

УДК 599.423+591.471.375

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В СТРОЕНИИ КРЫЛА У ПОДКОВОНОСООБРАЗНЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (CHIROPTERA, RHINOLOPHOIDEA)

© 2011 г. А. А. Паниютина¹, А. Ю. Пузаченко², И. Б. Солдатова³

¹Изыскательский центр “ШАНЭКО”, Москва 115522, Россия

e-mail: myotis@mail.ru

²Институт географии РАН, Москва 119017, Россия

e-mail: puzak1@rambler.ru

³Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

Поступила в редакцию 07.10.2010 г.

Приведены результаты исследования морфологического разнообразия строения крыла в надсемействе подковоносообразных (Rhinolophoidea) и их сопоставление с экологической дифференциацией внутри надсемейства. Различные скелетные элементы крыла подковоносообразных образуют несколько групп взаимно скоррелированных признаков. Основные группы объединяют признаки, отражающие размер и играющие роль в образовании внешних контуров крыла. Распределение признаков указывает на то, что они описывают различные аспекты изменчивости и могут дать достаточно полное представление о морфо-экологической структуре надсемейства. Полученные с использованием многомерного шкалирования и методов кластеризации результаты, в первую очередь, отражают экологические типы и лишь затем таксономическое родство. При этом анализ изменчивости конструктивных особенностей формы крыла в надсемействе Rhinolophoidea показал, что в разных семействах одна и та же форма крыла представлена различным соотношением пальцевых элементов, в первую очередь, длин дистальных и проксимальных фаланг III–IV пальцев.

Ключевые слова: подковоносообразные, форма крыла, стратегии кормодобывания, параллельная и конвергентная эволюция.

Представители отряда рукокрылых (Chiroptera) демонстрируют широкое разнообразие вариантов адаптации к активному полету и являются традиционным объектом морфологических и экологических исследований, в рамках которых выделено множество экологических форм (Крускоп 1998; Norberg, Rayner 1987; Крускоп, 1999, Ševčík, 2003; Patriquin, Barclay, 2003 и др.).

Принимая во внимание характерные особенности физиологии (Maina, 2000), морфологии, способность к активному полету и экологии (Neuweiler, 2003), можно утверждать, что рукокрылые представляют существенно обособленную, рано дивергировавшую (Speakman, 2001) жизненную форму млекопитающих, в рамках которой отдельные представители параллельно приобретали сходные значения морфологических признаков, поведенческие стереотипы и, в целом, схожие эколого-ценотических стратегии.

Одной из ключевых морфологических характеристик экологических групп рукокрылых является строение крыла. В целом ряде крупных таксонов выявлена четкая связь между формой крыла и стратегией кормодобывания, кормовой

базой, биотопической приуроченностью, весом новорожденных и даже оценкой рисков вымирания (Haussen, Kunz, 1996; Jones et al., 2003). Разработан ряд индексов, отражающих особенности формы и размеров и, соответственно, аэродинамические характеристики крыла: индекс пропорций крыла (ARI), индекс верхушки крыла (WTI), индекс площади крыла (AI), индекс нагрузки на крыло и др. (Findley et al., 1972).

В рамках традиционной таксономии надсемейство подковообразных включает в себя 4 семейства: подковоносов (Rhinolophidae Bell 1836), листоносов Старого Света (Hipposideridae Miller 1907), ложных вампиров (Megadermatidae Gill 1872) и щелемордов (Nycteridae Dobson 1875). По данным молекулярной систематики (Teeling et al., 2002), семейство Nycteridae выводят из состава группы¹, но ряд интересующих нас морфологических и экологических параметров у всех четырех семейств является сходным, поэтому в данной ра-

¹ Семейства Megadermatidae и Rhinolophidae (с двумя подсемействами Rhinolophinae и Hipposiderinae) входят в состав подотряда Yinpterochiroptera, а семейство Nycteridae – в подотряд Yangochiroptera.

боте надсемейство Rhinolophoidea трактуется в широком смысле. Если филогенетическая система, построенная на данных молекулярной генетики, верна, то следует рассматривать эти сходства (включая специфический способ эхолокации), как проявление параллелизма или конвергенции.

В семейство Rhinolophidae входит один род с 69 видами, семейство Hipposideridae включает 9 родов и 63 вида, семейство Megadermatidae представлено четырьмя родами и пятью видами, а к семейству Nycteridae относится только один род, насчитывающий 13 видов (Павлинов, 2006).

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 является центром их разнообразия. Большинство подковоносообразных насекомых, хотя в семействе ложных вампиров почти все виды в той или иной мере хищники, встречаются хищники и среди шелемордов. Подковоносообразные занимают широкий спектр биотопов, от открытых незашумленных (с точки зрения препятствий, отражающих эхолокационные сигналы) мест, таких как пространства над пологом леса, полянами, дорогами, до таких трудных для маневрирования мест, как заросли папоротника.

По форме крыла представители надсемейства Rhinolophoidea относятся к трем группам: ширококрылые с большим хиропатагиумом, ширококрылые с небольшим хиропатагиумом и узкокрылые формы с небольшим хиропатагиумом.

В пределах надсемейства подковоносообразных описаны несколько основных стратегий кормодобывания (“морфо-экологических групп”): “воздушные охотники”, “охотники зашумленных пространств”, “собиратели” и “присадники”. Однако выделенные крупные категории не исчерпывают разнообразия Rhinolophoidea. Предыдущие исследования морфо-экологического разнообразия подковоносообразных показали, что структура этого разнообразия гораздо сложнее (Панютина, 2002, 2008). Поэтому основной целью данной работы было дальнейшее исследование изменчивости строения крыла подковоносообразных с применением методов многомерного анализа. В работе проанализированы и размерные характеристики видов подковоносообразных, что не было сделано в предыдущих исследованиях. В процессе решения этой задачи предпринята попытка выявить основные закономерности изменчивости крыла в группе и оценить потенциальную роль параллельной и конвергентной эволюции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы коллекционные спиртовые материалы, хранящиеся в Зоологическом

музее МГУ (ЗММУ) и Зоологическом институте РАН (ЗИН).

Для анализа изменчивости морфометрических признаков исследовано 229 экз. 52 видов: семейство Rhinolophidae – 25 видов рода *Rhinolophus* (*R. affinis* (6)², *R. blasii* (3), *R. bocharicus* (11), *R. celophyllus* (1), *R. clivosus* (3), *R. cf. clivosus* (1), *R. cornutus* (2), *R. euryale* (4), *R. ferrumequinum* (7), *R. fumigatus* (2), *R. hildebrandti* (1), *R. hipposideros* (10), *R. landeri* (1), *R. lepidus* (6), *R. luctus* (2), *R. malayanus* (1), *R. mehelyi* (6), *R. paradoxolophus* (1), *R. pearsoni* (5), *R. pusillus* (12), *R. cf. pusillus* (12), *R. cf. rouxi* (2), *R. shameli* (1), *R. cf. sinicus* (9), *R. thomasi* (1)); семейство Hipposideridae – *Asellia tridens* (8), *Aselliscus tricuspidatus* (4), *Coelops frithii* (1), 16 видов рода *Hipposideros* (*H. abae* (5), *H. armiger* (8), *H. cf. ater* (1), *H. bicolor* (8), *H. caffer* (6), *H. cervinus* (7), *H. cineraceus* (4), *H. commersoni* (5), *H. diadema* (2), *H. galeritus* (5), *H. jonesi* (6), *H. larvatus* (9), *H. lylei* (6), *H. pomona* (6), *H. ruber* (6), *H. turpis* (3)), *Tri-aenops persicus* (4); семейство Megadermatidae – *Cardioderma cor* (3), *Megaderma spasma* (7), *Lavia frons* (2); семейство Nycteridae – 4 вида рода *Nycteris* (*N. gambiensis* (1), *N. hispida* (6), *N. javanica* (2), *N. thebaica* (6)). Всего исследована 1/3 от общего разнообразия на видовом уровне, 2/3 от разнообразия на родовом уровне. В анализе использованы только взрослые половозрелые особи, что позволило элиминировать возрастную изменчивость. Для каждого экземпляра выполнены 12 промеров скелетных элементов крыла, заключенных в летательную перепонку (длины предплечья, пальцевых элементов передних конечностей) (рис. 1). Точность измерений составила 0.1 мм.

Помимо абсолютных значений размеров исследованных признаков мы анализировали наиболее распространенные крыловые индексы, рассчитанные на основе полученных промеров: индекс верхушки крыла: $WTI = D3/R$, индекс пропорций крыла: $ARI = (R + D3)/D5$ и индекс площади крыла $AI = (WTI + R) \times (D5 \times 2)/1000000, m^2$, где $D3 = (MC3 + PH31 + PH32-33)$, $D5 = (MC5 + PH51 + PH52)$. Кроме того, мы анализировали соотношения между дистальными и проксимальными фалангами IV–V пальцев (PH4, PH5) и между проксимальной (PH31) и двумя дистальными (PH32–33) фалангами III пальца (PH3). В рамках нашей работы мы не учитывали половой диморфизм, для большинства видов в выборках присутствовали как самцы, так и самки³.

Так как распределения значений всех промеров крыла статистически значимо отличались от нормального (характеризовались би- и полимо-

² В скобках указано количество экземпляров.

³ Важно, что хотя половой диморфизм размеров у рукокрылых встречается, внутривидовая размерная изменчивость существенно ниже межвидовой.

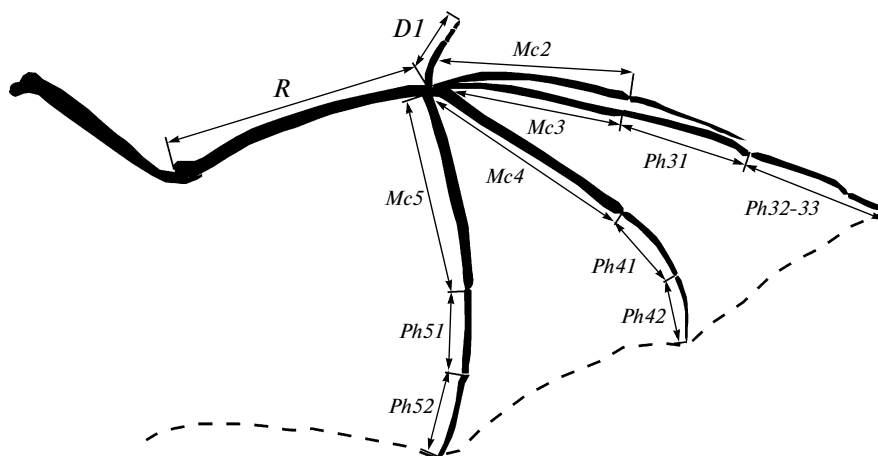


Рис. 1. Схема крыла летучей мыши. R – длина предплечья, $D1$ – длина I пальца, $Mc2$ – $Mc5$ – длины метакарпалов II–V пальцев, $Ph31$ – $Ph51$ – длины проксимальных фаланг III–V пальцев, $Ph32$ – 33 – $Ph52$ – длины дистальных фаланг III–V пальцев.

дальностью), мы использовали непараметрический вариант многомерного анализа – неметрическое многомерное шкалирование (Shepard, 1962; James, McCulloch, 1990; Пузаченко, 2000; 2001).

Основные этапы решения задачи описания изменчивости структуры крыла включали: 1) стандартизацию переменных и получение матриц морфологических дистанций между всеми парами объектов (особей) на базе евклидовой дистанции и ранговой корреляции Кендалла⁴; 2) оценку минимальной размерности (Куприянова и др., 2003) для модели неметрического многомерного шкалирования, в которой начальная конфигурация – результат применения алгоритма метрического многомерного шкалирования; 3) расчет формальных попарно линейно нескоррелированных переменных – параметров (т.н. осей многомерного шкалирования), содержащих основную информацию об изменчивости⁵; 4) биологическую интерпретацию новых переменных с использованием корреляционного анализа (ранговая корреляция Спирмена, r_s); 5) иерархическую классификацию (метод UPGMA) с использованием формальных переменных, полученных на этапе 2, включая тестирование гипотезы о “стохастической природе” изменчивости (Олдендерфер, Блэшфилд, 1989; Пузаченко, 2001). Для классификации видов в качестве характеристик – переменных принимали медианное значение соответствующих осей многомерного шкалирования.

⁴ Элементы (r_{ij}) корреляционной матрицы преобразовывались в дистанции по формуле: $D_{ij} = \sqrt{1 - r_{ij}}$.

⁵ Оси многомерного шкалирования, отражающие изменчивость размеров крыла, обозначены в тексте буквой E, аналогичные переменные, связанные с изменчивостью пропорций крыла, – буквой K.

Не существует общего решения для обоснования выбора числа иерархических уровней в классификации и, соответственно, числа кластеров. Однако можно предложить формальную схему, снижающую неопределенность при выборе величин дистанций “обрезки” дендрограммы. Наш подход к проблеме основан на сравнении параметров эмпирического дерева с моделью, построенной на основе стохастической выборки с известным распределением данных (Пузаченко, 2001). Основной характеристикой дендрограммы является последовательность значений межкластерных дистанций. Эта последовательность отражает процесс построения дендрограммы по мере выполнения агломеративного алгоритма UPGMA. Если в распоряжении исследователя имеется эталон такой последовательности для стохастической выборки с заведомым отсутствием иерархии, то можно выявить и оценить расхождения между эмпирической и модельной классификациями. Модель строится с учетом числа переменных (признаков), объема реальной выборки, избранного метода классификации и метрики. В работе использовали случайную выборку из нормально распределенной совокупности (среднее 0, дисперсия 1), так как наблюдаемые распределения данных часто близки именно к нормальному каноническому распределению, либо могут быть приведены к нему путем известных преобразований. Генерировали 100 выборок объемом по 52 “наблюдения” и с числом переменных, равным реальному числу осей многомерного шкалирования в модели, описывающей изменчивость крыла летучих мышей. Для каждой из них получена последовательность межкластерных дистанций. Осреднение по всем 100 результатам принимали в качестве характеристики “эталонной” классификации. Отметим, что распреде-

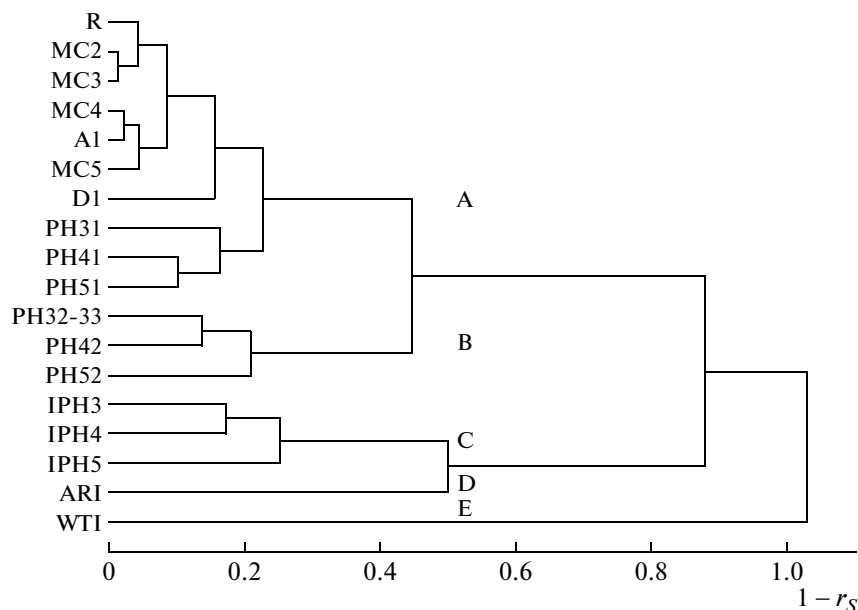


Рис. 2. Классификация (UPGMA) промеров крыла и крыловых индексов подковоносообразных летучих мышей на основе матрицы абсолютных значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена.

ление значений дистанций между кластерами на “эталонной” дендрограмме строго соответствовало логнормальному, что является характеристикой алгоритма UPGMA. Далее подбирали регрессионную модель, наиболее полно воспроизводящую эмпирическую последовательность, где в качестве независимой переменной (x) выступал эталонный ряд межкластерных дистанций. В нашем случае регрессионная модель имела следующий вид: $y = e^{(A + Bx + C \log(x))}$. Мы не можем утверждать, что данная модель пригодна при прочих равных условиях для других данных. В качестве критерия выбора мы использовали величину корреляции между значениями y и невоспроизводимыми моделью остатками (“ошибками” модели). В идеале такая корреляция должна отсутствовать. График стандартизованных остатков использовался для оценки числа и “статистической” значимости иерархических уровней классификации. Максимумы значений остатков рассматриваются как возможные признаки иерархии, поскольку они отражали существенное (например, более 2 среднеквадратических отклонений) превышение над модельными значениями наблюдаемой дистанции между объектами классификации. Соответствующие пикам стандартизованных остатков величины межкластерных дистанций использовались как маркеры уровней “обрезки”⁶ эмпирической дендрограммы.

⁶ Уровень “обрезки” классификационной дендрограммы определяет число принимаемых к рассмотрению кластеров.

Устойчивость состава выделенных описанным выше способом кластеров оценивали по результату классификации с применением других агрегативных алгоритмов (метрика Евклида): ближайшего соседа, дальнего соседа, групповых медиан, не взвешенных групповых средних. После чего строили так называемое аддитивное дерево (Sattath, Tversky, 1977), отражающее взаимоположение видов в евклидовом пространстве, соответствующее геометрическому “правилу треугольника”.

В заключение анализа непараметрическими методами (тест Краскала-Уоллиса и тест сравнения медиан (Sokal, Rohlf, 1981)) оценивали вклад групп, выделенных в ходе классификации представителей подковоносообразных, в изменчивость признаков крыла и сравнивали полученную морфологическую классификацию с независимой эколого-ценотической классификацией.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выделение групп признаков крыла со сходной изменчивостью. На рис. 2 представлена дендрограмма, отражающая степень согласованности изменчивости отдельных промеров и индексов крыла у подковообразных. В качестве метрики здесь использовали ранговую корреляцию Спирмена. Кластер А образуют промеры, изменчивость которых определяет общие размеры крыла, включая его площадь. Относительно независимо от них проявляется изменчивость концевых фаланг (кластер В). Индексы относительной длины фаланг образуют отдельный кластер (С), к кото-

Таблица 1. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для осей многомерного шкалирования (E1–E3, K1–K3) и характеристик крыла Rhinolophoidea

Показатель	Изменчивость размеров			Изменчивость пропорций			r^2
	E1	E2	E3	K1	K2	K3	
Промеры							
R	0.93	0.10	0.15	–0.65	–0.11	–0.02	0.98
D1	0.92	–0.02	–0.07	–0.68	–0.02	0.02	0.86
MC2	0.91	0.18	0.09	–0.59	–0.08	–0.02	0.97
MC3	0.91	0.18	0.14	–0.61	–0.10	0.00	0.98
MC4	0.97	0.01	0.12	–0.68	–0.06	–0.01	0.99
MC5	0.97	–0.19	0.11	–0.75	–0.03	0.06	0.98
RH31	0.83	0.17	–0.22	–0.47	0.01	–0.07	0.90
RH32_33	0.82	–0.51	0.23	–0.74	–0.03	0.18	0.92
RH41	0.72	0.44	–0.24	–0.31	–0.03	–0.04	0.95
RH42	0.63	–0.69	<u>0.43</u>	–0.67	–0.05	0.15	0.95
RH51	0.79	0.39	–0.06	–0.43	–0.08	–0.08	0.95
RH52	0.76	–0.43	0.19	–0.67	–0.02	0.08	0.80
Индексы							
WTI	0.17	–0.75	–0.01	–0.25	0.15	0.15	0.53
ARI	0.35	0.56	0.10	–0.14	–0.18	–0.06	0.42
AI	0.99	–0.09	0.12	–0.74	–0.06	0.02	0.99
IPH3	–0.12	0.82	<u>–0.40</u>	0.38	0.00	–0.24	0.76
IPH4	0.07	0.88	<u>–0.40</u>	0.21	–0.02	–0.11	0.90
IPH5	0.13	0.85	–0.17	0.14	–0.12	–0.14	0.74

Примечание. r^2 – коэффициент детерминации модели многомерной регрессии.

рому наиболее близок показатель ARI. Изменчивость WTI практически не коррелирует с изменчивостью остальных параметров крыла.

Основные параметры изменчивости крыла (оси многомерного шкалирования). Изменчивость размеров элементов крыла и их пропорций удовлетворительно воспроизводится тремя осями многомерного шкалирования (табл. 1). Первая ось (E1) содержит основную часть информации о размерной изменчивости, как отдельных костей, так и интегрального показателя размеров крыла – AI. Ось E2 описывает часть размерной изменчивости фаланг III–IV пальцев, а также изменчивость индексов ARI и WTI. Третья ось (E3) демонстрирует слабую корреляцию с промером RH42 и индексами фаланг III и IV пальцев. Таким образом, варьирование длин лучевой кости и метакарпалий строго скоррелировано и описывается единственным параметром E1. Напротив, изменчивость фаланг носит комплексный характер и регулируется двумя-тремя линейно-независимыми факторами.

Параметр K1 нелинейно коррелирует с E1, что указывает на присутствие аллометрии – в нашем случае, связи между изменчивостью формы и раз-

меров крыла. Учитывая знак корреляции первых осей МШ с промерами (табл. 1), можно утверждать (рис. 3), что аллометрия характерна для подковообразных мелких и средних размеров, а для крупных представителей форма крыла не демонстрирует связи с его размерами. Оси K2 и K3 явным образом не обнаруживают корреляцию ни с одной из исследованных переменных или производными показателями. Тем не менее в рамках многомерной линейной регрессии, они играют определенную роль в описании изменчивости AI, ARI, IPH3, IPH4, RH51, MC5, MC3, и R.

Основываясь на оценках, приведенных в табл. 1, можно утверждать, что данного набора осей многомерного шкалирования достаточно для удовлетворительного описания изменчивости как отдельных элементов крыла (качество описания, в среднем, 94%), так и его обобщенных параметров – индексов (72%).

Первая, основная ось, описывающая изменчивость размеров (E1), относительно слабо связана с принятой системой родов летучих мышей (табл. 2). Это же вывод относится и к трем параметрам, воспроизводящим пропорции крыловых элементов (K1–K3). В наибольшем объеме ин-

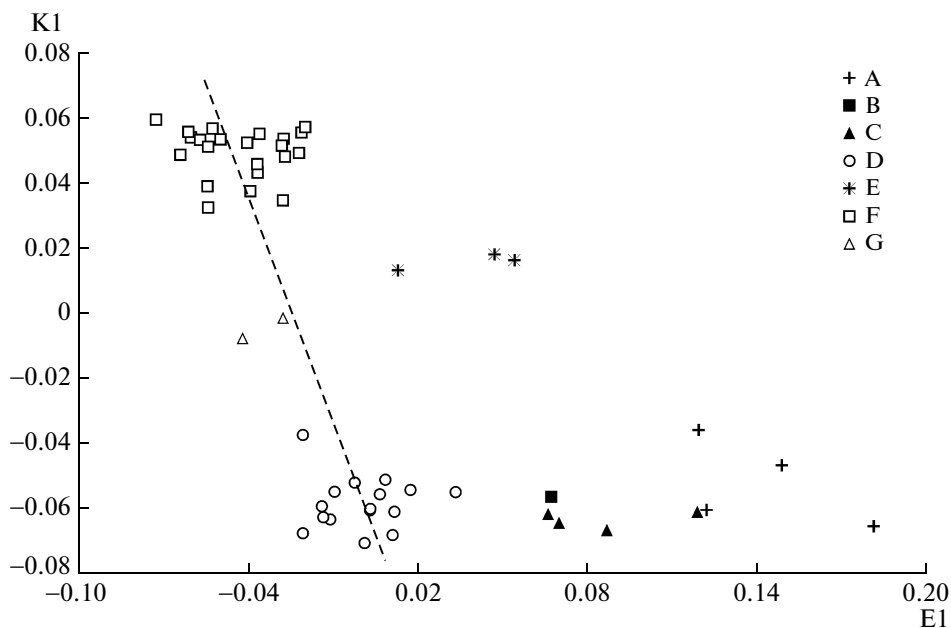


Рис. 3. Положение семи морфологических групп подковоносообразных летучих мышей (А–G) в пространстве первых осей многомерного шкалирования E1 и K1. Пунктирная линия – регрессия для представителей групп D, F, G ($r = -0.81$).

формацию о таксономии на родовом уровне содержит параметр E2. Соответственно, к признакам морфологии крыла, потенциально характеризующим отдельные рода, относятся в порядке убывания значимости (табл. 1): IPH4, IPH5, WT1, PH42, ARI, и PH32–33. В целом, можно предполагать, что результат классификации на основе морфологических признаков крыла и, соответственно, осей многомерного шкалирования не будет отражать детали таксономии надсемейства, т.к. морфологические особенности крыла демонстрируют сильную межвидовую изменчивость.

Классификация. На рис. 4а приведены модельный и эмпирический графики межкластерных дистанций, а на рис. 4б стандартизованные значения ошибок от соответствующей регрессионной

модели. На последнем рисунке хорошо видны максимумы ошибок, предположительно обозначающие иерархические уровни, и минимумы, соответствующие низким значениям внутривидовых дистанций. В соответствии с нашей гипотезой наиболее значимыми из них являются три уровня, соответствующие значениям “уровня обрезки” дендрограммы 0.11, 0.095 и 0.071 (рис. 5, L1–L3).

Проверка на устойчивость состава кластеров показала, что при применении других иерархических алгоритмов “ошибочно” классифицируется: на уровне L1 и L2 3.8–7.7% видов, а на уровне L3 5.8–26.9%. К группе неустойчиво классифицируемых видов относятся: на уровнях L1–L2 *R. luctus*, *R. thomasi*, *R. blasii*, *H. abae*, *H. turpis*, *H. lylei*, *H. di-*

Таблица 2. Эффекты таксономии Rhinolophoidea в варьировании осей многомерного шкалирования (E1–E3, K1–K3)

Ось	Родовой уровень, N = 52		Видовой уровень, N = 229	
	Тест Краскела-Уоллиса, H	Тест сравнения медиан, χ^2	Тест Краскела-Уоллиса, H	Тест сравнения медиан, χ^2
E1	10.8	8.29	223.4*	217.3*
E2	40.2*	32.0*	218.6*	213.6*
E3	23.2*	12.9	200.1*	167.9*
K1	12.2	7.6	180.0*	189.6*
K2	7.28	11.23	82.3	77.0
K3	11.0	15.2	131.2*	107.1*

* $p < 0.001$.

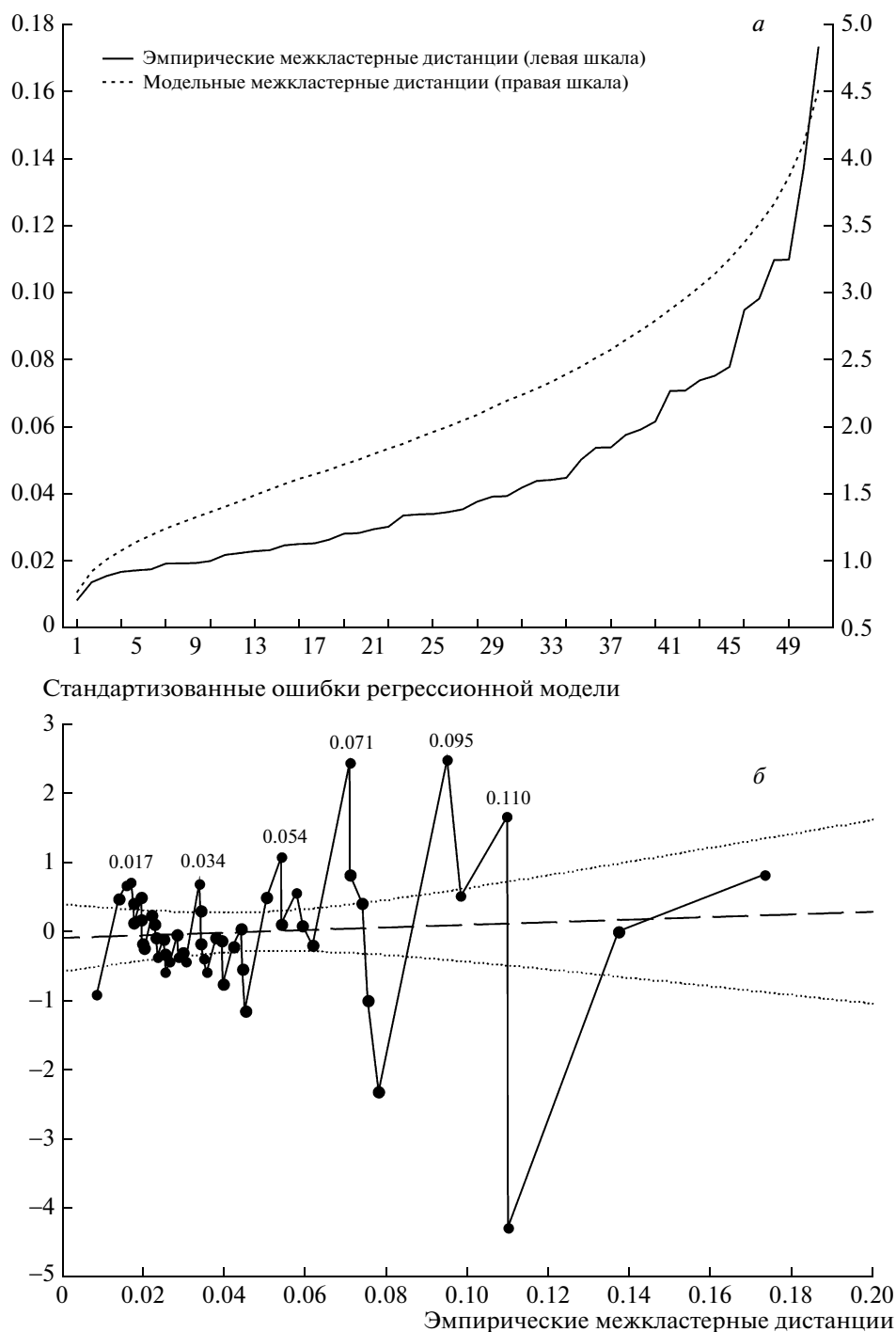


Рис. 4. Обоснование числа уровней иерархической классификации (UPGMA) 52 видов подковоносообразных летучих мышей: *а* – модельные и эмпирические межкластерные дистанции, *б* – стандартизованные ошибки нелинейной регрессионной модели: $y = e^{(-4.63 + 0.37x + 0.81\log(x))}$, где y – эмпирическая межкластерная дистанция, x – модельная.

adema, *Trienops persicus*; на уровне L3 к ним добавляются *R. paradoxolophus*, *R. coelophyllus*, *Coelops frithii*, *H. galeritus*, *H. larvatus*. Все эти виды занимают “маргинальное” положение в своих референтных кластерах, это хорошо видно на аддитивном дереве (рис. 6). На первом уровне классифи-

кации к наиболее “рыхлым” относятся кластеры I, II и IV. На основании этого нами было принято решение ограничить анализ двумя иерархическими уровнями – L2 и L3.

Характеристика морфологических групп. На уровне L2 выборка разделяется на 7 кластеров (A–G).

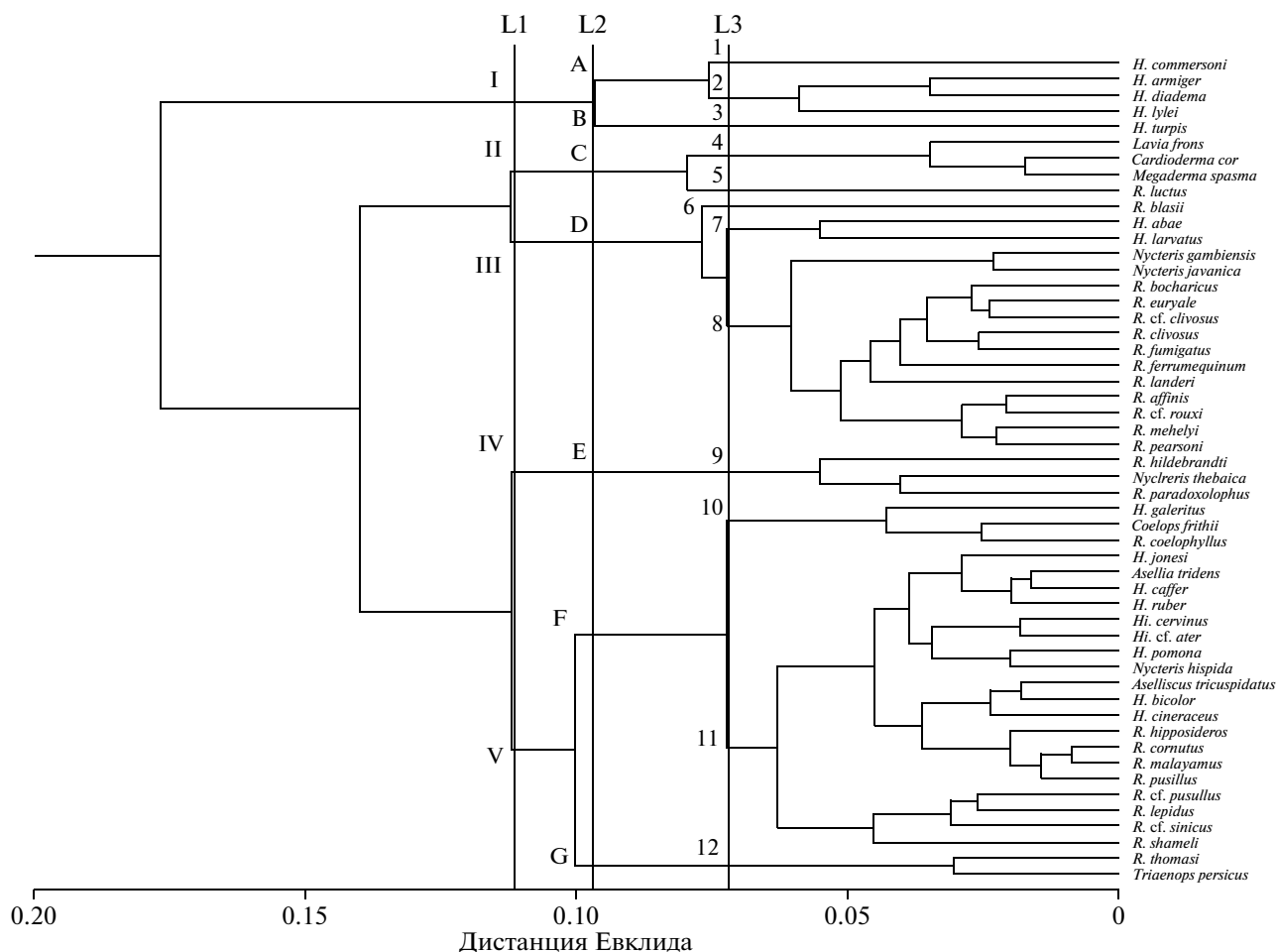


Рис. 5. Классификация (UPGMA) 52 видов подковоносообразных летучих мышей на основе групповых медиан значений осей многомерного шкалирования E1–E3, K1–K3: L1–L3 – уровни “обрезки” дендрограммы, I–V, A–G, 1–12 – морфологические группы.

Кластер А образован четырьмя крупными представителями рода *Hipposideros* семейства Hipposideridae: *H. commersoni*, *H. armiger*, *H. lylei*, *H. diadema*. Виды этого кластера характеризуются следующими значениями основных крыловых индексов: индекс пропорций крыла (ARI) 2.07–2.18; индекс верхушки крыла (WTI) 1.45–1.49. Высокое значение индекса пропорций крыла указывает на то, что крыло относительно узкое, т.е. его длина заметно преобладает над шириной, а низкое значение индекса верхушки крыла – на отсутствие увеличения хиропатагиума. Кроме этого, дистальные фаланги IV и V пальцев существенно короче проксимальных (IP4 1.3–1.6, IP5 1.2–1.7), это особенно заметно у *H. commersoni*. Последний вид, однако, характеризуется удлинёнными дистальными фалангами III пальца (значения индекса IPH3 0.81). У остальных видов кластера А значения этого индекса больше 0.9. Основываясь на этих данных, можно полагать, что основную нагрузку во время полета у крупных видов *Hippo-*

sideros, видимо, несут проксимальные фаланги и предплечье, так как при данной форме крыла перемещение нагрузки ближе к его концу было бы энергетически крайне невыгодно. Возможно также, укорочение концевых фаланг связано с необходимостью укрепления конструкции крыла и предотвращения резонансных эффектов. *H. commersoni* резко обособлен относительно других видов кластера и на уровне L3 формирует самостоятельный кластер (1). Среди всех исследованных нами видов этого листоноса отличают наибольшие размеры и значения индекса площади крыла (AI 0.04–0.06).

Второй кластер (В) включает только *H. turpis*. Этот вид также относится к формам с крупным крылом и близок по значениям основных крыловых индексов к видам кластера А (WTI 1.44, ARI 2.05). В отличие от представителей кластера А, он имеет меньшую площадь крыла (AI 0.03) и еще более укороченные дистальные фаланги, особенно на IV пальце (IPH3 1.04, IPH4 1.73, IPH5 1.43).

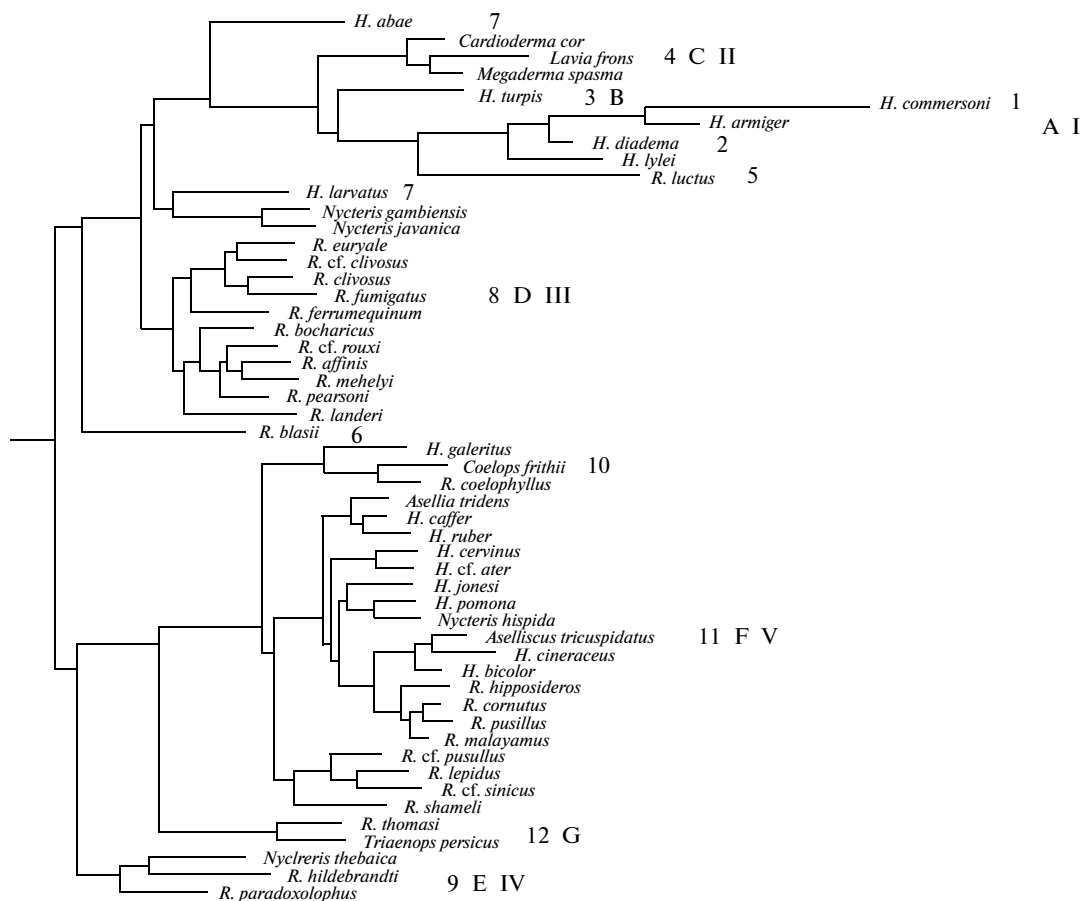


Рис. 6. Аддитивное дерево, отражающее морфологические дистанции между 52 видами подковоносообразных летучих мышей. I–V, A–G и 1–12 морфологические группы (см. рис. 5).

Морфологический кластер С объединяет все изученные виды семейства Megadermatidae (*Cardioderma cor*, *Megaderma spasma*, *Lavia frons*), а также *R. luctus*. Значения основных крыловых индексов в этой группе таковы: ARI 1.82–2.08; WTI 1.73–1.91. Хиропатагиум заметно удлиннен и расширен, длина крыла почти вдвое превышает его ширину. Соответственно, длина дистальных фаланг, особенно III пальца, превышает длину проксимальных (IPN3 0.51–0.56, IPN4 0.67–0.99, IPN5 0.72–0.96). Кроме того, у видов, составляющих этот кластер, относительно хорошо (по сравнению с другими представителями надсемейства) развита третья фаланга III пальца, ее длина может достигать 5 мм. Большой восточный подковонос (*R. luctus*) занимает маргинальное положение в этом кластере, а на уровне L3 формирует самостоятельный кластер 5 (рис. 6). У него самые низкие значения индексов ARI и WTI, но максимальная величина индекса площади крыла (0.04 против 0.02–0.03). Длины всех дистальных фаланг заметно превышают длины проксимальных. В данном случае происходит расширение всего крыла, а не только увеличение хиропатагиума.

Следующий кластер D включает 12 видов рода *Rhinolophus* (*R. pearsoni*, *R. mehelyi*, *R. landeri*, *R. ferrumequinum*, *R. fumigatus*, *R. clivosus*, *R. cf. clivosus*, *R. euryale*, *R. bocharicus*, *R. cf. rouxi*, *R. affinis*, *R. blasii*), два вида *Nycteris* (*N. javanica*, *N. gambiensis*) и два вида *Hipposideros* (*H. larvatus*, *H. abae*). Все виды относятся к среднему или мелкому размерным классам (R 41–65 мм). Разброс значений основных индексов велик и покрывает практически весь диапазон изменчивости показателей надсемейства (AI 0.015–0.024, ARI 1.9–2.15, WTI 1.44–2.07).

Резко обособлены от всех видов кластера D *H. abae* и *H. larvatus* (рис. 6). На аддитивном дереве первый вид оказывается ближе к группе видов из кластеров A–C, а второй – к паре видов *Nycteris*. В рамках иерархической классификации на уровне L3 оба формируют кластер под номером 7. *H. abae* самый крупный представитель кластера D (R = 65, AI = 0.025). Кроме размеров от других видов группы (кроме *Nycteris*) *H. abae* отличается относительно длинными проксимальными фалангами IV–V пальцев и, соответственно, высокими

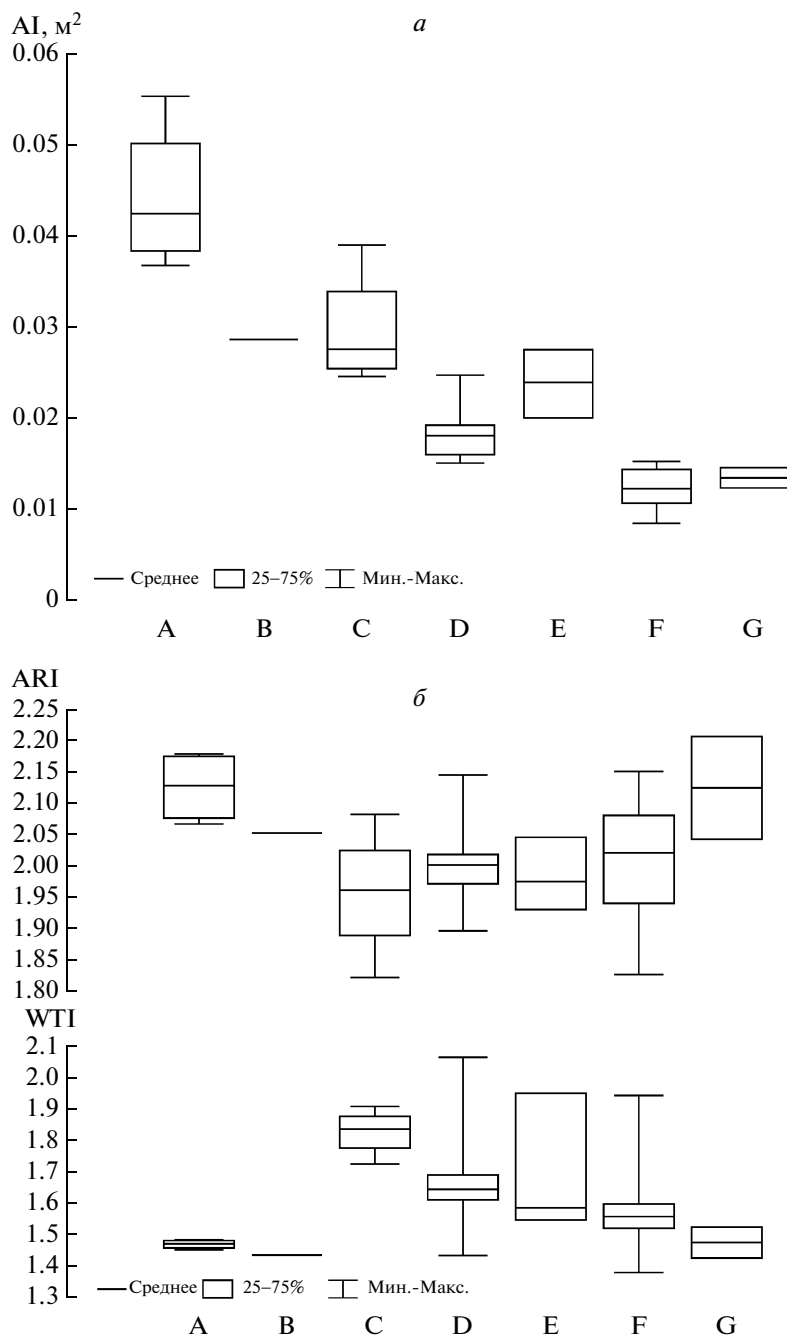


Рис. 7. Изменчивость индексов площади крыла (AI, *a*), пропорций крыла (ARI) и верхушки крыла (WTI, *б*) подковоносообразных летучих мышей из разных морфологических групп (A–G).

значением индексов IPH4–IPH5 (1.25, 1.3). По значениям показателей WTI и ARI он близок к *H. commersoni*. Два вида – *N. javanica* и *N. gambiensis* – отличаются длинным I пальцем (около 16.5 мм) и максимальными для кластера значениями индекса верхушки крыла (1.89, 2.07) при относительно высоком значении ARI (2.0). Дистальные фаланги IV–V пальцев немного короче проксимальных. К видам рода *Nycteris* относительно близок *H. larvatus*, отличающийся от них

значительно более крупными размерами, коротким I пальцем, низким значением WTI (1.44) и сильно укороченными дистальными фалангами IV–V пальцев (IPH4 1.45, IPH5 1.42).

Одиннадцать сходных между собой видов рода *Rhinolophus* кластера D характеризуются относительно высоким индексом пропорций крыла (ARI 1.9–2.05) и средним значением индекса верхушки крыла (WTI 1.6–1.7). При этом все они имеют

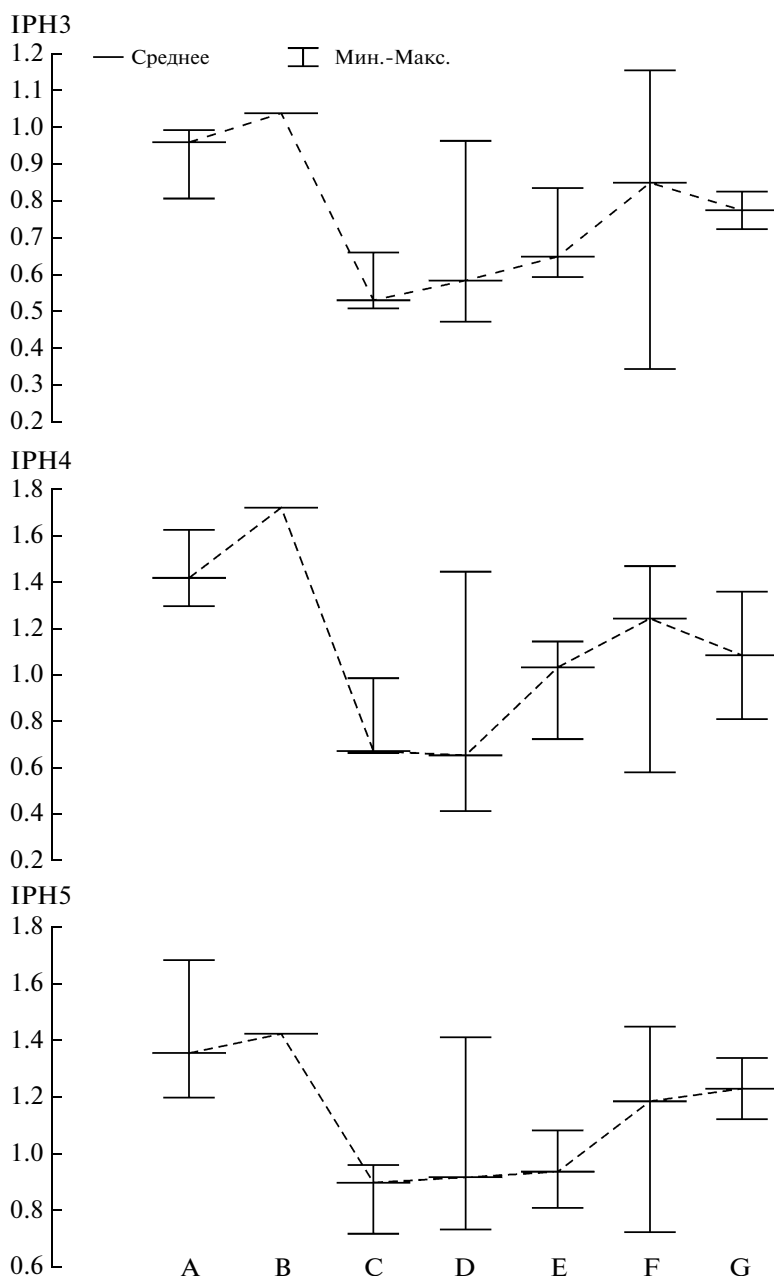


Рис. 8. Изменчивость отношения проксимальных и дистальных фаланг III–V пальцев передних конечностей подковоносообразных летучих мышей (IRH3–IRH5) из разных морфологических групп (A–G).

близкие значения индекса площади крыла (AI в среднем около 0.02). Дистальные фаланги III–V пальцев у этих видов длиннее проксимальных.

Обособленное от кластера D положение *R. blasii* (кластер б на уровне L3), наиболее вероятно, связано с очень небольшими (минимальными для группы) размерами III и IV метакарпалей (32.5 и 35.5 мм, соответственно).

Кластер E включает два вида рода *Rhinolophus* (*R. paradoxolophus*, *R. hildebrandti*) и *N. thebaica*. По основным параметрам они занимают среднее

положение среди всех видов (ARI 1.93–2.04, WTI 1.55–1.95, AI 0.02–0.028), но относятся к крупному размерному классу. У *R. hildebrandti* все дистальные фаланги III–V пальцев длиннее проксимальных, а у двух других видов на IV–V пальцах они примерно равны друг другу.

Объемный кластер F включает основную часть видов рода *Rhinolophus* (*R. coelophyllus*, *R. cornutus*, *R. hipposideros*, *R. lepidus*, *R. malayanus*, *R. pusillus*, *R. cf. pusillus*, *R. shameli*, *R. cf. sinicus*, *R. thomasi*), представителей *Hipposideros* (*H. cf. ater*, *H. bicolor*, *H. caffer*, *H. cervinus*, *H. cineraceus*, *H. galeritus*,

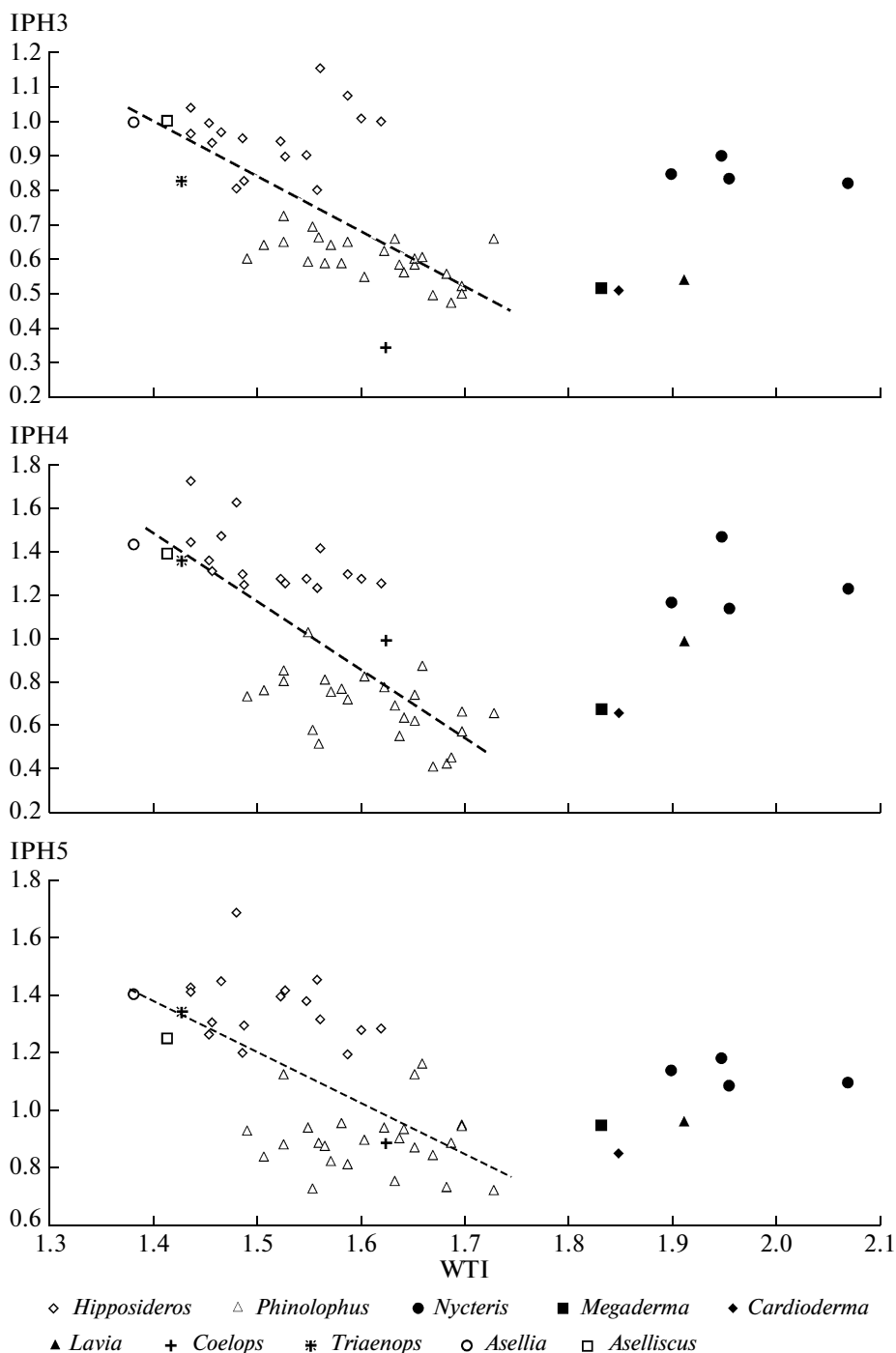


Рис. 9. Соотношения индексов фаланг (IPH3–IPH5) и индекса верхушки крыла (WTI) у исследованных родов Rhinolophoidea.

H. jonesi, *H. pomona*, *H. ruber*), один вид *Nycteris* (*N. hispida*) и роды *Asellia*, *Aselliscus*, *Coelops*. Все виды относятся к наиболее мелким формам подковоносообразных ($R = 53-63$, $AI = 0.02-0.028$). В остальном кластер F объединяет виды с широким диапазоном изменчивости пропорций крыла (WTI 1.54–1.93, ARI 1.93–2.05). Дистальные фаланги III–V пальца длиннее, равны проксималь-

ным или короче их (IPH3 0.35–1.16, IPH4 0.73–1.46, IPH5 0.73–1.45).

Внутри кластера обособленное положение занимает тройка видов: *Coelops frithii*, *R. coelophyllus* и примыкающий к ним *H. galeritus* (кластер 10, на третьем уровне классификации). От остальных членов кластера F они отличаются низкими значениями индекса IPH3 (0.35 *C. frithii*, 0.65 *R. coelo-*

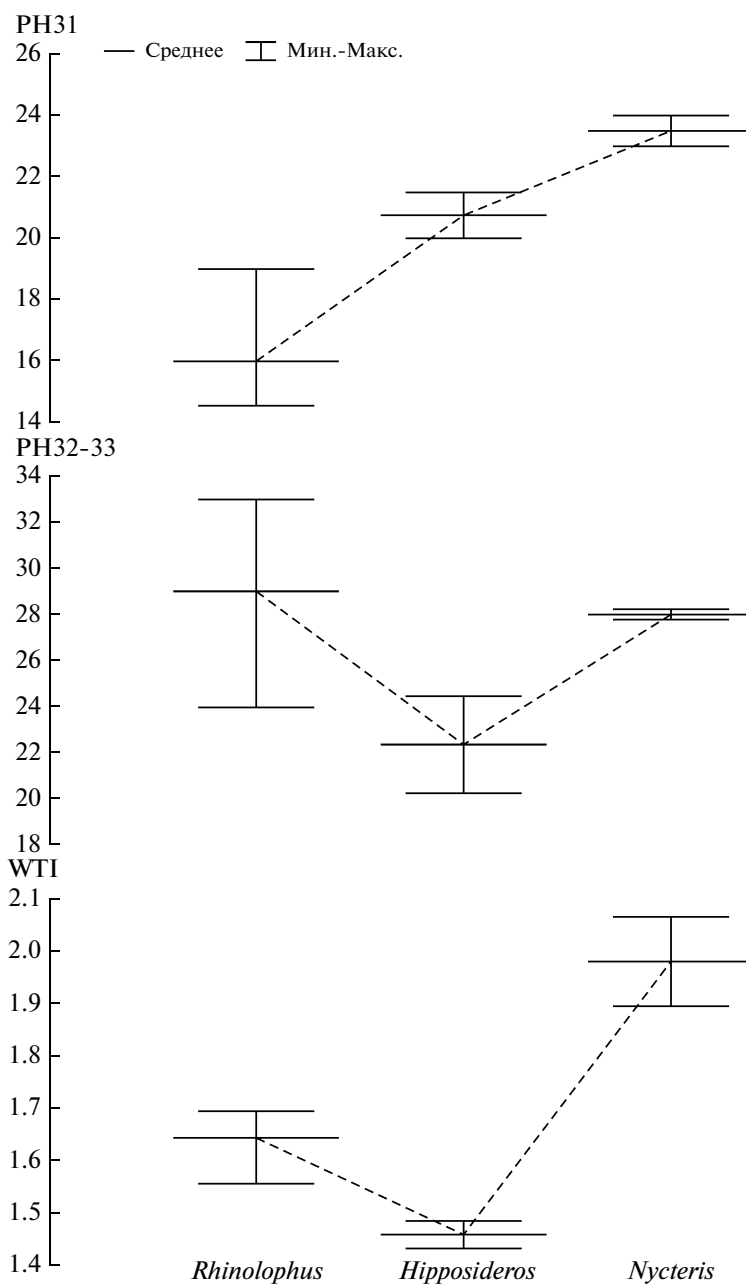


Рис. 10. Изменчивость длин фаланг III пальца (PH31, PH32-33) и индекса верхушки крыла (WTI) подковоносообразных летучих мышей в морфологической группе D.

phyllus, 0.81 *H. galeritus*) в комбинации с относительно высокими индексами фаланг IV–V пальцев (IPH4: 1.0 *C. frithii*, 0.75 *R. coelophyllus*, 1.24 *H. galeritus*; IPH5: 0.89 *C. frithii*, 0.82 *R. coelophyllus*, 1.45 *H. galeritus*).

Вторая обособленная группа видов включает 4 представителя *Rhinolophus* (*R. lepidus*, *R. sf. sinicus*, *R. shameli*, *R. cf. pusillus*). Для них характерны низкие значения индексов фаланг III–IV пальцев (IPH3 0.59–0.61, IPH4 0.74–0.88).

Последний кластер G состоит из представителей двух родов – *R. thomasi* и *Trienops persicus*. Оба

вида относятся к “среднему” размерному классу, но характеризуются небольшой площадью сильно суженного крыла (AI 0.012, 0.015); крыло узкое (ARI 2.04, 2.21); хиропатагиум не увеличен (WTI 1.43, 1.52). Дистальные фаланги III пальца длиннее проксимальных (IPH3 0.73, 0.83). У *R. thomasi* дистальная фаланга IV пальца длиннее (IPH4 0.81), а у *T. persicus* – короче проксимальной (1.36). Дистальные элементы V пальца у обоих видов короче проксимальных (IPH5 1.13, 1.34).

Основные морфологические тренды. Наиболее четко морфологические кластеры А–G упорядо-

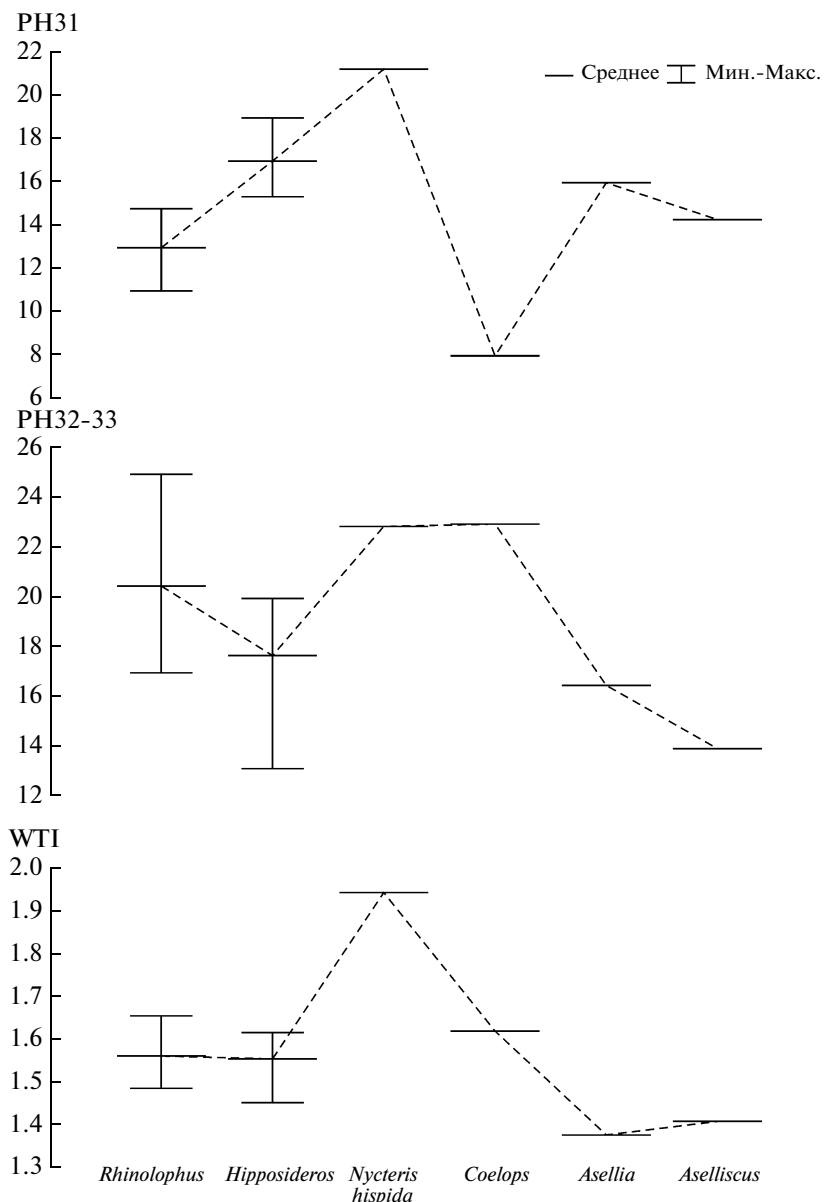


Рис. 11. Изменчивость длин фаланг III пальца (PH31, PH32-33) и индекса верхушки крыла (WTI) подковоносообразных летучих мышей в морфологическом кластере F.

чиваются по показателю площади крыла (AI, рис. 7а), так как он интегрирует в себе информацию об изменчивости практически всех его элементов, но отражает, прежде всего, размерную изменчивость.

По величине индексов, отражающих форму крыла (ARI и WTI), наиболее обособлены кластеры А и В (рис. 7б). В целом, намечается отрицательная корреляция между WTI и ARI ($r_s = -0.36$, $p < 0.01$). Из этой закономерности выпадают некоторые представители кластеров С, D, E и F (все виды *Nycteris*, *Megaderma spasma*, *Cardioderma cor*, *Lavia frons*). Эти виды характеризуются макси-

мальными значениями WTI при относительно высоких значениях ARI.

Анализ изменчивости конструктивных особенностей формы крыла в надсемействе Rhinolophoidea показал, что она обусловлена, в первую очередь, изменчивостью соотношения длин дистальных и проксимальных фаланг III–V пальцев. У крупных форм *Hipposideros*, как правило, дистальные фаланги короче проксимальных (кластеры А, В, рис. 8). Но и среди видов мелких и средних размеров, у которых дистальные фаланги длиннее проксимальных, отмечается тенденция к росту значений индексов IPH3–IPH4. Минимальные значения индексов характерны

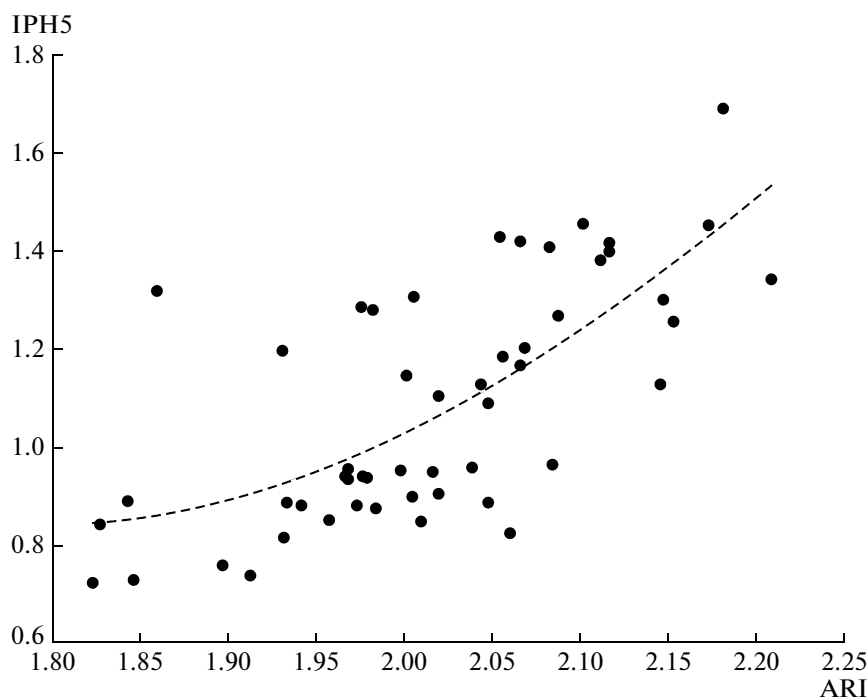


Рис. 12. Корреляция изменчивости индекса фаланг V пальца (IPH5) и индекса пропорций крыла (ARI) у 52 видов подковоносообразных летучих мышей.

для кластеров С (*Megadermatidae*) и D (в основном *Rhinolophus*).

Первый (возможно, исходный) вариант изменчивости, базирующийся на наиболее близком к типичному для млекопитающих соотношению длин дистальных и проксимальных фаланг, обнаружен у большинства *Hipposideridae*. Второй вариант изменчивости связан с гипертрофией дистальных фаланг, прежде всего, на III пальце. Он обнаружен у *Rhinolophidae* и в меньшей степени *Megadermatidae* и *Nycteridae*. Эти различия в основах изменчивости крыла в свою очередь определяют потенциальные возможности выбора той или иной экологической стратегии.

Из рис. 9 следует, что одно и то же значение индекса WTI может достигаться при разном соотношении концевых элементов кисти. В родах *Hipposideros*, *Rhinolophus*, *Coelops* и др. WTI отрицательно коррелирует с индексами IPH3–IPH5. В семействах *Megadermatidae* и *Nycteridae* значения WTI, наоборот, положительно скоррелированы с индексами IPH3–IPH5.

Рис. 10 иллюстрирует типичные варианты изменчивости проксимальных и дистальных фаланг III пальца в кластере D. У *Hipposideros* проксимальные фаланги примерно равны дистальным или немного длиннее их, у *Nycteris* проксимальные фаланги немного короче дистальных, а у *Rhinolophus* значительно короче дистальных.

Близкие значения WTI могут достигаться за счет изменчивости разных фаланг III–V пальцев. Так для части мелких *Hipposideros* (кластер F,

рис. 11) индекс WTI достигает значений, характерных для *Rhinolophus*, но за счет удлинения не дистальных, а проксимальных фаланг III пальца, т.е. конвергентно. У *Nycteris hispida*, как и у остальных видов этого рода, дистальная фаланга III пальца несколько длиннее проксимальной. У *Coelops* гипертрофия III пальца происходит почти исключительно за счет дистальной фаланги, возможно, одновременно происходит редукция проксимальной фаланги (значение WTI на уровне *Rhinolophus* – *Hipposideros*). А у родов *Asellia* и *Aselliscus* обе фаланги изменяются пропорционально. Это приводит к практически одинаковому (относительно низкому) значению WTI.

Индекс ARI положительно коррелирует с отношением длин фаланг III–V пальцев (r_s : IPH3 0.31, IPH4 0.52, IPH5 0.70 (рис. 12)). Крупные виды, отнесенные в морфологические кластеры A и B, и мелкие формы кластера G (рис. 7б) характеризуются наиболее высокими значениями индекса. Виды из кластеров С–F имеют близкие значения ARI.

Описанная в работе изменчивость во многих случаях приближается к дискретной (рис. 3). Иными словами, у рецентных подковообразных реализован ограниченный (относительно потенциально возможного) набор вариантов строения крыла. При этом роды *Hipposideros* и *Rhinolophus* демонстрируют относительно высокое морфологическое разнообразие конструкций крыла и соответствующее им разнообразие экологических стратегий.

ВЫВОДЫ

1. Крыловые элементы образуют несколько групп взаимно скоррелированных признаков. Первая группа — признаки, отражающие размер. Вторая группа — признаки, играющие роль в образовании внешних контуров крыла. Индексы отношения фаланг взаимно скоррелированы и обособлены от остальных признаков. Индекс верхушки крыла противопоставлен всем остальным признакам. Такое распределение признаков показывает, что они описывают различные аспекты изменчивости и могут дать достаточно полное представление о структуре группы.

2. Оси многомерного шкалирования воспроизводят изменчивость как отдельных элементов крыла, так и его обобщенных параметров. При этом полученные результаты, в первую очередь, отражают экологические типы и лишь затем таксономические отношения.

3. Методы кластеризации позволяют представить исследуемое разнообразие в виде 7 устойчивых кластеров. При их изучении мы можем выявить значительные морфологические сходства между видами внутри каждого кластера. Эти сходства несут следы экологической специализации и не отражают таксономическое положение видов.

4. Анализ изменчивости конструктивных особенностей формы крыла в надсемействе Rhinolophoidea показал, что она в основном обусловлена изменчивостью соотношения длин дистальных и проксимальных фаланг III–V пальцев. Одна и та же форма крыла в разных семействах представлена различным соотношением пальцевых элементов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Потаповой Елене Георгиевне за всестороннюю помощь в подготовке данной статьи к печати. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (09-04-01303а) и Программы Президиума РАН “Биоразнообразие” 2.6.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крускоп С.В., 1998. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Диалог-МГУ. 24 с.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К., 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 839–851.
- Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К., 1989. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 139–214.
- Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: МГУ. 294 с.
- Панюткина А.А., 2002. Форма крыла в контексте стратегий кормодобывания у Подковоносообразных (Rhinolophoidea) // *Plecotus et al., pars specialis*. С. 35–39. — 2008. Пропорции скелета летательного аппарата подковоносообразных летучих мышей (Chiroptera, Rhinolophoidea) с различными стратегиями кормодобывания // Зоол. журн. Т. 87. № 11. С. 1361–1374.
- Пузаченко А.Ю., 2000. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической изменчивости // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С. 137–140. — 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. Т. 80. №. 3. С. 1–15.
- Findley J., Studier H., Wilson D., 1972. Morphologic properties of bat wings // *J. Mamm.* V. 53. P. 429–444.
- Hayssen V., Kunz Y.H., 1996. Allometry of litter mass in bats: maternal size, wing morphology, and phylogeny // *J. Mamm.* V. 77. №. 2. P. 476–490.
- James F.C., McCulloch Ch.E., 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 21. P. 129–166.
- Jones K.E., Purvis A., Gittleman J.L., 2003. Biological correlates of extinction risk in bats // *Am. Nat.* V. 161. P. 601–614.
- Kruskop S., 1999. Ecomorphological diversity of plain-nosed bats (Vespertilionidae, Chiroptera) // *Folia Theoriol. Est.* № 4. P. 1–33.
- Maina J.N., 2000. What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats // *The J. of Experimental Biology*. V. 203. P. 3045–3064.
- Neuweiler G., 2003. Evolutionary aspects of bat echolocation // *J. Comp. Physiol. A*. V. 189. P. 245–256.
- 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.
- Patriquin K.J., Barclay R.M.R., 2003. Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest // *Journal of Applied Ecology*. V. 40. P. 646–657.
- Sattath S., Tversky A., 1977. Additive similarity trees // *Psychometrika*. V. 42. P. 319–345.
- Ševčík M., 2003. Does wing morphology reflect different foraging strategies in sibling bat species *Plecotus auritus* and *P. austriacus*? // *Folia Zool.* V. 52. № 2. P. 121–126.
- Shepard B.N., 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // *Psychometrika*. V. 27. P. 125–140.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1981. *Biometry*. N.Y.: W. H. Freeman & Co. P. 837.
- Speakmen J.R., 2001. The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark // *Mammal Rev.* V. 31. № 2. P. 111–130.
- Teeling C.E., Madsen O., Van Den Bussche R.A., de Jong W.W., Stanhope M.J., Springer M.S., 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats // *PNAS*. V. 99. № 3. P. 1431–1436.

MORPHOLOGICAL DIVERSITY OF WINGS IN RHINOLOPHOID BATS (CHIROPTERA)

A. A. Panyutina¹, A. Yu. Puzachenko², I. B. Soldatova³

*¹SHANECO LLC Research Center, Moscow 115522, Russia
e-mail: myotis@mail.ru*

*²Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow 109017, Russia
e-mail: puzak1@rambler.ru*

³Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991, Russia

The paper presents the results of studying the morphological diversity in the structure of the wing in horseshoe bats (Rhinolophoidea) related to the ecological differentiation within the superfamily. Various wing elements are shown to form several groups of mutually correlated attributes. Major groups unite characters that reflect the size and play a definite role in the formation of the outer contours of the wing. The distribution of signs shows that they describe different aspects of the variability and can give a fairly complete picture of the morphological and ecological structure of the superfamily. The results obtained using the multidimensional scaling and clustering methods primarily reflect the ecological types, and only then the taxonomic relationship. The variability of design features of the wing shape in rhinolophoids revealed that the same wing shape in different families might be represented by different ratios of finger elements, especially of the lengths of distal and proximal phalanges of III–IV fingers.