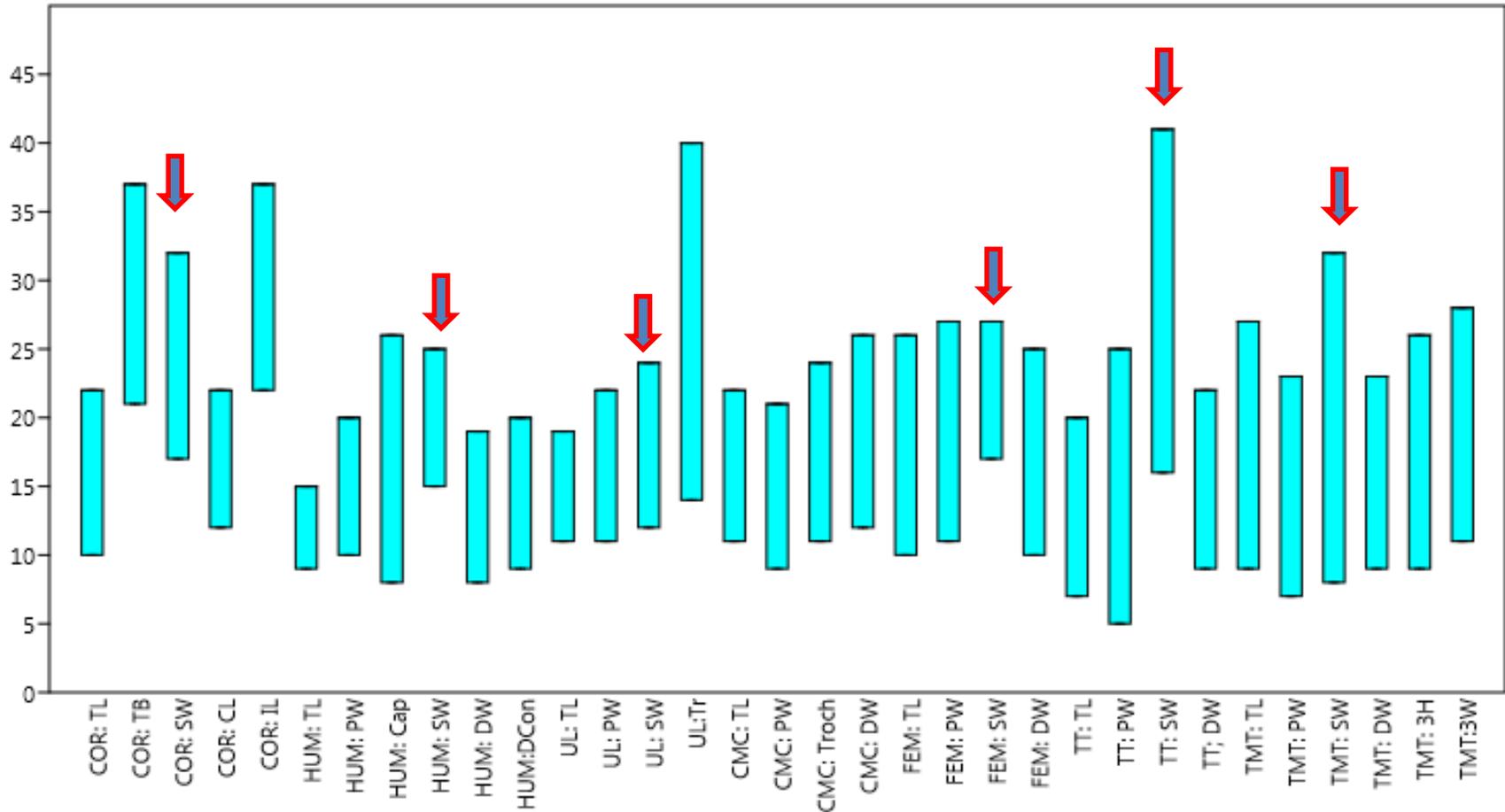
## РЕЗУЛЬТАТЫ



Сравнение средних ДВ отдельных промеров по всем видам:

Длина наименее вариабельна, стержень – наиболее.

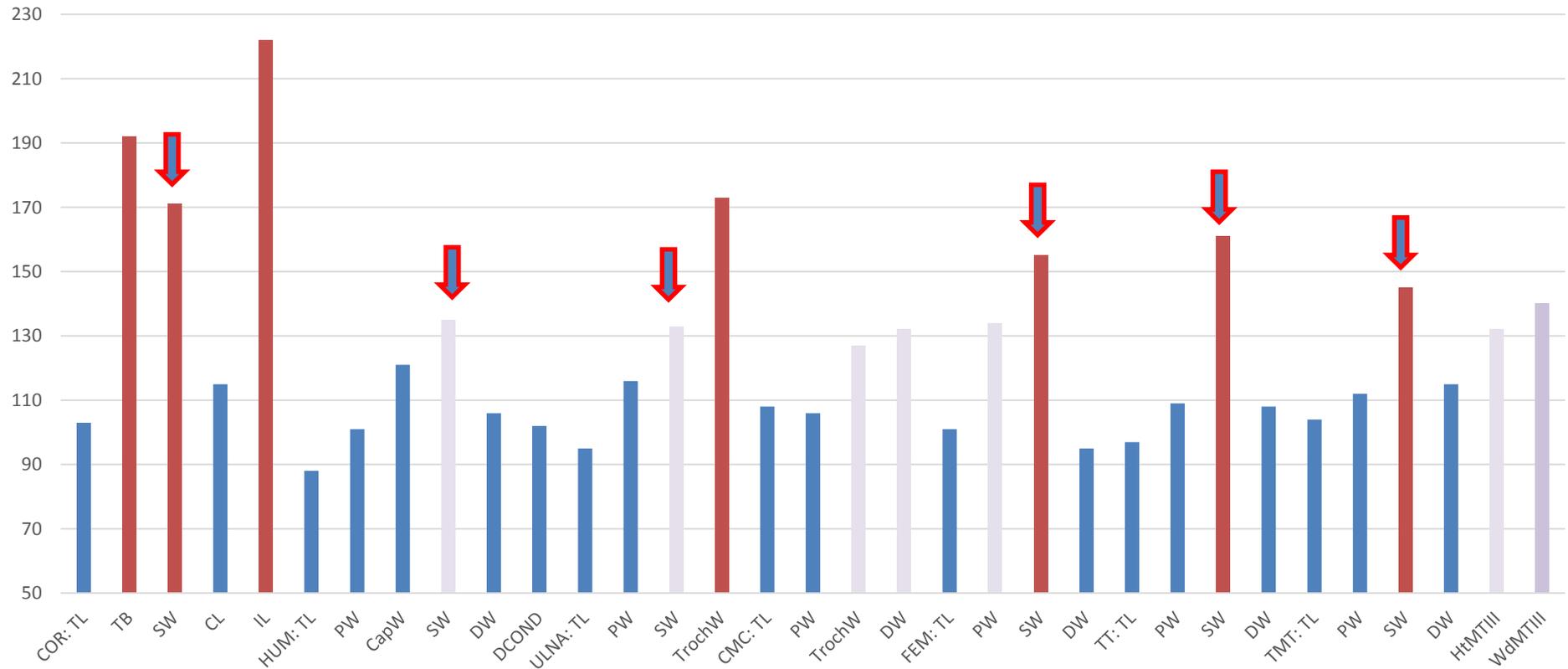
## РЕЗУЛЬТАТЫ



Повышенный ДВ характерен в большинстве случаев для толщины стержня костей.

Особенно выражено для коракоида и костей задней конечности. ДВ может достигать 30-40%.

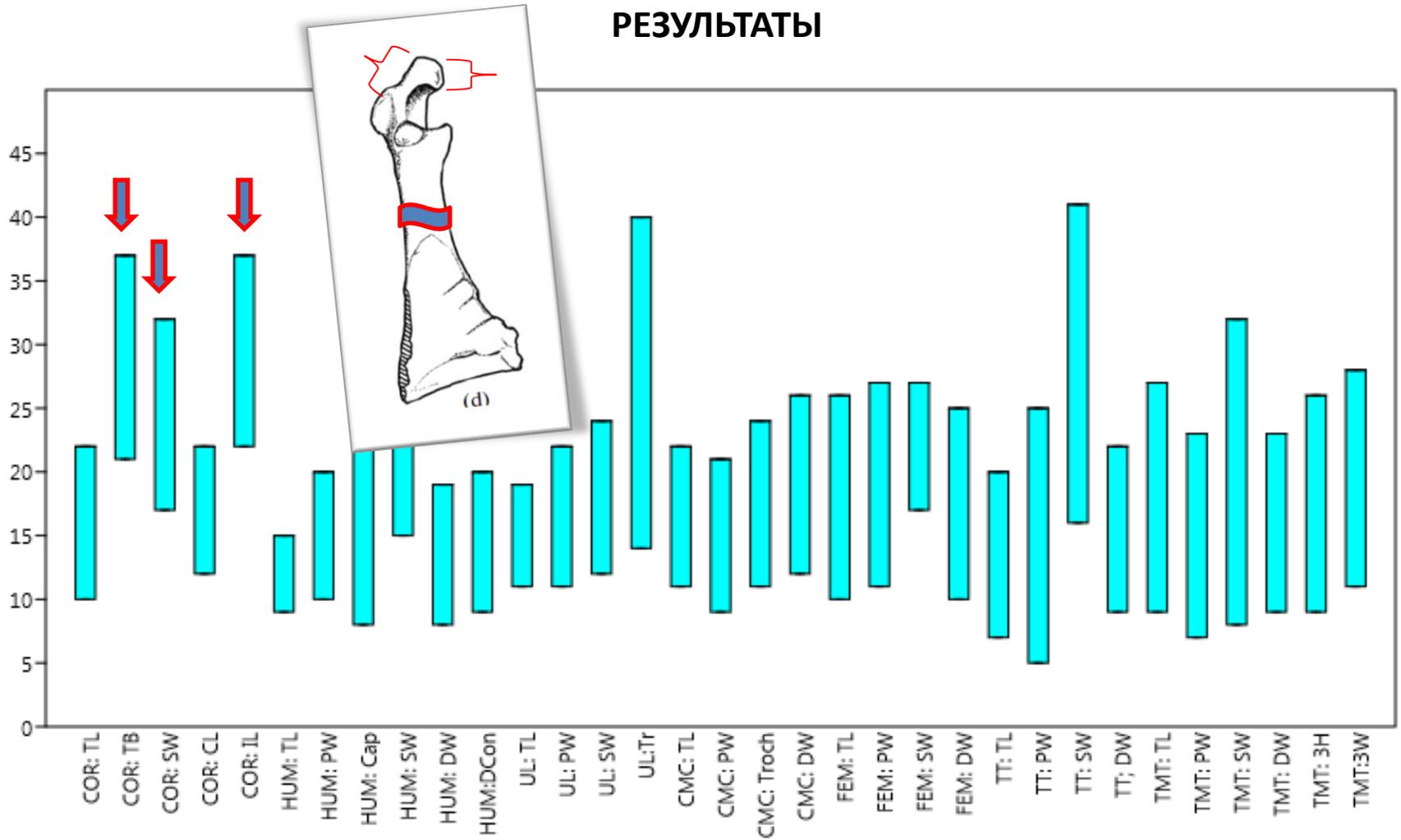
## sum ROV



Повышенный ДВ характерен в большинстве случаев для толщины стержня костей.

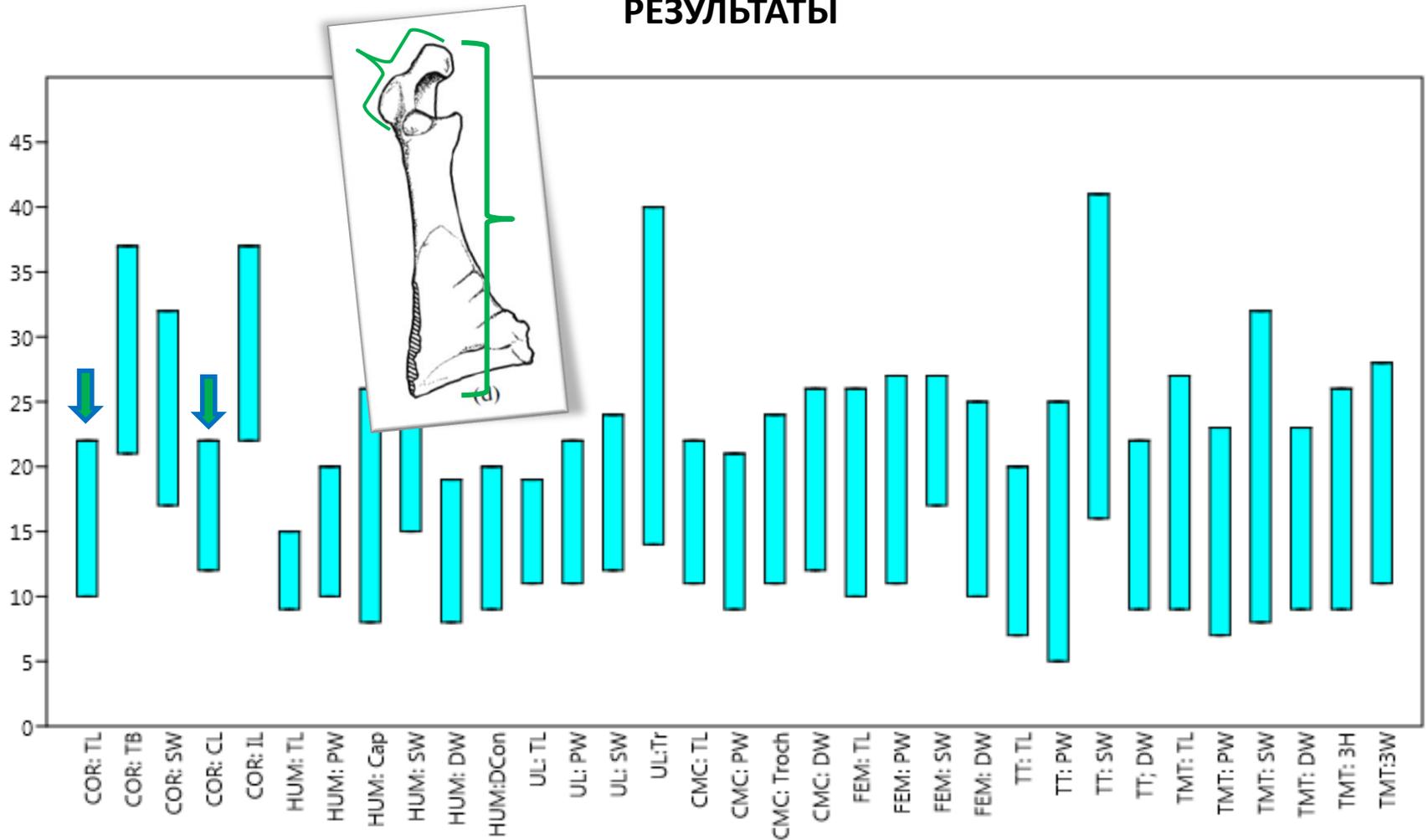
Особенно выражено для коракоида и костей задней конечности. ДВ может достигать 30-40%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

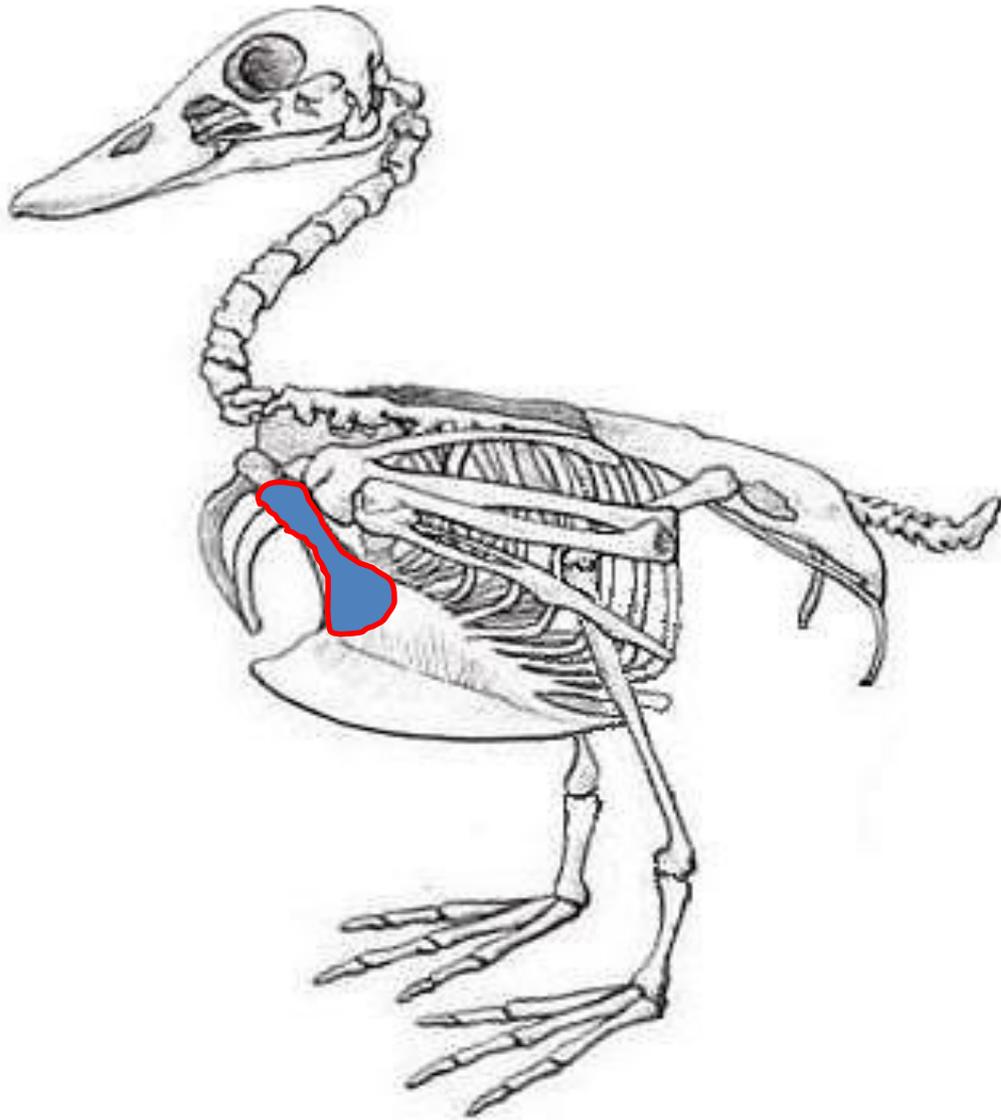


Среди всех измерений наибольшая вариабильность характерна для коракоида и проявляется в нескольких измерениях.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

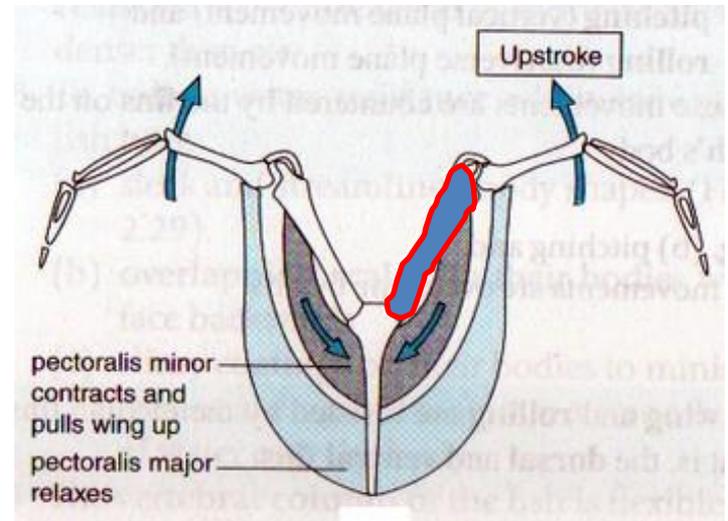


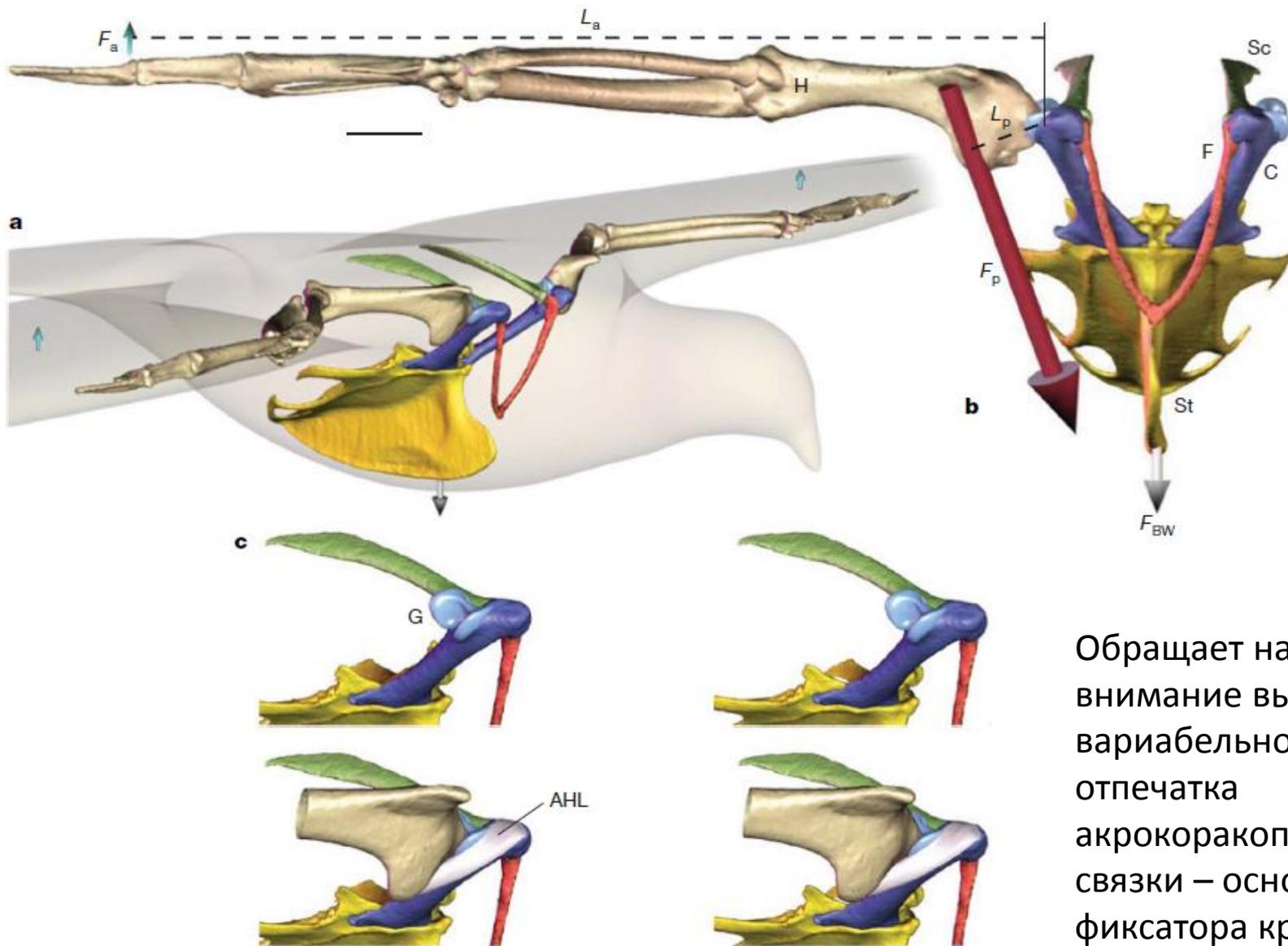
В то же время общая длина и длина плечевого сустава вместе с головкой заметно более стабильны.



Стабильность длины коракоида по сравнению с его другими измерениями может означать необходимость достаточно точной фиксации плечевого сустава на теле птицы.

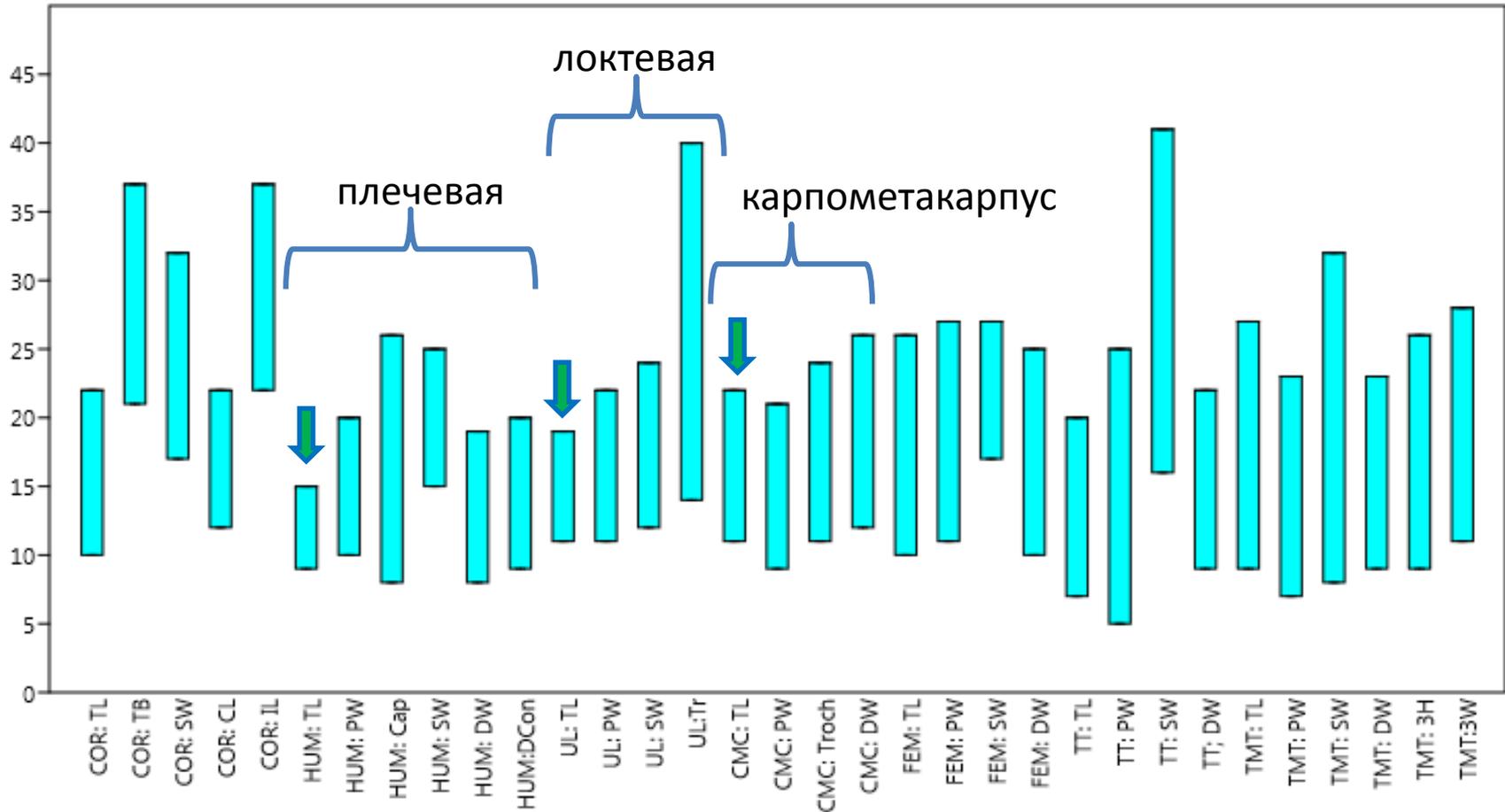
Это обеспечивает глубину взмаха и позволяет увеличить необходимую для этого длину волокон грудных мускулов.





Обращает на себя внимание высокая вариабельность длины отпечатка акрокоракоплечевой связки – основного фиксатора крыла в летательном аппарате ПТИЦ.

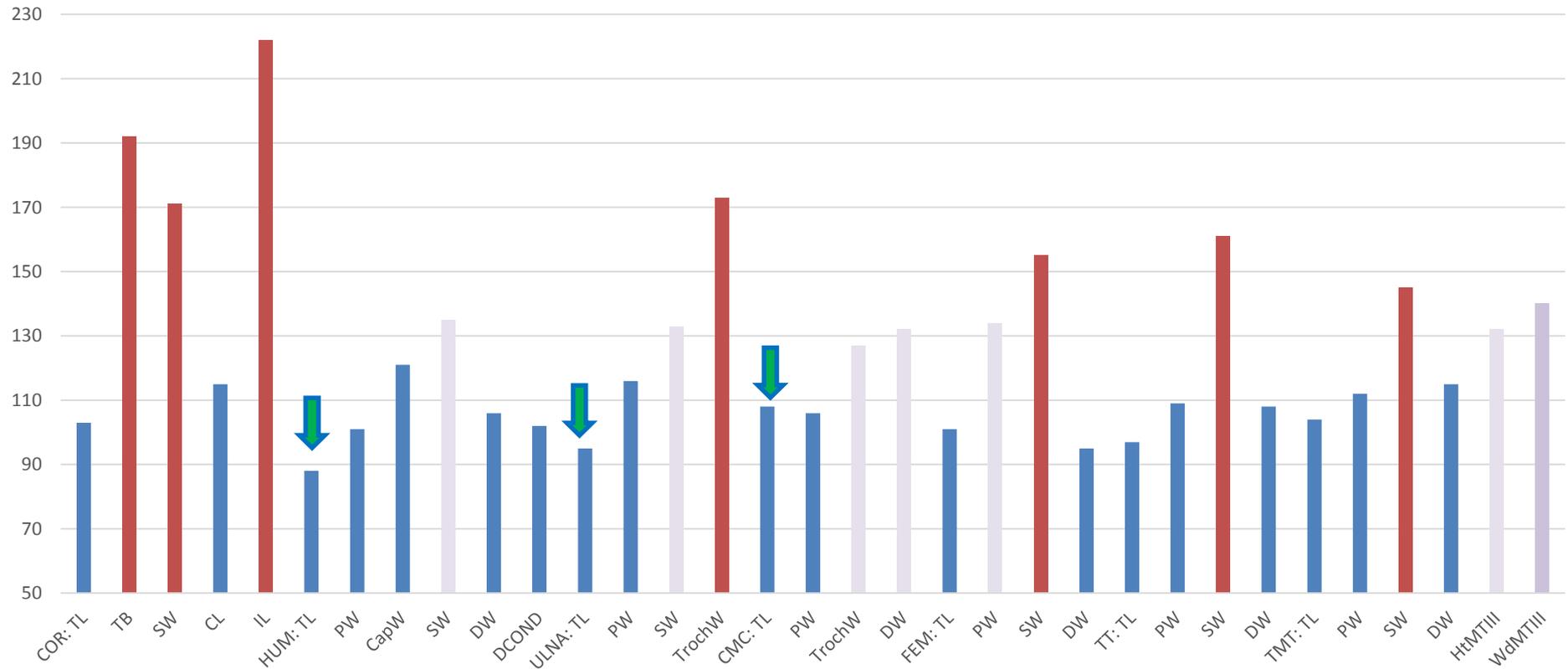
## РЕЗУЛЬТАТЫ



Общая длина костей крыла – плечевой и локтевой – демонстрирует наименьшую вариабильность (наименьший разброс).

Это может быть связано с необходимостью стабилизировать пропорции крыла – адаптивно «отточенная» конструкция летательного аппарата.

## sum ROV



Общая длина костей крыла – плечевой и локтевой – демонстрирует наименьшую вариабильность (наименьший разброс).

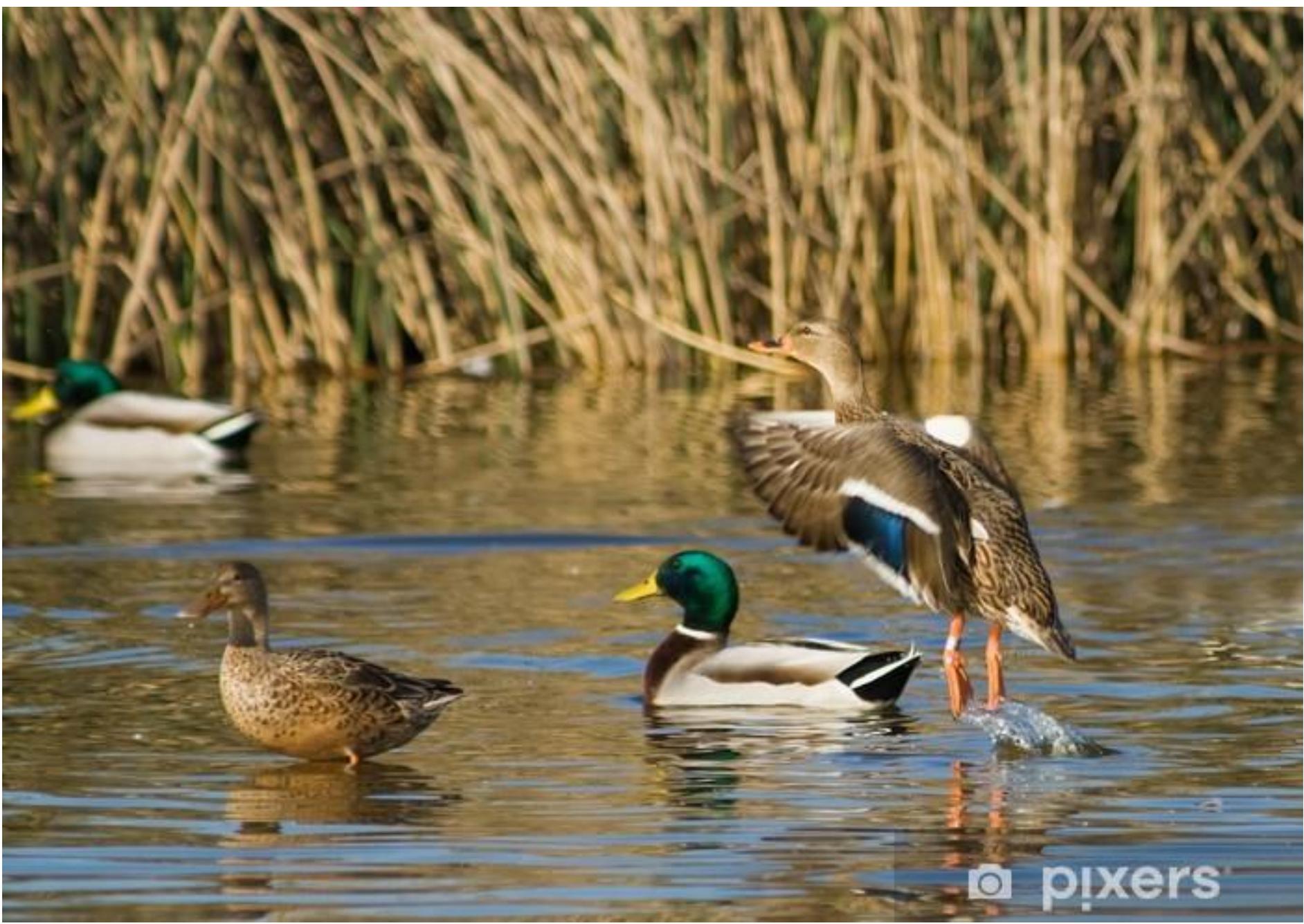
Это может быть связано с необходимостью стабилизировать пропорции крыла – адаптивно «отточенная» конструкция летательного аппарата.

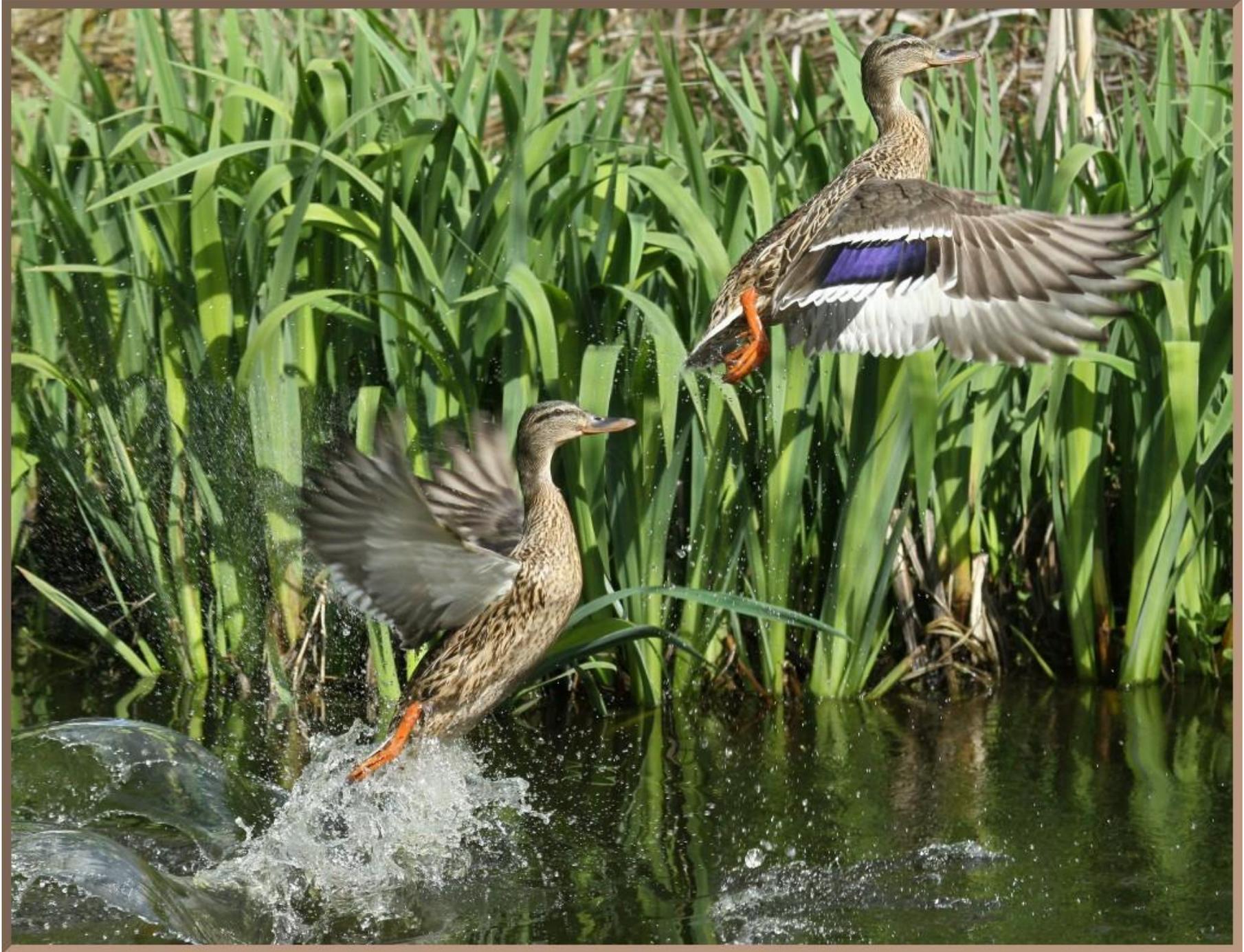


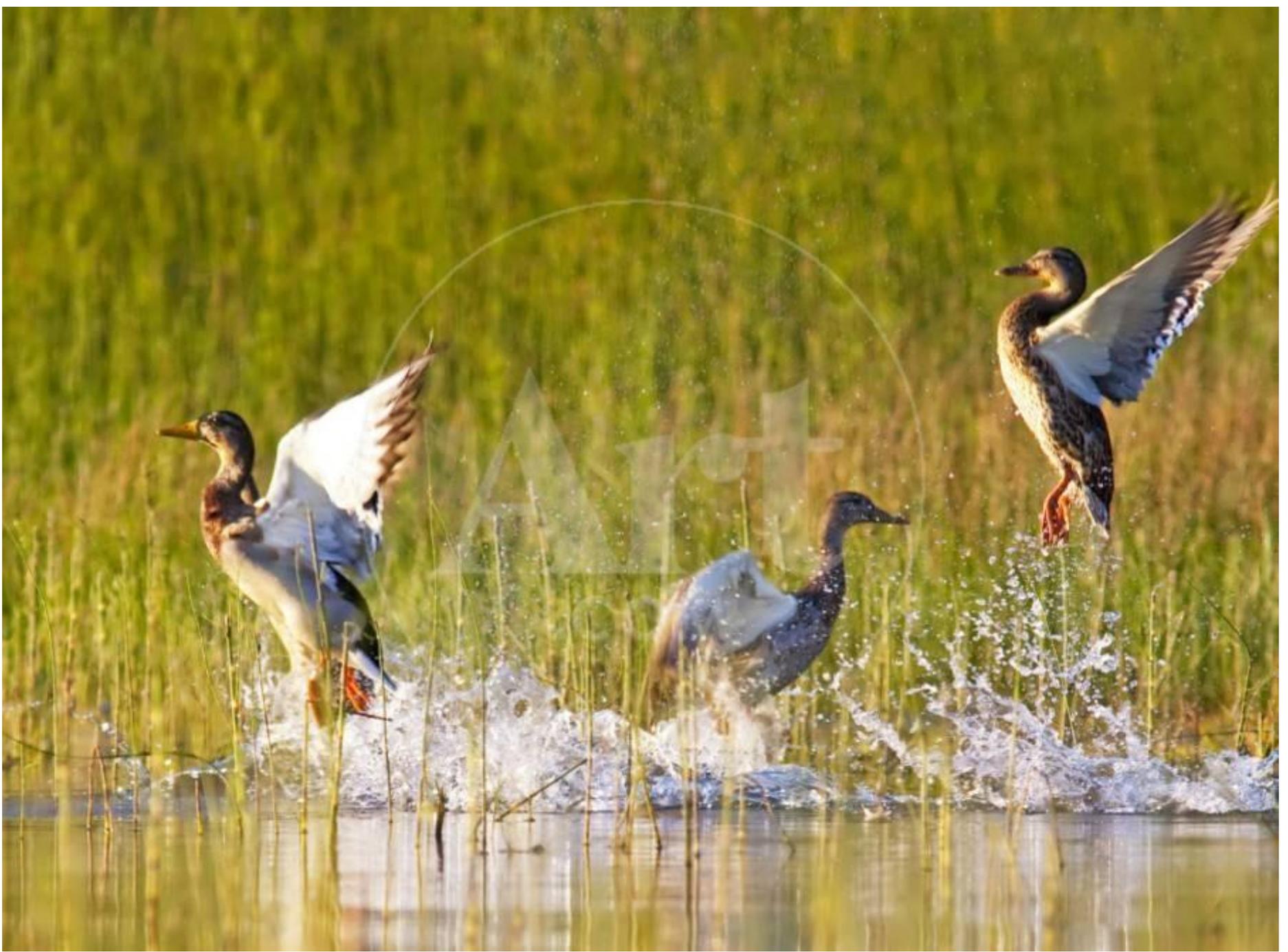
Полет играет важнейшую роль в жизни уток



Способность к вертикальному взлету может быть одной из ключевых для выживания речных уток.







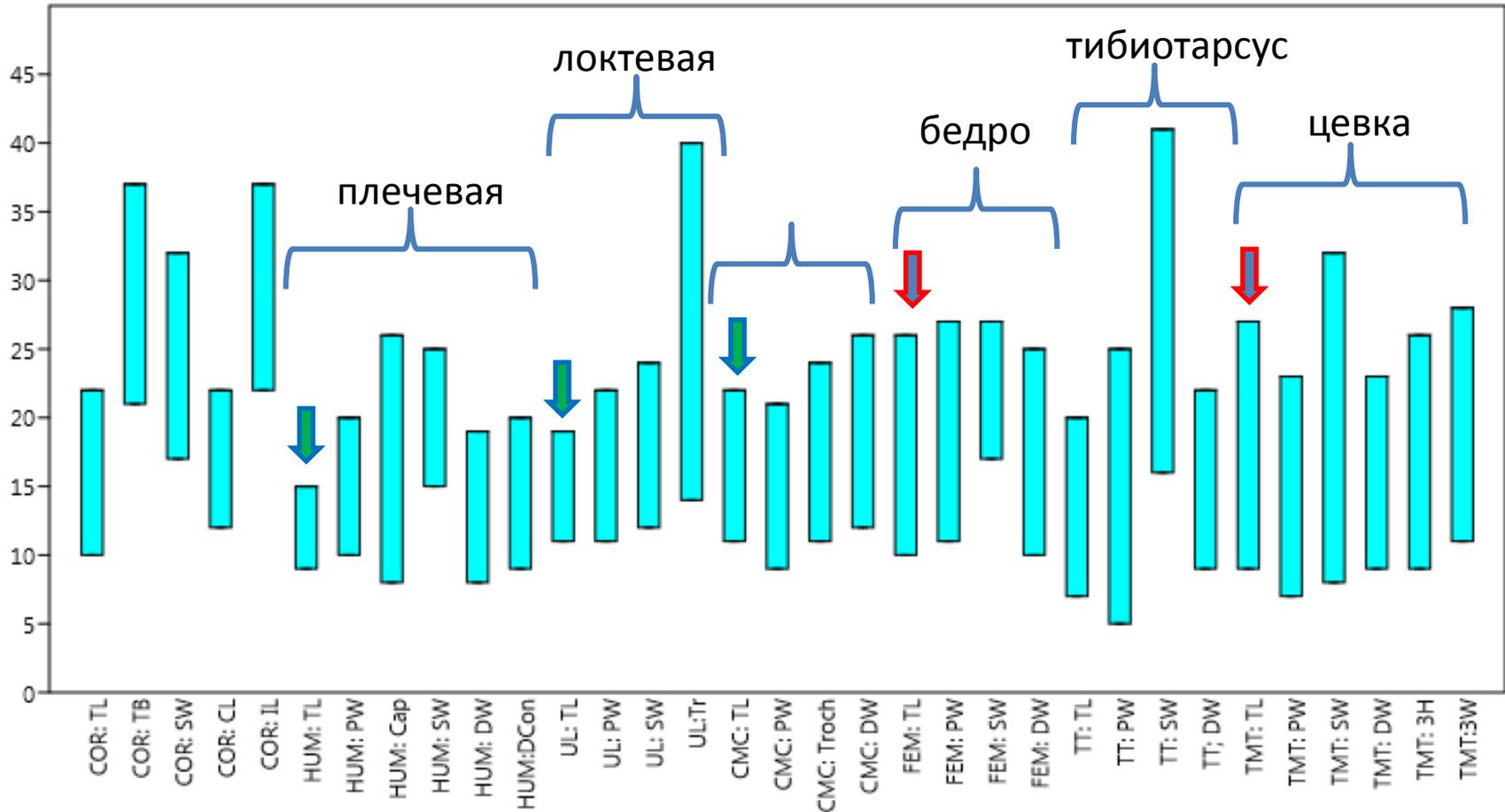


Copyright tony bynum

Эта способность характеризует всех речных уток



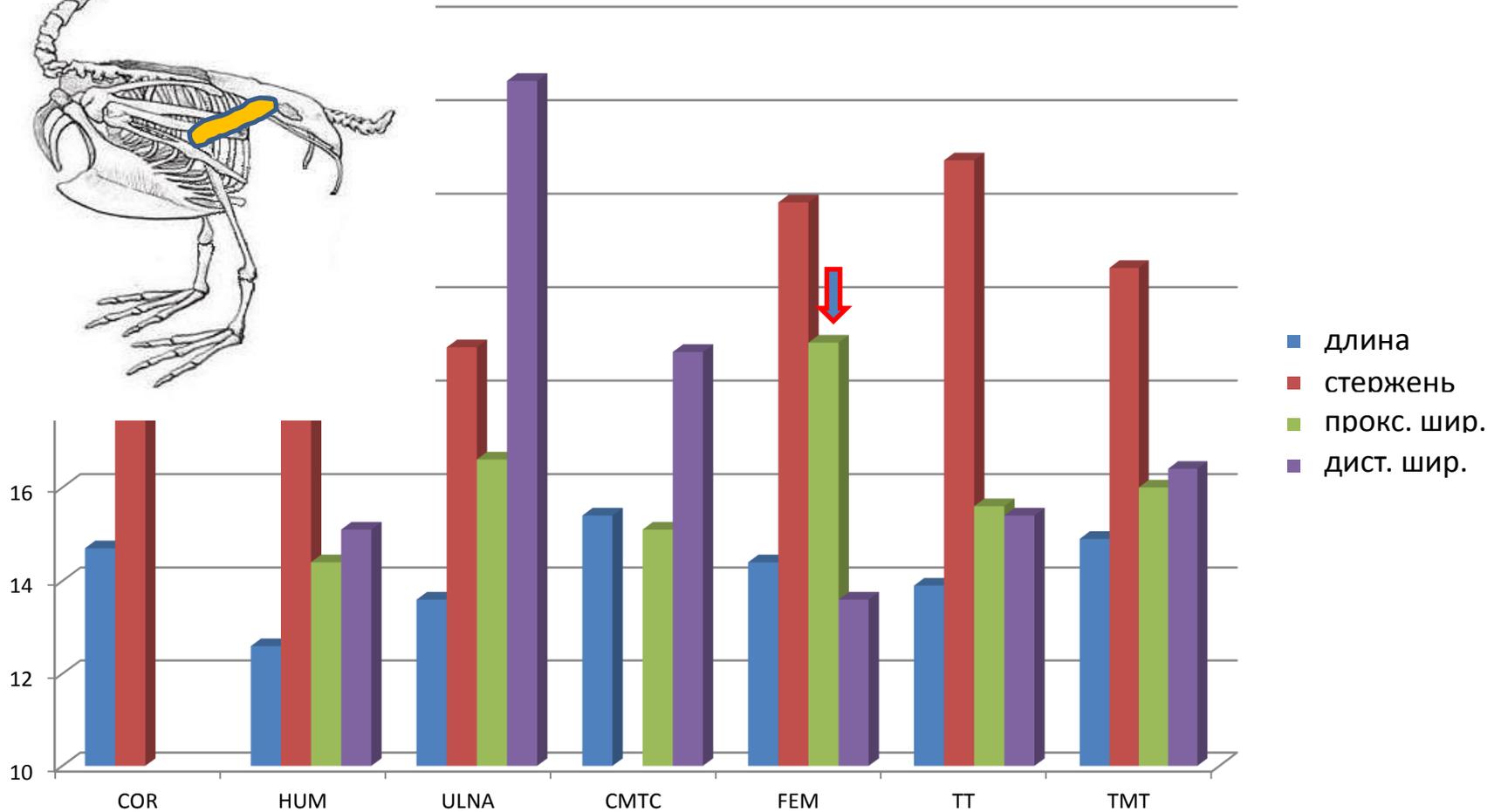
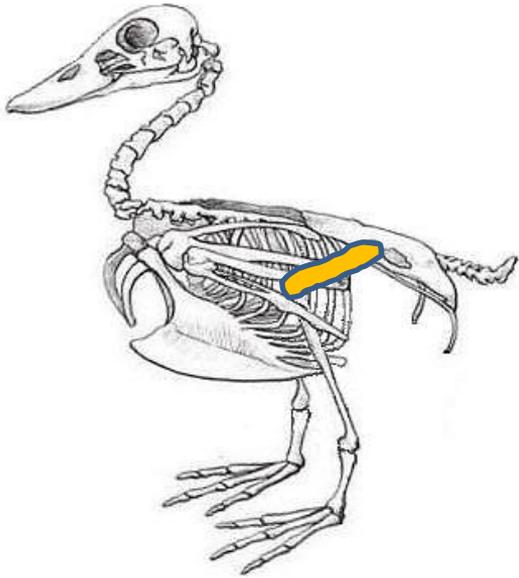
## РЕЗУЛЬТАТЫ



Диапазон вариации длины костей задней конечности заметно выше. В особенности вариабельна длина цевки – основного активного элемента при плавании.

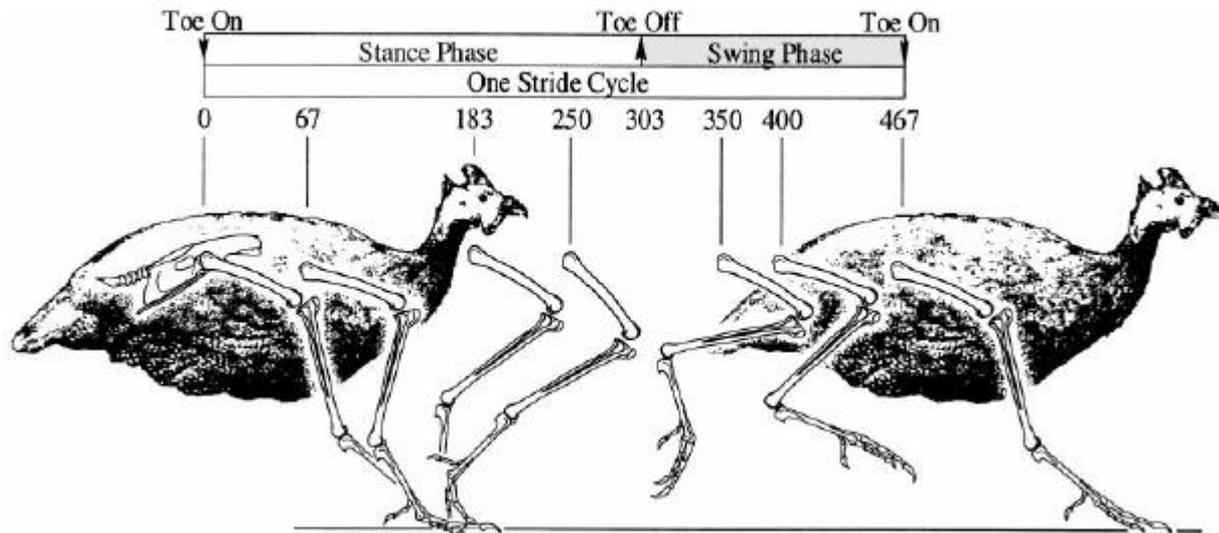
По-видимому, пропорции задней конечности слабее контролируются отбором.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

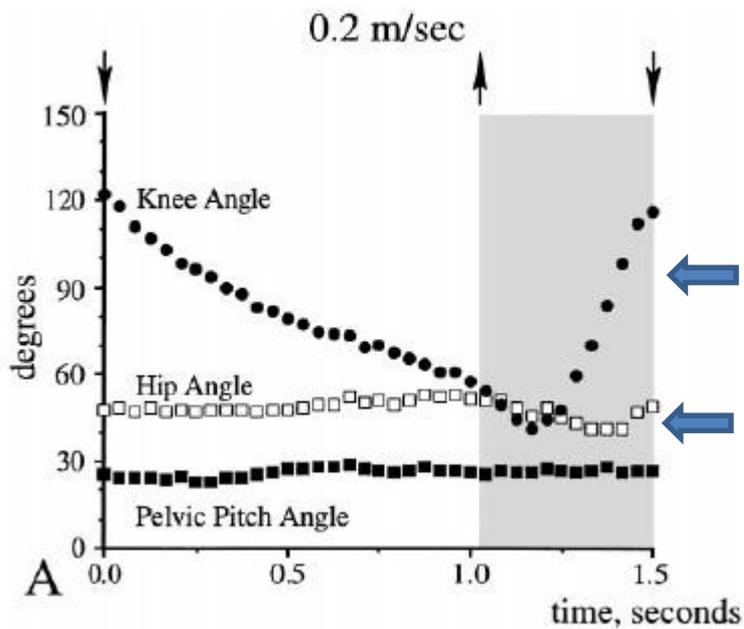


Сравнение средних ДВ отдельных промеров по всем видам:

Высокая вариабельность проксимального эпифиза бедренной кости – ограничение амплитуды движения в тазобедренном суставе.



В целом для птиц характерна небольшая амплитуда движений в тазобедренном суставе – в сравнении с дистальными элементами конечности (Gatesy, 1999).



Угол наклона тибиотарсуса к бедру

Угол наклона бедренной кости

прогулка

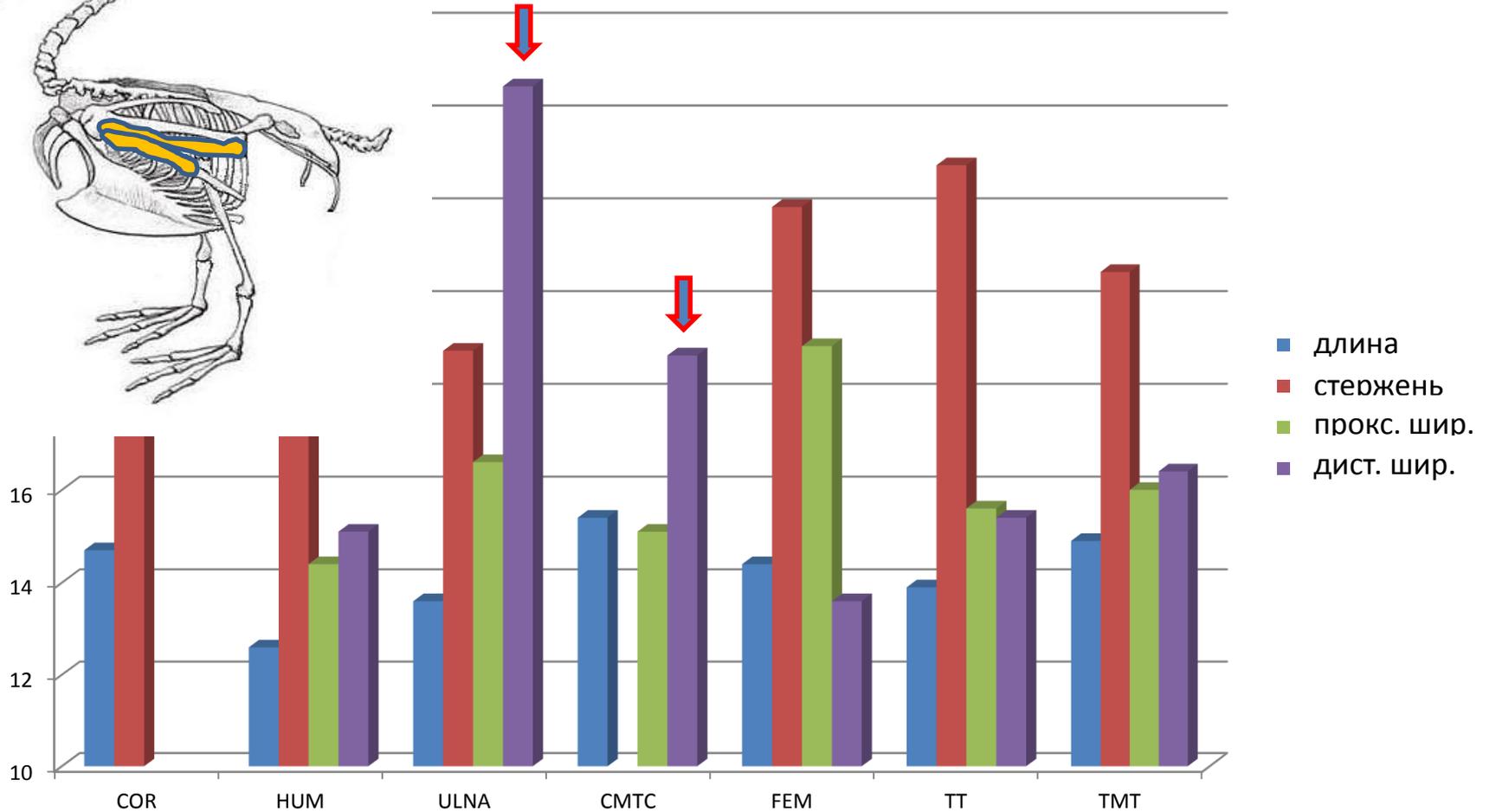
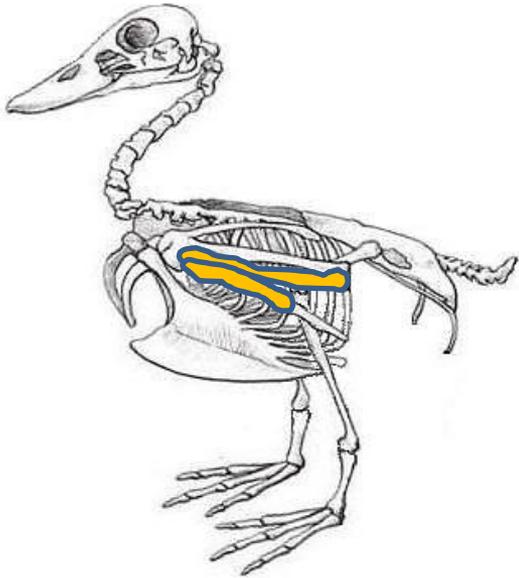


Кормление на воде

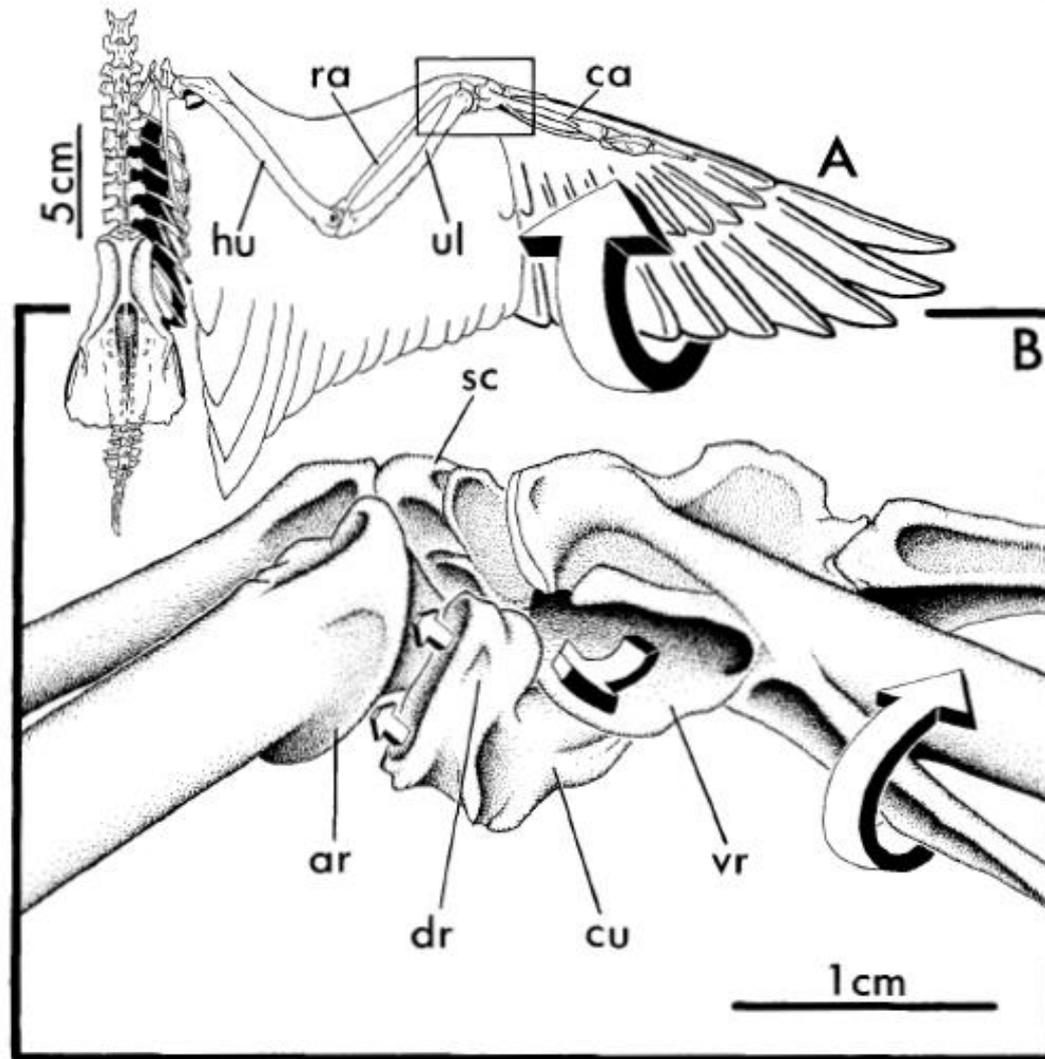


Низкая амплитуда движения бедренной кости во время прогулки и кормежки у утки Callonetta (Provini et al., 2012).

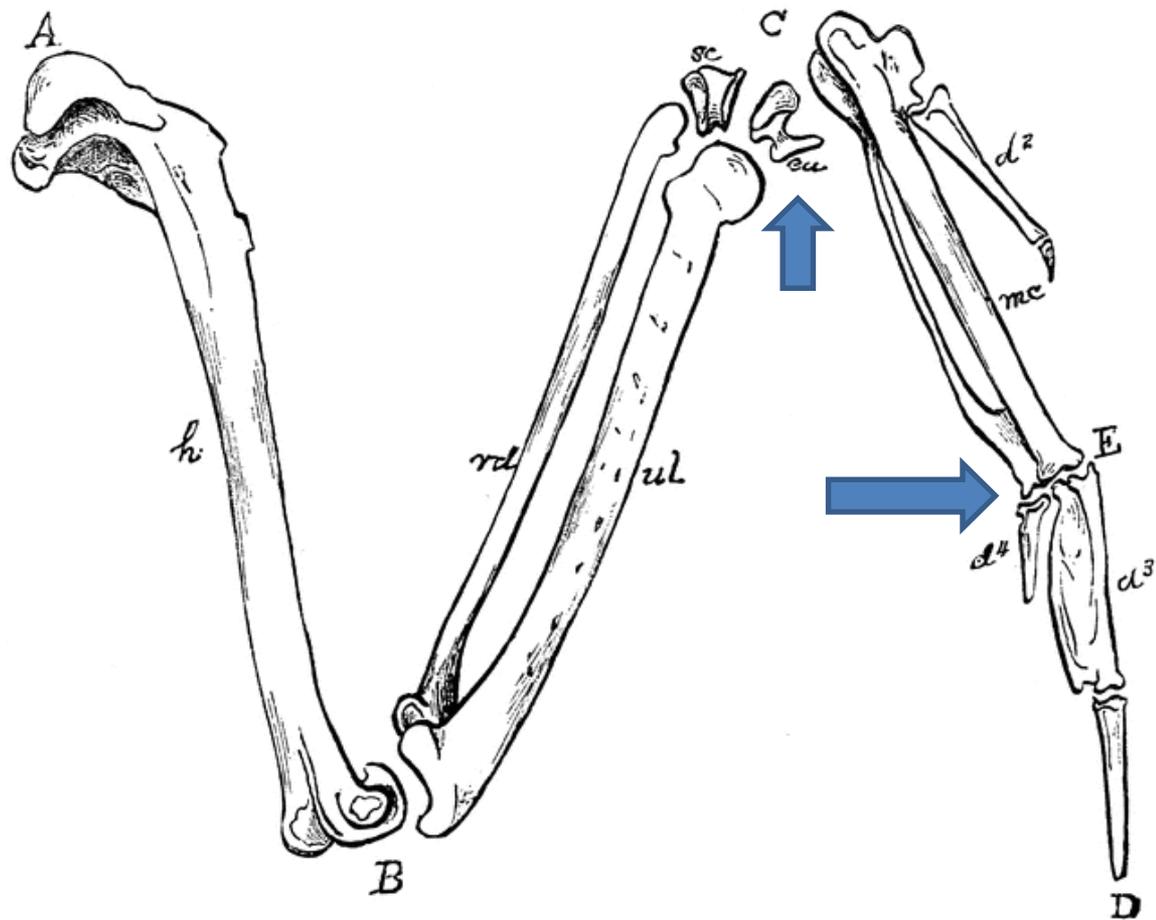
## РЕЗУЛЬТАТЫ



Не первый взгляд выглядит странным повышенные ДВ у дистальных измерений локтевой кости и карпометакарпуса.

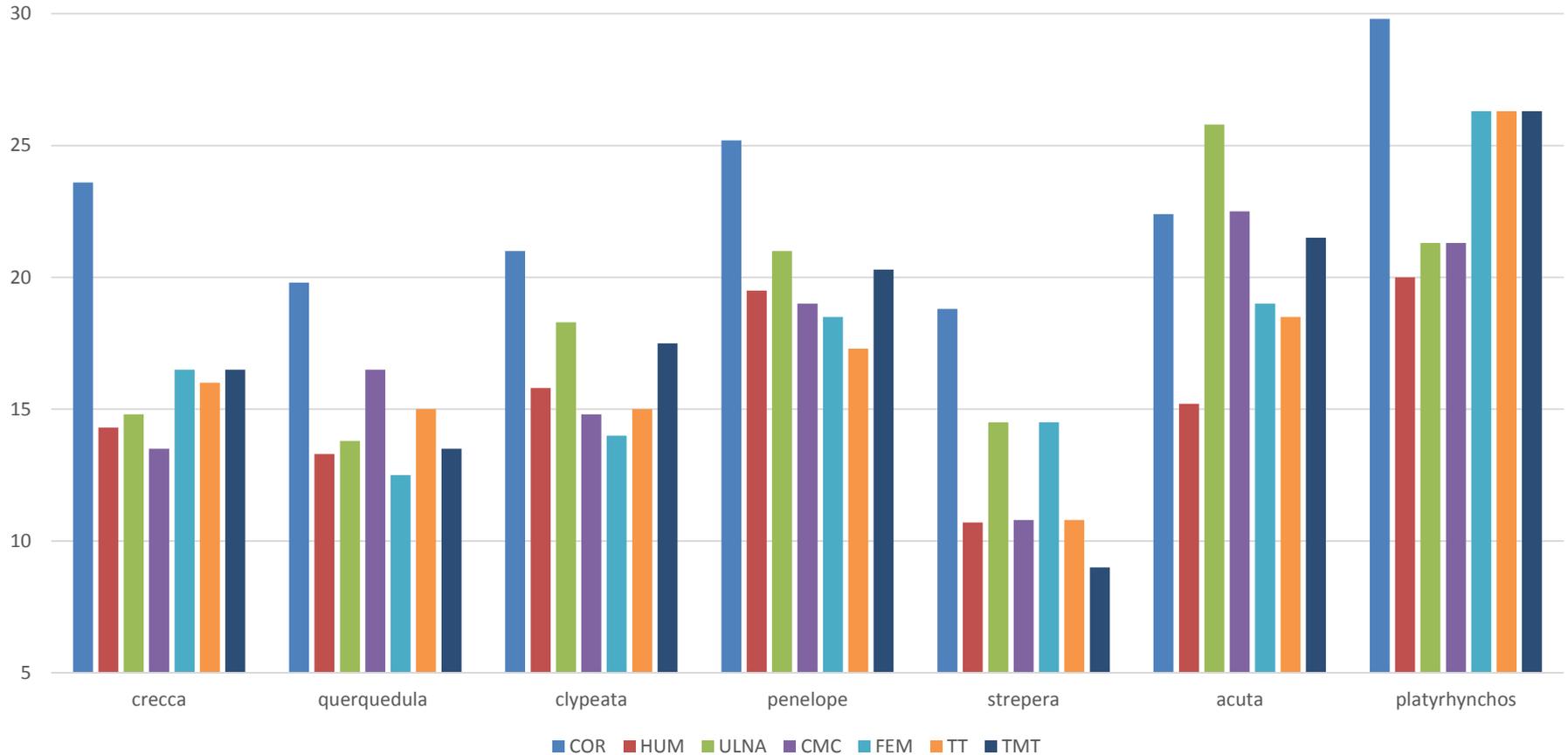


Высокий ДВ у дистального конца локтевой кости может быть связан со сложностью локтево-запястного сустава. Локтевая кость не контактирует напрямую с пряжкой, поэтому сравнение с другими суставами не вполне корректно. (рис: Vazquez, 1992).



Дистальный конец пряжки представлен двумя суставами, при этом малый палец сильно редуцирован – соответственно в этом узле можно ожидать повышенной variability.

## средний ROV у разных видов уток по костям скелета

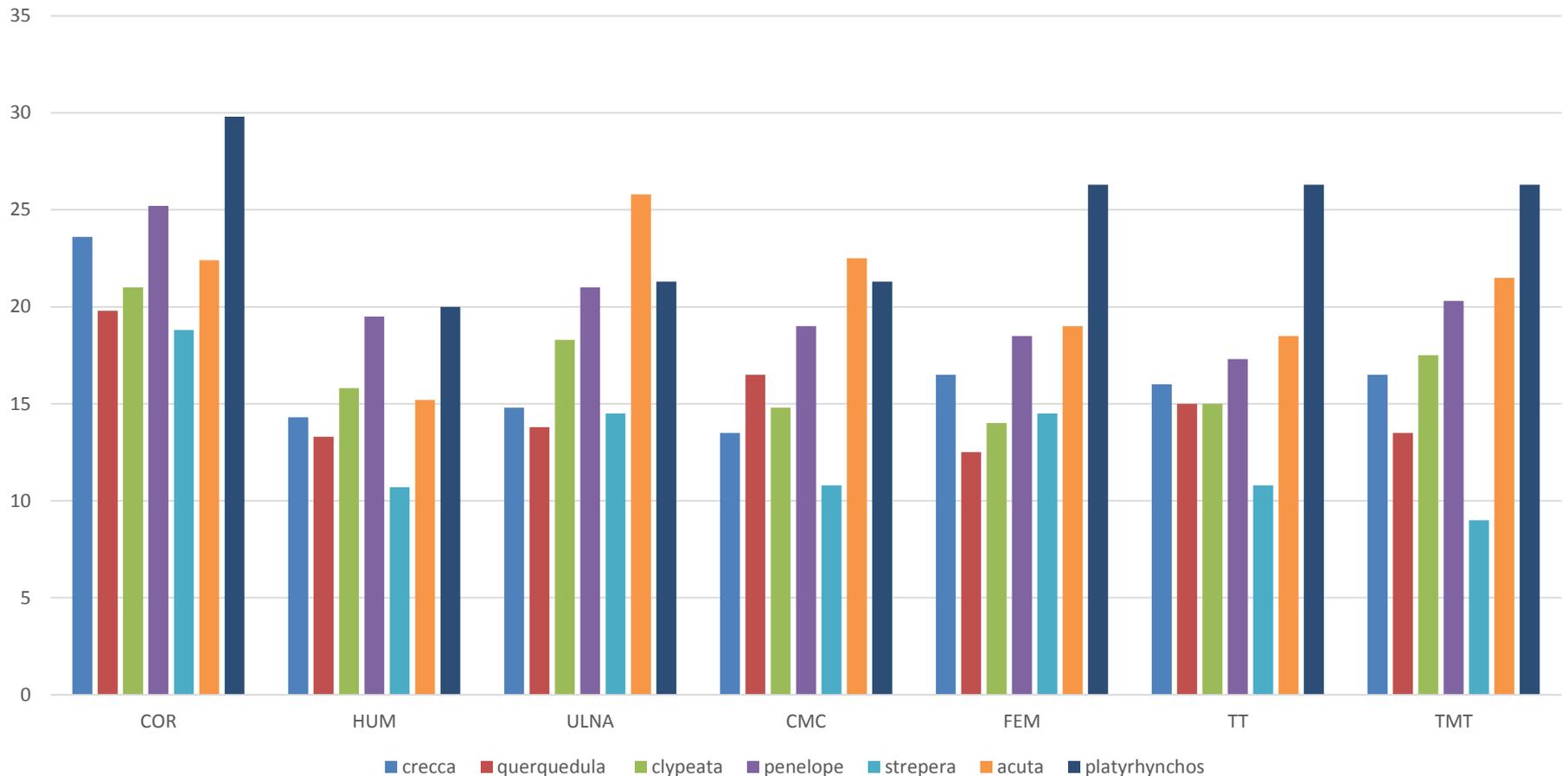


Коракويد – лидер по среднему ДВ у всех видов, кроме шилохвосты.

Зачастую высокий средний ДВ у ульны и пряжки.

У кряквы необычным образом выделяются все элементы задней конечности (может быть, это определяет ее экологическую пластичность?).

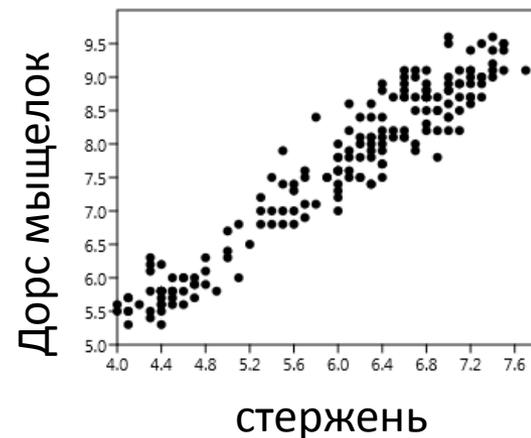
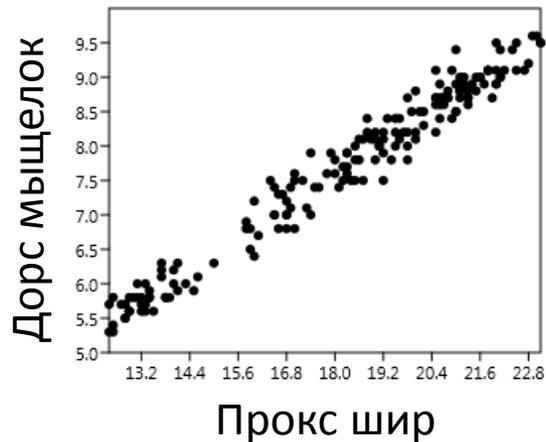
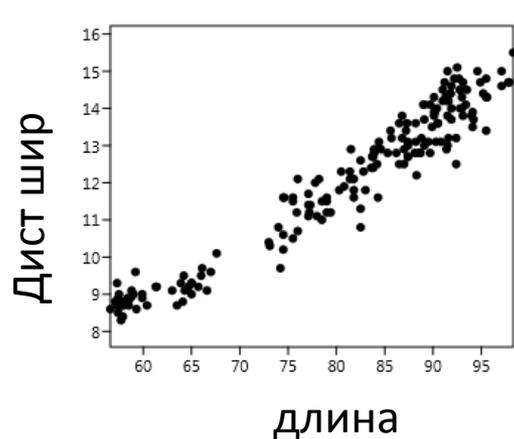
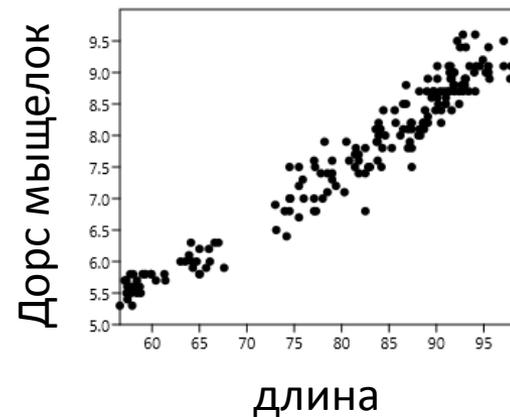
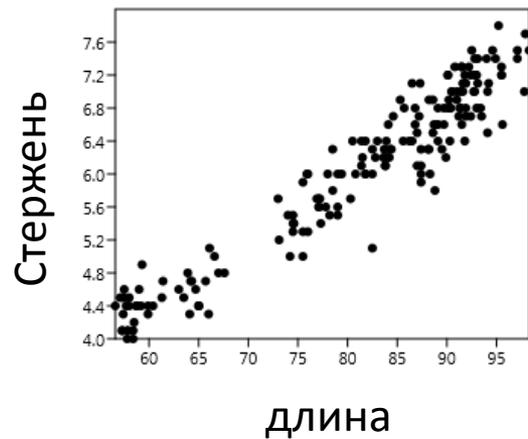
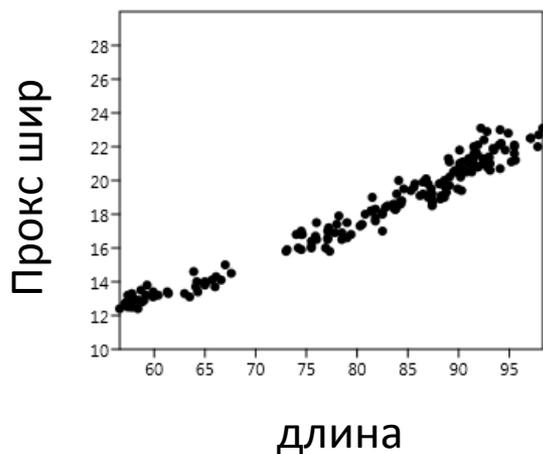
## средний ROV разных видов по костям



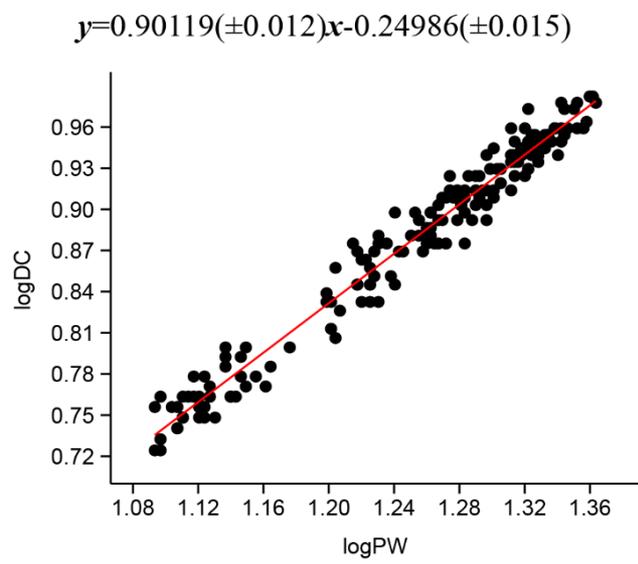
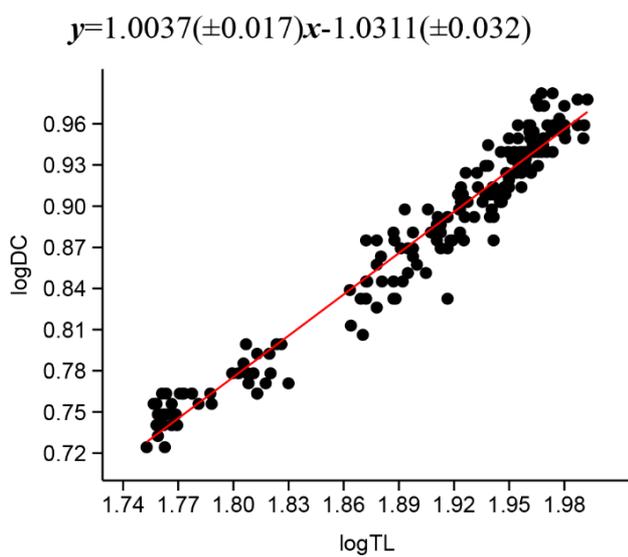
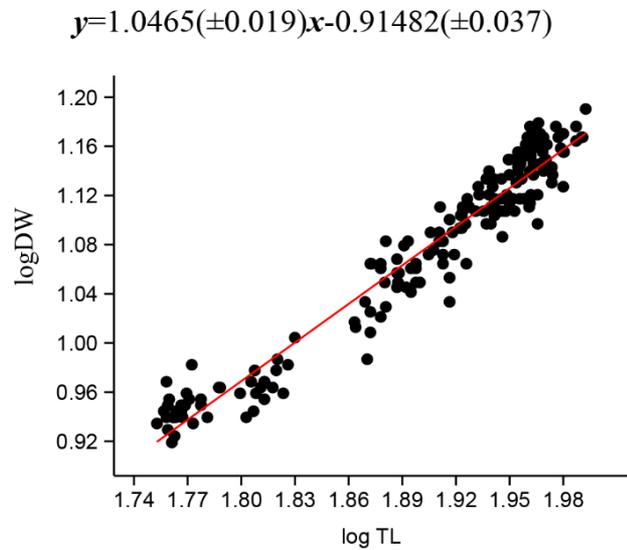
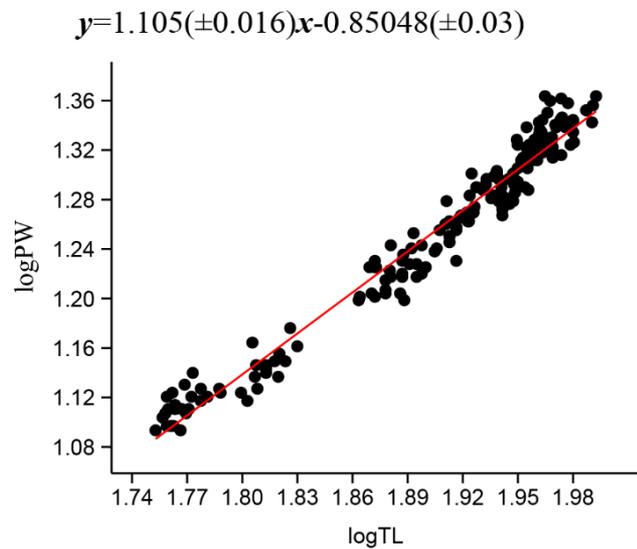
Кряква – в большинстве случаев наиболее варибельный вид. Экологическая пластичность?

Примечательна низкая варибельность у серой утки – это можно связать с ее более узкой биотопической приуроченностью (более предсказуемые условия в южных областях) и наименее широким ареалом среди изученных видов.

## ПРОПОРЦИИ НА ПРИМЕРЕ ПЛЕЧЕВОЙ КОСТИ



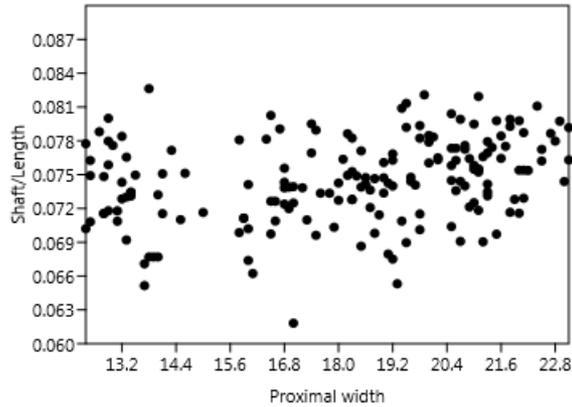
Большинство (но не все!) промеры статистически достоверно коррелируют с общим размером кости и между собой.



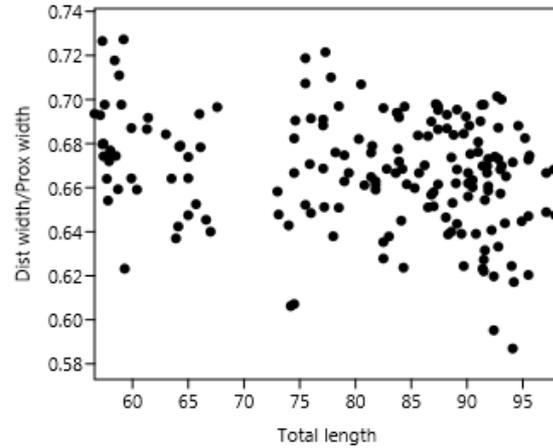
Примеры лог-трансформированных линейных зависимостей показателей плечевой кости

# ВСЕ ИССЛЕДОВАННЫЕ СОТНОШЕНИЯ НЕ ЗАВИСЯТ ОТ РАЗМЕРОВ И СТАТИСТИЧЕСКИ НЕ КОРРЕЛИРУЮТ С ПРОМЕРАМИ

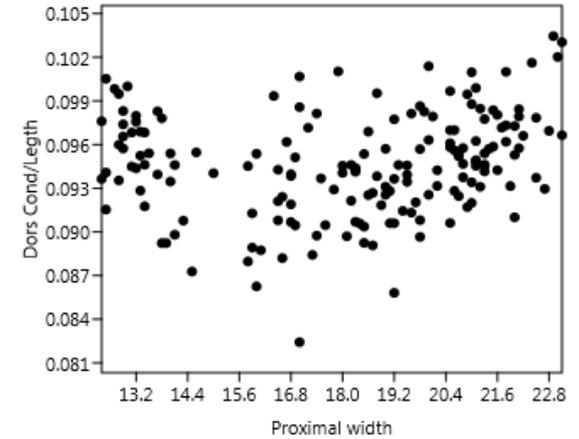
## Плечевая кость



Стержень/длина к прокс. ширине

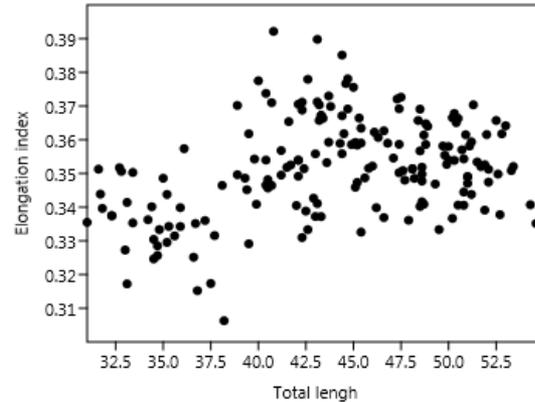
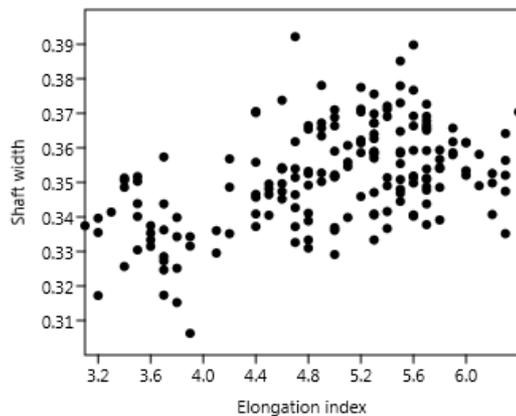


Дист./прокс. Эпифиз к длине

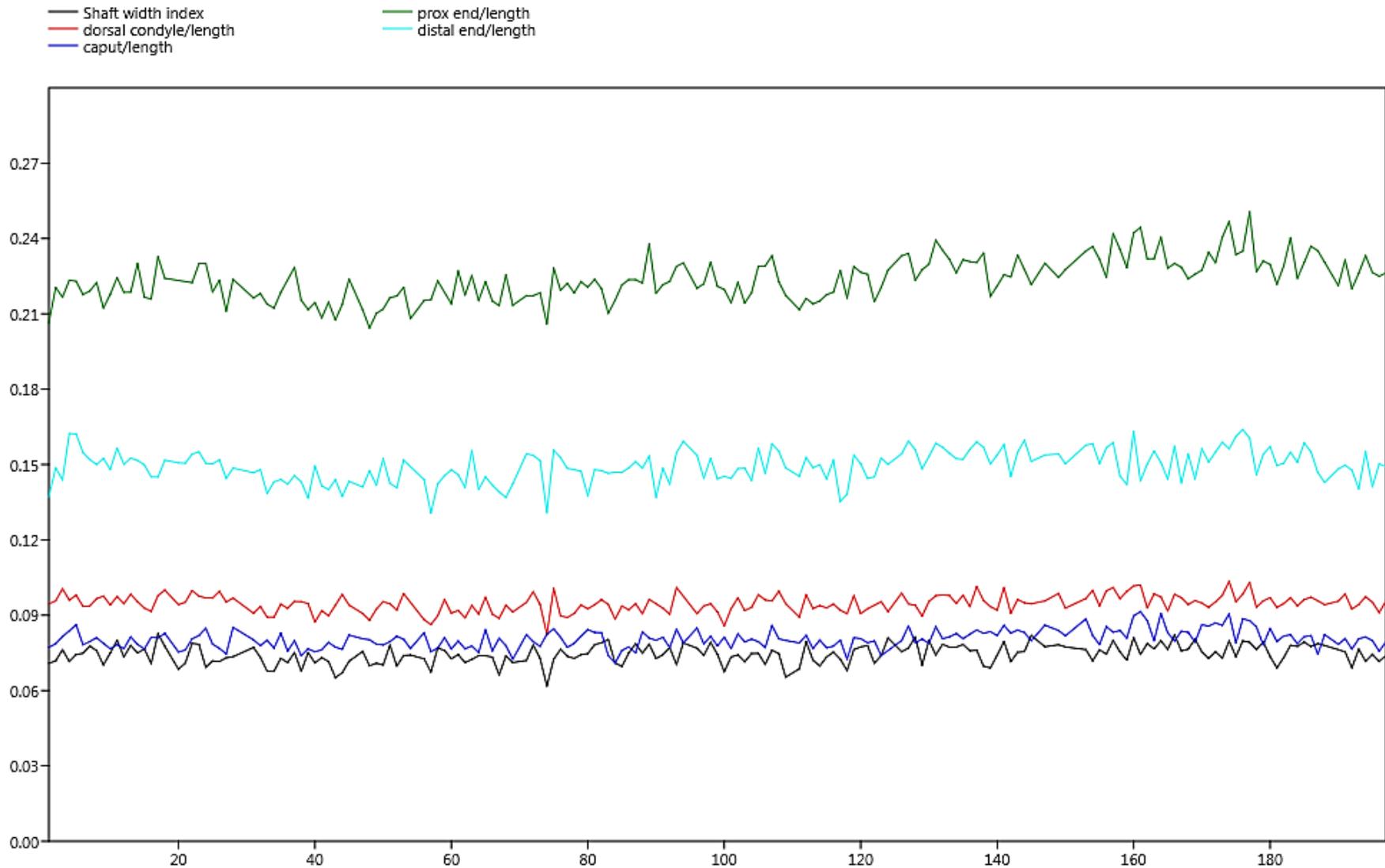


Дорс мышц./длина к прокс. ширине

## Коракоид

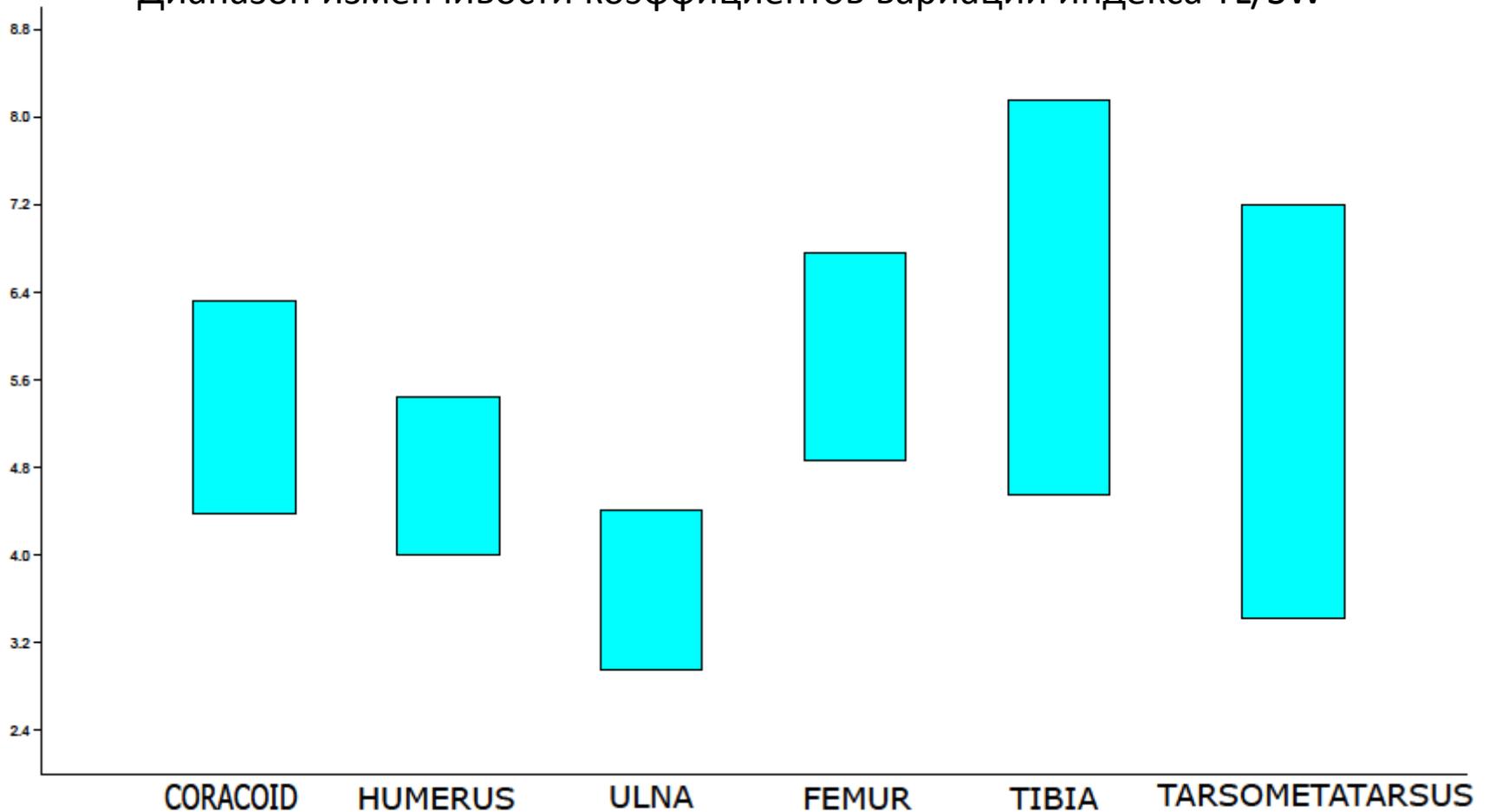


# ЗНАЧЕНИЯ СООТНОШЕНИЙ ПРОМЕРОВ ПЛЕЧА ДЛЯ ВСЕЙ ВЫБОРКИ



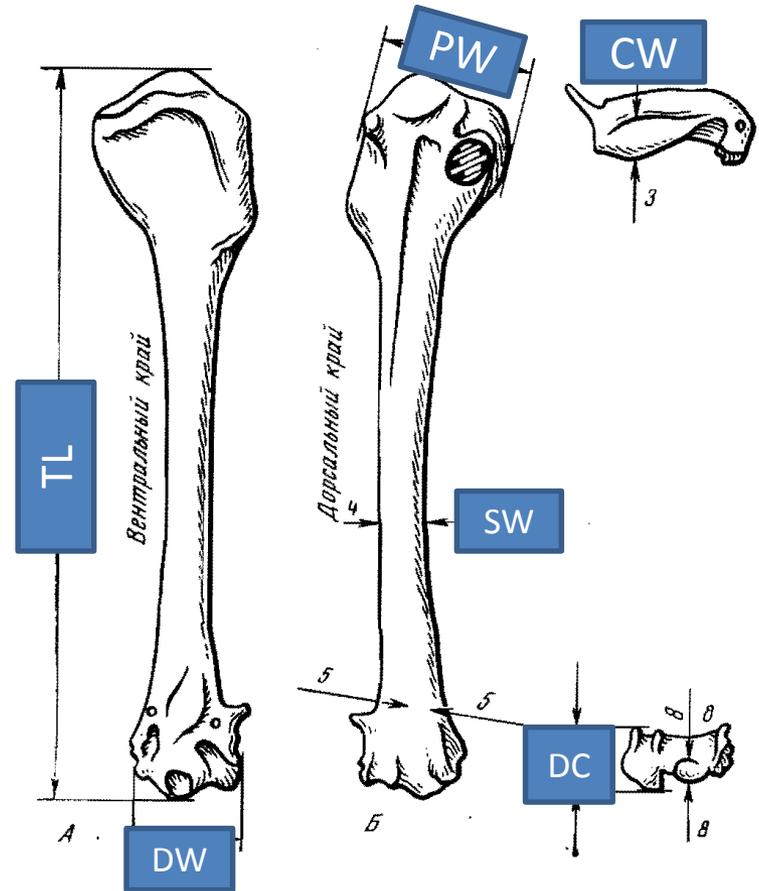
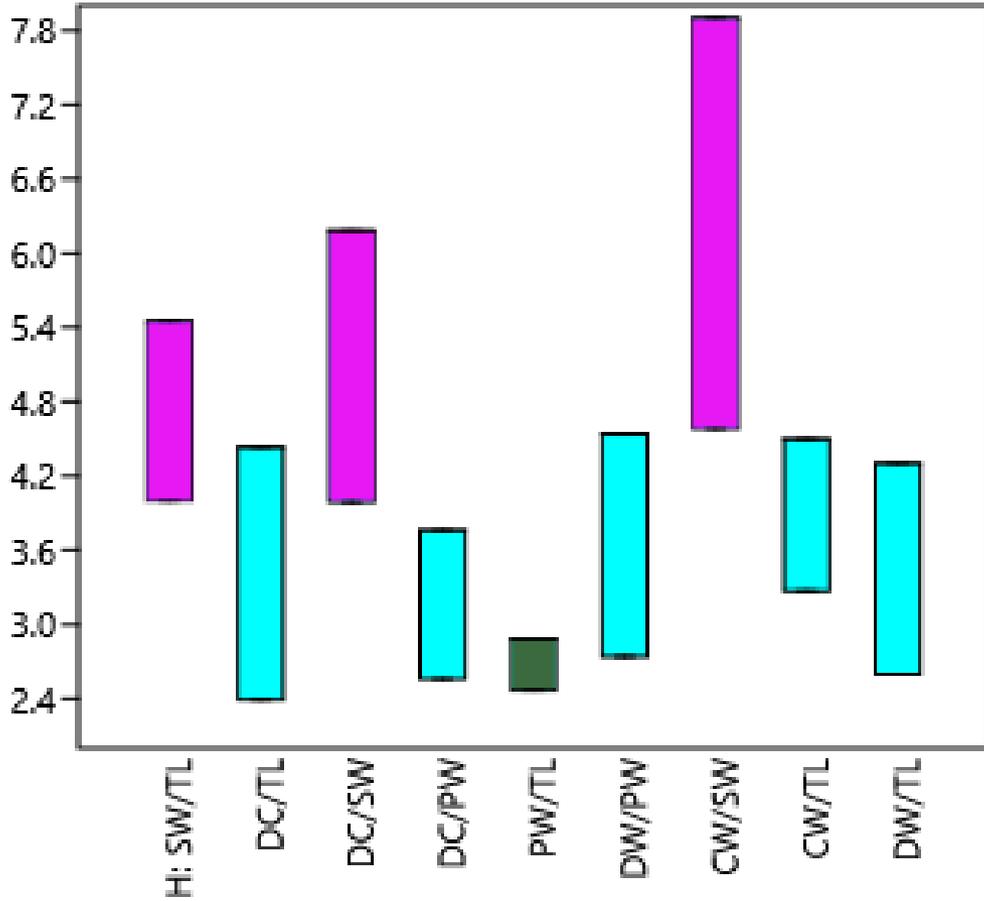
Стабильность соотношений указывает на конструктивную стабильность основных частей в костях посткраниального скелета.

## Диапазон изменчивости коэффициентов вариации индекса TL/SW



Поскольку длина кости – самый стабильный параметр, можно связывать изменение этого индекса с вариацией толщины стержня. Уменьшение вариабильности от проксимальных к дистальным элементам крыла можно связать с необходимостью уменьшить вес дистальных элементов крыла (инерция).  
Задняя конечность – без каких-либо трендов.

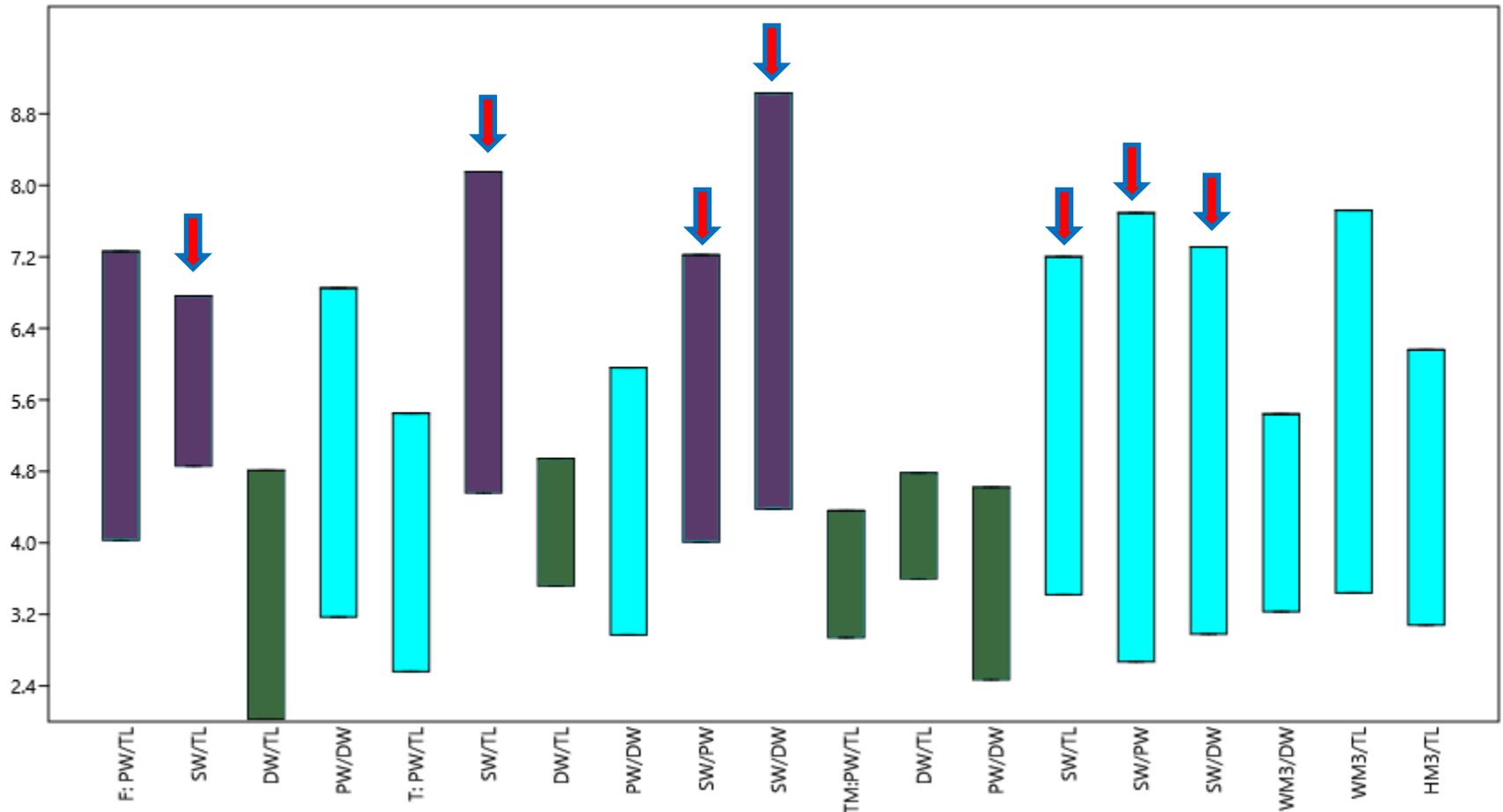
# Коэффициенты вариации различных индексов плечевой кости



Характерна очень низкая вариабильность PW/TL – проксимальная ширина сильно зависит от длины кости (параметров крыла).

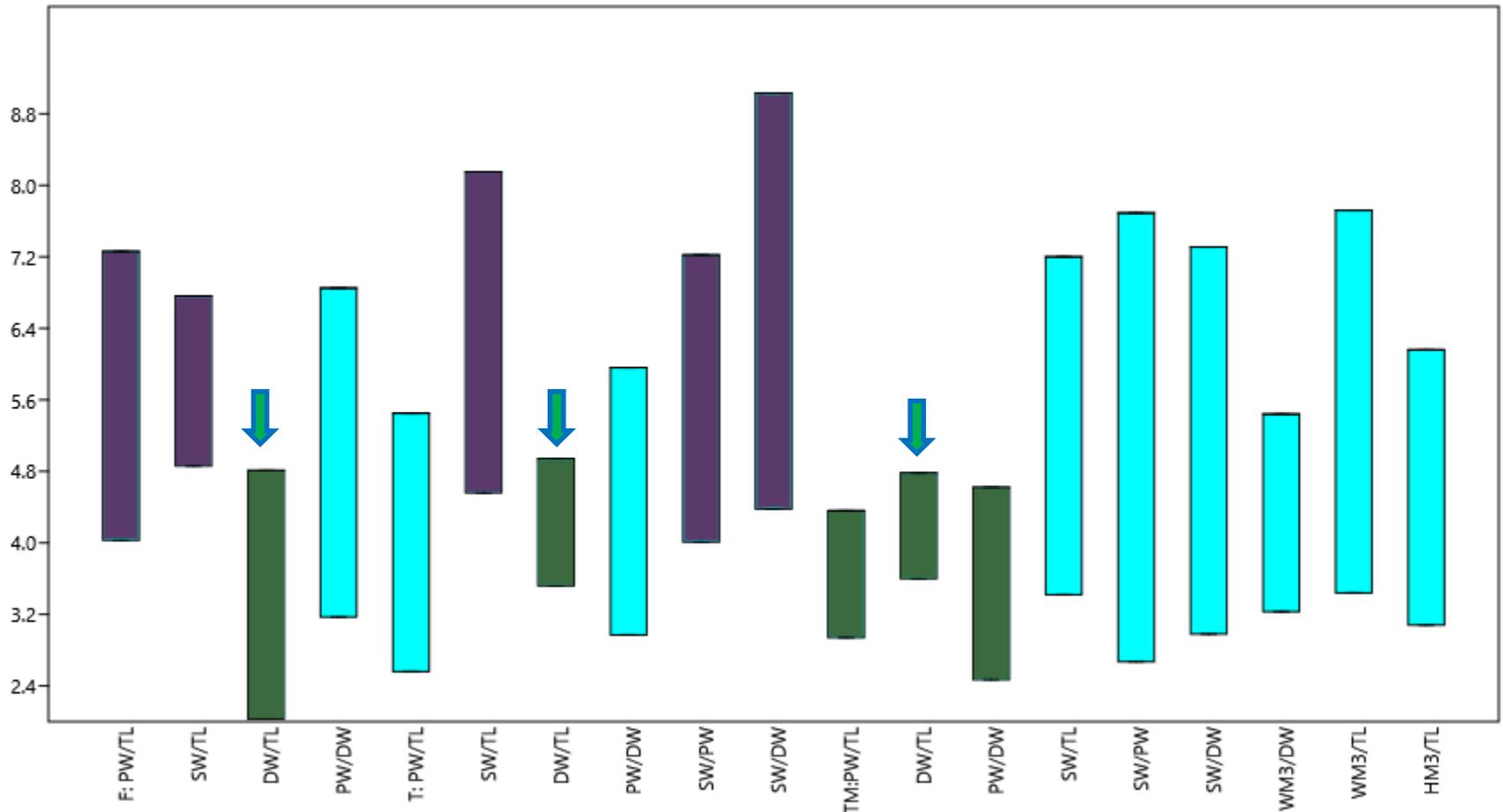
Наибольший коэффициент вариации у индексов, связанных с толщиной стержня (SW)

## Коэффициенты вариации различных индексов задней конечности



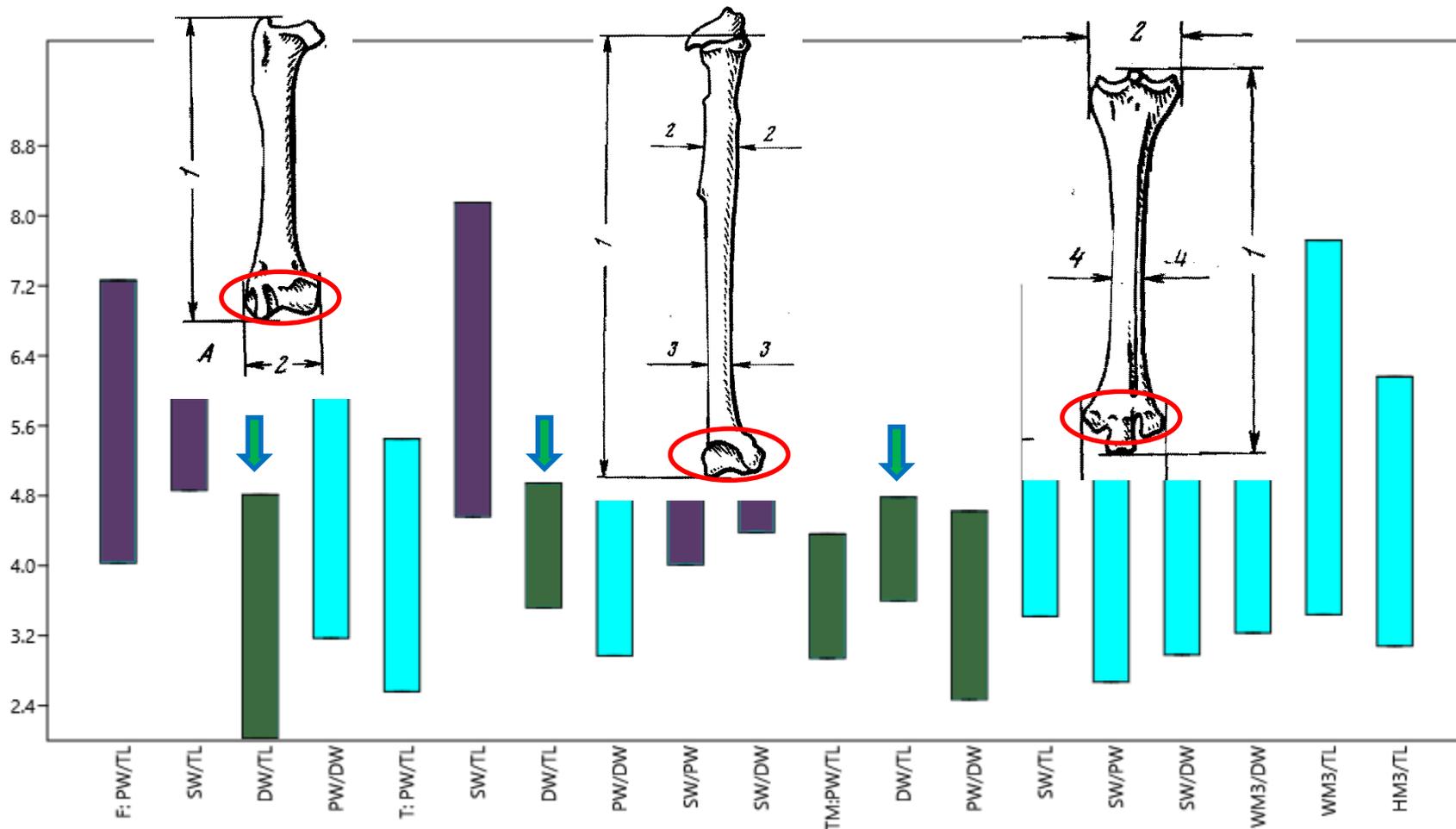
Опять же, наиболее вариабельны индексы, учитывающие толщину кости.

# Коэффициенты вариации различных индексов задней конечности



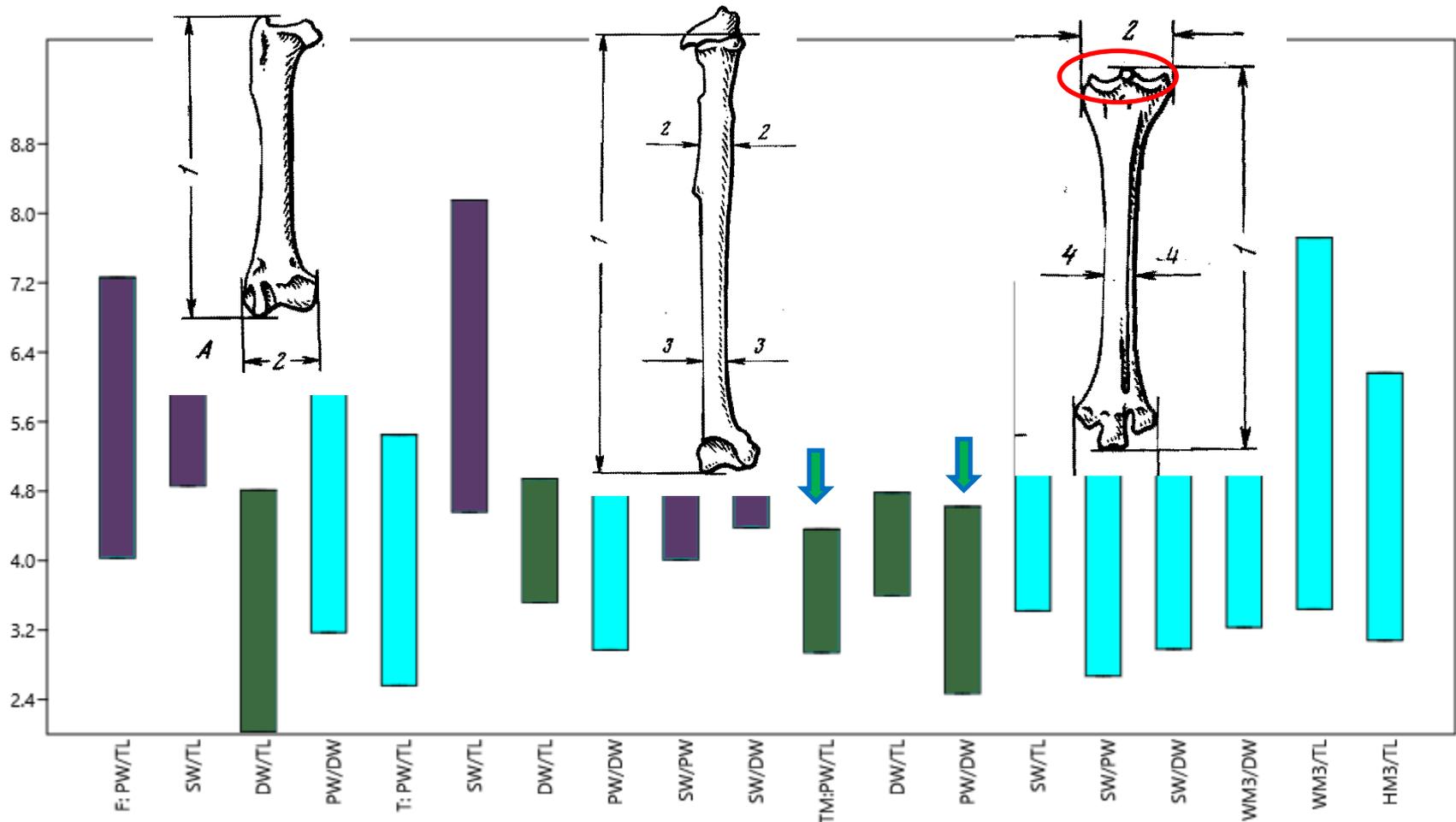
У всех трех костей задней конечности очень слабо варьибельны индексы DW/TL

# Коэффициенты вариации различных индексов задней конечности

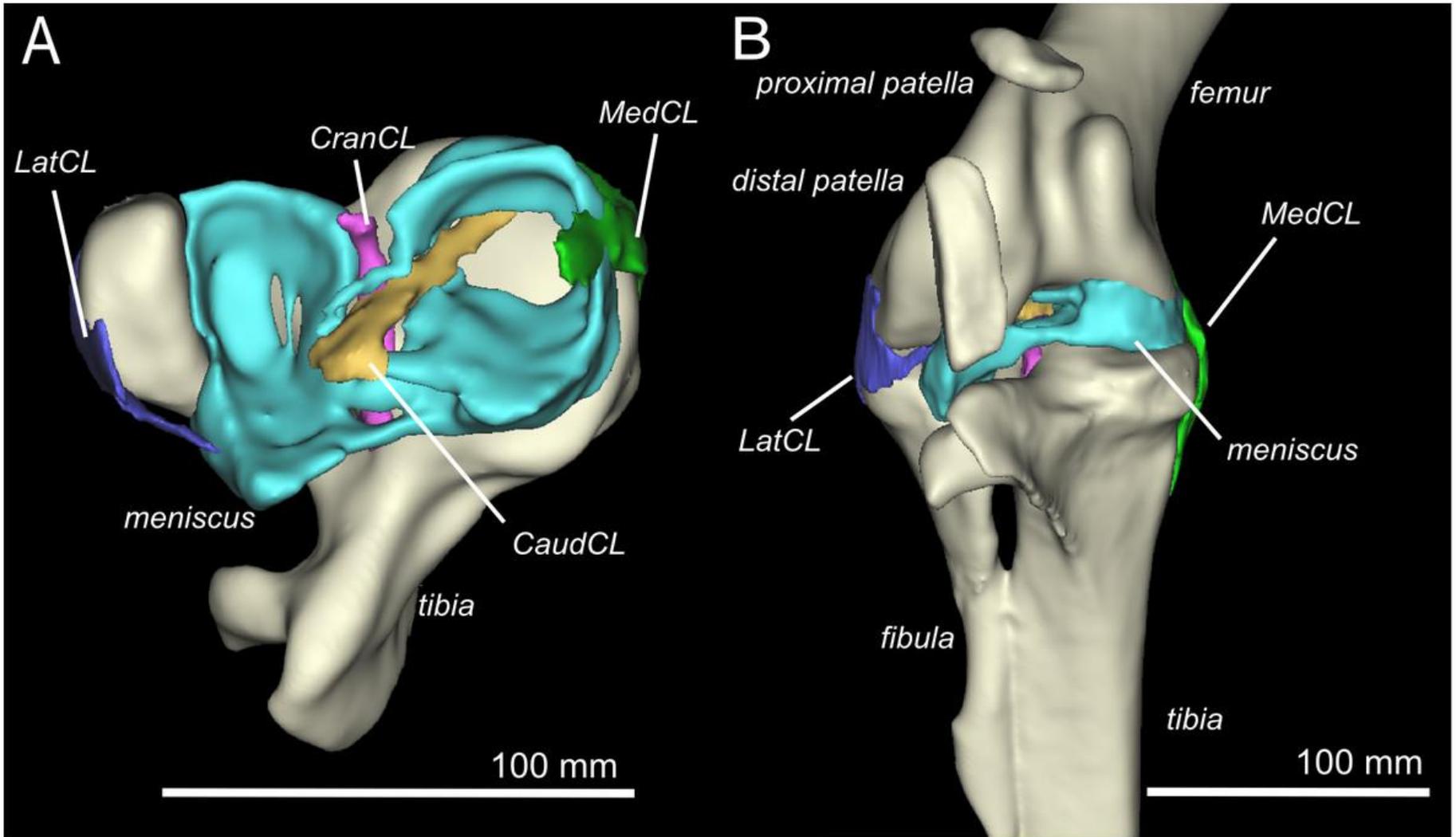


У всех трех костей задней конечности очень слабо варьибельны индексы DW/TL

# Коэффициенты вариации различных индексов задней конечности



А в цевке – также индексы, учитывающие проксимальную ширину.



Увеличенная вариабильность проксимальной ширины тибіотарсуса также может объясняться тем, что со стороны голени в коленный сустав входят две кости.  
 (рис из: Chadwick et al 2014: страус).

## ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для большинства параметров в посткраниальном скелете уток ДВ составляет 10-25 % относительно среднего.

Выявлена неоднородность индивидуальной вариации в посткраниальном скелете речных уток. При этом длина костей варьирует наименьшим образом, толщина стержня (то есть, общая робустность кости) – наибольшим. Наименее вариабильна длина костей передней конечности; задняя конечность более вариабильна.

Стабильность отдельных параметров удастся связать с их значением для локомоции и порою с выживанием организма, в целом – это позволяет интерпретировать небольшую изменчивость как результат действия отбора (?стабилизирующего). Однако эта (предположительно адаптивная) стабильность осуществляется на фоне повышенной вариабильности других параметров, некоторые из которых (например, толщина костей) могут быть весьма ресурсозатратны. Эта ресурсозатратность может быть фактором, действующим против наиболее аберрантных фенотипических проявлений.

## ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие из исследованных соотношений крайне стабильны и их ДВ составляет не более 10% (за исключением индексов, использующих толщину стержня). Индексы не показывают зависимости от размера кости.

Вариации в толщине стержня уменьшаются от плечевого пояса к локтевой кости, что можно связать с стабилизацией морфологии дистальных элементов крыла – возможно, отточенная отбором адаптация к уменьшению веса дистальных отделов крыла.

В задней конечности наименьшую вариабильность показывают соотношения дистальных сочленовных поверхностей, а в случае с цевкой – также и проксимальной. Это говорит о выраженной линейной зависимости конфигурации сустава от общей длины кости.

Ряд исследованных параметров (некоторые части коракоида, локтевой кости, бедренной кости, параметры блоков пальцев цевки) характеризуются более выраженной индивидуальной изменчивостью и наряду с толщиной стержня должны с аккуратностью использоваться при определении видов.

## **ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Полученные данные позволяют ранжировать отдельные признаки в разных элементах скелета уток по степени их надежности для определения и описания видов. В целом, полученные данные подтверждают возможность определения видов по фрагментам костей посткраниального скелета.

**СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!**

