

КИНЕМАТИКА ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА РУКОКРЫЛЫХ

© 2011 г. А. А. Панютина, Л. П. Корзун, А. Н. Кузнецов

Представлено академиком Д.С. Павловым 22.04.2011 г.

Поступило 26.04.2011 г.

Движения дистальных отделов крыла рукокрылых доступны для наблюдения и изучены сравнительно неплохо [9, 10 и др.]. Напротив, движения элементов плечевого пояса скрыты от наблюдателя и труднодоступны для изучения. По этой причине существующие представления о работе плечевого пояса крайне несовершенны.

Одна из наиболее известных гипотетических схем движения крыла рукокрылых в полете была предложена в [6]. По всей видимости, она представляет собой компиляцию исследований Т. Вогана [7, 8 и др.] и собственных данных авторов. Согласно этой схеме (рис. 1) существенный вклад во взмахи крыла вносит сопряженное движение плечевого пояса и плечевой кости. Ключевым элементом этой модели является подвижность ключицы в поперечной плоскости с амплитудой более 60°: от почти вертикального положения ключицы в начале взмаха вниз до почти горизонтального – в конце. При этом лопатка, соединенная с ее дистальным концом, должна скользить по поверхности грудной клетки, описывая соответствующую дугу. По мнению авторов данной схемы, в верхнем положении крыла лопатка лежит горизонтально на спинной поверхности грудной клетки, а в нижнем – располагается сбоку от нее, занимая практически вертикальное (парасагитальное) положение. Впоследствии эти идеи были развиты М.Ф. Ковтуном [1] и др.

Однако обсуждаемая схема не опирается на реальный морфологический и экспериментальный материал и не содержит убедительных функциональных аргументов для объяснения предполагающихся движений. Кроме того, единственное существовавшее на момент ее разработки рентгенографическое исследование движений ключицы [5] авторами работы [6] не цитируется. Таким образом, на сегодняшний день целостная картина движения элементов плечевого пояса рукокрылых в полете, которая могла бы служить основой для понимания функциональных особенностей

их летательного аппарата, отсутствует. Данная работа направлена на заполнение этого пробела.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Строение суставов передней конечности описано по сухим скелетам девяти видов рукокрылых (*Cynopterus sphinx*, *Rousettus aegyptiacus*, *Pteropus lylei*, *Pteropus tonganus*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus borneensis*, *Hipposideros larvatus*, *Hipposideros armiger*, *Myotis blythi*). Подвижность суставов исследована на синдесмологических препаратах 4 видов (*C. sphinx*, *R. aegyptiacus*, *R. ferrumequinum* и *H. larvatus*) и свежих трупах 6 видов (*R. aegyptiacus*, *Myotis daubentonii*, *Myotis dasycneme*, *Plecotus auritus*, *Eptesicus nilsoni*, *Carollia perspicillata*). В общей сложности изучены представители пяти семейств из обоих подотрядов рукокрылых.

Реальная подвижность элементов плечевого пояса исследована с помощью рентгеноскопии полета египетской летучей собаки (*R. aegyptiacus*). Для съемок на шею животного надевали ошейник с поводком, который держали натянутым, чтобы крылан оставался в кадре.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Потенциально возможные движения плечевого пояса. Уже на начальных этапах морфофункционального анализа мы вынуждены были отказаться от схемы движений плечевого пояса рукокрылых, используемой в гипотезе Хилла и Смита [2–4]. Очевидно, что предполагавшийся поворот ключицы в поперечной плоскости (рис. 1) возможен лишь при наличии адаптаций грудино-ключичного сустава к движениям большой амплитуды. Изучив строение данного сустава, рельеф сочленовных поверхностей и их ориентацию, мы не обнаружили особенностей, указывающих на специализацию сустава в обеспечении такого рода движений. Сочленовные поверхности на грудине и ключице уплощены и имеют овальную форму. Более того, помимо тонкой соединительнотканной сумки, в суставе присутствуют две хорошо развитые связки, значительно ограничивающие подвижность ключи-

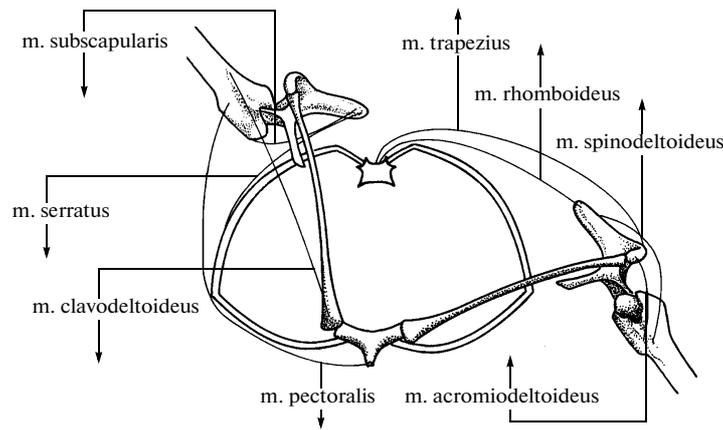


Рис. 1. Схема движений плечевого пояса рукокрылых по Хиллу и Смигу [6]. Мышцы, предположительно сокращающиеся при взмахе вверх и вниз, показаны соответствующим образом направленными стрелками.

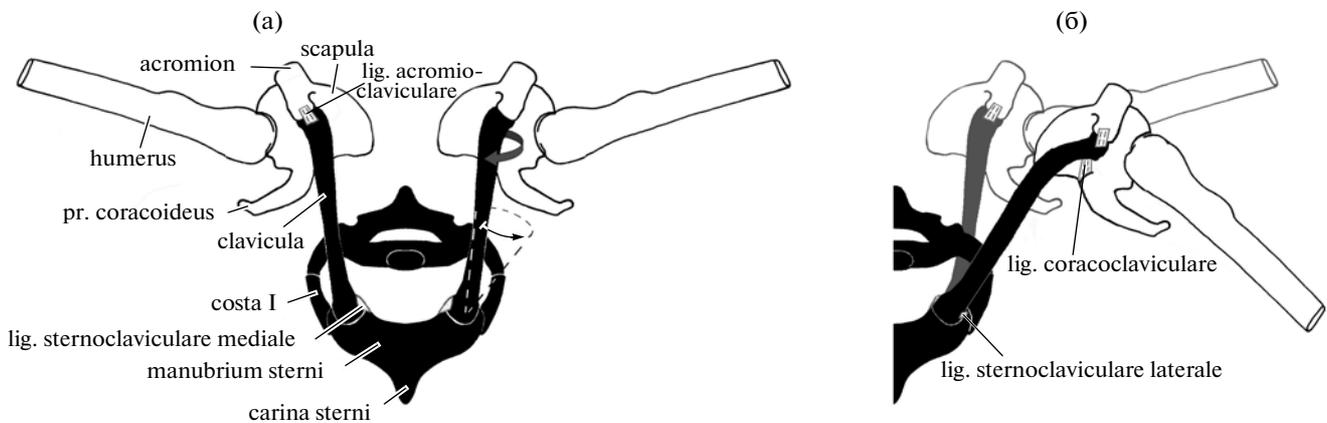


Рис. 2. Схема движений плечевого пояса и плеча рукокрылых, вид спереди. а — начало взмаха вниз — ключица в медиальном положении, плечо поднято; стрелками показаны направления дальнейшего движения, пунктиром — пределы подвижности ключицы. б — конец взмаха вниз. Серым цветом показано предшествующее положение.

цы. Одна из них, косо ориентированная медиальная грудино-ключичная связка (*ligamentum sternoclaviculare mediale*) соединяет медиальный край проксимальной головки ключицы с передним краем рукоятки грудины (рис. 2). Другая, латеральная связка (*ligamentum sternoclaviculare laterale*) находится на противоположной, латеральной стороне сустава (рис. 2б). Она еще короче медиальной и соединяет непосредственно примыкающие друг к другу края суставных поверхностей грудины и ключицы. Такие связки заметно ограничивают размыкание уплощенных суставных поверхностей, оставляя, однако, возможность для небольших отклонений. Амплитуда боковых (латеро-медиальных) отклонений составляет не более 30° (рис. 2), что как минимум вдвое меньше, чем предполагается в схеме Хилла и Смига. Амплитуда кранио-каудальных отклонений еще меньше. В сумме два предыдущих движения обеспечивают

смещение ключицы в пределах конуса, указанного на рис. 2а. Более выраженным движением в грудино-ключичном суставе является ротация ключицы вокруг продольной оси своей проксимальной части. Пределы ротации определяются длиной медиальной связки, которая начинает наматываться на основание ключицы при ее поворотах. Амплитуда ротации ключицы несколько варьируется у различных групп рукокрылых.

Помимо подвижности плечевого пояса относительно осевого скелета, у рукокрылых возможны также движения внутри плечевого пояса — лопатки относительно ключицы. Характер этой подвижности определяется двумя связками: акромиально-ключичной (*ligamentum acromioclaviculare*) и коракочно-ключичной (*ligamentum coracoclaviculare*). Акромиально-ключичная связка (рис. 2) представляет собой толстое сухожилие, в котором нередко образуются сесамовидные окостенения

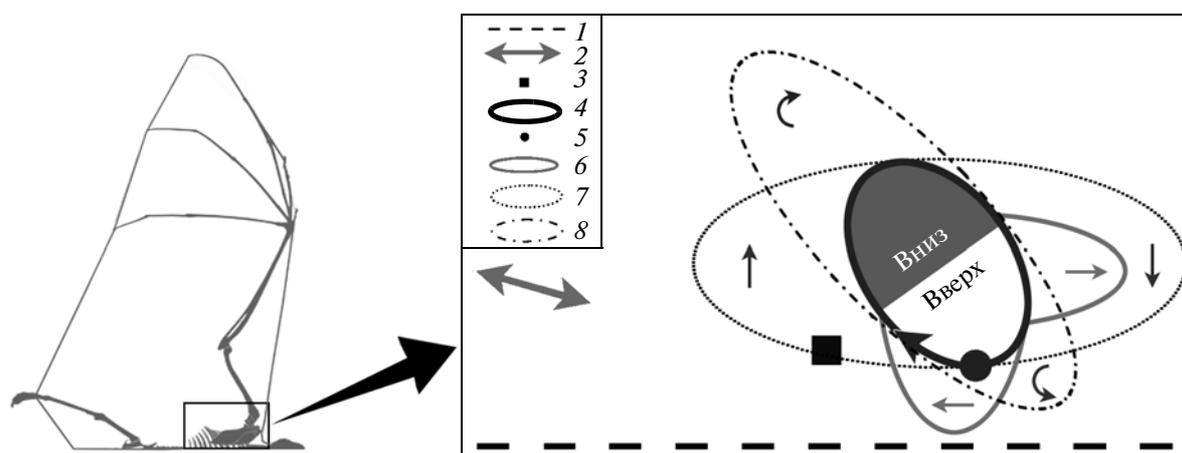


Рис. 3. Схема полного цикла движения плечевого пояса крылана *R. aegyptiacus* в полете (по рентгенограммам). Левая сторона, вид сверху. 1 – средняя линия тела; 2 – траектория движения дорсокаудального угла лопатки; 3 – грудино-ключичный сустав; 4 – траектория движения дистального конца ключицы; 5 – крайнее медиальное положение акромиально-ключичного сустава; 6 – фазы кранио-каудальных отклонений ключицы; 7 – фазы латеро-медиальных отклонений ключицы; 8 – фазы осевой ротации ключицы; стрелками показаны направления движений.

(индикаторы высокого напряжения связки). Коракоидно-ключичная связка (рис. 2б) соединяет краниальный край основания коракоидного отростка и каудолатеральную поверхность дистального конца ключицы, который, таким образом, оказывается “расчленен” на этих связках между акромионом и краниальным краем лопатки. Хотя эти связки допускают достаточно широкий диапазон подвижности, основным реализуемым движением являются повороты лопатки относительно своей продольной оси (рис. 2б), проходящей через акромиально-ключичное сочленение и дорсокаудальный угол. При этом связки наматываются на ключицу, определяя своей длиной предел таких поворотов.

Реально используемые движения плечевого пояса. Изучение скелетов и синдесмологических препаратов необходимо, но недостаточно для определения реализуемых движений плечевого пояса, поскольку в полете животное использует далеко не весь диапазон располагаемой подвижности. Реально используемые движения плечевого пояса в полете мы описываем с учетом данных рентгеноскопии.

Движения плечевого пояса в полете представляют собой устойчиво повторяющиеся циклы, соответствующие циклам взмаха крыла (рис. 3). Начиная со второй половины взмаха вверх и в течение всей первой половины взмаха вниз ключица отклоняется латерально. В момент перехода взмаха вверх во взмах вниз она начинает проворачиваться в направлении супинации, что усиливает латеральное отклонение акромиона благодаря характерной искривленности ключицы. В середине взмаха вниз акромион занимает самое латеральное положение и начинается медиальное отклонение ключицы. В момент перехода взмаха

вниз во взмах вверх ключица начинает отклоняться вперед, а ее супинация сменяется пронацией. Когда акромион достигает самой передней точки своей траектории, ключица начинает отклоняться назад. В середине взмаха вверх ее медиальное отклонение сменяется латеральным и цикл повторяется. Характерно, что кранио-каудальные отклонения ключицы приурочены к подъему крыла, а в наиболее нагруженной фазе – в течение всего взмаха вниз – ключица отклонена каудально.

По данным рентгеноскопии амплитуда осевого вращения (супинации/пронации) ключицы египетской летучей собаки составляет не менее 45° , амплитуда боковых отклонений не превышает 30° , а кранио-каудальные отклонения имеют недостаточный размах, чтобы можно было надежно их измерить.

Лопатка в цикле взмаха не совершает каких-либо существенных отклонений от фронтальной плоскости, в которой она лежит на дорсальной поверхности грудной клетки. Поскольку акромиальный отросток опирается на ключицу, положение передней части лопатки определяется движениями дистального конца ключицы. Траектория акромиона приближается к эллипсу (рис. 3), больший диаметр которого ориентирован не строго перпендикулярно позвоночнику, а под углом к нему: латеральный полюс эллипса находится немного каудальнее медиального. По задней половине эллипса акромион движется в направлении от позвоночника, а по передней – к позвоночнику. При взмахе вверх акромион проходит краниомедиальную половину эллипса, а при взмахе вниз – каудолатеральную. Траектория заднего конца лопатки (дорсокаудального угла) принципиально отличается от траектории ее акромиальной части.

Она представляет собой отрезок, почти параллельный позвоночнику: задний конец лопатки сдвигается соответственно назад и вперед по прямой траектории. Таким образом, во фронтальной плоскости дорсокаудальный угол лопатки двигается возвратно-поступательно параллельно позвоночнику, а ее акромиальный отдел, “ведомый” ключицей, совершает круговые движения. Общий принцип движений плечевого пояса аналогичен кинематике кривошипно-шатунного механизма: роль кривошипа играет ключица, а роль шатуна — лопатка.

В заключение подчеркнем, что все описанные выше типы подвижности лопатки и ключицы вносят очень незначительный вклад в амплитуду взмахов крыла, поскольку они несопоставимо меньше диапазона движений плеча относительно лопатки в плечевом суставе.

Авторы выражают благодарность за неоценимый вклад в техническое обеспечение экспериментальной части работы Н.М. Мылову, С.М. Форсуну, О.Г. Ильченко, М.А. Брагину и за помощь в процессе осмысления результатов и написания работы Ф.Я. Держинскому, Е.Л. Яхонтову и Е.Г. Потаповой. В подборе литературы авторам очень помогли Т. Стриклер (T.L. Strickler) и А.В. Борисенко.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (11–04–01265–а; 09–04–01303а) и Про-

граммы Президиума РАН “Биоразнообразие” 2.6.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ковтун М.Ф.* Аппарат локомоции рукокрылых. Киев: Наук. думка, 1978. 230 с.
2. *Панютина А.А.* В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. Москва, 31 января – 2 февраля 2007 года. М., 2007. С. 375.
3. *Панютина А.А., Корзун Л.П.* // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 5. С. 573–587.
4. *Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н.* // *Plecotus et al.* 2010. № 13. P. 5–11.
5. *Hermanson J.W.* // *J. Mammal.* 1981. V. 62. № 4. P. 802–805.
6. *Hill J.E., Smith J.D.* *Bats, a Natural History.* Austin: Univ. of Texas Press, 1984. 243 p.
7. *Vaughan T.A.* // *Mus. Nat. Hist.* 1959. V. 12. № 1. P. 1–153.
8. *Vaughan T.A.* 1970. In: *Biology of Bats.* N.Y.; L.: Acad. Press, 1970. V. 1. P. 139–194.
9. *Tian X., Diaz J.I., Middleton K., et al.* // *Bioinspiration & Biomimetics.* 2006. V. 1. № 4. P. 10–18.
10. *Swartz S.M., Bishop K., Aguirre M-F.I.* In: *Functional and Evolutionary Ecology of Bats.* N.Y.: Oxford Univ. Press, 2006. P. 110–130.