

Материалы Десятого Всероссийского совещания по рукокрылым, Пенза, 8–11 сентября 2010 г.

МОРФОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, БИОАКУСТИКА

Уникальная роль зубчатого мускула в локомоции рукокрылых

А.А. Панютина, Л.П. Корзун, А.Н. Кузнецов

Биологический факультет Московского государственного университета,
Москва; myotis@mail.ru

Проанализирована роль морфологических особенностей плечевого пояса рукокрылых в связи с адаптациями к машущему полету. При помощи морфо-функционального анализа дано убедительное объяснение таким специфическим особенностям, как удлинённые лопатки и уникальным образом прикрепляющиеся вдоль их каудального (латерального) края вентральные зубчатые мышцы.

В связи с тем, что рукокрылые освоили принципиально новый для млекопитающих тип локомоции – машущий полет, строение их костно-мышечной системы претерпело значительные изменения. Хотя в устройство летательного аппарата вовлечены и задние конечности, которые поддерживают каудальный край перепонки, их роль в сравнении с передними очень мала. В связи с этим неудивительно, что наиболее важными для полета оказываются морфо-функциональные особенности именно передних конечностей.

Исследователи морфологии рукокрылых давно обратили внимание на нетипичное для млекопитающих крепление задней порции вентральной зубчатой мышцы (*m. serratus ventralis pars posterior*). У рукокрылых этот мускул оканчивается на каудальном крае лопатки (латеральном в терминах анатомии человека и рукокрылых), в то время как у других млекопитающих он крепится на дорсальном (медиальном для человека и рукокрылых). Такое специфическое изменение положения крупного мускула плечевого пояса (он у рукокрылых по массе уступает только грудному) до сих пор не получило удовлетворительной морфо-функциональной интерпретации.

Воган (Vaughan 1959, 1970) и Ковтун (1978, 1984) предполагали, что лопатка рукокрылых имеет высокую подвижность в поперечной

плоскости и при этом крепление зубчатого мускула на латеральном, а ромбовидного – на медиальном ее крае, по их мнению, позволяет животному контролировать эту гипотетическую высокую подвижность. Однако такое объяснение оказалось несостоятельным. Выполненная нами рентгеноскопия полета, а также манипуляции с синдесмологическими препаратами не выявили высокой подвижности лопатки (Панютина 2007; Панютина, Корзун 2009; Панютина, мат-лы канд. дис. 2010).

Для выявления роли этого мускула мы проанализировали силы, передаваемые при взмахе вниз с крыла на туловище.

В полете перепонка животного опирается о воздух и посредством скелетно-мышечного аппарата конечности передает на туловище аэродинамическую силу. У планеристов перепонка с равной силой действует на все конечности (рис. 1), и в итоге через задние и передние конечности на тело спереди и сзади от центра тяжести передаются примерно равные по величине силы. Но у рукокрылых сила, передаваемая на тело задними конечностями, несопоставимо мала из-за небольшой площади связанной с ними части перепонки. Если бы вся сила с остальной части перепонки передавалась на туловище передними конечностями только с помощью грудного мускула, то она была бы приложена спереди от центра тяжести и вместе с силой тяжести образовывала бы пару сил, опрокидывающую тело назад (рис. 2а). Поэтому для достижения устойчивого положения тела в полете рукокрылым необходим механизм, передающий часть силы с передней конечности на грудную клетку позади от центра тяжести. Чтобы выяснить, как этот механизм реализован, мы использовали статическую модель распределения сил.

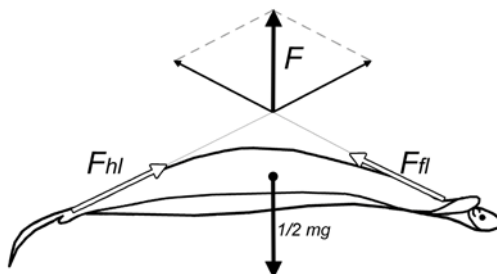


Рис. 1. Схема распределения сил (в сагиттальной проекции), действующих на конечности шерстокрыла при равномерном планировании. F – сила натяжения перепонки, F_{fl} – сила натяжения перепонки, приложенная к передней конечности, F_{hl} – сила натяжения перепонки, приложенная к задней конечности, mg – вес тела.

Fig. 1. Diagram showing the forces (in sagittal plane) acting on the limbs of colugo in stable gliding. F – force of membrane tension, F_{fl} – membrane tension force applied to the forelimb, F_{hl} – membrane tension force applied to the hindlimb, mg – body weight.

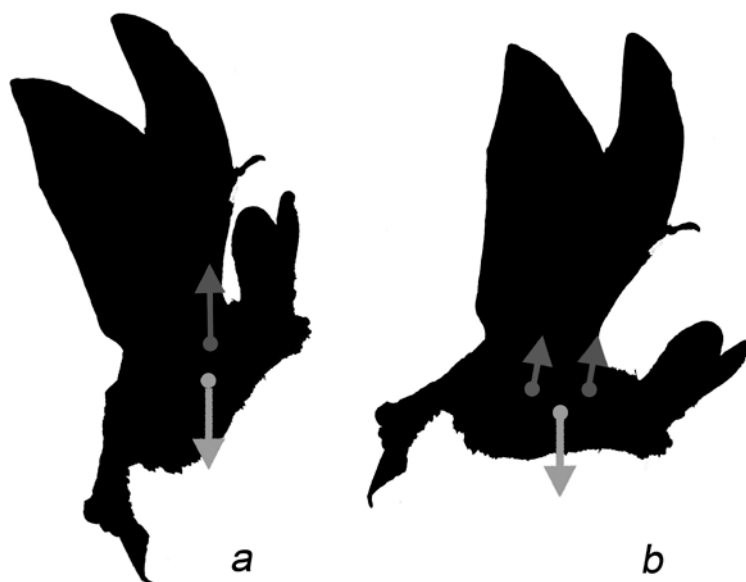


Рис. 2. Механизм поддержания правильного положения тела в полете.

a – неправильное положение, зубчатая мышца не работает;

b – правильное положение, зубчатая мышца работает.

Fig. 2. Mechanism of maintaining the right position of the body during flight.

a – non-right position, serratus muscle does not work;

b – right position, serratus muscle works.

Для нашей модели мы рассматриваем положение в середине взмаха вниз, поскольку именно в этот момент на крыло приходится максимальная аэродинамическая сила и минимальная "сила инерции" (рис. 3а). Как видно из модельного чертежа, проксимальная часть перепонки, натянутая между плечом и задней конечностью у рукокрылых, функционально сходна с перепонкой планирующих млекопитающих. Несмотря на машущий полет, аэродинамическая сила, действующая на эту часть перепонки, передается через нее на переднюю и заднюю конечности точно таким же образом (ср. рис. 1, 3а). Мы будем называть эту часть перепонки *археопатагиумом*, чтобы подчеркнуть её общность у рукокрылых и планирующих млекопитающих. Воздух давит снизу на эту часть перепонки, натягивая её с силой F_a . Соответственно на задние и передние конечности со стороны перепонки действуют равные по величине силы $F_{a_{пл}}$ и $F_{a_{пл}}$.

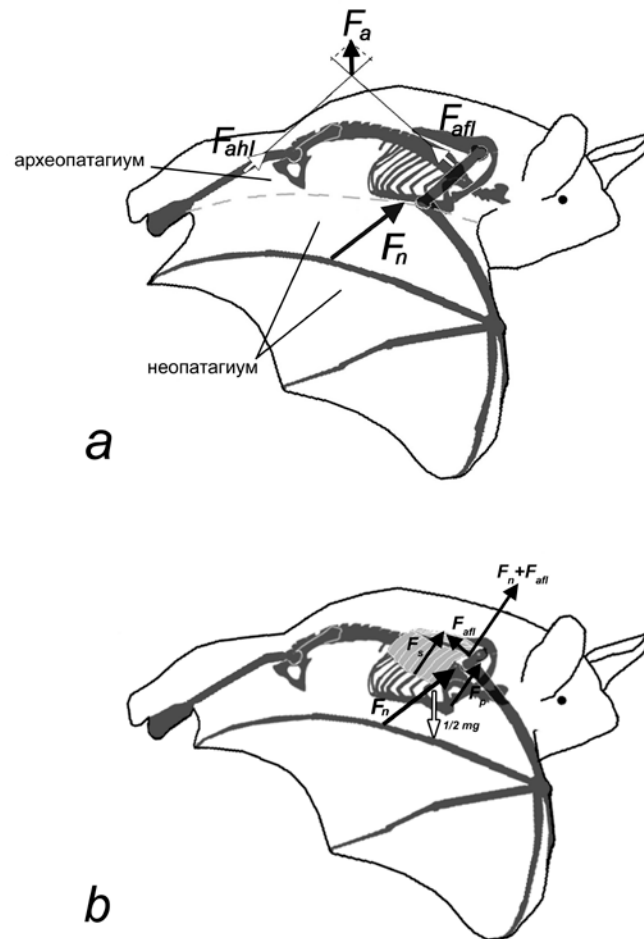


Рис. 3. Упрощенная схема распределения сил (в сагиттальной проекции), действующих на тело рукокрылых в середине взмаха вниз. mg – вес тела, F_a – сила натяжения археопатагиума, F_{afl} – сила натяжения археопатагиума, приложенная к передней конечности, F_{ahl} – сила натяжения археопатагиума, приложенная к задней конечности, F_n – сила натяжения неопатагиума, F_s – сила задней порции вентральной зубчатой мышцы, приложенная к грудной клетке, F_p – сила грудной мышцы, приложенная к грудной клетке.
a – схема действия аэродинамических сил на конечности;
b – схема передачи аэродинамической силы на туловище.

Передача аэродинамической силы на дистальной части крыла, скелетную основу которой составляют предплечье и пальцы, значительно отличается. Поскольку задний край перепонки поддерживается не задними конечностями, а IV и V пальцами кисти, аэродинамическая сила F_n , которая действует на эту часть крыла в направлении вперед и вверх, вся целиком передается на переднюю конечность и через нее – на туловище. Эту часть крыла (дистальнее локтя) можно обозначить термином "неопатагиум". Граница между нею и археопатагиумом проводится несколько условно.

Крыло в середине взмаха вниз опускается с максимальной угловой скоростью и без углового ускорения (отсюда минимальная "сила инерции"). Линейная скорость частей крыла увеличивается по мере удаления от туловища, т.е. она максимальна на конце крыла. Соответственно сила F_n значительно превышает силу F_a , потому что неопатагиум и больше по площади, и движется быстрее, чем археопатагиум. Кроме того, сила F_n сильнее наклонена вперед из-за скрученности дистальной части крыла в направлении пронации. Это так называемый пропеллирующий эффект, характерный также для машущего полета птиц, который приводит к прогрессивному нарастанию пропульсивного (горизонтального) компонента аэродинамической силы от основания крыла к его кончику.

Таким образом, с передней конечности на туловище должна быть передана векторная сумма сил F_n и $F_{a_{fl}}$. Для нас важно, что сила $F_{a_{fl}}$ не оказывает на плечо ротационного действия, а сила F_n , приложенная к неопатагиуму позади от плечевой кости, стремится вызвать пронацию плеча. Этот пронирующий эффект предотвращается мышцей-супинатором – хорошо развитым заострым мускулом, оканчивающимся на увеличенном большом бугре плечевой кости. В итоге заостренная мышца передает пронирующий эффект силы F_n с плеча на лопатку. В данном случае для лопатки под пронацией надо понимать подъем ее заднего угла по отношению к переднему краю, где находится плечевой сустав и ключично-акромиальное сочленение. Этой силе, которая стремится поднять задний конец лопатки, как раз и противодействует вертикально ориентированная задняя порция вентральной зубчатой мышцы, соединяющая каудальный край лопатки с ребрами. При этом лопатка у рукокрылых настолько длинна, что результирующая силы зубчатой

Fig. 3. Simplified diagram of distribution of forces (in sagittal plane) acting on the body of bats at the middle of downstroke. mg – body weight, F_a – archeopatagium tension force, $F_{a_{fl}}$ – archeopatagium tension force applied to the forelimb, $F_{a_{hl}}$ – archeopatagium tension force applied to the hindlimb, F_n – neopatagium tension force, F_s – force of posterior portion of ventral serratus muscle applied to the torax, F_p – pectoral muscle force applied to the torax.

a – aerodynamic forces acting on limbs;

b – transfer of the aerodynamic force on the body.

мышцы оказывается приложенной к грудной клетке позади от центра тяжести (рис. 3b). В результате силы, переданные на корпус спереди от центра тяжести (грудным мускулом) и сзади (задней порцией вентрального зубчатого мускула и задними конечностями) имеют равные, но противоположные опрокидывающие моменты относительно центра тяжести, что обеспечивает устойчивое горизонтальное положение тела (рис. 2b).

У квадрупедалных млекопитающих лопатка лежит в парасагитальной (вертикальной) плоскости, как и зубчатая мышца, крепящаяся на её дорсальном крае. Однако у рукокрылых лопатка вместе с крылом заняла горизонтальное положение, и если бы зубчатая мышца сохранила свое исходное прикрепление, она тоже переориентировалась бы в более горизонтальное положение, т.е. не могла бы эффективно передавать на корпус направленную вверх аэродинамическую силу. Смещение прикрепления данной мышцы у рукокрылых на каудальный (ныне латеральный) край лопатки возвращает ее в вертикальное положение, что и позволяет выполнять требуемую функцию.

На основании результатов морфо-функционального анализа летательного аппарата рукокрылых можно с уверенностью сказать, что такие уникальные особенности этих животных, как новое прикрепление задней порции вентральной зубчатой мышцы и удлинённые лопатки, объясняются возникшим в результате формирования машущего крыла неравным распределением аэродинамической силы между передними и задними конечностями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в выполнении настоящей работы Е.Л. Яхонтову, Ф.Я. Дзержинскому, С.М. Форсунову, О.Г. Ильченко, Н.М. Мылову.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 09-04-01303.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковтун М.Ф. 1978. Аппарат локомоции рукокрылых. Киев, Наукова думка, 230 с.
 Ковтун М.Ф. 1984. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев, Наукова думка, 304 с.
 Панютина А.А. 2007. Некоторые особенности механики полёта рукокрылых. – В кн.: Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. М., Т-во научных изданий КМК: 375.
 Панютина А.А., Корзун Л.П. 2009. Морфо-функциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих. – Зоол. журн. **88(5)**: 573–587.
 Vaughan T.A. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. – Univ. of Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **12(1)**: 1–153.

Vaughan T.A. 1970. The muscular system. – In: Biology of bats. NY, London, Acad. Press v. 1: 139–194.

SUMMARY

Panyutina A.A., Korzoun L.P., Kuznetsov A.N. 2010. Unique role of serratus muscle in locomotion of bats. – *Plecotus et al.* **13**: 5–11.

So far in the literature there is no convincing explanation of the unique structure of posterior division of the serratus muscle in bats. To identify the role of this muscle, we analyzed the forces transferred on the body during the downstroke of the wing.

Morpho-functional analysis of bat flying apparatus persuades us that such peculiar features of these animals as new attachment of the posterior portion of the ventral serratus muscle and the elongated scapula arose due to the unequal distribution of aerodynamic forces between fore and hind limbs in the result of flapping wing formation.

Key words: bats, flight, shoulder girdle, muscles.