

**АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ
РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA) В СВЕТЕ
ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ (ОБЗОР)**

И.М. Ковалёва¹, Л.А. Тараборкин²

¹*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины; irakov2008@ukr.net*

²*Институт электросварки им. Е.О. Патона НАН Украины; leotar@ukr.net*

Исследовано соотношение морфологического и экологического аспектов разнообразия рукокрылых (Chiroptera) в свете ранее предложенной авторами эколого-этологической концепции. Рассмотрены механизмы адаптационных перестроек органов гемореспираторного аппарата рукокрылых (Chiroptera) в процессе онто- и филогенеза под влиянием экологических факторов и этологических предпочтений этой группы млекопитающих. Изучено влияние антиортостатического положения на рукокрылых и показана его роль в возникновении ключевых эволюционных преобразований, обусловивших в конечном счёте морфофизиологические перестройки рукокрылых в онто- и филогенезе, адаптивную радиацию и морфофизиологическое разнообразие этого отряда млекопитающих.

**ADAPTIVE RADIATION AND EVOLUTION
OF BATS (CHIROPTERA) IN THE LIGHT OF
AN ECOLOGY-ETHOLOGICAL CONCEPT (A REVIEW)**

I.M. Kovalyova¹, L.A. Taraborkin²

¹*Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine; irakov2008@ukr.net*

²*Paton Electric Welding Institute of NAS of Ukraine; leotar@ukr.net*

Reviewed are mechanisms of adaptive rearrangements of organs of the chiropteran hemorespiratory complex in both ontogeny and phylogeny under influence of environmental factors (gravity, oxygen partial pressure) and ethological features (duration of antiorthostatic position, locomotion, foraging strategies) that caused both biological progress and adaptive radiation of bats. This is an attempt of a novel view of the latter's evolution

from the standpoint of modern understanding of their morpho-physiological diversity with emphasize on its possible causes.

In the Introductory section, two features of the bats making them unique among mammals are stressed, viz. their ability to the active flight and to a lengthy antiorthostatic position (ANOP). It is stressed that the causes of chiropteran morpho-physiological diversity are still open to discussion.

According to the authors' opinion, consideration of diversification of the living chiropterans should be made in the context of certain peculiar characters of their evolutionary emergence. It is noted that none of the nowadays hypotheses about origin of bats is substantiated sufficiently enough to make it commonly accepted. The questions of emergence and progress of flight in the chiropterans should be associated with respective transformations of both their locomotor system and physiological functions needed for their active flight ability, especially hemorespiratory complex. Among the latter, of special importance and interest is poorly studied wing membrane of bats, which is involved in their total gas exchange. According to the authors, omission of this function from consideration of evolution of bats became an obstacle to elaboration of clear understanding of possible causes of emergence of the bat wing.

The authors suppose that initial switch to an unique long staying in ANOP could change conditions of embryonic development in a hypothetical ancestral chiropteran. This, in turn, may led to morphogenetic rearrangements of some organs, in particular fore limbs, in more advanced bats.

In the Section 1, under consideration are various features of the activity of the bats, with special attention paid to the link between degree of activity and the level of general metabolism. It is noted that particular bat species may differ significantly by the ratio of the time they spent in flight and in ANOP. Members of two bat families, Vespertilionidae and Rhinolophidae, are selected as the model objects, for which average daily estimated duration of staying in ANOP is provided.

In the Section 2, results of the studies of morpho-functional organization of the hemorespiratory complex in bats are presented. Morphological disparity of bats, within the context of the main theme of the paper, is considered from the standpoint of an ecology-ethological concept having been developed by the authors.

It is shown that the proper respiratory organs (lungs) in bats match the "mammalian" type in their general morphology. With this, they have some peculiarities that are evident in presence or absence of the lobes in their lungs. An argumentation is forwarded that the wing membrane of bats may have a direct relation to the gas exchange and thus may participate in metabolism regulation.

Anatomic and topographical relations between chest shape, lung structure, bronchial tree branching, and heart position are shown to be formed by influence of certain abiotic factors, one of which is Earth's gravity.

Morphological and functional studies of respiratory motor structures supplemented with cluster analysis of their diversity allowed to divide chiropterans studied herewith into three main groups differing by degree of mobility of the chest (high, medium and low mobility). Morpho-functional

relation of skeletal and respiratory muscle motor structures is shown. It is traced the emergence of morphological transformations of the latter structures in ontogeny and phylogeny, some regularities of their formation being indicated with respect to bat locomotor adaptations, foraging strategies and ANOP duration.

Thus, systemic exploration of the effect of the antiorthostatic position on bat organization and physiology shows its key role in the emergence of evolutionary changes that caused ultimately morpho-physiological restructuring of chiropterans both in ontogeny and phylogeny.

In the Conclusion, the thesis is forwarded that emergence of the wing membrane in bats was a result of changes in the (genetically controlled) morphogenesis under changed conditions of embryogenesis in the ancestral chiropterans. Appearance of the fore leg membrane, not only acting as the wing plane but also participating in the gas exchange, is considered as the most important evolutionarily significant consequence of ANOP. New embryogenetic features acquired by those ancestral forms have led to certain morpho-physiological transformations, in particular, to those involving hemorespiratory complex. With the progress of both these transformations and correlated changes of locomotor apparatus associated with various types of flight and quadrupedal locomotion, adaptive radiation took place that resulted eventually in the contemporary diversity of bats.

It is stated that implementation of the active flight by bats, as well as their ability to decrease metabolism, led to their wide dispersal on the planet and to occupancy and use of different ecological niches. It is supposed that rigid confinedness of various groups of bats to specific types of shelters may be caused by certain peculiarities of structure and functioning of their hemorespiratory complex.

1. Введение

Отряд Рукокрылые (Chiroptera) характеризуется уникальным для класса млекопитающих способом локомоции — активным полётом, а также некоторыми другими особенностями образа жизни. Рукокрылые до сегодняшнего дня остаются одной из самых загадочных групп млекопитающих в отношении возникновения и путей эволюции, а также различных аспектов биологии.

Рукокрылые представлены более чем 1000 видов и являются второй по величине группой млекопитающих (после грызунов). Их распространение по планете повсеместно, за исключением полярных регионов. Наблюдаемое в отряде биологи-

ческое разнообразие проявляется в совокупности морфофизиологических признаков и связано с различными стратегиями кормодобывания, пищевыми специализациями, предпочитаемыми формами локомоции, типами убежищ и т. д.

Широкое распространение и видовое разнообразие рукокрылых, как правило, объясняют их способностью к активному полёту. Однако грызуны, не обладающие такой способностью, превосходят рукокрылых по данным параметрам, что указывает на определённую недостаточность приведённого объяснения.

Высказывается мнение, что расселению, а также диверсификации архаических рукокрылых уже в первой половине

эоцена способствовало увеличение численности и биомассы насекомых в период палеоцен–эоценового термального максимума на большей части территории суши (Tabuse et al., 2009). Очевидно, данные показатели могут оказать влияние на масштабы расселения животных, но, как представляется, имеют не столь большое значение для диверсификации рукокрылых.

Следует признать, что на сегодняшний день остаётся открытым вопрос о причинах морфофизиологического разнообразия рукокрылых. В современной терминологии «та часть общего разнообразия, которая обусловлена действующими причинами, называется *адаптивным сигналом*, начальными причинами — *филогенетическим сигналом*» (Павлинов, 2008, с. 359). Как показали наши исследования, рассмотрение вопроса диверсификации рецентных рукокрылых логично рассматривать в аспекте происхождения этой группы млекопитающих, так как главное отличие рукокрылых от других млекопитающих (преобразование грудной конечности и формирование летательной перепонки) было сформировано у предковой формы рукокрылых. Другими словами, причины, приведшие к появлению рукокрылых (филогенетический сигнал), как и причины их дальнейшего разнообразия (адаптивный сигнал), возможно, имеют общие корни.

Исследователи выдвинули ряд гипотез и предположений относительно происхождения и эволюции рукокрылых (Jepsen, 1970; Ковтун, 1984; Rayner, 1986; Speakman, 2001; Панютина и др., 2012). Вместе с тем, ни одна из имеющихся на сегодняшний день гипотез не представляется достаточно обоснованной, чтобы стать общепринятой.

Главным моментом в дискуссиях является связь формирования «крыла» руко-

крылых с использованием ими активного полёта. Очевидно, вопрос о реализации полёта необходимо связывать не только с преобразованиями органов локомоции, но и с физиологическими перестройками органов, обеспечивающих данный способ локомоции (Ковалёва, 2013а,б).

Из всех типов локомоции позвоночных машущий полёт является одним из самых энергоёмких (Tucker, 1970; Thomas, 1975; Winter, Helversen, 1998; Harrison, Roberts, 2000 и др.). Необходимым условием для полёта является повышение метаболизма и, таким образом, усиленное поглощение кислорода. Действительно, потребление кислорода у рукокрылых в полёте увеличивается в 20 раз по сравнению с состоянием покоя, а у бегущей лабораторной мыши (сравнимой по размерам с рукокрылыми) — лишь в 1.5 раза (Bartholomew et al., 1964; Carpenter, 1985). Несомненно, что столь существенное различие значений этого показателя должно отражаться на морфологии структур, обеспечивающих процесс дыхания. Поэтому, наряду с известной перестройкой конечностей рукокрылых — органов локомоции, естественно ожидать определённой перестройки и органов гемореспираторного аппарата этих животных.

На сегодняшний день соответствующее комплексное исследование органов респираторной и кровеносной систем рукокрылых в научной литературе не представлено. Необходимо отметить также, что и данные о морфофункциональной организации органов гемореспираторного аппарата рукокрылых часто неполные и противоречивые. В первую очередь это касается участия летательной перепонки рукокрылых, представляющей собой кожное образование, в общем газообмене животных. Отметим, что предшественники рассматривали летательную перепонку

рукокрылых главным образом как орган, участвующий в локомоции. Однозначное экспериментальное подтверждение участия кожи перепонки в газообмене у этих животных было дано в работе Ф. Маканы и Дж. Мортолы (Makanya, Mortola, 2007).

Как правило, возникновение и формирование органов рассматривается в связи с их основной функцией. Грудная конечность рукокрылых — локомоторный орган, формирование которого в крыло произошло на базе локомоторного же органа и покровных тканей предковой формы рукокрылых в ходе эволюционного развития. Значение этих двух составляющих для формирования крыла представляется равнозначным (Adams, 2008). Поэтому формирование крыла следует рассматривать не только в рамках реализации локомоции животного, но и с учётом других функций органов, её обеспечивающих. В частности, упущение из виду такой функции летательной перепонки рукокрылых, как газообменная, по-видимому, до сих пор является препятствием для ясного представления о возникновении крыла рукокрылых (Ковалёва, 2013б, 2014; Kovalyova, 2014).

Данные о том, что развитие межпальцевой перепонки рукокрылых контролируется генетически, не вызывают сомнений (Chen et al., 2005; Weatherbee et al., 2006; Sears, 2008; Wang et al., 2014). Однако неизвестными остаются факторы, которые могут ингибировать запрограммированную смерть (апоптоз) мезенхимных межпальцевых клеток у рукокрылых. Как представляется, это связано с недостаточной изученностью некоторых аспектов условий развития в ходе онтогенеза современных рукокрылых, равно как (и тем более) их предковой формы.

На сегодняшний день накоплена определённая информация для анализа при-

чин, которые могли вызвать генетические трансформации и привести к морфологическим перестройкам органов некоторых животных. Так, имеются данные о влиянии парциального давления кислорода на развитие тканей и органов эмбрионов птиц (Chen et al., 1999; Chuong, Homburger, 2003).

Несмотря на то, что большинством биологов принимается процесс длительной эволюции рукокрылых (что подразумевает постепенное преобразование грудной конечности их предковой формы), имеются и другие взгляды. Так, предполагается «внезапное» появление крыла рукокрылых на протяжении короткого исторического промежутка времени в качестве эволюционного новшества (Sears, 2008).

При рассмотрении вопросов эволюции рукокрылых вне поля зрения исследователей остался специфический компонент образа жизни большинства рецентных рукокрылых — их пребывание продолжительное время в положении «вниз головой», то есть в антиортостатическом положении (АНОП). Между тем, данные исследований, проведённых в основном на человеке и некоторых лабораторных животных, подтверждают, что положение тела (в частности, относительно вектора земной гравитации) влияет на перераспределение крови и вызывает изменение общего уровня метаболизма, существенно снижая его (Осадчий, 1986; Эккерт и др., 1992; Котов и др., 2002; Вартбаронов и др., 2003; Altemeier et al., 2004; Краснов и др., 2005).

Наши исследования показали связь уникально длительного пребывания рукокрылых в АНОП в течение их жизненного цикла с перестройкой ряда систем и органов, в частности, органов дыхания и кровообращения. В данной работе пред-

ставлен аналитический обзор полученных данных, касающихся строения органов гемореспираторного комплекса разных экологических и таксономических групп рукокрылых на всех этапах онтогенеза, а также изложены и обобщены результаты многолетних авторских исследований в этом направлении. Комплексное рассмотрение разноаспектных данных позволило продвинуться в понимании механизмов адаптационных перестроек органов гемореспираторного аппарата рукокрылых в процессе онто- и филогенеза, исследовать вопросы морфологического и, таким образом, биологического разнообразия рукокрылых в свете предложенной авторами эколого-этологической концепции, сформулировать новое представление о причинах появления их летательной перепонки и, в конечном счёте, о происхождении рукокрылых в целом.

2. Эколого-этологические особенности рукокрылых

Активность как одна из характеристик жизненной формы вида или любой другой систематической группы определяет характер её отношений со средой. С другой стороны, активность животных организмов является отображением уровня их метаболизма. В отношении форм активности рукокрылые представляют собой уникальную группу среди млекопитающих как в связи с использованием полёта, так и в связи с продолжительным антиортостатическим положением (АНОП) их тел. Существенно, что эти две крайние формы активности характеризуются двумя крайними уровнями их метаболизма. Так, в полёте общий уровень метаболизма рукокрылых является наивысшим, а при АНОП — наинизшим.

Исследователями изучалась как сезонная, так и суточная активность рукокры-

лых (Кузякин, 1950; Kunz, Brock, 1975; Стрелков и др., 1978; Морозов, 1980; Курсков, 1981; Fenton, Rautenbach, 1986; Gaisler, Kowalski, 1986; Реймов и др., 1988; McAney, Fairley, 1988; Degn, 1989; Хабилов, 1992; Bontadina et al., 2002; Holzhaider, 2002; Lee, McCracken, 2002; Рахматуллина, 2005). Однако сведения по этому вопросу не систематизированы. К тому же анализ данных о времени нахождения различных видов рукокрылых в активном состоянии и в состоянии покоя не проводился. Вместе с тем, как показали наши предварительные исследования, особенности суточной активности рукокрылых (в частности, пребывание животных большую часть времени в АНОП) повлияли не только на метаболизм данных животных, но и на их морфологию, физиологические процессы и, вероятно, на разнообразие и распространение.

Рукокрылые умеренных широт значительную часть времени индивидуальной жизни проводят в состоянии сна. Их суточная активность зависит от сезона года, физиологического состояния животных, метеорологических условий, характера лёта насекомых и других факторов. В условиях сезонного снижения температуры они впадают в состояние спячки и находятся в состоянии торпора. Однако и летом в продолжение светлого времени суток они также впадают в торпор и активны преимущественно в тёмное время суток.

Отметим, что сходный образ жизни ведут впадающие в спячку грызуны, которые активны не более 4–5 часов в сутки и живут активной жизнью 1/15–1/20 часть отпущенного им индивидуального времени. По данным исследователей, всё остальное время тратится на сон (Мосиаш, 1985). Однако, в отличие от рукокрылых, продольная ось тела этих животных (и в активном состоянии, и в период ги-

бернации) преимущественно перпендикулярна по отношению к вектору земной гравитации.

Продолжительность полёта рукокрылых зависит от дистанции охотничьих разлётов рукокрылых от убежищ, что, в свою очередь, зависит от лётных качеств животных, размеров колоний, типа местности, а также обилия насекомых. Установлено, что максимальная дистанция разлёта от убежищ имеет место преимущественно у зверьков крупных колоний.

Различные виды рукокрылых имеют отличающиеся ритмы активности, что связано со спецификой питания и временем вылета на кормёжку (Рахматуллина, 2005). По ритмам активности рукокрылых умеренных широт делят на две группы: рукокрылые с относительно равномерной ночной активностью и рукокрылые с двухфазной активностью.

К первой группе животных относятся представители *Rhinolophidae*, а также отдельные представители *Vespertilionidae* (ночницы, длиннокрылы, ушаны). Большинство из них покидает убежища в густых сумерках или в темноте.

У других видов гладконосых (вечерницы, нетопыри, кожаны) за ночь бывает более двух периодов кормёжек (вечером и на рассвете), особенно во время лактации (Кузякин, 1950; Lee, McCracken, 2002; Рахматуллина, 2005). Большинство исследователей констатирует преобладание максимальной активности летучих мышей в начале ночи (Kunz, Brock, 1975; Курсков, 1981; Gaisler, Kowalski, 1986). При двухфазной активности пик в конце ночи несколько слабее.

Вышеприведенное деление рукокрылых с учётом их активности, очевидно, не случайно и предполагает, на наш взгляд, различия в их метаболизме. Отдельные разрозненные сведения на эту тему име-

ются в литературе. Так, в работе И.К. Рахматуллиной (2005) по рукокрылым Азербайджана изложена информация по активности обитателей Азыхской пещеры (Малый Кавказ, Нагорный Карабах). В отношении очковых подковоносов (*Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901) имеются достаточно подробные сведения: вылет животных летом происходит около 21.00, возвращение назад — через час–полтора. Отмечается, что зверьки на лету схватывают добычу, подвешиваются в определённом месте и съедают её в течение примерно 5 минут.

Из наблюдений других исследователей следует, что кормёжка большого подковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774) и подковоноса Мегели длится 1,5–2 часа. Как правило, малые (*Rh. hipposideros* Bechstein, 1800) и большие подковоносы охотятся недалеко от убежищ среди деревьев, вблизи стен, у входов в пещеры (Морозов, 1980). Такую особенность животных подтверждает также ряд зарубежных исследователей (Fenton, Rautenbach, 1986; Gaisler, Kowalski, 1986; Stebbings, 1988).

Все летучие мыши этого семейства питаются летающими насекомыми (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Подковоносы совершают спокойные курсирующие полёты, производя при этом обзорные локализации (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Кроме того, они также используют засаду и преследование. Эти рукокрылые не относятся к «собираателям», т. е. не собирают добычу, ползая на четырёх конечностях: квадрупедальная локомоция по твёрдым поверхностям им вообще не свойственна. Многие из них являются типичными присадниками, т. е. поедают добычу не в полёте, а «подвесившись» неподалёку от места её поимки. Отмечено также, что среди подковоносов встречаются т. н. «глинеры», подбирающие в полёте до-

бычу с поверхности воды, земли или с вертикальных поверхностей; к ним относится, например *Rh. luctus* Temminck, 1834 (Крусков, 2010).

Лётная активность гладконосых в среднем более продолжительна, чем у подковоносов. У рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774), позднего кожана (*Eptesicus serotinus* Schreber, 1774), нетопырей (*Pipistrellus*) — рукокрылых с двухфазной ночной активностью, — как правило, максимальная активность и по числу летающих зверьков, и по продолжительности кормёжки протекает в первые 2–3 часа после захода солнца, минимальная — в середине ночи. Утренняя охота длится 1.5–2 часа, возвращаются эти животные в свои укрытия поздно, за 15–60 мин. до восхода солнца. Раньше всех возвращаются в убежища кожаны и вечерницы, позже — нетопыри. Рыжие вечерницы осуществляют два вылета, в полёте проводя около 4 часов (Курсков, 1981). Р. Реймов и др. (1988) отмечают, что нетопыри-карлики (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) за ночь осуществляли два вылета, в общей сложности проводя в полёте до 3–4 часов.

По данным ряда авторов (Стрелков и др., 1978; Хабилов, 1992) известно, что лёт пустынных кожанов (*Eptesicus bottae* Peters, 1869) и нетопырей-карликов продолжается почти всю ночь, но носит волнообразный характер, имея 2–3 пика активности у обоих видов. В целом время, проведённое ими в полёте, достигает 3 и более часов.

Среди рукокрылых средней полосы наиболее поздно, в летние месяцы иногда в 22–23 часа, покидают убежища некоторые ночницы (*Myotis nattereri* Kuhl, 1817, *M. emarginatus* Geoffroy, 1806). К 4–5 часам утра они возвращаются в убежища. Из этого следует, что указанные виды рукокрылых отсутствуют в убежище

как минимум 5–6 часов. По данным Г. Ден (Degn, 1989), водяная ночница (*M. daubentonii* Kuhl, 1817) проводит в полёте более 5 часов. Усатая ночница (*M. mystacinus* Kuhl, 1817) активна всю ночь, проводя в полёте около 6–7 часов.

На основании анализа литературных данных нами были проведены подсчёты суточных фаз активности и времени нахождения в полёте подковоносых и гладконосых.

Оценивая время продолжительности охоты подковоносов, мы считаем, что оно не превышает двух–трёх часов. Однако если учесть, что подковоносы во время охоты сидят в засаде, поджидая добычу, многие из них присаживаются во время кормёжки для поедания схваченной ими добычи, т. е. находятся не в полёте, то можно оценить длительность «чистого» времени в полёте. Оценочно установлено, что «чистое» время в полёте у подковоносых достигает не более 1.5–2 часов в сутки. Подковоносы практически полностью исключают перемещения по субстрату на четырёх конечностях, т. е. на отдыхе занимают исключительно антиортостатическое положение (АНОП). Это означает, что подковоносые находятся в АНОП не менее 22 часов в сутки: более 90% времени жизни продольная ось их тела сонаправлена с вектором земной гравитации.

Лётная активность гладконосых продолжается от 5 и более часов в сутки. Таким образом, среднесуточное оценочное время пребывания в полёте гладконосых, когда продольная ось тела животных перпендикулярна по отношению к вектору земной гравитации, в 2–2.5 раза выше, чем у подковоносых. К тому же ориентация тела у гладконосых относительно вектора земной гравитации на протяжении дня может меняться. Большинство из них активно использует тетраподную

локомоцию как для перемещений в местах отдыха, так и для ловли добычи на земле. По стволам и веткам деревьев они способны подниматься вертикально вверх, к тому же и на отдыхе в убежищах они часто занимают положение головой вверх. Следовательно, время пребывания в АНОП у гладконосых существенно меньше, чем у подковоносых (Ковалёва, 2007).

Значительное большинство рукокрылых проводят большую часть времени своей жизни в АНОП, причём подковоносые (как, вероятно, и представители семейства *Hipposideridae*) — более 90%. Практически единственным способом передвижения представителей *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* является полёт, что, по всей видимости, теснейшим образом связано с превалирующим использованием ими АНОП. Поэтому эволюцию рукокрылых и, таким образом, формирование морфофункциональных адаптаций этой группы млекопитающих, по-видимому, следует рассматривать с учётом данного фактора. Можно полагать, что адаптация предковой формы рукокрылых к данному фактору стала ключевой, повлиявшей на ход эволюции рукокрылых.

3. Морфофункциональные особенности органов гемореспираторного аппарата рукокрылых

Анализ литературы, посвящённой морфологии органов гемореспираторного аппарата рукокрылых, показал, что их изучение не отличается полнотой и комплексностью. Большинство работ, рассматривающих дыхательный аппарат рукокрылых, представлено в виде разрозненных исследований, касающихся отдельных органов респираторного аппарата (Жеденов, 1957; Vaughan, 1959; Масенов, 1968; Maina, 2006, и др.).

На сегодняшний день остаётся ряд открытых вопросов, в частности, о долеоброзовании и асимметрии лёгких у рукокрылых, как и в целом для млекопитающих; о причинах вариаций в строении различных респираторно-моторных и воздухопроводящих органов, приводящих к разнообразию рукокрылых в целом.

3.1. Органы респираторного аппарата рукокрылых

3.1.1. Воздухопроводящие органы

Исследованию воздухопроводящих органов рукокрылых, в частности, строению носовой полости, гортани, трахеи, бронхов посвящено значительное количество работ (Гуртовой, 1966; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Horsfield, 1990; Griffiths, 1994; Korad, Joshi, 1998; Canals et al., 2004; Maugou et al., 2004). Установлено, что морфологические перестройки воздухопроводящих органов летучих мышей имеют непосредственную связь с характером излучения эхолокационных сигналов.

В ходе исследования воздухопроводящих дыхательных органов рукокрылых выявлено, что у подковоносых наблюдается отличное от гладконосых расположение носовых отверстий. У гладконосых ноздри расположены практически на ростральном конце (рис. 1А,В), а у подковоносых сдвинуты каудально (рис. 1С). Эта особенность, на наш взгляд, может иметь связь как с различиями в использовании эхолокационных сигналов, так и с эволюционными особенностями животных.

Формирование различных способов излучения разных типов эхолокационных сигналов могло происходить на фоне разнообразных экологических и этологических факторов, в частности, таких, как предпочтение одиночного или колониального образа жизни, характера исполь-

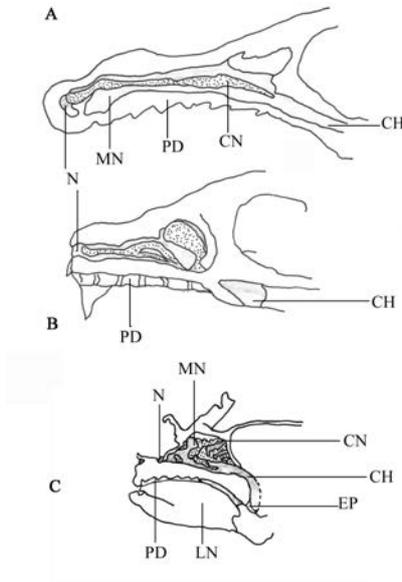


Рис. 1. Носовая полость у рукокрылых. Медиальная поверхность. CH – хоаны, CN – носовые раковины, EP – надгортанник, LN – язык, MN – носовой ход, N – ноздри, PD – твёрдое нёбо.

Fig. 1. Nasal cavity of chiropterans. Medial view. CH – choanae, CN – nasal conchae, EP – epiglottis, LN – tongue, MN – meatus nasi, N – nares, PD – hard palate.

Виды/Species: A – *Eptesicus serotinus*, B – *Nyctalus noctula*, C – *Rhinolophus ferrumequinum*.

зуемых убежищ, условий фуражирования (Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Наши наблюдения, как и сведения других биологов, указывают на то, что подковоносы (и в колониях, и при небольших группах) предпочитают свободное размещение в убежище. Тесное размещение животных отмечается, как правило, в материнских колониях. Свободное расположение позволяет одиночно «висящему» животному, например, в период пробуждения (во время дневного отдыха) или во время охоты, периодически сканировать пространство вокруг себя, вращаясь на 360° вокруг своей оси.

Отметим, что такому «вращению» подковоносов способствует строение их тазовых конечностей, которые претерпели существенные перестройки. С одной стороны, они приобрели узкоспециализированные перестройки, обеспечивающие механизм подвешивания, с другой, — произошла редукция отдельных

групп мышц, что, по нашему мнению, связано как с использованием АНОП, так и с неиспользованием четвероногой локомоции.

Животные обнаруживают жертву или врага, используя сигналы, которые позволяют различать движущиеся предметы на фоне неподвижных — поверхности пещер, строений, деревьев, воды и пр. (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Учитывая такой способ лоцирования пространства, можно оценить «целесообразность» размещения носовых отверстий и своеобразных околоносовых кожных образований не на ростральном конце головы, а ближе к лобной её части. При этом «висящему» животному нет необходимости запрокидывать голову, прикладывая к этому мышечные усилия. Движения носовых придатков позволяют сфокусировать посылаемый звуковой сигнал, что используется животными при фуражировании в полёте.

Гладконосые летучие мыши сканируют пространство впереди себя, находясь чаще всего в гуще колонии себе подобных во время отдыха или во время фуражирования (в полёте или при квадрупедальной локомоции по твёрдому субстрату), чему соответствует расположение носовых отверстий на краниальном конце рострума животного.

Исследователями отмечалось особое строение надгортанного хряща у подковоносых, удлинение которого (вплоть до хоан) способствует прохождению воздушного потока непосредственно в гортань, минуя ротоглотку. Помимо этого, отметим, что строение трахеи (по типу строения её колец — сплошные или незамкнутые) соответствует типу дыхания (или через нос, или через рот) летучих мышей и используемым ими эхолокационным сигналам. Соответствующие данные получены Г. Робинот (Robin, 1881) и Э. Айрапетьянц и А. Константиновым (1974).

В частности, постоянно частотные сигналы испускают через нос представители *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*, *Megadermatidae*, *Nycteridae*, многие *Phyllostomidae*, некоторые *Vespertilionidae*, причём представители родов *Rhinolophus*, *Nycteris*, *Phyllorhina*, *Plecotus*, *Miniopterus* имеют полные трахейные кольца. В свою очередь, частотномодулированные сигналы испускают через рот представители *Emballonuridae*, *Rhinopomatidae*, *Mormoopidae*, *Noctilionidae*, *Natalidae*, большинство *Vespertilionidae*, некоторые *Phyllostomidae*, причём представители родов *Vespertilio*, *Phyllostoma*, *Desmodus*, *Molossus*, *Taphozous*, *Emballonura* имеют неполные трахейные кольца.

Отмечалось также преобразование колец трахеи в структуры, напоминающие воронки, входящие по сегментно одна в другую (Fischer et al., 1962). Вероятно,

такие преобразования колец трахеи произошли вследствие АНОП, в котором находятся рукокрылые большую часть своей жизни. Учитывая эластичность и податливость таких структур, как хрящ, указанные преобразования представляются вполне допустимыми.

В бронхиальном дереве летучих мышей исследователи отмечают большие углы бифуркации (Canals et al., 2004; Maugou et al., 2004), что, по их мнению, оказывается полезным для предотвращения турбулентных потоков при высокой скорости дыхания. Полагаем, что увеличение углов отхождения дочерних от главных бронхов может быть связано с особенностями формирования бронхиального дерева в эмбриогенезе и в раннем постнатальном периоде развития. Развитие органов внешнего дыхания, а именно: формирование бронхиального дерева, — является векторным биологическим процессом (Spooner et al., 1994; Яценко, Масіцька, 2003). Поскольку формирование лёгких продолжается в постнатальном периоде развития, влияние на этот процесс продолжительного направленного действия вектора земной гравитации при нахождении животных в АНОП представляется весьма вероятным.

Полагаем, что происходящее при этом укорочение трахеи и бронхов у рукокрылых (в сравнении с другими млекопитающими) имеет положительные стороны: уменьшается объём «мёртвого пространства», что ведёт к относительному увеличению дыхательного объёма, а также к более быстрой смене входящего и выходящего воздуха.

Таким образом, отмеченные признаки в строении воздухопроводящих органов летучих мышей (преобразование колец трахеи; вхождение надгортанника в хоаны у подковоносых; укорочение трубочки

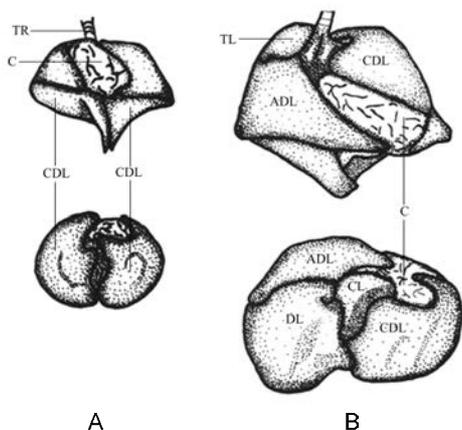


Рис. 2. Лёгкие у рукокрылых. Рёберная (сверху) и диафрагмальная (снизу) поверхности. ADL – добавочная доля правого лёгкого, С – сердце, CDL – сердечно-диафрагмальная доля, CL – сердечная доля, DL – диафрагмальная доля, TL – краниальная (верхушечная) доля, TR – трахея.

Fig. 2. Lungs of chiropterans. Costal (above) and diaphragmatic (below) surfaces. ADL – accessory lobe of right lung, C – cor, CDL – cardiaphragmatic lobe, CL – cardiac lobe, DL – diaphragmatic lobe, TL – cranial lobe, TR – trachea.

Виды/Species: A – *Rhinolophus ferrumequinum*, B – *Eptesicus serotinus*.

тых органов, каковыми являются трахея и бронхи; большие углы бифуркации в бронхиальном дереве), вероятно, являются приспособлением к продолжительному нахождению животных в АНОП. Отметим, что указанные преобразования органов в большей степени касаются подковоносых. Иными словами, длительное нахождение животных без смены положения относительно вектора земной гравитации способствует формообразованию органов. При этом степень выраженности тех или иных признаков усиливается с продолжительностью нахождения животных в АНОП (Ковальова, 2010).

3.1.2. Органы газообмена

3.1.2.1. Лёгкие

Дефинитивные лёгкие. Начало исследованиям количественных соотношений лёгочных параметров рукокрылых было положено рядом исследователей, которые изучали морфометрические пропорции лёгких у рукокрылых в сравнении с другими млекопитающими и птицами (Maina et al., 1982). В результате установлено, что лёгкие рукокрылых, как и других млекопитающих, работают по принципу «обще-

го котла» — в них происходит смешивание входящих и выходящих потоков газов. Рукокрылым присущ «мамальный» тип строения лёгких; они имеют лишь относительно увеличенный объём в сравнении с таковым других млекопитающих, а также некоторые гистологические отличия. Данные наших исследований подтвердили значительное сходство лёгких рукокрылых и других млекопитающих (Kovalyova, 1994–1995).

Исследователями отмечено, что работа лёгких млекопитающих по принципу «общего котла» менее эффективна в сравнении с перекрёстными несмешиваемыми воздушными потоками в лёгких птиц. Несмотря на некоторые преимущества респираторного аппарата рукокрылых морфологического и функционального характера (в сравнении с другими млекопитающими), рукокрылые не достигли такой эффективности в функционировании лёгочного дыхательного аппарата, какого достигли птицы (Maina, West, 2005; Maina, 2006; West et al., 2007). Респираторный аппарат птиц с их комплексом «лёгкие — воздушные мешки» является наиболее сложным структурно и функ-

ционально более эффективным органом газообмена среди дышащих воздухом позвоночных животных. Эти особенности респираторного аппарата птиц, очевидно, способствовали активизации их полёта. С другой стороны, способность рукокрылых к длительному апноэ также вызывает дискуссию о необходимости дополнительных механизмов газообмена у рукокрылых (Thomas et al., 1990; Szewczak, 1997).

Макро- и микроморфологические исследования лёгких у рукокрылых позволили нам выявить присущие им особенности (Ковалёва, Тараборкин, 2007). Дефинитивные лёгкие подковоносов представлены не разделёнными на доли органами (рис. 2А). Сердце подковоносов занимает почти центральное положение в грудной полости, равномерно размещаясь между правым и левым лёгкими. У гладконосых сердце несимметрично размещено между правым и левым лёгкими, наблюдается долевое строение правого лёгкого (рис. 2В). Нами отмечено, что у летучих мышей с округлой грудной клеткой (Rhinolophidae, Hipposideridae) лёгкие не имеют долевого строения, тогда как у летучих мышей, грудная клетка которых сжата дорсо-вентрально (большинство рукокрылых), лёгкие разделены на доли.

Отметим, что у других млекопитающих имеются подобные соотношения. Например, грудная клетка у лошадей имеет в поперечном сечении округлую форму, при этом правое и левое лёгкие не имеют деления на доли. Эти же соотношения отмечаются у водных млекопитающих.

Нами установлено, что в строении лёгких рукокрылых наблюдается асимметрия, что отражается на их массах (табл. 1). Графическая иллюстрация полученных данных о весовых пропорциях правого и левого лёгких представлена на рис. 3.

Очевидно, что масса правого лёгкого исследованных животных в среднем больше массы левого лёгкого. Однако строгое обоснование этого утверждения, т. е. получение статистически достоверных выводов об асимметричности лёгких летучих мышей, требовало проведения соответствующего статистического анализа. Особенность анализа состояла в том, что экспериментальные данные образуют две связанные выборки, причём каждая пара наблюдений ($w^{(r)}$, $w^{(l)}$) получена на однородном материале, т. к. величина $w^{(r)}$ соответствует массе правого лёгкого животного, а $w^{(l)}$ — массе его левого лёгкого. Проведенный статистический анализ показал, что с высокой доверительной вероятностью (99%) средние значения массы правого лёгкого у разных видов исследованных летучих мышей больше массы левого лёгкого, причём массы левого и правого лёгких связаны (прямо пропорционально) статистически значимой зависимостью с той же доверительной вероятностью (Ковалёва, Тараборкин, 2007).

Выявленная асимметрия в строении лёгких у рукокрылых — явление нередкое и наблюдается у большинства млекопитающих. Вместе с тем, рассмотрение различных семейств рукокрылых, имеющих значительные отличия в образе жизни, способе локомоции и пр., позволило подойти к решению вопроса о возникновении данного феномена не только у рукокрылых, но и у других млекопитающих.

Пренатальное развитие лёгких. Решение поставленного вопроса о причинах асимметрии строения лёгких у рукокрылых, а также о первичности или вторичности недолевого строения лёгких у подковоносов проводилось в ходе сравнительного исследования эмбрионального развития лёгких у рукокрылых (Kovalyova, 1998a, 2002).

Табл. 1. Весовые соотношения лёгких у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae.**Table 1.** Weight ratios of lungs in some Rhinolophidae and Vespertilionidae.

Вид (n)	Масса лёгкого (мг)		Вид (n)	Масса лёгкого (мг)	
	правое	левое		правое	левое
<i>Rh. ferrumequinum</i> (3)	293	222	<i>N. leisleri</i> (3)	209	134
	282	207		210	131
	350	330		120	95
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	43	30	<i>M. emarginatus</i> (1)	98	72
	107	97			
	95	67			
<i>Rh. mehelyi</i> (2)	220	157	<i>M. blythii</i> (2)	309	205
	98	58		265	200
<i>Rh. blasii</i> (2)	194	143	<i>M. nattereri</i> (2)	77	46
	170	116		122	80
<i>Rh. bocharicus</i> (2)	187	109	<i>E. serotinus</i> (5)	151	95
	125	85		310	185
		193		123	
		350		250	
		285		180	
<i>N. noctula</i> (4)	417	281	<i>E. ognevi</i> (1)	78	59
	412	267			
	260	173			
	420	260			

Примечания. Приведены данные по отдельным экземплярам.

Comments. The data are provided for particular specimens.

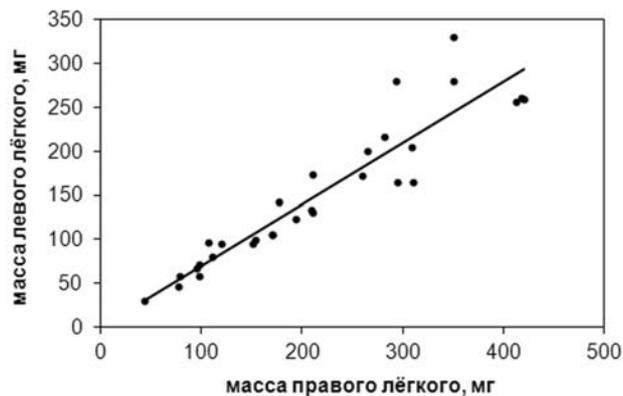


Рис. 3. Графическая иллюстрация соотношения веса правого и левого лёгких у рукокрылых.

Fig. 3. Graphic illustration of the weight ratio of the right and left lungs in chiropterans.

Пренатальное развитие лёгких двух представителей семейства гладконосых (*N. noctula* и *M. blythii*) изучено на серии эмбрионов, относящихся к семи стадиям эмбрионального развития. Пренатальное развитие лёгких подковоносых проведено на четырёх представителях этого семейства (*Rh. hipposideros*, *Rh. bocharicus*, *Rh. blasii*, *Rh. ferrumequinum*), относящихся к семи эмбриональным и плодовым стадиям развития.

Формирование асимметричного строения воздухопроводящих структур наблюдается на 17-й стадии эмбрионального развития. Правый и левый первичные бронхи врастают в толщу окружающих их мезенхимных клеток. Правый первичный бронх больше вытянут в латеральном направлении, чем левый. Латеральное отклонение правого бронха приводит к увеличению угла бифуркации между первичными бронхами. Зачатки правого и левого лёгких располагаются по бокам от сердца и немного каудальнее от него.

На 18-й стадии эмбрионального развития лёгкие расположены по бокам от сердца и вровень с ним. Характерно, что к этому моменту развития голова эмбрионов рукокрылых, относящихся к различным семействам, имеет различное положение относительно туловища.

Эмбрионы млекопитающих, включая рукокрылых, имеют С-образную изогнутость, начиная с 14-й стадии эмбрионального развития. По мере развития эмбриона гладконосых его голова постепенно приближается к чётко выраженному сердечно-печёночному выступу и прижимается к нему. Эти данные подтверждаются рядом исследователей (Adams, 1992; Ковтун, Лихотоп, 1994). Сходное положение головы относительно туловища наблюдается и у эмбрионов подковоносых. Однако, в отличие от гладконосых,

у подковоносов, начиная с 18-й стадии развития, голова не прижата к грудной клетке и сердечно-печёночному выступу, а несколько приподнята и развёрнута вбок, что сохраняется до 22-й стадии эмбрионального развития. Затем голова эмбриона принимает симметричное по отношению к туловищу положение (Kovalyova, 2002).

Наши данные согласуются с результатами других исследователей. Установлено, что у рукокрылых, излучающих сигналы через нос (в частности, у подковоносых), в период формирования мозга, сенсорных капсул и глотки происходит неравномерный рост этих структур, что приводит к деформации черепа и повороту его относительно оси позвоночного столба. То есть требования эхолокации строго канализировали развитие и эволюцию черепа рукокрылых по двум направлениям, ведущим, с одной стороны, к излучающим сигналам через нос, а с другой стороны — к излучающим через рот формам (в частности, гладконосые) (Pedersen, 1993).

Мы полагаем, что у гладконосых расположение головы эмбриона на вентральной стенке грудной клетки, подобно большинству млекопитающих, стало одной из причин её дорсо-вентрального сжатия.

В периоде между концом 18-й и началом 19-й стадий эмбрионального развития начинается интенсивный процесс бронхообразования: от бронхиальных веточек интенсивно ответвляются терминальные бронхиолы. Происходит формирование различий в лёгких у гладконосых и подковоносых. Несмотря на сходство в строении магистральных бронхиальных ветвей, дальнейшее деление и, вероятно, различие как в скорости, так и продолжительности роста отдельных формирующихся разветвлений, приводят к формированию

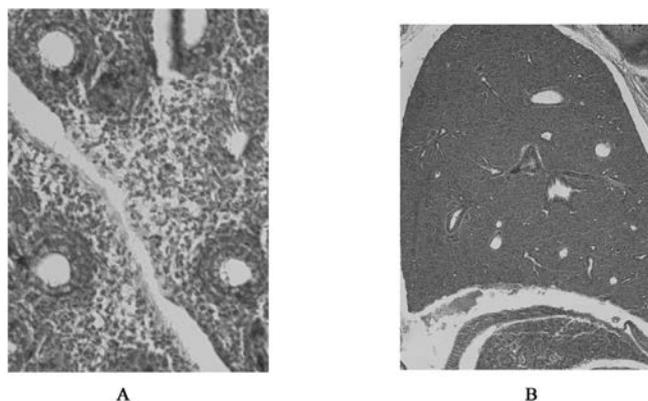


Рис. 4. Наличие двух долей правого лёгкого у *Nyctalus noctula* (A) и бездолевого лёгкого у *Rhinolophus hipposideros* (B) на 20-й стадии эмбрионального развития. Окраска гематоксилин-эозином по Эрлиху.

Fig. 4. Two lobes of right lung in *Nyctalus noctula* (A) and lobeless lung in *Rhinolophus hipposideros* (B) at the 20th embryonic stage. Stained with Ehrlich's haematoxylin and eosin

столь различных по виду лёгочных органов у этих рукокрылых (рис. 4).

В работах исследователей отмечается, что одной из возможных причин асимметричного развития лёгких является несимметричное расположение сердца по отношению к развивающимся лёгким (Пэттен, 1959; Шишкин и др., 1975). Мы представили возможный вариант формирования асимметрии сердца и лёгких у рукокрылых (Kovalyova, 2002).

У млекопитающих к 18-й стадии эмбрионального развития формируются четыре полости дефинитивного сердца. В перегородке между правой и левой половинами предсердий и желудочков имеется отверстие, которое не предотвращает разделения потока крови. Рост перегородок сердца приводит к полному разделению двух половин сердца. В этот период развития в левую половину сердца поступает лишь незначительное количество крови из неразвившихся лёгких. Правая половина сердца оказывается наполненной кровью.

По-видимому, в этот момент под действием силы земной гравитации происходит наклон корпуса сердца вправо при одновременном смещении его корпуса влево. В результате такого смещения сердца левое и правое лёгкие, расположенные по бокам от сердца, оказываются в различных топографических условиях. У рукокрылых описанное явление происходит на 18-й стадии эмбрионального развития. Таким образом, у эмбрионов гладконосых описанный возврат сердца к исходному положению происходит в условиях dorso-ventрального сжатия грудной клетки, тогда как у подковоносых грудная клетка не уплощена и сохраняет округлую форму. Вероятно, округлая форма грудной клетки способствует некоторому «выравниванию» сердца вскоре после наполнения его левой половины кровью.

3.1.2.2. Летательная перепонка

Необходимым условием реализации полёта наземными животными стало

усиление газообмена (Северцов, 1949). В частности, указывалось, что это условие сопровождалось образованием дополнительных респираторных органов или увеличением площади диффузионной поверхности (Мамаев, 1975). Такие процессы повсеместно наблюдаются у птиц, реализующих активный полёт: образование воздушных мешков, увеличение респираторной поверхности лёгких.

Выше показано, что лёгкие рукокрылых не претерпели каких-либо значительных изменений по сравнению с другими млекопитающими. Вместе с тем, обеспечивающие полёт рукокрылых органы (увеличенные грудные мышцы, преобразованные грудные конечности, обширная летательная перепонка) существенно повысили энергетические затраты. Следовательно, естественно поставить вопрос о наличии у рукокрылых дополнительных структур для усиления газообмена.

Морфология кожи летательной перепонки. Нами была сформулирована гипотеза о респираторной (помимо общеизвестных других) функции летательной перепонки рукокрылых, которая способствовала реализации у них полёта (Kovalyova, 1994). Летательные перепонки взяли на себя роль не только органа локомоции, но и дополнительного органа газообмена, представляя собой, наряду с лёгочными структурами, обширную диффузионную поверхность.

Имеющиеся в публикациях разногласия по поводу морфологии кожи летательной перепонки летучих мышей (Забусов, 1910; Gupta, 1967; Соколов, 1973) потребовали дополнительных морфологических исследований.

По нашим данным, в эпидермисе кожи перепонки гладконосых летучих мышей имеются 3-4 ряда клеток. Поверхностные корнеоциты располагаются в один

ряд, имеют крупные размеры (до 5 мкм в диаметре), разделены широкими межклеточными промежутками (до 0.5 диаметра клетки). Под слоем корнеоцитов размещаются клетки шиповидного (мальпигиевого) слоя. Они мелкие (0.3–0.5 мкм), размещаются в один–два ряда (чаще однорядный слой), имеют неправильную гексагональную форму и овальные ядра. Базальный слой представлен одним рядом недифференцированных клеток. Строение дермы можно представить как однородную структуру с переплетением коллагеновых и эластических волокон. В её толще расположены многочисленные капилляры (непосредственно под эпидермисом), отдельные мелкие и большие сосуды (чаще вены или артериолы), пучки мышечных волокон (рис. 5).

При исследовании кожи летательных перепон у летучих мышей нами отмечено наличие обильной васкуляризации. Это согласуется с данными других исследователей. В частности, было отмечено, что количество венозных сосудов в коже перепон составляет около 80%, тогда как артериальных — 20% (Wiedeman, 1963).

Морфологические особенности летательной перепонки как кожного деривата состоят в истончении образующих её слоёв, отсутствии железистых и волосных комплексов, а также отсутствии гиподермы. Эти модификации приводят к уменьшению массы перепонки и усилению перспирации, которая обеспечивает постоянное увлажнение поверхности перепонки и, таким образом, улучшает её диффузионную способность и интенсивность окислительно-восстановительных процессов кожного дыхания. Большие межклеточные промежутки корнеоцитов способствуют диффузии газов, в частности, создают благоприятные условия для диффузии атмосферного кислорода

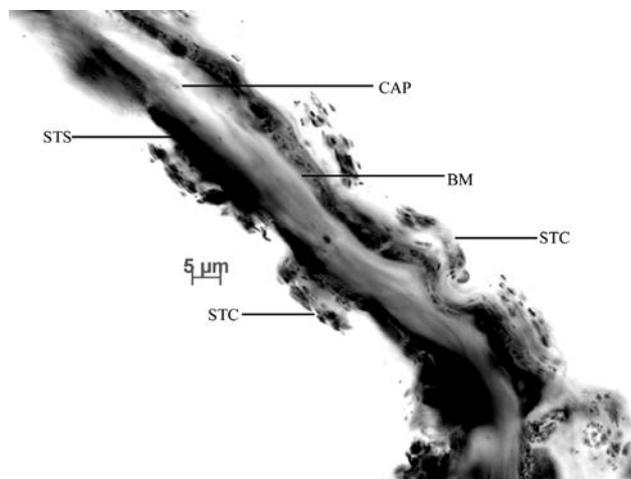


Рис. 5. Кожа летательной перепонки у *Eptesicus serotinus*. Поперечный срез. BM – базальная мембрана, CAP – капилляр с эритроцитами, MI – меланоциты, STC – кератиноциты, STS – клетки шиповидного слоя эпидермиса. Окраска по методу Ван Гизон.

Fig. 5. The wing membrane skin of *Eptesicus serotinus*. Transversal section. BM – basal membranes, CAP – the blood capillary with erythrocytes, MI – melanocyte, STC – keratinocytes, STS – cells of stratum spinosum. Stained by Van Hizon's method.

к клеточным слоям и тканям перепонки. Фактически, диффузионный барьер кожи летательной перепонки рукокрылых образован мальпигиевым слоем эпидермиса, прослойкой соединительнотканых волокон дермы (лежащей непосредственно под эпидермисом), толщина которой может изменяться при натяжении кожи, и исключительно тонкой эндотелиальной стенкой капилляра (Ковалёва, 2013).

Интенсификация кожного дыхания напрямую зависит от площади диффузионной поверхности, то есть от площади кожной поверхности. Для определения доли кожного дыхания в общем газообмене рукокрылых нами было проведено сравнение газообменных площадей лёгких и кожи, — их значения у летучих мышей оказались сопоставимыми по величине (табл. 2).

Полученные результаты сравнивались с данными, полученными для указанных структур других млекопитающих. Так, у землеройки массой 24 г площадь поверхности лёгких ($S_{\text{л}}$) составляет 792 см² (Gehr et al., 1981); средняя площадь поверхности кожи тела ($S_{\text{т}}$), вычисленная нами по соответствующей формуле, составляет 74.1 см², что приблизительно в 10 раз меньше таковой лёгких: среднее отношение площадей $S_{\text{л}}/S_{\text{т}}$ составляет 10.69.

Мы полагаем, что полученные данные позволяют сделать вывод о способности кожи летательных перепонки к существенному участию в процессе газообмена.

Говоря о кожном газообмене животных и вкладе его в общий газообмен применительно к рукокрылым, следует принимать во внимание, по меньшей мере, два состо-

Табл. 2. Площадь поверхности летательных перепонки и газообменной поверхности лёгких и отношение этих площадей у рукокрылых.

Table 2. Area of the wing membrane surface and lung respiratory surface, and the ratio of these areas in chiropterans.

Вид (<i>n</i>)	Масса тела M_T (г) $m \pm s$	Площадь поверхности лёгких S_L (см ²) $m \pm s$	Средняя площадь поверхности кожи тела и крыльев S_T (см ²)	Среднее отношение площадей S_L/S_T
1	2	3	4	5
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (2)	5.1±0.8	320±40	169.9	1.90
<i>Miniopterus minor</i> (5)	9.1±0.9	440±50	250.4	1.77
<i>Tadarida mops</i> (5)	24.0±2.2	1300±200	478.0	2.73
<i>Cynopterus brachyotis</i> (7)	36.7±4.1	1070±200	635.0	1.69
<i>Cheiromeles torquatus</i> (5)	172.7±12,5	5680±500	1782.1	3.19

Примечания. В колонках 2, 3, 4 использовались данные из работы: Maina et al. (1984); результаты в колонке 5 получены по формуле Meeh (по: К. Шмидт-Нильсен, 1987). Обозначения: *m* – среднее значение, *s* – стандартное отклонение.

Comments. In the columns 2, 3, 4 the data borrowed from: Maina et al. (1984); results in the column 5 are obtained by the Meeh's formula (after K. Schmidt-Nielsen, 1987). Abbreviations: *m* – average diameter value, *s* – its standard deviation.

яния этих животных — с минимальным и максимальным уровнями метаболизма (торпор и полёт). Если речь идёт о находящемся в полном покое животном с минимальным уровнем метаболизма, то, вероятно, газообмен через кожу может обеспечить эти минимальные потребности организма в кислороде. Это следует из того, что лёгочное дыхание животных крайне ограничено, апноэ может длиться более чем один час (Thomas et al., 1990; Szewczak, 1997). Если мы имеем дело с животным, осуществляющим активный полёт (с максимальным уровнем метаболизма), то следует учитывать его энергетические затраты, идущие на обеспечение работы локомоторных мышц. При этом

другие органы и ткани, в том числе кожа, могут испытывать недостаток в кислороде (Эккерт и др., 1992; Иванов, 2001). Механизм доставки кислорода в кровеносное русло животного обсуждается нами в подразделе настоящей статьи, касающемся газообмена рукокрылых.

Морфогенез летательной перепонки. Летательная перепонка рукокрылых является неотъемлемой составляющей органа локомоции — крыла. Вместе с тем, помимо локомоторной функции, ей присущи другие функции, свойственные образующим её покровным тканям. Таким образом, формирование крыла как в онто-, так и в филогенезе рукокрылых следует рассматривать не только с точки зрения

локомоции животного, но и с учётом других функций, в частности, функции газообмена на всех стадиях онтогенеза. Нами прослежено формирование летательной перепонки у некоторых видов рукокрылых.

В ходе исследования выявлено значительное увеличение площади поверхности покровных тканей эмбрионов рукокрылых, а также высокая степень их васкуляризации. Эти факты указывают на возможную газообменную функцию покровных тканей на эмбриональных стадиях их развития. Таким образом, есть основания обсуждать функциональную роль летательной перепонки рукокрылых, проявившуюся уже на стадиях эмбриогенеза (Ковалёва, Тараборкин, 2007; Ковалёва, 2008, 2012а; 2014; Kovalyova, 2014, 2015).

Привлечение данных по физиологии животных позволило предположить, что участие покровных тканей в газообмене на эмбриональных стадиях развития рукокрылых обусловлено особенностями образа жизни, которые отличают их от других млекопитающих. Эти особенности, по-видимому, и создали условия для молекулярно-генетических преобразований у предковой формы рукокрылых. Как показано выше, к таким особенностям рукокрылых относится их длительное нахождение в АНОП.

Стандартная модель АНОП по Morey–Holton широко используется для изучения влияния эффектов невесомости (гравитационной разгрузки), в частности, на сердечнососудистую систему (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005; Фадюкова и др., 2005). АНОП позволяет моделировать в наземном эксперименте один из эффектов, возникающих у человека в невесомости, — перераспределение жидкостных сред организма (в частности, крови). Отмечалось замедление кровотока в венозной

системе брюшной и грудной полости при увеличении угла наклона и длительности пребывания в АНОП у человека и лабораторных животных (крыса, кролик, морская свинка) (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005; Афонин, Гончарова, 2009). Продолжительное нахождение в АНОП вызывает ряд функциональных изменений не только в кровеносной, но и дыхательной системе, отражаясь на общем метаболизме. Фактически снижение газообмена равнозначно снижению уровня метаболизма (Шмидт-Нильсен, 1987; Ганонг, 2002). У современных рукокрылых, находящихся в АНОП, наблюдается значительное снижение метаболизма, что сопровождается замедлением дыхания, вплоть до продолжительного апноэ (Szewczak, 1997).

Можно полагать, что отмеченное выше снижение кровоснабжения органов брюшной полости млекопитающих при нахождении в АНОП может негативно отразиться на обеспечении эмбрионов кислородом. Такая ситуация, по всей видимости, может иметь место и в случае эмбрионов рукокрылых.

К эмбриону плацентарных животных кислород поступает не только через плаценту, но и через внезародышевые оболочки из амниотической жидкости — так называемый параплацентарный обмен. В амниотическую жидкость кислород попадает из артериальной крови эндометрия в стенке матки (Бодяжина, 1982).

Парциальное давление кислорода внешней среды (амниотической жидкости), в которой находятся эмбрионы млекопитающих, более высокое, чем парциальное давление кислорода крови, поступающей через плаценту по пупочной вене (*a. umbilicalis*) к эмбриону. Эндометрий снабжается кровью, поступающей из нескольких артерий. Так, от брюшной аорты *aorta abdominalis* ответвляются

висцеральные ветви, одни из которых — маточно-яичниковые парные артерии *aa. utero-ovarica*, которые снабжают кровью яичник и отдают ветви в матковую трубу *ramus tubarius* и рог матки *ramus uterinus*. Далее по ходу от брюшной аорты ответвляются правая и левая наружные подвздошные артерии (идущие к тазовым конечностям) и затем — правая и левая внутренние подвздошные артерии *aa. iliaca interna*, висцеральные ветви которых поставляют кровь в органы малого таза. В их числе — пупочная артерия *a. umbilicalis*. Эта артерия, значительно увеличивающаяся во время беременности, снабжает кровью плаценту. От неё же ответвляется матковая артерия *a. uterina*. У некоторых млекопитающих, в частности у лошадей, матковая артерия отходит непосредственно от *a. iliaca interna*. Таким образом, стенки матки снабжаются кровью по крайней мере из двух независимых источников (*aa. utero-ovarica* и *a. uterina*), тогда как кровь к плаценте поступает главным образом по *a. umbilicalis*. Васкуляризация эндометрия при имплантации эмбриона возрастает благодаря развитию спиральных артерий, образующихся в децидуальной оболочке, в дополнение к постоянно функционирующим базальным артериям эндометрия. В результате во время беременности кровотока матки увеличивается в 20 раз (Ганонг, 2002).

Амниотическая жидкость, окружающая эмбрион, в частности, человека, содержит в 1.5–2 раза большее количество кислорода, чем плацентарная кровь, и в 2–3 раза большее, чем в крови плода. Так, у беременных кроликов pO_2 в околоплодных водах (79.1 ± 3.4 мм рт. ст.) в 2–3 раза превышало pO_2 в крови плода (28.7 ± 2.48 мм рт. ст.) (Савельева и др., 1984). Следовательно, покровные ткани эмбрионов лучше оксигенированы, чем их вну-

тренние органы, что приводит к градиенту кислорода амниотической жидкости и подкожных тканей и органов плода.

На представителях рукокрылых подобные исследования не проводились. Однако, учитывая сходство физиологических показателей у представителей различных отрядов млекопитающих и принадлежность рукокрылых к данному классу животных, представляется возможным экстраполировать данные по содержанию кислорода в амниотической жидкости на рукокрылых. Конечно, при этом получаемые оценочные обобщения лишь показывают возможную ситуацию.

Поэтому мы полагаем, что в условиях АНОП газообмен эмбриона рукокрылых может быть дополнен за счёт параплацентарного газообмена при участии покровных тканей эмбриона, которые выполняют компенсаторную респираторную функцию. По всей видимости, наиболее удалённые от центральной гемодинамики области покровных тканей, в частности, дистальные участки конечностей, первыми реагируют на имеющийся градиент (Ковалёва, 2014; Kovalyova, 2014).

Специфической особенностью формирования передней конечности рукокрылых является продолжительная пролиферация хондроцитов, снижение антиапоптических процессов и сохранение мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности (Hurle, Colvee, 1982; Hurle, Fernandez-Teran, 1984; Мажуга и др., 1993; Jarecki et al., 1999). Характерно, что апоптоз, как и гипертрофия тканей, напрямую связаны с уровнем васкуляризации и, таким образом, оксигенации определённых участков мезенхимы.

По всей видимости, повышение метаболизма клеток покровных тканей рукокрылых (как следствие интенсификации

функции газообмена) способствовало сдвигу соотношения пролиферации и апоптоза в дистальных участках грудных конечностей, а также увеличению кожной поверхности за счёт боковых складок тела, сохранения мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности и образования межбедренной перепонки.

Полагаем, что летательная перепонка рукокрылых — новая морфологическая структура, сформировавшаяся в изменившихся условиях эмбрионального развития предковой формы рукокрылых путём морфогенетических перестроек. Выполняя функцию компенсаторного газообменного органа в эмбриональном периоде онтогенеза, летательная перепонка предковой формы рукокрылых оказалась способной к реализации новой функциональной роли — реализации активного полёта. Наличие летательной перепонки рукокрылых определило общее направление развития последующих, более частных адаптаций и морфоэкологическую специфику формирующегося таксона. С реализацией активного полёта возросли адаптивные возможности животных, создавшие предпосылки для расширения прежней адаптивной зоны, а также освоения новых сред обитания.

3.1.3. Респираторно-моторные органы

Обычно при описании признаков скелета и мускулатуры рукокрылых выделяются те из них, которые могут быть использованы в качестве диагностических признаков для целей систематики. В качестве таких структур особое внимание исследователей привлекло строение кисти, черепа, позвоночника, плечевого пояса и элементов грудной клетки.

Морфофункциональный подход при исследовании осевого скелета и муску-

латуры рукокрылых был применён рядом исследователей, обращавших особое внимание на использование активного полёта (Kreith, 1955; Vaughan, 1959, 1970a–c; Norberg, 1970, 1972; Ковтун, 1984; Norberg, Rayner, 1987). Авторы показали, что первое впечатление о кажущемся сходстве в строении скелета и мускулатуры рукокрылых является поверхностным. Значительные различия между семействами и родами рукокрылых связаны, по их мнению, с гибкостью позвоночного столба и строением грудной клетки. Авторы отмечают, что полёт предъявляет высокие требования к опорной функции грудной клетки (по аналогии с птицами), связанные с необходимостью ограничения подвижности отдельных её структур.

Таким образом, анатомические особенности скелетномышечных структур рукокрылых чаще всего трактовались исследователями с точки зрения их локомоторной функции, что зачастую не всегда могло объяснить многообразие форм отдельных структур.

На наш взгляд, морфофункциональное многообразие, в частности, респираторно-моторного аппарата рукокрылых, может быть объяснено лишь при всестороннем рассмотрении респираторного комплекса, локомоторных адаптаций, поведения и пр.

Кроме того, при рассмотрении ряда функциональных адаптаций исследователями использовались различные термины. Так, с учётом ограничения подвижности отдельных скелетных структур, был использован исходный английский термин «inflexibility» (Vaughan, 1959). При переводе на русский язык этот термин буквально означает «негибкость». Позднее для описания этих же ограничений подвижности скелетных структур введен термин «жёсткость» (Ковтун, 1984).

М.Ф. Ковтун (1984) выводит два основных типа жёсткости осевого скелета рукокрылых и два механизма их достижения. Первый тип — структурная, или постоянная жёсткость. Она достигается путём перестройки скелетно-связочного аппарата, что выражается в слиянии отдельных элементов скелета и осуществляется без затрат мышечной энергии. Второй тип — функциональная, или временная жёсткость. Она создаётся лишь на время выполнения определённых статолокомоторных актов и достигается усилиями соответствующей группы мышц. Автор отмечает, что существуют также различные промежуточные варианты жёсткости, в большей или меньшей мере сочетающие в себе особенности двух основных.

Можно отметить, что большинство представителей отряда рукокрылых, как и значительное количество представителей класса птиц, имеют гибкий и подвижный осевой скелет, в частности, грудной отдел позвоночника (Карташев, 1974 и др.). Таким образом, согласно М. Ковтуну (1984), они обладают функциональной жёсткостью скелета и, соответственно, не имеют особых морфологических преобразований для осуществления полёта.

Если предположить, что жёсткость может осуществляться различными путями, то возникает вопрос о причинах выбора того или иного пути её реализации у рукокрылых и, очевидно, у птиц.

Термин «жёсткий» в отношении строения позвоночника принадлежит, по всей видимости, В.Я. Бровару (1936, 1940), который отмечал, что у млекопитающих наблюдается три типа строения грудного отдела позвоночника: 1) неустойчивый, 2) устойчивый и 3) жёсткий. «Неустойчивость» строения по В. Бровару характеризуется гибкостью позвоночника, т. е.

подразумевает подвижное сочленение позвонков посредством суставов. «Устойчивость» — это «отсутствие способности тела без разрушения и деформации к изменению своих геометрических очертаний» (Бровар, 1940, с. 61). «Жёсткость» характеризуется наличием структур, ограничивающих подвижность позвоночника. Как видим, автор в ходе пояснений к введенным им терминам использует термин «подвижность», который предназначен главным образом для объяснения возможности взаимного смещения сочленённых элементов при функционировании.

При сопоставлении терминов В. Бровара и М. Ковтуна можно отметить, что «неустойчивость» отвечает «функциональной жёсткости», «устойчивость» — «структурной жёсткости», тогда как «жёсткий» тип строения по В. Бровару (возможно, соответствует «inflexibility» по Т. Vaughan) выпадает из классификации М. Ковтуна.

3.1.3.1. Скелетные структуры

Для преодоления разночтений в понимании терминов «гибкость» и «жёсткость» нами предложена уточнённая система описания характера соединения скелетных элементов, учитывающая их анатомию, топографию и способ сочленения. Мы провели изучение способов сочленения элементов грудной клетки рукокрылых и определили типы подвижности их грудной клетки (Ковалёва, 1987; Kovalyova, Taraborkin, 2001).

Понятие «подвижности» элементов скелета предназначено для объяснения возможности взаимного смещения сочленённых элементов при функционировании. В данном контексте морфологами повсеместно используется термин «подвижность», который адекватно отражает суть вопроса и одновременно допускает

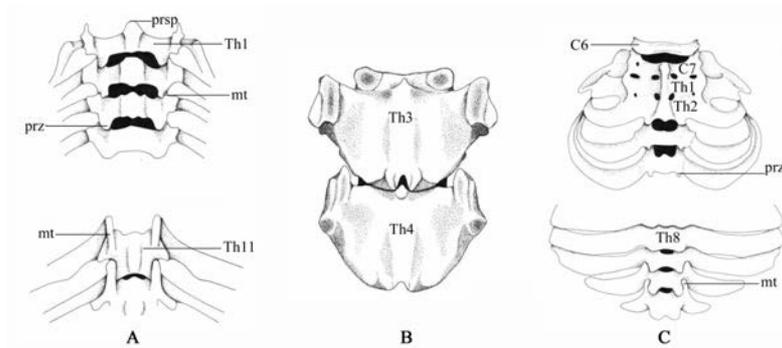


Рис. 6. Грудной отдел позвоночника у рукокрылых. Дорсальная поверхность. С6-7 – шейные позвонки; Th1-11 – грудные позвонки, mt – метапофизис, prsp – *proc. spinosus*, prz – *proc. postzygapophysis*.

Fig. 6. Thoracal part of the vertebrate column in chiropterans. Dorsal view. C6-7 – cervical vertebrae, Th1-11 – thoracic vertebrae, mt – metapophysis, prsp – *proc. spinosus*, prz – *proc. postzygapophysis*.

Виды/Species: A – *Taphozous perforatus*, B – *Pteropus tonganus*, C – *Asellia tridens*.

градацию. В нашей работе указанная градация содержит три степени подвижности: низкую, среднюю и высокую.

Предлагаемый термин «*высокая подвижность*» подразумевает подвижное суставное сочленение скелетных элементов и соответствует термину «функциональная жёсткость» (по М. Ковтуну). Термин «*низкая подвижность*» характеризует наличие различных видов сращений костных структур, ограничивающих взаимные смещения сочленяющихся костных элементов, и соответствует термину «структурной жёсткости». Термин «*средняя подвижность*» применяется нами при наличии синдесмозов и синэластозов и отвечает переходным состояниям. Кроме того, учитывая, что на взаимную подвижность анатомических структур влияет также величина площади их соприкосновения, а именно: чем она больше, тем меньше подвижность, — принимается во внимание взаиморасположение костных элементов.

Исходя из реализации подвижности грудной клетки в целом, представители исследованных семейств рукокрылых объединены в три группы.

Первая группа — рукокрылые, грудная клетка которых отвечает высокому типу подвижности (*Vespertilionidae*, *Emballonuridae*, *Molossidae*), а именно:

— подвижность грудных позвонков, при которой позвонки соединяются друг с другом суставами с помощью диапофизов, метапофизов и анапофизов (рис. 6А);

— суставное сочленение грудных позвонков с рёбрами (сочленение рёберных головок и рёберных бугорков с позвоночными парапофизами и диапофизами, соответственно);

— суставное сочленение всех рёберных хрящей с грудиной;

— отсутствие контактов между дугами грудных позвонков;

— широкие межрёберные промежутки.

Вторая группа объединяет рукокрылых, грудная клетка которых отвечает

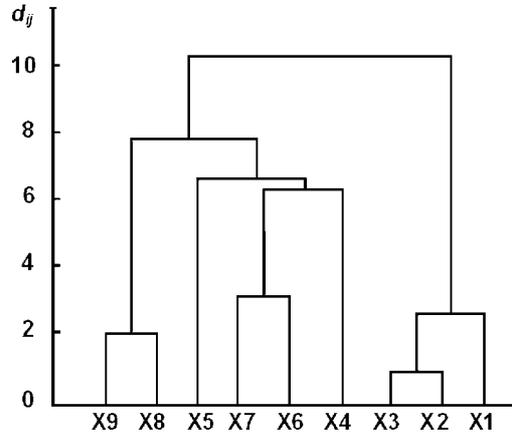


Рис. 7. Дендрограмма сходства по подвижности грудной клетки некоторых семейств рукокрылых.

Fig. 7. Dendrogram of similarity by torax mobility among some chiropteran families.

Семейства/Families: X1 – Emballonuridae, X2 – Vespertilionidae, X3 – Molossidae, X4 – Rhinopomatidae, X5 – Megadermatidae, X6 – Nycteridae, X7 – Pteropidae, X8 – Rhinolophidae, X9 – Hipposideridae.

среднему типу подвижности (Megadermatidae, Rhinopomatidae, Nycteridae, Pteropidae):

— сращение дуг позвонков и остистых отростков последнего шейного и первого грудного позвонков посредством синэластоа или синхондроза;

— сужение междугового пространства грудного отдела позвоночника и даже черепицеобразное налегание дуг позвонков (рис. 6В);

— «замковое» сочленение остистых отростков грудных позвонков;

— увеличение ширины рёбер и сужение межрёберных промежутков;

— оссификация и укорочение рёберных хрящей;

— образование плотной соединительной ткани между рёберными хрящами первой пары рёбер (одновременно с их оссификацией) и крыловидных отростков,

являющихся вытянутыми латеральными отростками рукоятки грудины, а также между рёберными хрящами двух первых пар рёбер.

Третья группа объединяет рукокрылых, грудная клетка которых имеет наименьшую степень подвижности и отвечает низкому типу подвижности (Natalidae, Rhinolophidae, Hipposideridae):

— тела грудных позвонков соединены посредством образования синостозов между первым и вторым грудными позвонками или синхондрозов между остальными грудными позвонками;

— межпозвоночные диски утончены;

— последний шейный и первый грудной позвонки и позвоночные концы первой пары рёбер (Rhinolophidae), а также первый и второй грудные позвонки, первая и вторая пара позвоночных концов рёбер (Hipposideridae) полностью сра-

стаются друг с другом путём синостозов (см. рис. 6С);

— рёбра расширены и, начиная с третьего, вступают в контакт друг с другом своими краями, образуя сплошную латеральную стенку грудной клетки.

Мы определили 17 основных признаков, которые характеризуют подвижность грудной клетки рукокрылых в целом. Таким образом, описание 9 семейств рукокрылых с учётом подвижности грудной клетки представлено с помощью 17 бинарных индексов, которые отвечают упомянутым основным признакам и могут иметь значение 0 (отсутствие признака) или 1 (наличие признака).

Разницу между семействами измеряли с помощью стандартной Манхэттен-дистанции. Рассматривали несколько вариантов кластеризации, с помощью которых строили соответствующие дендрограммы. Во всех случаях структура дендрограмм оказалась идентичной, позволяет чётко выделить 3 кластера (рис. 7). Один кластер содержит семейства Emballonuridae, Vespertilionidae, Molossidae с высокой подвижностью грудной клетки. Второй кластер объединяет семейства Rhinopomatidae, Megadermatidae, Nycteridae, Pteropidae со средней подвижностью грудной клетки. Третий кластер содержит семейства Rhinolophidae, Hipposideridae с низкой подвижностью грудной клетки. Как видно, семейства Rhinolophidae и Vespertilionidae в дендрограмме попали в крайние кластеры.

3.1.3.2. Мышечные структуры

Формирование различной подвижности грудной клетки рукокрылых имеет непосредственную связь с формированием соответствующего мышечного компонента респираторно-моторного комплекса.

В респираторно-моторных движениях грудной клетки рукокрылых, как и всех млекопитающих, участвуют группы мышц, имеющих фиксацию на костных элементах грудной клетки. Можно разделить их на две группы. Мышцы одной группы имеют начало и расположены преимущественно в области грудной клетки (*m. pectoralis anterior*, *m. pectoralis posterior*, *m. serratus ventralis*, *m. rectus thoracis*, *mm. intercostalis externi*, *mm. intercostalis interni*, *m. serratus dorsalis caudalis*, *m. iliocostalis caudalis*). Мышцы другой группы начинаются на грудной клетке, но расположены в области брюшной стенки, формируя её, а также разделяя грудную и брюшную полости (*m. obliquus externus et internus abdominis*, *m. rectus abdominis*, *m. transversus abdominis*, *diaphragma*).

С целью сравнения отдельно взятых мышц и мышечных комплексов у рассматриваемых групп рукокрылых мы оценивали их по следующим параметрам: размер области начала и прикрепления мышцы (их сужение или расширение), масса мышцы (относительная к группе мышц), соотношение мышечного и сухожильного компонента в мышце. Для описания полученных данных оказалось удобным использовать понятие степени мышечно-сухожильной дифференциации, полагая при этом, что высокая степень соответствует относительно большому по площади областям начала и прикрепления мышцы, значительному превалированию мышечных её волокон над сухожильными и относительно большой массе. Средняя и низкая степени мышечно-сухожильной дифференциации соответствуют снижению значений этих параметров, причём низкая степень предполагает возможность полного отсутствия мышцы.

Среди мышц, играющих главную роль в локомоции, основными по праву счита-

ются передняя и задняя грудные мышцы (соответственно, *m. pectoralis anterior* и *m. pectoralis posterior*). Однако они, помимо локомоторной функции, обеспечивают респираторную моторику грудной клетки, имея обширное начало на её поверхности, в частности, на грудной кости.

Нами установлено, что передняя и задняя грудные мышцы имеют чётко выраженные отличия в областях начала на грудной кости у различных летучих мышей (рис. 8). Особо отметим, что *m. pectoralis anterior* у Rhinolophidae начинается не только на рукоятке, но и на теле грудной кости (помимо прикрепления в этой области *m. pectoralis posterior*) (рис. 8e).

Ранее было установлено, что относительная суммарная масса передней и задней грудной мышцы к массе мышц плечевого пояса в семействах Rhinolo-

phidae и Vespertilionidae почти одинакова (Ковтун, 1984). Однако в дальнейшем нами было показано, что у Rhinolophidae, в сравнении с Vespertilionidae, наблюдается относительное увеличение массы передней грудной мышцы и, соответственно, относительное уменьшение массы задней грудной мышцы (Kovalyova, Taraborkin, 1998, 2001). Так, отношение массы передней грудной мышцы к суммарной массе мышц плечевого пояса у Rhinolophidae находится в диапазоне от 15.4 до 18.3, тогда как у Vespertilionidae — в диапазоне от 9.9 до 12.8 (рис. 9). Соответственно, наблюдается относительное уменьшение массы задней грудной мышцы у Rhinolophidae по сравнению с Vespertilionidae: У первых это отношение находится в диапазоне от 15.7 до 21.2, у вторых от 24.9 до 28.9.

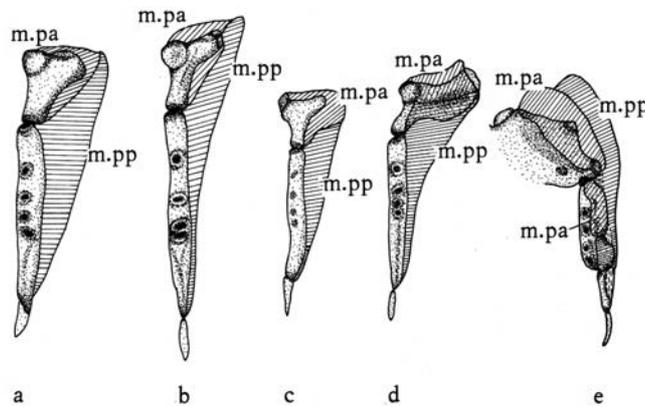


Рис. 8. Вентральные образования грудной кости и прикрепление пекторальных мышц на её поверхности у представителей Vespertilionidae и Rhinolophidae.

Fig. 8. Ventral formations of the sternum and attachment site of pectoral muscles on it in some Vespertilionidae and Rhinolophidae.

Обозначения/Abbreviations: m. pa – *m. pectoralis anterior*, m. pp – *m. pectoralis posterior*.

Виды/Species: a – *Myotis blythii*, b – *Eptesicus serotinus*, c – *Plecotus auritus*; d – *Miniopterus schreibersii*, e – *Rhinolophus bocharicus*.

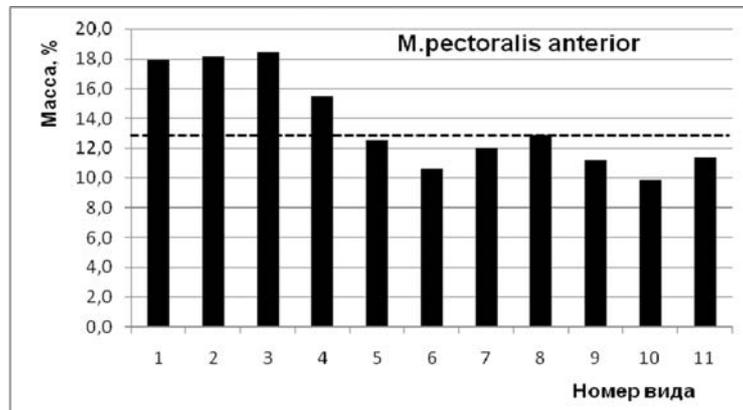


Рис. 9. Вес *m. pectoralis anterior* у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae (для каждого вида ниже указано число экземпляров).

Fig. 9. Weight of *m. pectoralis anterior* in some Rhinolophidae and Vespertilionidae (number of specimens is indicated for each species below).

Виды/Species: 1 – *Rhinolophus mehelyi* (5), 2 – *Rhinolophus ferrumequinum* (15), 3 – *Rhinolophus hipposideros* (5), 4 – *Rhinolophus bocharicus* (6), 5 – *Myotis blythii* (5), 6 – *Eptesicus serotinus* (10), 7 – *Nyctalus noctula* (10), 8 – *Barbastella barbastellus* (2), 9 – *Plecotus auritus* (13), 10 – *Miniopterus schreibersii* (9), 11 – *Murina leucogaster* (3).

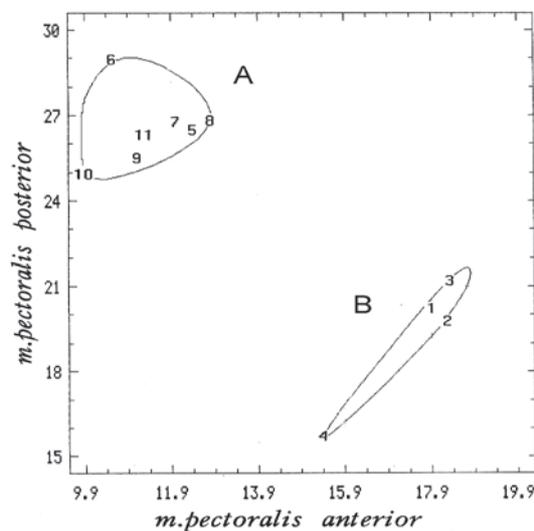


Рис. 10. Сходство некоторых Rhinolophidae (B) и Vespertilionidae (A) по степени развития частей пекторальных мышц. Обозначения видов как на рис. 9.

Fig. 10. Similarity of some Rhinolophidae (B) and Vespertilionidae (A) by development of parts of pectoral muscles. Species designations as in Fig. 9.

Вместе с тем, оказывается, что различия в весовых пропорциях передней и задней грудных мышц у *Rhinolophidae* меньше, чем у *Vespertilionidae*. Можно отметить, что соотношение этих мышц у подковоносов почти одинаковое, тогда как у гладконосых имеется явное преобладание по массе задней грудной мышцы.

Обработав полученный массив данных с помощью кластерного анализа, мы выделили две группы, при этом изученные виды чётко разделились по ним без переходных форм (рис. 10).

Более детальный анализ позволил установить, что формирование структурных образований грудной кости рукокрылых (вентральный отросток рукоятки, киль на теле грудины), а также степень их развития и ориентация обусловлены, главным образом, результирующей действия грудных мышц на грудную кость. Это зависит также от расположения элементов плечевого пояса (лопатки, ключицы) и проксимального участка плечевой кости (место прикрепления грудных мышц) относительно грудной клетки и имеет связь с формой грудной клетки (Kovalyova, Taraborkin, 1998, 2001).

В ходе исследований, проведённых на представителях рассматриваемых семейств, приблизительно сходных по размерам и массе (*Rh. ferrumequinum*, *M. daubentonii*, *M. schreibersii*), отмечено, что у рукокрылых с округлой формой грудной клетки (*Rh. ferrumequinum*, *M. schreibersii*) плечевой пояс и плечевая кость грудной конечности расположены дорсальнее относительно фронтальной плоскости грудины, чем у рукокрылых со сжатой дорсовентрально грудной клеткой (*M. daubentonii*). В то же время у рукокрылых с округлой формой грудной клетки (*Rh. ferrumequinum*, *M. schreibersii*) плечевой пояс может иметь различия в расположе-

нии: каудальнее или краниальнее относительно фронтальной плоскости грудины и грудной клетки в целом.

Дорсальные или вентральные, а также краниальные или каудальные «смещения» плечевого пояса и плечевой кости относительно грудной клетки обуславливают характерные направления мышечных волокон грудных мышц относительно сагиттальной и, соответственно, фронтальной плоскостей грудины. Направление волокон мышц, фиксирующихся на скелетных элементах, как правило, указывает направление силы их действия и оказывает различное формообразующее действие.

На наш взгляд, структурные образования грудной кости рукокрылых соответствуют характеру действия (по силе и направлению) грудных мышц на грудную кость. Так, формирование у рукокрылых киль на теле грудины и вентрального отростка рукоятки грудины различной степени выраженности, по всей видимости, можно объяснить с учётом положений биомеханики. Главный принцип этих положений состоит в том, что кость формируется под действием сил сжатия или растяжения, например, наличие остистых отростков холки; наличие или отсутствие ости лопатки у млекопитающих (Бровар, 1940).

Краниальное расположение плечевого пояса (относительно грудной клетки) вызывает краниальное смещение мест фиксации отдельных частей грудной мышцы и изменение угла наклона костных образований. Так, например, у *M. schreibersii*, у которого плечевой пояс имеет наиболее краниальное расположение из всех рассмотренных нами рукокрылых, передняя грудная мышца фиксируется лишь на краниальной половине рукоятки грудины (см. рис. 8d). Прикрепление задней грудной мышцы на теле грудины также смещается более краниально.

Изменение взаимного расположения костных элементов (грудной конечности и осевого скелета) не только может менять направление действия фиксирующихся на них мышц, но и изменять прикладываемую ими силу. У *M. schreibersii* именно вентральный отросток рукоятки достиг наивысшего развития, а его краниальная направленность свидетельствует о направленности действия мышц, имеющих на нём фиксацию.

Очевидно, что краниальное или более каудальное расположение плечевого пояса относительно грудной клетки рукокрылых соотносится с расположением центра массы животного.

Воспользуемся данными весовых соотношений черепа и посткраниального скелета рукокрылых (Ковтун, 1984). Масса черепа у *Rh. ferrumequinum* составляет 26.6% от общего веса скелета, у *N. noctula* — 20.4%, у *M. schreibersii* — 12.3%. У рукокрылых, обладающих относительно лёгким черепом, центр тяжести отнесён более каудально, и соответственно, у рукокрылых с более тяжёлым черепом — краниально. Краниальное вынесение грудной конечности во время первой фазы опускания крыла влечёт за собой краниальное перемещение центра массы у рукокрылых. Следовательно, более краниальное размещение плечевого пояса рукокрылых становится возможным при облегчённом черепе, что мы и наблюдаем на примере *M. schreibersii*. У рукокрылых с более тяжёлым черепом (например, *Rh. ferrumequinum*) такое смещение плечевого пояса крайне нежелательно, ввиду возможного смещения центра массы.

Вентральная зубчатая мышца (*m. serratus ventralis*) у всех рукокрылых фактически ограничивает движения лопатки по грудной клетке. Эту функцию выполняет главным образом каудальная (задняя)

часть зубчатой вентральной мышцы (*m. serratus ventralis p. posterior*).

То, что вентральная зубчатая мышца рукокрылых контролирует подвижность лопатки, отмечали и другие исследователями (Vaughan, 1959; Ковтун, 1984; Панютина и др., 2010). Было высказано также предположение, что *m. serratus ventralis p. posterior* имеет отличное от квадрупедальных млекопитающих прикрепление к лопатке, что объясняется «возникшим в результате формирования машущего крыла неравным распределением аэродинамической силы между передними и задними конечностями» (Панютина и др., 2010, с. 10). Авторы полагают, что данная мышца при «взмахе крыла вниз» противодействует «силе, которая стремится поднять задний конец лопатки» (там же, с. 9). Такое утверждение, на наш взгляд, не противоречит тезису о роли данной мышцы, ограничивающей движения лопатки по грудной клетке.

Начало мышцы отмечается у большинства рукокрылых на первых восьми–девяти рёбрах; последние два–три ребра остаются свободными от фиксации мышцы. Отличительной топографией *m. serratus ventralis p. posterior* обладают *Rhinolophidae*, *Hipposideridae* и *Natalidae*, у которых каудальная граница мышцы доходит вплоть до предпоследнего ребра, а также присутствует явно выраженный небольшой мышечный зубец, отходящий от каудального ребра грудной клетки, заканчивающийся на каудальном углу лопатки (рис. 11). Направление мышечных волокон этого мышечного зубца практически параллельно продольной оси туловища, что обеспечивает дополнительное снижение подвижности лопатки по грудной клетке. Такое снижение подвижности, вероятно, играет положительную роль не только при совершении полёта,

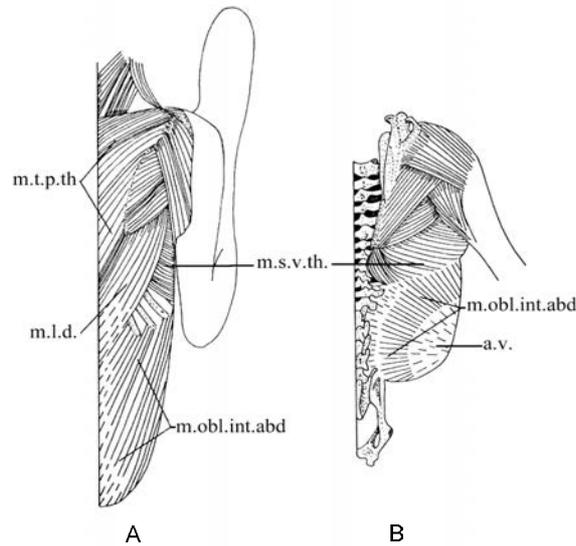


Рис. 11. Мышцы спины у рукокрылых.

Fig. 11. Dorsal muscles in ciropterans.

Мышцы/Muscles: m.t.p.th. – *m. trapezius pars thoracalis*, m.l.d. – *m. latissimus dorsi*, m.s.v.th – *m. serratus ventralis thoracis* (*m. serratus anterior pars posterior*), m.obl.int.abd. – *m. obliquus internus abdominis*, a.v. – *aponeurosa ventralis*.

Виды/Species: А – *Cynoterus sphinx*, В – *Rhinolophus ferrumequinum*.

но и при их длительном нахождении в АНОП.

Краниальная часть мышцы *m. serratus ventralis p. anterior* у крыланов начинается от латеральной поверхности двух первых рёбер. У Noctilionidae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Phyllostomatidae, Desmodontidae мышца начинается лишь от первого ребра мощным мышечным пучком. У Natalidae мышца начинается на поверхности трёх первых рёбер; у Nycteridae и большинства Vespertilionidae (*Myotis*, *Vespertilio*, *Plecotus*, *Barbastella*, *Murina*, *Nyctalus*) каудальная граница мышцы находится на уровне четвёртого ребра, у других (*Vespertilio*, *Miniopterus*) — пятого или шестого рёбер (*Vespertilio*). У Molossi-

dae мышца начинается на первых четырёх рёбрах. Места прикрепления двух частей мышцы на лопатке чётко ограничены. Каудальная часть мышцы фиксируется вдоль латерального (аксиллярного) края лопатки; краниальная часть мышцы прикрепляется вдоль краниальной трети дорсального края лопатки.

У всех рассмотренных рукокрылых *m. serratus dorsalis cranialis* имеет крайне слабое развитие в сравнении с другими млекопитающими. Она представлена в виде апоневроза, начинающегося от угла первого ребра и оканчивающегося на остистом отростке первого грудного позвонка. *M. serratus dorsalis caudalis* расположена в каудальной половине грудной

клетки, в виде тонкого пластинчатого образования между рёбрами и остистыми отростками грудных позвонков. Начинается мышечными пучками на каудальных краях рёбер и, направляясь в дорсо-каудальном направлении, переходит в апоневроз. У большинства исследованных рукокрылых наблюдается отсутствие краниальных пучков мышцы и замена мышечных волокон соединительнотканными. Если у Pteropidae мышца имеет сходное с другими млекопитающими строение, то у большинства летучих мышцей она имеет низкую степень мышечно-сухожильной дифференциации; у Rhinolophidae, Hipposideridae и Natalidae мышца отсутствует

M. rectus thoracis у рукокрылых расположена непосредственно на грудной клетке под грудными мышцами. Начало мышцы на грудной клетке очень различно у рукокрылых. У крыланов мышца начинается от четвёртого-пятого ребра; у других рукокрылых — от седьмого (Noctilionidae), пятого (Desmodontidae), шестого (отдельные Vespertilionidae), третьего (Molossidae) ребра медиальнее зубцов вентральной зубчатой мышцы. Прикрепляется мышца к каудо-вентральной поверхности хрящевой части первой пары рёбер сухожильными волокнами. Однако у Nycteridae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Natalidae мышца отсутствует.

Лестничные мышцы (*mm. scalene*) у рукокрылых расположены между шейными позвонками и рёбрами, подразделяются на: *m. scalenus dorsalis*, *m. scalenus medius*, *m. scalenus ventralis*. У большинства млекопитающих представлены все три мышцы. У рукокрылых наблюдается низкая степень мышечно-сухожильной дифференциации или отсутствие отдельных мышц. Так, у крыланов *m. scalenus dorsalis* представлен в виде тонкого апоневроза,

лежащего поперёк первых четырёх рёбер, который частично срастается с вентральным краем *m. serratus ventralis thoracis*. Краниально от первого ребра мышца продолжается в виде тонкой, мышечной полоски, прикрепляющейся на седьмом шейном позвонке. У всех летучих мышцей эта мышца отсутствует. *M. scalenus medius* у крыланов и исследованных нами летучих мышцей хорошо развита, начинается от первого ребра, прикрепляется четырьмя мышечными зубцами к четвёртому-седьмому шейным позвонкам. У отдельных Vespertilionidae отсутствует каудальный мышечный зубец мышцы и, таким образом, мышца прикрепляется к четвёртому-шестому шейным позвонкам. У Rhinolophidae и Hipposideridae эта мышца отсутствует. *M. scalenus ventralis* у крыланов представлена в виде короткой мышечной полоски между первым ребром и седьмым шейным позвонком; у всех летучих мышцей она отсутствует.

Mm. intercostales externi et interni расположены в межрёберных промежутках. Волокна наружных межрёберных мышц начинаются от краниальных краёв рёбер, направлены косо кранио-дорсально, оканчиваясь на каудальных краях впереди лежащих рёбер. Они расположены лишь между костными отделами рёбер; между рёберными хрящами мышцы отсутствуют. Волокна внутренних межрёберных мышц расположены как между костными рёбрами, так и между рёберными хрящами. Они начинаются от каудальных краёв рёбер, направляются каудо-дорсально и оканчиваются на краниальных краях позадилежащих рёбер. У большинства рукокрылых мышцы имеют высокую степень мышечно-сухожильной дифференциации. Однако у Rhinolophidae, Hipposideridae, Natalidae наблюдается замена мышечных волокон соединительнотканными и

Табл. 3. Степень мышечно-сухожильной дифференциации мышц вентроторакального комплекса у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae.

Table 3. Degree of muscle-fibrous differentiation of ventrothoracal muscles in some Rhinolophidae and Vespertilionidae.

Мышцы	Vespertilionidae	Rhinolophidae
<i>m. rectus thoracis</i>	высокая	низкая
<i>mm. intercostalis externi</i>	высокая	средняя
<i>mm. intercostalis interni</i>	высокая	средняя
<i>m. serratus dorsalis caudalis</i>	высокая	низкая
<i>m. iliocostalis caudalis</i>	высокая	низкая
<i>m. obliquus externus abdominis</i>	высокая	средняя
<i>m. transversus abdominis</i>	средняя	высокая

уменьшение размеров их области распространения. Последнее связано, очевидно, с уменьшением межрёберных промежутков при сближении краёв соседних рёбер. Ограниченная подвижность рёбер в названных семействах, по-видимому, также приводит к снижению респираторной функции данных мышц.

У млекопитающих подвздошнорёберная мышца (*m. iliocostalis*) разделяется на подвздошнорёберную мышцу поясницы (*m. iliocostalis lumborum*), подвздошнорёберную мышцу груди (*m. iliocostalis thoracis*) и подвздошнорёберную мышцу шеи (*m. iliocostalis cervicis*). У рукокрылых представлены одна или две из этих мышц. Так, у Rhinolophidae имеются *m. iliocostalis cervicis* и *m. iliocostalis lumborum*; у Vespertilionidae — лишь *m. iliocostalis cervicis*. *M. iliocostalis cervicis* представлена у всех рукокрылых в виде широкого мышечного пласта, мышечные зубцы которого начинаются от четвёртого–пятого рёбер, направляются краниально, оканчиваясь на плеврапофизах шейных позвонков. *M. iliocostalis lumborum* начинается на метапофизах 3–4 поясничных позвонков мышечными волокнами, а также от поперечно-рё-

берных отростков поясничных позвонков отдельными мышечными зубцами, оканчиваясь сухожильными волокнами на пятом ребре.

Относительно топографии и гомологии брюшных мышц рукокрылых в литературе до сих пор сохранились различные точки зрения (Мухамедгаев, 1949; Kreith, 1955). Наши исследования показали, что среди изученных рукокрылых наблюдаются различия в площади вентрального апоневроза (*aponeurosa ventralis*), образованного слияниями сухожильных волокон вентральных порций отдельных брюшных мышц, а также различия в соотношении мышечной и сухожильной частей отдельных мышц (Kovalyova, 1998b). Можно отметить, что у рукокрылых наблюдается общая тенденция к замещению мышечных волокон брюшных мышц сухожильными волокнами с образованием обширных апоневрозов.

Результаты сравнительного исследования мышц вентроторакального комплекса у представителей подковоносых и гладконосых приведены в табл. 3.

Диафрагма (*diaphragma*) разделяет грудную и брюшную полости, имеет не-

Табл. 4. Площадь сухожильной и мышечной компонент диафрагмы у рукокрылых.**Table 4.** Area of muscle and aponeurosis components of diaphragm in chiropterans.

Вид	Площадь диафрагмы		Соотношение площадей мышечного и сухожильного компонентов
	Мышечный компонент (мм ²)	Сухожильный компонент (мм ²)	
<i>Rh. ferrumequinum</i>	383.0	27.0	14.2
<i>Rh. hipposideros</i>	151.0	16.0	12.5
<i>M. schreibersii</i>	207.0	51.0	4.1
<i>N. noctula</i>	550.0	140.0	3.9
<i>E. serotinus</i>	470.0	70.0	6.7

Табл. 5. Весовые пропорции диафрагмы и всего тела у рукокрылых.**Table 5.** The weight proportion of diaphragm and full body weight in chiropterans.

Вид (n)	Средняя масса (г) животных	Средняя масса (мг) диафрагмы	Отношение массы диафрагмы к массе животных
<i>Rh. ferrumequinum</i> (6)	22.0	145.0	0.66
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	5.5	36.6	0.68
<i>H. fuliginosus</i> (1)	7.5	48.0	0.64
<i>B. barbastellus</i> (1)	6.7	21.0	0.31
<i>M. leucogaster</i> (2)	10.5	51.0	0.55
<i>P. auritus</i> (1)	8.6	34.0	0.39
<i>N. noctula</i> (4)	24.0	112.2	0.41
<i>E. serotinus</i> (5)	22.0	122.0	0.55

посредственную топографическую и функциональную связь с грудной клеткой. Ряд исследователей указывает на роль диафрагмы в дыхании у рукокрылых (Lancaster, Henson, 1995). Однако диафрагма у рукокрылых не была предметом специальных исследований. Мы попытались восполнить этот пробел, учитывая важную роль данной структуры в респирации животных.

У рукокрылых, как и других млекопитающих, диафрагма представлена мышечно-сухожильным образованием. Оно

состоит из центрально расположенного сухожилия и окружающего его по периферии мышечного кольца, в котором можно выделить грудинный, рёберный и поясничный отделы. Данные морфометрических исследований диафрагмы летучих мышей представлены в табл. 4. У *Vespertilionidae*, как и у *Rhinolophidae*, площадь мышечного компонента диафрагмы превалирует над площадью сухожильного компонента. При этом у *Rhinolophidae* данное соотношение значительно выше (Ковальова, 2012b).

У животных сходной массы, но принадлежащих к разным семействам, масса диафрагмы существенно различается (табл. 5). Для анализа мы использовали животных, которые участвовали в эксперименте по исследованию органов пищеварительной системы и отдельных физиологических параметров (скорость прохождения пищи, время эвакуации пищи и пр.). Как правило, подбирались взрослые животные, которые принимали пищу в лабораторных условиях, взвешивание животных производилось до и после приёма пищи, а также после эвакуации пищи из кишечника.

По полученным результатам можно наблюдать относительное усиление диафрагмы у *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* по сравнению с *Vespertilionidae*.

Нами определены типы мышечных волокон диафрагмы у представителей рассмотренных семейств и оценена метаболическая активность диафрагмы по количественному соотношению различных типов волокон в диафрагме.

Уровень активности окислительных ферментов в мышечных волокнах выявляли по активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ). Мышечные волокна диафрагмы рукокрылых идентифицированы по общепринятой классификации (Родионов, 1980, и др.).

Морфометрическое исследование позволило установить, что среди представленных волокон в диафрагме подковоносых преобладают «белые» (W) волокна FG-типа, тогда как в диафрагме гладконосых численно преобладают «красные» (R) волокна SO-типа (табл. 6).

Мышечные волокна диафрагмы у *Rhinolophidae* преимущественно FG-типа (Fast anaerobic и Glycolitic) свидетельствуют о её функционировании в режиме непродолжительной, взрывной работы, ко-

торая приводит к быстрой утомляемости животного. Такая работа требует последующего отдыха. Известно, что подковоносые отличаются частым отдыхом во время охоты (Рахматуллина, 2005, и др.). Характерным является и то, что у подковоносов летательные мышцы также состоят из волокон, способных к мощной, взрывной активности (Родионов, 1980, 1989).

В диафрагме у *Vespertilionidae* преобладают волокна SO-типа (Slow и Oxidative). Такая мышца способна выполнять продолжительную работу без частого отдыха. Как известно, длительные полёты гладконосых зафиксированы рядом исследователей (Рахматуллина, 2005). К тому же у большинства *Vespertilionidae* мышечные волокна летательных мышц также адаптированы к длительной работе (Родионов, 1980, 1989).

3.1.3.3. Биомеханика дыхания

Для исследования процесса дыхания у рукокрылых был применён метод физического моделирования (Ковалёва и др., 2010). По полученным рентгеновским снимкам определяли изменение объёма грудной и брюшной полостей, формы и взаиморасположения скелетных элементов грудной клетки, лёгких, смещения купола диафрагмы при «дыхании» животного.

В результате проведения эксперимента на представителях *Vespertilionidae* обнаружено, что у них, как и у большинства других млекопитающих, дыхание осуществляется главным образом за счёт рёберной моторики (рёберно-диафрагмальный тип дыхания). Такой тип дыхания возможен лишь при высокой подвижности всех элементов грудной клетки. При этом в работе участвуют хорошо дифференцированные собственно-респираторные и вспомогательные респираторные мышцы,

Табл. 6. Средние диаметры (мкм) мышечных волокон диафрагмы у рукокрылых с преимущественно окислительным ($R = SO$) и гликолитическим ($W = FG$) типом метаболизма.

Table 6. The average diameters (microns) diaphragm muscle fibers in the chiropterans with predominantly oxidative ($R = SO$) and glycolytic ($W = FG$) type of metabolism.

Виды	Характеристики волокон диафрагмы						
	Белые ($W = FG$)			Красные ($R = SO$)			$\frac{n(SO)}{n(FG)}$
	m	s	n	m	s	n	
<i>Rh. ferrumequinum</i>	89.0	10.4	15	63.0	6.3	10	0.67
	85.0	11.3	10	69.3	3.5	7	0.70
	92.3	6.0	13	63.9	6.5	9	0.69
	86.4	9.8	11	62.8	6.7	9	0.82
	90.8	8.2	12	62.2	7.5	9	0.75
<i>Rh. hipposideros</i>	90.4	8.4	12	61.3	8.3	8	0.67
<i>N. noctula</i>	96.3	7.4	8	70.5	4.7	11	1.38
	101.8	13.4	14	75.6	7.5	17	1.21
	104.0	7.4	10	87.5	6.2	12	1.20
<i>P. nathusii</i>	110.0	10.5	10	86.7	8.2	15	1.50
	110.5	11.2	10	88.3	5.4	12	1.20
	106.1	16.0	9	88.5	6.3	13	1.44
	108.0	14.9	10	82.7	7.5	13	1.30
<i>M. nattereri</i>	105.4	6.2	12	86.3	8.1	15	1.25
	106.5	6.7	10	81.8	7.5	14	1.40
<i>M. daubentonii</i>	117.9	8.1	12	92.5	7.7	16	1.33
	110.4	9.0	13	88.0	6.8	15	1.15
<i>E. serotinus</i>	111.5	13.6	10	83.2	9.7	17	1.70
	98.3	8.3	9	82.9	2.6	14	1.56

Примечание. Приведены данные по отдельным экземплярам.

Comment. The data are provided for particular specimens.

Обозначения. m – среднее значение диаметров, s – стандартное отклонение, n – количество волокон для подсчёта среднего диаметра.

Abbreviations. m – average value, s – its standard deviation, n – number of fibers used for calculation of average diameter.

а нагрузка распределяется на большое число мышц.

У Rhinolophidae элементы грудной клетки, в частности рёбра, остаются практически неподвижными, за исключением коротких стернальных (хрящевых) участков рёбер, и респираторные движения грудной клетки крайне ограничены,

что и обуславливает низкую дифференцировку респираторных мышц грудной клетки. Таким образом, у Rhinolophidae в инспирации принимают участие диафрагма и брюшные мышцы (брюшной тип дыхания). У подковоносов вдох осуществляется не за счёт изменения формы грудной клетки, как в предыдущем случае,

Табл. 7. Весовые пропорции органов брюшной и грудной полостей и общей массы тела у некоторых Rhinolophidae, Hipposideridae и Vespertilionidae.

Table 7. The weight proportion of the organs of abdominal and thoracic cavities and the total body weight in some Rhinolophidae, Hipposideridae and Vespertilionidae.

Виды (<i>n</i>)	Средняя масса тела (г)	Отношение массы органов брюшной и грудной полостей
<i>Rh. ferrumequinum</i> (6)	22.0	3.29
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	5.5	3.7
<i>H. fuliginosus</i> (1)	7.5	3.0
<i>M. leucogaster</i> (2)	10.5	2.19
<i>M. schreibersii</i> (5)	12.5	1.96
<i>M. blythii</i> (5)	—	2.07
<i>N. noctula</i> (4)	24.0	2.64

а только за счёт оттеснения диафрагмой внутренних органов брюшной полости в каудальном направлении.

Можно представить, что диафрагма у животных с рёберно-диафрагмальным типом дыхания является менее нагруженной, чем при диафрагмальном типе вентиляции. У таких животных для осуществления вдоха нагрузка распределяется на большее число мышц. Это отражено, в частности, на относительной массе диафрагмы (см. табл. 5). Соответственно, диафрагма у животных с брюшным типом дыхания является более нагруженной, чем при рёберно-диафрагмальном типе дыхания, что также отражено на относительной массе диафрагмы (там же). Это может быть одной из причин различий в развитии мышечного и сухожильного компонентов диафрагмы у Vespertilionidae в сравнении с Rhinolophidae и Hipposideridae.

Ранее обсуждалась роль диафрагмы в распределении центра тяжести во время полёта рукокрылых (Vaughan, 1970; Alexander, 1990). Мы также рассмотрели

биомеханические аспекты работы диафрагмы во время полёта животного. При начале движения крыльев вниз и вперёд центр тяжести смещается краниально, в это время происходит вдох (Suthers et al., 1972). Мышечные волокна диафрагмы сокращаются и её купол уплощается. Органы брюшной полости оттесняются диафрагмой каудально. Лёгкие наполняются воздухом. Это приводит к выравниванию центра тяжести животного. Во время движения крыльев вверх и назад центр тяжести перемещается каудально, одновременно с этим движением крыльев происходит выдох. Брюшные мышцы сокращаются, органы брюшной полости вместе с куполом диафрагмы продвигаются краниально, и воздух выходит из лёгких. В целом это приводит к выравниванию центра тяжести животного.

У Rhinolophidae и Hipposideridae относительная масса брюшных органов к грудным несколько больше, чем у Vespertilionidae (табл. 7). Для Rhinolophidae и Hipposideridae отношение массы брюшных органов к грудным больше

или равно 3, а для *Vespertilionidae* — меньше 3.

Из этого следует, что степень участия диафрагмы в распределении центра тяжести во время синхронной работы крыльев и дыхания различна у представленных групп животных. Вероятно, степень развития диафрагмы зависит (помимо других выше представленных факторов) и от массы перемещаемых органов брюшной полости животных.

У наземных позвоночных продольная ось тела в большинстве случаев расположена перпендикулярно направлению вектора земной гравитации. Такое же соотношение рассматриваемых векторов наблюдается у рукокрылых в полёте. Однако у рукокрылых во время отдыха в АНОП продольная ось тела сонаправлена вектору гравитации. Такое соотношение рассматриваемых векторов не отмечено для других наземных позвоночных, в частности, млекопитающих.

Можно отметить, что у *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* диафрагма оказывается более нагруженной по сравнению с *Vespertilionidae* не только в течение полёта, но и во время отдыха животных. Это следует из соображений различной продолжительности нахождения в АНОП представителей этих семейств. К тому же необходимо учесть свойственное гладконосым положение с опорой на четыре конечности во время отдыха.

При нахождении в АНОП у рукокрылых инспирация, по всей очевидности, затруднена вследствие давления органов брюшной полости на диафрагму. Расширение лёгких и вдох реализуется за счёт сокращения мышечных волокон основного инспиратора — диафрагмы, что способствует оттеснению внутренних органов брюшной полости каудально и наполнению лёгких воздухом. Выдох происходит

пассивно вследствие гравитационного возвращения внутренних органов в начальное положение.

3.2. Особенности кровообращения и газообмена

3.2.1. Постуральные воздействия АНОП

Рукокрылые практически не были объектом изучения постуральных гравитационных воздействий. Вместе с тем, исследование органов кровеносной системы летучих мышей представляет интерес с точки зрения феномена этих животных, которые большую часть своей жизни находятся в АНОП, в отличие от всех позвоночных животных и, в частности млекопитающих.

Данных о влиянии АНОП как на организм в целом, так и на органы системы кровообращения рукокрылых почти отсутствуют. Имеются лишь отдельные сведения о некоторых морфологических особенностях строения сосудов головного мозга у них (Sakulsak, 2004). Эти данные подтверждают, что у рукокрылых произошли соответствующие адаптивные перестройки к действию поперечных нагрузок вследствие повышенного давления во время нахождения животных в АНОП. Артериальное разветвление в большинстве отделов головного мозга рукокрылых (большие полушария, мозжечок, мост, продолговатый мозг) расположено перпендикулярно поверхностной артерии головного мозга, что предотвращает гиперфузию головного мозга кровью.

С целью исследования возможных изменений в сосудах кровеносной системы рукокрылых нами изучалось строение сосудов лёгочного круга кровообращения (как артерий, так и вен) и отдельных магистральных сосудов системного круга кровообращения представителей двух семейств (Ковальова, Закревська, 2011).

Установлено, что у Vespertilionidae ствол лёгочной артерии (*truncus pulmonalis*) относится к эластическому типу строения (наблюдается для большинства млекопитающих). У Rhinolophidae ствол лёгочной артерии относится к мышечно-му типу строения. Отношение диаметра просвета ствола лёгочной артерии к толщине его стенки у *M. blythii* — 21.7 ± 0.3 , тогда как у *Rh. ferrumequinum* значительно меньше — 12.6 ± 0.3 .

Лёгочные вены (*vv. pulmonalis*) летучих мышей относятся к сосудам мышечного типа. У исследуемых видов эти сосуды почти не отличаются. Наличие мышечных клеток в стенках сосудов и отсутствие эластических элементов указывает на способность сосудов к их полному раскрытию, так и закрытию.

О наличии мышечных волокон в стенках лёгочных вен рукокрылых упоминалось и ранее (Антипчук, Гибрадзе, 1973). Отмечалось, что у других млекопитающих лёгочные вены не имеют поперечнополосатой мускулатуры.

Известно, что у млекопитающих при нахождении в АНОП функция лёгких в газообмене ограничена (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005). Сосуды лёгких участвуют в регуляции кровотока, в частности, в депонировании крови. Накопление крови в капиллярах лёгких приводит к утолщению альвеолярных стенок и, таким образом, частично исключает их из кровообращения.

Таким образом, можно предположить, что во время нахождения летучих мышей в АНОП происходит сокращение мышечных волокон в стенках лёгочных вен, что снижает отток крови из лёгких. В то же время при изменении положения тела животного (например, в начале полёта), ритмичные сокращения мышечной стенки лёгочных сосудов усиливают отток крови

от лёгких в условиях высокого минутного ритма работы сердца.

Нами не выявлено значительных различий между магистральными сосудами рукокрылых, в частности, аорты (*aorta*). Аорта относится к эластическому типу строения у всех летучих мышей.

Краниальная и каудальная полые вены (*v. cava cranialis et v. cava caudalis*) относятся к сосудам мышечного типа, как у Vespertilionidae, так и у Rhinolophidae. Диаметр просвета каудальной полый вены больше у представителей подковоносых, чем у гладконосых, за счёт более тонких стенок сосуда.

Следует отметить, что структура сосудов лёгочного круга кровообращения изменяется также под влиянием газового состава протекающей крови (Антипчук, Гибрадзе, 1973; Смит, 1975). Снижение парциального давления кислорода в крови вызывает сужение сосудов лёгких и увеличение кровяного давления в частности, в лёгочной артерии. Продолжительный кислородный голод ведёт к утолщению мышечной оболочки лёгочных артерий и вен, а также к сужению их просвета.

Вероятно, длительное нахождение в АНОП приводит к значительной перестройке стенки сосудов лёгочного круга кровообращения, что мы наблюдаем у летучих мышей. Это в наибольшей степени относится к подковоносам. По всей видимости, мышечный тип строения стенки ствола лёгочной артерии у Rhinolophidae способствует участию данного сосуда в депонировании крови во время её перераспределения при нахождении животного в АНОП.

У рукокрылых значительных объёмов достигают крупные венозные сосуды, особенно каудальная и краниальная полые вены, а также сонные артерии. Их стенки, в основном представленные гладкомы-

шечными волокнами (растягивающиеся при наполнении кровью), позволяют этим кровеносным сосудам участвовать в депонировании значительных объёмов крови.

Мы полагаем также, что густая капиллярная сеть, в частности, сеть венозных сосудов в коже летательных перепонок рукокрылых указывают на роль перепонки (помимо других функций) в депонировании крови.

Таким образом, у рукокрылых вместительными депо крови стали лёгочные и магистральные вены, отдельные органы (лёгкие, печень, селезёнка) и обширные кожные участки, представленные летательными перепонками.

3.2.2. Особенности газообмена

Дыхание во время торпора у рукокрылых замедляется, нередко паузы между вдохами наблюдаются до четверти часа (Курсков, 1981; Калабухов, 1985). Результаты исследований, проведённых на малой ночнице и буром кожане, показали, что при 5–10 °С задержка дыхания составляла около 1 часа, за которой следовало кратковременное учащённое дыхание (Thomas, 1990; Szewczak, 1997; Sullivan, Szewczak, 1998). А.Н. Курсков (1981), описывая состояние «ощепенения» у летучих мышей, отмечает, что они совершают по 5–6 вдохов в минуту. Для активных животных характерно до 250–300 вдохов в минуту (Иванов, 1961). Сердечные сокращения резко замедляются. В период спячки наблюдается до 9 сокращений сердца в минуту, в то время как у активных зверьков сердце сокращается от 420 до 970 раз в минуту (Иванов, 1961; Калабухов, 1985).

Исследователи указывали на факт несовместимости длительного апноэ, которое наблюдается у рукокрылых, с возможностями газообменной функции лёгких

(Thomas, 1990). Вместе с тем, было отмечено, что обширные кожные поверхности летательных перепонки могут явиться дополнительными структурами, осуществляющими газообмен (Thomas, 1990). Окончательным решением этого спорного вопроса явились результаты эксперимента, проведённого на летучих мышах (Makanya, Mortola, 2007). Показано, что газообмен через кожу летательных перепонки является существенной составляющей в общем газообмене животных.

Во время активного полёта основным потребителем кислорода, поступающего в кровеносное русло из лёгких, являются мышцы, осуществляющие движения крыльев. Кожа потребляет значительное количество кислорода и при больших физических нагрузках может даже испытывать кислородное голодание. Во время физической нагрузки в скелетных мышцах кровотока увеличивается пропорционально степени их активности. Это достигается благодаря увеличению сердечного выброса крови, но в ущерб кровоснабжению других органов (кожи, кишечника, почек) (Эккерт и др., 1992), т. е. перераспределение крови, как правило, происходит в пользу работающих скелетных мышц. К тому же, перенос крови на значительные расстояния от сердца требует дополнительных энергетических затрат. Известно, что у млекопитающих (в том числе у человека с типичными пропорциями и массой тела) энергозатраты на транспорт кислорода возрастают прямо пропорционально расстоянию, на которое этот кислород поставляется (Иванов, 2001).

Учитывая данные обстоятельства, а также морфологические особенности кожи летательной перепонки рукокрылых, принимая во внимание площадь кожной поверхности крыльев и удалённость кончиков крыла от сердечной мышцы, по-

лагаем, что поступающий в кожу летательных перепонки кислород воздуха, по всей видимости, идёт непосредственно на метаболические потребности самой перепонки в условиях активного полёта животного.

У гибернирующих животных наблюдается продолжительное апноэ и повышение уровня углекислого газа в крови (Rauch, Beatty, 1975; Thomas et al., 1990; Эккерт и др., 1992). Увеличение в лёгких содержания углекислого газа приводит к сужению капилляров альвеолярных стенок и утолщению альвеолярных стенок в целом, что приводит к ограничению основной функции лёгких, т. е. к частичному выключению лёгких из кровообращения (Эккерт и др., 1992). Подобные явления наблюдаются в состоянии торпора рукокрылых при нахождении животных в АНОП. В этих условиях происходит перераспределение крови в системе лёгочных сосудов (Шимкус, 2006): течение крови лёгочного круга кровообращения сильно замедляется, кровь депонируется в лёгких, что в целом снижает функцию лёгких как газообменных органов.

Подобное перераспределение крови наблюдается у ныряющих животных. У всех ластоногих в процессе ныряния кровообращение в теле (в частности, в мышцах) практически приостанавливается. Лёгкие в процессе ныряния сжаты, альвеолярные стенки утолщаются и кровообращение замедляется; при этом не прекращается кровообращение в голове (Проссер, Браун, 1967).

Отмечается, что во время гибернации многие органы рукокрылых практически не функционируют, в частности, органы брюшной полости (почки, печень, органы пищеварения, селезёнка), многие мышцы, а также лёгкие (Иванян, 1956; Жарова, 1990; Жукова, 1993). Во время гиберна-

ции и перед пробуждением животных количество капиллярной крови в печени, почках и тканях желудочно-кишечного тракта значительно меньше, чем, к примеру, в грудных мышцах (Rauch, Beatty, 1975; Hirshfeld, O'Farrell, 1976; цит. по: Жукова, 1993).

Частичное снижение газообменной функции лёгких, а также замедление сердечного ритма приводят к повышению уровня углекислого газа в крови. Однако газообмен через кожный покров не прекращается. Дыхание через кожу не является периодическим (вдох—выдох), оно постоянно и непрерывно. При этом особенности анатомического строения кожи летательных перепонки рукокрылых делают возможным оксигенацию крови в капиллярах этих перепонки путём диффузии кислорода воздуха. Диффундирующий кислород может использоваться не только на окислительно-восстановительные процессы в коже, но и насыщать венозную кровь путём так называемой «артериализации периферической венозной крови» через артерио-венозные анастомозы (Петрунь, 1960). Это позволяет предположить, что кожа летательных перепонки может активно участвовать в газообмене, обогащая возвращающуюся в сердце кровь кислородом. Периодическая пульсация вен в летательных перепонках во время гибернации и дневного сна животных подтверждает циркуляцию крови в них (Бердонгаров, 1956; Wiedeman, 1963; Kluger, Heath, 1970).

Из этого следует, что летательные перепонки участвуют в функции газообмена не только во время энергоёмкой фазы активности рукокрылых (полёта), но и во время гибернации животных, находящихся в АНОП, поставляя окисленную кровь в «бодрствующие» участки организма.

Однако этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях.

Исходя из циркуляторной функции системы кровообращения, органы и части кровеносной системы можно представить в виде сети последовательно и параллельно соединённых участков (Ганонг, 2002; Вартбаронов и др., 2003). Системное кровообращение состоит из нескольких параллельных кругов, которые могут «выключаться» из кровообращения. Такая организация сосудистой системы даёт возможность значительно изменять региональное кровообращение.

Сведений по этому вопросу недостаточно, так что ответ может быть только приблизительным. Схему кровеносных потоков находящегося в АНОП млекопитающего можно представить следующим образом. Насыщенная кислородом кровь из кожной вены грудной конечности рукокрылых попадает в краниальную полую вену, дальше в правое предсердие и желудочек сердца и дальше — в лёгочный круг. Однако в силу того, что лёгкие рукокрылых существенно снижают свою активность, кровь по коллатеральным лёгочным сосудам (минуя альвеолярные разветвления) попадает в лёгочные вены, а оттуда — в левый желудочек сердца. По восходящей аорте и коронарным сосудам кровь направляется в мозг и по подключичным артериям — в грудные конечности. По нисходящей аорте выносятся незначительное количество крови к органам грудной и брюшной полости.

Конечно, следует помнить, что здесь представлено описание вероятной ситуации. Совершенно очевидно, что для более обоснованных выводов необходимы дальнейшие подробные исследования.

Электрофизиологические эксперименты показали, что развитие гибернации у животных начинается с торможения коры

головного мозга, далее происходит поэтапное выключение подкорковых структур и распространяется на другие отделы центральной нервной системы. Лишь в филогенетически более древних структурах, в частности в гиппокампе, некоторые нейроны и в глубоком оцепенении сохраняют электрическую активность, характерную для состояния бодрствования (Израилова и др., 2014).

Таким образом, кровь в полном объёме поступает лишь к голове и грудным конечностям находящегося в АНОП животного. Это позволяет поддерживать функцию мозга и сердца во время снижения активности животного, в то время как большинство остальных органов имеют недостаточную циркуляцию.

Большая поверхность летательных перепон у гибернирующих гладконосых скрыта в складках и не обращена к воздуху. Можно полагать, что у животного со сложенными крыльями циркуляция воздуха вокруг крыльев ограничена. Однако во время гибернации животные имеют фазы активности, прерывающие их зимний сон: летучие мыши перелетают с места на место (Кузякин, 1950 и др.). Очевидно, эти кратковременные фазы активности способствуют усилению циркуляции крови в коже летательных перепон. Кроме того, отмеченная периодическая пульсация сосудов в летательных перепонках летучих мышей способствует циркуляции крови в сосудах перепонки. Это, вероятно, может предотвращать гипоксию животных, находящихся в гибернации. Отметим, что у подковоносых летательные перепонки не сложены; они располагаются вокруг тела животного. Полагаем, что при таком состоянии перепонки оксигенация крови в их сосудах происходит более эффективно, чем у гладконосых.

Во время гибернации животных отмечается увеличение вязкости крови (Израилова и др., 2014). Это, очевидно, может затруднять процесс циркуляции крови. Вместе с тем, нами обнаружено наличие большого количества тучных клеток, окружающих кровеносные сосуды в коже летательных перепонки. По-видимому, эти структуры могут способствовать повышению циркуляции крови и проницаемости кожи перепонки. Известно, что при деполимеризации гликозамингликанов (в частности, гепарина тучных клеток) понижается вязкость образуемых ими гелей и увеличивается проницаемость тканей, что играет основную роль в регуляции микроциркуляторных процессов в коже.

Мы полагаем, что участие в газообмене кожи летательных перепонки рукокрылых вносит вклад в обеспечение минимальных потребностей животных в кислороде при нахождении их в АНОП.

4. Заключение

Изложенная работа представляет собой попытку нового взгляда на эволюцию рукокрылых и формирование их морфофизиологического разнообразия. Наша конечная цель — «понять, почему возникают так или иначе различающиеся группировки организмов как элементы структуры биоты» (Павлинов, 2008, с. 356). В нашем случае речь идёт о понимании комплекса причин, приведших к возникновению общей организации рукокрылых и разных её проявлений в разных группах этого отряда млекопитающих.

Данные по морфологии и эмбриологии рукокрылых, а также сведения из области физиологии, этологии, биологии развития стали базовыми составляющими использованного системного подхода к решению вопроса об эволюции и разнообразии рукокрылых в свете экологи-

этологической концепции. Этот подход подразумевает, что образование новой морфологической структуры — летательной перепонки — произошло под множественным контролем регуляторных систем и морфогенетических механизмов в изменившихся условиях существования предковой формы.

Согласно эпигенетической теории, новые внешние факторы воздействуют непосредственно на онтогенез особей и вызывают появление значительного числа необычных фенотипов — морфозов, которые представляют новый материал для естественного отбора. Естественный отбор приводит к генетической ассимиляции нового морфоза, если он способен существовать в изменившихся условиях (Гродницкий, 2001; Шишкин, 2006; Rasnitsyn, 2015).

Будем исходить из общепринятой точки зрения, что предковая форма рукокрылых была арбореальной. Обитание в ветвях деревьев создавало условия для адаптации к использованию антиортостатического положения. Проводя большую часть жизни на деревьях, т. е. в условиях «оторванности» от поверхности земли, животные (предковая форма рукокрылых) в силу своих мелких размеров могли перемещаться по стволам деревьев в поисках и отлова насекомых в любых направлениях, в том числе и вниз головой. Небольшие размеры позволяли им перемещаться с толстых стволов деревьев на тонкие ветки с цветами и плодами (места скопления насекомых). При этом тонкие ветки подгибались, так что тела животных оказывались в АНОП. Именно благодаря мелким размерам и малой массе они могли долгое время находиться вниз головой и выжидать жертву, держась задними конечностями за кору стволов или ветви деревьев, а передними конеч-

ностями собирали и ловили насекомых. Полагаем, что нахождение в АНОП стало неотъемлемой составляющей образа жизни рукокрылых благодаря многим обстоятельствам, главным из которых было существенное снижение энергозатрат. Сохранение энергии во время длительного отдыха, а также при неблагоприятных условиях окружающей среды (понижение температуры, атмосферные осадки) или при отсутствии кормов имеет существенные преимущества. Преимущества данного положения касаются также выбора убежищ, предотвращения встреч с хищниками, многофункциональности передней конечности.

В большинстве попыток реконструировать процесс эволюции рукокрылых рассматриваются взрослые формы животных как объекты естественного отбора. Вместе с тем условия, в которых протекает эмбриогенез животных, не менее важны, чем те, в которых существует взрослая особь. За рамками обсуждения исследователей остались причины и механизмы, которые могли привести к морфологическим перестройкам на стадии эмбриогенеза.

Полагаем, что перестройки грудной конечности предковой формы рукокрылых, приведшие к удлинению скелетных звеньев грудной конечности и новообразованию в виде летательной перепонки, происходили под влиянием изменения условий эмбриогенеза у предковой формы рукокрылых.

Появление эволюционного новшества — летательной перепонки рукокрылых, которая выполняет не только функцию крыла, но и функцию дополнительной структуры газообмена, выдвигается нами как главное, эволюционно значимое следствие АНОП.

Реализация активного полёта, как и способность животных к снижению метаболизма, привели к широкому распространению рукокрылых по планете, заселению и использованию ими различных экологических ниш.

Вероятно, освоение различных экологических ниш, отличающихся по всевозможным экологическим параметрам, создавало предпосылки для дальнейшего морфологического разнообразия рукокрылых. По всей видимости, обитание в различных условиях предполагает различную интенсивность, с которой животные используют четвероногую локомоцию по твёрдому субстрату, полёт, а также продолжительность нахождения в АНОП.

Рукокрылые относятся к животным, которые в большинстве своём не прикладывают каких-либо усилий по строительству или обустройству своих жилищ. Обитание рукокрылых в той или иной местности, на той или иной территории тесно связано с наличием уже готовых мест укрытия. Вместе с тем, летучие мыши крайне требовательны к выбору мест дневного отдыха в период активности и еще более требовательны к условиям мест зимовок. Особенно это относится к стенотопным видам летучих мышей, в частности, к представителям семейства подковоносых.

Биологи неоднократно указывали на существование жёсткой привязанности летучих мышей к тем или иным типам убежищ. Вероятно, требования к убежищам рукокрылых сложились исторически.

Различные типы убежищ (древесные и пещерные), которые используют рукокрылые, обладают различными экологическими параметрами. Наличие постоянной влажности и определённый температурный режим являются необходимыми тре-

бованиями к выбору убежищ летучими мышами (особенно во время гибернации).

Морфологические характеристики кожи летательных перепонок рукокрылых ставят ограничения в выборе ими убежищ и мест обитания. В литературе отмечалось, что испарительная влагоотдача через кожу летательных перепонок летучих мышей, ввиду их обширной поверхности, очень высокая (Слоним, 1952; Шмидт-Ниельсен, 1976; Калабухов, 1985). Наши данные о строении кожи перепонок рукокрылых позволяют предположить, что интенсивность потери влаги через кожу летательных перепонок летучих мышей в равной степени зависит как от площади поверхности, так и толщины диффузионного барьера кожи перепонки. Соотношение площади поверхности летательных перепонок к площади поверхности тела у подковоносых выше, чем у гладконосых. Кроме того, подковоносые предпочитают закрывать перепонками всё тело в состоянии торпора: из-за этого подковоносые более требовательны к постоянству температуры и влажности в убежище. У гладконосых летательные перепонки обычно складываются, что позволяет этим животным находиться в убежищах с переменным температурным режимом и влажностью.

Гладконосые летучие мыши, подобно другим млекопитающим с дорсо-вентрально сжатой грудной клеткой высокой подвижности активно используют квадрупедальную локомоцию, ловко передвигаются по деревьям и по земле. Они успешно освоили всевозможные убежища: дупла деревьев, щели под корой деревьев, пещеры и гроты, постройки человека, имеющие узкие проходы и щели, и более просторные помещения в виде чердаков, подвалов, мостовых перекрытий, гидротехнических сооружений (Кузякин, 1950;

Kunz, Brock, 1975; Курсков, 1981; Хабилов, 1992; Рахматуллина, 2005 и др.). Всё это способствует широкому расселению гладконосых не только в природных экосистемах, но и в антропогенных зонах.

Морфологическое строение подковоносых свидетельствует об их неспособности к обитанию в убежищах, предполагающих тесный контакт тел животных с субстратом. Использованию подобных видов убежищ препятствует низкоамортизационная, округлая в сечении грудная клетка этих животных. Такое строение грудной клетки подковоносых не позволяет отдых с опорой на вентральную поверхность тела, в отличие от большинства наземных позвоночных. Подковоносые лишь подвешиваются когтями тазовых конечностей к субстрату. Большую часть жизни эти животные проводят в АНОП. Крайне редкое использование четвероногой локомоции по твёрдой поверхности имеет связь с морфологическими преобразованиями тазовых конечностей и их поясов. Практически единственной формой локомоции для подковоносых является полёт.

По нашему мнению, отдельные группы первично арбореальных форм рукокрылых могли освоить новые типы убежищ — пещеры. Эти убежища отвечают всем необходимым условиям (влажность, температура), а также имеют большие площади сводов, что позволяет использовать АНОП и образовывать большие колонии. Использование животными АНОП обеспечивает практически полное отсутствие пресса хищников и позволяет вести малоподвижный образ жизни. Вероятно, увеличение продолжительности нахождения в АНОП привело к дальнейшему ряду морфологических перестроек.

Акцентирование внимания на важности использования АНОП предковой

формой рукокрылых, вызвавшее в последствии морфофизиологические перестройки ряда органов и систем, отнюдь не исключает признания того, что разнообразие рукокрылых проявилось также в разнообразии их локомоторного аппарата, что объясняется не только специализацией к разным типам полёта, но и специализацией к использованию квадрупедальной локомоции.

В результате представленного обзора можно сформулировать перечень задач, решение которых, по нашему мнению, позволит продвинуться на пути разработки адекватного представления о происхождении, эволюции и морфофизиологическом разнообразии рукокрылых:

- выполнить прямое экспериментальное исследование газообменной функции кожи летательной перепонки рукокрылых в полёте;

- провести подробное детальное минутное хронометрирование и составить бюджет времени летучих мышей;

- исследовать содержание кислорода в амниотической жидкости рукокрылых, плаценте, покровных тканях эмбриона;

- исследовать содержание кислорода в различных отделах кровеносной системы рукокрылых;

- найти факторы, влияющие на инициацию экспрессии генов, отвечающих за сохранение мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности рукокрылых;

- провести точный расчёт баланса энергии, необходимой для реализации полёта и продуцируемой в организме.

Авторы посчитают свою цель достигнутой, если эта работа привлечёт внимание коллег к поднятым в ней вопросам с тем, чтобы выполнить соответствующие исследования и подтвердить или опровергнуть выдвинутые положения.

Благодарности

В заключение авторы считают своим долгом поблагодарить всех коллег, нашедших время для чтения рукописи и представивших свои замечания в процессе её подготовки к публикации.

Литература

- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. 1974. Эхолокация в природе. 2-е изд. Ленинград: Наука, Ленингр. отд. 512 с.
- Антипчук Ю.П., Гибрадзе Т.А. 1973. К сравнительной морфологии кровеносных сосудов лёгких. Тбилиси: Мецниереба. 194 с.
- Афонин Б.В., Гончарова Н.П. 2009. Секреторная активность желудка при моделировании увеличенного кровенаполнения венозной системы брюшной полости. — *Авиакосмическая и экологическая медицина*, 43 (4): 39–42.
- Бердонгаров К. 1956. Наблюдения над пульсацией сосудов у некоторых млекопитающих. — *Труды Алма-Атинского зооветеринарного института*, 9: 358–363.
- Бодяжина В.И. 1982. О структуре и функциях амниона и гладкого хориона. — *Акушерство и гинекология*, 9: 8–12.
- Бровар В.Я. 1940. К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков грудных позвонков — *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 14 (1): 54–75.
- Вартбаронов Р.А., Хоменко М.Н., Бухтияров И.В. и др. 2003. Методологические подходы к разработке гравитационной математической модели гемодинамических эффектов. — *Пилотируемые полёты в космос. Звёздный городок*. С. 206–288.
- Воробьёв В.Е. 2004. Изменение доставки и потребления кислорода у человека в условиях антиортостатической гипокинезии — *Авиакосмическая и экологическая медицина*, 38 (1): 48–52.
- Ганонг В.Ф. 2002. *Фізіологія людини: Підручник*. — Львів: Бак. 784 с.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа но

- вого эволюционного синтеза. — Журнал общей биологии, 62 (2): 99-109.
- Гуртовой Н.Н. 1966. Эколоморфологические различия в строении носовой полости у представителей насекомоядных, рукокрылых и грызунов. — Зоологический журнал, 45 (10): 1536–1551.
- Жарова Г.К. 1990. Морфофункциональные особенности пищеварительного тракта рукокрылых. — Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. 24 с.
- Жукова Н.Ф. 1993. Функциональная морфология и эволюция пищеварительной системы рукокрылых. — Дисс. на соиск. уч. степени к.б.н. Киев: Институт зоологии им.И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 251 с.
- Жеденов В.Н. 1957. Закономерности долевого образования лёгких у млекопитающих в свете эволюционного развития. — Труды Одесского сельскохозяйственного института, 12: 37–55.
- Забусов Н.П. 1910. Исследование иннервации летательной перепонки летучих мышей. — Труды Общества естествоиспытателей при Казанском Университете, 43 (1): 3–67.
- Иванов К.П. 1961. О физиологических особенностях терморегуляции у летучих мышей. — Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 51 (4): 12–16.
- Иванов К.П. 2001. Биологические проблемы происхождения и развития некоторых основных физиологических функций (теория и приложения). — Журнал общей биологии, 62 (3): 195–216.
- Иванян А.К. 1956. Сезонная периодика кроветворения у летучих мышей. — Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 2 (24): 339–346.
- Израилова Г.Р., Халилов Р.А., Адиева А.А. 2014. Современные подходы к исследованию гипотермии. — Фундаментальные исследования, 11 (5): 1046–1058.
- Калабухов Н.И. 1985. Спячка млекопитающих. Москва: Наука. 260 с.
- Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. Москва: Высшая школа. 362 с.
- Ковалёва И.М. 1987. Особенности строения и функции грудной клетки рукокрылых. — Вестник зоологии, 4: 70–74.
- Ковальова І.М. 2007. Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт. — Вісник Білоцерківського державного аграрного університету: Збірник наук. праць, 47: 180–183.
- Ковалёва И.М. 2008. Строение и функции кожи летательных перепонок рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). — Вестник зоологии, 42 (6): 525–534.
- Ковальова І.М. 2010. Адаптаційні перебудови повітропровідних органів кажанів (Chiroptera). — Вісник морфології, 16 (4): 754–756.
- Ковалёва И.М. 2012а. Морфогенез кожи летательных перепонок рукокрылых (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae). — Вісник морфології, 18 (1): 13–15.
- Ковальова І.М. 2012б. Морфологічні особливості будови діафрагми кажанів (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae). — Доповіді НАНУ, 8: 131–135.
- Ковальова І.М., Тараборкін Л.А. 2012с. Морфометричний аналіз будови діафрагми кажанів (Chiroptera). — Вісник НУБіП, 172 (1): 64–69.
- Ковалёва И.М. 2013а. Интегративный подход к проблеме происхождения рукокрылых (Chiroptera). — Научный диалог, 3 (15): 57–74.
- Ковалёва И.М. 2013б. Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Chiroptera) в связи с эволюцией отряда. — Акимов И.А. (ред.). Вестник зоологии. Монографические Серии, 27. Киев: Институт зоологии НАН Украины. 88 с.
- Ковалёва И.М. 2014. Ключевые морфофункциональные преобразования в эволюции рукокрылых (MAMMALIA, CHIROPTERA). — Онтогенез, 45 (6): 392–405.
- Ковальова І.М., Закревська І.П. 2011. Порівняльно-морфологічна характеристика магістральних судин кажанів — Науковий Вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України, 167 (2): 109–114.

- Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. 2007. Вклад кожи летательных перепонки в общий газообмен у рукокрылых — Доповіді НАН України, 9: 140–145.
- Ковальова І.М., Кликов В.І., Тараборкін Л.А. 2010. Вивчення зовнішнього дихання кажанів (*Chiroptera*) методом фізичного моделювання — Науковий Вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України, 151 (3): 77–84.
- Ковтун М.Ф. 1984. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Ковтун М.Ф., Лихотоп Р.И. 1994. Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Котов А.Н., Миняев В.И., Миняева А.В. и др. 2002. Зависимость соотношений торакальных и абдоминальных составляющих параметров дыхания от положения тела относительно вектора гравитации. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 36 (1): 16–20.
- Краснов И.Б., Гулевская Т.С., Моргунов В.А. 2005. Морфология сосудов и сосудистого сплетения мозга крыс после 93-суточного моделирования эффектов невесомости. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 39 (1): 23–36.
- Крусков С.В. 2010. Сообщества рукокрылых лесов Южного Вьетнама. — *Plecotus et al.*, 13: 75–79.
- Кузякин А.П. 1950. Летучие мыши. Москва: Советская наука. 443 с.
- Курсков А.Н. 1981. Рукокрылые Белоруссии. Минск: Наука и техника. 133 с.
- Мажуга П.М., Житников А.Я., Ницевич Т.П. 1993. Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. Киев: Наукова думка. 184 с.
- Мамаев Б.М. 1975. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых. — Энтомологическое обозрение, 54 (3): 499–506.
- Масенов Т.М. 1968. Биодинамика лёгких млекопитающих. Алма-Ата: Наука. 271 с.
- Морозов П.Н. 1980. Колония рукокрылых в предгорьях Алайского хребта. — Соколов В.Е. (ред.). Рукокрылые (*Chiroptera*). Москва: Наука. С. 182–184.
- Мосияш С.С. 1985. Летящие ночью. Научно-популярный очерк о рукокрылых. Москва: Знание. 160 с.
- Мухамедгалиев Ф.М. 1949. Биоморфология дыхательной системы млекопитающих. — Труды Алма-Атинского ветеринарного зоотехнического института, 6: 87–119.
- Осадчий Л.И. 1986. Постуральные реакции. — Ткаченко Б.И. (ред.). Физиология кровообращения: Регуляция кровообращения. Ленинград: Наука. С. 317–334.
- Павлинов И.Я. 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. — Павлинов И.Я., Калякин М.В. (ред.). Зоологические исследования (Сборник трудов Зоодлгического музея МГУ, 49). С. 343–388.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2010. Уникальная роль зубчатого мускула в локомоции рукокрылых. — *Plecotus et al.*, 13: 75–79.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2012. Полёт млекопитающих: от наземных конечностей к крыльям. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 314 с.
- Петрунь Н.М. 1960. Газообмен через кожу и его значение для организма человека. Москва: Медгиз. 150 с.
- Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных, Т. 1. Москва: Мир. 766 с.
- Пэттен Б.М. Эмбриология человека. Москва: Медгиз, 1959. 768 с.
- Рахматуллина И.К. 2005. Рукокрылые Азербайджана (Фауна, Экология, Зоогеография). Баку: Институт зоологии НАН Азербайджана. 480 с.
- Реймов Р., Дычук А.Г., Утемисов О. 1988. Экология нетопыря-карлика и позднего кажана в Южном Приаралье. — Топачевский В.А. (ред.). Рукокрылые (морфология, экология, эволюция, паразиты, охота). Киев: Наукова думка. С. 102–105.
- Родионов В.А. 1980. Сравнительно-гистохимическое изучение летательных мышц *Chiroptera*. — Соколов В.Е. (ред.). Рукокрылые (*Chiroptera*). Москва: Наука. С. 26–32.
- Родионов В.А. 1989. Содержание мышечных волокон разных типов в летательных мы-

- щих рукокрылых (Chiroptera). — Доклады АН СССР, 309 (4): 1019–1023.
- Савельева Г.М., Фёдорова М.В., Быкова Г.Ф. 1984. Роль околоплодных вод в параплацентарном снабжении плода кислородом. — Акушерство и гинекология, 1: 10–12.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Собрание сочинений, Т. 5. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Слоним А.Д. 1952. Животная теплота и её регуляция в организме млекопитающих. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 327 с.
- Смит А.Г. 1975. Основы гравитационной биологии. — Газенко О.Г., Кальвин М. (ред.). Основы космической биологии и медицины. Совместное советско-американское издание в 3-х томах. Т. 2 (1). Экологические и физиологические основы космической биологии и медицины. Москва: Наука. С. 141–176.
- Соколов В.Е. 1973. Кожный покров млекопитающих. Москва: Наука. 488 с.
- Стрелков П.П., Сосновцева В.П., Бабаев Х.Б. 1978. Летучие мыши (Chiroptera) Туркмении. — Труды ЗИН АН СССР, 79: 3–71.
- Фадюкова О.Е., Тарасова О.С., Виноградова О.Л. 2005. Влияние двухнедельного вывешивания на реактивность артерий мозга крысы. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 39 (6): 23–27.
- Хабиллов Т.К. 1992. Фауна Республики Таджикистан. Т. 20 (8). Душанбе: Дониш. 352 с.
- Шимкус Т.С. 2006. Морфофункциональные особенности легких после воздействия гравитационных перегрузок (обзор). — Таврический медико-биологический вестник, 9 (3): 195–198.
- Шишкин Г.С., Соболева А.Д., Валицкая Р.И. 1975. Развитие лёгких в эмбриональном и постнатальном периодах жизни. — Лёгкое в норме. Новосибирск: Наука. С. 151–173.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма. — Онтогенез, 37 (3): 179–198.
- Шмидт-Ниельсен К. 1976. Как работает организм животного. Москва: Мир. 140 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? Москва: Мир. 259 с.
- Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. 1992. Физиология животных: Механизмы и адаптация. Москва: Мир. 343 с.
- Яценко В.П., Масицкая О.А. 2003. Влияние измененной гравитации на развитие бронхиального дерева плодов белых крыс. — Таврический медико-биологический вестник, 6 (6): 168–169.
- Adams R.A. 1992. Stages of development and sequence of bone formation in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. — Journal of Mammalogy, 73 (1): 160–167.
- Adams R.A. 2008. Morphogenesis in Bat Wings: Linking Development, Evolution and Ecology. — Cells, Tissues, Organs, 187 (1): 13–23.
- Alexander R.McN. 1990. Elastic mechanisms in the locomotion of vertebrates. — Netherland Journal of Zoology, 40 (1–2): 93–105.
- Altemeier W.A., McKinney S., Krueger V. et al. 2004. Effect of posture on regional gas exchange in pigs. — Journal of Applied Physiology, 97 (6): 2104–2111.
- Bartholomew G.A., Leitner P., Nelsen J.E. 1964. Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes. — Physiological Zoology, 37 (2): 179–198.
- Bontadina F., Schofield H., Naef-Daenzer B. 2002. Radio-tracking reveals that lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in wood-land. — Journal of Zoology, 258 (3): 281–290.
- Canals M., Novoa F.F., Rosenmann M. 2004. A simple geometrical pattern for the branching distribution of the bronchial tree, useful to estimate optimality departures. — Acta Biotheoretica 52 (1): 1–16.
- Carpenter R. 1985. Flight physiology of flying foxes *Pteropus poliocephalus*. — Journal of Experimental Biology, 114 (1): 619–647.
- Chen E.Y., Fujinaga M., Giaccia A.J. 1999. Hypoxic microenvironment within an embryo induces apoptosis and is essential for proper morphological development. — Teratology, 60 (4): 215–225.

- Chen Ch.-H., Cretokos Ch.J., Rasweiler IV J.J. et al. 2005. Hoxd13 expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. — *Evolution & Development*, 7 (2): 130–141.
- Chuong C.H.M., Homberger D.G. 2003. Development and Evolution of the Amniote Integument: Current Landscape and Future Horizon. — *Journal of Experimental Zoology*, 298B: 1–11.
- Dejn H.J. 1989. Summer activity of bats at a large hibernaculum. — 4th European Bat Research Symposium, Proceedings. Praha: Charles University Press. S. 524–525.
- Fenton M.B., Rautenbach I.L. 1986. A comparison of the roosting and foraging behaviour of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae, Vespertilionidae, and Molossidae). — *Canadian Journal of Zoology*, 64 (12): 2860–2867.
- Fischer H., Borsig H., Eden E. 1962. Studien über den Bau des Bindegewebsgerüsts der Trachea bei verschiedenen Säugetieren. — *Gegenbaur Morphologischer Jahrbucher*, 102: 227–256.
- Gaisler J., Kowalski K. 1986. Results of the netting of bats in Algeria (*Mammalia: Chiroptera*). — *Vestník Česko Spolek Zoology*, 50 (3): 161–173.
- Gehr P., Mwangi D.K., Ammann A. et al. 1981. Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals. — *Respiratory Physiology*, 44 (1): 61–86.
- Griffiths T.A. 1994. Phylogenetic systematics of slit-faced bats (Chiroptera, Nycteridae), based on hyoid and other morphology. — *American Museum Novitates*, 3090: 1–17.
- Gupta B.B. 1967. The histology and musculature of plagiopatagium in bats. — *Mammalia*, 31 (2): 313–320.
- Harrison J.F., Roberts S.P. 2000. Flight respiration and Energetics. — *Annual Review of Physiology*, 62: 179–205.
- Herreid C.II, Schmidt-Nielsen K. 1966. Oxygen consumption, temperature, and water loss in bats from different environments — *American Journal of Physiology*, 211 (5): 1108–1112.
- Holzhaider J., Kriner E., Bernd-Ulrich R. et al. 2002. Radiotracking a lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in Bavaria: An experiment to locate roosts and foraging sites. — *Myotis*, 40: 47–54.
- Horsfield K. 1990. Diameters, generations, and orders of branches in the bronchial tree. — *Journal of Applied Physiology*, 68 (2): 457–461.
- Hurle J.M., Colvee E. 1982. Surface changes in the embryonic interdigital epithelium during the formation of the free digits: a comparative study in the chick and duck foot. — *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 69 (1): 251–263.
- Hurle J.M., Fernandez-Teran M.A. 1984. Fine structure of the interdigital membranes during the morphogenesis of the digits of the webbed foot of the duck embryo. — *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 79 (1): 201–210.
- Jarecki J., Johnson E., Krasnow M.A. 1999. Oxygen regulation of airway branching in *Drosophila* as mediated by branchless FGF. — *Cell*, 99 (2): 211–220.
- Jepsen G.L. 1970. Bat Origin and Evolution. — Wimsatt W.A. (ed.). *Biology of Bats*. (1). New York, London: Academic Press. 64 p.
- Kluger M.J., Heath J.E. 1970. Vasomotion in the bat wing: A thermoregulatory response to internal heating. — *Comparative Biochemistry and Physiology*, 32 (2): 219–226.
- Korad V.S., Joshi P.V. 1998. Studies on nasolaryngeal region in Schneider's leaf-nosed bat, *Hipposideros speoris* (Schneider, 1800). Part 1: Anatomy. — *Journal of Animal Morphology and Physiology*, 45 (1–2): 44–55.
- Kovalyova I.M. 1994. Why bats can fly. — *Journal of Morphology*, 220 (3): 363.
- Kovalyova I.M. 1994–1995. Bats evolution in the light of adaptational transformations of the respiratory system. — *Myotis*, 32 (32–33): 9–19.
- Kovalyova I.M. 1998a. Features of the prenatal development of lungs in horseshoe bats (Rhinolophidae). — *Vespertilio*, 3: 45–50.
- Kovalyova I.M. 1989b. Comparative morphological investigation of ventral muscles in Chiroptera. — Gaisler I. (ed.). Proceedings,

- 4th European Bat Research Symposium. Praha: Charles University Press. P. 19–24.
- Kovalyova I.M. 2002. Prenatal development of lungs in some bats species. — Вестник зоологии, 36 (1): 85–90.
- Kovalyova I.M. 2014. Key morphofunctional transformations in the evolution of chiropterans (Mammalia, Chiroptera). — Russian Journal of Developmental Biology, 45 (6): 324–336.
- Kovalyova I.M. 2015. Comparative aspects of the morphogenesis and morphology of the wing membranes of bats (Chiroptera) and flying lemurs (Dermoptera). — Vestnik zoologii, 49 (4): 361–368.
- Kovalyova I.M., Taraborkin L.A. 1998. Comparative morphology and functional analysis of sternum and *mm. pectorales* in Bats. — Myotis, 36: 121–131.
- Kovalyova I.M., Taraborkin L.A. 2001. The Empirical estimation of adaptative transformations in the Bats' thorax using the cluster analysis methods. — Woloszyn B.W. (ed.). Proceedings of VIIIth European Bat Research Symposium (EBRS). 2: 59–80.
- Kreith K. 1955. Funktionsanatomische Untersuchungen der Bauchmuskulatur und der Hinterextremitäten der Chiroptera in Vergleich zu den quadrupeden Säugetieren im allgemeinen und zu den Insektivora im besonderen. Wien. 148 p.
- Kunz T.H., Brock C.E. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity of bats. — Journal of Mammalogy, 56 (4): 907–911.
- Lancaster W.C., Henson O.W. 1995. Morphology of the abdominal wall in the bat, *Pteronotus parnellii* (Microchiroptera: Mormopidae): Implications for biosonar vocalization. — Journal of Morphology, 223 (1): 99–107.
- Lee Y.-F., McCracken G.F. 2002. Foraging activity and food resource use of Brazilian free-tailed bats *Tadarida brasiliensis* (Molossidae). — Ecoscience, 9 (3): 306–313.
- Maina J.N. 2006. Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone. — Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society, 81 (4): 545–579.
- Maina J.N., King A., King D. 1982. A morphometric analysis of the lung of a species of bat. — Respiratory Physiology, 50 (1): 1–11.
- Maina J.N., West J.B. 2005. Thin and strong! The bioengineering dilemma in the structural and functional design of the blood-gas barrier. — Physiology Review, 85 (3): 811–844.
- Makanya F.N., Mortola J.P. 2007. The structural design of the bat wing web and its possible role in gas exchange. — Journal of Anatomy, 211 (6): 687–697.
- Mauroy B., Filoche M., Weibel E.R. et al. 2004. An optimal bronchial tree may be dangerous. — Nature, 427: 633–636.
- McAney C.M., Fairley J.S. 1988. Habitat preference and overnight and seasonal variation in the foraging activity of lesser horseshoe bats. — Acta theriologica, 33 (26–43): 393–402.
- Norberg U.M. 1970. Functional osteology and myology of the wing of *Plecotus auritus* Linnaeus (Chiroptera). — Arkhiv Zoology, 22 (5): 483–543.
- Norberg U.M. 1972. Functional osteology and myology of the wing of the dog-faced bat *Rousettus aegyptiacus* (E. Geoffroy) (Mammalia, Chiroptera). — Zeitschrift für Morphologische Tiere, 7 (1): 1–44.
- Norberg U.M., Rayner J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. — Philosophical Transactions of the Royal Society of London, ser. B, 316 (1179): 335–427.
- Pedersen S.C. 1993. Cephalometric correlates of echolocation in the Chiroptera. — Journal of Morphology, 218 (1): 85–98.
- Rasnitsyn A.P. 2015. Epigenetic theory of evolution in brief. — Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation, 4 (2): 5–8.
- Rauch J.C., Beatty D.D. 1975. Comparison of regional blood distribution in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during torpor (summer), hibernation (winter), and arousal. — Canadian Journal of Zoology, 53 (2): 207–214.
- Rayner J.M.V. 1986. Vertebrate flapping flight mechanics and aerodynamic, and the evolution of flight in bats. — W. Nachtigall (ed.).

- Bat flight — Fledermausflug. Biona Report 5. Stuttgart: Fisher. P. 13–26.
- Sakulsak N. 2004. Arteriolar branching patterns in the brain of the fruit bats (*Pteropus lylei*). — Naresuan University Journal, 12 (1): 1–7.
- Sears K.E. 2008. Molecular Determinants of Bat Wing Development. — Cells Tissues Organs, 187 (1): 6–12.
- Speakman J.R. 2001. The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. — Mammalian Review, 31 (2): 111–130.
- Spooner B.S., Hardman P., Paulsen A. 1994. Gravity in mammalian organ development: differentiation of cultured lung and pancreas rudiments during spaceflight. — Journal of Experimental Zoology, 269 (3): 212–222.
- Stebbins R.E. 1988. The conservation of European bats. With the assistance of the IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. London: Christopher Helm, 246 p.
- Sullivan S.G., Szwczak J.M. 1998. Apneic oxygen uptake in the torpid pocket mouse *Perognathus parvus*. — Physiological and Biochemical Zoology, 71 (6): 624–632.
- Suthers R.A., Thomas S.P., Suthers B.J. 1972. Respiration, wing-beat and ultrasound emission in Bats. — Journal of Experimental Biology, 56 (1): 37–48.
- Szwczak J.M. 1997. Matching gas exchange in the bat from flight to torpor. — Comparative aspects of the control of arterial blood gases: ventilatory and cardio-vascular perspectives. — American Zoologist, 37 (1): 92–100.
- Tabuse R., Antunes M., Sige B. 2009. A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe. — Journal of Vertebrate Paleontology, 29 (2): 627–630.
- Thomas S.P. 1975. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteronotus gouldii*. — Journal of Experimental Biology, 63 (1): 273–293.
- Thomas D.W., Cloutier D., Gagne D. 1990. Arrhythmic breathing little brown bats (*Myotis lucifugus*). — Journal of Experimental Biology, 149 (1): 395–406.
- Tucker V.A. 1970. Energetic cost of locomotion in animals. — Comparative Biochemical Physiology, 34 (2): 841–846.
- Vaughan T.A. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. — Lawrence: University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 12 (1): 1–153.
- Vaughan T.A. 1970a. Adaptations for flight in bats. — Slaughter B.H., Walton D.W. (eds.). About bats. Dallas: Southern Methodist University Press. P. 127–143.
- Vaughan T.A. 1970b. The skeletal system. — Wimsatt W.A. (ed.). Biology of Bats (1). New York: Academic Press. P. 98–138.
- Vaughan T.A. 1970c. The muscular system. — Wimsatt W.A. (ed.). Biology of Bats (1). New York: Academic Press. P. 140–194.
- Wang Z., Dai M., Wang Y. et al. 2014. Unique expression patterns of multiple key genes associated with the evolution of mammalian flight. — Proceedings of the Royal Society, ser. B, 281: 20133133.
- Wiedeman M.P. 1963. Dimensions of blood vessels from distributing artery to collecting vein. — Circulation Research, 12 (4): 375–378.
- Weatherbee S.D., Behringer R.R., Rasweiler 4th J.J. et al. 2006. Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification. — Proceedings National Academic Science of U.S.A., 103 (41): 15103–15107.
- West J.B., Watson R.R., Fu Z. 2007. The human lung: did evolution get it wrong? — European Respiratory Journal, 29 (1): 11–17.
- Winter Y., von Helversen O. 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? — Journal of Comparative Physiology, ser. B: Biochemistry, Systematic, Environment Physics, 168 (2): 105–111.