

УДК 599.42:591.471.33

И. М. Ковалева

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИИ ГРУДНОЙ КЛЕТКИ РУКОКРЫЛЫХ

Грудная клетка имеется только у позвоночных животных, прошедших в своей эволюции стадию четвероногой локомоции. Ее скелет состоит из тел грудных позвонков, ребер и грудной кости. Позвонки и ребра унаследованы от первичноводных позвоночных, а грудная кость сформировалась в процессе становления квадрупедной локомоции как связующее звено между конечностями и туловищем. Кроме того, она превратила грудной отдел осевого скелета в полость, изолировав от внешних воздействий находящиеся в ней легкие и сердце.

Таким образом, будучи компонентом респираторного и локомоторного аппаратов, грудная клетка испытывала влияние эволюционной перестройки обоих аппаратов. Особенно сильное влияние оказала смена локомоции: возврат к водному образу жизни (китообразные, сиреновые, ластоногие) или освоение полета (птицы, рукокрылые).

Грудную клетку изучали многие исследователи: Астанин (1958); Джакашев (1949), Мухамедгалиев (1949), Блехман (1949, 1956), Кашулин, Бутуев (1975), Домбровский (1929), Максименко (1949), Берггрин (1958), Посуныко (1978) и др. Однако описание и анализ этой структуры у рукокрылых еще далеки от полноты. Наибольшей полнотой отличаются работы Miller (1907), Vaughan (1970) и Ковтуна (1978, 1984), но и они не проводили морфометрического анализа грудной клетки рукокрылых.

Мы изучаем грудную клетку рукокрылых (главным образом методом морфометрии) с целью выяснения особенностей ее строения, связанных с активным полетом. Мы сопоставили грудную клетку представителей обыкновенных летучих мышей (*Nyctalus noctula* и *Vespertilio serotinus*) и подковоносов (*Rhinolophus ferrumequinum* и *Rhinolophus boucharicus*).

Отпрепарированные скелеты грудной клетки хранятся в 5 %-ном растворе формалина, не меняя формы и размеров. Измерения проводились штангенциркулем. Для сопоставимости результаты усреднялись по каждому измерению.

У представителей Rhinolophidae форма грудной клетки приближается к цилиндрической (рис. 1, а), и индекс отношения ширины каудальной апертуры к ее высоте равен 1,1 у большого подковоноса и 0,9 — у бухарского подковоноса. Грудной отдел позвоночника составляет у названных видов 65 % и 68 % общей длины грудно-поясничного отдела. Длина грудной кости — в среднем 58 и 54 % длины грудного отдела позвоночника. В силу этого каудальный вход в грудную клетку скошен от позвоночного столба вперед и вниз, что увеличивает площадь прикрепляющейся к ребрам диафрагмы, а значит — величину ее присасывающей поверхности. Для грудной кости подковоносовых летучих мышей характерно значительное развитие ее рукоятки, слияние последней с реберными хрящами I и II пар ребер и образование целостного вентрального полукольца входа в грудную полость (рис. 2, а). Латеральные отростки, являющиеся, очевидно, производными реберных хрящей I пары ребер, нависая над вентральными концами I и II пар ребер, создают дополнительные площади для прикрепления мышц. У подковоносов киль незначительно выступает над вентральной поверхностью рукоятки, тело грудной кости кия не имеет. Индекс отношения длины рукоятки к общей длине грудной кости — 0,38, а индекс отношения длины тела грудины к общей ее длине — 0,34, т. е. рукоятка длиннее тела. Индекс отношения высоты тела грудины к ее длине составляет 0,33.

Грудная клетка у гладконосых летучих мышей (Vespertilionidae) сжата дорсовентрально (рис. 1, б), индекс отношения ширины каудальной апертуры к ее высоте равен 1,25 у рыжей вечерницы и 2,0 у позднего кожана. Плоскость каудальной апертуры почти перпендикулярна к оси позвоночного столба, что подтверждается равенством длин грудного отдела позвоночника и вентральной длины грудной клетки (соответственно 62 и 60 % длины груднопоясничного отдела у рыжей вечерницы

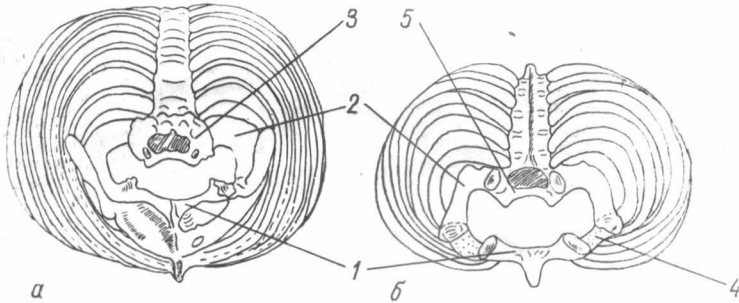


Рис. 1. Грудная клетка Rhinolophidae (а) и Vespertilionidae (б), вид сверху на краинальную апертуру:

1 — рукоятка грудины; 2 — I ребро; 3 — VII шейный и I грудной позвонки; 4 — хрящевой участок I ребра; 5 — I грудной позвонок.

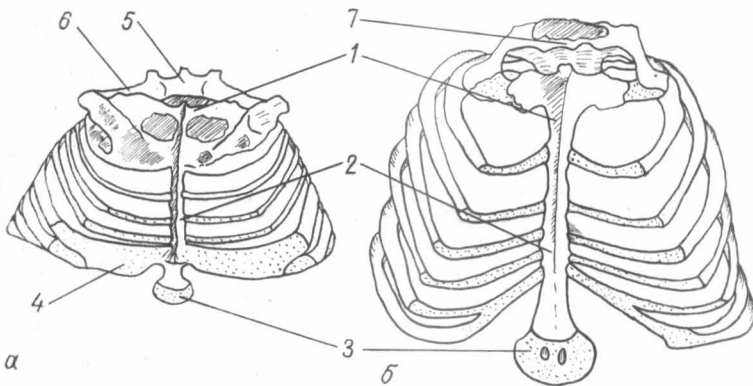


Рис. 2. Грудная клетка Rhinolophidae (а) и Vespertilionidae (б), вид с вентральной стороны:

1—3 — рукоятка, тело, мечевидный отросток грудины; 4 — хрящевая пластинка VI и VII ребер; 5 — I грудной и VII шейный позвонки; 6 — I ребро; 7 — I грудной позвонок.

и 50 и 54 % у позднего кожана). Длины грудного и поясничного отделов позвоночника у позднего кожана равные (50 %), а у рыжей вечерницы грудной отдел составляет 60 % длины груднопоясничного отдела. Ширина рукоятки грудины не превышает ее длины (рис. 2, б), на вентральной стороне рукоятки имеется высокий киль. Тело грудины не имеет кыля.

Высота меньше таковой подковоносов, что показывает индекс отношения высоты тела грудины к его длине — 0,19. В отличие от предыдущего семейства длина рукоятки грудины меньше длины тела грудины (индекс отношения длины рукоятки к общей длине грудной кости равен 0,26, а индекс отношения длины тела грудины к общей длине грудной кости — 0,36).

И характер соединения ребер с позвоночником у двух семейств различный: у *Rhinolophidae* — прочное причленение ребер к позвонкам, а I и II пара ребер даже сливаются с седьмым шейным и первым грудным позвонками; слабо выражены реберные бугорки и головки на всех ребрах, что указывает на их малую подвижность. Грудные позвонки прочно присоединены друг к другу и практически трудно отделимы. Наблюдается полное слияние последнего (седьмого) шейного и первого грудного позвонков. Таким образом, костные участки I пары ребер, сли-



Рис. 3. Дорсальное полукольцо (а) и пекторальное кольцо (б) у большого подковоноса, вентрально:

1 — I пара ребер; 2 — VII шейный позвонок, I грудной позвонок; 3 — рукоятка грудины.

ваясь с первым грудным и седьмым шейным позвонками, образуют дорсальное полукольцо передней апертуры (рис. 3, а), которое вместе с вентральным создают монолитное пекторальное кольцо (Vaughan, 1970) (рис. 3, б), обеспечивающее повышенную прочность грудной клетки.

У представителей семейства *Vespertilionidae* ребра имеют хорошо развитые реберные бугорки и головки, подвижно соединены и с грудной костью и с грудными позвонками; последние также подвижно соединены друг с другом.

У подковоносов межреберные промежутки очень узкие, отношение ширины ребра к ширине межреберного промежутка составляет 0,7 у большого подковоноса и 0,5 у бухарского. Эти промежутки уменьшаются до VII—VIII ребер, а затем незначительно увеличиваются в области IX—XII ребер. Ребра подковоносов настолько уплощены, что возможна их гибкость. Необходимо отметить, что лишь III—V ребра имеют самостоятельное подвижное соединение с грудиной; хрящи VI—VII ребер слились в единую хрящевую пластинку, которой соединяются с грудиной.

У гладконосых летучих мышей межреберные промежутки широкие: у рыжей вечерницы отношение ширины ребра к ширине межреберного промежутка в среднем составляет 1,9; у позднего кожана — 1,1; причем наблюдается их увеличение с I по V и с IX по XI ребро.

Об эластичности ребер можно судить по реберно-хрящевому коэффициенту (РХК) — соотношению между длиной костных и хрящевых участков ребер. У ребер, обладающих большей подвижностью, он ниже (относительно длиннее хрящевые участки). РХК показывает, что у гладконосых летучих мышей все стернальные, как и астернальные ребра эластичны (РХК колеблется в пределах 1,5—4,0); у подковоносов подвижность ребер весьма ограничена (РХК равен 2,0—6,3), что показано на рис. 4, а.

Кривизна ребер, определяемая как отношение длины ребра, измеренной по его кривизне, к хорде (расстояние по прямой между крайними его точками), также показатель их подвижности и прочности: при ее увеличении возрастает подвижность и уменьшается жесткость грудной клетки в целом. Общей тенденцией грудной клетки всех рукокрылых является рост кривизны их ребер с I по V, а затем снижение — до последнего ребра. Однако индекс кривизны (К) свидетельствует о большей

искривленности ребер гладконосых (в среднем 2,2—2,3) в сравнении с подковоносами (в среднем 1,8—1,9) (рис. 4, б).

В результате проведенного остеометрического анализа грудной клетки представителей двух семейств рукокрылых выявлены следующие различия: грудная клетка подковоносов обладает повышенной прочностью, определяемой ее формой (сечение близкое к кругу), прочным соединением ребер с позвонками и грудной костью, сближенностью ребер друг с другом, их плавной изогнутостью, большой шириной и дли-

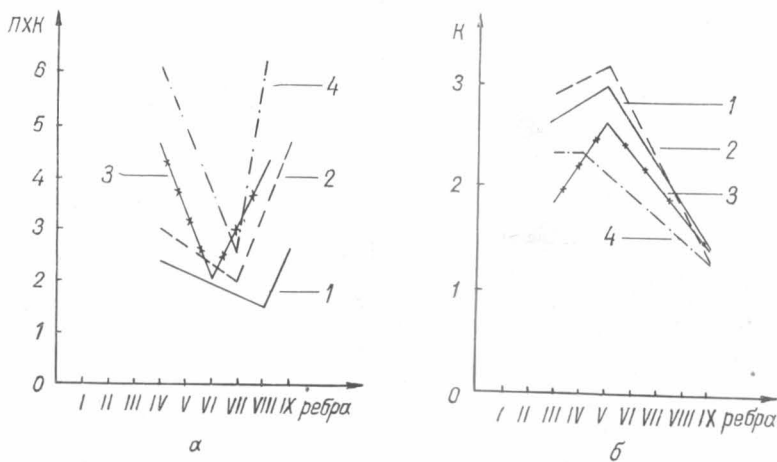


Рис. 4. Изменение реберно-хрящевого коэффициента (а) и кривизны (б) ребер у рукокрылых:

1 — рыжая вечерница; 2 — поздний кожан; 3 — большой подковонос; 4 — бухарский подковонос.

ной; массивностью рукоятки грудины, укороченностью тела грудины и грудной кости в целом. Грудная клетка почти лишена возможности совершать респираторное движение. Вентрокраниальная скошенность каудальной апертуры обеспечивает увеличение присасывающей поверхности диафрагмы. Отсюда можно сделать предположение, что уменьшение респираторной функции скелета грудной клетки компенсируется усилением респираторной функции диафрагмы и брюшных мышц, благодаря чему у данного семейства возможен преимущественно брюшной тип дыхания.

Для представителей семейства *Vespertilionidae* характерна дорсовентральная сжатость грудной клетки, подвижное соединение сильно изогнутых ребер с позвоночником длинной и узкой грудной костью, широкие межреберные промежутки. Таким образом, можно с уверенностью говорить о наличии и стернокостального (грудного), и костодиафрагмального (брюшного) типов дыхания у исследованных представителей данного семейства.

**Астанин Л. П.** Органы млекопитающих и их работа.— М.: Сов. наука, 1958.— 252 с.

**Берггрин А. П.** Среда и респираторная моторика млекопитающих: Тез. докл. VI Всесоюз. съезда АГЭ.— Харьков, 1958.— С. 201—202.

**Блехман М. И.** К морфологии грудной клетки домашних и некоторых диких млекопитающих // Тр. Алма-Атин. вет.-зоотехн. ин-та.— 1949.— 6.— С. 334—342.

**Джакашев Ш. М.** Морфология области позвоночно-реберных соединений сельскохозяйственных животных в связи с типами дыхания // Там же.— С. 120—140.

**Кашулин А. М., Бутуев Г. Т.** Зависимость прочностных свойств грудной клетки от ее формы // Современ. вопр. судебной мед. и эксперт. практики.— Ижевск, 1975.— Вып. 3.— С. 50—52.

**Ковтун М. Ф.** Аппарат локомоции рукокрылых.— Киев: Наук. думка, 1978.— 230 с.

**Ковтун М. Ф.** Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых.— Киев: Наук. думка, 1984.— 304 с.

- Максименко А. Ф. Тектоника и динамика реберного типа дыхания млекопитающих // Тр. Алма-Атин. вет.-зоотехн. ин-та.— 1949.— 6.— С. 175—185.
- Мухамедгалиев М. Ф. Биоморфология дыхательной системы млекопитающих // Там же.— С. 87—119.
- Посунько Л. Л. К характеристике грудных клеток животных // Вестн. АН КазССР.— 1978.— № 6.— С. 74—76.
- Dombrowski B. Zur Biomorphologie des Atmungsapparates der Säugetiere // Z. Anat. Entowickl.— 1929.— 89.— S. 310—327.
- Miller G. S. The families and genera of bats // Bull. U.S. nat. Mus.— 1907.— 57.— 282 p.
- Vaughan T. A. The skeletal system // Wimsatt W. Biology of Bats.— New York: Acad. Press.— 1970.— Vol. 1.— P. 97—138.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР

Получено 10.10.85

УДК 591.3:591.471.374:599.4

С. Ю. Леденев

## ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ПРЕНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ АВТОПОДИЯ У РУКОКРЫЛЫХ

Современные представления об эволюции примитивной пятипалой конечности древних насекомоядных в крыло рукокрылых (мнение о происхождении рукокрылых от насекомоядных общепринято — Ромер, 1939) находятся на уровне весьма противоречивых гипотез и предположений (Clark, 1977, Smith, 1977, Панютин, 1980, Ковтун, 1984). Из цитируемых авторов лишь точка зрения М. Ф. Ковтуна основывается на широком сравнительно-анатомическом анализе строения органов локомоции рукокрылых, а также скудных данных палеонтологии Chiroptera (Jepsen, 1966).

Кажется очевидным, что сегодня для решения вопроса об эволюции рукокрылых, которая определялась главным образом перестройкой грудной конечности и прежде всего ее автоподия (Ковтун, 1984), недостает сведений по развитию конечностей и их скелета в онтогенезе.

В отечественной и зарубежной литературе работы по онтогенезу скелета конечностей рукокрылых практически не представлены. Единственная известная нам публикация Грина (Greene, 1951) посвящена формированию хрящевых зачатков запястья у рукокрылых.

Целью данной работы является изучение ранних (как наиболее информативных в плане познания соотношений онто- и филогенетического развития органов) стадий в развитии автоподия в пренатальном онтогенезе рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*). Материалом служили эмбрионы и их конечности на ранних стадиях органогенеза. Эмбрионы фиксировали в жидкости Буэна. Конечности обезвоживали и заливали в парафин. Готовили серийные продольные срезы дистальной части грудной конечности толщиной 8—10 мкм. Препараты окрашивали по Маллори.

Было установлено, что у эмбриона длиной 4,7 мм почка грудной конечности заполнена недифференцированной мезенхимой. Пальцевая пластинка, образующая дистальную часть конечности, хорошо оформлена у эмбриона 7,4 мм длиной (рис. 1). На этой стадии в пальцевой пластинке уже просматриваются закладки пальцев, которые намечаются в виде лучей из плотного скопления мезенхимы.

На препаратах с продольными серийными срезами кисти нам удалось установить, что по ориентации относительно продольной оси конечности и некоторым другим морфологическим параметрам закладки второго — пятого пальцев существенно различаются. Следует также сказать, что мезенхима в местах закладок пальцев значительно уплотнена в центральной их части и без четких границ сливается по периферии с рыхлой мезенхимой межпальцевых участков.

Зачатки второго — пятого пальцев более удлинены по сравнению с зачатком самого короткого первого пальца. При этом зачатки второго —