

УДК 591.47+575.87+599.39+599.4+599.78

## МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПОЛЕТА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2009 г. А. А. Панютина, Л. П. Корзун

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

e-mail: myotis@mail.ru, korzoun@nm.ru

Поступила в редакцию 23.10.2008 г.

Исследовано строение костно-мускульного аппарата плечевого пояса и передней конечности тупай, рукокрылых и шерстокрылов. Отпрепарирована мускулатура 7 видов, относящихся к этим отрядам. Изучены готовые скелеты 9 видов. Приведены детальные рисунки мускулатуры и схемы, иллюстрирующие своеобразие пространственной ориентации и возможных движений элементов плечевого пояса. Показано, что ключевые особенности строения плечевого пояса и конечностей шерстокрылов и рукокрылых, принципиально отличающие их от типичной трехзвенной парасагиттальной конечности, характерной для тупай, в первую очередь, связаны со спецификой локомоции этих животных, требующей латерального разведения конечностей. Предложен эволюционный экологоморфологический сценарий, описывающий вероятный процесс последовательного преобразования типичной парасагиттальной передней конечности предка в конечность, специализированную к перемещению по стволам деревьев большого диаметра. Вызванная этим переориентация конечностей могла послужить преадаптацией к последующему освоению активного полета предками рукокрылых.

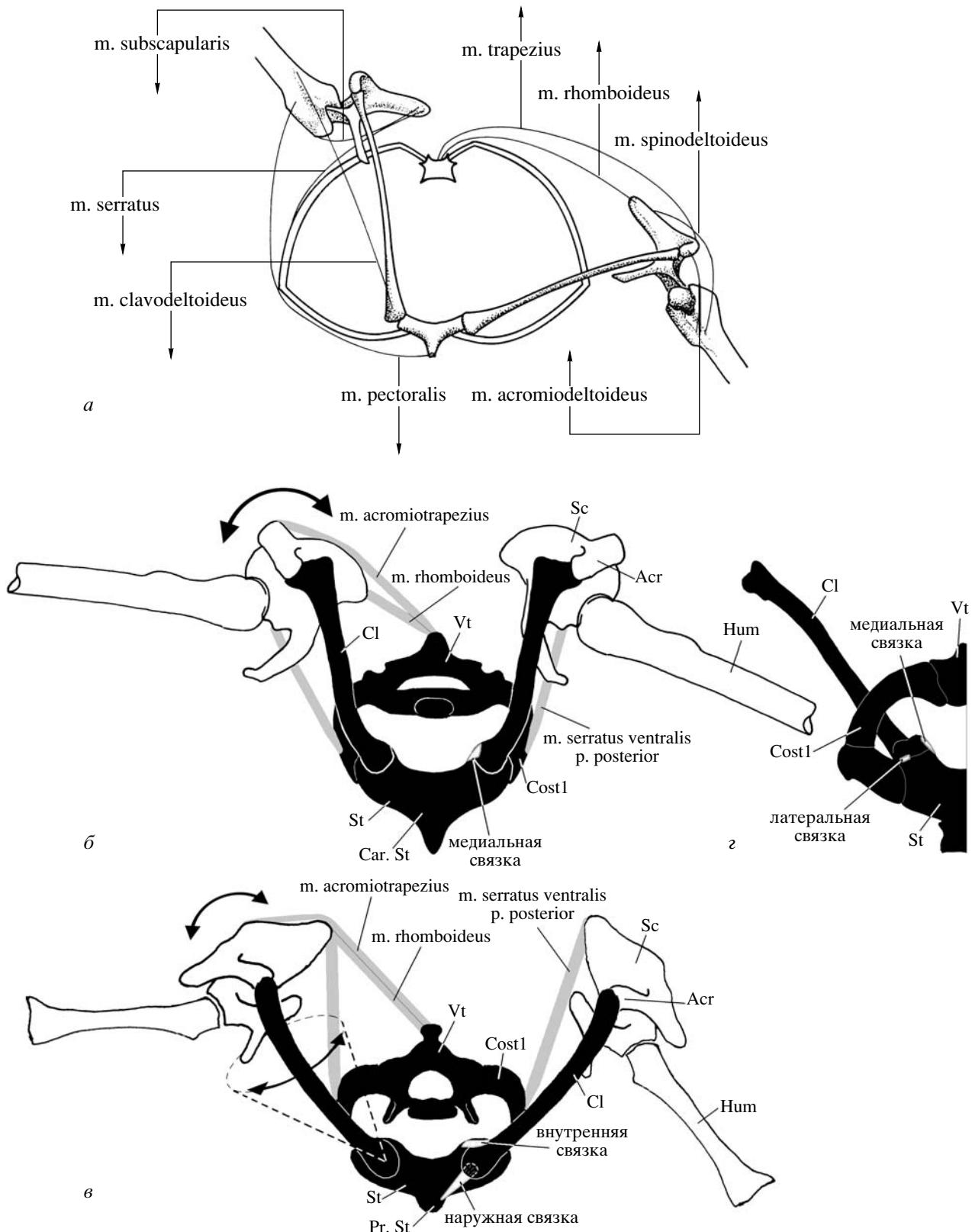
Происхождение полета у млекопитающих – одна из интереснейших загадок эволюционной морфологии. Рукокрылые появляются в палеонтологической летописи в раннем эоцене, и эти формы уже мало чем отличаются от современных (Gunnell, Simmons, 2005; Simmons et al., 2008). Отсутствие переходных форм, как в ископаемом материале, так и в современной фауне существенно осложняет разработку концепции возникновения полета.

Несмотря на явный интерес, опубликовано мало морфологических работ, связанных с этой проблемой. Наиболее распространенная гипотеза предполагает существование планирующих форм в качестве переходных стадий на пути становления полета рукокрылых (Padian, 1985, 1987; Scholey, 1986). Для обоснования этой гипотезы используются, в первую очередь, не морфологические, а аэродинамические и энергетические параметры (Norberg, 1985; Rayner, 1988; Altringham, 1998).

Существует и ряд других версий, объясняющих происхождение полета (Jepsen, 1970; Pirlot, 1977; Панютин, 1980; Fenton, 1984; Попов, 2003), но они лишены основательной морфологической базы. Такие умозрительные построения часто вызывали бурное обсуждение и справедливую критику (например, Speakman, 1999). Вероятно, причиной этого является отсутствие надежной морфо-функциональной модели работы крыла рукокрылых, которую можно было бы взять за основу при эволюционных построениях.

Общепринятая модель работы крыла рукокрылых была предложена Хиллом и Смитом (Hill, Smith, 1992). Согласно этой модели (рис. 1а) существенный вклад в работу крыла вносит сопряженное движение лопатки и плечевой кости во время взмаха. В этой модели предусмотрена подвижность ключицы в поперечной плоскости, т.е. при взмахе она поворачивается в грудино-ключичном сочленении. При этом соединенная с ней лопатка скользит по поверхности грудной клетки, описывая дугу. Соответственно, по этой дуге перемещается и плечевой сустав. Выполненный нами морфо-функциональный анализ работы летательного аппарата рукокрылых вскрыл ошибочность целого ряда положений, составляющих основу этой гипотезы. Таким образом, существенные недостатки это модели не позволяют использовать ее для реконструкции происхождения полета млекопитающих.

Наиболее авторитетные работы, посвященные функциональной морфологии летучих мышей, принадлежат Богану (Vaughan, 1959, 1966, 1970). В одной из них (1959) Боган предлагает свой вариант эволюционного сценария становления рукокрылых. Он предполагает, что на ранних этапах формирования Chiroptera их предки большую часть дневного времени проводили в разного рода узких щелях пещер, что, по мнению автора, предопределило принципиальные различия в скелете и мускулатуре рукокрылых и птиц. Пространственной стесненностью убежищ Боган объясняет отсутствие киля грудины у летучих мышей. При этом он исходит из того, что тело ру-



**Рис. 1.** Схематическое изображение плечевого пояса и плеча в поперечной плоскости: *а* – действие основных летательных мышц рукокрылых, вид спереди, по Хиллу и Смиту, с изменениями (Hill, Smith, 1992); *б* – работа плечевого пояса и плеча рукокрылых, вид спереди, стрелками указаны возможные движения лопатки; *в* – работа плечевого пояса и плеча шерстокрыла, стрелками указаны возможные движения лопатки и ключицы; *г* – грудино-ключичные связки рукокрылых, вид изнутри грудной клетки; Acr – акромиальный отросток, Car. St – киль грудины, Cl – ключица, Cost1 – первое ребро, Hum – плечевая кость, Pr. St – краинальный отросток рукоятки грудины, Sc – лопатка, Vt – позвоночник.

## Список экземпляров

Вид	Форма препаровки	Инвентарный номер
<i>Tupaia belangeri</i>	Влажный препарат	s-173368
<i>Cynocephalus volans</i>	»	s-113598
<i>Cyn. variegatus</i>	»	s-146228
<i>Cyn. variegatus</i>	»	б/н, Raffles Museum
<i>Cyn. variegatus</i>	»	б/н, Raffles Museum
<i>Cyn. variegatus</i>	»	б/н, Raffles Museum
<i>Cyn. variegatus</i>	Свежий труп	б/н, Raffles Museum
<i>Cynopterus sphinx</i>	Влажный препарат	s-165073
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	»	s-177963
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	»	s-169457
<i>Rh. ferrumequinum</i>	»	s-169458
<i>Rh. ferrumequinum</i>	»	s-169577
<i>Hipposideros larvatus</i>	»	s-172576
<i>Cynocephalus</i> sp.	Скелет	б/н
<i>Tupaia belangeri</i>	»	s-169721
<i>Pteropus lylei</i>	»	s-167611
<i>Pt. tonganus</i>	»	s-95402
<i>Cynopterus sphinx</i>	»	s-165407
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	»	s-168245
<i>Rh. borneensis</i>	»	s-167564
<i>Hipposideros armiger</i>	»	s-167563
<i>Myotis blythi</i>	»	s-175745

кохрыльных уплощено дорсо-вентрально. Это не совсем верно, особенно в отношении примитивных таксонов, например, крыланов (Pteropodidae). Предположив существование в истории рукокрылых периода, связанного с жизнью в узких щелях, Боган не перешел к рассуждениям о том, как этот образ жизни связан со становлением активного полета.

Согласно классическим представлениям, ближайшими родственниками рукокрылых являются тупайи и шерстокрылы, относящиеся к когорте Archonta (Novacek, 1986; Павлинов, 2006 и др.). Эти животные освоили перемещение в трехмерном пространстве лесного полога и поэтому могут служить подходящими модельными объектами для построения гипотезы о становлении активного полета. Наиболее генерализованным типом локомоции в когорте Archonta обладают тупайи – мелкие насекомоядные зверьки, живущие преимущественно на деревьях и часто спускающиеся на землю. Для шерстокрылов характерно перемещение по вертикальным стволам и ветвям в кронах деревьев, но наиболее специфической их особенностью является способность к планирующему полету. Хотя костно-мышечная система рукокрылых изучена сравнительно не-

плохо, аналогичные работы по шерстокрылам и тупайям по своей полноте и детальности в этом плане значительно отстают (Le Gros Clark, 1926; Grasse, 1955; Jenkins, 1974; George, 1977; Sargis, 2001, 2002, 2004). Поэтому понятно, что в литературе практически отсутствует сравнительный морфо-функциональный анализ локомоторного аппарата представителей этих трех отрядов.

Любые рассуждения об истории становления активного полета окажутся поверхностными и непоследовательными до заполнения очевидных “пустот” в знаниях о морфо-функциональных особенностях локомоторного аппарата тупай и шерстокрылов и последующего сравнительного анализа. В предлагаемой работе мы ограничились лишь изучением передних конечностей, преобразования которых являются ключевыми при становлении активного полета. Безусловно, полнота картины требует характеристики и задних конечностей. Это станет предметом наших дальнейших исследований.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для сравнительного морфо-функционального анализа использованы коллекционные спирто-

вые материалы, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ (ЗММУ) и Музее биоразнообразия им. Раффлза (Raffles Museum of Biodiversity Research, Department of Biological Sciences, Faculty of Science, National University of Singapore).

Для изучения мускулатуры были отпрепарированы следующие животные: 1 экз. *Tupaia beccangeri* (Scandentia: Tupaaidae), 2 экз. двух видов шерстокрылов: *Cynocephalus volans*, *Cynocephalus variegatus* (Dermoptera: Cynocephalidae) и 6 экз. 4 видов рукокрылых обоих подотрядов: *Cynopterus sphinx*, *Rousettus aegyptiacus*, *Rhinolophus ferrumequinum* и *Hipposideros larvatus* (Chiroptera: Pteropodidae, Rhinolophidae, Hipposideridae). Список исследованных экземпляров приводится в таблице.

После удаления мускулатуры изготавливали синдесмологические препараты (скелет со связками). Для описания положения и подвижности ключицы были также частично отпрепарированы 3 экз. шерстокрылов (*Cynocephalus variegatus*) в Музее биоразнообразия им. Раффлза.

Кроме того, мы использовали скелеты следующих видов рукокрылых: *Pteropus lylei*, *Pteropus tonganus*, *Cynopterus sphinx*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rh. borneensis*, *Hipposideros armiger*, *Myotis blythii*, а также один скелет шерстокрыла (*Cynocephalus* sp.) и один скелет тупайи (*Tupaia beccangeri*).

Для морфо-функционального анализа был использован свежий труп шерстокрыла, предоставленный Музеем биоразнообразия им. Раффлза.

При описании мышц мы пользовались преимущественно номенклатурой, приведенной Гуртовым и Дзержинским для крысы и норки (Гуртова, Дзержинский, 1992). Для мышц, которые отсутствуют у этих животных, мы пользовались терминологией, предложенной Норберг для египетской летучей собаки (*Rousettus aegyptiacus*) (Norberg, 1972).

Для выявления особенностей локомоции мы использовали видеоматериалы, полученные из разных источников. Основные локомоторные стадии оценивались визуально, без количественного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Морфо-функциональные особенности плечевого пояса

Морфо-функциональный анализ локомоторной мускулатуры и скелета плечевого пояса и передних конечностей шерстокрылов и рукокрылых показал, что у этих животных произошел ряд существенных перестроек по сравнению с типичной для млекопитающих парасагиттальной трехзвенной z-образной конечностью (Кузнецов, 1999), характерной и для тупайи (рис. 2а).

В плечевом поясе возможны два типа подвижности: повороты лопатки относительно ключицы в акромиально-ключичном сочленении и сопряженные движения лопатки и ключицы относительно осевого скелета за счет подвижности в грудино-ключичном суставе.

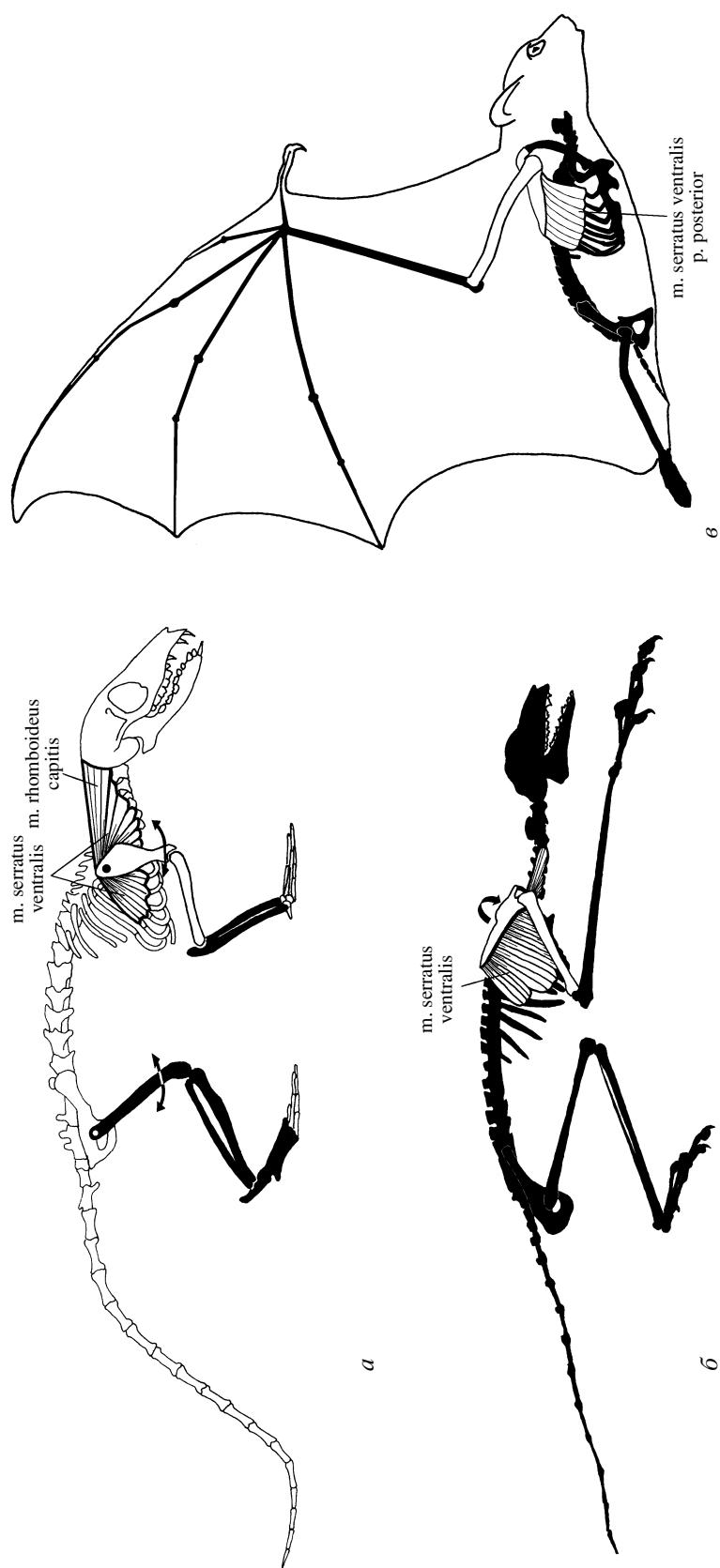
У туайи, обладающей парасагиттальной трехзвенной конечностью, лопатка качается в парасагиттальной плоскости относительно дорсо-каудального угла, подобно бедру в тазобедренном суставе (рис. 2а). У шерстокрылов лопатка имеет принципиально иной тип подвижности. Она может поворачиваться на небольшой угол вокруг оси, проходящей через акромиально-ключичное сочленение и дорсо-каудальный угол (рис. 1б). Кроме того, она может двигаться вдоль поверхности грудной клетки по дуге, радиус которой задан ключицей. При этом в крайнем верхнем положении лопатка располагается фронтально, а в крайнем нижнем почти парасагиттально. В то же время, не исключены движения лопатки назад и вперед вдоль тела. У рукокрылых способность лопатки вращаться вокруг оси, проходящей через дорсо-каудальный угол и акромиально-ключичное сочленение, выражена гораздо ярче, чем у шерстокрыла (рис. 1б). Но движения лопатки по дуге с поворотом ключицы относительно грудины в грудино-ключичном суставе сильно ограничены из-за особенностей последнего (см. ниже описание сустава).

Таким образом, лопатка у млекопитающих с трехзвенной z-образной парасагиттальной конечностью движется в парасагиттальной плоскости, тогда как у шерстокрылов и рукокрылых подвижность лопатки наблюдается в основном в поперечной плоскости.

Выявленная подвижность элементов плечевого пояса у шерстокрылов и рукокрылых обусловлена целым рядом специфических морфологических особенностей.

Во всех трех группах лопатка соединена с осевым скелетом посредством ключицы. Однако характер соединения ключицы с грудной существенным образом отличается, что в значительной мере обуславливает своеобразие движений элементов плечевого пояса. Так, у тупайи в грудино-ключичном сочленении существует связка, соединяющая проксимальную головку ключицы с медиальной частью краиального края крыловидного отростка грудины. Эта связка своей длиной ограничивает удаление проксимальной головки ключицы от грудины, но допускает широкий диапазон подвижности.

У шерстокрылов суставная поверхность для головки ключицы, представляющая собой выемку с гладкой поверхностью, располагается латеральнее развитого краиального отростка рукоятки грудины. Соединение осуществляется по-



**Рис. 2.** Схематическое изображение скелета, вид сбоку: *a* – тупайя, стрелки указывают направления качательных движений первых звена трехзвенных Z-образных конечностей; *б* – шерстокрыл, стрелка указывает возможные движения лопатки; *в* – крылан.

средством двух широких связок (рис. 1 $\sigma$ ). Первая, *наружная*, соединяет внутреннюю поверхность специфичного для шерстокрыла края отростка рукоятки грудины с наружным краем нижней поверхности проксимальной головки ключицы. Вторая, *внутренняя*, соединяет внутренний край края грудины с внутренней стороной проксимальной головки ключицы. Вышеописанные связки препятствуют удалению головки ключицы от грудины, но позволяют ключице двигаться, описывая конус с вершиной в области грудино-ключичного сустава.

У рукокрылых в суставе присутствуют две хорошо развитые связки, резко ограничивающие подвижность ключицы (рис. 1 $\sigma$ ). Одна из них, *медиальная грудино-ключичная связка*, соединяет медиальный край проксимальной головки ключицы с передним краем рукоятки грудины. Другая, *латеральная связка*, в отличие от медиальной, находится на противоположной, латеральной стороне сустава. Она соединяет края суставных поверхностей грудины и ключицы. Расположение этих коротких связок практически исключает размыкание суставных поверхностей, которые у рукокрылых заметно уплощены. Таким образом, остается возможность лишь для обусловленного формой сустава небольшого поворота ключицы вокруг ее продольной оси.

Существенным изменениям характера подвижности лопатки у шерстокрылов и рукокрылых соответствуют специфические особенности мускулатуры плечевого пояса. Для большинства млекопитающих, в том числе и для тупайи, характерно крепление некоторых мышц плечевого пояса к основанию черепа (рис. 3 $a$ , 3 $\sigma$ ). У шерстокрылов и рукокрылых ромбовидная мышца утратила связь с черепом из-за редукции ее шейной (*m. rhomboideus cervicis*) и головной (*m. rhomboideus capitis*) порций (рис. 3 $d$ , 3 $e$ ), а акромио-трапециевидная мышца (*m. acromiotrapezius*) крепится только к позвонкам грудного отдела и не заходит на шейный отдел и череп (рис. 3 $b$ , 3 $v$ ). У рукокрылых, кроме того, смещается точка проксимального крепления поднимателей лопатки (*mm. levator scapulae dorsalis et ventralis*) с атланта на последние шейные позвонки.

Ковтун (1978) объясняет перестройки ромбовидных и трапециевидных мышц у рукокрылых необходимостью автономизации движений головы и шеи от движений лопатки и крыла. Автор не поясняет, почему голова рукокрылых должна быть более автономна от плечевого пояса, чем голова других млекопитающих.

Подробно изучив различные аспекты локомоции шерстокрылов и рукокрылых, мы пришли к выводу, что ключевую роль в вышеописанных перестройках играет не потребность разрушения

связи плечевого пояса с головой, а потеря необходимости в мышцах, обеспечивающих протракцию лопатки.

Акромио-трапециевидная мышца иентральный подниматель лопатки у тупайи участвуют в поворотах лопатки относительно дорсо-каудального угла (тянут гленоидную область к голове). Поскольку у шерстокрылов и рукокрылых меняется тип подвижности лопатки (рис. 2 $b$ , 2 $v$ ), шейные и головные части акромио-трапециевидной мышцы теряют эту функцию и, вероятно, постепенно редуцируются.

Аналогичным образом, в связи с изменением характера движений элементов плечевого пояса, мы объясняем редукцию шейной и головной порций ромбовидной мышцы. У тупайи зубчатые мышцы туловища и шеи (*m. serratus ventralis thoracis* и *m. serratus ventralis cervicis*) совместно с ромбовидными мышцами головы и шеи образуют мышечный веер, волокна которого сходятся в области дорсо-каудального угла лопатки (рис. 2 $a$ ). При беге животного вершина этого веера-треугольника практически не смещается относительно поверхности грудной клетки, что обуславливает способность лопатки качаться в парасагиттальной плоскости. У шерстокрылов *m. serratus ventralis thoracis* не образует веера, его волокна крепятся вдоль всего медиального края лопатки (рис. 2 $b$ , 1 $v$ ); у рукокрылых же эта мышца вообще перемещается на ее латеральный край (рис. 2 $v$ , 1 $b$ ). Такое расположение мышц связано с отмеченной выше способностью лопатки поворачиваться вокруг оси, проходящей через ее дорсо-каудальный угол и акромиально-ключичное сочленение. Головная и шейная порции ромбовидной мышцы под эти движения не "подстроились" и поэтому редуцировались.

У рукокрылых редукция протракторов лопатки заходит дальше, чем у шерстокрыла. Проксимальное основание дорсального поднимателя лопатки с атланта перемещается на последние шейные позвонки, а вентральный подниматель у многих видов полностью редуцируется.

Целый ряд ключевых особенностей плечевого пояса шерстокрылов и рукокрылых связан со спецификой "подвешивания" тела к плечевому поясу. Ранее это обстоятельство в литературе не обсуждалось. У квадрупедальных млекопитающих (например, у тупайи), передвигающихся по земле, тело располагается между вертикально ориентированными лопатками. Оно подвешено к дорсо-куадальным углам лопаток при помощи вентральных зубчатых мышц, начинающихся многочисленными зубцами на поверхности ребер и оканчивающимися вдоль медиальных краев лопаток. У шерстокрыла при планировании, "прописающее" вниз тело подвешено к медиальным краям горизонтально расположенных лопаток

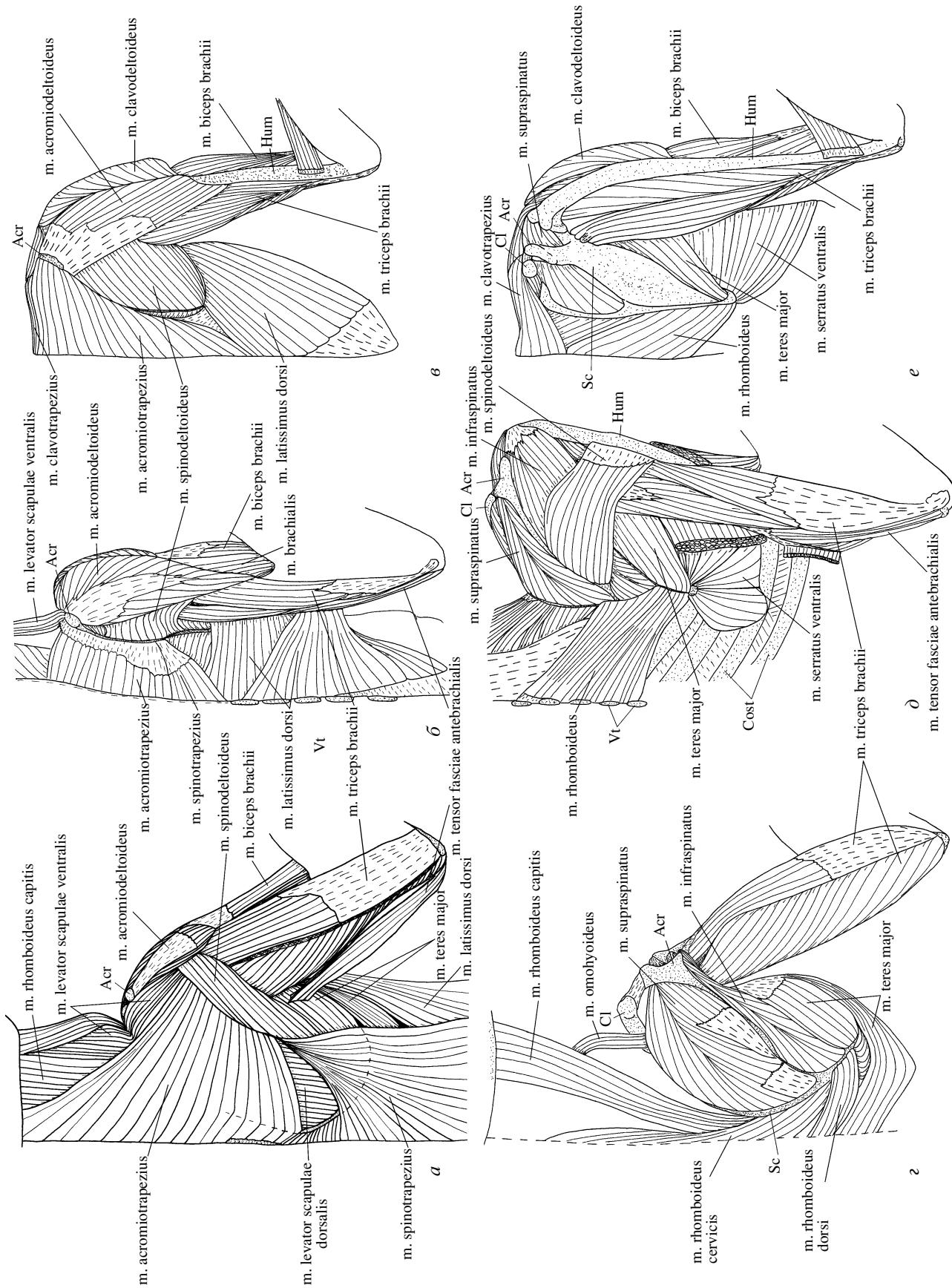
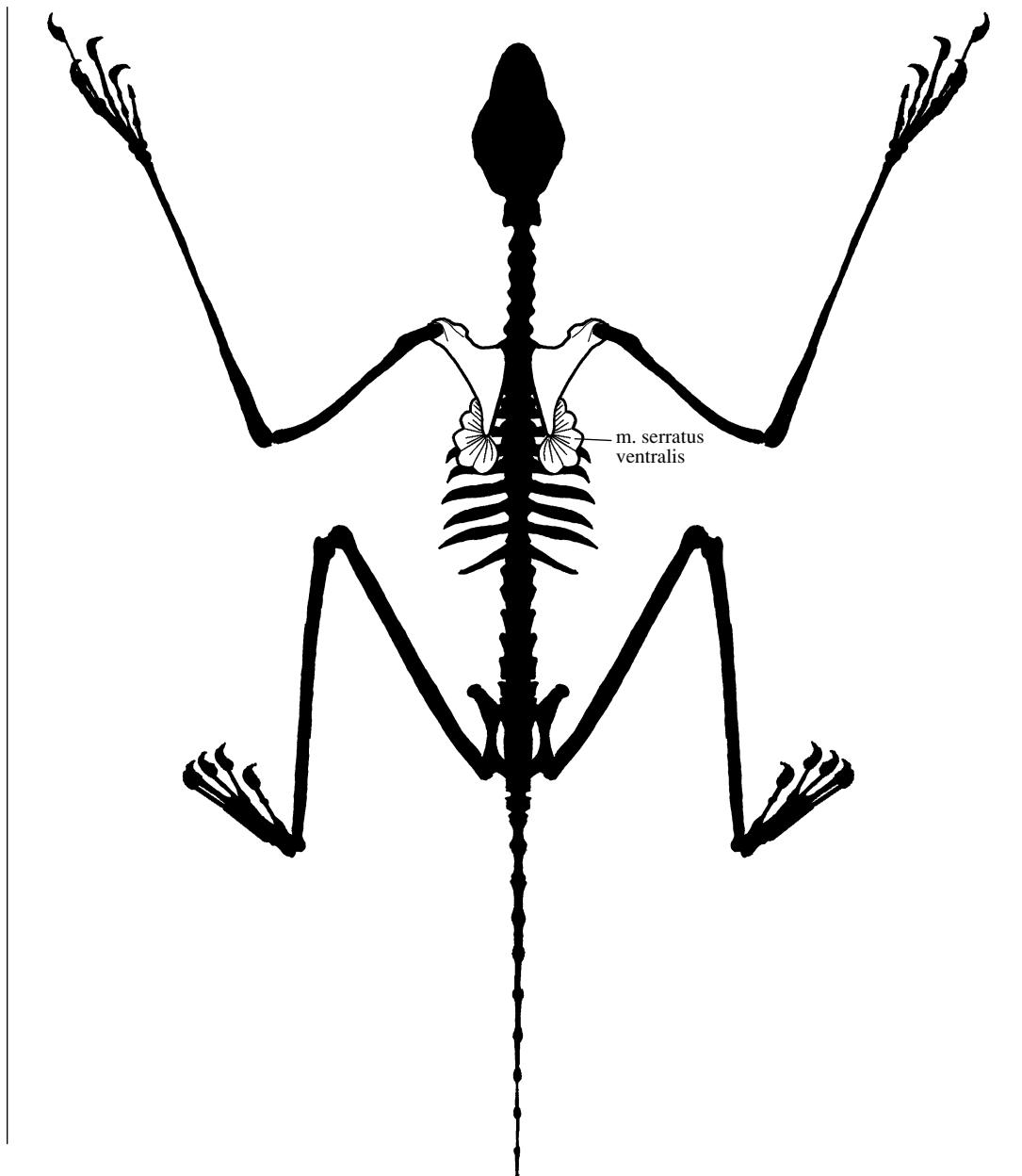


Рис. 3. Стадии препаратовки плечевого пояса: *a*, *g* – тупайя;  $\delta$ ,  $\theta$  – пещерокрыл; *e*,  $\vartheta$  – крылан. Остальные обозначения как на рис. 1.



**Рис. 4.** Схематическое изображение скелета шерстокрыла, распластанного на стволе.

вентральными зубчатыми мышцами. При движении же по вертикальным поверхностям, которое составляет важнейшую часть локомоции шерстокрылов, тело под действием силы тяжести “привисает” каудально (рис. 4). Когда когти закрепляют конечности на субстрате, а мускулатура конечностей фиксирует углы в локтевом и плечевом суставах, противодействуя силе тяжести, специфично для шерстокрылов хорошо развитая задняя часть вентральной зубчатой мышцы подвешивает тело к лопаткам.

В полете у рукокрылых тело подвешено под горизонтально расположенными лопатками. При

этом опора на воздух осуществляется преимущественно той частью перепонки, которая связана с передними конечностями. Задняя часть тела удерживается от “провисания” благодаря ромбовидным, зубчатым и трапециевидным мышцам, которые крепятся вдоль краев специфично удлиненных лопаток. Трапециевидные и ромбовидный мускулы крепятся вдоль медиального края, а вентральный зубчатый – вдоль латерального края лопатки (рис. 2в). У рукокрылых вентральная зубчатая мышца лишена шейной порции, однако представлена двумя частями – передней и задней (pars anterior et posterior). Передняя часть

располагается характерным для млекопитающих образом: начинается на первом – втором ребрах и оканчивается на медиальном краю лопатки. Задняя же часть перемещается с медиального на латеральный край лопатки (начинается на ребрах и рукоятке грудины и оканчивается вдоль всего латерального края лопатки)<sup>1</sup>. Если бы все мышцы, подвешивающие тело рукокрылых, крепились только на медиальном крае, то под действием силы тяжести лопатка пассивно проворачивалась бы латеральным краем вверх (акромиально-ключичный сустав не исключает подобной подвижности).

Специфичной для рукокрылых является ключично-трапециевидная мышца (*m. clavotrapezius*), отсутствующая у шерстокрылов и тупай. Она начинается на 5–7 шейных позвонках, а оканчивается на дистальной трети ключицы. Такое положение позволяет ключично-трапециевидной мышце контролировать латеральное отклонение краинального конца ключицы, возникающее при опускании крыла. Вероятно, своим появлением этот мускул обязан расположению дистального крепления акромио-трапециевидного мускула, обеспечивающего подвешивание тела к медиальному краю лопатки.

Исследователи рукокрылых традиционно уделяли большое внимание значительному развитию грудной мышцы (*m. pectoralis*) – главного опускателя крыла. В строении этой мышцы обращает на себя внимание отсутствие характерных для млекопитающих поверхностной и глубокой порций (*pars superficialis et profundus*). Вместо этого у рукокрылых принято выделять переднюю и заднюю порции (*pars anterior et posterior*). Следует отметить, что у шерстокрыла намечается тенденция усиления этой мышцы, она заметно толще, чем у тупайи. Ее увеличение легко объяснить необходимостью силового приведения (аддукции) конечностей при обхватывании стволов во время перемещения по ним. Кроме того, эта мышца активно удерживает передние конечности в горизонтальной плоскости при планировании.

### **Морфо-функциональные особенности свободной конечности**

В строении свободной конечности у исследованных животных также обращает на себя внимание ряд различий.

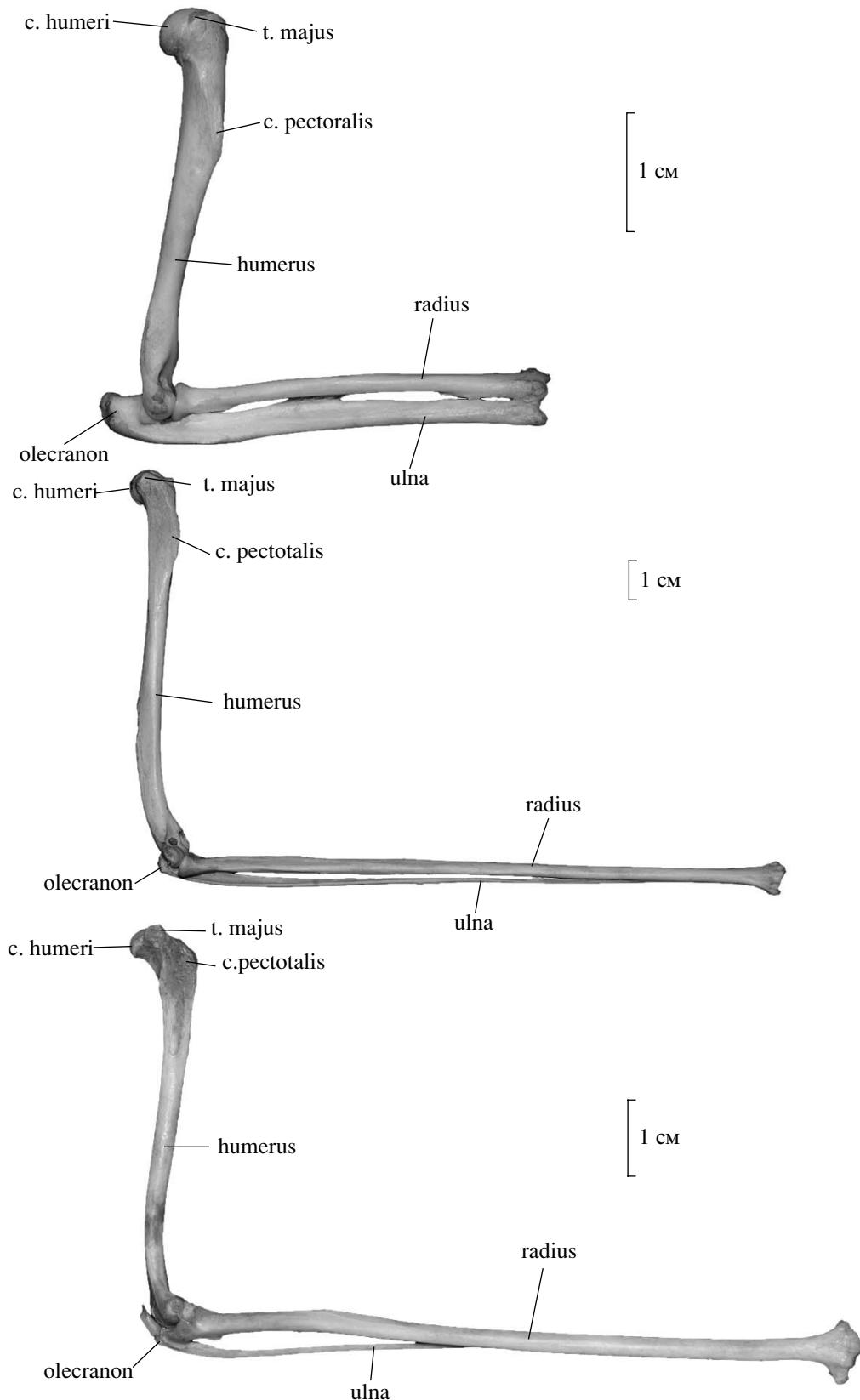
В строении плечевой кости необходимо отметить, что у тупайи очень слабо выражены пект-

ральный гребень, большой и малый бугры (рис. 5а). У шерстокрылов они развиты лучше (рис. 5б) и максимальных относительных размеров достигают у рукокрылых (рис. 5в). Это объясняется различной степенью ротации плеча: очень высокая у рукокрылых, в некоторой степени присутствует у шерстокрыла и почти отсутствует у тупайи. У рукокрылых пекторальный гребень также является местом крепления основного опускателя крыла (грудной мышцы).

У шерстокрылов и рукокрылых плоскость подвижности плеча принципиально отлична от таковой у тупайи. Если у тупайи при локомоции плечо движется в парасагиттальной плоскости, то у шерстокрылов при перемещении по вертикальным стволам оно в значительной степени отведено латерально, а при планировании располагается во фронтальной плоскости. Более того, как показывают фото- и видеоматериалы, при отталкивании животного от ствола перед планированием передние конечности оказываются вытянуты назад вдоль тела. Затем плечо начинает двигаться вперед и вверх, так что локтевой сустав описывает дугу, в верхней точке которой он оказывается выше спины. У рукокрылых в полете плечо движется вертикально в поперечной плоскости. При этом в верхнем положении крыла локтевой сустав оказывается значительно выше позвоночника. При передвижении по субстрату плечо, как и у шерстокрылов, отведено латерально.

В строении предплечья в первую очередь обращает на себя внимание степень развития локтевой кости. У тупайи она развита несколько лучше лучевой; обе кости участвуют в формировании лучезапястного сустава паритетно (рис. 5а). В локтевом суставе наблюдается значительная ротационная подвижность. Локтевая и лучевая кости соединены скользят по сочленовной поверхности дистальной головки плечевой кости. Взаимная подвижность костей предплечья очень незначительная, хотя и присутствует. На ее наличие указывает квадратный пронатор (*m. pronator quadratus*), смещающий лучевую кость относительно локтевой. В итоге пронация кисти может составить примерно 90°, ее обеспечивают пронация локтевой и лучевой костей относительно плеча и пронация кисти совместно с лучевой костью относительно локтевой. Это позволяет зверьку при беге обхватывать ветки с боков, а также передвигаться по земле и толстым стволам. У шерстокрыла локтевая кость существенно слабее и в формировании лучезапястного сустава практически не участвует (рис. 5б). Локтевой сустав образован тремя костями. От латерального надмыщелка дистальной головки плечевой кости к внутренней стороне проксимальной головки лучевой кости тянется широкая связка – латеральная (рис. 6а). Эта связка ограничивает пронацию в локтевом суставе, однако допускает супинацию.

<sup>1</sup> Интересно отметить, что рукокрылые, возможно, прошли в своей морфологической эволюции стадию, когда задняя порция вентральной зубчатой мышцы начиналась на каудальном углу лопатки (как у шерстокрыла). Такое положение является промежуточным между рукокрылыми и квадрупедальными млекопитающими, и, как сказано выше, дает преимущество при перемещении животного по вертикальным поверхностям.



**Рис. 5.** Плечо и предплечье: а – тупайя, б – шерстокрыл, в – крылан; с. humeri – головка плеча, с. pectoralis – пекторальный гребень, humerus – плечевая кость, olecranon – локтевой отросток, radius – лучевая кость, t. majus – большой бугор, ulna – локтевая кость.

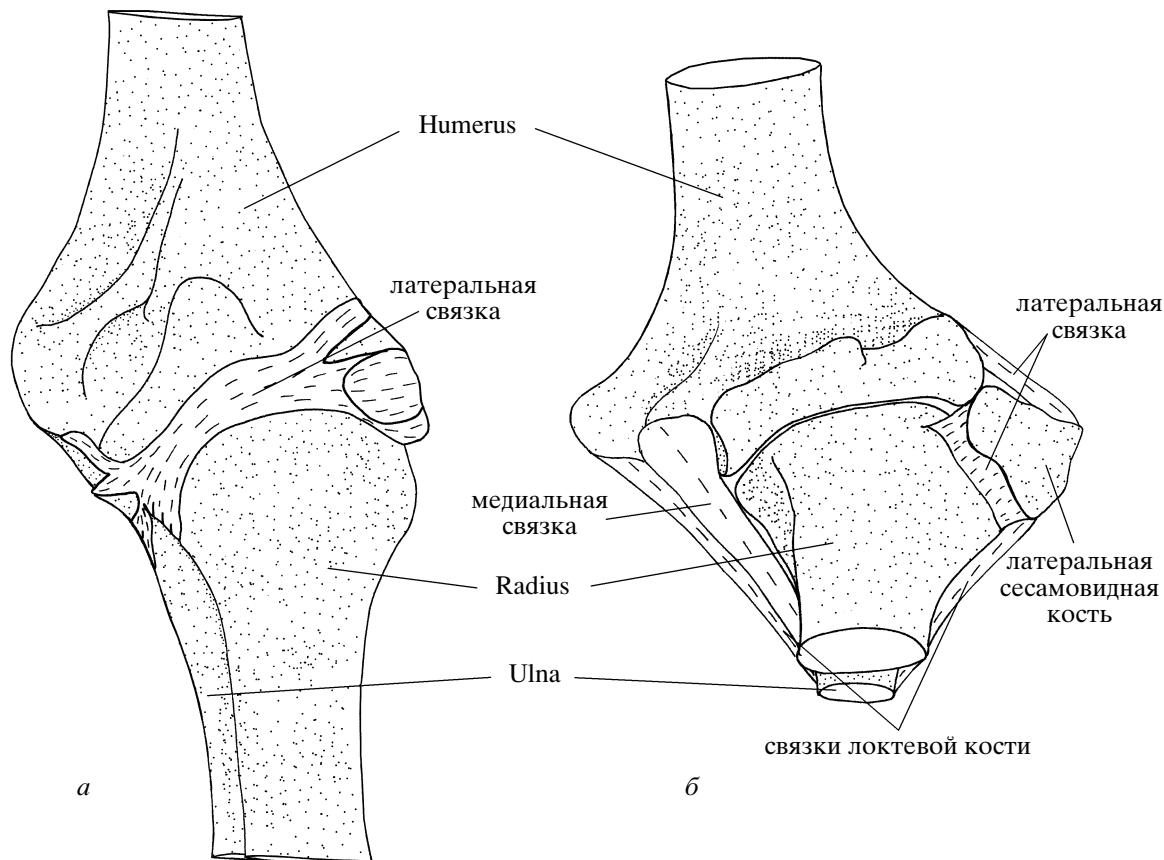
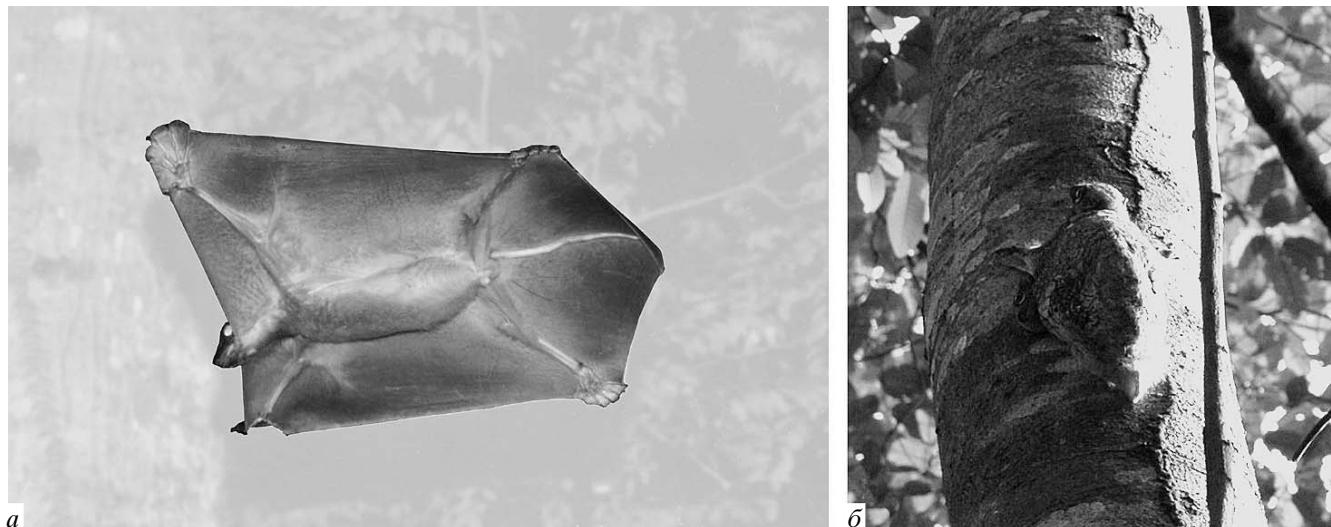


Рис. 6. Строение локтевого сустава (левого): *a* – шерстокрыл; *б* – крылан.

Супинация возможна примерно на  $30^\circ$ , после чего локтевая кость упирается в выступ на сочленовой поверхности плеча. У рукокрылых локтевая кость практически полностью редуцирована и прирастает к лучевой примерно в конце первой трети предплечья (рис. 5 $\sigma$ ). В формировании локтевого сустава она практически не участвует. Локтевой отросток локтевой кости подвешен на связках к медиальному надмыщелку плеча и к латеральной сесамовидной кости (рис. 6 $\sigma$ ). Это крупная кость, сформировавшаяся в латеральной связке, соединяющей латеральные поверхности дистальной головки плечевой и проксимальной головки лучевой костей, лежит над суставной щелью. Медиальный край дистальной головки плеча соединен с дорсо-медиальной поверхностью проксимальной головки лучевой кости медиальной связкой. Эта связка полностью ограничивает пронацию, накручиваясь на лучевую кость, допуская при этом некоторую супинацию.

В вышеописанном ряду мы наблюдаем постепенную утрату двойственности предплечья. Считается, что редукция одной из костей является индикатором снижения ротационной подвижности предплечья, например, укопытных. Однако у тупай локтевая и лучевая кости поворачиваются

преимущественно сопряженно, таким образом, что их срастание, при сохранении конфигурации локтевого сустава, не приведет к заметному снижению ротационной подвижности предплечья. Предплечье тупай можно считать архаичным по отношению к более прогрессивному его состоянию у млекопитающих с блоковидным локтевым суставом. У шерстокрылов и рукокрылых мы наблюдаем свойственную многим млекопитающим утрату двойственности предплечья, которая к тому же сопровождается значительным снижением ротационной подвижности, вызванным адаптацией этих животных к перемещению в воздухе. Дело в том, что при движении крыла вниз сила сопротивления воздуха, приложенная к перепонке позади предплечья, имеет тенденцию пронировать предплечье и кисть. Этой силе могли бы противодействовать мышцы сустава, однако их наличие утяжелило бы дистальные отделы крыла, что ухудшило бы аэродинамические качества летательного аппарата. У рукокрылых проблема противодействия силам, пронирующим дистальную часть крыла, решена за счет механического блокирования в локтевом суставе. Незначительная возможность супинации предплечья при этом сохраняется. У шерстокрылов ограничение прона-



**Рис. 7.** Шерстокрыл: *а* – планирующий, демонстрирует участие пальцев передних и задних конечностей в управлении перепонкой (фото Н. Лима, с изменениями); *б* – сидящий на стволе, типичное положение (фото Е. Яхонтова).

ции предплечья позволяет противостоять парашютирующему эффекту натянутой при планировании перепонки.

Кисть тупайи представляет собой типичную пятиталую конечность квадрупедального млекопитающего, перемещающегося как по вертикальным, так и по горизонтальным поверхностям. Кисть снабжена развитой системой коротких мышц, обслуживающих все пальцы. У шерстокрыла удлинение пальцев, между которыми натянута летательная перепонка, а также упрощение системы коротких мышц, обслуживающих первый–пятый пальцы, свидетельствует о снижении манипуляторных возможностей кисти. На этом фоне у шерстокрыла наблюдается усиление и усложнение системы длинных сгибателей пальцев. В отличие от тупайи, у него присутствуют добавочный сгибатель третьего – пятого пальцев (*m. flexor digitorum accessorius*) и дополнительное сухожилие поверхностного сгибателя пальцев (*m. flexor digitorum superficialis*), обслуживающее пятый палец. Специфическими особенностями обладает и глубокий сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum profundus*) шерстокрыла. У тупайи дистальные сухожилия этого сгибателя на уровне запястья объединены в общую пластину. У шерстокрыла же эти толстые сухожилия соединены относительно тонким апоневрозом, который оставляет им возможность для небольшой взаимной подвижности. Следовательно, в отличие от тупайи, у шерстокрылов отдельные сухожилия этого сгибателя могут передавать усилия независимо друг от друга. Кроме того глубокий сгибатель пальцев использует эффективные рычаги, образованные благодаря тому, что его конечные сухожилия крепятся к нижнему краю специфично высоких оснований

когтей, что значительно удаляет точку приложения силы от центра когтевого сустава. Такой же механизм использования эффективных рычагов характерен и для общего разгибателя пальцев (*m. extensor digitorum communis*), конечные сухожилия которого крепятся на дорсальной стороне высоких оснований когтей.

Хотя усиление длинных сгибателей пальцев шерстокрыла связано, на наш взгляд, в первую очередь с адаптацией к надежному закреплению животного на субстрате, оно также позволяет эффективно противостоять силам, пассивно переразгибающим пальцы при планировании. Независимость сухожилий глубокого сгибателя шерстокрыла допускает как широкий диапазон индивидуального подстраивания каждого когтя длинных пальцев под особенности субстрата, так и “виртуозное” управление натянутой между пальцами перепонкой. Последнее можно отметить на фотографиях планирующих животных (рис. 7а). Большие рычаги разгибателя пальцев позволяют “заякоренным” когтям своевременно отцепляться от поверхности при беге и прыжках.

Перестройки, затронувшие кисть рукокрылых, существенно глубже. В результате преобразований второй – пятый пальцы теряют как манипуляторные способности, так и способность служить опорой при наземной локомоции. Пальцы практически лишены коротких мышц, за исключением 2–3 межкостных, которые помогают регулировать расстояние между растопыренными пальцами. Кроме того, сохраняются три мышцы первого пальца, который играет важную роль в локомоции по твердым субстратам и часто используется для манипуляций с кормом. Потребность в облегчении дистальных отделов машуще-

го крыла, сопряженная со сведением функций пальцев к управлению летательной перепонкой, привела к значительной редукции всех возможных мышц, включая дополнительные длинные сгибатели и разгибатели. Противодействие переразгибанию при взмахе вниз в кисти рукокрылых обеспечивает сложная конфигурация точно пригнанных друг к другу костей запястья и пясти в пястно-запястном суставе, ограничивающая подвижность в направлении разгибания кисти. Помимо противодействия механизмам переразгибания рассматривается в работе Богана (Vaughan, 1959).

В качестве итога морфо-функционального анализа следует подчеркнуть, что ключевые особенности строения плечевого пояса и конечностей шерстокрылых и рукокрылых, в первую очередь, связаны со спецификой локомоции этих животных, требующей латерального разведения конечностей. В связи с этим у шерстокрылых и рукокрылых, в отличие от тупай, лопатки переместились на спинную сторону тела и заняли горизонтальное положение, существенно изменился характер их подвижности. Эти ключевые особенности позволили дать морфо-функциональное объяснение целому ряду специфических деталей строения плечевого пояса и конечностей у шерстокрылых и рукокрылых.

### **Возможные пути эволюции при формировании полета**

Выявленные морфо-функциональные особенности плечевого пояса и свободных конечностей тупай, шерстокрылых и рукокрылых позволяют сформулировать гипотетический эволюционный сценарий одного из возможных путей перехода млекопитающих от квадрупедального перемещения по твердому субстрату к активному полету.

Главные события в этом сценарии, как было показано выше, должны быть связаны со сменой локомоторных адаптаций, сопровождавшейся переходом работы конечностей из парасагиттальной плоскости во фронтальную. На наш взгляд, именно шерстокрылы дают одну из правдоподобных подсказок к пониманию эколого-морфологических событий, открывших путь к появлению активного полета.

В отличие от млекопитающих, вынужденных время от времени карабкаться по стволам в кроны, чтобы далее перемещаться, главным образом, по ветвям, для шерстокрылых подъем по стволам относительно большого диаметра является совершенно неотъемлемой специализированной частью локомоции, при которой подъемы чередуются с планированием с неизбежной потерей высоты (Lim, 2007). Именно с этим обстоятельством связаны рассмотренные выше ключевые

морфо-функциональные перестройки, обеспечивающие переориентацию передних конечностей из парасагиттальной плоскости во фронтальную. Распластавшись на вертикальной поверхности, шерстокрыл закрепляется на ней с помощью крупных крючковатых когтей, венчающих длинные пальцы передних лап. При этом толчковые задние лапы остаются под телом и обеспечивают прыжки вдоль ствола, отталкивание перед планированием и участвуют в амортизации при посадке.

Такая специализация постепенно практически исключила из арсенала двигательной активности этих животных наземную локомоцию и перемещение по горизонтальным ветвям с размещением центра тяжести выше опоры. Возможно, именно способность к латеральному разведению конечностей, открыла для них широкие перспективы для специализации к планированию. В результате шерстокрылы приобрели самую большую среди млекопитающих относительную площадь летательной перепонки и могут, планируя, преодолевать расстояния более 130 м (Nowak, 1999).

Вероятно, стволы деревьев исходно были для шерстокрылых не только составной частью маршрутов передвижения, но и труднодоступным для хищников местом, где животное проводило неактивную часть суточного цикла. Она приходилась и приходится на дневное время. В связи с этим вполне понятно первичное камуфляжное значение появляющихся складок кожи, окантовывающих тело животного. Аналогичные приемы маскировки нередко возникали среди позвоночных, проводящих значительную часть времени распластавшись на коре деревьев. У шерстокрылов маскировочным эффектом обладает не только рельеф складки, "скрадывающий" контуры тела, но и ее рисунок, состоящий из серовато-бурового фона с яркими белыми разводами, имитирующими пятна солнечного света (рис. 7б). Таким образом, животное воспринимается наблюдателем как естественный нарост на стволе. Последующий отбор, направленный на увеличение площади складки, превратил ее в эффективную несущую поверхность в аппарате планирования, хотя маскировочная функция перепонки и сегодня играет в жизни шерстокрылых существенную роль.

Можно предположить, что у предков рукокрылых переход передних конечностей из парасагиттальной плоскости во фронтальную, сопровождающийся отмеченными выше кардинальными морфо-функциональными преобразованиями, мог быть связан с экологическими условиями, в определенной мере аналогичными тем, в которых живут шерстокрылы. Имеется в виду, что для относительно мелких предков летучих мышей такую же поверхность для распластывания и лазания, как стволы для шерстокрылых, представляли скелетные ветви крон деревьев. Это

могло привести к появлению способности располагать конечности во фронтальной плоскости, что является необходимым ключевым преобразованием, открывшим предкам рукокрылых перспективы для адаптаций, связанных с полетом.

Находясь в окружении ветвей, предки летучих мышей могли использовать когти длинных пальцев для своего рода брахиации, предусматривающей высокую степень свободы передних конечностей, допускающей даже их значительное сведение за спиной. Среди современных рукокрылых более 150 видов (все представители подотряда *Megachiroptera*) имеют коготь и на втором пальце, включенном в летательную перепонку. Эти когти активно используются, например, фруктоядными крыланами при перемещении в кронах во время сбора плодов.

Кажется вполне логичным предположить, что исходно возникшие складки, могли и у предков летучих мышей иметь такое же маскировочное значение, как и у шерстокрылов. Перепонки, возникшие между передними пальцами, находясь на конце длинных конечностей, могли стать очень эффективными рулями, управляющими телом либо во время свободного падения, либо при прыжках, которые животные использовали для преодоления пустот между кронами, столь характерных для архитектуры верхних ярусов тропического леса. При наличии латерально разведенных, длинных, наделенных высокой свободой движений передних конечностей, заключенных впоследствии в сплошную кожную складку, остался всего лишь один шаг до становления активного полета. При этом основная роль в локомоции постепенно переходила к передним конечностям, одновременно делая их все менее и менее пригодными для локомоции по твердым субстратам. Очень выразительно иллюстрирует одну из последних стадий становления современного облика рукокрылых недавно описанная летучая мышь из раннего эоценена *Onychonycteris* (Simmons et al., 2008). По всем морфологическим особенностям эта примитивная летучая мышь уже использовала активный полет, при котором взмахи крыльев чередовались с планированием. Задние конечности были еще относительно длинными. Вероятно, эти животные еще были способны использовать все конечности при передвижении в кронах. Замечательно то обстоятельство, что у *Onychonycteris* все пальцы передних конечностей были снабжены хорошо развитыми когтями, особенно крупными на I–III пальцах. Цитируемые авторы приходят к выводу, что когти на III–V пальцах у летучих мышей исчезли значительно позже перехода к активному полету. Точно так же, по их мнению, значительно позже появилась эхолокация, уменьшилась вместе с укорочением задних конечностей и хвоста площадь уропатагиума, который играл важную роль при планирующем по-

лете, преимущественно использовавшимся примитивными летучими мышами.

Участие задних конечностей у современных летучих мышей практически свелось лишь к выполнению роли каркаса для задней части перепонки и средства для подвешивания животного вниз головой. Однако первый палец передних конечностей у всех современных рукокрылых сохраняет следы адаптации к подвешиванию на ветвях и используется некоторыми современными рукокрылыми для этой цели.

Естественно, предложенный нами вариант сценария формирования полета еще очень далек от удовлетворительной полноты, но, на наш взгляд, он непротиворечиво и правдоподобно интерпретирует известные на сегодняшний день специфические морфо-функциональные особенности летательного аппарата шерстокрылов и рукокрылых в связи с историей становления их локомоции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные специализации рукокрылых и шерстокрылов являются результатом развития различных эволюционных линий. Однако общность некоторых особенностей конструкции плечевого пояса и постановки передних конечностей позволяют предполагать в историческом прошлом этих групп наличие схожих эволюционных этапов, связанных с перемещением по вертикальным стволам большого диаметра. Вызванная этим переориентация конечностей могла послужить преадаптацией к последующему освоению активного полета предками рукокрылых.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Российско-Вьетнамскому тропическому центру РАН, Зоологическому музею МГУ и Музею биоразнообразия им. Раффлза (Сингапур) за представление материалов, использованных в данной работе. Мы благодарны за помощь нашим коллегам, оказывавшим содействие на различных этапах работы: Ф. Я. Дзержинскому, А. Н. Кузнецовой, Е. Л. Яхонтову, Н. Лиму, И. А. Колмановскому, Е. Г. Потаповой и С. В. Крускопу.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-49575A) и проекта РНП (2.1.1.7167 “Биологическое разнообразие: структура, устойчивость, эволюция”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуртовой Н.Н., Дзержинский Ф.Я., 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы и млекопитающие. М.: Высшая школа. 414 с.

- Ковтун М.Ф.*, 1978. Аппарат локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 230 с.
- Кузнецов А.Н.*, 1999. Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод // Зоол. исследования. № 3. 94 с.
- Павлинов И.Я.*, 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 291 с.
- Панютин К.К.*, 1980. Происхождение полета рукокрылых // Рукокрылые. М.: Наука. С. 276–286.
- Попов И.Ю.*, 2003. Загадка теории эволюции – происхождение рукокрылых // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. СПб.: Ясный день. С. 158–175.
- Altringham J.D.*, 1998. Bats. Biology and behaviour. Oxford: Oxford Univ. Press. 262 p.
- Fenton M.B.*, 1984. Echolocation: implications for the ecology and evolution of bats // Quarterly Review of Biology. V. 59. P. 33–53.
- George R.M.*, 1977. The limb musculature of the Tupaiaidae // Primates. V. 18. № 1. P. 1–34.
- Grasse P.P.*, 1955. Ordre des Dermopteres // Traite de Zoologie. T. XVII. Fasc. 2. P. 1713–1728.
- Gunnell G.F., Simmons N.B.*, 2005. Fossil evidence and the origin of bats // J. Mamm. Evol. V. 12. № 1/2. P. 209–246.
- Hill J. E., Smith J.D.*, 1992. Bats, a natural history. Austin: Univ. of Texas Press. 243 p.
- Jenkins F.A.*, 1974. Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism // Primate locomotion. N.Y.: Academic Press. P. 85–116.
- Jepsen G.L.*, 1970. Bat origins and evolution // Biology of bats. V. 1. P. 1–64.
- Le Gros Clark W.E.*, 1926. On the anatomy of the pen-tailed tree-shrew (*Ptilocercus lowii*) // Proc. Zool. Soc. Lond. Part 3. P. 1179–1309.
- Lim N.*, 2007. Colugo. The flying lemur of South-east Asia. Singapor: Draco Publ. 78 p.
- Norberg U.M.*, 1972. Functional osteology and myology of the wing of the dog-faced bat *Rousettus aegyptiacus* (E. Geoffroy) (Mammalia, Chiroptera) // Z. Morph. Tiere. V. 73. № 1. P. 1–44. – 1985. Evolution of vertebrate flight: an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight // Am. Nat. V. 126. P. 303–327.
- Novacek M.J.*, 1986. The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals // Bul. Amer. Museum Nat. Hist. V. 183. № 1. P. 1–112.
- Nowak R.M.*, 1999. Walker's mammals of the world. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 1732 p.
- Padian K.*, 1985. The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates // Palaeontology. V. 28. Part 3. P. 413–433. – 1987. A comparative phylogenetic and functional approach to the origin of vertebrate flight // Recent advances in the study of bats. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 3–22.
- Pirlot P.*, 1977. Wing design and the origin of bats // Major Patterns in Vertebrate Evolution. P. 375–410.
- Rayner J.M.V.*, 1988. The evolution of vertebrate flight // Biol. J. Linn. Soc. V. 34. P. 269–287.
- Sargis E.J.*, 2001. The grasping behaviour, locomotion and substrate use of the tree-shrews *Tupaia minor* and *T. tana* (Mammalia, Scandentia) // J. Zool. Lond. V. 253. P. 485–490. – 2002. Functional morphology of the forelimbs of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications // J. Morphol. V. 253. P. 10–42. – 2004. New view on tree-shrews: the role of tupaiids in primate supraordinal relationships // Evol. Anthrop. V. 13. P. 56–66.
- Scholey K.*, 1986. The evolution of flight in bats // Bat flight-Fledermausflug. Biona. Report 5. P. 1–12.
- Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J., Gunnell G.F.*, 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // Nature. V. 451. № 14. P. 818–822.
- Speakman J.R.*, 1999. The evolution of flight and echolocation in pre-bats: an evaluation of the energetics of reach hunting // Acta chiropterologica. V. 1. № 1. P. 3–15.
- Vaughan T.A.*, 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus* // Univ. of Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. V. 12. № 1. P. 1–153. – 1966. Morphology and flight characteristics of Molossid bats // J. Mamm. V. 47. № 2. P. 249–260. – 1970. The muscular system // Biology of bats. V. 1. N.Y.–L.: Academic Press. P. 139–194.

## MORPHOFUNCTIONAL BACKGROUND OF FLIGHT ORIGIN IN MAMMALS

A. A. Panyutina, L. P. Korzun

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: myotis@mail.ru, korzoun@nm.ru

Key features of pectoral girdle and forelimbs in flying lemurs and bats are foremost associated with locomotion characteristics (requiring lateral moving of limbs apart) of these animals. Apart from tree-shrews, flying lemurs and bats scapula have been translocated to the dorsal side and are located in the horizontal position; their mobility pattern has been changed significantly. A new evolutionary ecomorphological scenario is proposed. The scenario describes a probable process of the continuous transformation of typical parasagittal forelimb of bat ancestor. In the course of this transformation, forelimb passes through stages of adaptation to moving of animals on tree trunks of large diameter and to in-canopy locomotion. Though bats and flying lemurs belong to different evolutionary branches, they have possibly passed through a similar evolutionary stage associated with the adaptation to locomotion on large vertical tree trunks on a way to modern specializations.