

## ПЛАНИРОВАНИЕ И МАШУЩИЙ ПОЛЕТ: АЛЬТЕРНАТИВА ИЛИ ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ?

Планирование и машущий полет: альтернатива или преемственность.

© 2018 г. А.А. Панютина

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия*

*E-mail: [myotis@mail.ru](mailto:myotis@mail.ru)*

Поступила в редакцию 01.04.2018 г.

Возникновение машущего полета животных во всех случаях является результатом столь кардинальных эволюционных трансформаций организма, что построение эволюционного сценария для каждого конкретного эпизода представляет собой отдельную непростую задачу. Не является исключением и полет млекопитающих. Несмотря на то, что теория происхождения рукокрылых от планирующего предка достаточно хорошо обоснована и признается большинством исследователей, до сих пор публикуются работы, отрицающие саму возможность развития машущего полета от планирования. В настоящей статье рассмотрены основные аргументы противников планирующего предка и предложены обоснования несостоятельности этих возражений. Рассмотрен вопрос роли пищевой специализации в формировании полета, гомологии частей летательной перепонки, бесперспективности машущего полета на “концевых” крыльях и, наконец, принципиальная возможность взмахов крылом планера с точки зрения аэродинамики. Предложено объяснение того факта, что птицы и рукокрылые редко используют планирующий полет. В завершение рассмотрена конструкция летательного аппарата самого примитивного рукокрылого – онихониктериса, проведено сравнение его конструктивных особенностей с таковыми современных представителей отряда и предложено морфологическое обоснование ведущей роли машущего полета в локомоции уже на этой архаичной стадии освоения воздушной среды.

**Ключевые слова:** машущий полет, планирование, эволюция, адаптация, локомоторный аппарат, летательная перепонка

**DOI:** 10.1134/S0044513418080111

На то, что предки рукокрылых, вероятно, прошли в своей эволюции планирующую стадию, указывал еще Чарльз Дарвин в своем "Происхождении видов": "Я не вижу также непреодолимого затруднения к дальнейшему допущению, что соединенные перепонкой пальцы и предплечья *Galeopithecus* могли путем естественного отбора значительно удлиниться, а это уже привело к образованию из данного животного летучей мыши, по крайней мере, поскольку дело касается органов летания. У некоторых летучих мышей, у которых летательная перепонка простирается от вершины плеча до хвоста и включает задние конечности, мы, по всей вероятности, должны усматривать следы аппарата, первоначально приспособленного скорее к скольжению по воздуху, чем к полету." (цит. по

Дарвин, 1991, стр. 149). Конечно, многие сценарии, предлагавшиеся на заре становления эволюционной биологии, не выдержали испытания временем. Это неудивительно, ведь на первых этапах развития той или иной области знаний, она всегда испытывает период настройки и калибровки, после чего уже начинает давать более надежные результаты. Так очень немного Линнеевских групп актуальны сегодня. Однако предложенный Дарвином сценарий происхождения полета рукокрылых оказался вполне пророческим. На самом деле, уже в 19 веке морфология позволила увидеть фундаментальные сходства конструкции летательного аппарата планирующих и активно летающих млекопитающих. Большая часть работ о происхождении полета рукокрылых поддерживает наличие в их эволюции планирующей формы. Однако построение полноценного эволюционного сценария, учитывающего все аспекты становления новой локомоторной формы – дело не просто трудное, но и в полном смысле этого слова междисциплинарное. Обычно исследователи рукокрылых строят свои сценарии становления полета рукокрылых по каким-то отдельным направлениям, например, аэродинамическому (Norberg, 1985) или морфологическому (Panyutina et al., 2015). Это оставляет возможности для критики оппонентам, поскольку в морфологическом сценарии всегда можно увидеть слабость аэродинамических соображений, а в аэродинамической модели – недостаточное морфологическое обоснование. Ситуация усугубляется полным отсутствием в ископаемой летописи хоть сколько-нибудь подходящих переходных форм, которые могли бы обладать "прото-машущим" полетом, что делает невозможным построение полноценного сценария на палеонтологическом материале. В отсутствие прямых палеонтологических доказательств даже достаточно непротиворечивые обобщенные сценарии происхождения полета рукокрылых от планирующего предка (например, Bishop, 2008; Giannini, 2012) продолжают встречать отпор (например, Ковтун, 2017), а более экстравагантные гипотезы продолжают находить сторонников (например, Adams, Shaw, 2013). Чтобы выявить корни сомнений, мы считаем необходимым обсудить проблему планирующего предка более подробно, остановившись как на принципиальных серьезных возражениях, которые выдвигаются против планирующей стадии, так и на почти анекдотичных и наивных ремарках, которые, тем не менее, встречаются в научной литературе по этому вопросу и в наше время. При этом мы последовательно выступаем на стороне Дарвина в качестве адвоката теории планирования.

### **О близких родственниках**

Благодаря молекулярным исследованиям положение рукокрылых в системе млекопитающих уже достаточно четко определено (Foley et al., 2016; Tarver et al., 2016; Springer et al., 2017) и вряд ли кардинально изменится даже с появлением принципиально новых по разрешающей способности методов. Эти данные позволяют уверенно утверждать, что рукокрылые не родственны ни одной из рецентных групп планеров, и некоторые исследователи склонны рассматривать это как довод против планирующей стадии (Padian, 2011<sup>1</sup>; Padian in Kaplan, 2011<sup>2</sup>; Adams, Shaw, 2013<sup>3</sup>). Действительно, все

---

<sup>1</sup> "...phylogenetic analyses show that no gliding forms are found among the closest relatives of flying forms, and many gliding lineages have evolved with no apparent tendencies to powered flight."

<sup>2</sup> "With gliding being a habit that we rarely see in living bats and with the behaviour notably absent among their relatives, we started speculating that something else had to have led to bat flight."

современные планирующие млекопитающие относятся к другим филогенетическим линиям – *Euarchontoglires* и *Metatheria*, причем в каждой из них этот тип локомоции возникал неоднократно (Jackson, Thorington, 2012). Однако это вовсе не является состоятельным аргументом против планирующей стадии в эволюции рукокрылых. Дело в том, что группа, к которой принадлежали предки рукокрылых, обладала набором преадаптаций, позволивших перевалить через критическую фазу смены локомоторной специализации, и, соответственно, выйти в новую локомоторную нишу с разрушением специализации к старой. За те 60 с лишним миллионов лет, что рукокрылые обособились как группа, полетели и широко радиировали, заняв практически все пригодные для ночных летающих позвоночных ниши, не должно было сохраниться родственников, не переваливших через эту критическую фазу. Ведь на начальных этапах предки современных рукокрылых, несомненно, приобрели такие существенные преимущества (повысились скорость и дальность перемещения, снизились затраты на единицу расстояния, "захватили" самые разные посадочные площадки), что вытеснили своих неудачливых в эволюционном плане сородичей на этапе становления машущего полета, когда кормовой ресурс был общий для летающих и планирующих предков рукокрылых. Это полностью согласуется с предложенным Дарвином сценарием дивергенции форм и принципом, согласно которому, чем ближе организмы, тем острее конкуренция. Успешно полетевшие предки рукокрылых с большей вероятностью вытесняли менее успешных планирующих родственников, чем неродственные группы планеров.

Из сказанного ясно, что идея найти прямых родственников рукокрылых среди рецентных животных, адаптированных к перемещению с опорой на воздух, обречена на провал. Те представители группы *Laurasiatheria*, которые пошли по пути освоения полета, освоили его в совершенстве и стали рукокрылыми. Те же, которые специализировались в других направлениях, на сегодняшний день столь далеки от полета, что анализировать их анатомию как сравнительный материал затруднительно и бесперспективно.

Именно поэтому модели предковой конструкции рукокрылых нужно искать не среди их ближайших родственников, а среди любых млекопитающих, способных перемещаться с опорой на воздух. Хорошие конструкции, изобретенные эволюцией, имеют тенденцию периодически повторяться (изобретаться вновь), с теми или иными изменениями, зависящими от исходной базовой конструкции, т.е. от степени дальности родства. Конечно, та самая конструкция, которая стояла в основе формирования морфо-функциональной специфики рукокрылых, сейчас на земле не представлена. Однако сравнительный анализ показывает, что существующие конструкции летательного аппарата некоторых планеров несут тот набор черт, из которых без противоречия выводится конструкция локомоторного аппарата рукокрылых (Panyutina et al., 2015), на эти черты и стоит опираться при реконструкции, невзирая на дальность родства, но имея это в виду на случай принятия необходимых поправок.

## **О целях полета**

---

<sup>3</sup> "...an equally valid argument would suggest that the existence of mammalian gliders from at least nine independent origins ... would have likely given rise to more than a single origin of flight if gliding was an inherent intermediate state."

Огромное количество реконструкций происхождения рукокрылых отталкивается от того, что большинство из них питаются насекомыми. Поскольку предок рукокрылых традиционно изображается облигатным насекомоядным, даже когда в качестве промежуточной стадии формирования полета используют шерстокрылов (Romer<sup>4</sup>, 1959), возникает иллюзия, что становление полета было непременно связано с ловлей насекомых в воздухе (например, Smith, 1977; Fenton et al., 1995), как делает большинство современных рукокрылых. На этом основании строятся возражения против планирующей стадии (например, Moody, 1962<sup>5</sup>; Jepsen<sup>6</sup>, 1970; Pirlot, 1977; Ковтун<sup>7</sup>, 1979; Caple et al. 1983; Adams, Shaw, 2013). Действительно, невозможно ловить активно летающие объекты во время планирования, траектория которого весьма скована. Однако вряд ли такую прогрессивную, требующую высочайшей специализации черту современных рукокрылых, как воздушную охоту на насекомых, можно всерьез приравнивать к исходной специализации группы. Если посмотреть на современных птиц – насекомоядные составляют более половины всего разнообразия этого класса (Morse, 1971; Sherry, 2016). Но большинство птиц собирают насекомых с твердого субстрата. Те же, кто хватает их в воздухе, обычно охотятся с присады. Из более чем десяти тысяч видов, лишь единицы ловят насекомых в полете. Причем специализации таких воздушных ловцов очень яркие: чрезвычайно длинные и узкие крылья ласточек и стрижей, ловчий ротовой аппарат козодоя и ... практически все такие ловцы уже перечислены! Не исключено, что эхолокационный аппарат рукокрылых, среди которых воздушных охотников больше половины видов отряда, играет в этой специализации не меньшую роль, чем летательный (по крайней мере, без него ни о какой ночной охоте на насекомых речи быть не может), но, несомненно, без совершенного летательного аппарата такая охота уж совсем невозможна. Даже ловля с присады требует совершенных крыльев. Очень ярко на это указывает летательный аппарат современных крыланов – самый примитивный не только по отдельным чертам, таким как сохранение второго пальца с когтем, но и по общим пропорциям крыла (например, плечо по отношению к длине черепа у *Rousettus aegyptiacus* еще короче, чем у ископаемого *Onychonycteris* почти на 30%, табл. 1<sup>8</sup>). Такое строение не является свидетельством архаичности группы – крыланы по современным данным отделились от других рукокрылых довольно поздно, вероятно, не ранее конца эоцена (Gunnell, Simmons, 2005; Yu et al., 2014), а связано с тем, что в группе отсутствуют воздушные охотники. То есть, даже не у всех современных рукокрылых крылья достаточно хороши для охоты на летающих насекомых, и что уж тогда говорить об их родоначальниках.

Впрочем, все это никак не противоречит возможному насекомоядному предку, который питался на стволах или в кронах деревьев, как делают современные опоссумы, галаго, мелкие лемуры и долгопяты (Nowak, 1999, 2005), а еще, кстати, сумчатые планеры,

<sup>4</sup> "It seems obvious that the bats, essentially insectivores in their beginnings, have been derived from an arboreal insectivorous group..."

<sup>5</sup> "...gliding does not provide the means for entering the flying insect-eater niche. The ancestors which essayed to enter this niche could have done so only by developing forelimbs capable of true flight."

<sup>6</sup> "...no eutherians or the 'flying' marsupials are known to forage or eat while volplaning, the whole function of the glide seems to be transportation."

<sup>7</sup> "Мы не знаем планеристов, добывающих пищу во время планирования."

<sup>8</sup> Таблица 1 приложения содержит измерения, которые выполнены нами на собственном материале или самостоятельно рассчитаны по данным других авторов.

которые наравне с растительной пищей охотно поедают насекомых на стволах и ветвях деревьев (Jackson, Schouten, 2012; Arlin, 2015). Планирование при этом дает несомненную выгоду – можно обследовать большое количество деревьев за короткое время с минимальной потерей высоты (даже при крутых углах планирования потеря высоты существенно меньше, чем при спуске по стволам на землю, да и сам спуск оказывается энергетически дешевле). А вот охота на летающую добычу стала доступна рукокрылым значительно позже того момента, как они стали рукокрылыми. На этапе их становления, насекомоядной "подкормкой" в воздухе могли быть разве что роящиеся насекомые, наподобие поденок или термитов, которые во время ежегодного лета дают пищу огромному количеству животных, особенно птиц, которые в иное время и не пытаются ловить насекомых в воздухе (Dial, Vaughan, 1987; Olson, Alvarenga, 2006). Однако это лишь редкий эпизодический ресурс, который не может служить постоянной кормовой базой для насекомоядного млекопитающего. Основной рацион примитивных рукокрылых, чем бы они не питались, должен был находиться в доступности четвероногого животного.

### **Откуда взялась перепонка?**

Иногда в литературе встречаются утверждения, что летательная перепонка является новообразованием рукокрылых (например, Ковтун, 1984, 2017<sup>9</sup>; Ковалева, 2013<sup>10</sup>), и что она не гомологична перепонке планирующих млекопитающих. Поскольку перепонка рукокрылых – образование сборное, чтобы разобраться в этом вопросе, нужно проанализировать ее по частям. Перепонка рукокрылых состоит из 4 отделов, каждый из которых имеет особое эмбриональное и, вероятно, эволюционное происхождение. Это пропатагиум – перепонка спереди от передней конечности, хиропатагиум (дактилопатагиум) – межпальцевая перепонка, плагиопатагиум – боковая перепонка между передней и задней лапами и уропатагиум – перепонка позади от задней конечности. Эти структуры могут иметь различную форму и развитие у разных групп рукокрылых, но наибольшую площадь летательного крыла у всех современных рукокрылых составляет хиропатагиум. Известно, что межпальцевая перепонка закладывается в эмбриогенезе летучих мышей раньше других отделов перепонки (Cretkos et al., 2005; Giannini et al., 2006; Ковалева, 2014). На этом основании некоторые авторы утверждают, что и в крыле рукокрылых она появилась первой (Adams, Shaw, 2013; Ковтун, 2017). Межпальцевая перепонка – образование действительно более раннее и насчитывает примерно 360 миллионов лет истории наземных позвоночных. Общеизвестно, что в эмбриогенезе межпальцевая перепонка присутствует у всех тетрапод – эмбриональная стадия единой ладонной пластинки (Tickle, 2002, Lorda-Diez et al., 2015) и, вот уж это действительно бесспорно, является наследием не расчлененного на пальцы плавника предковых рыб. В ходе онтогенеза поля мезенхимных клеток между пальцами разрушаются – происходит так называемый апоптоз. У летучих мышей, как, впрочем, и у некоторых других тетрапод (например, в задней конечности водоплавающих птиц и т.п.), вторично выключен механизм ее эмбрионального уничтожения. Показано, какие

---

<sup>9</sup> "...межпальцевая перепонка – новообразование в классе млекопитающих"; "Очевидно, летательная перепонка рукокрылых и перепонка шерстокрыла структуры не гомологичные."

<sup>10</sup> "Летательная перепонка рукокрылых, бесспорно, является эволюционным новшеством для млекопитающих."

регуляторные гены ответственны за подавление апоптоза межпальцевой перепонки в крыле рукокрылых (Weatherbee et al., 2006). Интересно, что в этот механизм вовлечена та же группа регуляторных белков, которая отвечает у рукокрылых за удлинение пальцев (Sears et al., 2006). Так что межпальцевая перепонка рукокрылых по происхождению гомологична межпальцевой перепонке любых тетрапод в самом глубоком смысле этого понятия. Эта перепонка и ее исчезновение в дефинитивном состоянии есть след одного эволюционного события – формирования сухопутной лапы с пальцами на базе плавника, с последующим расщеплением его концевой части при помощи эмбрионального механизма – апоптоза. А вот случаи блокировки апоптоза для сохранения перепонки между пальцами – независимые эволюционные события, являющиеся примерами конвергентного восстановления гомологичной структуры. Хотя формирование межпальцевой перепонки шерстокрыла не изучено детально, есть все основания полагать, что она происходит из той же межпальцевой мезенхимы почки конечности, которая закладывается у всех наземных позвоночных. В этом смысле хиропатагиум рукокрылых и шерстокрылов гомологичен, хотя и является результатом независимых эволюционных событий в двух неродственных группах млекопитающих. Можно предложить называть это явление реверсивной гомологией.

Боковая перепонка закладывается в эмбриогенезе рукокрылых позднее, чем межпальцевая – из мезенхимы боковой стенки туловища (Giannini et al., 2006, Weatherbee et al., 2006), причем исходно она закладывается в подмышечной и паховой областях, а затем зачатки срастаются в общую боковую перепонку (Ковалева, 2014). Что касается планирующих млекопитающих, их развитие так детально не изучено. У гигантской сумчатой летяги боковая перепонка развивается из боковой складки кожи, простирающейся от локтя к паховой области (Bancroft, 1973). Другие косвенные данные также показывают, что боковая перепонка планеров "принадлежит" туловищу. Иннервация боковой перепонки у летучих мышей и летяги очень сходна. По данным Ковтуна (1984) самая передняя часть плагиопатагиума иннервируется локтевым нервом (из плечевого нервного сплетения) и у летяги, и у рукокрылых. Практически вся остальная площадь плагиопатагиума у рукокрылых иннервируется спинномозговыми нервами грудного отдела (Th2-Th4), образующими вторичное сплетение, а у летяг основная часть боковой перепонки иннервируется также из вторичного сплетения спинномозговых нервов Th2-Th3, и дальше самостоятельными (не образующими сплетения) спинномозговыми нервами грудного отдела. Самая задняя часть боковой перепонки иннервируется и у рукокрылых, и у летяг нервом, состоящим из ветвей спинномозговых нервов поясничного отдела L1-L2. В отличие от боковой перепонки, вся межпальцевая перепонка рукокрылых иннервируется, как и положено для конечности, из плечевого нервного сплетения. Так что в отличие от межпальцевой перепонки, которая является общим наследием рыбьего плавника у всех наземных тетрапод, боковая перепонка действительно представляет собой новообразование<sup>11</sup>, и в этом отношении каждый случай ее возникновения у млекопитающих (т.е. у рукокрылых, летяг, шипохвостых белок, шерстокрылов, сумчатых летяг, перохвостых летяг и кольцехвостых кускусов) можно считать независимым новоприобретением. Более того, на основании эмбриональных

---

<sup>11</sup> Если не принимать во внимание теорию боковой складки (например, Thacher, 1877).

данных и данных по иннервации можно предположить, что у рукокрылых боковая перепонка "соткана" преимущественно из кожи подмышки и паха, т.е. в большей мере принадлежит конечностям, чем перепонка летяг, сформированная из всей боковой поверхности туловища. Однако в любом случае это новообретенное базируется на определенной общей потенции млекопитающих, поскольку во всех случаях боковая перепонка образуется из одной и той же зоны – кожи боковой поверхности тела дорсальнее сосков.

Что касается развития пропатагиума и уропатагиума, с их формированием дело обстоит сложнее. По данным Ковалевой (2014), пропатагиум и уропатагиум развиваются, когда зачатки боковой и межпальцевой перепонки уже соединились. Однако по данным Cretokos et al. (2005), примордии пропатагиума и плагипатагиума (боковой перепонки) появляются на одной и той же эмбриональной стадии. Уропатагиум же закладывается в любом случае позднее. Исследователи указывают на то, что степень развития тех или иных структур в эмбриогенезе летучих мышей имеет групповую специфику и, чем больше возраст эмбриона, тем больше наблюдается отличий (Giannini et al., 2006) – в полном соответствии с законом зародышевого сходства Бэра. По-видимому, сроки закладки разных частей перепонки (не считая стабильно первого хиропатагиума), могут отличаться в пределах рукокрылых.

Пропатагиум у рукокрылых закладывается как вырост краниальной зоны кожи передней конечности. То, что он происходит из кожи конечности, подтверждается иннервацией кожи пропатагиума ветвями лучевого нерва плечевого сплетения (Ковтун, 1984). Но основная мышца пропатагиума – *m. ossipitorollicalis* – иннервируется лицевым нервом (Tokita et al., 2012), что указывает на то, что в пропатагиум у рукокрылых мышцы "вселились" подкожные мышцы из шеи. Судя по некоторым данным (Thewissen, Vabcock, 1991, 1993), мышца пропатагиума шерстокрыла также иннервируется лицевым нервом, а вот у летяг *Pteromyinae* в область пропатагиума заходят и корешки первых шейных нервов. В то, что спинномозговые нервы иннервируют пропатагиальную мускулатуру, поверить сложно, поскольку такая иннервация характерна лишь для осевых мышц. Вероятнее всего, это обслуживающие кожу чувствующие волокна. Если этот факт подтвердится, значит у летяг в формировании кожи пропатагиума участвует не только кожа передней конечности, как у рукокрылых, но и кожа шеи.

Уропатагиум формируется как вырост каудальной поверхности проксимального отдела задней конечности – от самого основания хвоста, по бедру и до дистального конца голени (Cretokos et al., 2005), и туда вселились заднебедренные мышцы (Tokita et al., 2012).

Хотя мы пока не знаем всех особенностей эмбрионального развития перепонки млекопитающих-планеров, с высокой вероятностью можно считать, что в основном одноименные отделы перепонки формируются у всех летающих млекопитающих из гомологичных структур, хотя вклад того или иного отдела кожи туловища и конечностей в плагियो-, про- и уропатагиум может быть различен.

### **Полет на мухобойке**

Противники планирующей гипотезы обычно представляют предков летучих мышей в виде животных, которые начали взаимодействовать с воздухом для перемещения

еще до появления боковой перепонки – только перепончатыми передними лапами (Jepsen, 1970; Панютин, 1980; Padian, 1982; Caple et al., 1983; Ковтун 1984, 1988, 1990), с помощью которых они якобы могли, как мухобойками, ловить пролетающих рядом насекомых (Speakman, 1999). Уже потом, по мере развития полета у этих гипотетических предков рукокрылых формировалась боковая перепонка. Обычно таких предков представляют как животных, совершающих прыжки между ветвями или по стволу (например, Jepsen, 1970; Padian, 1982, Caple et al. 1983, Speakman, 1999), а в некоторых случаях даже с земли вверх (Adams, Shaw, 2013). Вроде бы в пользу такой гипотезы говорит относительная легкость получения кисти с перепонкой и удлинненными пальцами, требующая лишь небольшой настройки эмбриональных регуляторных каскадов (Sears et al., 2006). И изменения, которые требуются для удлинения пальцев и сохранения межпальцевой перепонки взаимосвязаны, так что с высокой вероятностью могли стимулировать друг друга (Cooper et al, 2012). Но если так легко сделать удлинненную кисть с межпальцевой перепонкой путем достаточно простого изменения программы эмбрионального развития из конечности любого млекопитающего, почему мы не видим таких форм не только среди рецентных животных, но даже в ископаемой летописи, в которой млекопитающие с боковой перепонкой как раз встречаются? Напрашивается ответ, что такие перепончатые лапы сами по себе, без боковой перепонки, не находят своего применения при перемещении в воздухе.

Кисть, достаточная для того, чтобы поднять в воздух (хоть на мгновение) животное, не имеющее больше никакой перепонки, кроме как между пальцами, должна быть очень большой. Это связано с так называемым эффектом "перетекания потока" (например, Александер, 1970; Кокшайский, 1974; Ahluwalia et al., 2017). Разность давлений между нижней и верхней поверхностью крыла приводит к тому, что воздух стремится перетечь с нижней стороны крыла через его конец (боковую кромку) на верхнюю. В результате возникают так называемые "поперечные течения" (направленные проксимально на верхней стороне и дистально на нижней). За счет поступательного движения крыла относительно воздуха эти поперечные течения смываются, сходя с его задней кромки в виде пелены вихрей (Лойцянский, 2003). И "перетекание потока", и "поперечные течения" представляют собой некоторую условность, поскольку частицы воздуха не успевают проделать такой путь: за счет поступательного движения крыла частица не попадает с нижней его стороны на верхнюю, а к моменту достижения той точки своей траектории, которая находится над крылом, фактически оказывается уже далеко позади него. Поскольку скорость "поперечного течения" на конце крыла максимальна, вихрь, сходящий с концевой зоны крыла самый интенсивный и его принято называть концевым вихрем. Этот вихрь является источником индуктивного сопротивления. Поэтому всегда выгоднее иметь одно монокрыло, чем два одинаковых крыла половинного размаха (рис. 1). У конструкции из двух крыльев<sup>12</sup> (имеется в виду не "этажерка", а левое и правое крыло, соединенное перемычкой) зон образования концевых вихрей в два раза больше, чем у монокрыла (не только на дальнем от тела, но и на ближнем к нему конце). Так что если всю площадь боковой перепонки планера "навесить"

---

<sup>12</sup> На заре авиации испытывались конструкции с двумя полукрыльями, расставленными в стороны от фюзеляжа – они оказались неэффективны как раз по указанной причине.



ему на кисти, негативный эффект из-за увеличения индуктивного сопротивления будет значительно больше, чем при перепонке, доходящей до туловища (и включающей его в несущую поверхность). Если учесть, что современные млекопитающие-планеры и так используют очень большие углы планирования (Bishop, 2007, 2008) из-за своего низкого аэродинамического качества (отношения подъемной силы к сопротивлению), связанного с большими тратами на создание подъемной силы у крыла малого размаха, то планер с перепонками только на пальцах будет двигаться еще и из-за дополнительного индуктивного сопротивления совсем плохо – на грани парашютирования. Это хорошо демонстрируют "летающие" лягушки (некоторые представители семейств Rhacophoridae, Phyllomedusidae и Nylidae). У их "крыла" аэродинамическое качество равно единице (подъемная сила равна сопротивлению), и в результате углы планирования близки к 45°, то есть спуск представляет собой пограничное состояние между планированием и парашютированием (Emerson, Koehl, 1990; McCay, 2001).

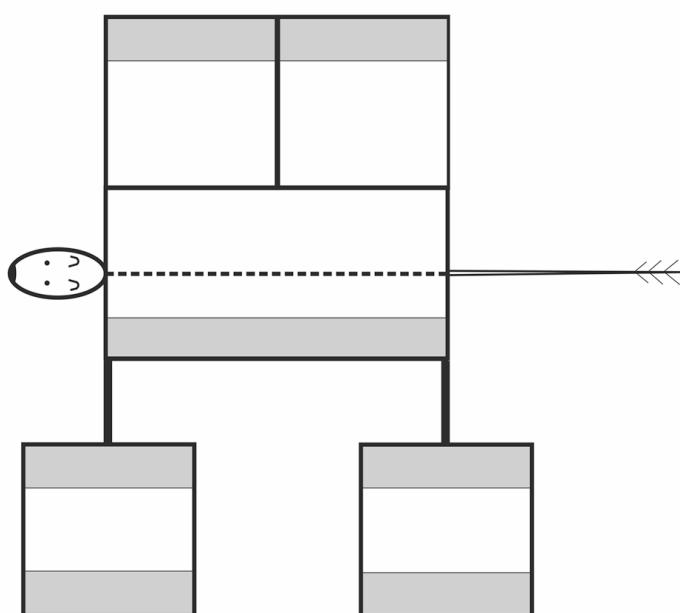


Рис 1. Схема соотношения зон образования концевых вихрей (выделены серым) в связи с эффектом "перетекания", при боковой (сверху) и кистевой (снизу) перепонке одинаковой площади.

Но, может быть, перепончатая лапа-мухобойка плоха только для планирования, а для машущего полета подходит больше? Казалось бы, все не так уж плохо: если махнуть такой лапкой, скорость перепончатой части относительно воздуха будет самой высокой (по сравнению с проксимальными частями), т.е. эффективность взмаха будет максимальной возможной (реальная эффективность зависит от угла атаки, скорости животного и т.п.). Однако лягушки не машут. Почему?

Чтобы махать такой конечностью, нужна специализированная мощная мускулатура аддукторов конечности. Причем взмах подобной лапой сразу требует более сильной мускулатуры, чем если махать лапами с боковой перепонкой: поскольку скорость относительно воздуха на кисти выше, то сила взаимодействия с воздухом больше, а вдобавок больше расстояние от точки приложения этой силы до плечевого сустава. Но откуда взять соответствующую по силе аддукторную мускулатуру? При плавании бесхвостые амфибии толкаются задними лапами совсем в другом направлении – во фронтальной плоскости, а не под себя, а передние вообще практически не используют. Поэтому летающие лягушки не машут, а силы мышц им с трудом хватает для того, чтобы

при спуске по воздуху удерживать пальцы от переразгибания (судя по видеосъемкам и фотографиям в большинстве случаев лягушки и не удерживают их активно, дистальные отделы переразгибаются до механического предела, заданного конфигурацией суставов). Они даже не могут сгруппироваться при приземлении, вероятнее всего им не хватает сил привести конечности, находящиеся под напором встречного потока воздуха. Перепонка между пальцами позволяет лишь так замедлить падение, чтобы быстро и без повреждений ускользнуть от хищника или добраться с дерева до нерестового водоема под ним.

Почему же в эволюции летающих лягушек не развились мощные аддукторы, которые позволили бы им махать своими "мухобойками"? Дело в том, что у всех животных очень остро стоит вопрос экономии мышечной массы, а у летающих животных он стоит еще острее (Кузнецов, 2018). Чтобы нарастить какую-то группу мышц без утяжеления тела (а если тело утяжелится, то "нарощенного" уже не будет хватать для решения поставленных задач), нужно отнять мышечную массу откуда-то еще. По мере развития машущего крыла, масса в пользу грудного мускула у птиц и рукокрылых отнимается от всех остальных мышц. У лягушек в передних лапах отнимать почти нечего, туда, наоборот, надо добавлять аддукторы, так что можно отнять лишь от задних. Но это основные толчковые конечности. Чтобы нанести ущерб их локомоторным возможностям, выигрыш должен превышать негативный эффект. А выигрыша при таком перераспределении мышечной массы как раз и не будет: крыло лягушек, как уже сказано, обладает таким низким аэродинамическим качеством из-за большого количества свободных боковых кромок, что мышечные затраты на такой взмах многократно перекроют энергетический выигрыш от замедления падения. Так что предковая стадия "мухобойки" не имеет эволюционных шансов превратиться в машущее крыло, поскольку не будет соблюдено основного условия – адаптивный выигрыш на все эволюционных стадиях.

Так что изобретение в эволюции млекопитающих боковой перепонки позволило им существенно дальше продвинуться в плане освоения передвижения с опорой на воздух, чем веслоногим лягушкам. Решение амфибий было легче достижимо, поскольку состоит всего лишь в восстановлении нерасчлененной на пальцы лапы путем отказа от апоптоза мезенхимы между ними. Решение млекопитающих было связано с новообразованием боковой перепонки, но позволило плавно подготовить локомоторный аппарат к новым нагрузкам и дало более значимый аэродинамический эффект.

### **Могут ли планеры махать?**

Пожалуй, самую большую волну возражений вызывает идея использования крыла планера для совершения взмаха (например, Padian, 1982; Caple et al., 1983; Long et al., 2003). Предполагается катастрофическое падение подъемной силы при взмахе таким несовершенным крылом (Caple et al., 1983). Особое затруднение представляет взмах вверх, который даже для птиц и рукокрылых своего рода неизбежное зло, так как при нем невозможно добиться, чтобы обе составляющие аэродинамической силы имели полезное направление – и вверх (против силы тяжести), и вперед (против лобового сопротивления). Однако еще в середине 80-х годов прошлого века было предложено решение – модель взмахов, которые могли улучшать качество планирования на заре становления

рукокрылых (Norberg, 1985). Улла Норберг использовала квази-стационарную аэродинамику. Хотя стационарная аэродинамика не описывает машущий полет исчерпывающим образом, колебания крыла с ограниченным изменением угла атаки и малой амплитудой можно с приемлемой точностью анализировать при помощи математического аппарата стационарного планирования. Модель показывает, что даже нерегулярные небольшие взмахи крыла при планировании позволяют сделать траекторию движения более пологой, а дальность перемещения по воздуху, соответственно, увеличить. При стационарном планировании на неподвижных крыльях действующая на них аэродинамическая сила все время вертикальна и уравнивает силу тяжести. При квази-стационарных колебаниях крыла эта сила начинает отклоняться: при взмахе вниз – вперед от вертикали, а при взмахе вверх – назад. Решая соответствующие уравнения, Норберг находит такие параметры взмахов, при которых средняя вертикальная составляющая аэродинамической силы продолжает уравнивать силу тяжести тела на протяжении всего цикла, а пропульсивная горизонтальная составляющая (тяга) при взмахе вниз превышает тормозящую составляющую взмаха вверх. Это преобладание тяги и позволяет придать телу дополнительное ускорение по горизонтали, сделав движение более пологим, чем было без взмахов.

Для соблюдения квази-стационарного режима, удобного для расчетов, Норберг полагает, что угол атаки при взмахе вверх тоже остается положительным, как и при взмахе вниз, и у неподвижного крыла при планировании. Более того, она для простоты расчетов допускает, что величина угла атаки во всех этих случаях остается одинаковой – тогда не меняется отношение подъемной силы к сопротивлению крыла (то есть аэродинамическое качество) – сила только поворачивается относительно вертикали вместе с движением крыла. Для сохранения такого же угла атаки, как у стационарного крыла, крыло при взмахе вниз должно пронироваться, а при взмахе вверх супинироваться.

Можно усомниться в том, что необходимое скручивание крыла возможно при наличии перепонки, простирающейся от передних до задних лап, как у шерстокрыла или летяг. Чтобы избежать эту трудность можно предложить модификацию модели Норберг, в которой крыло движется относительно тела строго дорсовентрально, в простейшем случае не меняя наклон своей плоскости (установочный угол) относительно тела. Угол атаки, напротив, будет меняться, поскольку при машущих движениях крыло встречается с воздухом под разным углом в зависимости от сочетания поступательной скорости тела и дорсовентральной скорости взмаха. На качественном уровне модель представлена на рис. 2.

Итак, при равномерном планировании (рис. 2А) тело движется вниз под некоторым углом (угол планирования) и держит крыло с некоторым углом атаки ( $\alpha$ ) по отношению к направлению движения. Используемые углы атаки могут варьировать в широком диапазоне, ведь у современных млекопитающих-планеров они достигают очень высоких значений: более 50 градусов (Bishop, 2007). При равномерном планировании со скоростью  $v_{body}$  воздух набегаёт на крыло спереди и снизу с обратной скоростью  $-v_{body}$ . Поскольку крыло неподвижно относительно туловища, его скорость относительно воздуха ( $v$ ) равна  $v_{body}$ . Лобовое сопротивление крыла ( $d$ ) направлено обратно вдоль этой прямой, а подъемная сила ( $l$ ), существенно превышающая сопротивление – перпендикулярно вектору скорости, т.е. направлена вверх и вперед. Суммарная аэродинамическая сила ( $l+d$ )

направлена вверх и уравнивает силу тяжести ( $mg$ ) – условие равномерного планирования.

Теперь рассмотрим небольшое по амплитуде машущее движение крыла без изменения его установочного угла (угол между плоскостью крыла и продольной осью корпуса). Если крыло совершает взмах в вентральном направлении относительно тела (рис. 2B) со скоростью ( $v_{wing}$ ), то скорость крыла относительно воздуха  $v$  (получается как векторная сумма  $v_{body}+v_{wing}$ ) отклоняется от скорости тела ( $v_{body}$ ) вниз и больше нее по величине. Вдобавок угол атаки становится круче: теперь он измеряется относительно направления вектора ( $v = v_{body}+v_{wing}$ ). Вместе с вектором скорости крыла относительно воздуха наклоняются и действующие на крыло аэродинамические силы. В результате лобовое сопротивление крыла ( $d$ ) оказывается вертикальнее, чем при планировании, а подъемная сила ( $l$ ) – горизонтальнее, и преобладает над сопротивлением еще сильнее из-за большего (более выгодного) угла атаки. В результате вместо баланса горизонтальных составляющих (торможение со стороны  $d$  и равная ей пропульсия со стороны  $l$ ), имевшего место при стационарном крыле, даже небольшое его смещение вниз (взмах) дает преобладание пропульсии. Общая аэродинамическая сила не только уравнивает силу тяжести, но и подгоняет тело вперед, увеличивая дальность полета.

Взмах вверх (рис. 2C) отнюдь не сводит на нет результат взмаха вниз, как могло бы показаться на первый взгляд. При взмахе вверх крыло, не меняя установочного угла по отношению к телу, движется относительно воздуха с близким к нулю или даже небольшим отрицательным углом атаки (все зависит от того, насколько быстро поднимается крыло, т.е. от величины вертикальной составляющей скорости крыла ( $v_{wing}$ ) относительно туловища). Из-за того, что угол атаки не увеличивается (как при взмахе вниз), а уменьшается, падает и лобовое сопротивление ( $d$ ), и (еще сильнее) – подъемная сила ( $l$ ). При отрицательном угле атаки последняя уже будет направлена не вперед и вверх, а вперед и вниз. Но положительного эффекта взмаха вниз вполне достаточно, чтобы скомпенсировать отрицательный эффект взмаха вверх. Средняя по циклу взмаха вертикальная аэродинамическая сила все равно уравнивает силу тяжести, как и при планировании на неподвижных крыльях, а пропульсивный компонент в течение взмаха вниз перекрывает тормозящий компонент взмаха вверх. Все это благодаря более хорошему углу атаки и, соответственно, более высокому аэродинамическому качеству (отношению  $l/d$ ) при взмахе вниз. Негативный эффект взмаха вверх можно уменьшить, просто замедлив подъем крыла (в модели Норберг замедленный подъем крыла тоже проанализирован). Фактически чем медленнее возвращается крыло в верхнее положение после резкого взмаха вниз, тем его взаимодействие с воздухом при взмахе вверх меньше отличается от такового у неподвижного крыла планера. Следовательно, и негативные последствия медленного взмаха вверх слабее и меньше портят эффект от быстрого взмаха вниз.

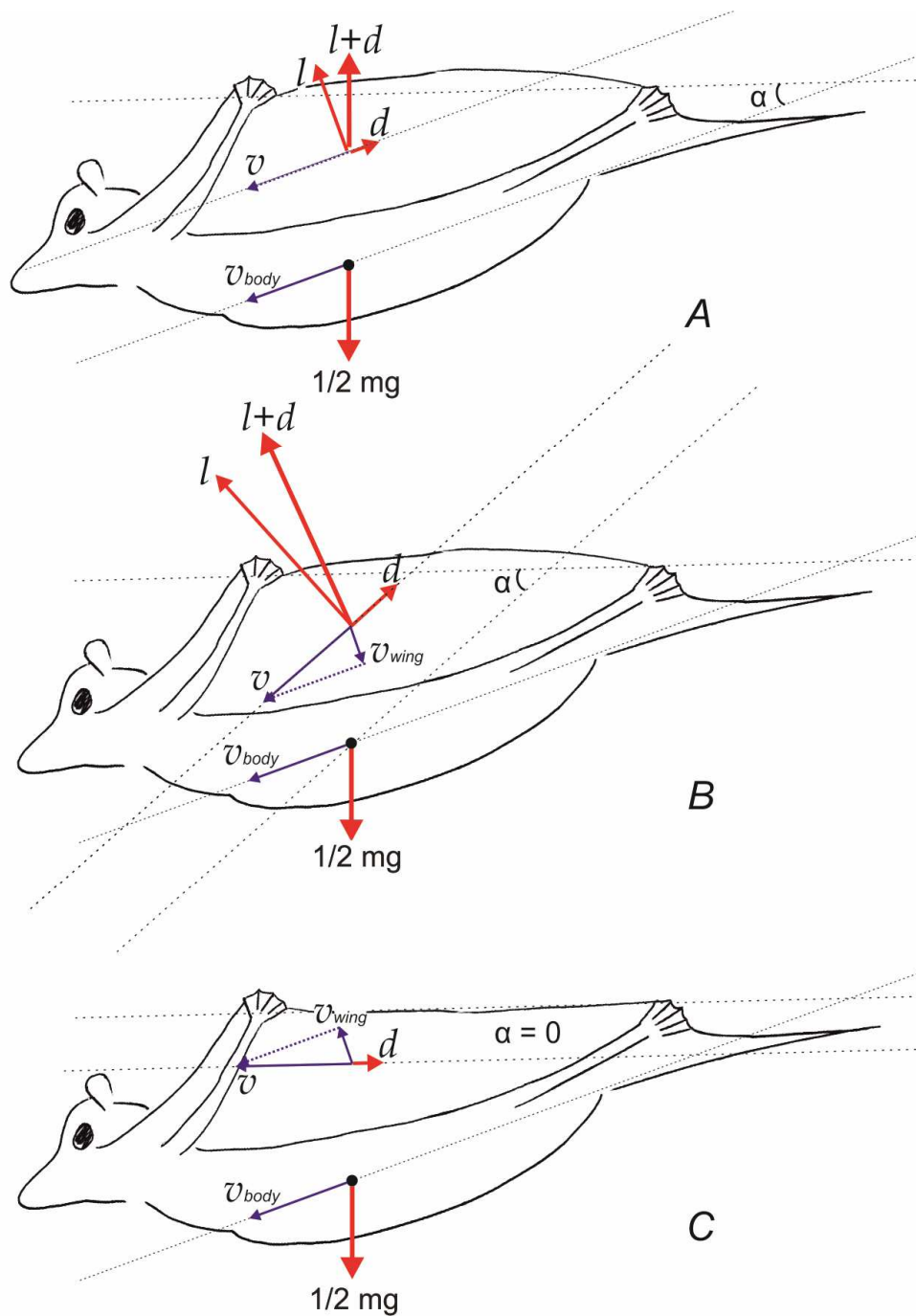


Рис. 2. Аэродинамическая модель машущего крыла планера.  $mg$  – сила тяжести,  $\alpha$  – угол атаки крыла,  $v_{body}$  – скорость тела относительно воздуха,  $v_{wing}$  – скорость крыла относительно тела,  $v$  – скорость крыла относительно воздуха ( $=v_{body}+v_{wing}$ ),  $d$  – лобовое сопротивление крыла,  $l$  – подъемная сила на крыле,  $l+d$  – аэродинамическая сила. Установочный угол  $20^\circ$ . Для упрощения схемы сопротивление тела принято равным 0.

А. Планирование на неподвижных крыльях с углом атаки  $20^\circ$  (равен установочному углу) при аэродинамическом качестве 3; В. Взмах вниз. Угол атаки  $40^\circ$  (больше установочного угла), аэродинамическое качество 3,2; С. Взмах вверх. Угол атаки  $0$  (меньше установочного угла), аэродинамическое качество 0.

Скалярная величина скорости  $v$  крыла относительно воздуха при взмахе вверх и вниз одинакова, соответственно, взмах вверх и вниз равны по времени. Средняя за цикл взмаха вертикальная составляющая аэродинамической силы одного крыла уравнивает  $1/2$  силы тяжести. Разница между продольным компонентом аэродинамической силы при взмахе вниз и сопротивлением  $d$  при взмахе вверх – получаемая за счет машущих движений прибавка пропульсивной силы.

В отличие от изложенной упрощенной модели, в реальности установочный угол крыла, натянутого между передними и задними конечностями, может меняться за счет их асинхронного движения. Это позволяет дополнительно увеличить угол атаки крыла и, соответственно, подъемную силу на взмахе вниз и уменьшить угол атаки при взмахе вверх. Подобные асинхронные движения передних и задних конечностей характерны для рукокрылых. Считается (например, Adams et al., 2012), что эти движения используются для создания пропульсивного компонента аэродинамической силы уропатагиумом, однако изменение положения задней конечности не может не влиять и на угол атаки проксимальной части основного крыла.

Модель Норберг, даже в своем исходном виде, отводит практически все представленные на тот момент аэродинамические возражения против планирующего предка рукокрылых. Тем не менее, поскольку модель была основана на анализе крыла "птичьего типа" – жесткого и действующего на небольших углах атаки, сторонница планирующего предка Кристин Бишоп (Bishop, 2008) опасается, что при использовании короткого, с малым удлинением крыла планера на высоких углах атаки, которые в ее экспериментах демонстрировали летяги и посумы (Bishop, 2006, 2007), может возникать эффект неустойчивости – смещение центра приложения аэродинамической силы к крылу и дестабилизация полета, о которых писали Caple et al. (1983). Однако если рассматривать возможность взмахов для более усовершенствованных крыльев, удлинение которых уже увеличено, а углы атаки снижены, то возражения Caple et al. отпадают. Надо думать, первые взмахи приобрели смысл (т.е. стали давать энергетический выигрыш), когда форма крыла уже стала не такой как у современных планирующих млекопитающих, а более удлиненной.

Опасения Бишоп относительно углов атаки вероятно вообще излишни. Дело в том, что все эксперименты с планированием различных летяг проводятся на относительно малых дистанциях. На этих дистанциях, как отмечает сама Бишоп (Bishop, 2006, 2007), животные еще не набирают оптимальную скорость, достаточную для равномерного планирования, при котором угол планирования минимизирован до оптимального значения. Соответственно, они используют более высокие углы атаки, чтобы увеличить подъемную силу на низкой скорости. Реально используемые углы атаки на больших дистанциях будут ниже, чем на малых (например, Pridmore, Hoffmann, 2014<sup>13</sup>). А если у планера и возникнет потребность махать, она скорее возникнет именно на больших дистанциях, когда задействованы все возможности летательного аппарата, и их все равно недостаточно, чтобы достичь удаленной цели.

---

<sup>13</sup> "During short (1–4m) glides ... large angles of attack (up to 50) .... During longer (>10 m) glides ... angles of attack between 36 and 45 were used."

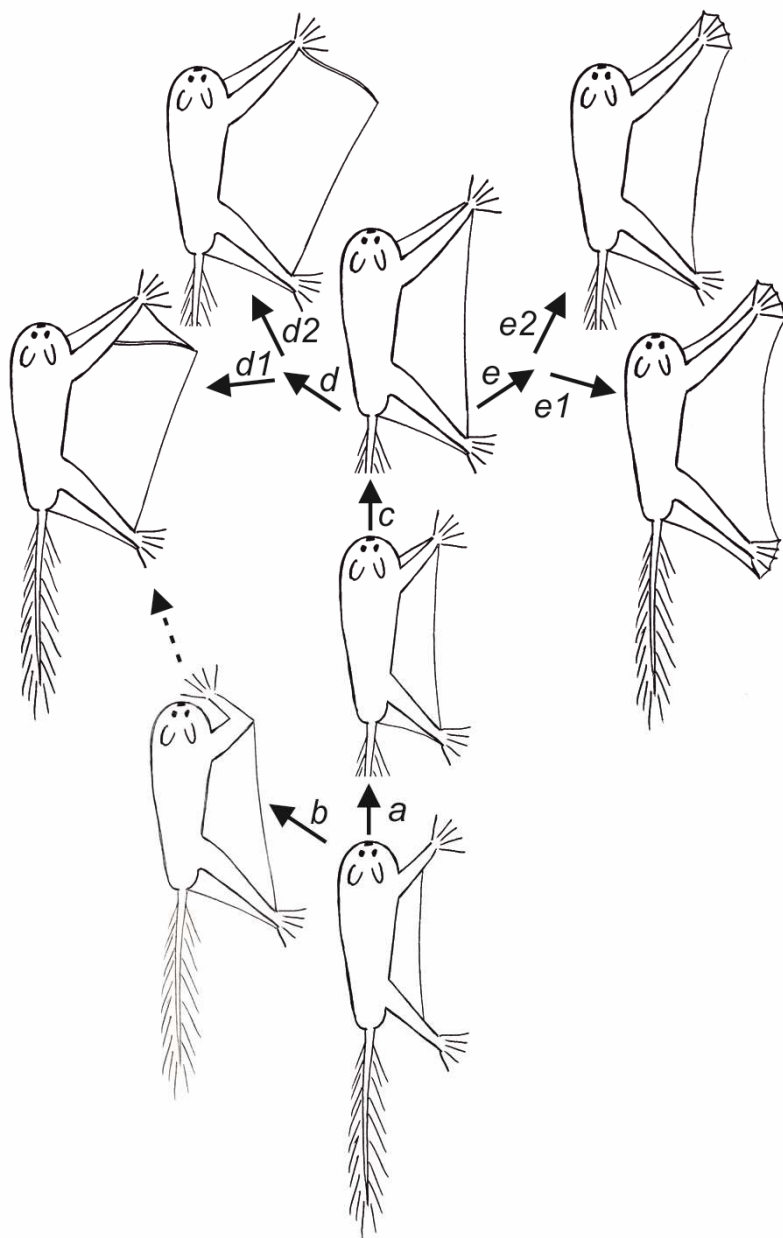


Рис 3. Схема возможных конструктивных преобразований для удлинения крыла у млекопитающих-планеров. Шаг *a* – разрастание боковой перепонки до основания кистей и стоп, *b* – разрастание перепонки до стоп и удлинение задней конечности, *c* – удлинение передних и задних конечностей по отношению к длине туловища, *d* – надстройка на передних конечностях (шпора), *d1* – шпора от локтевого сгиба, *d2* – шпора от кистевого сгиба, *e* – надстройка за счет охваченного межпальцевой перепонкой автоподия, *e1* – перепонка на кистях и стопах, *e2* – перепонка только на кистях.

Что касается удлинения крыла, которое было бы очень желательно в эволюции предков рукокрылых на этапе, предшествующем развитию взмахов (Bishop, 2008) – оно может достигаться несколькими путями (рис. 3). Во-первых, за счет увеличения размаха перепонки (как за счет дистального смещения края перепонки вдоль конечности, так и за счет удлинения конечности, рис. 3*a,b*), и укорочения туловища. У шерстокрыла<sup>14</sup> передняя конечность (плечо+предплечье) больше чем в 1,5 раза длиннее по отношению к позвоночнику (грудной, поясничный и крестцовый отделы), чем у летяг<sup>15</sup>, а задняя (бедро+голень) – в 1,3 раза длиннее. Однако нельзя бесконечно удлинять конечности и укорачивать тело. Дополнительно увеличить удлинение можно за счет изменения формы (асимметризации) летательного аппарата. Признаки этого процесса наблюдаются в разных группах планеров (рис. 3*c,d,e*). Например, у летяг за счет надставки в виде шпоры на

<sup>14</sup> Наши измерения, табл. 1.

<sup>15</sup> Thorington, Santana, 2007

передней конечности летательный аппарат становится несколько больше по размаху в передней части, чем в задней. Дальнейшее развитие такого решения вряд ли перспективно. Шпора не имеет полноценного мускульного аппарата для управления при взмахх (единственный обслуживающий ее мускул лишь помогает ей открыться, тогда как удержание шпоры в летном положении происходит преимущественно за счет натяжения связок под действием набегающего потока). А вот удлинение элементов кисти животного с летательным аппаратом как у шерстокрылов могло бы быть очень перспективным. Мускулатура лапы такого животного достаточно сильна, чтобы позиционировать пальцы под действием набегающего потока, есть возможность контролировать положение и площадь крыла. Другое дело, что для листовидного животного со смещенным назад центром тяжести нельзя слишком уменьшать несущую площадь задней части крыла в пользу передней, чтобы центр приложения аэродинамической силы не оказался слишком впереди от центра тяжести. У всеядных или насекомоядных зверьков с относительно легким пищеварительным трактом больше перспектив.

### **Почему машущие животные избегают планировать?**

Еще одно обстоятельство, на которое хочется обратить внимание в настоящей статье: и птицы, и тем более рукокрылые редко планируют. Это важный аргумент противников планирующей стадии не только у рукокрылых (например, Pirlot, 1977), но и у птиц (Dial. et al, 2008<sup>16</sup>). Он впечатляет даже тех, кто вовсе не спешит отказываться от теории происхождения машущего полета рукокрылых через планирование (Bishop, 2008), заставляя искать этому факту какие-то сторонние объяснения, например сопряжение эхолокационных сигналов с биением крыльев (например, Lancaster et al., 1995). Принято считать, что среди птиц планируют лишь самые специализированные формы (например, Dial. et al, 2008). На самом деле это, в первую очередь, касается не планирования, а парения, которое принципиально отличается от планирования в строгом смысле тем, что использует энергию воздушных потоков (теплого восходящего потока, ветрового градиента над морем). Использование этих источников лимитировано не конструкцией крыльев (их можно использовать и при менее специализированных крыльях, чем у орлов и альбатросов, просто не так эффективно), а, в первую очередь, ограниченностью условий, где такие потоки могут возникать, и, во-вторых, ограниченным кругом экологических специализаций, при которых использование таких источников оправдано. Мелкой растительноядной птице парить совершенно бессмысленно, ей не надо высматривать семена с "высоты птичьего полета". Такой способ перемещения пригоден только для крупных хищников. Что уж говорить о динамическом парении как у альбатросов. Эта ниша очень специфична, и, судя по количеству видов, ее использующих, не так уж вместительна.

Если говорить о планировании в узком смысле, то по ситуации его используют многие птицы; рукокрылые – реже. В основном это касается сочетания нескольких взмахов с набором высоты и последующим планированием с потерей высоты. При небольших углах планирования (а у птиц и рукокрылых они составляют всего около 4–5

---

<sup>16</sup> " ...gliding and soaring are essentially absent in the most basal avian clades (that is, Tinamiformes, Galloanserae) as well as in early ontogenetic stages of all birds: these forms flap their forelimbs. We propose gliding to be the derived condition within Aves because it is mostly confined to adult-sized individuals of non-basal taxa."



градусов), такие колебания не очень заметны. Экспериментальные исследования (Muijres et al., 2012) показали, что такой чередующийся полет энергетически выгоден для птиц с очень длинными крыльями. У обыкновенного стрижа *Apus apus* экономия энергии составила 15% по сравнению с машущим полетом, но у мексиканский длинноносого листоноса *Leptonycteris yerbabuena* такой полет не давал никакого энергетического выигрыша. Авторы связывают этот эффект с низким индуктивным сопротивлением длинных узких крыльев стрижа, что значительно повышает качество планирования, а также, предположительно, с повышенной инерцией таких длинных крыльев, что повышает затраты на взмах. У листоноса качество при планировании не выше, чем при машущем полете, и потери высоты при планировании не компенсируются экономией мышечных энергозатрат на "пропущенных" взмахом.

Понять, сколь для эффективного планирования (то есть для повышения аэродинамического качества) важно удлинение крыла, не сложно: аэродинамическое качество воробья – 4 (Withers, 1981), сокола лаггара – 10 (Tucker, Parrott, 1970), а альбатроса – 20 (Sachs, 2005), так что планировать на коротких крыльях просто энергетически не выгодно. Поэтому, как только в эволюции рукокрылых развилась способность махать, они неминуемо должны были отказаться от перемежающегося планирующе-машущего полета, как от более энергозатратного способа передвижения (а ведь они летали на еще более коротких, чем у современных листоносов, крыльях). Планирование используют лишь крупные рукокрылые, крыланы, причем довольно редко и преимущественно в тех ситуациях, когда им нужно плавно опуститься, а не лететь далеко. Впрочем, при наличии восходящих потоков воздуха, они используют даже парение (Norberg et al., 2000; Thomson et al. 2002).

Все это еще раз подводит нас к мысли, что, во-первых, аэродинамическое качество рецентных планеров довольно низкое, его есть куда улучшать (т.е. современные формы планеров вовсе не являются "вершинами совершенства" в плане аэродинамики), и при определенных морфологических предпосылках отбор такое улучшение должен подхватить, во-вторых, на пути совершенствования планирующего полета переход к активным взмахам выгоден и вполне ожидаем.

### **Как был устроен онихониктерис?**

Находка ископаемой летучей мыши *Onychonycteris finneyi* (Simmons et al., 2008) позволяет нам довольно сильно продвинуться в реконструкции полета предков современных рукокрылых. Хотя онихониктерис обладает уже вполне сформированными крыльями и в целом его облик довольно сходен с современными летучими мышами, ряд признаков позволяет нам проследить, что же лежало в основе полета на заре рукокрылых.

Особенно интересно сравнить пропорции онихониктериса с современными рукокрылыми. Хотя авторы находки отмечают у него очень малое удлинение крыла, всего 1,74<sup>17</sup>, это не так мало, ведь у современных рукокрылых этот показатель нередко бывает

---

<sup>17</sup> Индекс удлинения (aspect ratio index) у рукокрылых традиционно рассчитывается по формуле  $(R+D3)/D5$  (Findley et al., 1972), где R – длина предплечья, а D3 и D5 – суммарные длины всех элементов третьего и пятого лучей кисти соответственно. Такой расчет отличается от принятого в аэродинамике, где берется полный размах и делится на его среднюю хорду. Это позволяет работать с коллекционными экземплярами, у которых невозможно адекватно измерить параметры расправленного крыла.

ниже 2 (обычно 2–2,5). По нашим измерениям, минимальное значение у современных Rhinolophoidea составляет не более 1,78 (Панютина, 2008); среди рукокрылых есть группы, у представителей которых можно ожидать еще более низких значений индекса удлинения. Еще интереснее, за счет чего именно у онихониктериса такое малое удлинение крыла. Его плечо<sup>18</sup> по отношению к длине черепа составляет 1,55<sup>19</sup>, тогда как у измеренного нами крылана *Rousettus aegyptiacus* – всего 1,22. Для сравнения, у гималайского листоноса *Hipposideros armiger* – 1,66. Таким образом, относительная длина плеча этой летучей мыши укладывается в разброс современных рукокрылых. Длина предплечья по отношению к черепу у онихониктериса составляет 1,97, против 2,08 и 2,82 у крылана и листоноса, соответственно. Таким образом, предплечье лишь немножко не дотягивает до современных стандартов, хотя, чтобы уверенно об этом говорить, нужно измерить представителей хотя бы пары сотен рецентных видов с разными летными специализациями. А вот третий палец (включая пястный элемент), то есть "верхушка" крыла, еще существенно не дотягивает: 2,83 у онихониктериса против 3,47 и 4,05 у крылана и листоноса. Но, что самое интересное, пятый палец у онихониктериса имеет относительную длину 2,76, т.е. укладывается в размах разнообразия современных рукокрылых (у крылана 2,53, у листоноса 3,02). Получается, что крыло у онихониктериса уже по-современному широкое, но еще с недостаточно длинным хиропатагиумом, так как не дорос третий палец.

У онихониктериса имеется также прекрасно развитая ключица-распорка и расширенная для сочленения с ней рукоятка грудины. Лопатки, естественно, занимают фронтальное положение на спине, и это не следствие уплощения тела при захоронении. Характерный и близкий для обоих экземпляров угол наклона лопаток к позвоночнику говорит о том, что это прижизненное положение. Следовательно, плечевые суставы онихониктериса обращены вбок, что дает ему возможность свободно махать передними конечностями в поперечной плоскости.

Длина позвоночного столба у онихониктериса тоже уже вполне "рукокрыльная": шейный отдел по отношению к черепу у него составляет 0,49<sup>20</sup>, у крылана – 0,45, у листоноса – 0,42; суммарная длина грудного и поясничного отделов у онихониктериса – 1,41, тогда как у крылана – 1,46, а у листоноса – 1,40.

В целом обращает на себя внимание, что все метрические характеристики проксимальных отделов летательного аппарата онихониктериса укладываются в разброс разнообразия современных рукокрылых. То же касается и конфигурации грудной клетки, грудины, лопаток и, главное, ключицы. Ведь полет без ключиц у рукокрылых так же невозможен, как у птиц без коракоидов (см. Panyutina et al., 2015, Глава "Функциональный анализ локомоторного аппарата рукокрылых"). А вот дистальные отделы крыла существенно отстают в росте в длину и демонстрируют архаичные признаки, такие как когти на всех пальцах.

---

<sup>18</sup> Длина плеча в традиционную формулу расчета индекса удлинения у рукокрылых не входит, чтобы компенсировать угол локтевого сгиба. Однако в реальности длина плеча не может не сказываться на фактическом удлинении крыла в сторону больших величин, чем оценка по используемой формуле.

<sup>19</sup> Мы принимаем за размерный показатель именно длину черепа, поскольку все остальные отделы скелета при специализации к полету претерпевают существенные изменения пропорций, так что сравнивать относительные размеры летающих и нелетающих млекопитающих по другим костям некорректно.

<sup>20</sup> Наши измерения по материалам Simmons et al., 2008.

Онихониктерис служит веским доказательством того, что эволюция крыла шла от проксимальных отделов к дистальным, что и не могло быть иначе в рамках требований плавности эволюционных переходов, адаптивности всех стадий и морфологического обеспечения работы машущего крыла.

### **Как передвигался онихониктерис?**

Авторы находки предполагают, что онихониктерис в полете сочетал взмахи крыла с планированием. Однако его морфология указывает на иное. Как было показано ранее, планировать энергетически выгоднее, чем махать (если способность махать уже имеется), лишь на крыльях с хорошим аэродинамическим качеством, так что, если животное освоило машущий полет настолько, что его грудным мышцам не нужен отдых между взмахами, планирование вряд ли будет использоваться, по крайней мере, регулярно.

Что же позволяет нам утверждать, что онихониктерис уже научился полноценно махать? На это, как ни парадоксально на первый взгляд, указывают пропорции его когтей на крыле! Если относительная<sup>21</sup> длина когтей на первых двух пальцах кисти 0,11, то на следующих пальцах 0,7, 0,5 и 0,3, соответственно. Это четко указывает на то, что начался процесс редукции когтей латеральных пальцев кисти. Когти задних конечностей одинаковые на всех пальцах. Для сравнения, у шерстокрыла когти передней лапы имеют примерно те же относительные размеры, что на первом пальце онихониктериса – 0,11–0,13, причем самый длинный коготь находится на среднем пальце (0,13), а самый короткий – на первом (0,11).

Тенденция к редукции когтей кисти четко указывает на то, что онихониктерис уже отказался от перемещения по стволам при помощи когтей, а, значит, он не мог никак иначе набрать высоту, кроме как при помощи машущего полета. Медленное вползание наподобие того, как передвигаются современные рукокрылые, нельзя рассматривать всерьез как эффективный способ подъема после планирования. Такой способ слишком медленный, чтобы на него полагаться как на основной для подъема и при этом не пасть жертвой хищника или просто не погибнуть от голода, не успев добраться до корма. Так что можно с уверенностью заключить, что онихониктерис уже полноценно летал, а поскольку его летательный аппарат был еще очень несовершенен, он сэкономил энергозатраты на передвижение самым простым способом – махал достаточно часто, чтобы не терять высоту в полете, а планирования должен был избегать. Напомним: при малом удлинении крыла планирование происходит недостаточно полого, и потеря высоты не окупается экономией на взмахх. Таким крылом дешевле лишний раз махнуть, чтобы не терять высоту.

Можно задаться вопросом, почему при таком количестве групп планирующих млекопитающих полет произошел лишь однажды (например, Adams, Shaw, 2013<sup>22</sup>). Мы не можем быть полностью уверены в том, что млекопитающие не предпринимали других попыток, но даже если это и так, ответ на вопрос достаточно прост: процесс требует

---

<sup>21</sup> За относительную длину в данной работе мы всегда принимаем отношение параметра к длине черепа, если не указано иное.

<sup>22</sup> "However, an equally valid argument would suggest that the existence of mammalian gliders from at least nine independent origins ... would have likely given rise to more than a single origin of flight if gliding was an inherent intermediate state."

весьма серьезных перестроек локомоторного аппарата, и только их сочетание обеспечивает успешное прохождение каждого следующего этапа развития новой специализации. И рукокрылые успели первыми пройти весь путь. Если новая ниша свободна от конкурентов, или в ней понижен пресс хищников, то эти факторы будут помогать, т.е. стимулировать развитие адаптаций для освоения такой ниши. Если же ниша заполнена, пробраться в нее значительно труднее, поскольку адаптации новых претендентов находятся на самой начальной стадии, но противостоять должны уже сформированным адаптациям имеющихся обитателей ниши. В период становления машущего полета рукокрылых, ниша ночных летающих позвоночных была практически свободна. Очень вероятно, что в то время количество видов ночных птиц было еще меньше, чем обитающих на Земле сегодня. Так что пресс хищников и пищевых конкурентов был сведен к минимуму (те, кто мог ловить рукокрылых на субстрате не в счет, так как они не меньше угрожали и их нелетающим родственникам). В таких условиях, научившись летать, рукокрылые очень быстро освоили весь спектр возможных ресурсов, и особенно ловлю насекомых, так как именно за этот ресурс им совершенно не приходилось конкурировать ни с какими дневными позвоночными. Впоследствии планеры имели значительно меньше шансов перейти в высшую категорию летунов. Ниша была не просто занята, а захвачена группой, которая сумела выработать широкий набор трофических адаптаций и распространиться почти всесветно. Так что планер с малоамплитудными прото-взмахами коротких крыльев с низким аэродинамическим качеством имел очень мало шансов закрепиться в такой конкурентной среде. Скорее всего, он стал бы легкой добычей хищных представителей отряда рукокрылых, которых по сей день достаточно много, особенно в тропических лесах.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Подготовка данной статьи была бы невозможна без разностороннего участия коллег. А.Н. Формозов и Е.Г. Потапова вынудили автора начать писать эту статью. Без Е.Л. Яхонтова никогда бы не удалось собрать всю ту литературу, которая в ней критикуется. О.Р. Емельянова помогла сделать ряд необходимых промеров в тот самый момент, когда они были особенно необходимы автору для построения рассуждений. А.Н. Кузнецов поддержал многие, высказанные в настоящей работе идеи, чем вдохновил автора изложить их на бумаге. Автор также очень благодарен А.А. Белайчуку за консультации в области аэродинамики.

Работа выполнена в рамках проекта, поддержанного РФФИ (грант 17-04-00954).

## ЛИТЕРАТУРА

- Александр Р.*, 1970. Биомеханика. М.: Мир. 341 с.
- Дарвин Ч.*, 1991. Происхождение видов путем естественного отбора. Пер. с англ. СПб.: Наука. 539 с.
- Ковалева И.М.*, 2013. Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) в связи с эволюцией отряда // Вестник зоологии. Отдельный выпуск. № 27. С. 1–88.
- Ковалева И.М.*, 2014. Ключевые морфофункциональные преобразования в эволюции рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) // Онтогенез. Т. 45. № 6. С. 392–405.
- Ковтун М.Ф.*, 1979. К вопросу о возникновении межпальцевой перепонки в филогенезе рукокрылых (Chiroptera) // Вестник зоологии. № 6. С. 74–77.
- Ковтун М.Ф.*, 1984. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Ковтун М.Ф.*, 1988. О происхождении полета рукокрылых // Рукокрылые (морфология, экология, эхолокация, паразиты, охрана). Отв. ред. Ковтун М.Ф. Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН СССР. Киев: Наукова думка. С. 5–12.
- Ковтун М.Ф.*, 1990. Проблемы эволюции рукокрылых // Вестник зоологии. № 3. С. 3–12.
- Ковтун М.Ф.*, 2017. О происхождении полета у рукокрылых (Chiroptera): предшествовало ли планирование активному полету? // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 537–546.
- Кокшайский Н.В.*, 1974. Очерк биологической аэро-и гидродинамики: полет и плавание животных. М.: Наука. 256 с.
- Кузнецов А.Н.*, 2018. К вопросу о возможных направлениях дальнейшего развития исследовательской программы Ф. Я. Дзержинского по челюстному аппарату птиц // Зоологический журнал. Этот номер.
- Лойцянский Л.Г.*, 2003. Механика жидкости и газа. М.: Дрофа. 840 с.
- Панютин К.К.*, 1980. Происхождение полета рукокрылых // Рукокрылые. Отв. ред. Кузякин А.П., Панютин К.К. М.: Наука. С. 276–286.
- Панютин А.А.*, 2008. Пропорции скелета летательного аппарата подковоносообразных летучих мышей (Chiroptera, Rhinolophoidea) с различными стратегиями кормодобывания // Зоологический журнал. Т. 87. № 11. С. 1361–1374.
- Adams R.A., Shaw J.B.*, 2013. Time's arrow in the evolutionary development of bat flight // Bat Evolution, Ecology and Conservation. Adams R.A., Pedersen S.C. (Eds.). New-York: Springer. P. 21–46.
- Adams R.A., Snodde E.R., Shaw J.B.*, 2012. Flapping tail membrane in bats produces potentially important thrust during horizontal takeoffs and very slow flight. // PLoS ONE. V. 7. № 2. e32074. DOI: 10.1371/journal.pone.0032074
- Ahluwalia S.K., Negi V., Anand N., Goyal V., Singh R.K.*, 2017. CFD Analysis on Different Shapes of winglet at Low Subsonic Flow // International Journal of Advance Research and Innovation. V. 5. № 4. P. 446–451.
- Aplin K.P.*, 2015. Family Acrobatidae // Handbook of the Mammals of the World. V. 5. Monotremes and Marsupials. Wilson D.E., Mittermeier R.A. (Eds.). Barcelona: Lynx Edicions. P. 574–591.
- Bancroft B.J.*, 1973. Embryology of *Schoinobates volans* (Kerr)(Marsupialia: Petauridae) // Australian Journal of Zoology. V. 21. № 1. P. 33–52.

- Bishop K.L., 2006. The relationship between 3-D kinematics and gliding performance in the southern flying squirrel, *Glaucomys volans* // Journal of Experimental Biology. V. 209. № 4. P. 689–701.
- Bishop K.L., 2007. Aerodynamic force generation, performance, and control of body orientation during gliding in sugar gliders (*Petaurus breviceps*) // Journal of Experimental Biology. V. 210. № 15. P. 2593–2606.
- Bishop K.L., 2008. The evolution of flight in bats: narrowing the field of plausible hypotheses // The Quarterly Review of Biology. V. 83. № 2. P. 153–169.
- Caple G., Balda R.P., Willis W.R., 1983. The physics of leaping animals and the evolution of preflight // The American Naturalist. V. 121. № 4. P. 455–476.
- Cooper L.N., Cretekos C.J., Sears K.E., 2012. The evolution and development of mammalian flight // Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology. V. 1. № 5. P. 773–779.
- Cretekos C.J., Weatherbee S.D., Chen C.H., Badwaik N.K., Niswander L., et al., 2005. Embryonic staging systems for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancy in captivebred animals // Developmental Dynamics. V. 233. № 3. P. 721–738.
- Dial K.P., Vaughan T.A., 1987. Opportunistic predation on alate termites in Kenya // Biotropica. V.19. № 2. P. 185–187.
- Emerson S.B., Koehl M.A.R., 1990. The interaction of behavioral and morphological change in the evolution of a novel locomotor type: "flying" frogs // Evolution. V. 44. № 8. P. 1931–1946.
- Fenton M.B., Audet D., Obrist M.K., Rydell J., 1995. Signal strength, timing, and self-deafening: the evolution of echolocation in bats // Paleobiology. V. 21. № 2. P. 229–242.
- Findley J., Studier H., Wilson D., 1972. Morphologic properties of bat wings // Journal of Mammalogy. V. 53. № 3. P. 429–444.
- Foley N.M., Springer M.S., Teeling E.C., 2016. Mammal madness: is the mammal tree of life not yet resolved? // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 371. № 20150140. DOI: 10.1098/rstb.2015.0140
- Giannini N.P., 2012. Toward an integrative theory on the origin of bat flight // Evolutionary history of bats. Gunnell G.F., Simmons N.B. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. P. 353–384.
- Giannini N.P., Goswami A., Sánchez-Villagra M.R., 2006. Development of the integumentary structures in *Rousettus amplexicaudatus* (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) during late embryonic and fetal stages // Journal of Mammalogy. V. 87. № 5. P. 993–1001.
- Gunnell G.F., Simmons N.B., 2005. Fossil evidence and the origin of bats // Journal of Mammalian Evolution. V. 12. № 1-2. P. 209–246.
- Jackson S.M., Schouten P., 2012. Gliding Mammals of the World. Collingwood: CSIRO Publishing. 232 p.
- Jackson S.M., Thorington R.W. Jr., 2012. Gliding mammals: taxonomy of living and extinct species // Smithsonian Contributions to Zoology. V. 638. P. 1–117.
- Jepsen G.L., 1970. Bat origins and evolution // Biology of bats. Wimsatt W.A. (Ed.). New-York–London: Academic Press. V. 1. P. 1–64.
- Kaplan M., 2011. Ancient bats got in a flap over food. Nature News [web resource]. Access: <https://www.nature.com/news/ancient-bats-got-in-a-flap-over-food-1.9304>. Update: 08.11.2011.
- Lancaster W. C., Henson O. W., Keating A. W., 1995. Respiratory muscle activity in relation to vocalization in flying bats // Journal of Experimental Biology. V. 198. №. 1. P. 175-191.

- Long C.A., Zhang G.P., George T.F., Long C.F., 2003. Physical theory, origin of flight, and a synthesis proposed for birds // *Journal of Theoretical Biology*. V. 224. № 1. P. 9–26.
- Lorda-Diez C.I., Montero J.A., García-Porrero J.A., Hurlé J.M., 2015. Interdigital tissue regression in the developing limb of vertebrates // *International Journal of Developmental Biology*. V. 59. № 1-3. P. 55–62.
- McCay M.G., 2001. Aerodynamic stability and maneuverability of the gliding frog *Polypedates dennysi* // *Journal of Experimental Biology*. V. 204. № 16. P. 2817–2826.
- Moody P.A., 1962. *Introduction to Evolution*. 2nd ed. New-York: Harper. 553 p.
- Morse D.H., 1971. The insectivorous bird as an adaptive strategy // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 2. P. 177–200.
- Muijres F.T., Johansson L.C., Bowlin M.S., Winter Y., Hedenström A., 2012. Comparing Aerodynamic Efficiency in Birds and Bats Suggests Better Flight Performance in Birds // *PLoS ONE*. V. 7. № 5. e37335. DOI: 10.1371/journal.pone.0037335
- Norberg U.M., 1985. Evolution of vertebrate flight: an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight // *The American Naturalist*. V. 126. № 3. P. 303–327.
- Norberg U.M., Brooke A.P., Trewhella W.J., 2000. Soaring and non-soaring bats of the family Pteropodidae (flying foxes, *Pteropus spp.*): wing morphology and flight performance // *Journal of Experimental Biology*. V. 203. № 3. P. 651–664.
- Nowak R.M., 1999. *Walker's Primates of the World*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 232 p.
- Nowak R.M., 2005. *Walker's Marsupials of the World*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 226 p.
- Olson S.L., Alvarenga H.M.F., 2006. An extraordinary feeding assemblage of birds at a termite swarm in the Serra da Mantiqueira, São Paulo, Brazil // *Revista Brasileira de Ornitologia*. V. 14. № 3. P. 297–299.
- Padian K., 1982. Running, leaping, lifting off // *The Sciences*. V. 22. № 5. P. 10–15.
- Padian K., 2011. Phylogenetic distribution of ecological traits in the origin of bats // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 31. Suppl. 2. P. 170.
- Panyutina A.A., Korzun L.P., Kuznetsov A.N., 2015. *Flight of Mammals: From Terrestrial Limbs to Wings*. Cham: Springer. 303 p.
- Pirlot P., 1977. Wing design and the origin of bats // *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Hecht M.K., Goody P.C., Hecht B.M. (Eds.). New-York: Plenum Press. P. 375–421.
- Pridmore P.A., Hoffmann P.H., 2014. The aerodynamic performance of the feathertail glider, *Acrobates pygmaeus* (Marsupialia: Acrobatidae) // *Australian journal of zoology*. V. 62. № 1. P. 80–99.
- Romer A.S., 1959. *The Vertebrate Story*. Chicago: University of Chicago Press. 437 p.
- Sachs G., 2005. Minimum shear wind strength required for dynamic soaring of albatrosses // *Ibis*. V. 147. № 1. P. 1–10.
- Sears K.E., Behringer R.R., Rasweiler J.J., Niswander L.A., 2006. Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, V. 103. № 17. P. 6581–6586.
- Sherry T.W., 2016. Avian food and foraging // *Handbook of Bird Biology*. Lovette I.J., Fitzpatrick J.W. (Eds.). Chichester: John Wiley & Sons. P. 265–310.
- Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J., Gunnell G.F., 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // *Nature*. V. 451. № 7180. P. 818–821.

- Smith D.J., 1977. Comments on flight and the evolution of bats // Major Patterns in Vertebrate Evolution. Hecht M.K., Goody P.C., Hecht B.M. (Eds.). New-York: Plenum Press. P. 427–437.
- Speakman J.R., 1999. The evolution of flight and echolocation in pre-bats: an evaluation of the energetics of reach hunting // Acta Chiropterologica. V. 1. № 1. P. 3–15.
- Springer M.S., Emerling C.A., Meredith R.W., Janečka J.E., Eizirik E., Murphy W.J., 2017. Waking the undead: implications of a soft explosive model for the timing of placental mammal diversification // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 106. P. 86–102.
- Tarver J.E., dos Reis M., Mirarab S., Moran R.J., Parker S., et al., 2016. The interrelationships of placental mammals and the limits of phylogenetic inference // Genome Biology and Evolution. V. 8. № 2. P. 330–344.
- Thacher J.K., 1877. Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. V. 3. P. 281–308.
- Thewissen J.G.M., Babcock S.K., 1991. Distinctive cranial and cervical innervation of wing muscles: new evidence for bat monophyly // Science. V. 251. № 4996. P. 934–936.
- Thewissen J.G.M., Babcock S.K., 1993. Implications of propatagial muscles of flying and gliding mammals for archontan systematics // Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective. MacPhee R.D.E. (Ed.). New-York: Plenum Press. P. 91–109.
- Thomson S.C., Brooke A.P., Speakman J.R., 2002. Soaring behaviour in the Samoan flying fox (*Pteropus samoensis*) // Journal of Zoology. V. 256. № 1. P. 55–62.
- Thorington R.W. Jr., Santana E.M., 2007. How to make a flying squirrel: *Glaucomys* anatomy in phylogenetic perspective // Journal of Mammalogy. V. 88. № 4. P. 882–896.
- Tickle C., 2002. Vertebrate limb development and possible clues to diversity in limb form // Journal of Morphology. V. 252. № 1. P. 29–37.
- Tokita M., Abe T., Suzuki K., 2012. The developmental basis of bat wing muscle // Nature Communications. V. 3. № 1302. DOI: 10.1038/ncomms2298
- Tucker V.A., Parrott G.C., 1970. Aerodynamics of gliding flight in a falcon and other birds // Journal of Experimental Biology. V. 52. № 2. P. 345–367.
- Weatherbee S.D., Behringer R.R., Rasweiler J.J., Niswander L.A., 2006. Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 103. № 41. P. 15103–15107.
- Withers P.C., 1981. An aerodynamic analysis of bird wings as fixed aerofoils // Journal of Experimental Biology. V. 90. № 1. P. 143–162.
- Yu W., Wu Y., Yang G., 2014. Early diversification trend and Asian origin for extant bat lineages // Journal of Evolutionary Biology. V. 27. № 10. P. 2204–2218.



Таблица 1. Собственные морфометрические данные и расчетные величины, использованные в работе

	<i>Galeopterus variegatus</i>	<i>Onychonycteris finneyi</i>	<i>Rousettus aegyptiacus</i>	<i>Hipposideros armiger</i>
	ЗММУ, б/н, экспозиция	Simmons et al., 2008, усреднено по 2 экз.	ЗММУ, s-180590	ЗММУ, s-167563
Skull, мм	<b>72.0</b>	<b>23.2</b>	<b>43.2</b>	<b>31.8</b>
Femur / Skull	1.73	1.14	0.64	1.13
Femur / (Thoracal+Lumbar +Sacral vertebrae)	0.57			
Tibia / Skull	1.80	1.08	0.88	1.23
Tibia / (Thoracal+Lumbar +Sacral vertebrae)	0.59			
Humerus / Skull	1.43	1.55	1.22	1.62
Humerus / (Thoracal+Lumbar +Sacral vertebrae)	0.47			
Radius / Skull	2.13	1.97	2.08	2.82
Radius / (Thoracal+Lumbar +Sacral vertebrae)	0.70			
Digit III / Skull	1.06	2.83	3.47	4.05
Digit V / Skull	1.12	2.76	2.53	3.02
Когти кисти				
Ungual phalanx D I / Skull	0.11	0.11		
Ungual phalanx D II / Skull	0.12	0.11		
Ungual phalanx D III / Skull	0.13	0.07		
Ungual phalanx D IV / Skull	0.12	0.05		
Ungual phalanx D V / Skull	0.12	0.03		
Cervical vertebrae / Skull	0.90	0.49*	0.45	0.42
(Thoracal+Lumbar vertebrae) / Skull	2.37	1.41*	1.46	1.40

\* Измерено нами по изображениям скелета ROM 55055 (Simmons et al., 2008)

Skull – длина черепа, Femur – длина бедра, Tibia– длина голени, Humerus – длина плеча, Radius – длина предплечья, Digit III, V – суммарная длина метакарпалии и всех фаланг III и V пальцев, соответственно, Ungual phalanx – длина когтевой фаланги, Cervical, Thoracal, Lumbar, Sacral vertebrae – суммарные длины всех позвонков шейного, грудного, поясничного и крестцового отделов, соответственно.