

УДК 599.536:591.4

**ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ И ОКОСТЕНЕНИЕ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНЕЙ
КОНЕЧНОСТИ МОРСКОЙ СВИНЬИ (*PHOCOENA PHOCOENA*
(LINNAEUS, 1758)) АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ**

Гольдин П. Е.

ВВЕДЕНИЕ

Грудные плавники китообразных, видоизмененные передние конечности, — одна из характерных черт адаптации к водному образу жизни. Их строение служит предметом научного интереса, который объясняется перспективным практическим значением исследований в этой области. Скелет грудной конечности зубатых китов считается сравнительно хорошо изученным, однако количественным закономерностям его строения и формированию этих закономерностей в онтогенезе посвящено лишь несколько специальных работ [1–6].

Цель данной работы — дать характеристику роста, пропорций и процесса окостенения скелета передней конечности морской свиньи в постнатальном онтогенезе на примере животных из Азовского и Черного морей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы кости 70 особей морской свиньи (азовки) *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905, найденных мертвыми на побережье Азовского и Черного морей в 2001–2003 годах, в том числе грудные плавники 52 особей (среди них оба — у 22 особей), лопатки 52 особей (в том числе обе — у 15 особей).

Кости плавников были подвергнуты рентгенографии на аппаратах «Актюбрентген 12П5» и «Актюбрентген 8Л3» («Арман-1») (пленки «РП-1С» и «Копіса»), в дальнейшем часть из них была механически препарирована. Все лопатки были механически препарированы.

Измерения размеров костей произведены на препарированных костях и рентгенограммах (последний метод — по [1]). На примере 15 плавников показано, что результаты измерений, проведенных двумя способами, практически не различаются.

Были произведены следующие измерения (за длину во всех случаях принято измерение, параллельное главной оси плавника, за ширину — перпендикулярное ей) (см. рис. 1):

- | | |
|---|---|
| 1. Малый диаметр лопатки (<i>scapula</i>). | 5. Длина лучевой кости (<i>radius</i>) (R). |
| 2. Большой диаметр лопатки. | 6. Длина локтевой кости (<i>ulna</i>) (U). |
| 3. Длина плечевой кости (<i>humerus</i>) (H). | |
| 4. Максимальная ширина плечевой кости. | |

**ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ И ОКОНТЕНЕНИЕ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ
МОРСКОЙ СВИНЬИ (PHOCOENA PHOCOENA
(LINNAEUS, 1758)) АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ**

- | | |
|---|---|
| 7. Ширина локтевого отростка (<i>olecranon</i>) (O). | 22. Длина первой фаланги второго пальца (P12). |
| 8. Максимальная ширина костей предплечья. | 23. Длина первой фаланги третьего пальца (P13). |
| 9. Длина кости <i>radiale</i> (Re). | 24. Длина первой фаланги четвертого пальца. |
| 10. Ширина кости <i>radiale</i> . | 25. Длина второй фаланги второго пальца (P22). |
| 11. Длина кости <i>intermedium</i> (I). | 26. Длина второй фаланги третьего пальца (P23). |
| 12. Ширина кости <i>intermedium</i> . | 27. Длина второй фаланги четвертого пальца. |
| 13. Длина кости <i>ulnare</i> (Ue). | 28. Длина третьей фаланги второго пальца. |
| 14. Ширина кости <i>ulnare</i> . | 29. Длина третьей фаланги третьего пальца. |
| 15. Ширина кости <i>carpale distale</i> 2+3 (c2-3). | 30. Длина третьей фаланги четвертого пальца. |
| 16. Длина кости <i>carpale distale</i> 4 (c4). | |
| 17. Ширина кости <i>carpale distale</i> 4. | |
| 18. Длина второй пястной кости (<i>metacarpale</i> II) (Mc II). | |
| 19. Длина третьей пястной кости (<i>metacarpale</i> III) (Mc3). | |
| 20. Длина четвертой пястной кости (<i>metacarpale</i> IV) (Mc4). | |
| 21. Длина пятой пястной кости (<i>metacarpale</i> V) (Mc5). | |



Рис. 1. Скелет свободной конечности азовки *Phocoena phocoena relicta* (позитивное изображение рентгенограммы).

Возраст особей определяли по числу комплексов ростовых слоев (КРС) в дентине в соответствии со стандартными методиками [7, 8, 9] по тонким продольным срезам декальцинированного зуба, окрашенным гематоксилином Эрлиха или Майера. Об особенностях определения возраста у азовки подробнее см. в работе [10].

В исследованной выборке представлены особи возрастом от новорожденных до 20 лет. Под взрослыми особями в данной работе подразумеваются животные возрастом 4 года и старше.

Для описания процесса роста использовано уравнение Гомпертца:

$$L_t = L_\infty \cdot e^{-be^{-kt}}, \text{ где:}$$

L — промер в мм, L_∞ — асимптотическое значение промера в мм, b и k — константы, t — возраст в годах.

Статистические показатели рассчитаны по стандартным методам [11]. Достоверность различий оценена по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

О билатеральной асимметрии костей конечности

А. Галатиус (A. Galatius) [12] указывает на существование двусторонней асимметрии в длине лопатки, плечевой, лучевой и локтевой костей: кости правой конечности оказываются длиннее. Однако величина различий в длине лопатки, по его данным, составляет в среднем не более 1,61%; для костей свободной конечности эта разница еще меньше — 0,07–0,91%. В нашей выборке единственным показателем, в значениях которого обнаружены достоверные различия для правой и левой конечностей ($p < 0,01$), оказался большой диаметр лопатки; величина различий в среднем составила 1,06%. В весе же лопатки и мышц передней конечности, по данным У. Маклеллан (W. McLellan) и др. [13], двусторонней асимметрии не наблюдается.

Окостенение и рост скелета конечности

Лопатка

Малый диаметр лопатки у новорожденных составляет 30–46 мм (в среднем — 38,0 мм), в первые недели жизни достигает 56–73 мм, к концу первого года жизни — 70–76 мм, в возрасте 2–3 лет — 78–85 мм у самцов и 80–88 мм у самок. У взрослых самцов диаметр достигает 82–98 мм, у самок — 88–100 мм. Предельная величина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 82,7 мм у самцов и 90,8 мм у самок.

Большой диаметр лопатки у новорожденных — 34–54 мм (в среднем — 46,2 мм), у годовиков — 95–106 мм, в возрасте 2–3 лет — 103–118 мм у самцов и 105–126 мм у самок, у взрослых особей — 123–147 мм у самцов и 133–149 мм у самок. Предельная величина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 125,2 мм у самцов и 140,1 мм у самок.

Рост лопатки хорошо описывается уравнением Гомпертца ($r^2 = 0,82–0,91$; здесь и далее — для разных промеров), у самок — несколько лучше, чем у самцов.

Половой диморфизм хорошо выражен у взрослых особей, различия в средних размерах достоверны ($p < 0,05$ для малого диаметра, $p < 0,01$ для большого диаметра).

Плечо

Дистальные эпифизы плечевой кости образуют синостоз с телом кости в первые недели жизни. Проксимальные эпифизы срастаются с телом кости в течение первого — второго года жизни. Лишь у одной годовалой особи автор обнаружил отдельно лежащие проксимальные эпифизы. При этом на дорзальной и вентральной сторонах синостозы образуются раньше, в некоторых случаях — уже в первые недели жизни. На латеральных поверхностях *humerus* этот процесс идет медленнее, причем он не виден на рентгенограммах (см. также [4]). Облитерация швов в местах синостозов завершается на втором–третьем году жизни.

Такие же данные для морской свиньи Балтийского и Северного морей указывают А. Галатиус и К. Кинзе (С. Kinze) [4].

Длина *humerus* у новорожденных составляет 25–37 мм (в среднем — 33,1 мм). В первые месяцы жизни у некоторых особей она достигает 40–42 мм, однако ее рост может протекать и замедленно. Так, у самки-сеголетки длиной 109 см размеры *humerus* были несколько меньше ее средних размеров у новорожденных. К концу первого года жизни длина *humerus* достигает 42–50 мм, а в возрасте 2–3 лет достигает максимальных значений 53 мм у самцов и 55 мм у самок; длина *humerus* у старших особей не превышает этих величин. У взрослых особей длина плечевой кости составляет 44–53 мм у самцов и 49–55 мм у самок. Ее предельная длина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 50,2 мм у самцов и 52,0 мм у самок.

Максимальная ширина *humerus* у новорожденных составляет 20–26 мм, к концу первого года жизни — 23–31 мм, у взрослых животных — 28–33 мм у самцов и 30–36 мм у самок.

Таким образом, в течение первого года жизни рост и окостенение *humerus* подвержены сильной индивидуальной изменчивости.

У самок рост *humerus* сравнительно хорошо описывается уравнением Гомпертца ($r^2 = 0,82–0,85$).

Половой диморфизм выражен слабо и проявляется в средних размерах *humerus* лишь у взрослых особей, однако половые различия не достигают 95% уровня достоверности.

Предплечье

Проксимальные эпифизы локтевой и лучевой костей срастаются с телами костей в течение первого года жизни. По этому признаку сеголеток легко отличить от годовиков. При этом окостенение в *ulna* проходит несколько быстрее, чем в *radius*. Так, сросшийся эпифиз в *ulna* был найден даже у одной сеголетки. У годовиков видны швы в разных стадиях облитерации.

Дистальные эпифизы локтевой и лучевой костей срастаются с телами костей на втором — четвертом годах жизни. У исследованных животных в возрасте 3 лет эпифизы срослись у 50% особей. Процесс срастания эпифизов идет несколько быстрее в *radius*.

Следы швов в местах срастания эпифизов могут сохраняться пожизненно.

Локтевой отросток растет за счет тела локтевой кости.

Длина *radius* у новорожденных составляет 34–44 мм (в среднем — 37,5 мм) и в первые недели жизни возрастает до 41–59 мм. У годовиков она варьирует в пределах 53–58 мм, в возрасте 2–3 лет — 56–62 мм у самцов и 60–63 мм у самок, у взрослых особей — 56–63 мм (в среднем — 60,5 мм) у самцов и 60–67 (в среднем — 63,2 мм) мм у самок. Предельная длина *radius*, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 59,1 мм у самцов и 63,3 мм у самок.

Длина *ulna* у новорожденных варьирует в пределах 28–36 мм (в среднем — 31,5 мм), в первые недели жизни возрастает до 35–52 мм, у годовиков достигает 46–52 мм, в возрасте 2–3 лет — 48–54 мм у самцов и 48–55 мм у самок, среди взрослых особей — 47–53 мм (в среднем — 51,9 мм) у самцов и 52–58 мм (в среднем — 54,9 мм) у самок. Предельная ее длина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 50,8 мм у самцов и 54,6 мм у самок.

Ширина *ulna* в районе *olecranon* у новорожденных — около 9–14 мм (в среднем — 11,4 мм), в первые недели жизни она увеличивается до 10–18 мм, к концу первого года жизни — до 15–24 мм, а к концу третьего года жизни — до 22–27 мм. У взрослых особей *olecranon* достигает 22–28 мм (в среднем — 25,3 мм) у самцов и 26–30 мм (в среднем — 28,1 мм) у самок. Предельная ее ширина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 25,2 мм у самцов и 28,7 мм у самок.

Максимальная ширина предплечья у новорожденных составляет 28–33 мм (в среднем — 31,1 мм), на первом году жизни увеличивается до 35–42 мм, в возрасте 2–3 лет — 41–51 мм, а у взрослых особей — 47–52 мм у самцов и 48–54 мм у самок. Предельная ширина предплечья, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 49,9 мм у самцов и 51,4 мм у самок.

Таким образом, рост костей предплечья весьма продолжителен. Он не заканчивается с достижением зверями половой зрелости (у некоторых половозрелых особей еще не срастаются дистальные эпифизы *radius* и *ulna*) и продолжается по крайней мере до 4–5 лет.

Рост костей предплечья хорошо описывается уравнениями Гомпертца (в особенности, у самок: $r^2 = 0,96–0,97$ в уравнениях роста *radius* и *ulna* в длину).

В длине костей предплечья и размерах локтевого отростка проявляется половой диморфизм: кости взрослых самок в среднем длиннее на 3–4 мм. Различия по этим показателям между животными старше 3 лет достоверны ($p < 0,05$). Половой диморфизм ширины предплечья проявляется слабо, возникает только у половозрелых особей, и различия по этому показателю недостоверны.

Кисть

Запястье

В проксимальном ряду запястья обычно имеются три кости — *radiale*, *intermedium* и *ulnare*. Дистальный ряд, как правило, сложен двумя костями — *carpale distale 2+3* и *carpale distale 4*. *Carpale 1*, вероятно, сливается с *metacarpale I*, *carpale 5* — с одной из соседних костей запястья или пясти [14].

Таково типичное строение запястья *Phocoena phocoena*, описанное в литературе (см., в частности, [15; pl. 15, fig. 10]). Отклонения от такого строения наблюдаются весьма часто и должны служить предметом отдельного исследования.

У новорожденных имеются ядра окостенения *radiale*, *intermedium* и *carpale distale* 4. Костный очаг *ulnare* присутствует лишь у части новорожденных и, вероятно, проявляется у остальных особей в первые недели жизни; он был обнаружен автором у всех исследованных сеголеток возрастом около 1–3 месяцев. Сравнительно позднее окостенение и небольшие размеры *ulnare* у азовки отличают ее от обыкновенного дельфина *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758, у которого эта кость при рождении относительно велика [14]. *Carpale* 2+3 окостеневают в течение первого или второго года жизни, у сеголеток и некоторых годовиков она присутствует в виде хрящевого зачатка. У некоторых взрослых особей она отсутствует.

Редукция костей дистального ряда запястья сближает азовку (мелкую форму морской свиньи) с другим чрезвычайно мелким видом китообразных — калифорнийской морской свиньей *Phocoena sinus* Norris, McFarland, 1958, у которой сохраняются только кости проксимального ряда запястья [16].

Г.Г. Воккен [14] описал в костях запястья дельфинов вторичные ядра окостенения кольцеобразной формы, окаймляющие кость в процессе роста. В запястье азовки в возрасте 1–3 лет сходные кольцеобразные образования тоже имеются. Они располагаются по периметру кости и сложены более плотным, по сравнению со срединной частью кости, костным веществом.

Длина кости *radiale* у новорожденных варьирует в пределах 4–9 мм, ширина — 4–9 мм, у годовиков — соответственно 9–11 и 10–13 мм. К трем годам максимальные размеры *radiale* достигают соответственно 13 и 15 мм. У взрослых особей длина и ширина *radiale* достигают 11–15 и 13–17 мм (в среднем — 12,5–13 мм).

Длина и ширина кости *intermedium* у новорожденных составляют соответственно 4–9 и 6–10 мм, у годовиков — 9–12 и 13–15 мм, у двух- и трехлетних особей — 12–15 и 14–19 мм. У взрослых особей максимальные размеры *intermedium* увеличиваются соответственно до 17 и 21 мм, а средние составляют 14–15 и 16–18 мм. Изменчивость размеров этой кости велика, поскольку она в некоторых случаях сливается с другими костями запястья.

Длина и ширина кости *ulnare* у новорожденных — соответственно 5–9 и 6–9 мм, у годовиков — 8–11 и 7–10 мм, у особей возрастом 2–3 года — 10–12 и 10–14 мм, у взрослых особей — 10–18 и 10–14 мм (в среднем — 12–13 и 11–13 мм).

Размеры кости *carpale distale* 2+3 крайне изменчивы. Так, ширина кости у взрослых особей варьирует от 5 до 18 мм.

Длина и ширина кости *carpale distale* 4 у новорожденных составляют соответственно 4–6 и 4–7 мм, у животных возрастом 2 года и старше они увеличиваются до 9–12 и 10–14 мм, в среднем — 10–11 и 12 мм.

Таким образом, период роста костей запястья продолжается не менее чем до двухлетнего возраста, а в случае с костями *radiale* и *ulnare* — вероятно, более трех лет. Из-за большой индивидуальной изменчивости формы и размеров этих костей более точная продолжительность роста остается неопределенной.

Уравнение Гомпертца хорошо описывает только рост *radiale* у обоих полов ($r^2 = 0,80–0,91$) и рост *carpale distale* 4 у самок ($r^2 = 0,82–0,92$).

Половой диморфизм размеров костей запястья не выражен ни на одной из стадий роста.

Пясть

Дистальные и проксимальные эпифизы метакарпальных костей закладываются на первом году жизни и в возрасте 1 года представляют собой узкие пластинки чрезвычайно рыхлого губчатого вещества. Затем эпифизы интенсивно растут и срастаются с телами костей в возрасте 2–5 лет. Окостенение *metacarpale* II происходит сравнительно рано — эпифизы закладываются в первые недели жизни и срастаются с телом кости в возрасте до 4 лет. Окостенение *metacarpale* IV длится несколько позже остальных и может продолжаться до 5–6 лет. У одной особи возрастом 8 лет был обнаружен не сросшийся с телом кости дистальный эпифиз *metacarpale* III. Швы на месте срастания эпифизов сохраняются у многих особей пожизненно.

В *metacarpale* IV дистальный эпифиз развивается слабо.

Metacarpale V, подобно костям запястья, растет за счет вторичного ядра окостенения в форме полукольца.

Длина *metacarpale* II у новорожденных составляет 5–10 мм (в среднем — 8,4 мм), в первые недели жизни возрастает до 9–15 мм, на первом году жизни — до 16–21 мм, в возрасте 2–3 лет — до 20–23 мм. У взрослых особей она варьирует в пределах 22–25 мм (в среднем — 23,2 мм) у самцов и 21–27 мм (в среднем — 24,5 мм) у самок. Предельная длина, согласно прогнозу уравнения Гомпертца, — в среднем 23,3 мм у самцов и 24,1 мм у самок.

Metacarpale III достигает в длину у новорожденных 4–10 мм (в среднем — 6,3 мм), в первые недели жизни вырастает до 8–14 мм, на первом году жизни — до 15–18 мм, к концу третьего года — до 16–21 мм. У взрослых особей ее длина составляет 18–21 мм у самцов и 18–24 мм у самок.

Длина *metacarpale* IV меньше, чем у костей второго и третьего пальцев, и характер роста отличается от них. У новорожденных она достигает 2,5–5 мм, у годовиков — 7–10 мм, в возрасте 2–3 лет — 9–14 мм, у более старших особей — 11–16 мм (у самцов в среднем 12,5–12,8 мм, у самок — 13,9–14,0 мм по разным оценкам).

Размеры *metacarpale* V отличаются большой изменчивостью. Ее длина у новорожденных — 4–6 мм, у годовиков — 5–9 мм, у взрослых особей — 8–14 мм. По характеру роста эта кость напоминает кости запястья.

Рост *metacarpale* II, III и IV хорошо описывается уравнением Гомпертца ($r^2 = 0,85–0,91$).

Половой диморфизм пястных костей выражен слабо, проявляется только в средних размерах у взрослых особей. Половые различия в длине *metacarpale* III и IV находятся на пределе 95% уровня достоверности, в *metacarpale* II не достигают этого уровня, а в *metacarpale* V отсутствуют.

Фаланги пальцев

Ядра окостенения всех фаланг пальцев, включая концевые, имеются у новорожденных или закладываются в первые недели жизни.

Проксимальные и дистальные эпифизы *phalanga* II-1 закладываются на первом году жизни, проксимальные и дистальные эпифизы *phalanga* III-1 и проксимальные

эпифизы *phalanga* IV-1 — на первом–втором годах, проксимальные и дистальные эпифизы *phalanga* II-2 и III-2 — на втором–третьем, проксимальные и дистальные эпифизы *phalanga* II-3 и III-3 — на третьем–четвертом, проксимальные и дистальные эпифизы *phalanga* II-4 и III-4 — на четвертом–пятом годах. В третьих и четвертых фалангах ядра окостенения эпифизов закладываются в непосредственной близости от тел костей. В других фалангах эпифизы не образуются.

Сходные закономерности окостенения фаланг морской свиньи на примере особей из Северной Атлантики описаны в работе С. Доусон (S. Dawson) [5]. При этом автор указывает на изменение формы некоторых фаланг в онтогенезе: на определенной стадии развития кости имеют специфическую «дельтовидную» форму, встречающуюся у наземных млекопитающих как аномалия (см. также *phalanga* II-2–5 на рис. 1 и 2).

Проксимальные эпифизы *phalanga* II-1 и III-1 образуют синостоз с телами костей на втором — шестом годах жизни, остальные эпифизы первых и вторых фаланг — на третьем — восьмом годах жизни, а эпифизы третьих и четвертых фаланг — в возрасте 4–8 лет.

Длина первой фаланги второго пальца у новорожденных составляет 4–8 мм (в среднем — 5,3 мм), в первые недели жизни увеличения в длину не наблюдается. Длина кости у годовиков — 7–14 мм, в возрасте 2–3 лет — 12–18 мм, у взрослых особей — 14–18 мм (в среднем — 16,0 мм) у самцов и 16–21 мм (в среднем — 18,0 мм) у самок. Сходны размеры первой фаланги третьего пальца: у новорожденных — 3–8 мм (в среднем — 4,5 мм), у годовиков — 7–13 мм, в возрасте 2–3 лет — 9–16 мм, у взрослых — 13–17 мм у самцов и 12–20 мм у самок.

Длина второй фаланги второго пальца у новорожденных — 3–5 мм (в среднем — 3,8 мм), у годовиков — 6–10 мм, в возрасте 2–3 лет — 8–15 мм, у взрослых особей — 11–15 мм (в среднем — 12,0 мм) у самцов и 10–17 мм (в среднем — 13,8 мм) у самок. *Phalanga* III-2 несколько короче — у новорожденных — 2–4 мм, у годовиков — 3–8 мм, у взрослых — 8–15 мм.

Иное соотношение в размерах третьих фаланг: *phalanga* II-3 достигает у взрослых особей длины 4–8 мм, в то время как *phalanga* III-3 — 7–12 мм. Длина этих фаланг при рождении не превышает 1–3 мм.

Фаланги четвертого пальца редуцированы, их размеры заметно меньше. Так, длина моноэпифизарной кости *phalanga* IV-1 у новорожденных — 2–4 мм, у годовиков — 4–6 мм, у взрослых особей — 6–10 мм. Длина *phalanga* IV-2 у новорожденных — 1–2 мм, у годовиков — 2–4 мм, у взрослых — 4–8 мм. Размеры концевых фаланг крайне невелики.

Половой диморфизм проявляется у взрослых особей в средних размерах *phalanga* II-1, II-2, III-1 — у самок кости в среднем на 2 мм длиннее. Рост фаланг, в которых проявляются половые различия, у самок сильно замедлен и, вероятно, ускоряется у некоторых особей не ранее чем в возрасте 2–3 лет. Рост этих фаланг хорошо описывается уравнением Гомпертца ($r^2 = 0,83–0,95$).

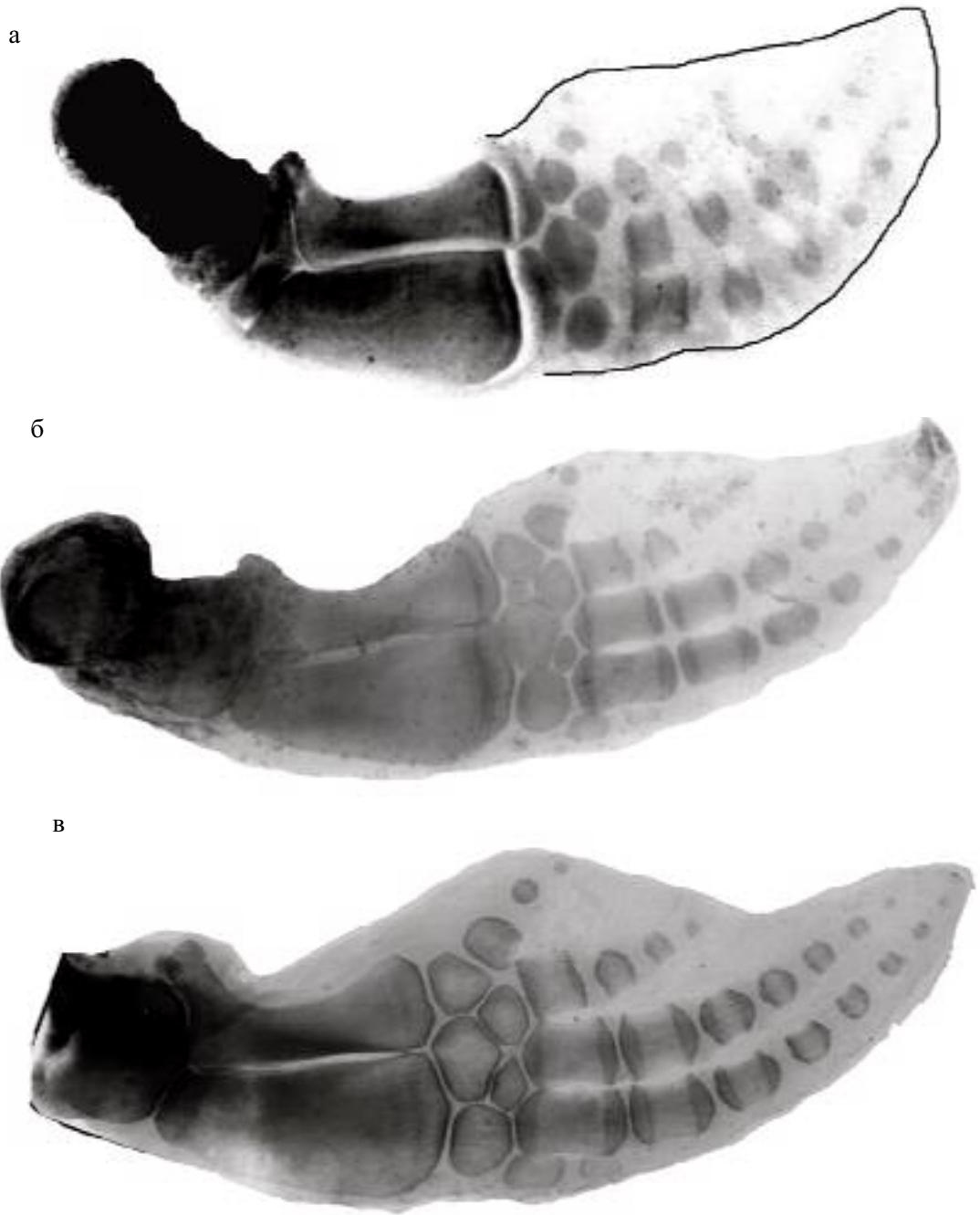


Рис. 2. Скелет грудного плавника азовки: а – в возрасте 1–2 месяцев, б – в возрасте 3 лет, в – в возрасте 7 лет.

Рост скелета грудной конечности сравним по продолжительности с ростом позвоночника [4; 10], но заканчивается несколько раньше — в возрасте 4–8 лет. Из этого следует, что рост скелета у морской свиньи продолжается после достижения дефинитивных размеров частей тела и всего организма. Так, 99% асимптотической длины тела достигаются в возрасте 3–5 лет, в то время как рост позвоночника продолжается в среднем не менее чем до 8 лет [10].

Согласно Н. Кальзада (N. Calzada) и А. Агилару (A. Aguilar) [1], окончание роста грудного плавника у мелких китообразных соответствует образованию синостозов дистальных эпифизов предплечья. Наши данные подтверждают эту гипотезу: коэффициенты аллометрических уравнений длины костей предплечья и грудного плавника совпадают ([17]; также см. ниже). В таком случае рост плавника прекращается в среднем в возрасте трех лет — несколько раньше, чем рост тела в длину. Однако рост кисти продолжается и по достижении этого возраста.

Аллометрия размеров костей

Размеры лопатки характеризуются умеренно выраженной положительной онтогенетической аллометрией (коэффициенты b в уравнении аллометрии равны $1,16 \pm 0,10$ и $1,43 \pm 0,12$ для самцов, $1,20 \pm 0,06$ и $1,53 \pm 0,09$ для самок). Таким образом, закономерности роста лопатки и свободной конечности принципиально различны: рост лопатки, судя по коэффициентам уравнений аллометрии, коррелирует с ростом грудного отдела, в то время как проксимальная часть плавника по характеру роста ближе к голове и шейному отделу [17].

Данные, свидетельствующие о характере онтогенетической аллометрии размеров отдельных костей скелета плавника, приведены на рис. 3.

Из приведенной диаграммы видны следующие закономерности:

1. Кости плеча и предплечья характеризуются отрицательной аллометрией. При этом размерам локтевого отростка свойственна слабо положительная аллометрия ($b = 1,35 \pm 0,20$ у самцов и $1,28 \pm 0,13$ у самок).

2. Кости запястья характеризуются слабо положительной аллометрией или изометрией. Наибольшие значения коэффициента b отмечены для *ulnare*, наименьшие — для *intermedium* и *carpale distale* 4.

3. Кости пясти и фаланг пальцев характеризуются положительной аллометрией ($b = 1,64–2,56$). Исключение составляют размеры *metacarpale V* у самцов ($b = 1,19 \pm 0,26$), что сближает эту кость с костями запястья.

4. Среди пястных костей и фаланг коэффициенты аллометрии в каждом звене возрастают от второго к четвертому пальцу; исключение составляет первая фаланга третьего пальца, коэффициенты аллометрии для которой выше, чем для *phalanga IV-1*.

Анализ изменений характера аллометрии на протяжении жизни особи в соответствии с периодами роста организма, выделяемыми у морской свиньи [10], показывает, что скорость относительного роста костей, которым свойственна отрицательная аллометрия (*humerus*, *radius*, *ulna*), после первого года жизни заметно снижается — на смену изометрии или слабо отрицательной аллометрии приходит строго отрицательная аллометрия. Скорость роста незначительно

снижается и в пястных костях, однако при этом сохраняется строго положительная аллометрия. В фалангах пальцев и *olecranon* скорость относительного роста и, соответственно, коэффициент аллометрии, после первого года жизни существенно возрастают — в особенности, у самок.

Таким образом, характер аллометрии костей плавника находится в прямой зависимости от продолжительности роста кости. Коэффициенты аллометрии возрастают в дистальном направлении. Аллометрические закономерности не зависят от пола особи.

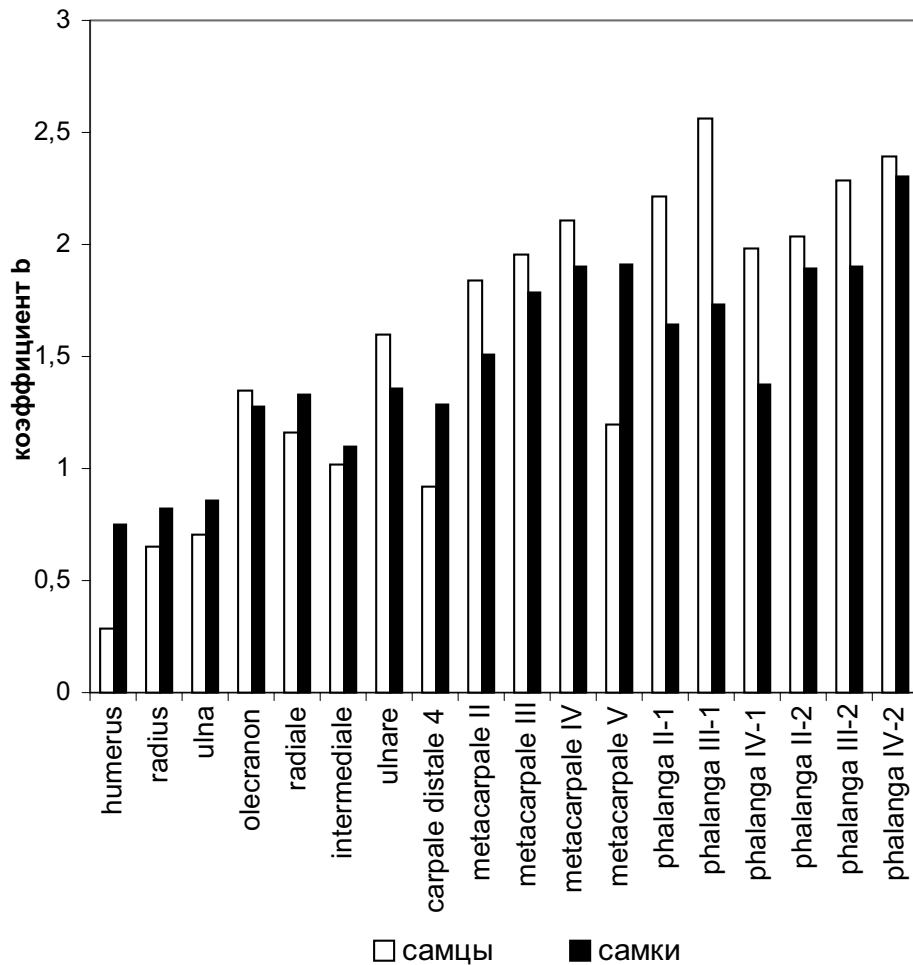


Рис. 3. Значения коэффициента b в уравнениях аллометрии $y = ax^b$, где x — длина кости, y — длина тела, для костей плавника азовки.

**ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ И ОКОСТЕНЕНИЕ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ
МОРСКОЙ СВИНЬИ (PHOCOENA PHOCOENA
(LINNAEUS, 1758)) АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ**

Сильная связь с размерами тела ($r^2 > 0,75$) в уравнении аллометрии, как правило, проявляется у костей, рост которых хорошо описывается уравнением Гомпертца: *radius*, *ulna*, *olecranon* (у самок), *radiale*, *carpale distale 4* (у самок), *metacarpale II*, *III*, *IV*, *phalangeae II-1*, *III-1* (у самцов), *II-2*, а также *phalanga IV-1* у самцов.

Размеры костей: пропорции и корреляции

В таблице приведены длинниковые пропорции костей, характеризующих отделы конечности — отношения кости данного отдела к длине кости смежного проксимального отдела (по [18]).

Изменение соотношений длин отделов характерно для описанного выше «дистального» типа роста конечности, в целом свойственного водным млекопитающим. При этом все индексы, кроме последнего (отношение длины второй и первой фаланг), увеличиваются с возрастом, однако лишь пясть увеличивает соотношение к смежному проксимальному отделу (предплечью) в течение жизни в два раза.

Таблица.

Длинниковые пропорции костей грудного плавника азовок разного возраста
(средние значения).

Возраст, годы	<i>radius</i> : <i>humerus</i>	<i>metacarpale II</i> : <i>radius</i>	<i>phalanga II-1</i> : <i>metacarpale II</i>	<i>phalanga II-2</i> : <i>phalanga II-1</i>
0	1,188	0,214	0,667	0,754
1	1,208	0,320	0,644	0,636
2–3	1,193	0,352	0,719	0,737
>3	1,212	0,382	0,718	0,768

Размеры большинства костей грудной конечности азовки сильно коррелируют между собой. Причины этой корреляции во многом объясняются сходным характером роста или сходством аллометрических соотношений, однако не ограничиваются этими механизмами.

На рис. 4 приведены графы, ребра которых соответствуют частным (парциальным) корреляционным зависимостям между размерами костей, в которых исключено влияние возраста, длины тела и длины плавника [11, 19]. Коэффициенты корреляции значимы при $p < 0,05$ и менее.

Сильная корреляционная зависимость, не связанная с внешними факторами, связывает длину костей плеча и предплечья. Длина *radius* коррелирует с длиной *ulnare*, а та, в свою очередь, с длиной *radiale*. Последняя связана с длиной остальных костей запястья корреляциями с коэффициентами $r = 0,6–0,75$. Таким образом, в проксимальной части конечности формируется единая корреляционная плеяда, структура которой имеет форму цепи, на концах которой расположены циклические структуры. «Связующим звеном» в этой плеяде оказываются размеры *ulnare*; максимальное количество связей с $r > 0,6$ образуют размеры *ulnare* и *radiale* (6). С этой плеядой также связаны размеры *olecranon*.

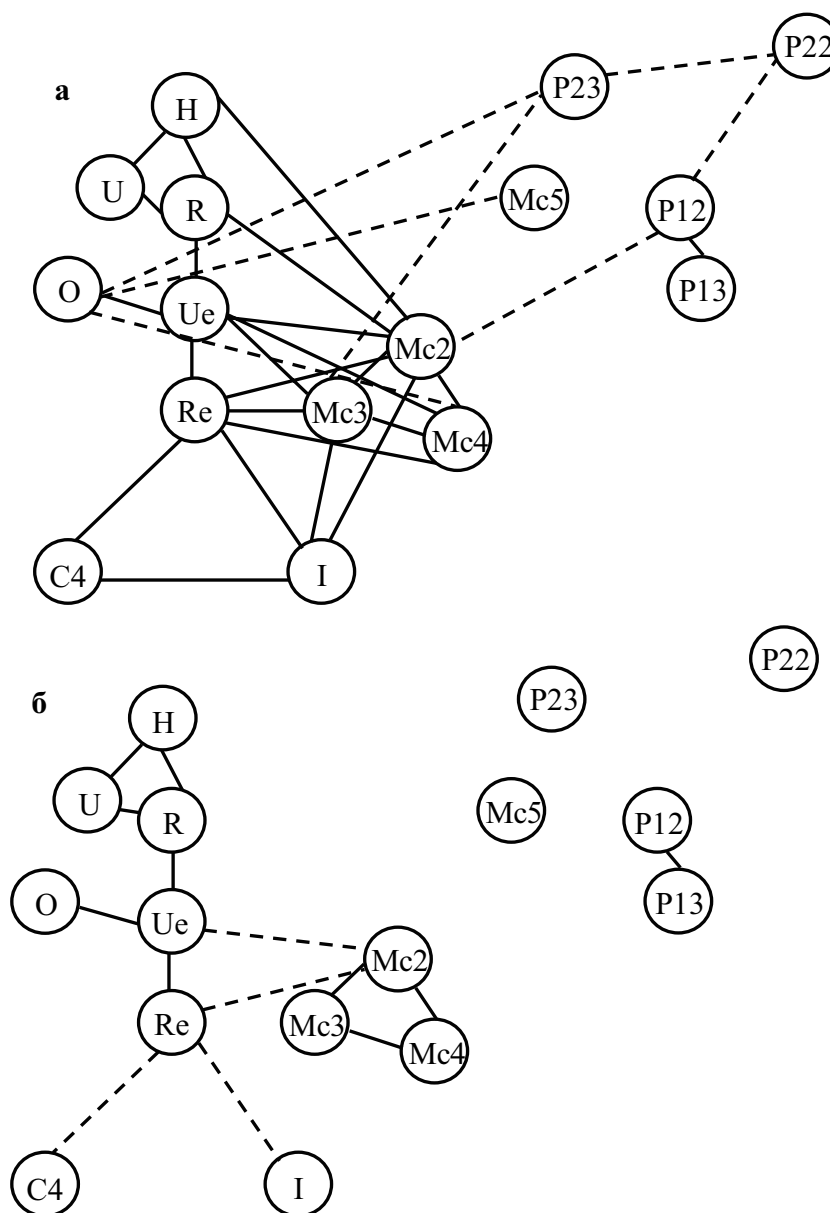


Рис. 4. Граф частных корреляционных связей между размерами костей грудного плавника: а — $r > 0,6$ (пунктиром показаны некоторые связи при $0,4 < r < 0,6$); б — $r > 0,75$ (пунктиром показаны связи при $0,7 < r < 0,75$).

Размеры *olecranon* обнаруживают высокую корреляцию ($r = 0,80$) с размерами *ulnare*, а, кроме того, коррелируют с *metacarpale* IV ($r = 0,51$) и V ($r = 0,41$). Интересно, что эти кости, расположенные у заднего края плавника, связаны между

собой трехглавой мышцей плеча [20, 21] — единственной мышцей свободной конечности зубатых китов. Таким образом, эта часть плеяды основана на существовании небольшого относительно самостоятельного скелетно-мышечного комплекса.

Отдельную корреляционную плеяду циклической структуры составляют размеры пястных костей — *metacarpale* II, III, IV. Эта плеяда связана с «проксимальной» корреляционными связями при $r < 0,75$.

Обособленную плеяду составляют также размеры *phalangae* II-1 и III-1, связанные также с размерами *metacarpale* II ($r = 0,54$). Размеры вторых фаланг коррелируют между собой, с отдельными элементами пясти, первых фаланг и *olecranon* при $r = 0,4-0,6$.

ВЫВОДЫ

1. Рост скелета грудной конечности морской свиньи сравним по продолжительности с ростом позвоночника, но заканчивается несколько раньше — в возрасте 4–8 лет. Он продолжается и после достижения дефинитивных размеров плавника. Сходные закономерности характерны для роста скелета в целом.

2. Продолжительность роста костей, относительный прирост и показатели аллометрии возрастают в дистальном направлении, достигая максимума в пястных костях и первых двух фалангах. При этом кости плеча и предплечья проявляют отрицательную аллометрию по отношению к длине тела. Рост предплечья прекращается одновременно с достижением дефинитивных размеров плавника.

3. Рост лопатки существенно отличается от роста скелета свободной конечности и по характеру близок к росту грудного отдела. Подтвержден факт слабой билатеральной асимметрии отдельных ее морфометрических показателей.

4. Сроки образования синостозов и абсолютные размеры костей грудного плавника на разных возрастных стадиях подвержены сильной индивидуальной изменчивости. Существуют перспективы применения этих показателей при оценке возраста особей не старше 3 лет, однако при этом следует сочетать использование скелета плавника и других структур скелета. Наилучший возрастной показатель — синостоз проксимальных эпифизов предплечья, по которому можно различать сеголетов и годовиков.

5. Половой диморфизм хорошо выражен в размерах костей предплечья (в том числе, локтевого отростка) у взрослых особей. Лучевая и локтевая кости могут быть в отдельных случаях использованы при определении пола особи.

6. В пропорциях длин отделов скелета на протяжении жизни наиболее сильно изменяется соотношение длины предплечья и пясти в пользу последней.

7. Для скелета грудной конечности азовки характерны сильные внутренние корреляционные связи. Длины костей плеча, предплечья и запястья образуют единую корреляционную плеяду. В ее формировании важнейшую роль играют размеры костей запястья — *radiale* и *ulnare*. Размеры пястных костей и первых фаланг формируют собственные корреляционные плеяды, соединенные с основной плеядой более слабыми корреляционными связями.

8. Особое место в характере роста и пропорциях размеров скелета грудной конечности азовки занимают структуры заднего края плавника. Так, локтевой отросток по характеру роста проявляет сходство со скелетом кисти; пятая пястная кость по скорости роста и типу окостенения чрезвычайно близка к костям запястья. Размеры костей заднего края плавника обнаруживают корреляцию между собой, вероятно, обусловленную функциональной связью с трехглавой мышцей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность В. В. Степанову и В. Г. Соколову за проведение рентгеносъемки, Д. В. Маркову — за помощь в полевых экскурсиях, Г.А. Клевезаль — за методические консультации при определении возраста, А. Галатиусу — за предоставленные неопубликованные материалы, М. В. Юрахно и Г.А. Клевезаль — за помощь в подготовке рукописи.

Данная работа была частично поддержана стипендией Президента Украины для аспирантов вузов и грантом Общества морской маммалиологии.

Список литературы

1. Calzada N., Aguilar A. Flipper development in the Mediterranean striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) // *Anat. Rec.* — 1996. — 245, 4. — P. 708–714.
2. DiGiancamillo M., Rattegni G., Podestà M., Cagnolaro L., Cozzi B., Leonardi L. Postnatal ossification of the thoracic limb in striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) (Meyen, 1833) from the Mediterranean Sea // *Can. J. Zool.* — 1998. — 76. — P. 1286–1293.
3. Gol'din, P. E. Morphometry and some aspects of postnatal development of forelimb skeleton in harbour porpoise (*Phocoena phocoena relicta*). — 16th Annual Conf. Europ. Cetacean Soc.: Abstr., Liege, Belgium, 7–11 April 2002. — Liege, 2002. — P. 61.
4. Galatius A., Kinze C. C. Ankylosis patterns in the postcranial skeleton and hyoid bones of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Baltic and North Sea // *Can. J. Zool.* — 2003. — 81, 11. — P. 1851–1861.
5. Dawson S. Patterns of ossification in the manus of the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*): hyperphalangy and delta-shaped bones // *J. Morphol.* — 2003. — 258, 2. — P. 200–206.
6. Galatius A., Kinze C. C. Epiphysal ankylosis in the vertebral column and flippers of Danish harbour porpoises (*Phocoena phocoena*): onset and development. — 16th Annual Conf. Europ. Cetacean Soc.: Abstr., Liege, Belgium, 7–11 April 2002. — Liege, 2002. — P. 56–57.
7. Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. — М.: Наука, 1988. — 288 с.
8. Perrin W. F., Myrick A. C., Jr., eds. Growth of Odontocetes and Sireniens: problems in age determination. Report of the workshop // *Age determination of toothed whales and sireniens. Report of the International Whaling Commission (Special issue 3).* — Cambridge: IWC, 1980. — P. 1–50.
9. Bjørge A., Hohn A.A., Kvam T., Lockyer C., Schweder T., Aarefjord H. Report of the harbour porpoise age determination workshop, Oslo, 21–23 May 1990 // *Biology of the phocoenids. Report of the International Whaling Commission (Special issue 16).* — Cambridge: IWC, 1995. — P. 467–484.
10. Gol'din P. E. Growth and body size of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) (Cetacea, Phocoenidae) in the Sea of Azov and the Black Sea // *Vestnik zoologii (=Zool. Bull.)*(Вестник зоологии). — In press.
11. Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.
12. Galatius A. Directional asymmetry of the appendicular skeleton and the swimming behavior as indicators of flipper preference in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) (unpublished).
13. McLellan W. A., Koopman H. N., Rommel S. A., Read A. J., Potter C. W., Nicolas J. R., Westgate A. J., Pabst D. A. Ontogenetic allometry and body composition of harbour porpoises (*Phocoena phocoena* L.) from the western North Atlantic // *J. Zool., Lond.* — 2002. — 257. — P. 457–471.

**ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ И ОКОСТЕНЕНИЕ СКЕЛЕТА ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ
МОРСКОЙ СВИНЬИ (PHOCOENA PHOCOENA
(LINNAEUS, 1758)) АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ**

14. Воккен Г. Г. Онтогенез костного скелета грудной конечности (ласта) черноморского дельфина. (Рентгеноанатомическое исследование) // Зоологический журнал. — 1946. — Т. 25. — В. 6. — С. 551–564.
15. Beneden Van P. J., Gervais (H.) P. Osteographie des cetaces vivants et fossiles, comprenant, la description et l'iconographie, du squelette et du systeme dentaire, de ces animaux, par mm., Atlas. — Paris : Librairie de la Societe de Geographie, 1880.
16. Ortega-Ortiz J. G., Villa-Ramirez B., Gersenowies J. R. Polydactyly and other features of the manus of the vaquita, *Phocoena sinus* // Mar. Mamm. Sci. — 2000. — 16, 2. — P. 277–286.
17. Gol'din P. E. Body proportions of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) (Cetacea, Phocoenidae) in the Sea of Azov and the Black Sea // Vestnik zoologii (=Zool. Bull.)(Вестник зоологии). — In press.
18. Бунак В. В. Об изменении продольных размеров сегментов скелета конечностей у некоторых групп млекопитающих в период роста // Известия Академии педагогических наук РСФСР. — 1957. — В. 84. — С. 33–45.
19. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. — 1959. — № 9. — С. 137–141.
20. Дружинин А. Н. К вопросу о строении, функции и генезисе переднего пояса конечностей у дельфина // Русский зоологический журнал. — 1924. — Т. 4. — В. 3–4. — С. 64–97.
21. Василевская Г. И. К особенностям строения грудного плавника дельфиновых // Бионика. — 1974. — В. 8. — С. 127–132.

Поступила в редакцию 13.04.2004 г.