

ISSN 0084-5604
ISBN 966-02-1299-2



Вестник зоологии

Vestnik
zoologii



Journal of
Schmalhausen
Institute of
Zoology

М. Ф. Ковтун, С. Ю. Леденев

РОСТ И РАЗВИТИЕ
КОНЕЧНОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ

Supplement

Отдельный
выпуск №

12

1999

Vestnik zoologii

PUBLISHED BY
THE SCHMALHAUSEN INSTITUTE OF ZOOLOGY
NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE

(Founded in 1967)

Vestnik zoologii (Zoological Herald) is a bi-monthly journal publishing original papers in all fields of zoology (except for strictly applied): fauna and systematics, ecology, ethology, descriptive and comparative morphology, physiology, behavioral aspects of nature conservancy; the journal also includes eventual items like Information and Chronicle, Book Reviews, Field Notes etc.

Publication languages are: Ukrainian, Russian, English, German, French.

The papers in Ukrainian and Russian are provided with a summary/abstract in one of the European languages.

Extensive contributions may be published as supplement volumes.

The journal is designed to enter "the common zoological space" i. e. it is not corporatively closed and is open to zoologists the world over.

Главный редактор Editor-in-Chief

Игорь Андреевич АКИМОВ Igor A. AKIMOV

Заместители главного редактора Associate Editors

Владислав Иванович МОНЧЕНКО Vladislav I. MONCHENKO
Николай Борисович НАРОЛЬСКИЙ Nikolai B. NAROLSKY

Научный редактор Scientific Editor

Игорь Георгиевич Емельянов Igor G. Emelyanov

Рецензент Reviewer

Сава Филимонович Манзий Sawa F. Mansij

**Всю корреспонденцию следует
высыпать по адресу:** Manuscripts, galley proofs and other correspondence should be addressed to:

Украина, 252601, ГСП, Киев-30,
ул. б. Хмельницкого, 15
Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ
Редакция журнала "Вестник зоологии"

Vestnik zoologii
Schmalhausen Institute of Zoology
Vul. B. Khmel'nits'kogo, 15
Kyiv-30, MSP, UA-252601, Ukraine

Phone/Fax: (380-44) 225-5365 Fax: (380-44) 224-1569
E-mail: vestnik@iz.screenet.kiev.ua

GROWTH AND DEVELOPMENT OF LIMBS IN CHIROPTERA

M. F. Kovtun, S. Y. Ledenev

Vestnik zoologii: Supplement N 12

ISSN 0084-5604
ISBN 966-02-1299-2

УТВЕРЖДЕНО К ПЕЧАТИ УЧЕНЫМ СОВЕТОМ ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ НАН УКРАИНЫ

This journal is indexed or abstracted in CAB Abstracts, Biological Abstracts, Zoological Record,
Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA) and Referativnyj Zhurnal

© 1999 The Schmalhausen Institute of Zoology, Kyiv

Регистрационное свидетельство КВ № 2439 от 20.02.1997

Вестник зоологии

СОВЕТ ПО ГОСУДАРСТВЕННОМУ ЦЕНЗУРОВАНИЮ ИЗДАНИЙ УКРАИНЫ

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ ИМ.И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНЫ
ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД
КИЕВ

Отдельный
выпуск
№ 12 1999

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА. СУЩЕСТВУЮЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНОВ ЛОКОМОЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПОЛЕТА РУКОКРЫЛЫХ. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ УДЛИНЕНИЯ ЗВЕНЬЕВ КОНЕЧНОСТЕЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БЕГАЮЩЕЙ КОНЕЧНОСТИ В КРЫЛО	5
ГЛАВА 2. СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ, ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ВОЗМОЖНОСТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БЕГАЮЩЕЙ КОНЕЧНОСТИ НАСЕКОМОЯДНОГО ПРЕДКА В КРЫЛО РУКОКРЫЛЫХ. ДРУГИЕ ГИПОТЕЗЫ	11
ГЛАВА 3. РОСТ КАК БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ	17
ГЛАВА 4. ЗАКЛАДКА ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ ЛОКОМОЦИИ РУКОКРЫЛЫХ	21
Состояние изученности вопроса	21
Краткая характеристика стадий нормального развития на примере рыжей вечерницы	22
Закладка и развитие скелетных элементов конечностей в пренатальном онтогенезе рукокрылых (на примере рыжей вечерницы)	30
Закладка и развитие компонентов летательной перепонки	54
Закладка и развитие структур, специфичных для рукокрылых	56

ГЛАВА 5. РОСТ И РАЗВИТИЕ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ В ПРЕНАТАЛЬНОМ И РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ	60
Онтогенетическая аллометрия скелета конечностей рыжей вечерницы ...	60
Пролиферация хондроцитов и рост трубчатых костей конечностей	64
ГЛАВА 6. О МЕХАНИЗМАХ РОСТА РАЗЛИЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ	73
Особенности гистогенеза и факторы, способствующие росту трубчатых костей в длину	74
Литература	78

Редактор *О. В. Жук*
 Оператор *И. А. Пункова*
 Компьютерная верстка *Д. П. Гуляев*

Подп. в печ. 11.10.99	Усл. печ. л. 7.68	Формат 70x108/16 Тираж 200 экз.	Заказ	Бум. офсет Офс. печ.
--------------------------	----------------------	---------------------------------------	-------	-------------------------

ООО «Велес», 252057, Киев, ул. Э. Потье, 14

УДК 599.4:591.134+591.47.36/37

РОСТ И РАЗВИТИЕ КОНЕЧНОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ

М. Ф. Ковтун, С. Ю. Леденев

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины

Получено 20 февраля 1996

Рост и развитие конечностей рукокрылых. Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю. — Длина грудных конечностей у рукокрылых, особенно 2–5-й пястных костей и некоторых фаланг пальцев уникальна в классе млекопитающих. Поставлен вопрос: потребовались ли какие-то новые, дополнительные механизмы (гистогенезы) для обеспечения столь уникального роста и длины упомянутых звеньев конечностей? Установлено, что первоначальная закладка пястных костей уже удлинена по сравнению с аналогичными структурами других млекопитающих и закладками плюстневых (гомодинамических) костей самих рукокрылых, т. е. видимо произошла эмбрионализация закладок 2–5-й пястных костей. Как считал И. И. Шмальгаузен, увеличение закладок органа в эмбриогенезе спледствует об увеличении (усилении) органа в ряду потомков. По мнению авторов, для обеспечения уникальной длины конечностей рукокрылых каких-либо "изобретений" природе не понадобилось. Она обошлась эмбрионализацией закладок и модификацией известных механизмов или факторов роста, в частности их интенсификации и prolongации. Наиболее оригинальные из них: задержка процессов субендостального ремоделирования костного диафиза, что способствует направленному росту в длину; увеличение протяженности метаэпифизарных хрящей и соответственно количества делящихся хондроцитов; сохранение обширных зон роста на последних стадиях эмбриогенеза и после рождения.

Ключевые слова: рост, развитие, морфогенез, рукокрылые, закладка, механизмы роста, специфичность.

Growth and Development of Limbs in Chiroptera. Kovtun M. F., Ledenev S. Y. — Length of fore limbs in bats, particularly that of 2nd to 5th metacarpals and some phalanges, is unique among mammals. The problem is observed, whether any new, additional histogenetic mechanisms were necessary to facilitate such a unique growth and length of the mentioned skeletal elements. Metacarpals of bats proved to be definitely elongated in comparison with respective bones of other mammals and tarsal (homodynamic) bones of the same bat species even at the early developmental stages. It is supposed, that embryonalization of 2nd and 5th metacarpals development took place. According I. I. Schmalhausen, enlargement of organs at the early stages of ontogenesis is associated with their enlargement (strengthening) in phylogeny. The authors suppose that no "inventions" were needed to achieve the extreme elongation of limbs in Chiroptera. Processes of embryonalization and modification (particularly, intensification and prolongation) of the known mechanisms and factors of growth are sufficient to explain the observed phenomena. The most peculiar mechanisms are as follows: delay of endostal remodelling of the bone diaphysis facilitating directed longitudinal growth; elongation of metaepiphyseal cartilages and, respectively, increase of number of dividing chondrocytes; retaining of large growth zones at the late embryonic stages and after birth.

Key words: growth, development, morphogenesis, Chiroptera, growth mechanisms, specificity.

Введение

В первые годы после опубликования и яростной критики теории эволюции путем естественного отбора Ч. Дарвина число ее сторонников начало быстро расти. Вторая волна критики теории Ч. Дарвина приходится на конец XIX столетия и совпадает, с одной стороны, с развитием работ по генетике, с другой — критикой биогенетического закона Э. Геккеля. В начале XX в. А. Н. Северцов модернизировал биогенетический закон, сформулировав теорию филэмбриогенезов, а дальнейшее развитие генетики в значительной мере способствовало реабилитации основ дарвинизма. В 30-е годы была сформулирована синтетическая теория эволюции — СТЭ, составными частями которой являются: генетика, популяционная экология, дарвинизм. Новым для СТЭ является только генети-

ка, поскольку те или иные характеристики популяционной экологии Ч. Дарвин использовал в своей теории (например: изменчивость, экологическая ниша, изоляция...).

К концу ХХ в. ситуация как бы повторяется. Однако под критику и ревизию в большей мере подпадает СТЭ. Все больше ширится движение "за новый синтез" в биологии и теории эволюции в частности. Становится очевидным, что СТЭ не устранила основных недостатков дарвинизма; постулированная общность механизмов микро- и макроэволюции расценивается как ошибочная и не отражающая сущности процесса.

Приходится только предполагать, какое влияние могли бы оказать данные генетики популяций на ход мыслей Ч. Дарвина. Не исключено, что его теория могла бы и вообще не появиться. Но если бы она и появилась, то вряд ли бы в виде СТЭ.

Несмотря на активную и многочисленную критику СТЭ (обобщено: Н. Воронцов, 1980; Лимаде-Фария, 1991), ее (критику) нельзя считать конструктивной, поскольку взамен не предлагается ничего конкретного.

Хочется привести одну аналогию. В теории Ч. Дарвина не хватало данных генетики (это мнение общепринято), в СТЭ не хватает данных эмбриологии (этот недостаток замечен немногими, а подытожен Н. Гамбургером, 1980).

Одним из положительных моментов СТЭ ее творцы считали то, что она уводит биологическую мысль от организмоцентрического (а стало быть — типологического) к популяционному образу мышления (Майр, 1968). Однако, по мнению других (Мирзоян, 1986), этого не произошло. Почему? Может быть, именно здесь стоило бы сосредоточить внимание критики?

Что касается эмбриологии, то стоило бы уточнить, данных какой именно эмбриологии не хватает СТЭ? Кстати, Ч. Дарвин ценил данные эмбриологии, хотя и мало их использовал.

Классическая эмбриология, видимо, выполнила свою миссию, а ее преемницей, очевидно, является направление, исследующее конкретные органогенезы. Наиболее современным направлением считается экспериментальная эмбриология. Однако представляется, что для синтеза могут иметь значение комплексные эмбриологические исследования. Наряду с органогенезами должны исследоваться их изменчивость, изменчивость всего процесса эмбриогенеза, специфика этих процессов у представителей различных видов животных.

Скорее всего СТЭ не привела к выработке нового (популяционного) стиля мышления, но стимулировала внедрение в биологические исследования математических методов. При этом выяснилось, что применение этих методов в биологии не безгранично, т. к. живая материя обладает специфическими закономерностями, которые хотя и содержат в своей основе физико-химические предпосылки, вместе с тем обладают своей собственной спецификой. С диалектических позиций количественно-качественные комбинации происходили множество раз и привели к созданию материи (субстрата) с иными, трудно раскрываемыми внутренними причинно-следственными связями.

Вопрос: каким образом на СТЭ могли повлиять данные эмбриологии, и повлияли ли бы? Весьма сомнительно, как и то, что суть теории Ч. Дарвина была бы иной, обладай он данными по генетике. Не в типологической ли методологии дело? Наверное, в рамках типологических представлений и типологической методологии не может возникнуть иная теория. Похоже, что мы стремимся получить теорию, объясняющую возникновение и эволюционное развитие жизни, отталкиваясь от метафизической базы. А может надо действовать наоборот: создавать естественно-научную базу, а затем строить теорию? Возможно ли возникновение принципиально новой теории в рамках старого мировоззрения? Это не только вопрос методологии или теории науки, это и вопрос практики.

А. Лимаде-Фария (1991) утверждает, что ни дарвинизм, ни СТЭ (он не видит принципиальной разницы между ними) не являются теориями эволюции, ибо не отвечают требованиям к теории. Основная методическая ошибка видится в том, что авторы существующих теорий эволюции начинали исследования от количественного результата эволюции — видеообразования или организмов, тогда как даже гены — продукты весьма длительной эволюции. Предлагается разработать теории эволюции начать сначала, от элементарных частей. Достаточно ли такого методического приема, чтобы невозможное доселе стало разрешимым? У нас это вызывает большое сомнение. Тем более, что такие попытки имели место в истории науки. И те, кто пытается рассуждать о теориях эволюции, представляют (и представляли) взаимосвязь (пресмыкательство) химической, геологической, биохимической, молекулярной, органической эволюции. Возможность образования органических соединений из химических (минеральных) элементов доказана экспериментально. В поисках истины биологи неоднократно становились на путь редукционизма (в том числе и его крайних выражений), пытаясь достигнуть элементарных основ и элементарных процессов возникновения жизни. Поводов для скептизма достижений этих направлений было мало.

Неужели вопрос, откуда начать исследования процесса эволюции (с начала или конца), может иметь столь решающее значение для получения результата? Это, конечно, имеет значение, но не столь категорическое, как уверяет А. Лимаде-Фария. Видимо, не этот фактор является абсолютно определяющим результат. Подтверждением могут быть некоторые аналогии из других областей науки, скажем: от перестановки слагаемых сумма не меняется; сооружение современных зданий (других конструкций) может начинаться с верхних компонентов, т. е. не обязательно снизу-вверх. Наукознание признает возможности методических подходов познания от частного к общему и наоборот, правда при условии определенных наработок.

Думается, что сложность вопроса (теории эволюции) давно вышла за пределы компетенции методов исследования и вступила в сферу мировоззрения, сферу методологии, где столкнулась с трудноопределимыми противоречиями (скорее всего психологического плана, а не недостатка знаний).

Что сулит нам путь "от истоков"? Исходные элементарные частицы характеризуются, отчасти, отсутствием специфичности. Процессы на уровне элементарных частиц также лишены специфичности. Но специфичность возникает именно в процессе эволюции элементарных частиц с образованием различных соединений. Специфичность возрастает с возрастанием организации (дифференциации) объектов живой и неживой природы. Бесконечная дифференциация и возрастание сложности ведут к черте, за которой — потеря специфичности. В этом плане показательны дискуссии о специфике или отличии живого от неживого; попытайтесь охарактеризовать специфику биосферы. Менее убедительными кажутся специфические характеристики типов и классов животных и растений — по мере накопления знаний они становятся менее категоричными и т. д.

Поэтому нам представляется актуальной несколько иная постановка вопроса: исследование элементарных частиц и элементарных процессов имеет смысл лишь тогда, когда необходимо установить момент зарождения специфичности. По сути — это появление нового качества, а качество характеризуется присущей ему специфичностью. С другой стороны, не менее важно уловить уровень развития и условия, при которых специфичность размывается. Если в первом случае можно говорить о приобретении качества, то во втором вряд ли имеет место потеря качества. Видимо, мы сталкиваемся с явлением обретения иного качества, объяснение которого существующая методология науки не предусматривает.

Таким образом мы полагаем, что несовершенство (или отсутствие по А. Лима-де-Фария) теории эволюции связано не с тем, что ее построение начато не с того конца, а с более серьезными причинами, исходящими из веками сложившегося мировоззрения на возникновение жизни, методологии науки — порождения данного мировоззрения, нашего образа мышления и понимания сути окружающего мира, складывавшегося под влиянием первого и второго. Итак, нужен прорыв за сферу влияния ныне действующей, исключительно типологической, методологии; за сферу впитавшуюся в наше сознание с молоком матери (науки) типологического мышления. И первым шагом может послужить ориентация на познание специфичности объектов и явлений или сущностных их характеристик.

Предлагаемая работа не содержит теоретических выкладок по выше поднятым вопросам и не преследует цели развивать их. Однако авторы всецело ориентировали себя на познание именно специфических процессов роста трубчатых костей конечностей рукокрылых. Казалось, что развитие в филогенезе уникальных (в плане относительных размеров) для класса млекопитающих структур не могло обойтись без выработки каких-то "的独特性" процессов или механизмов роста, специфичных данной группе животных. Это и было ведущей мотивацией для постановки данных исследований.

Использовались общепринятые методы исследования (относительно целей). Чтобы сориентировать читателя в том направлении, в котором будет вестись интерпретация материалов или результатов исследования, считаем целесообразным предоставить обзор взглядов и концепций по вопросам филогении и эволюции отряда Chiroptera. Авторы не ставят цели дать исчерпывающий материал по гистологии, а большее внимание уделяют интерпретации его в аспекте существующих постулатов и концепций.

ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА. СУЩЕСТВУЮЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНОВ ЛОКОМОЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПОЛЕТА РУКОКРЫЛЫХ. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ УДЛИНЕНИЯ ЗВЕНЬЕВ КОНЕЧНОСТЕЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БЕГАЮЩЕЙ КОНЕЧНОСТИ В КРЫЛО

Отряд рукокрылых (Chiroptera) по количеству видов (около 1000) уступает лишь грызунам. В отряде выделяют 2 подотряда: крыланы и настоящие летучие мыши или — Mega- и Microchiroptera. Крыланы включают 1 семейство (Pteropodidae), настоящие летучие мыши — 16 семейств. Происхождение (формирование) данной жизненной формы, очевидно, связано с тропиками, где в настоящее время обитают представители практически всех семейств отряда. По мере удаления к северу видовой состав беднеет. На территории бывшего СССР обитают представители 2 семейств (Vespertilionidae, Rhinolophidae); зафиксированы находки представителя семейства Molossidae (южные границы Приморья, Туркменистана, Закавказья), однако это скорее мигранты из более южных регионов.

Рукокрылые освоили разнообразные регионы — от влажных и жарких тропиков до сухих (с резкой сменой дневной и ночной температур) пустынь. Северная граница ареала практически совпадает с границей лесов, однако эту часть ареала освоило небольшое количество видов из семейства обыкновенных летучих мышей.

Видовой состав и широкое географическое расселение рукокрылых обусловили трофическое разнообразие и определенные требования к убежищам. По разнообразию пищевых специализаций рукокрылые превосходят представителей других отрядов млекопитающих, включая и грызунов. Особый интерес представляет наличие в отряде строгих стенографов (например, вампиров) и широких полифагов, приближающихся к всеядности (некоторые семейства листоносов). В целом же, в зависимости от пищевых специализаций в отряде, выделяют 6–7 трофических групп (Wilson, 1973; Жукова, 1993). К представителям *Megachiroptera* часто употребляется синоним — плодоядные, к *Microchiroptera* — плотоядные. Однако, синонимы не отражают пищевой специфики подотрядов, поскольку среди первых есть виды, факультативно переходящие к иному роду пищи (например, некоторые крыланы переходят на питание рыбой), и многие виды наряду с плодами потребляют и насекомых; среди вторых есть виды, пытающиеся преимущественно растительной пищей — пыльцой или нектаром цветов.

Сходное отношения и к выбору убежищ: некоторые виды строго избирательно относятся к убежищам, другие — менее избирательно, третьи используют широкий диапазон возможных укрытий: от груды камней до различного типа подземелий и построек человека. Часть видов отличается явной синантропностью (некоторые виды нетопырей).

Отмеченные выше характеристики (т. е. видовое многообразие, пищевые специализации, приуроченность к убежищам определенного типа) оказали влияние на морфологическую организацию представителей различных семейств отряда рукокрылых.

Процесс адаптивной радиации проходил очень давно и, видимо, весьма активно. Есть все основания считать, что уже в раннем эоцене (около 50 млн. лет назад) рукокрылые были разнообразны и широко расселены (Jepsen, 1966, 1970; Russel et al., 1973; Smith, 1976). В процессе расселения, видимо и происходила трофическая дивергенция, решались требования к терморегуляции, отрабатывался энергетический баланс и локомоторные адаптации, вырабатывался внешний облик этих животных соответственно занимаемым экологическим нишам и сообразно с условиями окружающей среды (температура, влажность, наличие кормов, наличие убежищ и др.), следя установленным позднее закономерностям и правилам (правила поверхности, размерности, прогрессивной специализации и т. д.).

В силу этого среди современных рукокрылых встречаются виды с небольшими размерами и массой тела (3–5 г) и виды "гиганты" (относительно первых) с массой тела в 1000 г и более и размахом крыльев около 1 м и более. Крупные виды приурочены к тропическим областям, по мере продвижения к северу размеры животных уменьшаются.

Интересующимся более подробно морфологией различных систем рукокрылых рекомендуем специальную литературу: Vaughan, 1959, 1970; Norberg, 1970, 1972; Ковтун, 1978, 1984; Лихотоп, 1989; Жукова, 1993; Ковтун, Лихотоп, 1994. Здесь же охарактеризуем структуры, имеющие непосредственное отношение к целям данной работы.

Ключевой системой, характеризующей данную группу млекопитающих и давшей название отряду — "рукокрылые", является система органов локомоции. А в этой системе, прежде всего, грудные конечности, преобразованные в ходе эволюции в крылья. Обращаем внимание, что в процессе исторического разви-

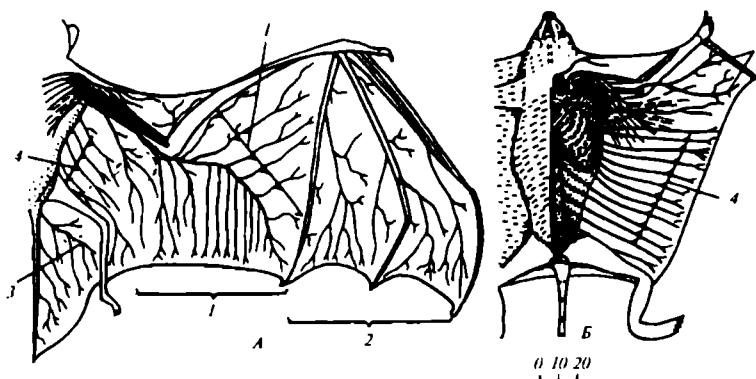


Рис. 1. Источники иннервации перепонки летучей мыши (A) и белки летяги (B): 1 — ветвление локтевого нерва; 2 — межпальцевая перепонка и ветвление срединного нерва; 3 — межбедренная перепонка и ветвление бедренного нерва; 4 — туловищные спинномозговые (сегментальные) нервы.

тия рукокрылых и эволюционных перестроек их конечностей, изменивших облик предков и ознаменовавших появление новой жизненной формы, появилась лишь одна структура, которую можно характеризовать или оценивать как новое приобретение для класса млекопитающих. Это — летательная перепонка и, прежде всего, межпальцевая (*dactiolopatagium*). Остальные структуры, хотя и претерпели большие или меньшие изменения, гомологичны таковым других млекопитающих и рассматриваются нами как модификации, хотя и приведшие в совокупности к образованию качественно новой системы органов локомоции. Предвидя возможные несогласия с квалификацией летательной перепонки рукокрылых как нового приобретения в классе млекопитающих (а перепонка летяги, шерстокрыла?), мы отсылаем к нашей работе по исследованию иннервации летательной перепонки летучей собаки и летяги (Ковтун, 1984) и рисунку 1. На основании этого исследования мы пришли к выводу, что перепонки летяги и летучих мышей — образования не гомологичные: у летяги — это производное, главным образом кожи боковой складки туловища, у рукокрылых — кожи конечностей. Генезис перепонки шерстокрыла практически не исследован, и для дискуссии нет оснований.

Наиболее существенным из модификационных перестроек компонентов грудной конечности рукокрылых является их удлинение. Прежде всего это коснулось пястных костей (MC 2–5), фаланг 3–5-го пальцев, лучевой кости (табл. 1).

Приведенные цифры свидетельствуют, что тенденция к удлинению грудной конечности достаточно заметно выражена у приматов, но наивысшего выражения достигает у рукокрылых; больше всего у рукокрылых удлинились предплечье и особенно — кисть. Высокое верхнее значение относительной длины предплечья и кисти копытных наблюдается у жирафа, среднее же значение по отряду намного меньше.

Приняв условно, что первый палец рукокрылых и первая пястная кость (Mc I) изменились в процессе перестройки кисти мало и сохраняют пропорции близкие к антропальным, а также, что эти пропорции сходны с таковыми у приматов. Мы произвели расчет, дающий представление о масштабах удлинения предплечья, метакарпалий и фаланг рукокрылых по отношению к их длине у приматов (при этом длина 1-го пальца принимается за 100 %). Получилось: предплечье рукокрылых удлинилось немногим более чем в 1,5 раза, вторая—пятая пястные кости — в 5,8–6,4 раза, первые фаланги в 2,7–3,3 раза, вторые — в 3,5–5,6 раза (Ковтун, 1984). Третьи фаланги у большинства видов рукокрылых

Таблица 1. Отношение длины звеньев грудной конечности к длине грудопоясничного отдела позвоночника, %.

Отряд	Звенья конечности		
	плечо	предплечье	кисть
Рукокрылые	70,4–133,0	114,0–210,0	117,0–400,0
Приматы	41,0–93,3	41,0–111,0	32,5–66,6
Хищные	36,0–41,0	38,0–49,0	27,0–32,0
Копытные	24,0–48,0	35,0–83,0	28,0–94,0
Грызуны	23,0–34,0	26,0–37,0	13,0–28,0

Примечание: По копытным, хищным и грызунам взяты данные П. П. Гамбаряна (1972), по приматам — В. А. Жеденова (1962) и Е. И. Даниловой (1965), по рукокрылым — собственные данные (Ковтун, 1984).

редуцировались; фаланги второго пальца, если они сохранились у представителей некоторых семейств (например, у Pteropidae), почти не удлинились или удлинились мало. Первый палец сохранил когтевую фалангу у всех видов рукокрылых, первая фаланга этого пальца сохраняет анцестральные пропорции (т. е. не удлинилась) у Microchiroptera и несколько удлинена у ряда представителей Megachiroptera.

Сокращение количества костей проксимального ряда произошло путем слияния ладьевидной, полулунной и центральной костей ($Cr+Ci+Cc$) и смещения гороховидной кости к основанию пястных костей. Высказываются предположения, что гороховидная кость рукокрылых не гомологична таковой других млекопитающих. Если считать, что эта косточка являетсяrudиментом 6-го пальца, то предполагается, что у рукокрылых мог сохраниться не проксимальный компонент постминимуса, как у других млекопитающих, а дистальный. Тогда представление о смещении гороховидной кости не отвечает действительности (Леденев, 1990). Отмеченные перестройки кисти, несмотря на масштабность, не являются уникальными (исключая топографию гороховидной кости) в классе млекопитающих и встречаются у некоторых представителей хищных, ластоногих, однопроходных, сумчатых, насекомоядных.

Существенные изменения качественного характера претерпели форма суставного рельефа и размеры сочленовых поверхностей пястных и запястных костей автоподия рукокрылых.

Удлинение 2–5-й пястных костей и фаланг 3–5-го пальцев, хотя и можно рассматривать как количественные изменения, однако масштаб их такой, что определяет новое качество и новую функцию конечностей. Качественные изменения (признаки) не кажутся столь масштабными (взять хотя бы форму суставных поверхностей), однако им в большей степени присуща специфичность, определяющая не только морфологическое, но и биомеханическое своеобразие органов локомоции, создавая систему нового качественного типа — крыло рукокрылых. Эволюционной перестройкой автоподия рукокрылых, приведшей к образованию конечности иного качественного типа (уровня), является удлинение пястных костей (Mc 2–5) и фаланг пальцев. Более того, мы полагаем, что это и есть ключевой морфогенез в эволюции Chiroptera. Причины и механизмы удлинения (роста) не изучены, и до наших публикаций (Ковтун, 1984, 1990 а, б; Ковтун, Леденев, 1988; Ковтун и др., 1993) этот вопрос в литературе практически не обсуждался.

Естественно, что изучение механизмов роста требует своих методов, это, главным образом, методы микроскопических исследований; изучение или анализ причин требует иного подхода и должно предшествовать первому. Первое является приоритетным в данной работе, и механизмам роста отведена основная

часть монографии; причины же удлинения с морфоэкологических позиций рассмотрим в этой главе.

Попытаемся воспроизвести, насколько это возможно, экологические условия, вызвавшие к жизни и стимулировавшие перестройку ходячей конечности в крыло. В качестве исходных нами используются следующие факты. В ряде работ убедительно показано, что переход к древесному образу жизни (древесные адаптации) являются как бы толчком к удлинению некоторых звеньев грудных конечностей. Особенно заметно это проявляется у "стопоходящих" животных с "хватательной" кистью (Anthony, 1912; Haynes, 1958; Данилова, 1965). Далее: хватательная кисть характеризуется прочным корневым отделом (базиподий, метаподий), удлиненными пальцами, высокой подвижностью пальцев независимо от метаподиев (Данилова, 1965). Из сказанного вытекает важнейший вывод для расшифровки причин, отчасти и механизмов перестройки кисти: *при становлении "хватательной" кисти селекция должна была быть направленной на укрепление корневого отдела кисти, на удлинение пальцев и увеличение их подвижности независимо от метакарпий*.

Вторая группа фактов. Морфологическая организация рукокрылых свидетельствует, что их предки должны были пройти через древесный (равным образом — скальный) образ жизни: большой палец автономный по отношению к другим, хорошо подвижный и противопоставлен другим пальцам, он обладает полным набором мышц, характерных приматам (у рецензентных видов находим все мышцы большого пальца, которые в полном составе сохранились лишь у приматов); сильно развитые мышцы плечевого пояса; флексоры плеча развиты также и даже сильнее экстензоров; укороченный лицевой отдел черепа; глазницы несколько смещены на переднюю поверхность черепа и др. То, что первый палец рукокрылых обладает автономной подвижностью, снабжен хорошо развитым когтем и не был вовлечен, подобно другим пальцам, в эволюционные преобразования кисти (сохраняет анцестральное состояние), может свидетельствовать о неординарной функциональной значимости его у предковых форм рукокрылых на переходном этапе филогенетии. Эта функция, видимо, заключалась (проявлялась) в том, что первый палец способен был компенсировать некоторые "неудобства" четвероногой локомоции, возникавшие неизбежно с удлинением пястных костей. Формой локомоции, где первый палец играл ведущую роль, могло быть карабкание по стволам и крупным ветвям деревьев (отвесным стенам скал и нагромождений камней) подобно тому, как это делает большинство современных видов рукокрылых. Итак, усиление локомоторной роли большого пальца, изменения несколько характер локомоции, снимало ограничения на удлинение пястных костей (второй вывод).

Может вызвать недоумение сам факт удлинения пястных костей и возникнуть вопросы; зачем вообще нужно было удлинение, как оно могло произойти и почему произошло только у предков рукокрылых? Эти вопросы нами уже обсуждались достаточно полно

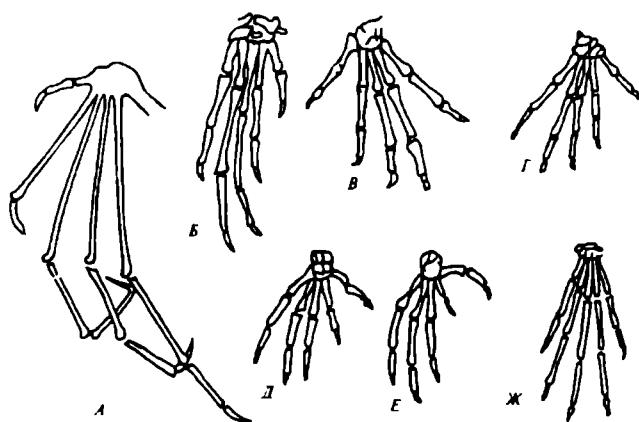


Рис. 2. Пропорции кисти у сибирского трубконоса (A), мадагаскарской руконошки (B), изящного лемура (C), галаго сп. (D), тонкого лори (E), обыкновенного потто (F), долгопята (G).

(Ковтун, 1984, 1990), но в аспекте происхождения Chiroptera и эволюции полета. Считаем необходимым повторить здесь отдельные положения, изменив акценты в соответствии с целями настоящей работы.

Сравнение кисти рукокрылых и приматов (рис. 2) отражает общность тенденций к удлинению их компонентов, что соответствует закономерности, установленной цитированными выше авторами (Anthony, 1912; Haunes, 1958; Данилова, 1965). Однако очевидна и альтернативность реализации этих тенденций: у первых удлинение произошло за счет, прежде всего, пястных костей (Mc 2–5), а затем фаланг; у вторых — фаланг, и лишь незначительно — пястных костей. Причинно-следственные связи мы усматриваем в следующем. В основе нашей гипотезы лежит посылка, что и предки рукокрылых и предки приматов произошли от форм, близких к насекомоядным и неуспевших далеко разойтись в филогенетическом отношении; и те и другие осваивали древесный образ жизни. Вполне реально допущение, что у одной группы животных кисть была несколько больше приспособлена к "хватанию", чем у другой, хотя бы потому, что первые начали несколько раньше и активнее осваивать верхние этажи деревьев, вторые — нижние. Исходя из предыдущих рассуждений, в первой группе селективным преимуществом обладали животные с длиннопалой кистью и прочным корневым отделом. Последнее же вступало в противоречие с удлинением пястных костей, и их удлинение в популяции не закреплялось. Дальнейшая эволюция этой группы животных пошла в приматном направлении.

У животных второй группы кисть еще не обрела черт специализации "хватательной" кисти. Поэтому удлинение и фаланг, и пястных костей конечностей до определенной степени было нейтральным и не влияло на жизнеспособность организма. Однако нетрудно представить, что такой "нейтралитет" мог сохраняться до определенного уровня, за которым удлинение пястных костей должно было затруднить (а при сохранении тенденции — отрицать) предковую (привычную) локомоцию и одновременно (параллельно) ограничивать эволюцию по пути усиления "хватательной" функции кисти, поскольку вело к ослаблению ее корневого отдела. Отмеченное создает представление о крайне противоречивой ситуации (возможно, таковой и должна быть эволюционная ситуация), возникшей на стадии переходных форм. Тем не менее констатируем, что удлинение пястных костей 2–5-го пальцев и фаланг 3–5-го пальцев произошло, и этот морфогенез закрепился, определив филогенез и процветание отряда Chiroptera.

Опираясь на положения (постулаты) господствующей ныне концепции эволюции путем естественного отбора (авторы разделяют мнение о естественном отборе, как одном из факторов и движущей силе эволюционного процесса), необходимо обсудить вопрос о возможной селективности удлинения пястных костей. Исходя из логики данной концепции (теории), то, что у предков рукокрылых преобладающее удлинение получили именно пястные кости, должно свидетельствовать о высокой селективности (прямой или опосредованной) этого удлинения, которое превышало бы отрицательный эффект удлинения. Кажется аксиоматичным, что организм, закрепляя данный морфогенез, должен был обладать возможностью компенсировать отрицательное воздействие его на локомоцию с тем, чтобы мобильность (отсюда и жизнеспособность) переходных форм не пострадали.

Мы полагаем, что селективность удлинения пястных костей могла и должна была поддерживаться зачаточной межпальцевой перепонкой, которая является неизбежной функцией самого удлинения (Ковтун, 1979, 1984; рис. 3). К такому предположению приводят данные и высказывания о том, что у мезозойских млекопитающих терморегуляция была несовершенной — они "научились" удерживать температуру тела, но не были способны повышать теплоотдачу и страда-

ли от перегрева (Crompton, 1968). Это третья группа фактов. В таких условиях любая модификация, позволившая увеличить теплоотдачу, должна была обладать повышенной селективностью. Такой модификацией и была (зачаточная) межпальцевая перепонка, образовавшаяся с удлинением пястных костей. Таким образом, изначальную селективность мы связываем с функцией терморегуляции. В нашей концепции генезиса межпальцевой перепонки ее селективность усиливалась по линии трофики и лишь затем возникала селективность по локомоторной функции (Ковтун, 1984, 1990).

Мобильность и жизнеспособность переходных форм не снизились (или снизились в пределах допустимого), благодаря тому, что первый палец, не будучи "вовлеченным" в эволюционные перестройки кисти, был готов (и способен) компенсировать затруднения, возникавшие в реализации анцестральной четвероногой локомоции.

Отмеченные перестройки кисти и усиление селективности пальцевой перепонки, наличие структур, позволявших компенсировать "отрицание" анцестральной локомоций, вели к формированию внешнего облика, существенным перестройкам локомоции (с отрицанием анцестральной формы локомоции), а в конечном итоге — к возникновению новой жизненной формы.

По мнению ортодоксальных дарвинистов, планирующие формы, якобы, могли постепенно удлинять пальцы, увеличивая площадь перепонки. Селективность видится изначально лишь по локомоторной функции. В таком случае планеристы не смогли бы решить проблему отрицания предковой локомоции, этого и не произошло — четвероногая локомоция остается у них жизненно необходимой.

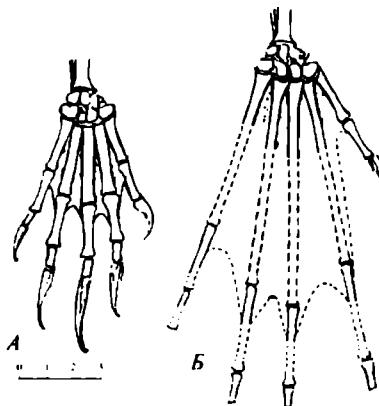


Рис. 3. Кисть землеройки бурозубки (A) и предполагаемое следствие удлинения пястных костей у предков рукокрылых (Б).

ГЛАВА 2. СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ, ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ВОЗМОЖНОСТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БЕГАЮЩЕЙ КОНЕЧНОСТИ НАСЕКОМОЯДНОГО ПРЕДКА В КРЫЛО РУКОКРЫЛЫХ. ДРУГИЕ ГИПОТЕЗЫ

Длительное время практически общепринятым было мнение о происхождении рукокрылых от насекомоядного предка. Основной посылкой при этом служило сходство в строении зубной системы. Наиболее непосредственно высказался в этом плане А. Ромер (1939) утверждая, что по признакам, не связанным со способом летания, летучих мышей вполне можно было отнести к отряду *Insectivora*.

Известно высказывание, что рукокрылые, шерстокрылые и приматы имеют общее происхождение от одного верхнемелового семейства, которое по многим признакам обнаруживало сходство с тупайями (Gregory, 1910). Как известно, систематическое положение тупай дискусируется и в настоящее время (то ли это насекомоядные, то ли приматы, то ли промежуточная форма между ними?).

Известно также, что еще К. Линней объединял рукокрылых в одном семействе с приматами. Все эти высказывания носили практически априорный характер; аргументация строилась по чисто внешним признакам, основополагающим было строение зубной системы, питание. При этом мало учитывалось как экологоморфологическое, так и трофическое разнообразие рукокрылых. Тем не менее к концу прошлого столетия без особых дискуссий большинство зоологов приняло концепцию насекомоядного предка рукокрылых.

Уже в начале нашего столетия обостряется дискуссия о филогенетических взаимоотношениях *Mega-* и *Microchiroptera*: независимое происхождения или монофилия? Дискуссия продолжается и в настоящее время. Привлечены данные как традиционных (главным образом морфологических, экологических), так и не традиционных (генетические, биохимические, молекулярно-биологические, эмбриологические) методов исследования. Вопрос решается тяжело, полученные данные не только различаются, но и допускают неоднозначную интерпретацию различными авторами. В итоге можно сказать, что и вопрос о предковой форме (т. е. была одна предковая форма, две или несколько) и вопрос о степени близости рукокрылых, насекомоядных и приматов остаются на стадии более или менее обоснованных гипотез.

В частности, Д. Теттгитрю (*Tettigre*, 1981), исследуя связи между частотами глаза и верхними буграми четверохолмия у *Micro-* и *Megachiroptera* и сравнив с приматами, пришел к заключению о родстве с приматами не всех рукокрылых, а только *Megachiroptera*. Тем самым подразумевается независимое происхождение подотрядов *Mega-* и *Microchiroptera*.

Р. Мартин (*Martin*, 1986) основываясь, главным образом, на морфологии (части, строении слуховой капсулы), возражает против родства рукокрылых и приматов, как и против дифилии *Chiroptera*. Он также считает, что биомолекулярные данные противоречат сближению крыланов (*Megachiroptera*) и приматов.

С. Барнабас и др. (*Bernabas et al.*, 1987), изучая (посредством генеалогического анализа частот аминокислотных последовательностей генов, контролирующих синтез альфа-гемоглобина) скорость эволюции и филогенетические взаимоотношения млекопитающих и, в частности, приматов, получили результаты, противоречащие гипотезе близкого во времени происхождения предков рукокрылых и приматов. Более того, они утверждают, что рукокрылые возникли независимо от насекомоядных, однако не возражают против их монофилии.

Таким образом, расширение фактологической базы пока не дало ощутимых результатов. Неполнота палеонтологической летописи оставляет проблему филогении *Chiroptera*, открытой для различных спекулятивных построений. Расчеты на то, что палеонтология когда-либо восстановит картину филогенеза рукокрылых, теряют оптимизм. Поневоле на передний план выдвигаются исследования на современных формах (метод актуализма), и в этом отношении стремительное расширение фактологической базы вселяет надежды.

Наиболее древний представитель *Chiroptera* известен из отложений раннего эоценена оз. Вайоминг (США), он описан Г. Джелсоном (*Jepsen*, 1966, 1970) и получил название *Icaronicteris index*. Аналогичная форма такого же возраста обнаружена во Франции (*Russell et al.*, 1873), известны также *Paleochiropteryx* и *Arceronicteris* из раннего эоценена Австрии; *Cecilionycteris* из среднего эоценена Германии (цит. по *Smith*, 1976). В отложениях среднего эоценена Европы обнаружены также остатки скелета представителей существующего и ныне рода *Hipposideros*. Несмотря на наличие ряда примитивных признаков, в том числе и в системе органов локомоции, эти формы вполне соответствуют статусу *Chiroptera* и не раскрывают загадки предковой формы и переходной стадии. Но они позволяют констатировать, что жизненная форма *Chiroptera* была широко распространена

уже в раннем эоцене, что отодвигает происхождение и дифференциацию группы в ранний палеоцен или даже поздний мел (Smith, 1976). Все эти древние (эоценовые) формы Г. Смит объединяет в так называемую палеохироптерную стадию. По мнению этого автора, представители палеохироптерной стадии по ряду краниологических признаков проявляют сходство с тупайями, хотя мозговая капсула последних более объемна.

Затруднение вызывает таксономический анализ палеохироптерной стадии. По ряду признаков системы органов локомоции они более сходны с современными *Megachiroptera* (удлиненный первый палец, наличие когтевой фаланги второго пальца, полная локтевая кость, отсутствие дополнительной суставной ямки на лопатке, правда, этот признак дискусируется; устройство проксимальной части плечевой кости и др.); по топографии и строению зубов они более сходны с *Microchiroptera*. Поскольку зубная система *Microchiroptera*, начиная из олигоцена, изменилась крайне незначительно (наибольшие изменения произошли у *Desmodontidae* и *Phylonicterinae*), то Г. Смит считает более весомыми признаки, связанные с зубной системой. Это, а также некоторые указания на возможность эхолокации, склонило мнение большинства авторов в пользу того, что представители палеохироптеральной стадии имели статус *Microchiroptera*. Были попытки рассматривать *Archeopteropus* как древнейшего представителя *Megachiroptera* (Dal Paiz, 1937; цит. по G. Smith, 1976), однако эти взгляды не получили подтверждения. Достоверные останки *Megachiroptera* найдены в геологических слоях олигоцена и миоцена. Этим временем датируются и представители ряда recentных семейств *Microchiroptera*: *Rhinolophidae*, *Emballonuridae*, *Phyllostomatidae*, *Vespertilionidae*, *Molossidae*.

Г. Смит допускает возможность рассматривать палеохироптерную стадию как исходную для всех *Chiroptera* (то есть Macro- и *Microchiroptera*); при этом дивергенция от палеохироптерного предка должна была произойти очень рано.

В целом мы разделяем данную гипотезу Г. Смита, однако с некоторыми уточнениями. Первичная дифференциация могла быть обусловлена трофикой: одни виды отдавали предпочтение растительной пище, другие — животной. Трофика предъявляла свои требования к мобильности животных; насекомоядность, видимо, требовала большей мобильности и выдвигала более жесткие условия к эволюционному совершенствованию органов локомоции. Отсюда и различия в темпах (скорости) эволюции: насекомоядные виды (*Microchiroptera*) эволюционировали быстрее и раньше достигли своего статуса; растительноядные эволюционировали медленней и достигли своего статуса (*Megachiroptera*) несколько позднее. Это соответствует данным палеонтологии. Другие доказательства: мозаичность мега- и микрохироптерных признаков у представителей палеохироптерной стадии; сохранение мозаичности этих признаков (анцестральных и специализированных) у современных *Megachiroptera* и *Microchiroptera*; органы локомоции представителей *Megachiroptera* сохраняют больше примитивных по сравнению с *Microchiroptera* черт, но структуры ЦНС у них более продвинуты; осевой скелет представителей *Microchiroptera*, в целом, устроен более жестко, чем у *Megachiroptera*. Повышение жесткости отдельных частей скелета (путем слияния их) свидетельствует об экстремальных условиях эволюции, когда другие системы не успевали отреагировать на быстро возрастающие потребности или тенсификации функции. Более эластичный скелет *Megachiroptera* можно рассматривать как результат более медленной эволюции, когда структуры и их функции имели возможность перестраиваться гармонично. Создание жесткости в тех или иных звеньях скелета (исключение избыточных степеней свободы движения) является необходимым условием осуществления локомоторных актов. На примере рукокрылых видим, что оно достигается двумя основными путями (возможны и смешанные варианты): создание постоянной жесткости

(слияние элементов); создание временной или функциональной жесткости (в основном за счет мышечно-связочного аппарата). Первое, видимо, более экономично, но ведет к потере биологической лабильности, во втором случае большая энергоемкость компенсируется приспособительной пластичностью (Ковтун, 1984).

С учетом приведенных рассуждений палеохироптерную стадию допустимо рассматривать как предковую по отношению к ныне живущим формам *Chiroptera*. *Microchiroptera* при этом, можно рассматривать как ветвь, отошедшая от палеохироптерного ствола, в силу обстоятельств (повышенного давления отбора) быстро эволюционировавшую и первой достигшей своего статуса. *Megachiroptera* продолжали филетическую эволюцию, сохраняя больше анцестральных черт организации, и своего статуса достигли несколько позже (миоцен). Принятие такой схемы филогении *Chiroptera* работает в пользу концепции монофилии *Mega-* и *Microchiroptera*.

Приведенные сведения свидетельствуют о том, что установление предковой формы *Chiroptera* крайне затруднено. Анализ современной литературы показывает, что задача установления предковой формы прямо и не ставится. Наиболее активно обсуждается проблема родства (а отсюда и происхождения) подотрядов *Mega-* и *Microchiroptera*. Это очевидно и логично, поскольку необходимо определиться, сколько же предковых форм могло быть, и, исходя из этого, строить стратегию исследований.

По этому поводу существуют 2 альтернативные точки зрения. Первая отстаивает концепцию независимого (дифилетического) происхождения подотрядов *Chiroptera*, вторая — концепцию монофилии. Наиболее активными сторонниками концепции дифилии является Д. Петтигрю и его соавторы (Pettigrew, 1986; Pettigrew et al., 1989), оппонентами — М. Новачек, Я. Вибль (Novacek, 1982; Wible, Novacek, 1988). Первые черпают доказательства, исследуя мягкие ткани и применяя т. н. нетрадиционные методы исследования, вторые отдают предпочтение традиционным методам исследования. На наш взгляд, весомость доказательств с обеих сторон примерно равная, хотя аргументы в пользу концепции дифилии в ряде случаев не выдерживают критики (более подробно: Ковтун, Лихотоп, 1994).

Исследование системы органов локомоции (включая скелетномышечную, нервную, сердечно-сосудистую системы, эмбриогенез летательной перепонки, сравнительный анализ этих систем) дало результаты, склоняющие нас к концепции монофилии (Ковтун, 1984). Сравнительно-морфологический анализ гомологичных структур рукокрылых, насекомоядных и приматов не дал прямых доказательств в пользу насекомоядного предка *Chiroptera*, однако не дал и аргументов для его отрицания. При этом нить потянулась к приматам (было рассмотрено более 40 признаков из различных систем органов, проявляющих большее или меньшее сходство у рукокрылых и приматов). Внимание привлекли 2 факта: упомянутое сходство проявляется как по предковым, так и по производным признакам (трактовка признаков Э. Майра, 1977); некоторые из наиболее продвинутых признаков рукокрылых у приматов проявляют лишь тенденции к изменению в данном направлении и наоборот.

Сходство тенденций в перестройке ряда гомологичных структур приматов и рукокрылых как имеющих, так и не имеющих отношения к органам локомоции, можно рассматривать как доказательство в пользу параллельного их приобретения. Характерно, что перестройки структур, входящих в состав системы органов локомоции, при сходстве тенденций максимального выражения (продвинутости) достигают у рукокрылых (например — удлинение звеньев грудной конечности, усиление мускулатуры грудного пояса), тогда как перестройки структур, не имеющих прямого отношения к органам локомоции, — у приматов (пример

увеличение мозговой капсулы и развитие мозга). Такое соотношение признаков можно истолковать как свидетельство того, что структуры (их признаки), специфичные рукокрылым ("хироптерные") и приматам (приматные) получили развитие от гомологичных структур, находившихся в сходном ("зачаточном") состоянии у близкородственных предков рукокрылых и приматов. Например мозг рукокрылых и мозг приматов развились из мозга насекомоядного типа, но мозг первых претерпел лишь незначительные изменения в сторону его увеличения; для вторых это стало магистральным (определяющим специфику группы) направлением их эволюции. В отношении перестроек конечности все выглядит наоборот. Сказанное продемонстрируем следующими цифрами: квадратный указатель мозга составляет у насекомоядных — 0,06; рукокрылых — 0,18; узконосых обезьян — 0,56—2,22 (Жеденов, 1962); длина звеньев грудной конечности по отношению к грудопоясничному отделу позвоночника у рукокрылых: плечо — 70,2—133,0 мм; предплечье — 144,0 — 210,0; кисть — 117,0 — 400,0; у приматов соответственно: 41,8—93,3; 41,8—111,0; 32,5—66,6 (табл. 1).

По предковым признакам (особенно строение матки, провизорные органы, ветвление дуги аорты, строение таза, краинологические признаки) и рукокрылые и низшие приматы обнаруживают сходство с *Insectivora*.

В итоге мы пришли к гипотезе, что в истории рукокрылых был период (этап) параллельного развития с предками приматов. Этот отрезок времени, видимо, и является неизвестным нам переходным этапом в филогении рукокрылых. Возможные причины дивергенции рассмотрены в предыдущей главе.

В плане происхождения *Chiroptera*, особенно если исходить из того, что предками рукокрылых были мезозойские млекопитающие, необходимо представить возможность перестройки "ходильной", пятипалой конечности примитивного маммального предка в крыло рукокрылых. Такая перестройка в истории млекопитающих крайне редка и достоверно имела место один раз (если исходить из концепции монофилии *Chiroptera*).

Попытаемся кратко проанализировать эту часть проблемы с позиции сравнительной морфологии и экологии, принимая, что ключевым морфогенезом были перестройки кисти, в частности, удлинение 2—5-й пястных костей. Тем более, что морфологический аспект эволюции *Chiroptera* большинством авторов анализирован недостаточно.

В классе млекопитающих выделяют 9 типов автоподия (Манзий, 1959), в один из которых (пятый) вкладывается и кисть рукокрылых (рис. 4).

В этот же пятый тип вкладывается кисть некоторых насекомоядных (еж, буровзубка), большинство сумчатых, однопроходных, хищных. Как правило, многовариантность автоподия характерна для подавляющего большинства отрядов млекопитающих. Например, насекомоядным присущ третий и первый типы автоподия. Для всех же видов *Mega-* и *Microchiroptera* характерен один тип строения автоподия (это еще одно из доказательств в пользу концепции монофилии).

Автоподий рукокрылых можно отнести к пятому типу лишь по части количественных признаков (пятипалость, слияние $Ct+Ci+Cc$); размещение гороховидной косточки у основания МС5 можно рассматривать как количественный признак — изменилось соотношение числа косточек проксимального и дистального ряда и как качественный — изменился рычаг приложения силы локтевого сгибателя запястья. Кроме того, такая топография гороховидной косточки (Ca) уникальна в классе млекопитающих. Как указывалось в предыдущей главе, существенные изменения качественного характера претерпели суставной рельеф и размеры сочленовых поверхностей пястных и запястных костей автоподия рукокрылых. Удлинение 2—5-й пястных костей, видимо, не исчерпывается формальными представлениями о количественно-качественных соотношениях, ибо

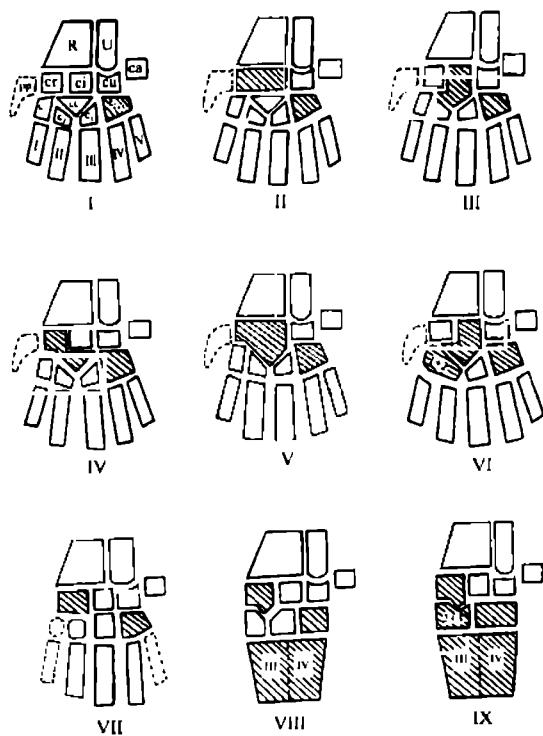


Рис. 4. Схематическое изображение костей, формирующих запястье млекопитающих. Сросшиеся кости заштрихованы, непостоянные указаны пунктиром (Манзий, 1959): 1 — крот, выхухоль, двупарнорезцовые грызуны, некоторые приматы, жирафы; 2 — однопарнорезцовые грызуны; 3 — неполнозубые, некоторые сумчатые, волаяная кутара; 4 — человекообразные обезьяны, человек; 5 — хищные, однопроходные, большинство сумчатых, еж, землеройка-бурсузка; 6 — броненосцы; 7 — хоботные, свиньи, пекари, бородавочники, бегемоты, носороги, тапиры; 8 — мозоленогие; 9 — парнокопытные, жвачные; Рр — предпервый палец; Cr, Cl, Cu, Ca, Cс — лучевая, промежуточная, локтевая, добавочная и центральная кости запястья; С₁-С₅ — первая-пятая кости запястья; I-V — пястные

гоptera, *Icaronycteris index* из Microchiroptera), до полной редукции (*Rhinolophidae*, *Hipposideridae*); редукция третьих (когтевых) фаланг на остальных (исключая первый) пальцах, у некоторых видов третий фаланг представлены упругими хрящевыми образованиями; первые, вторые фаланги 3–5-го пальцев удлинены. Об уникальном удлинении пястных костей (*Mc 2–5*) говорилось.

Приведенное сравнение подтверждает выше упоминавшийся тезис, что автоподий рукокрылых (исключив фаланги пальцев) по количественному составу компонентов в общем соответствует автоподию некоторых насекомоядных, хищных, ластоногих, однопроходных, сумчатых, а важнейшей эволюционной перестройкой его, приведшей к образованию конечности иного функционального типа, являются удлинение пястных костей и фаланг. При этом, кисть рукокрылых сохраняет и другие признаки, характеризующие примитивную пятипалую конечность наземных млекопитающих; у них также самый короткий первый палец, самый длинный третий.

Относительно гороховидной косточки мы допускаем, что, возможно правильнее говорить не о смещении ее, а о сохранении у рукокрылых дистального звена постминимуса (шестого пальца).

масштаб их такой, что определяет не только новое качество, но и иной функциональный тип конечностей. Качественным признаком в большей степени присуща специфичность. Обращаем внимание на существенную деталь: для отдельных качественных признаков в пределах данной системы гомологических структур характерен определенный диапазон вариабельности их количественных характеристик. Ряд исследователей на основании различий именно этих количественных характеристик строят концепцию большей примитивности представителей *Megachiroptera*, допуская возможность использовать это для обоснования концепции независимого происхождения подотрядов Chiroptera. Думается, что такие рассуждения некорректны, ибо речь идет лишь о количественной вариабельности характеристик в пределах системы одного качественного уровня.

Для полноты картины преобразования кисти рукокрылых следует отметить следующие детали: различная степень редукции фаланг второго пальца — от полного сохранения их, включая и когтевую (*Megachiroptera*),

На наш взгляд, интерпретация сравнительных данных свидетельствует, что "базовые" структуры кисти рукокрылых (ключевого звена в эволюционных перестройках конечностей) гомологичны и вполне выводимы из кисти насекомоядных. Что же касается дистальных звеньев (фаланг), то они достаточно лабильны в классе млекопитающих.

Отсюда же мы полагаем, что гипотеза А. Гупты (Gupta, 1967) о происхождении рукокрылых от птерозавров, несмотря на оригинальность и привлекательность, не имеет фактологического подтверждения.

Заключая главу, приходится констатировать, что вопрос о предковой форме Chiroptera окончательно не решен. Существует по крайней мере 7 точек зрения на их происхождение: от насекомоядных предков (эта точка зрения остается наиболее распространенной) произошли как Mega- так и Microchiroptera; от насекомоядных произошли только Microchiroptera, Megachiroptera филогенетически близки к приматам (Pettigrew, 1986); палеохироптерная стадия является исходной для обоих подотрядов рукокрылых, при этом возможность насекомоядного предка не отрицается (Smith, 1977); затрагивается вопрос о возможности филетической эволюции, когда Megachiroptera рассматриваются как предковая группа по отношению к Microchiroptera или наоборот (при этом подразумевается исходный насекомоядный предок); происхождение от предка, близкого к насекомоядным, и параллельное развитие на ранних стадиях эволюции предков рукокрылых и низших приматов (Ковтун, 1984, 1990); происхождение рукокрылых независимо от насекомоядного ствола (Barnabas et al., 1987); происхождение рукокрылых от птерозавров (Gupta, 1968).

Однако, по состоянию знаний на настоящее время с определенностью можно констатировать лишь следующее: предковые формы рукокрылых были небольших размеров, они прошли этап древесной (скальной) жизни; статус Chiroptera был достигнут к раннему эоцену, в эоцене они уже были достаточно дифференцированы и распространены — последнее предполагает существование прохироптера уже в верхнем мелу или ранее; есть основание считать, что предки рукокрылых были близки к Insectivora (эти выводы основываются, главным образом, на данных палеозоологии).

Исследования на рецентных видах позволили в значительной степени решить вопрос о генезисе летательной перепонки рукокрылых: хотя здесь и остается место для дискуссий, не вызывает сомнений, что она образовывалась из нескольких независимых зачатков. На наш взгляд, решен вопрос генезиса межпальцевой перепонки (место для дискуссий сохраняется). Обоснована возможность перестройки "бегающей" пятипалой конечности насекомоядного предка в крыло рукокрылых в конкретных экологических условиях. Конструктивной, хотя и дискуссионной, представляется гипотеза о филогенетической близости и параллелизме на раннем этапе исторического развития предков рукокрылых и приматов, ибо она подводит почву для исследования и обсуждения проблемы переходной стадии и переходных форм Chiroptera.

В неонтологических исследованиях остается существенный пробел — очень слабо исследовано эмбриональное развитие Chiroptera и практически не исследованы процессы роста уникальных по длине звеньев грудных конечностей. Могут ли эти исследования пролить свет на достаточно противоречивую проблему филогенеза Chiroptera покажет будущее.

ГЛАВА 3. РОСТ КАК БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

Проблема роста относится к числу тех, актуальность которых непрерывно возрастает по мере развития биологии. Известны многочисленные труды спе-

циалистов различных направлений внутри биологии (морфологов, физиологов, генетиков и т. д.) посвященные изучению этой проблемы. Литература, касающаяся общих закономерностей роста растительных и животных организмов, роста отдельных органов и тканей, значения отдельных внутренних и внешних факторов для течения процессов роста, взаимоотношения различных тканей в разные периоды роста и т. д., достигла к настоящему времени таких размеров, что охватить ее целиком в небольшом обзоре не представляется возможным.

Однако, несмотря на большое количество исследований, проблема роста еще далеко не разрешена; и по количеству противоречий, спорных моментов и разногласий она, пожалуй, занимает одно из первых мест. Это проявляется очень наглядно в том, что само понятие "рост" до сих пор недостаточно определено. В понятие роста вкладывается самое различное содержание, под которым объединяют разнообразные процессы. Внедрение новых методов исследований, таких как гистоавторадиография, гистохимия, электронная микроскопия позволило в последнее время установить ряд важных закономерностей роста, получить новые данные о процессах дифференцировки клеток и тканей, морфогенеза в целом.

Вместе с тем считаем необходимым кратко остановиться на уже устоявшихся положениях и закономерностях, характеризующих рост биологических объектов. Это прежде всего относится к основным типам органического роста, которые представлены в работе И. И. Шмальгаузена "Рост и дифференцировка" (1935). В этой же работе было показано, что исследование роста сводится к анализу изменений во времени весовых и линейных характеристик особи, а также изменений соотношений этих характеристик. Рост простейших одноклеточных организмов, рост популяций, увеличение массы клеток животных, а также иногда и рост целого организма подчиняется экспоненциальному закону (экспоненциальный рост). При таком росте общая масса живого вещества возрастает в геометрической прогрессии. В случае, когда однородный материал в процессе роста подвергается дифференцировке, тогда кривая роста имеет вид параболы (параболический рост).

Вместе с тем для целей и задач нашего исследования важно знать соотношение роста каждой из частей тела как функции возраста животного. Наблюдаемые при этом изменения изучаемой размерной характеристики называют относительным ростом части тела.

В одной из известных монографий, посвященной закономерностям роста животных (Мина, Клевезаль, 1976), отмечается, что рост органов и частей организмов (в том числе скелета конечностей), как правило, протекает неравномерно, и количественные зависимости, установленные для одной фазы онтогенеза, могут не сохраняться в течение всего периода развития. Подобные изменения морфологических пропорций, коррелирующих с изменением общих размеров тела, принято определять как онтогенетическую аллометрию (Rohrs, 1961, Gould, 1966, Ньют, 1973; Егоров, 1974; Мина, Клевезаль, 1976).

Существует уравнение, которое связывает размеры органа (y) с размерами тела (x): $y = bx$.

Эту зависимость обычно графически представляют в логарифмической системе координат. В результате, если $a > 1$, т. е. орган растет быстрее, чем тело в целом, то аллометрия положительна, если $a < 1$, аллометрия отрицательна, если $a = 1$, имеет место изометрия. При этом показатель степени (a) называют обычно константой роста и считают, что она определена генетически, и отражает влияние факторов среды, действующих на y помимо x (Егоров, 1974; Мина Клевезаль, 1976). На примере птиц было установлено, что рост их конечностей в онтогенезе близок к изометрическому (Klima, 1965). Скелет конечностей млеко-

питающих увеличивается не пропорционально, а быстрее увеличения размеров тела, где $a=1,08$ (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Пытаясь выяснить причины неравномерного роста органов, И. И. Шмальгаузен (1935) в результате тщательно выполненных исследований по росту и развитию конечностей у домашних птиц установил, в частности, что конечности относятся к быстро растущим органам, где периоды интенсивного роста сменяются промежутками относительного покоя, когда происходит важнейший морфогенез. Позднее это было найдено и для млекопитающих (Бунак, 1961).

Важным было также установление факта, что отдельные скелетные звенья конечностей по скорости роста между собой мало различаются. Это наблюдение И. И. Шмальгаузен (1926) объяснил тем, что крупные элементы конечности цыплят (бедренная, плечевая, лучевая, большая и малая берцовая кости) росли не быстрее, а даже медленнее мелких элементов запястья, предплечья и фаланг пальцев, т. к. они различались по своим начальным размерам и времени закладки каждого элемента. Отсюда вывод, что все звенья растут приблизительно с одинаковой скоростью. Конечные же размеры органа взаимосвязаны, в частности, с начальными размерами и временем закладки. Убедительным доказательством сказанного являются опыты, в которых добавляли клеточный материал к почке конечности цыпленка (Натре, 1959). При этом наблюдается полное развитие малоберцовой кости, сильно редуцированной у современных птиц, но присутствующей у их отдаленных предков археоптерикса и рептилий. Высказывается предположение, что редукция этой кости в эволюции птиц связана с уменьшением количества клеточного материала в результате подавления его роста. Таким образом, изменения продолжительности или интенсивности роста могут приводить к существенным перестройкам макроэволюционного характера (Белоусов, 1987).

Другим аспектом изучения причин неравномерного роста конечностей и составляющих их элементов является определение их функционального соответствия на каждом этапе онтогенеза. И. И. Шмальгаузен в своей работе "Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных" (1915) пришел к ряду значительных эволюционных выводов о закономерностях развития скелета конечностей у низших тетрапод и отметил, в частности, что степень развития того или иного элемента на определенном этапе онтогенеза зависит от функциональной нагрузки, которую он несет у взрослого животного, что согласуется с правилом Менерта и положениями теории функциональных систем Анохина (1961).

Крамер (Kramer, 1959) условно разграничил рост органов, в том числе и конечностей, на "функционально обусловленный" и "подготовительный". Автор считает, что рост конечностей низших позвоночных в постнатальном развитии является функционально обусловленным. У птиц впренатальном онтогенезе тазовые конечности растут быстрее грудных, а после выклева наблюдается торможение роста тазовых конечностей, тогда как рост грудных усиливается. Это объясняется тем, что вначале идет усиленная "подготовка" тазовых конечностей, которые активны сразу после выклева, затем ускоряется рост грудных т. е. как бы "подготавливается" вылет птенцов. Несмотря на условность такого подхода, он, вероятно, необходим для выяснения причин и механизмов различных проявлений относительного роста конечностей в целом и их элементов. По-видимому только с этих позиций можно объяснить наблюдаемые различия в темпах роста конечностей некоторых млекопитающих. Так, у новорожденного опоссума грудные конечности по размерам значительно превышают тазовые, что явно связано с их большей функциональной нагрузженностью сразу после рождения (Blinkoe, 1962). Аналогичные явления наблюдали у приматов (Kimura,

1987). По данным Джулаева (1965), у яков наиболее рано созревает и достигает относительной длины пястная кость, которая играет важную роль в локомоции новорожденного. У рукокрылых наблюдали характерное появление функциональной зависимости роста костей скелета конечностей от увеличения площади летательной перепонки в постнатальном онтогенезе большой ночницы (Sigmund, 1964). Оказалось, что линия онтогенетической аллометрии отдельных звеньев скелета крыла не совпадала с линией статической (внутривидовой) аллометрии, в то время как линия онтогенетической аллометрии площади крыловой перепонки была сходна с линией статической аллометрии. Связав эти данные с соответственными изменениями веса детенышей, автор пришел к выводу, что у рукокрылых длинниковые пропорции звеньев на различных этапах онтогенеза координируются прежде всего площадью крыловой перепонки, которая прямолинейно связана с массой тела. Получается, что в период постнатального развития рукокрылых характер роста элементов скелета конечностей, взятых в отдельности, не поддается функциональному объяснению. В то же время, рост скелета конечностей в целом носит явно функционально обусловленный характер.

Другой пример функционально обусловленного роста элементов скелета конечностей показывают органы, не связанные у рукокрылых с полетом. У новорожденного заметно увеличены (относительно взрослого состояния) размеры тазовых конечностей, а также первый, самый короткий палец кисти, который достигает почти дефинитивных размеров (Кузякин, 1950; Jones, 1967; Orr, 1970) и имеет важное функциональное значение для новорожденного, поскольку служит для прикрепления к тулу матери.

В большинстве же публикаций, касающихся различных аспектов постнатального роста и развития скелета конечностей рукокрылых (Кузякин, 1950; Kulzer, 1958; Jones, 1967; Davis, 1969; Orr, 1970; Maeda, 1972; Алексеева, Панютин, 1982; Шульга, 1982; Burnetl, Kunz, 1982; Kunz, Antony, 1982; Тиунов, 1989), определяется зависимость между длиной отдельного органа (как правило это лучевая кость) и возрастом молодого зверька.

Работы, в которых рассматривался бы рост скелета конечностей в эмбриогенезе рукокрылых, нам не известны.

Внедрение новых методов исследований, таких как гистоавторадиография, гистохимия, электронная микроскопия позволило в последнее время установить ряд важных закономерностей роста скелета, получить новые данные о процессах дифференцировки клеток и тканей, морфогенеза скелета в целом. Эти исследования также способствовали раскрытию механизмов, которые обеспечивают постоянное накопление тканевой массы, составляющей будущее скелетное звено, что приводит к приобретению им соответствующей формы, а в дальнейшем предопределяет замещение его дефинитивной костной структурой.

Биологическая суть этих механизмов заключается прежде всего в зональном обособлении источников роста и ориентированном распределении размножающихся клеток в зародыше (Румянцев, 1958; Житников, 1970; Хэм, Кормак, 1983; Мажуга и др., 1993 и др.).

В целом найдена прямая зависимость интенсивности роста кости от функционального состояния хондроцитов и скорости их размножения, что выражается в величине проксимального и дистального метафизов, размеров входящих в них зон дифференцирующихся хондроцитов (пролиферации, предгипертрофии или созревания и гипертрофии), величине самих хондроцитов, количестве хрящевых клеток в изогенных группах и других показателей (Житников, 1975 а, б, 1978; Дондуа, 1973, Kemper, 1972, 1983).

Исследования роста кости как функции пролиферирующего хряща с применением современных методик, среди которых одной из основных является

методика авторадиографии, в последнее время вылилась в создание математических моделей роста трубчатых костей на примере их продольного удлинения у лабораторных млекопитающих (Shinozuka et al., 1984) и птиц (Kember, 1983). Применение радиоактивных индикаторов, как например, зН-тимицина, позволило исследователям определить локализацию митотически делящихся клеток для различных клеточных популяций, характер и скорость перемещения дифференцирующихся клеток в пределах хряща, интенсивность их репродукции (Tonna, 1961; Young, 1962, Андреева, 1969; Lutfi, 1970, Janners, Searls, 1970; Дондуа, 1973; Житников, 1975). Применительно к хрящу эти данные немногочисленны и отражают те конкретные моменты дифференцировки, которые интересовали того или иного исследователя.

В более поздних опытах Кембером (Kember, 1972) была установлена прямая зависимость между темпом роста кости крыс в постнатальном онтогенезе зоны пролиферации эпифизарного хряща, а также интенсивностью размножения хондроцитов.

Изучая рост костей конечностей у птиц и млекопитающих, А. Я. Житников (1975, 1979) определял репродуктивную активность хондроцитов в метаэпифизарных зонах роста и непосредственно измерял темпы (скорость) удлинения звеньев по показателям скорости перемещения меченых зН-тимицином хондроцитов. Выяснилось, что интенсивность роста скелетного звена больше связана с размерами зоны пролиферации, тогда как индекс мечения — величина относительно постоянная для различных метаэпифизарных хрящей.

Изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что применение радиоактивных индикаторов для изучения роста скелета существенно дополняет гистологические и морфологические исследования и являются новой ступенью в понимании механизмов и закономерностей роста кости. Однако такие работы посвящены, как правило, изучению роста отдельно взятых скелетных элементов на определенном отрезке времени, не давая общего представления о закономерностях роста скелетных комплексов, каким является в частности, скелет конечности. Кроме того, все работы с применением метода авторадиографии выполнены на лабораторных животных. На представителях дикой фауны такие опыты не проводились.

Лишь в единичных публикациях, затрагивающих постнатальный рост отдельных звеньев у рукокрылых (Rybar, 1971; Buchler, 1980; Kunz, Antony, 1982), учитывалась величина хрящевых пластинок трубчатых костей грудной конечности у молодого зверька для уточнения его возраста.

ГЛАВА 4. ЗАКЛАДКА ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ СИСТЕМЫ ОРГАНОВ ЛОКОМОЦИИ РУКОКРЫЛЫХ

Состояние изученности вопроса

В отечественной и зарубежной литературе публикаций по различным аспектам роста и развития конечностей, в том числе и их скелета, достаточно много. Однако в большинстве своем они разрознены и фрагментарны. В какой-то степени этот недостаток компенсируется различного рода руководствами по эмбриологии и гистологии, где представлены обобщенные схемы процессов роста и дифференцировки органов, в том числе и конечностей. Что же касается рукокрылых, то нам известны лишь единичные работы, преследовавшие локальные цели.

Относительно млекопитающих в целом следует отметить, что исследования по развитию конечностей в пренатальном онтогенезе проводились на предста-

вителях большинства отрядов: насекомоядных (Jacobfeuerborn, 1908; Sterba, 1980), шерстокрылых (Hubrecht, Lange, 1919), рукокрылых (Schumacher, 1933; Бутовский и др., 1985), приматов и человека (Жеденов, 1962; Фалин, 1976), грызунов (Дыбан и др., 1975; Салихбаев, 1977), китообразных (Слепцов, 1968; Гаджиев, Полякова, 1980), парнокопытных (Курносов, 1960; Sterba, 1974). Анализ данных исследований, а также представленные в различных сводках, в том числе в таблицах нормального развития Ф. Кейбеля (Keibel, 1906; Дыбан и др., 1975) и специальной литературе (Zwilling, 1961; Milaire, 1965; Wolpert et al., 1975; Ede, 1977; Борхвардт, 1993) убеждает в том, что почки конечностей большинства млекопитающих, как впрочем, и большинства позвоночных, в целом закладываются сходно. Однако их дальнейшее формирование весьма видоспецифично, причем особенно выделяются по своему развитию конечности тех животных, которые обладают крайними формами локомоторных специализаций. Ярким примером эмбриональных перестроек органов локомоции может служить развитие грудных конечностей крота, которые к концу эмбриогенеза разворачиваются относительно продольной оси тела эмбриона, принимая положение, присущее роющей конечности взрослого животного (Sterba, 1980). Весьма специфична смена положения грудных конечностей у разновозрастных эмбрионов шерстокрыла, которые к завершению пренатального развития значительно удлиняются и вместе с разросшейся летательной перепонкой охватывают лицевую часть головы и всю брюшную часть туловища эмбриона (Hubrecht, Lange, 1919). Лишь в единичных публикациях и весьма фрагментарно описаны отдельные эмбрионы рукокрылых, у которых в процессе эмбриогенеза отмечается усиленное развитие грудных конечностей по сравнению с тазовыми (Keibel, 1906; Бутовский и др., 1985). Проследив пренатальный рост и развитие конечностей тушканчиков, передвигающихся в основном прыжками и имеющих значительно удлиненные тазовые конечности, Салихбаев (1977) установил, что укороченные у взрослых форм грудные конечности на стадии эмбрионов закладываются раньше тазовых и только в плодном периоде тазовые конечности начинают расти быстрее.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что в онтогенезе различных млекопитающих наблюдается значительное варьирование в темпах роста и развития как грудных, так и тазовых конечностей. В литературе неоднократно предпринимались попытки найти объяснение этим явлениям.

Краткая характеристика стадий нормального развития на примере рыжей вечерницы

Как отмечалось, в отечественной и зарубежной литературе сведения об эмбриональном развитии рукокрылых малочисленны. Относительно подробно изучены лишь ранние стадии развития представителей отряда, а также фрагментарно описаны отдельные эмбрионы некоторых видов. Полное описание стадий эмбрионального развития отсутствует.

Мы попытались частично восполнить этот пробел, исследовав пренатальное развитие рыжей вечерницы с момента закладки почек грудных конечностей до рождения.

В процессе работы установлено, что в целом эмбриональное развитие рыжей вечерницы укладывается в таблицы постстадийного эмбриогенеза мелких лабораторных животных (серая крыса, золотистый хомячок, кролик, домовая мышь) и происходит по общему для млекопитающих плану (Дыбан и др., 1975). Главные различия связаны с наиболее поздними этапами внутриутробного развития, когда появляются "видоспецифичные" черты организации рукокрылых.

Представленные нами сведения, по-видимому, можно рассматривать как таблицы нормального развития рыжей вечерницы (рис. 5), где особое внимание

уделено появлению у эмбрионов данного вида признаков, свойственных только рукокрылым. Последнее относится прежде всего к описанию развивающихся конечностей, форма которых, степень дифференцировки, положение относительно тела и некоторые другие показатели являлись одними из основных морфологических признаков, характеризующих ту или иную стадию.

Наличие в перечисленных выше литературных источниках сведений о ранних стадиях развития рукокрылых позволило нам начать описание эмбриогенеза рыжей вечерницы со стадии 13 — стадии почек грудных конечностей.

Стадия 13. Стадия почек грудных конечностей. Длина эмбриона 3,1 мм (рис. 6).

Тело эмбриона кольцеобразно изогнуто. Хвост соприкасается с головой. Имеются почки грудных конечностей в виде едва заметных бугорков. Оформлены первые жаберные дуги: мандибулярная, гиоидная и третья жаберная и соответствующие им гиомандибулярная и вторая жаберные щели. Закладка сердца и печени образует хорошо заметный сердечно-печеночный выступ. Закладываются обонятельные и хрусталиковые плацоды.

Стадия 14. Стадия почек тазовых конечностей. Длина эмбрионов 4,0 мм (рис. 7).

Эмбрионы С-образно изогнуты таким образом, что тело образует 4 изгиба: теменной, шейный, туловищный и хвостовой. Почки грудных конечностей представляют собой небольшие валикообразные выпячивания. Происходит закладка почек тазовых конечностей в виде едва заметных бугорков. Дифференцированы 28–30 пар сомитов. Появляются зачатки верхнечелюстных отростков. Орган обоняния представлен обонятельными плацодами как утолщения кожного эпителия на ростральном конце головы.

Стадия 15. Стадия формирования пальцевой пластинки грудных конечностей и срастания верхнечелюстного и латерального носового отростков. Длина эмбрионов 4,5; 4,7; 4,8 мм (рис. 8).

Эмбрионы по-прежнему С-образно изогнуты. Резко выражен шейный изгиб. Намечается затылочный. Голова плотно прижата к сердечно-печеночному выступу. В зачатке глаза просматривается хрусталик, окруженный пигментной



Рис. 5. Рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*) (по А. П. Кузякину, 1950).

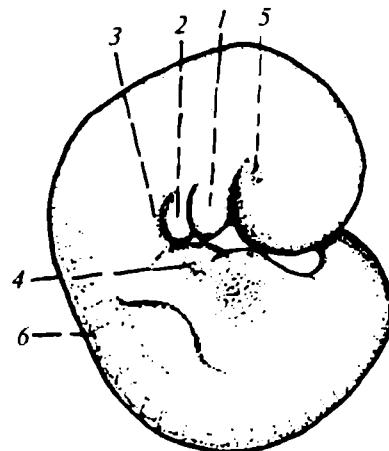


Рис. 6. Эмбрион длиной 3,1 мм (13 стадия): 1 — мандибулярная дуга; 2 — гиоидная дуга; 3 — третья жаберная дуга; 4 — сердечно-печеночный выступ; 5 — хрусталиковая плацода; 6 — сомиты.

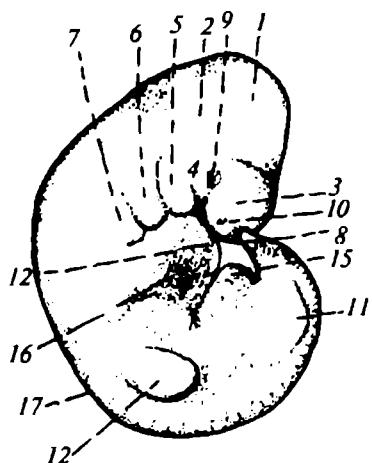


Рис. 7. Эмбрион длиной 4,0 мм (14 стадия): 1 — средний мозг; 2 — продолговатый мозг; 3 — конечный мозг; 4 — верхнечелюстной отросток; 5 — мандибулярная дуга; 6 — гиоидная дуга; 7 — третья жаберная дуга; 8 — хвост; 9 — зародыш глаза; 10 — обонятельная плацода; 11 — почка тазовой конечности; 12 — почка грудной конечности; 15 — желточный стебелек; 16 — зародыш сердца; 17 — сомиты.

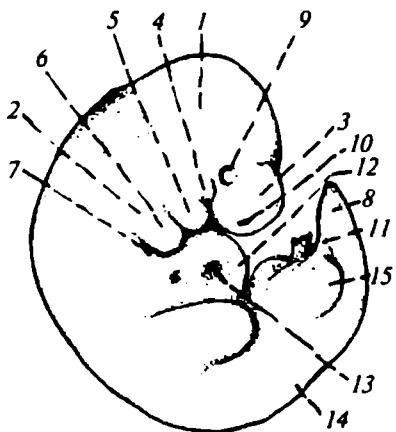


Рис. 8. Эмбрион длиной 4,8 мм (15 стадия): 1 — средний мозг; 2 — продолговатый мозг; 3 — конечный мозг; 4 — верхнечелюстной отросток; 5 — мандибулярная дуга; 6 — подъязычная дуга; 7 — третья жаберная дуга; 8 — хвост; 9 — глаз; 10 — обонятельная ямка; 11 — желточный стебелек; 12 — сердечный выступ; 13 — зародыш сердца; 14 — сомиты; 15 — почка тазовой конечности.

конечности заметно укрупнены по сравнению с 14 стадией. Дистальная часть грудных конечностей разделена на отделы. Дистальная часть грудных конечностей представлена плоскими ластообразными пальцевыми пластинками с округлыми краями без видимых контуров пальцев. В дистальной части тазовых конечностей намечается образование пальцевой пластиинки. Первая жаберная щель превращается в слуховой проход. Происходит закладка верхнего века. Путем дальнейшего углубления обонятельной ямки формируется носовая полость.

На 15-й стадии (длина 4,8 мм) голова эмбриона становится более крупной. Головной мозг, состоящий из среднего, продолговатого и конечного мозга, занимает значительную часть передней части тела. Верхнечелюстные отростки продолжают расти и срастаются с латеральными носовыми отростками, образуя неглубокую борозду — зародыш слезно-носового канала. Обонятельная ямка приобретает щелевидную форму. Третья жаберная дуга становится более выраженной. Хвост продолжает сокращаться и уменьшаться в длине. Грудные конечности становятся более крупными и сложными, сформировав пальцевые пластинки. Тазовые конечности также продолжают расти и усложняться.

Стадия 16. Стадия формирования пальцевой пластиинки тазовых конечностей и превращения первой жаберной щели в слуховой проход. Длина эмбрионов: 5,2; 5,5; 5,64; 5,9; 6,0 мм (рис. 9).

Эмбрионы продолжают сохранять С-образную форму. Наиболее выражены теменной и шейный изгибы. Хвост соприкасается с головой. Грудные

Стадия 17. Стадия окружного слухового прохода и первых вибрисс; появление зачатков боковой летательной перепонки и ушной раковины. Длина эмбриона 6,2 мм (рис. 10).

Эмбрион по-прежнему С-образно изогнут. Шейный изгиб довольно резко обозначен. На верхней губе появляются первые вибриссы. Наружное слуховое отверстие приобретает округлую форму. Вокруг него хорошо заметно дугообразное возвышение зачатка ушной раковины и бугорок козелка. Закладывается нижнее веко. Оформилось носовое отверстие. Рот слегка приоткрыт и видна закладка языка. В пальцевой пластинке грудных конечностей просматриваются закладки пальцев, которые намечаются в виде лучей из плотного скопления мезенхимы. При этом закладки второго—пятого пальцев удлинены по сравнению с закладкой первого пальца кисти. В пальцевой пластинке тазовых конечностей появляются зачатки пальцев, которые одинаковы по длине. На этой стадии появляется один из важнейших для рукокрылых (из числа специфических) признаков — первый зачаток летательной перепонки в виде валикообразного утолщения в области, близкой к подмышечной. Начинается дифференцировка скелетной мускулатуры.

Стадия 18. Стадия ластообразных конечностей и закладки хвостовой (межбедренной) перепонки. Длина эмбрионов: 7,6; 8,0; 8,5; 8,8 мм (рис. 11).

Шейный изгиб начинает выпрямляться. Голова прижата к грудной части туловища. Вокруг слухового отверстия видна складка ушной раковины и козелок. Начинается рост верхнего и нижнего века навстречу друг другу. Рот закрыт. Вибриссы появляются возле уха и над глазом. На верхней губе расположены в 4 ряда. Намечаются изгибы в локтевом и коленном суставах. Это приводит к тому, что предплечье и кисть начинают менять свое положение из парасагиталь-

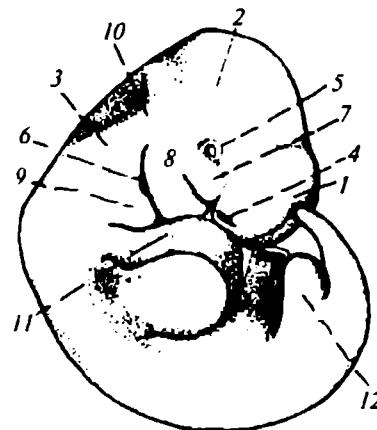


Рис. 9. Эмбрион длиной 5,9 мм (16 стадия): 1 — передний мозг; 2 — средний мозг; 3 — продолговатый мозг; 4 — обонятельная ямка; 5 — глаз; 6 — слуховое отверстие; 7 — верхнечелюстной отросток; 8 — мандибулярная дуга; 9 — гиоидная дуга; 10 — волосяные фолликулы; 11 — сердечный выступ; 12 — тазовая конечность.

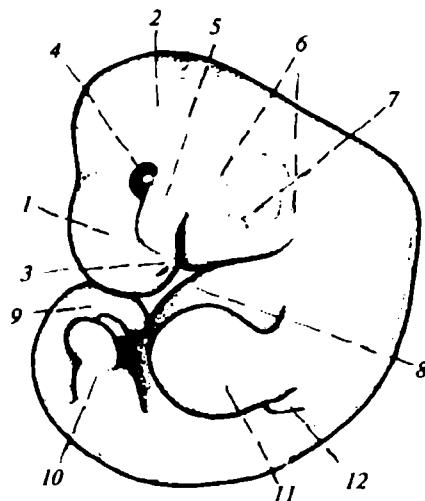


Рис. 10. Эмбрион длиной 6,2 мм (17 стадия): 1 — конечный мозг; 2 — средний мозг; 3 — носовое отверстие; 4 — глаз; 5 — верхнечелюстной отросток; 6 — зачаток ушной раковины; 7 — зачаток козелка; 8 — сердечный выступ; 9 — хвост; 10 — зачаток тазовой конечности; 11 — пальцевая пластинка грудной конечности; 12 — зачаток боковой летательной перепонки.

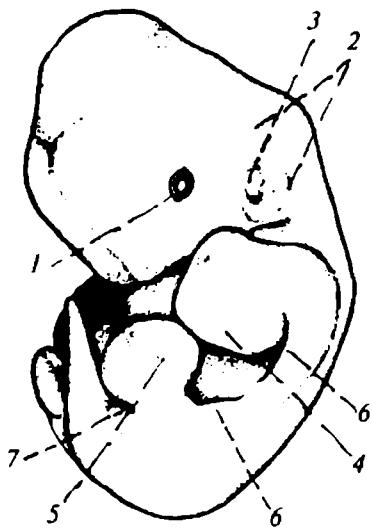


Рис. 11. Эмбрион длиной 7,6 мм (18 стадия): 1 — глаз; 2 — ушная раковина; 3 — козелок; 4 — лопатка грудной конечности; 5 — лопатка тазовой конечности; 6 — зачаток боковой летательной перепонки; 7 — зачаток межбедренной перепонки.

сов и свободных конечностей. Формируются зубные пластинки верхней и нижней челюстей, а также центры окостенения нижней челюсти. Первый зачаток боковой летательной перепонки разрастается по нижнему краю грудной конечности и почти вплотную приближается к кисти в области пятого пальца. Каудально он растет по направлению к паховой области (эмбрион 7,6 мм). К этому времени у проксимального конца тазовой конечности образуется еще один зачаток боковой (крыловой) летательной перепонки. Вскоре оба зачатка сливаются, образуя боковую складку — будущую крыловую перепонку (эмбрионы длиной 8,0; 8,5 мм).

Характерным для данной стадии развития является то, что развитие крыловой и межпальцевой перепонок, некоторое время идет независимо. На данной стадии они не срастаются в единую летательную перепонку. Одновременно с этим с обеих сторон от корня хвоста появляются зачатки межбедренной перепонки.

Стадия 19. Стадия начала обособления пальцев конечностей, срастания боковой и межпальцевой и формирования зачатка плечевой перепонки. Длина эмбрионов: 9,1; 9,3; 9,5; 10,0 мм (рис. 12).

Шейный изгиб продолжает сглаживаться, хотя эмбрионы по-прежнему сохраняют общую С-образную изогнутость тела. Волосяные фолликулы покрывают все тело. Появляются они и на голове. Ушная раковина частично прикрывает наружное слуховое отверстие. Щель между веками сужается. Конечности, особенно грудные, уже отчетливо дифференцированы на отделы. В пальцевых пластинках грудных конечностей начинается обособление первого пальца кисти. В пальцевых пластинках тазовых конечностей-пальцев стопы, которые слегка выступают за край пластинок, придавая им зазубренную форму.

Важнейшим для эмбрионов этой стадии является срастание крыловой (боковой) перепонки с межпальцевой в области пятого пальца грудных конечностей. Межбедренная перепонка достигает средины хвоста. Образуется зачаток плечевой перепонки в виде складки на плече и предплечье.

ногого, в котором до этого находилась вся конечность, в вентромедиальное, "прижимаясь" к грудной области. Тазовые конечности сгибаются в коленном суставе. Грудные и тазовые конечности имеют широкие пальцевые пластинки с различными по длине и степени дифференцировки закладками пальцев. Пальцевые пластинки грудных конечностей по размерам почти в 1,5 раза крупнее таковых тазовых. Лучи пальцев в пальцевой пластинке стопы расположены веерообразно относительно продольной оси тазовой конечности. Зачатки второго—пятого пальцев кисти удлиняются по сравнению с зачатками первого пальца. Процессом хондрогенеза охвачены элементы осевого скелета, пояс-

Стадия 20. Стадия пятипалых конечностей и закрытия наружного слухового прохода. Длина эмбрионов: 10,3; 11,1; 11,2; 11,8 мм (рис. 13).

Все изгибы тела эмбрионов заметно сглажены. Шейный изгиб плавно переходит в линию спины. Ушная раковина полностью прикрывает слуховое отверстие. Увеличивается количество вибрисс на ростральной части головы. Глазная щель сужена и наполовину прикрывает глазное яблоко. Появляется пигмент кожи. Эмбрионы изогнуты таким образом, что тазовые конечности касаются головы. Отчетливо выражены изгибы в локтевом и коленном суставах грудных и тазовых конечностей. Грудные конечности прижаты к телу; охватывают

голову и переднюю половину туловища с вентральной стороны. Первый палец кисти обособлен и увеличен в размерах относительно других пальцев (и по сравнению с таковыми у взрослых). Второй—пятый пальцы заметно удлинены по сравнению с первым пальцем. За счет удлинения концевой фаланги третьего пальца образуется верхушка крыла. Тазовые конечности имеют обособленные пальцы и зачатки когтей в виде бугорков. Пальцы тазовых конечностей приближаются по размерам к первому пальцу кисти. Хвост целиком заключен в межбедренную перепонку. Характерным для данной стадии является образование шлюры, поддерживающей наружный край межбедренной перепонки.

Стадия 21. Стадия начала смыкания век. Длина эмбрионов: 12,4; 12,5; 13,5 мм (рис. 14).

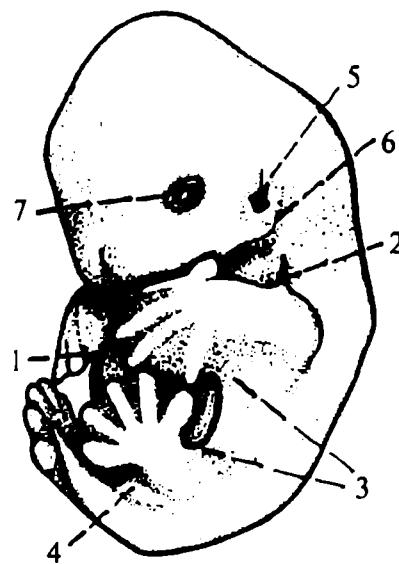


Рис. 12. Эмбрион длиной 10,0 мм (19 стадия): 1 — межпальцевая перепонка; 2 — плечевая перепонка; 3 — боковая перепонка; 4 — хвостовая перепонка; 5 — слуховое отверстие; 6 — ушная раковина; 7 — глаз.

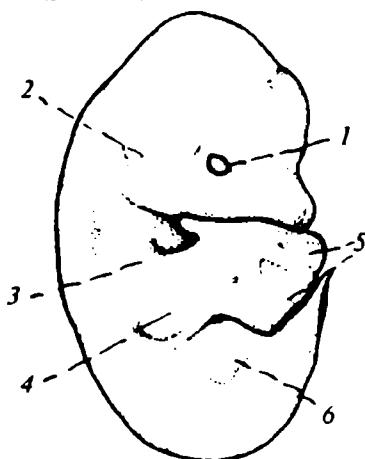


Рис. 13. Эмбрион длиной 11,8 мм (20 стадия): 1 — глаз; 2 — ушная раковина; 3 — плечо; 4 — предплечье; 5 — межпальцевая перепонка; 6 — хвостовая перепонка.



Рис. 14. Эмбрион длиной 12,4 мм (21 стадия).

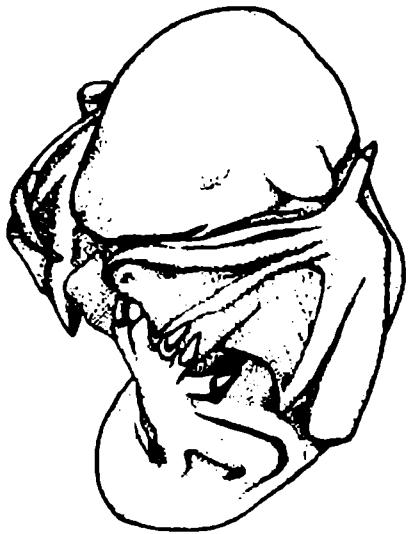


Рис. 15. Эмбрион длиной 17,0 мм (22 стадия).

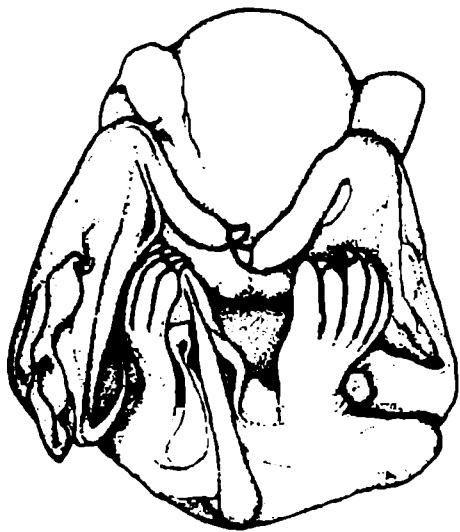


Рис. 16. Эмбрион длиной 25,0 мм (23 стадия).

Изгибы тела эмбрионов сильно сглажены. Голова несколько наклонена вперед, но грудной области уже не касается. Глаза закрыты. Хорошо развита ушная раковина и козелок. Рот приоткрыт, и виден кончик языка. Второй-пятый пальцы кисти продолжают удлиняться (в основном за счет метакарпалий) по сравнению с первым пальцем, который все же по относительным размерам превосходит таковой у взрослых. Хвост начинает подгибаться в сторону брюшной области эмбрионов. Третий-пятый пальцы кисти различаются по длине в основном за счет дистальных фаланг. Второй палец кисти, как и у взрослых особей, короче остальных (третьего-пятого). Характерного для взрослых различия в длине плеча и предплечья еще не наблюдается. Проксимальное и среднее звено тазовых конечностей по абсолютным размерам приблизительно на треть короче гомодинамных звеньев грудных конечностей. В скелете поясов свободных конечностей образована периостальная кость.

Стадия 22. Стадия полного смыкания век. Длина эмбрионов: 13,6; 14,2; 14,2; 15,4; 16,7; 17,0; 17,3; 17,7; 18,1; 18,6; 18,8; 19,7; 20,3; 20,5; 20,8; 21,8 мм (рис. 15).

Изгибы тела эмбрионов почти полностью сглажены. Шея и мордочка удлинены. Веки плотно сомкнуты. Волосяные фолликулы покрывают все тело. В области шеи появляются складки кожи. Грудные конечности меняют свое положение: происходит их сгибание в локтевом суставе. В то же время значительно удлиненная кисть охватывает лицевую часть головы и брюшную полость туловища. Тазовые конечности разворачиваются, налегают стопами на брюшную область туловища. Это обусловлено их сильным сгибанием в коленном суставе, а также подгибанием всей задней части тела по направлению к голове. Летательная перепонка приобретает поперечную исчерченность (жилкование). В ней уже развиты армирующие ее соединительнотканые элементы. Предплечье начинает опережать в росте плечевую кость. Продолжается удлинение части грудной конечности за счет усиленного роста скелетных элементов третьего пальца,

где суммарная длина его фаланг приблизительно равна длине метакарпалий. Голень вполовину короче предплечья. Пальцы стопы достигли размеров большого пальца кисти. В ротовой полости появляются бугорки — выпячивания кожного эпителия десен в результате роста молочных зубов. В большинстве крупных элементов осевого скелета, поясов свободных конечностей появляются очаги энхондрального окостенения.

Стадия 23. Стадия сформированного плода. Экземпляр длиной 25,0 мм (рис. 16).

Вся кожа морщинистая. Глаза закрыты. В результате разворота ушной раковины, которая при этом прижимается к затылочной области головы, открывается наружное слуховое отверстие. Конечности вместе с разросшейся летательной перепонкой, охватывают голову и большую часть тела кроме затылочной и спинной областей. В скелете конечностей наблюдается различная степень удлинения звеньев. По абсолютным показателям наиболее удлинена лучевая кость, наименее — кости голени и бедра. По относительным — заметно удлинены пальцы стопы и первый палец кисти. У эмбрионов это наиболее "зрелые" элементы скелета конечностей, что объясняется их ранней функциональной нагруженностью. Прорезаются первые молочные зубы. Их формула следующая:

$$di \frac{12}{123} dc \frac{-}{1} dp \frac{--}{-} = 12$$

Стадия 24. Стадия новорожденности (рис. 17).

Рождаются 1–2 детеныша слепыми и голыми. Летательная перепонка, кожа конечностей и головы пигментированы. Глаза закрыты. Ушная раковина прижата к затылочной области головы. Наружное слуховое отверстие открыто. Тело покрыто крупно-складчатыми морщинами. Туловище и голова покрыты мелкими, едва различимыми светлыми пуховыми волосками. На протяжении первых суток жизни (иногда двух) сохраняется пуповина. Терморегуляция несовершенна. Новорожденные способны к вокализации. С первых минут жизни они прочно удерживаются на теле матери с помощью молочных зубов, а также первого пальца грудной и пальцев тазовой конечности. Количество прорезавшихся молочных зубов у новорожденных неодинаково. Приводим наиболее полную формулу:

$$di \frac{12}{123} dc \frac{-}{1} dp \frac{12}{1-} = 20$$



Рис. 17. Новорожденный детеныш (24 стадия).

Не указанный в формуле второй нижний премоляр появляется в течение первых дней жизни (на 5–7 сутки).

Темпы роста отдельных частей тела крайне неравномерны. Прежде всего это касается конечностей. У новорожденных непропорционально сильно увеличены тазовые конечности: пальцы и когти стопы, а также первый палец кисти. Остальные пальцы кисти относительно их состояния у взрослых укорочены.

В заключение следует отметить, что способность к настоящему активному полету и уникальная возможность эхолокационной ориентации в пространстве наложила отпечаток на специфику эмбриогенеза рукокрылых. Это проявляется в разновременной закладке отдельных внешних и внутренних признаков в сравнении с таковыми у лабораторных животных.

Закладка и развитие скелетных элементов конечностей в пренатальном онтогенезе рукокрылых (на примере рыжей вечерницы)

Цель настоящего раздела — определить сроки закладки различных компонентов конечностей, появления специфических для рукокрылых и важнейших в функциональном отношении структур (признаков), возникающих в процессе гистогенеза скелета конечностей.

Чтобы внести ясность, о каких конкретных структурах будет идти речь, считаем рациональным дать краткую характеристику этих структур у взрослых особей, используя, главным образом, рисунки.

Важнейшим "собственнохироптерным" признаком лопатки (*scapulae*) является наличие вторичной суставной поверхности для сочленения с большим бугорком плечевой кости. Плечевая кость характеризуется крупной, сферической формы головкой, сильно развитыми большим и малым бугорками, мощным пекторальным гребнем; на дистальном конце — хорошо развитый шиловидный отросток (рис. 18, 19).

Лучевая кость (*radius*) относительно самая длинная в классе мле-

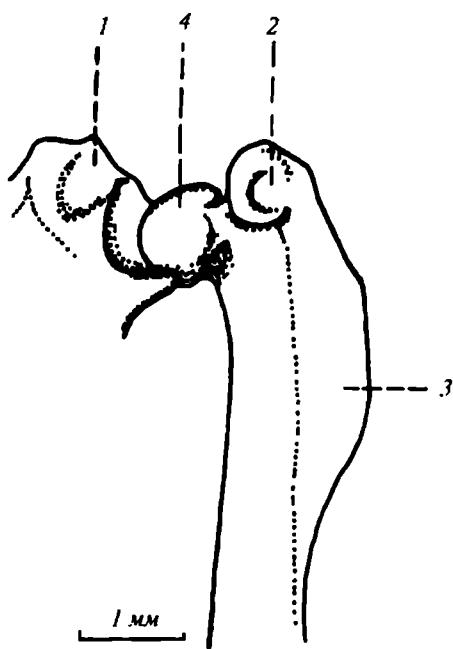


Рис. 18. Лопатка и проксимальная треть плечевой кости: 1 — вторичная суставная поверхность на лопатке; 2 — большой бугорок плечевой кости; 3 — пекторальный гребень; 4 — головка плечевой кости.

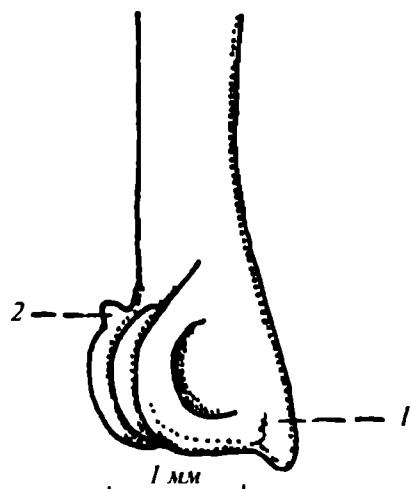


Рис. 19. Дистальная треть плечевой кости: 1 — шиловидный отросток; 2 — медиальный надмыщелок.

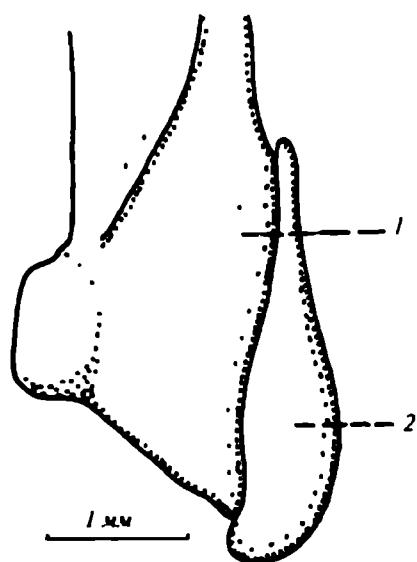


Рис. 20. Проксимальный конец лучевой кости (1) и локтевая кость (2).

нностем метакарпалий. Первая пястная кость, видимо, сохраняет анцестральные пропорции (Ковтун, 1984). Первый палец противопоставлен остальным, хорошо подвижен. Mc_{2-4} жестко связанные, Mc_1 — подвижна независимо от остальных пястных костей (рис. 21, 22).

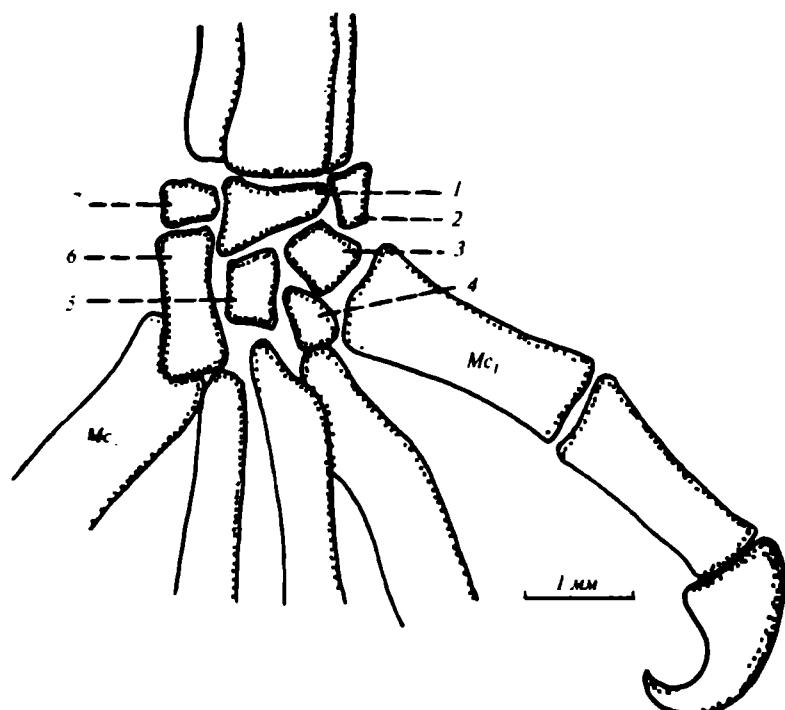
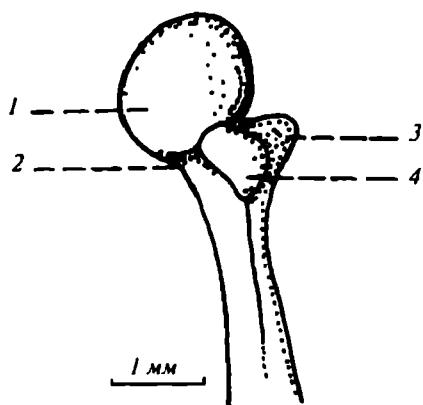
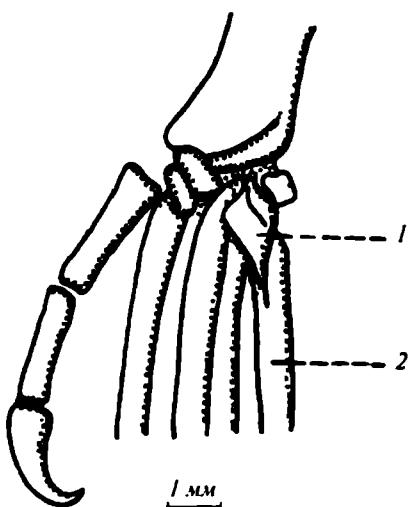


Рис. 21. Кости запястья и пястья (тыльная поверхность): 1 — полулунная ($Cc+C1+Cr$); 2 — ладьевидная; 3 — многоугольная; 4 — трапециевидная; 5 — головчатая; 6 — крюковидная; 7 — трехгранныя; Mc_1 , Mc_2 , Mc_3 — пястные кости.

копитающих; локтевая (ulna) в значительной степени редуцирована — сохранился лишь проксимальный конец с локтевым отростком (рис. 20) и самый дистальный, сросшийся с дистальным концом radius (служит для укрепления лучезапястного сустава) (рис. 21).

Для запястья характерно слияние $Cr+Ci+Cs$ костей с образованием одной (полулунной) (рис. 21), специфично смешение гороховидной (Ca) косточки к основанию пятой пястной кости (рис. 22).

Наибольшая специфичность присуща пястным костям (Mc_{2-5}), отчасти фалангам, что выражено их уникальным удлинением и перестройкой проксимальных суставных поверхностей.



гает 4,0 мм. Концентрация мезенхимы в местах будущих закладок костей наблюдается у эмбриона длиной 4,5–4,8 мм.

Наряду с грудными, у эмбриона длиной 4,7 мм обнаруживаются зачатки тазовых конечностей (рис. 26). В почке грудной конечности топографически определяются эктодермальный и мезодермальный компоненты. Эпителий образует апикальный гребень, состоящий из нескольких рядов клеток (рис. 27). Центральный участок мезодермального материала состоит из рыхло расположенных клеток недифференцированной мезенхимы.

У эмбрионов длиной 5,2–6,0 мм на продольных срезах как грудной, так и тазовой конечности, видно, что в зоне формирования будущих склеробластем количество мезенхимных клеток увеличивается (эмбрион 5,6 мм). Клетки этой зоны элипсоидной и овальной формы и отличаются от менее компактно расположенных окружающих клеток более темной окраской.

У эмбриона 6,2 мм длиной нарастает уплотнение недифференцированной мезенхимы, как в проксимальных, так и в дистальных концах почек конечностей, что свидетельствует об активации процесса скелетообразования. У эм-

Для бедренной кости (femur) характерно то, что головка как бы насажена на проксимальный конец femur, т. е. ее длинниковая ось практически совпадает с длинниковой осью бедра (тогда как у других млекопитающих между ними образуется угол) (рис. 23).

Из костей голени интерес представляет редукция проксимальной части малоберцовой кости (fibulae). При этом сохраняется соединительнотканый тяж, соединяющий конец малоберцовой кости с латеральным мышцелком бедра (рис. 24). Благодаря последнему, сформировался аппарат подвешивания летучих мышей без затраты мышечной энергии (Ковтун, 1978).

Стопа по всем показателям сходна со стопой насекомоядных (рис. 25). Рассмотрим развитие этих структур в эмбриогенезе.

У эмбрионов рыжей вечерницы зачатки грудных конечностей появляются несколько раньше зачатков тазовых. Морфологически различимые почки грудных конечностей в виде слабых конусовидных выпячиваний боковых стенок грудного отдела эмбриона заметны, когда его длина достиг-

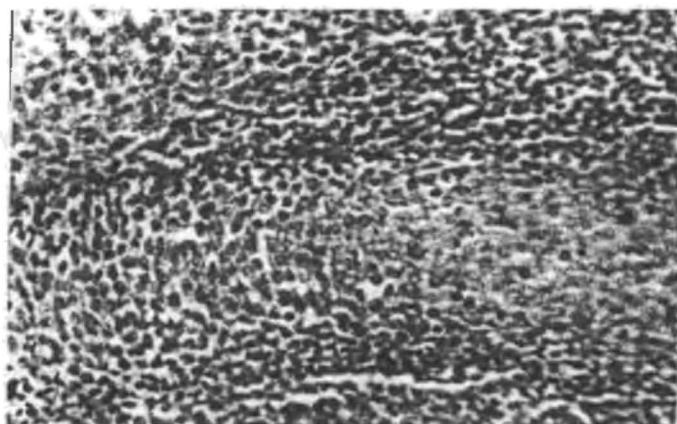


Рис. 28. Склеробластема плечевой кости эмбриона 7,5 мм (Гематоксилин-эозин. Ув. 180).

для взрослых особей, у которых второй палец образует передний, ведущий край крыла. Характерно, что на данной стадии развития закладка первого пальца кисти лишь на треть короче закладок второго–пятого пальцев (у взрослых особей эта пропорция составляет примерно 1:9), то есть увеличена закладка первого пальца (рис. 31).

На препаратах, полученных с серийных срезов кисти, видно, что на данной стадии развития (у эмбрионов 8,5 мм) закладки пальцев различаются не только по своей длине, но и по своему диаметру.

На микрофотографии с продольного среза кисти (рис. 30), где наиболее полно представлены закладки второго–пятого пальцев, резко выделяется зачаток пятого пальца, диаметр которого почти в 1,5–2 раза больше диаметров зачатков второго–четвертого пальцев, последние по диаметру приблизительно одинаковы. Максимальные поперечные размеры в центре закладок второго–четвертого пальцев составляют 120–130 мкм, а для пятого пальца 240–250 мкм.

В плоскость данного среза не попала укороченная закладка первого пальца. Она приводится на микрофото (рис. 31). Кроме этого, на рассматриваемой стадии уже отчетливо заметны более плотные участки в закладке дистальных элементов автоподия — это будущие метакарпо-фалангальные суставы. По их

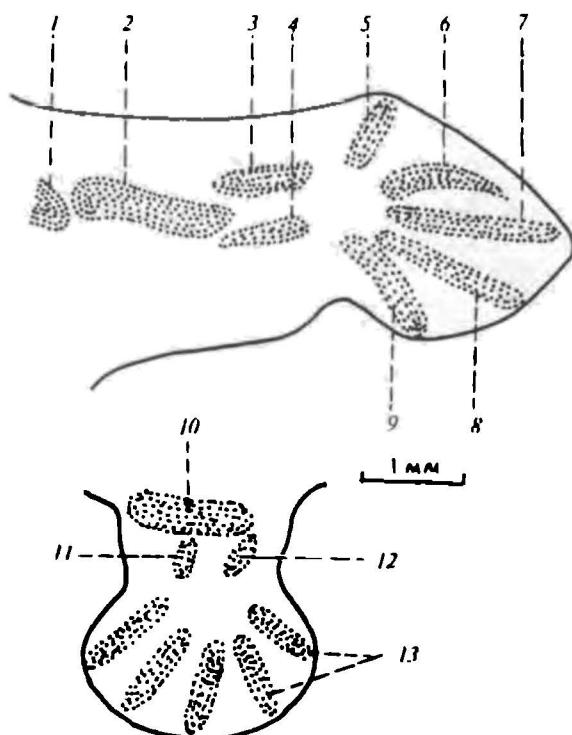


Рис. 29. Схематическое изображение скелетных элементов грудной и тазовой конечностей эмбриона длиной 8,5 мм (на основании графической реконструкции): 1 — лопатка; 2 — плечевая кость; 3, 4 — лучевая, локтевая кости; 5— первый палец; 6—9 — второй–пятый пальцы кисти; 10 — бедренная кость; 11, 12 — большеберцовая, малоберцовая кости; 13 — пальцы стопы.



Рис. 26. Зачатки грудной (A) и тазовой (Б) конечностей на продольных срезах эмбриона 4,7 мм (Гематоксилин-эозин. Ув. 410).

скоплений мезенхимы, которые без четких границ сливаются по периферии с более рыхлой мезенхимой межпальцевых участков (рис. 30). Количество клеток в этих участках нарастает, и они концентрируются таким образом, что образуют очень грубый контур будущих скелетных элементов. Характерно, что на данной стадии зачатки первого (рис. 31) и пятого (рис. 30) пальцев отведены примерно на величину прямого угла от оси расположения второго-четвертого пальцев, которые ориентированы вдоль продольной оси конечности в плоскость пальцевой пластиинки.

Изначально наиболее удлиненными являются зачатки второго-пятого пальцев, третий и четвертый, из которых ориентированы приблизительно вдоль длинной оси конечности и вместе с зачатком плечевой, лучевой и локтевой kostей образуют продольную ось конечности. Удлиненный зачаток второго пальца дугообразно изогнут по отношению к зачатку третьего пальца, что характерно

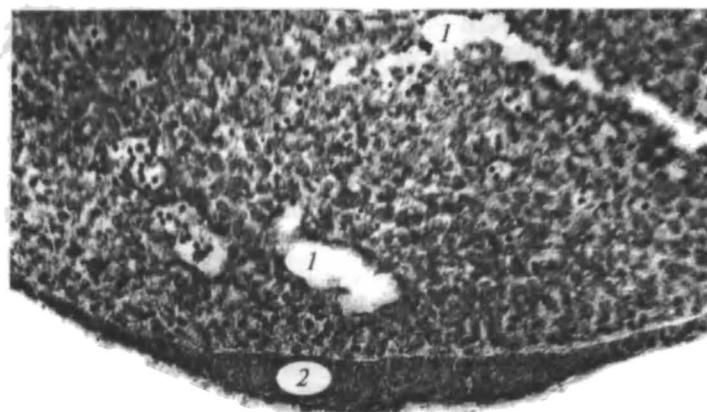


Рис. 27. Продольный срез через дистальные участки почки грудной конечности (эмбрион 4,7 мм). Видны пронизывающие мезенхиму кровеносные сосуды (1); эктодермальный гребень (2) (Гематоксилин-эозин. Ув. 180).

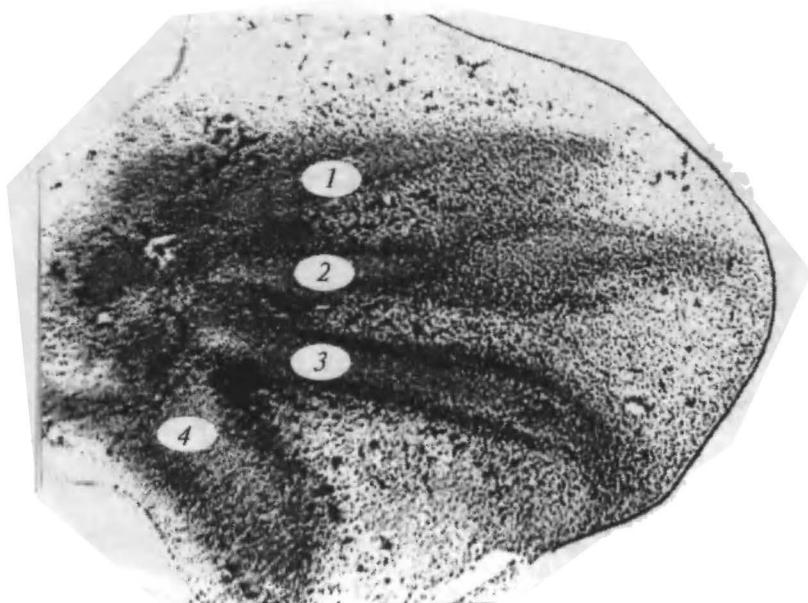


Рис. 30. Концентрация мезенхимы в области закладок пальцев грудной конечности: 1—4 — второй-пятый пальцы. Видно, что закладка пятого пальца крупнее других (Эмбрион 8,5 мм. Маллори. Ув. 110).

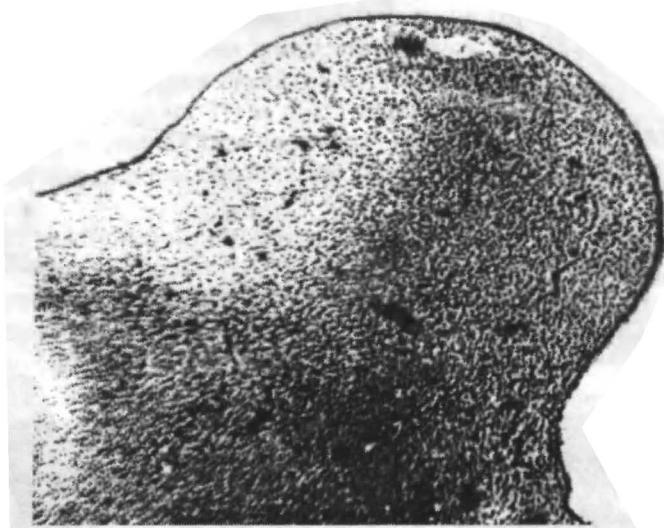


Рис. 31. Склеробластема первого пальца кисти (Эмбрион 8,5 мм. Маллори. Ув. 110).

расположению (ближе к дистальному концу пальцев) нетрудно установить, что на ранней стадии развития автоподия зачатки метакарпалий (2—5) более удлинены по сравнению с зачатками будущих фаланг (рис. 30).

Тазовая конечность. В почке тазовой конечности к этому периоду, как и в грудной, уже заложены проксимальные и дистальные элементы (рис. 29). Наиболее крупным из них является зачаток бедренной кости, который направлен под некоторым углом к зачаткам костей голени. Зачатки костей голени приблизительно равны между собой по длине, но короче зачатка бедренной кости (рис. 33). Зачаток большеберцовой несколько крупнее зачатка малоберцовой. Закладки пальцев тазовой конечности по своей длине не уступают зачаткам

костей голени. Они радиально расходятся в плоскости пальцевой пластиинки относительно длинной оси конечности (рис. 29, 32).

Наименее выраженным на данной стадии развития являются закладки будущих мелких косточек запястья в грудной конечности и тарзуса в тазовой.

Таким образом, формирование склеробластем является началом морфогенеза скелета соответственно в грудных и тазовых конечностях.

У эмбрионов 9,1–10,0 мм (что соответствует 19-й стадии) форма грудных и тазовых конечностей продолжает изменяться. Их дистальные отделы становятся все более плоскими. На гистосрезах в закладках конечностей этой стадии заметно более четкое деление — плечо, предплечье, кисть, бедро, голень, стопа.

В скелетных закладках дифференциация клеток происходит несколько быстрее, и в результате в склеробластеме по топографии и цитоархитектонике можно выделить внутреннюю и периферическую части. Внутренняя часть бластемы постепенно дифференцируется в гиалиновый хрящ, тогда как из окаймляющего ободка развивается надхрящница (периходндр). С морфологической точки зрения это происходит следующим образом: в центральных частях закладок трубчатых костей клетки все более отдаляются друг от друга, т. к. начинают дифференцироваться в хондроциты. Эти клетки продуцируют хрящевой матрикс, разъединяющий клетки все в большей степени, вследствие чего в центральной части большинства закладок появляется светлая зона, где уже ясно просматривается хрящ.

В непосредственной близости от образовавшихся скелетных закладок в прилежащей мезенхиме возникают закладки мышц и развивается васкулярная зона в виде первичной капиллярной сети. Образовавшиеся скелетные очаги из-за прогрессирующего уплотнения остаются аваскулярными.



Рис. 32. Продольный срез дистального участка тазовой конечности. Четко выражены зачатки всех пальцев, находящихся на стадии мезенхимной закладки. (Эмбрион 8,5 мм. Маллори. Ув. 110).

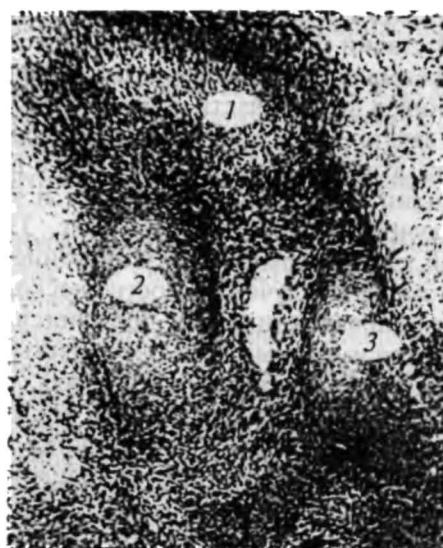


Рис. 33. Элементы тазовой конечности на стадии прохондральной закладки: 1 — бедренная кость; 2 — большеберцевая кость; 3 — малоберцевая кость. (Эмбрион 8,8 мм. Ув. 100).

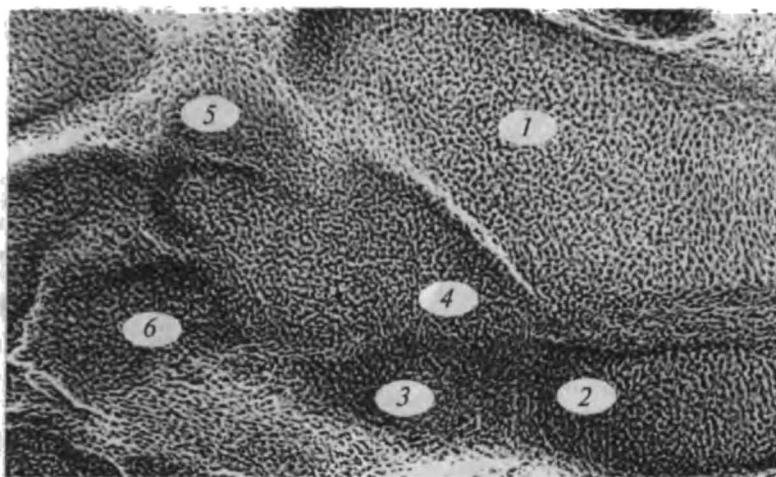


Рис. 34. Запястные кости на стадии хрящевой закладки: 1 — лучевая кость; 2 — локтевая; 3 — трехгранная; 4 — полуулкная; 5 — ладьевидная; 6 — головчатая. (Эмбрион 10,3 мм. Ув. 120).

По своему состоянию закладки будущего скелета конечностей начинают приобретать характерную для каждого элемента форму, хотя из-за слабой выраженности суставных областей дать четкую морфологическую характеристику отдельному звену не представляется возможным.

Грудная конечность. В грудной конечности закладка плечевой кости на данной стадии остается наиболее крупным по размерам элементом. Формируется проксимальный конец зачатка в виде округлой головки. Каких-либо новообразований в этой области больше не наблюдается. Дистальный отдел причленяется к зачаткам костей предплечья, среди которых заметного развития достигла закладка лучевой кости в сравнении с локтевой. Вместе с тем последняя на данной стадии имеет полное развитие и участвует в формировании как локтевого так и лучезапястного суставов (рис. 33, 34). На проксимальном конце зачатка лучевой кости формируется углубление для сочленения с плечом. А дистальный отдел закладки лучевой кости несколько расширяется, причем, в передне-заднем направлении в ней появляется углубление для формирования сочленения с проксимальным отделом запястья. В формировании лучезапястного сустава принимает участие и дистальная часть закладки локтевой кости, которая прилегает к закладке трехгранной косточки.

Большинство элементов запястья находятся на стадии прохондральной закладки (рис. 34). Формируется наиболее крупный зачаток запястья — полуулкная кость путем ее слияния из 3 элементов (*Cr* — лучевой кости запястья, *Ci* — промежуточной и *Cc* — центральной), что является характерным для образования запястья у рукокрылых. Закладка гороховидной косточки едва намечается как небольшое уплотнение мезенхимы в районе основания метакарпалии пятого пальца.

В закладках остальных элементов автоподия выделяется первый палец, который по относительным размерам продолжает превосходить таковой у взрослых. Причем, прохондральная закладка первой пястной кости у основания расширяется, что характерно для взрослых.

Проксимальные концы закладок метакарпалий 2—5 несколько уплощаются и вытягиваются, дистальные утолщаются, формируя метакарпально-фалангальные суставные поверхности. Сами метакарпалии заметно удлиняются дистально. Закладки фаланг 2—5 пальцев заметно укорочены в сравнении с соответствующими метакарпалиями. Менее дифференцированными оказываются

дистальные фаланги, находящиеся на стадии концентрации клеток недифференцированной мезенхимы.

Тазовая конечность. В тазовой конечности закладки скелета продолжают сохранять прежние пропорции. Характерной особенностью закладки бедренной кости является ее проксимальный отдел, где образуется головка бедра, расположенная под некоторым углом к длинной оси зачатка (т. е. проявляет анцестральное состояние).

Среди костей голени закладка большеберцовой кости заметно увеличивается по сравнению с малоберцовой. Однако закладка последней на данной стадии еще сохраняется полностью. Вся закладка состоит из прохондральной ткани, включая ее проксимальную часть, которая достигает уровня проксимального эпифиза закладки большеберцовой кости. Проксимально закладка малоберцовой кости резко переходит в мошный тяж из потока уплощенных мезенхимальных клеток. Интенсивная окраска и уплощенная форма клеток мезенхимы свидетельствует о сухожильной природе данного образования. Проксимально оно прикрепляется к дистальному концу закладки бедра. Закладки шпоры не обнаружено. Среди закладки тарзальных костей наиболее дифференцированными являются крупные элементы — пятчная и таранная. Элементы метатарзуса и фаланг пальцев слабо дифференцированы по отделам, особенно дистальные фаланги. Эти элементы сохраняют прежние пропорции и расположение в пальцевой пластинке.

На следующей стадии (20-я стадия; длина эмбрионов 10,3–11,8 мм) большинство элементов скелета конечностей у эмбрионов рыбей вечерницы приобретают вполне оформленный вид с хрящевой тканью внутри и перихондром по периферии.

Так как речь идет о формировании закладок трубчатых костей, в их составе для удобства ориентировки целесообразно определить зоны: диафизную, метафизическую, эпифизную соответственно будущим диафизу, проксимальному и дистальному метафизам и эпифизам дефинитивного органа. В дальнейшем будем придерживаться этих обозначений.

Гистологическая картина развивающихся закладок скелета показывает локальное перераспределение хрящевых клеток, что свидетельствует о специфической дифференцировке хондроцитов по степени зрелости.

В центрах закладок большинства трубчатых костей (область диафиза) находятся наиболее зрелые, округлые хондроциты (рис. 35, Б). Проксимальнее и дистальнее от центра в этих закладках хондроциты имеют уплощенную форму и вытянуты поперек оси закладки, образуя зону пролиферации (рис. 35, А). Область эпифизов представлена мелкими недифференцированными хондроцитами.

Характерной особенностью данной стадии развития является обособление первого пальца кисти и пальцев стопы. К этому периоду становится очевидным, что рост и дифференцировка их скелета существенно отличается от роста и дифференцировки остальных трубчатых костей. В более мелких по размерам хрящевых закладках скелета (первого пальца кисти, например) отчетливой дифференцировки хондроцитов по степени зрелости не наблюдается.

Вся закладка первой пястной кости состоит из слабо дифференцированных хондроцитов; межклеточного вещества мало. Клетки очень плотно расположены по отношению друг к другу. Лишь в центральных частях закладок скелета первого пальца кисти и пальцев стопы наблюдается некоторое укрупнение хондроцитов. Ядра их теряют округлую форму, намечается их дегенерация. В этих особенностях гистологической дифференцировки хрящевых закладок скелета конечностей заключается первое основное отличие между звенями, которые развиваются по типу длинных (плечевая, лучевая, метакарпальные (Mc_{2-5}), бедрен-

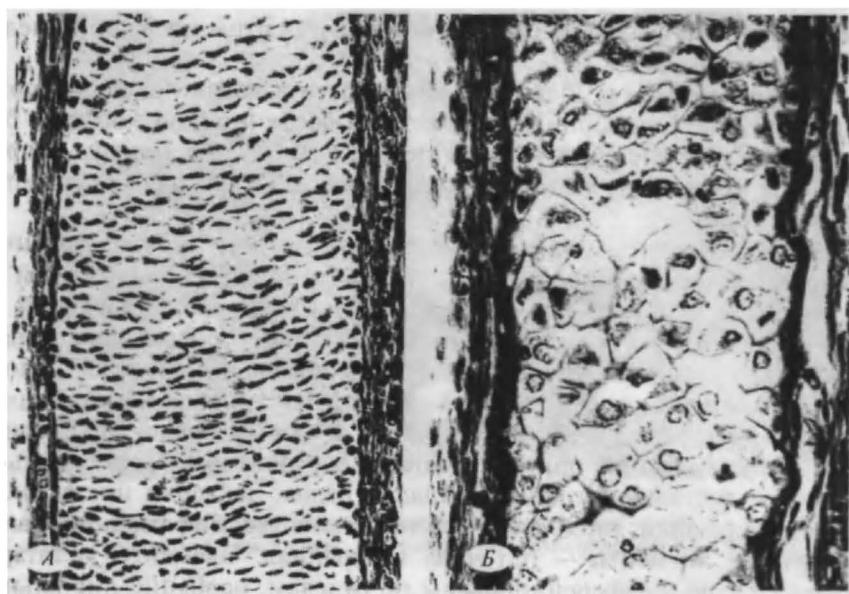


Рис. 35. Хрящевая закладка третьей метакарпалии. Зоны: пролиферации (A), гипертрофии (B). (Эмбрион 11,8 мм. Маллори. Ув. 150).

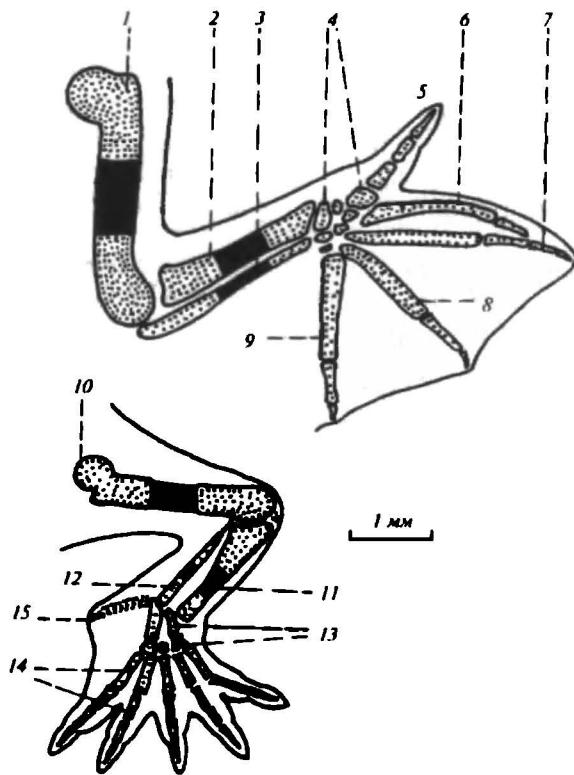


Рис. 36. Схематическое изображение скелета грудной и тазовой конечностей эмбриона 11,1 мм длиной (на основе графической реконструкции): 1 — плечевая кость; 2 — лучевая кость; 3 — локтевая кость; 4 — кости запястья; 5—9 — первый-пятый пальцы кисти; 10 — бедренная кость; 11, 12 — большеберцевая и малоберцевая кость; 13 — кости тарзуса; 14 — пальцы стопы; 15 — шпора.

ная, мало- и большеберцевая) и коротких (скелет первого пальца кисти и пальцы стопы) трубчатых костей.

Характерно, что на данной стадии морфологические признаки в скелете, отличающие его от десфинитивного состояния, достигают наиболее четкого выражения.

Грудная конечность (рис. 36). Самым крупным элементом грудной конечности остается зачаток плечевой кости, у которого к этому периоду формируется проксимальный эпифиз с хорошо различимым суставным рельефом. Проксимальный отдел плеча представлен округлой головкой, которая входит в суставную впадину плечевого сустава на лопатке (рис. 37). Расширения проксимального конца не наблюдается. Не развиты также гребни и бугры, которые могут свидетельствовать об образовании вторичного сустава для сочленения с лопаткой. Отсутствует и расширение дистального конца хрящевой закладки,

однако уже сформировано углубление для сочленения с закладкой лучевой кости.

Закладки лучевой и локтевой костей на данной стадии развития сохраняют сходные длинниковые пропорции. При этом зародыш локтевой кости растет проксимально, формируя несколько изогнутый локтевой отросток (рис. 36), а дистально — вместе с закладкой лучевой кости, но, независимо от нее, участвует в образовании нечетко выраженного лучезапястного сустава (рис. 38). Зародыш лучевой кости крупнее зародыша локтевой по всем параметрам. Проксимально он имеет некоторое закругление для формирования локтевого сустава. Дистально — закладка несколько расширяется, а в передне-заднем направлении еще более углубляется по сравнению с предыдущей стадией, сочленяясь с хрящевой закладкой полуулкной косточки запястья (рис. 38). Закладка локтевой кости еще полная.

Большинство закладок косточек запястья хрящевые (рис. 38), состоящие из слабо дифференцированных хондроцитов. Форма закладок в основном округлая, суставные поверхности не выражены. Поэтому эти элементы по своей



Рис. 37. Фрагмент хрящевой закладки плечевой кости (проксимальная часть): 1 — лопатка; 2 — головка плечевой кости. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 140).

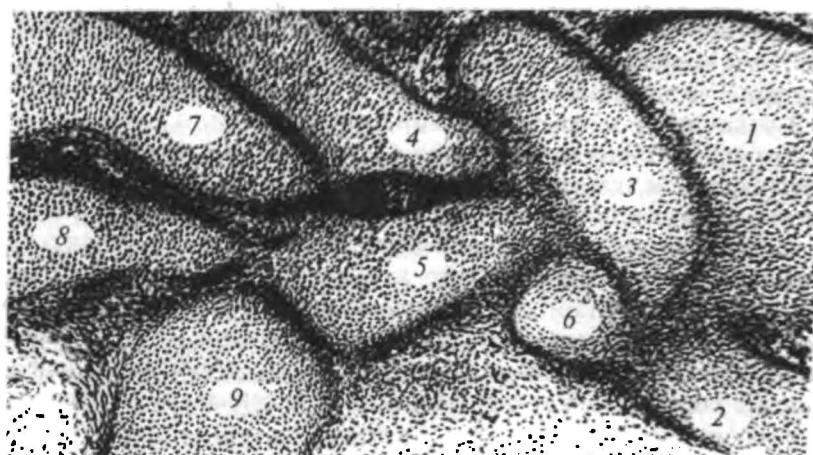


Рис. 38. Хрящевые закладки карпальных костей: 1 — лучевая кость; 2 — локтевая кость; 3 — полуулкная кость; 4 — многоугольная кость; 5 — голоначатая кость; 6 — трехгранная кость; 7, 8, 9 — фрагменты проксимальных концов третьей, четвертой, пятой пястных костей. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 140).

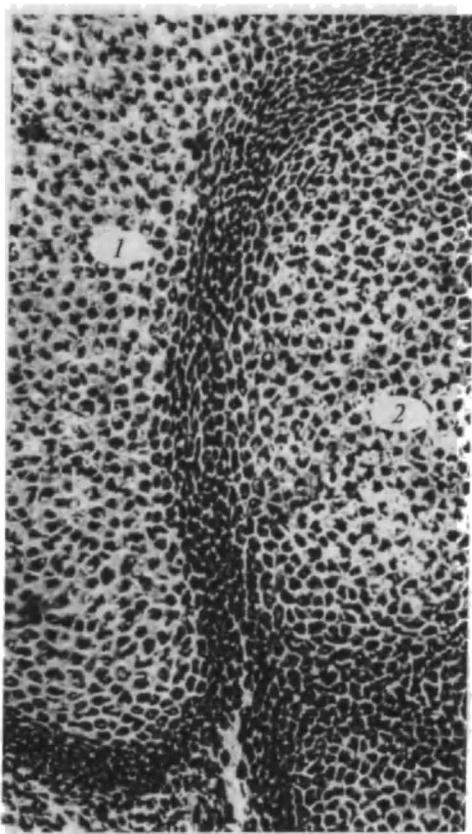


Рис. 39. Фрагмент лучевой кости (1), хрящевая закладка полулунной кости (2). (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 160).

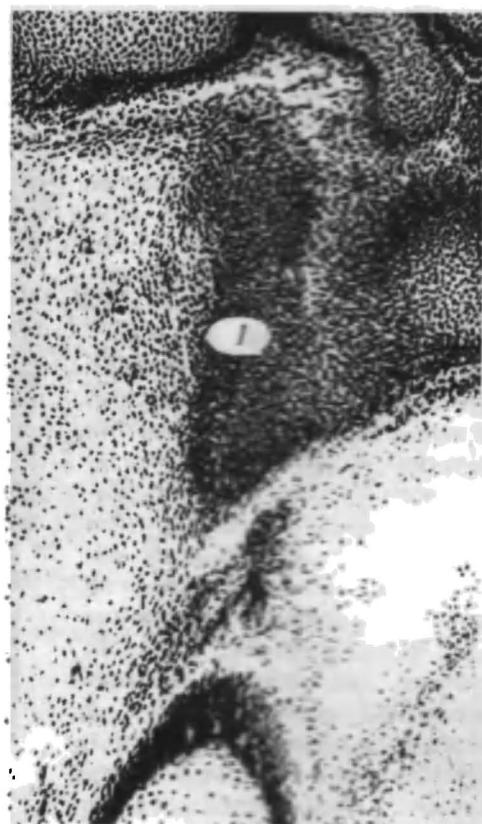


Рис. 40. Склеробластоидные нодулы на эпифизе лучевой кости (1) на стадии концентрации мезенхимных клеток. (Эмбрион 11,1 мм. Чистое Ув. 130).

морфологической структуре весьма приблизительно напоминают дефинитивные. Самым крупным элементом запястья остается закладка полулунной косточки (рис. 38, 39). В основании пятой пястной кости отчетливо просматривается зародыш будущей гороховидной кости в виде уплощенного эллипсовидного мезенхимного сгустка (рис. 40). Слабая клеточная дифференцировка этой закладки свидетельствует об отставании ее развития от остальных элементов запястья.

Дистальный отдел автоподия представлен заметно удлиненными хрящевыми закладками метакарпальных костей и фаланг второго-пятого пальцев (рис. 41). В отличие от закладки первого пальца кисти, в закладках метакарпалий (Mc_{2-5}) хрящевые клетки находятся на различных стадиях дифференцировки, т. е. метакарпалии, как и остальные трубчатые кости, развиваются по типу длинных трубчатых костей. Проксимальные концы удлиненных метакарпалий (кроме пятой) сужаются и уплощаются по направлению к запястью, образуя клиновидные суставные отростки, что характерно для взрослых (рис. 41). Закладка пятой метакарпальной кости сохраняет свои гипертрофированные размеры по отношению к закладкам остальных метакарпалий (Mc_{2-4}), а ее основание утолщено и проксимально сужается настолько, что образованной верхушкой вклинивается в запястье между основанием Mc_4 и закладкой крючковидной косточки.

Среди фаланг второго-пятого пальцев наиболее гистологически оформленными являются основные (первые), так как в этих звеньях отчетливо видно локальное распределение клеток хряща по степени зрелости. Концевые фаланги состоят в основном из прохондральной ткани. Характерно, что на данной ста-

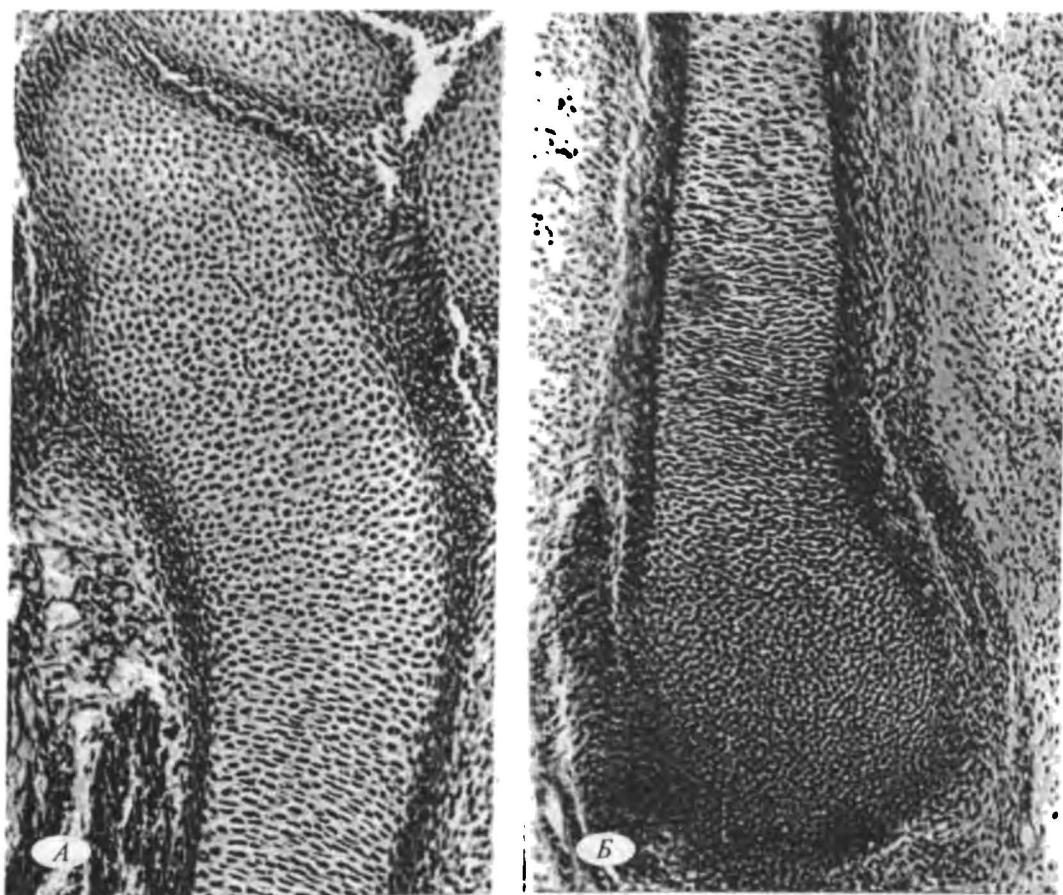


Рис. 41. Хрящевая закладка 3-й метакарпальной кости: *А* — проксимальный, *Б* — дистальный участки третьей метакарпалии. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 140).

дии развития нами отмечена мезенхимная закладка дистальной (второй) фаланги второго пальца в виде едва заметного уплотнения слабо дифференцированной ткани. У взрослых вторая фаланга отсутствует.

В скелете первого пальца четко просматривается утолщение проксимального отдела закладки первой пястной кости. Суставы между Mc_1 и первой фалангой, а также последней и когтевой фалангами не выражены. Вокруг когтевой фаланги наблюдается утолщение эпителия — будущего рогового слоя.

Тазовая конечность (рис. 36). В тазовой конечности наиболее крупным элементом является зачаток бедренной кости. Ее округлая головка по-прежнему находится под некоторым углом (примерно $120-125^\circ$) к длинной оси закладки, т. е. сохраняет анцестральное положение, что не характерно для взрослых (рис. 42). Оформлен дистальный эпифиз, образующий округлую суставную поверхность с kostями голени.

Среднее звено тазовой конечности представлено зачатками большеберцовой и малоберцовой костей, которые по размерам короче бедра. Хрящевая модель большеберцовой кости в свою очередь заметно крупнее таковой малоберцовой. Ее проксимальный конец заметно расширен и образует уплощенную в передне-заднем направлении суставную площадку для сочленения с бедром. Дистальный эпифиз входит в небольшое углубление в хрящевом зачатке пятитончайной кости. Закладка малоберцовой кости на данной стадии еще полная, т. е. сохраняется анцестральное состояние. Ее дистальный эпифиз расширен, а проксимальный за-

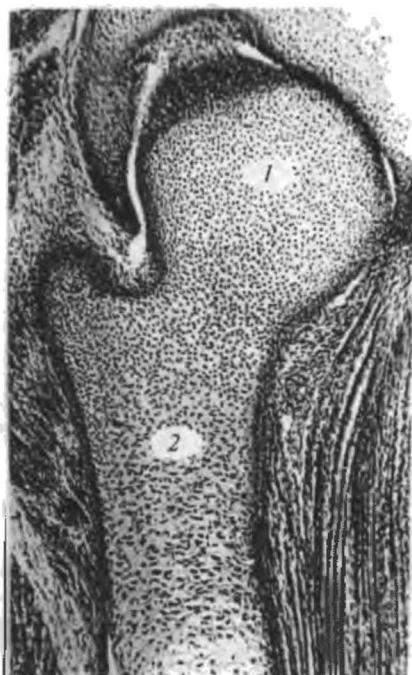


Рис. 42. Проксимальный отдел хрящевой закладки бедренной кости: головка бедра (1) расположена еще под углом к длинной оси закладки (2). (Эмбрион 11,2 мм. Маллори. Ув. 140).

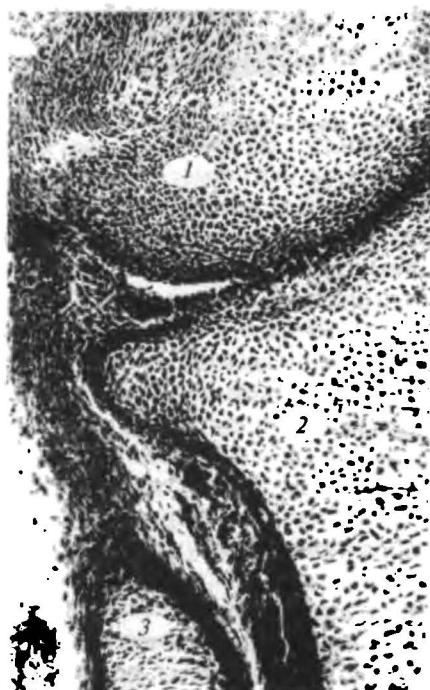


Рис. 43. Продольный срез тазовой конечности в области коленного сустава: 1 — фрагмент проксимального эпифиза хрящевой закладки бедренной кости; 2 — фрагменты дистальных концов хрящевых закладок большеберцовой, 3 — малоберцовой костей. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 140).

ужен. В проксимальной части хрящевая закладка малоберцовой кости почти доходит до уровня соответствующего эпифиза большеберцовой, а затем проксимально, по направлению к бедру, переходит в мышечное сухожилие (рис. 43). Последнее представлено мощным соединительно-тканым тяжем, который на препарате окрашивается в густо синий цвет.

В тазовой конечности, как и в грудной, наименее дифференцированными элементами скелета являются зачатки предплюсневых костей, которые лишь в центрах закладок представлены хрящем. По периферии они состоят из слабо дифференцированной мезенхимы. По форме закладки приблизительно напоминают соответствующие кости у взрослых. Еще одной особенностью развития хрящевого скелета тазовой конечностирыжей вечерницы является появление крупнейшего у рукокрылых сесамоида — шпоры (рис. 44, 45). Закладка имеет форму дистально сужающегося тяжа из мелких, плотно прилегающих друг к другу мезенхимных клеток. Этот тяж своим проксимальным концом доходит до дорсолатеральной поверхности закладки пяткочной кости. Вся закладка находится в межбедренной перепонке. В закладку шпоры также врастают нитевидные мышечные тяжи от мускула, натягивающего шпору у взрослых (рис. 45). На данной стадии закладывается еще один сесамоид тазовой конечности — надколенник (рис. 46). Хрящевые закладки метатарзальных костей (рис. 47) развиваются сходно с закладкой метакарпалии первого пальца.



Рис. 44. Формирование споры в виде тяжа из клеток недифференцированной мезенхимы: фрагменты хрящевых закладок: 1 — малоберцовой кости; 2 — большеберцовой кости; 3 — пятитной кости; 4 — спора. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 120).

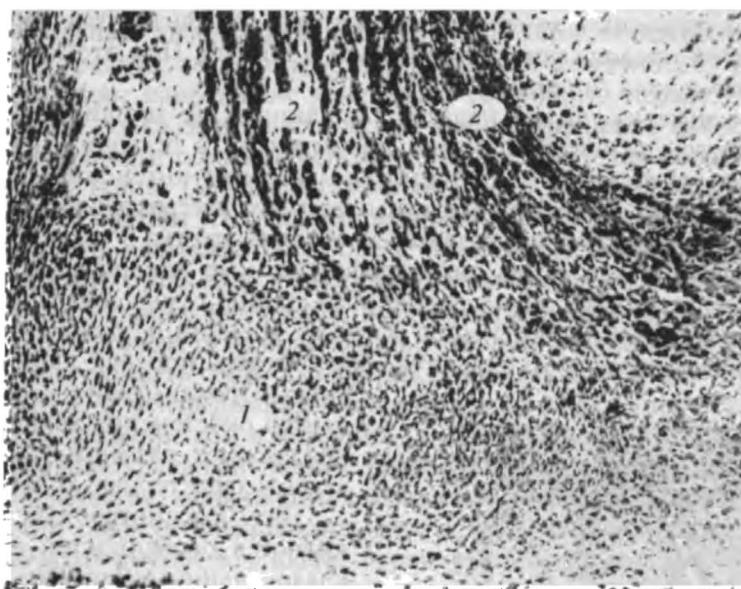


Рис. 45. Врастание мышечных волокон в закладку споры: 1 — спора, 2 — мышечные волокна. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 160).

К концу данной стадии (эмбрион 11,8 мм), наряду с прогрессирующей дифференцировкой хряща, в скелете конечностей начинаются процессы костеобразования. Применявшаяся в исследованиях окраска по Маллори дала возможность обнаружить, что вокруг гипертрофированных хондроцитов (центр диафизов) в зачатках развивающихся по типу длинных трубчатых костей образуется периостальная костная ткань или костная манжетка. Внутри сформированной таким образом костной ткани гипертрофированные хондроциты продолжают увеличиваться в объеме, заполняя почти все ее внутреннее пространство.

У эмбрионов длиной 12,4–13,5 мм, что соответствует следующей, 21-й стадии, развитие скелета характеризуется перестройкой надхрящницы, в ней появляются новые клеточные элементы — остеобlastы, которые способны продуцировать основное вещество кости. При этом периондр превращается в периост.

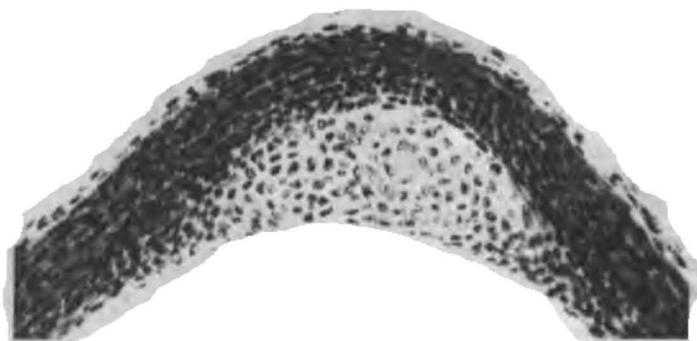


Рис. 46. Хрящевая закладка коленной чашечки. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 165).

Вначале в зачатках, развивающихся в дальнейшем по типу длинных трубчатых костей, процесс периостального окостенения начинается лишь в центральной диафизарной части и постепенно распространяется дальше, охватывая все новые и новые хрящевые зачатки.

Гипертрофированные хондроциты в центрах диафизов закладок длинных трубчатых костей продолжают увеличиваться в объеме. При этом увеличивается в размерах и сама зона гипертрофии.

Костная манжетка так же нарастает в длину и по толщине. В длину она растет посредством включения новых зон периоста в остеопластический процесс. Нарастает также масса по окружности. Особенно интенсивно это происходит в проксимальных и средних скелетных звеньях, где вокруг уже кальцинированного хряща имеется хорошо развитая костная манжетка.

Нами отмечено, что когда гипертрофированные хондроциты в закладках длинных трубчатых костей занимают 30–40% длины самих зачатков, в них появляются дистрофические изменения. К этому времени разбухшие хондроциты несколько сдавливаются и уплощаются, располагаясь поперек длиной оси зачатка.

Проксимально и дистально от центра окостенения хрящевые клетки продолжают размножаться, выстраиваясь в характерные колонки.

Все рассмотренные изменения касаются особенностей развития закладок длинных трубчатых костей; в скелете первого пальца кисти и пальцев стопы подобный гистогенез не наблюдается. Лишь в центрах диафизов этих закладок продолжается отмеченное ранее укрупнение хондроцитов.

По сравнению с предыдущей стадией нами не отмечено каких-либо значительных признаков изменений в формировании рассматриваемых признаков. Лишь незначительно изменилась общая форма закладок, все более приближающаяся к дефинитивной, что связано с более четким оформлением суставов.

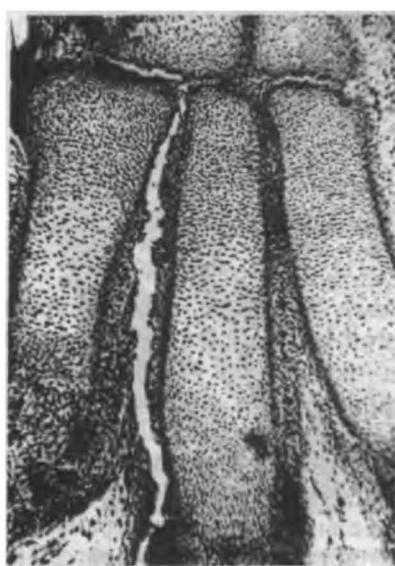


Рис. 47. Хрящевые закладки метатарзальных костей. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 150).

Грунная конечность. В проксимальном отделе закладки плечевой кости между стержневой частью и головкой формируется шейка плечевой кости. Более четко выражена локтевая сустав: практически сформировалась суставная поверхность проксимального эпифиза закладки лучевой кости, которая стала более вогнутой в передне-заднем направлении для сочленения с плечом. Локтевой отросток утолщился. Сама закладка локтевой кости полная (т. е. еще сохраняется антравральная состояния), ее дистальный эпифиз участвует в формировании суставной поверхности будущего лучезапястного сустава. Среди хрящевых закладок запястных костей наиболее крупными являются ладьевидная и многоугольная. Закладка об pisiforme становится хрящевой. Метакарпалии второго-пятого пальцев утолщены примерно в 3 раза по сравнению с Mc₁. Фаланги второго-пятого пальцев по длине изменились незначительно.

Тазовая конечность. В тазовой конечности наметилось изменение положения головки бедренной кости относительно продольной оси закладки ее тела. Закладка крестообразной чашечки стала хрящевой. Шпора на стадии прохондральной закладки.

На следующей стадии (22-й) у эмбрионов длиной 13,6–15,4 мм в закладках скелета конечностей проксимально и дистально от центра окостенения хрящевые клетки продолжают размножаться, выстраиваясь в характерные колонки. Затем в центральный участок ядра окостенения, первоначально только в проксимальных и средних звеньях грудной и тазовой конечности, где хрящевые клетки претерпевают наибольшие изменения, со стороны периоста вместе с сосудом внедряется ячейка остеобластической ткани. Хрящевые клетки рассасываются, а на поверхности остатков основного вещества хряща образуется энхондральная костная ткань. По своей структуре — это губчатая кость, сердцевина трабекул которой состоит из кальцинированного хряща. В метакарпальных костях второго-пятого пальцев этот процесс происходит несколько позднее (эмбрион длиной 16,7–17,3 мм), в закладках скелета первого пальца кисти, пальцев стопы фаланг (кроме концевых), второго-пятого пальцев кисти начало энхондрального остеогенеза отмечается лишь у эмбриона длиной 19,7 мм.

Следует подчеркнуть, что в зачатках, развивающихся по типу длинных трубчатых костей, в центр диафизов внедряется одновременно несколько сосудов (рис. 48), а не один, как в коротких (рис. 49). После этого начинается активное рассасывание хрящевой ткани с несколькими полостями резорбции соответственно количеству внедрившихся сосудов. По мере усиления резорбции хрящевой ткани полости соединяются друг с другом. В результате в закладках длинных трубчатых костей возникают первичные костно-мозговые полости, ограниченные по сторонам периостальной костной манжеткой и закрытые с проксимальных и дистальных концов хрящевой тканью. В скелете конечностей рыбьей вечерницы описанным способом развиваются трубчатые кости проксимального и среднего звена грудной и тазовой конечностей, а также пястные кости второго-пятого пальцев. Остальные трубчатые кости развиваются по типу коротких.

Окостенение хрящевых моделей когтевых фаланг первого пальца кисти и пальцев стопы осуществляется подобно тому, как это происходит в трубчатых костях. Размеры хондроцитов здесь увеличиваются, глубже и проксимальнее от них намечаются колонки уплощенных хрящевых клеток. Затем на наружной поверхности хрящевой закладки откладывается костная ткань, которая образует колпачек, "надетый" на кончик хрящевой модели когтевой фаланги (эмбрион 17,7 мм). В ходе развития периостальной костной ткани колпачек увеличивается, а хрящевая ткань внутри него продолжает проходить обычный путь развития ядра окостенения. По мере роста костного колпачка в проксимальную сторону, со стороны его кончика, происходит напластование периостальной костной

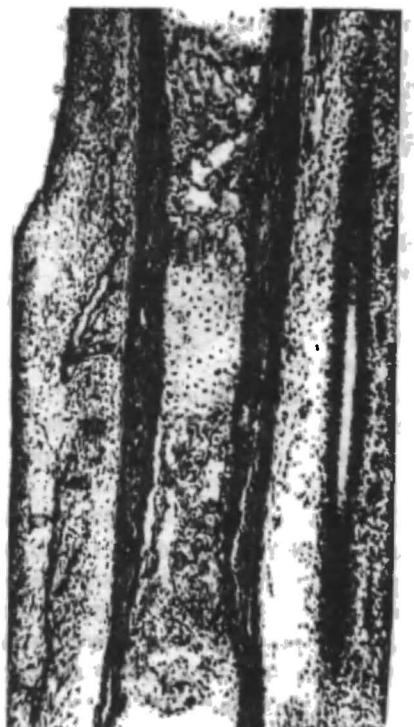


Рис. 48. Центры энхондрального окостенения в диафизе закладки пястной кости третьего пальца (четко видно два очага оссификации). (Эмбрион 17,0 мм. Маллори. Ув. 130).

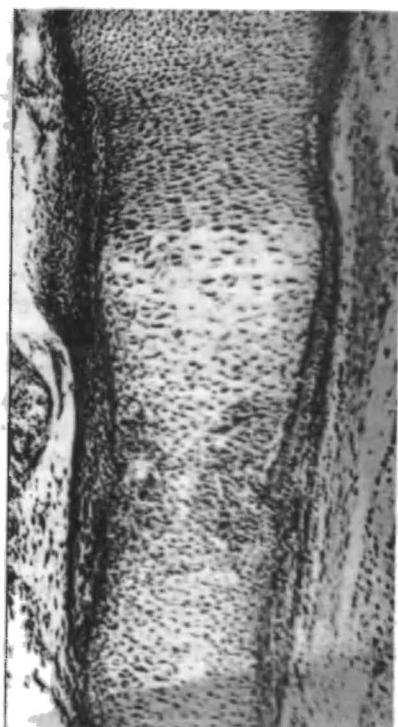


Рис. 49. Центр энхондрального окостенения в диафизе закладки метатарзальной кости. (Виден один очаг оссификации). (Эмбрион 19,0 мм. Маллори. Ув. 150).

ткани. В результате эта часть становится более массивной. Процесс гипертрофии хрящевых клеток, а затем и их резорбции, в ядре окостенения когтевых фаланг продвигается от дистального к проксимальному концу, т. е. идет в одну сторону, а не в две, как это происходит в остальных трубчатых костях. К концу стадии (эмбрион 22,2 мм) в дистальной части закладки когтевой фаланги возникает очаг энхондрального остеогенеза.

На данной стадии развития, закладки всех скелетных звеньев приобретают очертания будущих костей, благодаря формированию суставов и суставных поверхностей. В начале стадии наиболее четко выражен плечевой, локтевой, лучезапястный — в грудной; тазобедренный, коленный и голеностопный суставы — в тазовой конечности. Суставы в дистальных участках конечностей еще не сформированы. Однако по мере развития последних форма их суставных плоскостей изменяется и к концу стадии (эмбрион 22,2 мм) все более приближается к дефинитивной.

Грудная конечность (рис. 50). Закладка плечевой кости претерпевает следующие морфологические изменения. В проксиимальном эпифизе у эмбрионов 16,7 мм намечается образование бугорков плечевой кости (рис. 51), развитие которых в дальнейшем усиливается и у эмбрионов 19,7 мм формируется вторичный сустав для сочленения с лопаткой. То есть появляется один из "собственнохироптерных" признаков. У эмбриона 18,1 мм длиной в дистальной части передней поверхности проксиимального эпифиза закладки формируется пекторальный гребень (рис. 52), на котором фиксируется грудная мускулатура и ключично-дельтовидная мышца. Характерной особенностью формирования дис-

тального эпифиза закладки плечевой кости является развитие медиального надмыщелка, с шиловидным отростком.

У эмбрионов 13,6–14,1 мм закладка лучевой кости приближается по размерам к плечевой, а у эмбрионов 16,7–17,6 мм (или 23-й стадии эмбриогенеза) уже превосходит последнюю по длине (рис. 50). Проксимальный эпифиз уже в начале стадии имеет характерную для взрослых форму. В то же время в дистальной части зачаток претерпевает сложные перестройки. Они связаны с формированием лучезапястного сустава при участии локтевой кости. Последняя у эмбриона 14,1 мм заметно истончается, и в центре диафиза ее диаметр составляет 110 мкм против 550 мкм лучевой.

Со времени, когда эмбрион достигает размеров 16,7 мм, дистальный хрящевой эпифиз закладки локтевой кости слиивается с соответствующим эпифизом лучевой. В месте срастания образуется хрящевая перемычка (рис. 53). Таким образом, в формировании дистального эпифиза лучевой кости начинает принимать участие клеточный материал локтевой. При этом образуется общая для зачаток обеих костей вогнутая в передне-заднем направлении суставная поверхность, что характерно и для взрослых. Окончательная форма дистального эпифиза лучевой кости устанавливается уже после рождения. Редукция локтевой кости осуществляется следующим образом: у эмбрионов 19,1–22,2 мм в дистальной трети закладки кости намечается истончение, затем перетяжка, где в последующем произойдет разрыв, а позже и расхождение проксимального и дистального участков кости.

В развитии автоподия определяющим является прогрессивное удлинение скелета второго–пятого пальцев кости (наиболее специфичный для рукокрылых морфогенез) (рис. 54, 55). К началу стадии (эмбрион 14,1 мм) закладки второй–пятой пястных костей примерно в 4 раза превышает по длине закладку пястной кости первого пальца (рис. 54, 56). К концу стадии соотношение длинниковых пропорций M_{c_1} к $M_{c_{2-5}}$ составляет уже примерно 1 : 6. Преимущественное развитие пятого пальца еще наблюдается у эмбриона 19 мм. Форма суставных поверхностей пястных костей по завершению стадии близка к дефинитивной. Для формирования запястья характерно появление у эмбриона 18 мм специфичных для рыбей вечерницы сесамовидных костей в виде точек охрящевения в толще дистальных частей сухожилий короткого лучевого разгибателя запястья. Гороховидная кость проходит путь прохондральной (рис. 57), а затем хрящевой заклад-

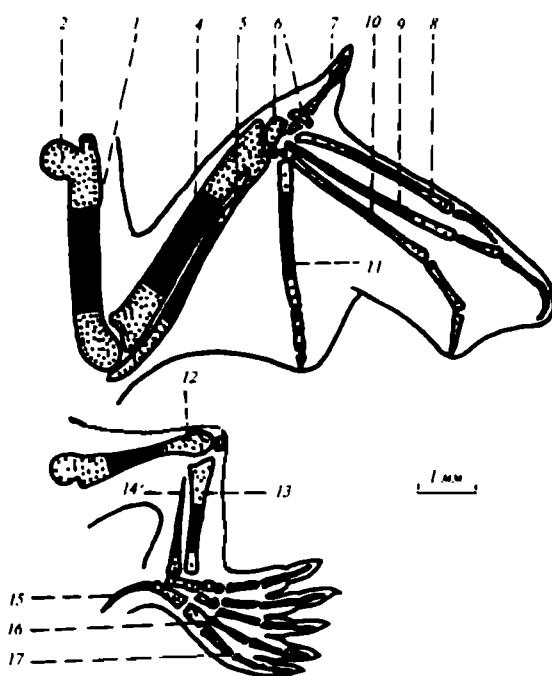


Рис. 50. Схематическое изображение скелетных элементов грудной и тазовой конечностей эмбриона 17,7 мм длиной (на основе графической реконструкции): 1 — плечевая кость; 2 — головка плечевой кости; 4, 5 — лучевая, локтевая кости; 6 — кости запястья; 7–11 — первый–пятый пальцы кисти; 12 — бедренная кость; 13 — большеберцовая кость; 14 — малоберцовая кость; 15 — шпора; 16 — тарзальные кости; 17 — пальцы стопы.

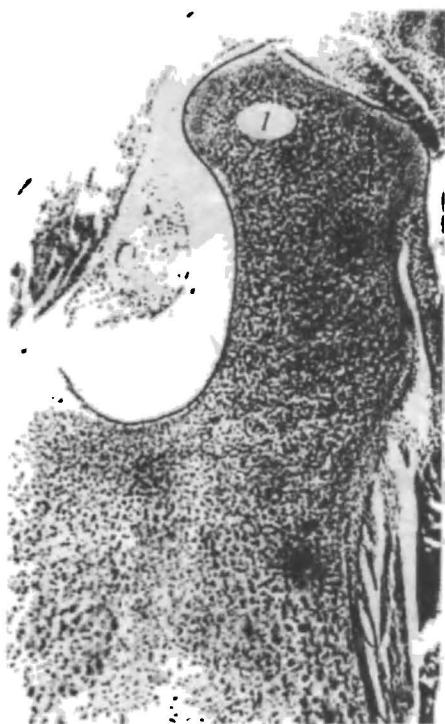


Рис. 51. Фрагментproxимального эпифиза плечевой кости. Развит большой бугор плечевой кости (1). (Эмбрион 16,7 мм. Маллори. Ув. 150).



Рис. 52. Фрагмент proxимального эпифиза плечевой кости. Сформирован пекторальный гребень (1). (Эмбрион 18,1 мм. Маллори. Ув. 155).

ки. Закладки костей запястья на всем протяжении стадии остаются хрящевыми. У эмбриона 13,6 мм закладки плотно прилегают друг к другу и к окружающим элементам. В последующем (эмбрион 17,7–19,0 мм) между ними образуются суставные щели (рис. 53).

Тазовая конечность (рис. 50). В тазовой конечности закладка бедренной кости удлинена и имеет расширенные proxимальные и distальные концы (эмбрион 16,1 мм). У этого же эмбриона происходит выравнивание головки бедра относительно длинниковой оси зчатка (рис. 58).

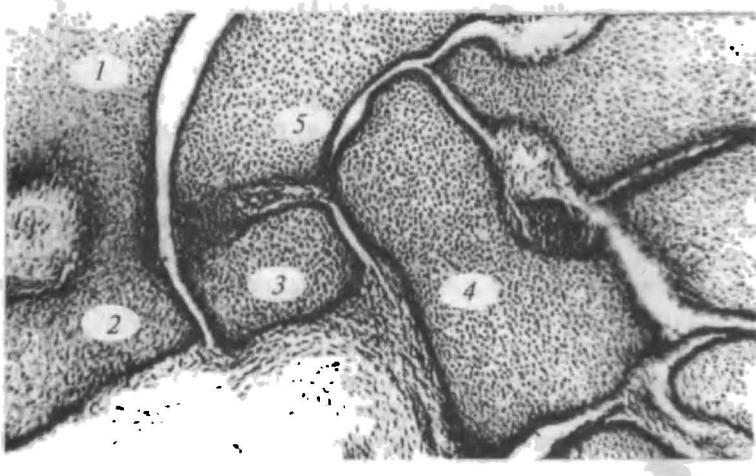


Рис. 53. Фрагмент продольного среза грудной конечности области запястья: 1 — лучевая кость; 2 — локтевая кость; 3 — полулунная кость; 4 — крючковидная кость; 5 — трехгранная кость. (Эмбрион 17,7 мм. Маллори. Ув. 420).

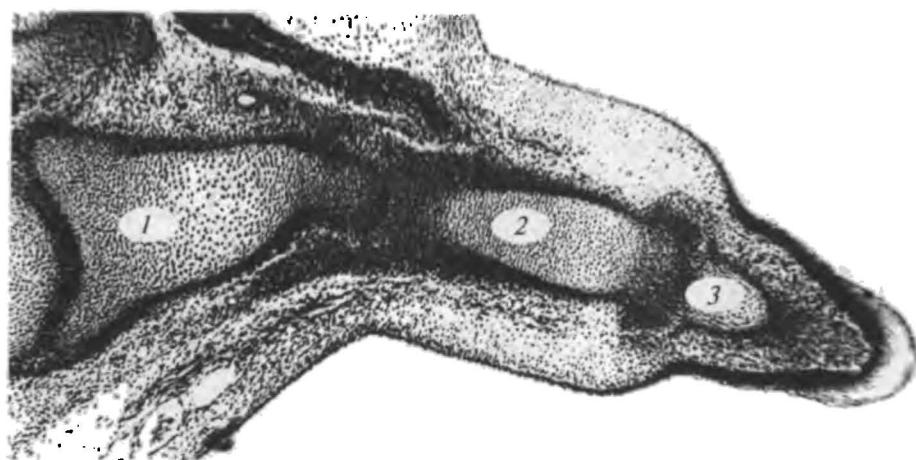


Рис. 54. Хрящевая закладка первого пальца кисти: 1 — первая пястная кость; 2 — основная фаланга; 3 — когтевая фаланга. (Эмбрион 14,0 мм. Маллори. Ув. 330).

Зачатки костей голени несколько короче бедра. По своей форме они полностью соответствуют таковой у взрослых (эмбрион 14,1 мм). Уже у эмбриона 16,1 мм прослеживается отставание в росте закладки малоберцовой кости по отношению к большеберцовой в проксимальной части. Такие тенденции роста закладки малоберцовой кости сохраняются вплоть до завершения эмбрионального развития.

Гистологически закладки тарзальных костей развиваются сходно с таковыми карпальными костей. У эмбриона 22,3 мм почти все закладки тарзальных косточек с хорошо выраженным суставными поверхностями (рис. 59). Сформирован голеностопный сустав.

Характер тканевой дифференцировки пальцев стопы сходен с таковым первого пальца кисти. Шпора становится хрящевой (рис. 60).

Для получения целостной картины о характере окостенения скелета конечностей в эмбриональный период у рукокрылых нами исследованы totally окрашенные и просветленные препараты эмбрионов остроухой ночницы (семейство *Vesperilionidae*) длиной 22,0 мм и 21,0 мм. Препараты изготовлены Р. Лихотопом. На этих препаратах костная ткань четко окрашивалась ализарином. Оказалось, что к концу 22-й стадии диафизы большинства закладок скелетных элементов конечностей представлены хорошо

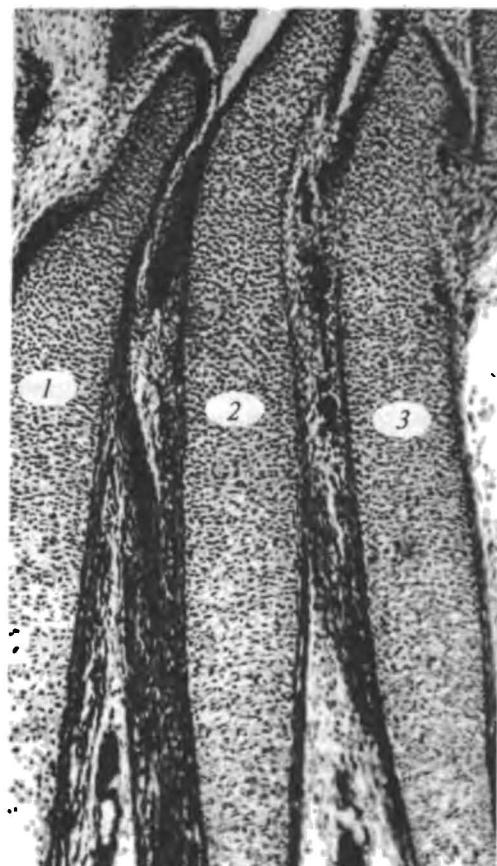


Рис. 55. Фрагмент проксимальных участков хрящевых закладок второй-четвертой (1-3) метакарпальных костей. (Эмбрион 14,0 мм. Маллори. Ув. 120).



Рис. 56. Продольный срез дистального участка кисти. Видны фрагменты хрящевых закладок второй (1) и третьей (2) пястных костей и хрящевая закладка первой фаланги третьего пальца (3). (Эмбрион 15,0 мм. Маллори. Ув. 120).

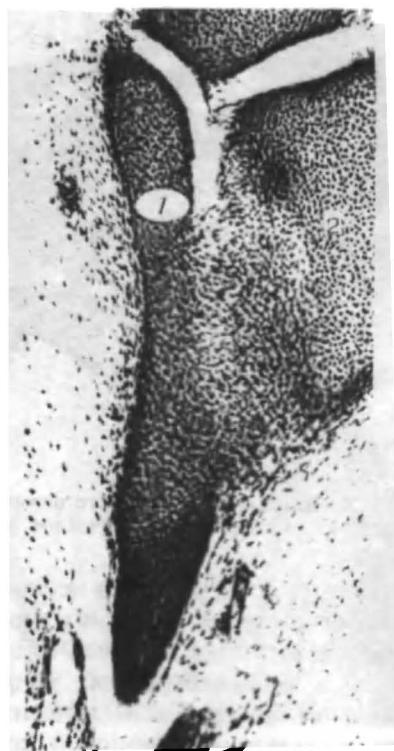


Рис. 57. Хрящевая закладка гороховидной кости (1) и участок основания хрящевой закладки пятой пястной кости (2). (Эмбрион 18,1 мм. Маллори. Ув. 135).

развитыми костными трубками. Зоны эпифизов не окрашивались ализарином, то есть — они еще хрящевые. Вторичные центры окостенения отсутствовали. Все закладки запястных, сесамовидных костей были хрящевыми. В закладке скелета первого пальца кисти костная трубка образованная вокруг первой фаланги, была крупнее костной трубки метакарпалии — Mc_1 .

Образованы центры оссификации в закладках первых и вторых фаланг второго—пятого пальцев кисти.

В газовой конечности появляются 2 центра окостенения в закладке дистального ряда тарзальных косточек.

К завершению пренатального развития (23-я стадия; эмбрионы 25,0 мм и более), т. е. непосредственно перед рождением и у новорожденных характер дифференцировки скелета конечностей неодинаков. Анализ гистопрепараторов отдельных звеньев показывает, что в грудной конечности окостеневшими являются те элементы, которые формируются за счет первичных точек оссификации, как, например, диафизы длинных и коротких трубчатых костей. Характерно полное отсутствие эпифизарных (вторичных) центров окостенения.

Все длинные трубчатые кости продолжают активно расти и развиваться благодаря наличию хрящевых зон роста в проксимальных и дистальных метафизах. В противоположность этому короткие трубчатые кости — первая пястная (Mc_1) и фаланги первого пальца кисти и пальцев стопы почти полностью окостеневают. Лишь узкие полоски хряща в их концевых участках свидетельствуют о наличии в этих звеньях ничтожных по размерам зон роста. Таким образом эти звенья являются наиболее зрелыми в скелете конечностей у новорожденных.



Рис. 58. Проксимальный эпифиз хрящевой закладки бедренной кости. Произошло выравнивание продольных осей головки и тела бедренной кости. (Эмбрион 19,0 мм. Маллори. Ув. 135).

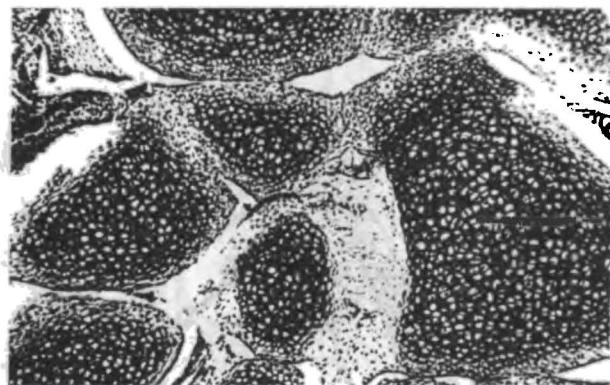


Рис. 59. Хрящевые закладки плюсневых костей. (Эмбрион 22,2 мм. Маллори. Ув. 160).

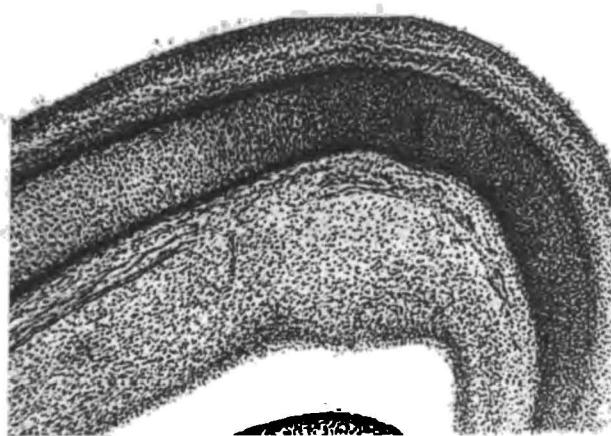


Рис. 60. Шпора на стадии хрящевой закладки (сс дистальная часть). (Эмбрион 15,0 мм. Маллори. Ув. 120).

Диафизы длинных трубчатых костей представлены костными трубками, образованными в результате периостального окостенения, с большим количеством лакунарных отверстий на всем протяжении. Толщина стенок диафизов трубок в различных звеньях неодинакова. Наиболее мощного развития достигают стенки в проксимальном и среднем звене грудной и тазовой конечности.

По своей форме скелет грудной и тазовой конечности полностью соответствует таковой у взрослых.

Грудная конечность (рис. 61). В грудной конечности плечевая кость удлинена и имеет заметно утолщенные эпифизы с ярко выраженным суставными поверхностями. Сформирован проксимальный эпифиз плечевой кости. В отличие от взрослых особей, у новорожденного слабо выражена дугообразная изогнутость плечевой кости. Проксимальные и дистальные эпифизы и апофизы сформированы из хрящевой ткани. Сформирован пекторальный гребень.

Кости предплечья имеют хорошо оформленные костные диафизы. На лучевой кости проксимальный и дистальный эпифизы не имеют точек окостенения. Оба эпифиза утолщены так же, как у взрослых. Лучевая кость превышает по длине плечевую. Кость дугообразно изогнута и имеет одинаковый диаметр по всей своей длине. Локтевая кость сильно истончена, особенно ближе к дистальному концу, где она практически прерывается, теряя связь с дистальным концом. Проксимальный отдел локтевой кости хорошо развит, образует локтевой отросток. Дистальный отдел сращен с лучевой костью.

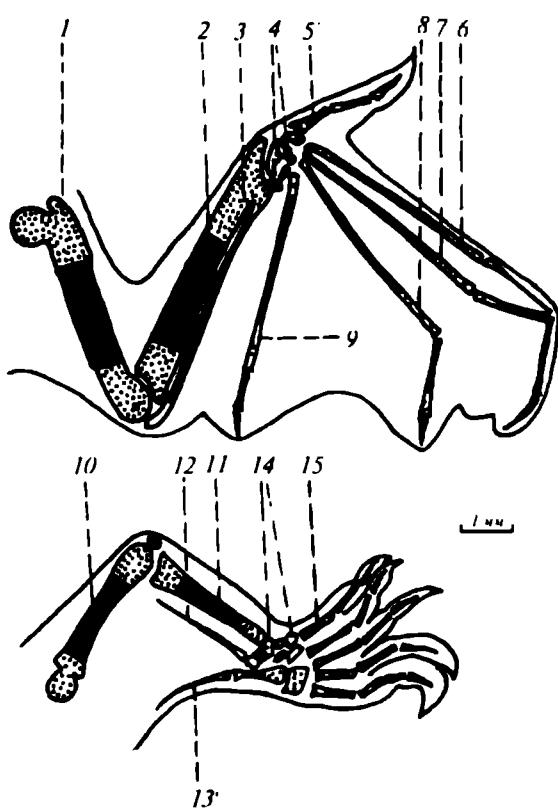


Рис. 61. Схематическое изображение скелетных элементов грудной и тазовой конечностей у новорожденного (на основе графической реконструкции): 1 — плечевая кость; 2, 3 — лучевая, локтевая кости; 4 — кости запястья; 5—9 — первый-пятый пальцы кисти; 10 — бедренная кость; 11, 12 — большеберцовая, малоберцовая кости; 13 — шпора; 14 — тарзальные кости; 15 — пальцы стопы.

тих костей и некоторые энхондрально развивающиеся.

На бедренной кости, которая длиннее костей голени, головка, большой и малый вертелы, дистальный эпифиз центров окостенения не имеют.

Кости голени представлены хорошо развитыми диафизами большеберцовой кости, имеющей тенденцию к проксимальному истончению малоберцовой.

В предплюсне окостенели таранная и пятчная кости. Все метатарзальные кости и фаланги пальцев костных эпифизов не имеют.

Закладка и развитие компонентов летательной перепонки

Летательная перепонка рукокрылых представляет собой кожистую мембрану, которая по гистологическому строению сходна с кожей туловища и конечностей рукокрылых. В работах, где дано общее представление о строении летательной перепонки (Schumacher, 1933; Betz, 1959; Gaisler, 1964; Farney, Fleharty, 1969; Findley et al., 1972; Kopka, 1973; Ковтун, 1978), указывается, что толщина перепонки у различных видов рукокрылых неодинакова. Различия в ее толщине определяются толщиной входящих в нее слоев, количества и размеров клеток потовых и сальных желез. В летательной перепонке выделяют дорсальную и вентральную (Ackert, 1914) поверхности. Эпидермис перепонки рукокрылых со-

все элементы запястья хрящевые и образуют сложные суставные поверхности. На стадии хрящевой закладки находятся и сесамовидные кости. Проксимальные и дистальные части метакарпалий (Mc_{2-5}) имеют основания и головки, характерные для взрослых. Различия в диаметрах пястных костей сглаживаются таким образом, что пятая метакарпальная кость становится по диаметру сходной с остальными (Mc_{2-4}) метакарпалиями.

Фаланги второго-четвертого пальцев удлинены и имеют оформленные расширенные основания в проксимальной части и суставные поверхности для сочленения с соответствующей фалангой. Первая пястная кость (Mc_1) не уступает по диаметру Mc_{2-5} , имеет расширенное основание и суставную поверхность для сочленения с фалангой.

Тазовая конечность (рис. 61). Как и в грудной конечности, в скелете тазовой у эмбриона рыжей вечерницы (25,0 мм) и новорожденной особи окостенели лишь диафизы длинных и коротких трубча-

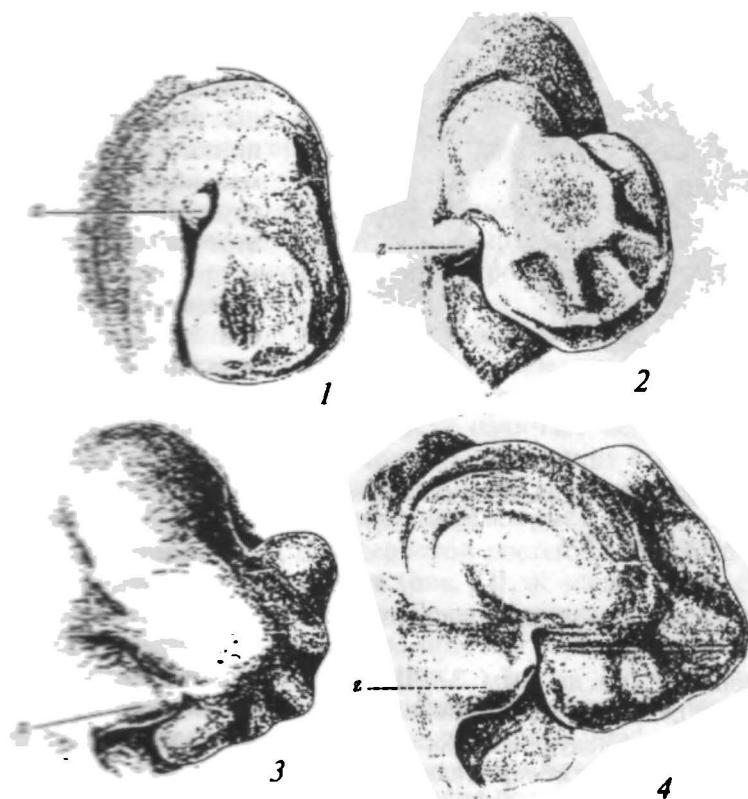


Рис. 62. Гипотетическая реконструкция закладки и развития зачатка боковой перепонки (z) у эмбрионов *Куропатки* (по Schumacher, 1933). (Эмбрионы 6,0 мм (1); 6,5 мм (2); 8,5 мм (3); 9,0 мм (4)).

держит большую количество пигмента. Дерма состоит из 3 слоев. В сетчатом слое расположаются кровеносные сосуды, нервные стволы, пучки гладких и по-перечнопальчатых мускулов, эластичные тяжи, секретирующие отделы потовых желез и проксимальная часть фолликулов волос. В наружных слоях дермы находятся центральные участки фолликулов волос, сальные железы и часть выводных протоков потовых желез.

Летательная перепонка обильно снабжена чувствительными и двигательными нервами (Забусов, 1910; Ackert, 1914; Schumacher, 1933 и др.).

Установлено (Ковтун, 1984), что прогрессивным направлением в филогенезе летательной перепонки были редукция мышечных элементов и замена сплошных мышечных пластов разрозненными мышечными тяжами, а затем более легкими и достаточно прочными соединительнотканными волокнами (коллагеновыми и эластическими).

Таким образом, общее строение и эволюционные перестройки структур летательной перепонки к настоящему времени уже известны. Однако до сих пор окончательно не выяснено, за счет каких участков кожи тела образовывалась летательная перепонка рукокрылых.

На эмбриональном материале впервые З. Шумахером (Schumacher, 1933), а затем и другими авторами (Sterba, 1990; Adams, 1992) было показано, что летательная перепонка возникает (формируется) в эмбриогенезе из нескольких зачатков (рис. 62). Так крыловая перепонка развивается вне связи с межпальцевой (рис. 63), и только у эмбрионов рыжей вечерницы длиной 7,6—8,8 мм происходит их слияние (рис. 13).

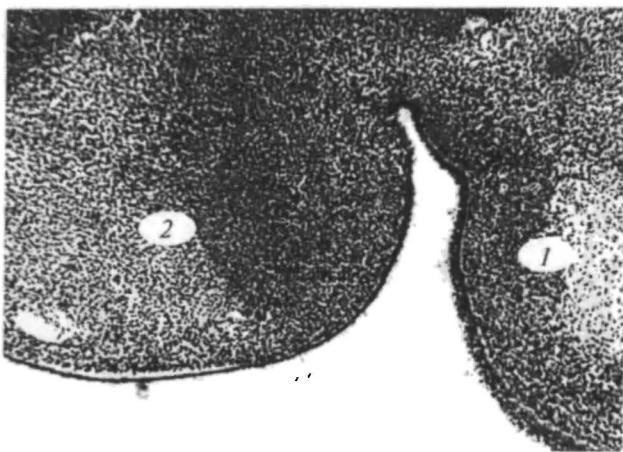


Рис. 63. Самостоятельные закладки крыловой (боковой) (1) и межпальцевой (2) перепонок. (Эмбрион рыжей вечерницы длиной 7,6 мм. Маллори. Ув. 100).

Исследование эмбрионального материала показывает, что у рыжей вечерницы зародыш крыловой перепонки появляется у проксимального конца закладки грудной конечности, затем этот зародыш разрастается по направлению к кисти и каудально — к тазовой конечности. У проксимального конца тазовой конечности появляется маленький бугорок — второй зародыш крыловой перепонки. Такой же бугорок формируется у эмбрионов длиной 9,3 мм в области предплечья — это будущий зародыш плечевой перепонки.

Одновременно с этим у корня хвоста образуется зародыш межбедренной перепонки.

Таким образом, по данным З. Шумахера и других авторов (Schumacher, 1933; Sterba, 1990; Adams, 1992), появление в эмбриогенезе летательной перепонки происходит в следующем порядке: крыловая перепонка — межпальцевая перепонка — плечевая и межбедренная перепонки.

Закладка и развитие структур, специфичных для рукокрылых

Данные сравнительной эмбриологии свидетельствуют о том, что у всех четвероногих позвоночных звенья скелета в развивающейся конечности возникают в строго определенном порядке. Закладки скелета конечностей образуются не сразу, а путем последовательного проксимо-дистального распространения конденсации мезенхимы, сопровождающегося ростом всего зародыша конечности. Первые признаки появления скелетных элементов в эмбриогенезе рыжей вечерницы обнаруживаются на месте будущего стилоподия, как это описано для большинства млекопитающих (Петтен, 1959; Карлсон, 1983; Хэм, Кормак, 1983), на 17-й стадии у эмбрионов длиной 6,2–7,5 мм.

Ранние закладки (стадии 17–20-я) скелета грудной конечности рыжей вечерницы (особенно стило- и зейгоподия) практически не отличаются от таковых других млекопитающих. На этих стадиях еще не обнаруживается никаких следов вторичной суставной ямки на лопатке, отсутствуют закладки большого и малого бугорков плечевой кости, пекторального гребня, закладка головки плечевой кости имеет овальную форму (у взрослых круглую), шейка лишь слегка обозначена (рис. 37). Закладки лучевой и локтевой костей сходны по форме, самостоятельны, а главное имеют примерно одинаковые размеры (рис. 29).

На этих же стадиях в закладке элементов автоподия появляются на первый взгляд малозаметные, но, как мы полагаем, весьма существенные особенности: мезенхимные закладки второй-пятой пястных костей в 2–2,5 раза длиннее закладки Mc_1 (рис. 29); закладка гороховидной косточки (Ca) впервые появляется у основания Mc_5 , то есть там, где она расположена и у взрослых форм (рис. 40); закладка Mc_5 массивнее остальных (рис. 30); закладка первого пальца противопоставлена остальным уже на стадии концентрации клеток недифференцированной мезенхимы (рис. 31).

Для закладок стилю- и зейгоподия характерно то, что до 22-й стадии развития никаких новых признаков в них не появляется, но затем, именно на протяжении 22-й стадии, проявляются все те структурные изменения, которые в дальнейшем послужат основой для развития специфических (в том числе и "собственнохироптерных") признаков. К моменту рождения все они уже полностью сформированы.

Что касается автоподия, то выше отмеченные особенности постепенно усиливаются, процессы дифференцировки активизируются на 22-й стадии, заметно усиливаются к конечным стадиям. Усиленный рост пястных костей (и фаланг) продолжается и после рождения.

Претерпевает изменение также процесс закладки и формирования скелета тазовых конечностей: на стадиях концентрации мезенхимы и хрящевой стадии специфические признаки закладок не проявляются (рис. 33); на 22-й стадии (ближе к середине) головка бедренной кости начинает менять свое положение относительно длинной оси тела кости (рис. 58), а к концу стадии она уже занимает положение, свойственное дефинитивному (то есть длинные оси головки и тела бедренной кости выравниваются) (рис. 59).

Закладки большеберцовой и малоберцовой костей вначале равнозначно развиты и примерно одинаковых размеров (рис. 33). К началу 22-й стадии малоберцовая кость заметно отстает в росте от большеберцовой. Проксимальный конец закладки малоберцовой кости вскоре обретает вид соединительнотканного тяжа, встречающегося в сухожилиях, фасциях.

Компоненты метаподия лишены специфических черт (рис. 60).

Таким образом, в плане развертывания процессов морфогенеза 22-я стадия представляется наиболее значимой, она же и самая продолжительная по времени. Именно на этой стадии отмечено появление большего числа "собственнохироптерных" признаков. Признаки, не проявившиеся на 22-й стадии, на последующих стадиях уже не появляются.

Вышеизложенное позволяет, на наш взгляд, разделить все специфические признаки на 2 категории. Первая — признаки, проявляющиеся на самых ранних стадиях морфогенеза (стадиях концентрации мезенхимных клеток и хрящевой закладки). К ним относятся: удлиненные закладки второй-пятой пястных костей по сравнению с первой пястной костью, закладка гороховидной косточки (Ca) в области основания закладки Mc_5 ; закладка Mc_1 находится в позиции противопоставления закладкам других пястных костей. Вторая — признаки, появляющиеся на 22-й стадии развития: вторичная суставная ямка на лопатке, пекторальный гребень, гипертрофированные большой и малый бугорки плечевой кости, шиловидный отросток медиального мышцелка плеча, недоразвитие локтевой кости, срастание дистального конца ее с лучевой костью, выравнивание длинниковых осей головки и тела бедренной кости, недоразвитие проксимального эпифиза малоберцовой кости.

Характерно еще одно: признаки первой группы топографически связаны с автоподием: второй — с проксимальнее расположенным отделами конечностей.

О чём могут свидетельствовать эти объективно существующие факты? В свое время было (Ковтун 1981) высказано предположение, что первая пястная кость современных рукокрылых сохраняет антропоморфное состояние и пропорции, и предложено удлинение остальных пястных костей определять по отношению к Mc_1 , длина которой принимается за 100%. Этот же автор предложил гипотезу, согласно которой первый палец рукокрылых обретает функциональную автономию (от остальных) еще у далеких предков Chiroptera и постепенно начинает играть существенную роль в локомоции этих животных. Доказательство: он обладает исключительной подвижностью, не был вовлечен в те эволюцион-

онные перестройки, которые претерпели другие пальцы, и сохраняет близкие к анцестральным пропорции, противопоставлен остальным, к моменту рождения становится практически функционально полноценным. Тот факт, что уже первичная закладка первого пальца противопоставлена закладкам остальных пальцев, может свидетельствовать не только о древности, но и функциональной значимости данного морфогенеза. То есть предложенная гипотеза, видимо, подтверждается этим объективно существующим фактом.

Формирование закладок всех пястных костей происходит одновременно. Однако, уже на этих самых первых стадиях хорошо видно, что закладки Mc_{2-5} в 2 раза длиннее закладки Mc , (рис. 29). Для сравнения отметим, что гомодинамические закладки тарзальных костейрыжей вечерницы имеют одинаковую длину (рис. 32). Имеющиеся данные по грызунам (Forthoefel, 1963) свидетельствуют, что и закладки пястных костей у них имеют одинаковую длину. Таким образом и здесь урыжей вечерницы имеет место выпадение стадии равной длины пястных костей. Это имеет немаловажное значение, поскольку полагают, что одним из факторов скорости роста является исходная величина данной структуры (к этому мы еще вернемся ниже). Факт выпадения стадии развития также может свидетельствовать о древности морфогенеза.

По нашему мнению, изменения функции локомоторного аппарата вследствие перехода рукокрылых к воздушной локомоции сказалось на росте и развитии отдельных элементов скелета автоподия в эмбриогенезе рукокрылых. Одним из важнейших моментов этих изменений является, как уже отмечалось, формирование кисти: специфичное развитие метакарпалий и фаланг второго-пятого пальцев в сравнении с развитием первого пальца, сохранившего, по-видимому, пропорции близкие к анцестральным и исходный тип развития. Наши данные показывают, что характер гистодифференцировки метакарпалий второго-пятого пальцев существенно отличается от развития пястной кости первого пальца и тарзальных костей. Эти отличия заключаются в следующем: в хрящевых закладках Mc_{2-5} появляется несколько очагов энхондральной оссификации (рис. 48), а не один, как в метакарпалии первого пальца и тарзальных костях (рис. 49); наличие вторичных центров оссификации в дистальных эпифизах пястных костей уже после рождения (по данным Burgmann, Kunz, 1982; Rybar, 1969, 1971) и их отсутствие в Mc , свидетельствует в пользу того, что вторая-пятая пястные кости приобрели в процессе онто-филогенеза характер развития, свойственный длинным трубчатым костям. Первая же пястная кость сохранила характер роста и развития, присущий коротким трубчатым костям.

На ранней стадии развития в закладке автоподия грудной конечности нами отмечен еще ряд особенностей, которые можно рассматривать как свидетельство рекапитуляции признаков пройденных этапов развития у примитивных предшественников рукокрылых. Мы имеем в виду усиленное развитие пятого пальца на стадии концентрации мезенхимы (рис. 30) и стадии образования хряща по сравнению с остальными (вторым-четвертым) удлиненными пальцами кисти. Определяя ширину крыла пятый палец является как бы связующим звеном между крыловой (боковой) и межпальцевой перепонками. Можно предположить, что отмеченное нами усиленное развитие пятого пальца на ранних (как наиболее информативных в плане соотношения онто-филогенетического развития) стадиях эмбриогенеза отражает некогда большую функциональную значимость по сравнению с другими (вторым-четвертым) пальцами кисти. По-видимому, на пути становления активного полета, т. е. на стадии образования крыловой перепонки из нескольких зародышей и разрастания ее на пятый палец функция последнего усилилась. Необходимость поддерживать обширную по площади крыловую перепонку внатянутом (напряженном) состоянии для создания необходимой аэродинамической структуры, видимо, могла вызвать гипертрофию пя-

того пальца. Некоторую аналогию этому явлению мы усматриваем у птерозавров. В дальнейшем пятый палец противопоставлялся остальным — второму—четвертому, которые также изменили свое положение в плоскости формирующегося крыла. Это способствовало более равномерному распределению нагрузки между ними, и различие в диаметре пальцев выравнялись, что мы и видим на примере рецентных форм. В наших исследованиях гипертрофия пятого пальца сохраняется и на стадии хрящевой закладки вплоть до начала энхондральной оссификации. К завершению пренатального развития различия в диаметрах пальцев выравниваются.

Появление закладки гороховидной кости в месте, нетипичном для млекопитающих — у основания закладки Mc_5 (рис. 40), а не в проксимальном ряду костей запястья, вызвало у нас сомнения, относительно того, что эта косточка является гомологом гороховидной косточки других млекопитающих. Во всяком случае, представление о смешении Ca из проксимального ряда костей запястья к основанию Mc_5 (Ковтун, 1984) воспринимается сейчас как менее убедительное. Идентификация гороховидной косточки осуществляется, главным образом, по прикреплению на ней сухожилий локтевого сгибателя запястья. Учитывая, что закладка кости обнаруживается изначально у основания Mc_5 , при этом клетки закладки менее дифференцированы, чем в закладках костей запястья, но сходно дифференцированы с клетками фаланг пальцев, мы склонны считать, что в данном случае у рукокрылых сохранился не проксимальный членник шестого пальца (гомолог Ca), а дистальный (или средний), то есть действительно *os pisiforme* рукокрылых может быть лишь частично гомологична *os pisiforme* других млекопитающих.

Другой особенностью развития скелета грудной конечности является закладка звеньев предплечья, где зачатки лучевой и локтевой костей приблизительно сходны по форме, а главное, по размерам (рис. 29). Рассматривая этот факт, полагаем, что у предков рукокрылых локтевая кость по размерам мало отличалась от лучевой (на примере рецентных форм рукокрылых редукция локтевой кости выражена в различной степени, и эта кость еще довольно полно сохраняется у видов с маломаневренным характером полета) (Findley et al., 1972). В процессе становления крыла и, в частности, удлинения предплечья, проксимальная часть локтевой кости в виде локтевого отростка сохранила функциональную значимость, а дистальная вместе с лучевой была включена в образование лучезапястного сустава. Описание процесса слияния дистальных концов костей предплечья нами приводятся впервые.

В ранней закладке скелета газовой конечности к признакам, близким к анцептральным, можно отнести следующие: укрупненная, по сравнению с закладками костей голени закладка бедренной кости; расположение головки бедренной кости под углом к длинной оси тела закладки. В закладке костей голени наблюдается равноценное развитие малоберцовой кости. Из рецентных форм рукокрылых полная малоберцовая кость представлена лишь у представителей семейств Pteropidae, Molossidae, Desmodontidae (Ковтун, 1984). Если учесть, что у взрослой особи рыжей вечерницы только три четверти *fibula* сохраняет структуру кости, а проксимальная часть — соединительнотканная, переходящая в сухожилие, то наблюдалась в эмбриогенезе рыжей вечерницы вначале полная закладка и развитие малоберцовой кости и последующая редукция ее проксимальной части — явное отражение этого процесса в филогенезе. Вполне вероятно, что в процессе онто-филогенеза произошла замена костной ткани на соединительнотканную с выпадением хрящевой стадии развития (и оссификации) этого участка кости. При этом была сохранена связь с латеральным надмыщелком бедра. Таким образом был выработан аппарат подвешивания у рукокрылых,

что привело к функциональной специализации тазовых конечностей (Ковтун, 1978).

Закладки сесамовидных костей (коленная чашечка, шпора) гистологически дифференцируются заметно позднее остальных элементов (рис. 45, 46). Повидимому, шпора является одним из наиболее поздних образований в скелете рукокрылых.

Анализ нашего материала в аспекте известных данных палеонтологии мало что добавляет для трактовки наших данных и существующих гипотез. Наиболее древний и хорошо сохранившийся представитель рукокрылых — *Icaronicteris index* (ранний эоцен оз. Вайоминг, США, Jepsen, 1966) в морфологическом отношении практически соответствует современным видам. У него не обнаружена вторичная суставная ямка на лопатке (но ее нет и у современных видов, представителей некоторых семейств *Microchiroptera*); несколько слабее выражен большой и малый бугорки плеча; *ulna* частично редуцирована; редуцирована проксимальная треть *fibula*; вторая—пятая пястные кости относительно несколько короче, чем у большинства современных видов *Microchiroptera*. Эти признаки несомненно выглядят несколько примитивнее гомологичных признаков современных видов, но различия носят лишь количественный характер.

Головка бедренной кости явно сохраняет анцестральное состояние (рис. 42).

ГЛАВА 5. РОСТ И РАЗВИТИЕ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ В ПРЕНАТАЛЬНОМ И РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Онтогенетическая аллометрия скелета конечностей рыжей вечерницы

При исследовании особенностей роста (в данном случае скелета конечностей рукокрылых) вполне уместно и целесообразно представляется (параллельно с изучением гистологических процессов) изучение динамики взаимоотношений (становления пропорций) между отдельными скелетными элементами у различных по длине эмбрионов. В приложении к гистогенезу такое исследование может отчасти прояснить глубину морфологических перестроек, имевших место в процессе филогенетического развития животных изучаемой группы, а также способствует познанию природы механизмов воздействия "генотип—фенотип" в процессе формирования достаточно жизнеспособного фенотипа (Мина, Клевезаль, 1976).

В данном случае нами проведено исследование онтогенетической аллометрии, то есть изменения пропорций скелетных элементов грудной и тазовой конечностей в эмбриогенезе рыжей вечерницы, скоррелированного с изменением так называемого генерального параметра, в качестве которого нами взята длина эмбриона. Данные представляют интерес, поскольку в доступной нам литературе по рукокрылым имеются лишь сведения, касающиеся либо межвидовой аллометрии, либо онтогенетической, но затрагивающей только постнатальный онтогенез (Sigmund, 1964; Jones, 1967; Davis, 1969; O'Farrel, Studier, 1973; Шульга, 1982; Тиунов, 1989).

Для дефинитивной формы рыжей вечерницы характерно более чем трехкратное превышение длины грудной конечности над длиной тазовых (табл. 2). Среди представителей отряда данный вид выделяется относительно укороченным проксимальным и средним звеньями грудной конечности (Ковтун, 1984), что, однако, не сказывается на летных характеристиках вида (Findley et al., 1972).

Таблица 3. Изменение длины скелетных элементов грудной и тазовой конечностей эмбрионов рыжей

Стадия тела	Длина элементов												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
11,1	2,4	2,6	1,5	1,3	0,5	2,3	1,6	—	—	5,5	2,1	1,4	2,2
12,5	2,8	4,5	3,9	2,0	0,8	4,2	2,5	1,0	0,5	7,8	2,7	2,3	2,8
13,1	3,5	4,8	5,1	2,5	0,9	6,4	3,5	1,5	0,7	8,6	3,2	2,5	2,9
13,9	3,8	6,9	7,0	3,5	1,4	7,9	5,0	1,8	1,1	13,1	4,4	4,2	4,5
14,5	3,5	6,5	7,3	3,1	1,3	9,3	5,1	1,7	1,0	13,5	4,5	4,3	4,7
15,1	3,4	6,7	8,7	3,8	1,6	10,0	5,4	2,5	1,0	13,8	4,5	4,2	5,1
15,5	3,7	7,0	8,8	4,2	1,7	11,8	6,0	2,4	1,5	15,5	6,0	4,6	4,9
16,2	3,8	8,0	9,1	4,0	1,7	11,0	5,5	2,0	1,5	15,5	6,0	4,5	5,0
16,6	4,5	11,5	15,0	6,5	2,5	20,4	10,4	3,5	2,3	22,7	8,4	7,2	8,0
17,4	5,2	13,5	16,5	6,5	3,0	20,2	10,5	3,7	2,5	25,2	8,4	7,8	9,0
17,8	4,5	12,5	15,0	7,1	3,7	18,5	10,4	3,5	2,4	23,9	8,0	7,1	8,8

Примечание: 1 — общая длина грудной конечности; 2 — плечевая кость; 3 — лучевая кость; 4 — первый палец; 5 — Mc; 6 — третий палец; 7 — Mc₂; 8 — Ph_{1,2}; 9 — Ph_{2,3}; 10 — общая длина тазовой конечности; 11 — бедренная кость; 12 — малоберцовая кость; 13 — стопа.

При этом относительно утолщены лучевая кость и вторая—пятая пястные кости, из которых Mc₂ самая длинная, затем следует плечевая кость, фаланги второго—пятого пальцев из последних наиболее утолщены фаланги третьего пальца. Первый палец кисти заметно укорочен, а его пястная кость почти в 10 раз короче пястных костей.

Среди скелетных элементов тазовой конечности бедренная кость примерно равна по длине костям голени, стопа несколько укорочена (табл. 2).

Измерения длины скелетных элементов у различных по размерам эмбрионов (на 20–24-й стадиях развития) (табл. 3) показали, что наиболее значительные отличия пропорций от дефинитивного состояния характерны для ранних стадий, когда закладки скелета состоят из мезенхимы, но их размеры уже хорошо определяются (20-, 21-я стадии; эмбрионы длиной 11,1–12,5 мм). В качестве основных из таких отличий следует отметить относительно большие размеры закладок плечевой кости, первого пальца кисти, звеньев тазовой конечности, равноценное развитие закладок лучевой и локтевой костей.

Таблица 2. Длининковые пропорции звеньев грудной и тазовой конечности рыжей вечерницы

Конечности и их звенья	Абсолютная длина, мм	Относительная длина, %
Грудная конечность	165	100
- плечевая кость	31	18,7
- лучевая кость	50	33,3
- Mc ₁	50	33,3
- Ph ₁	20	12,1
- Ph ₁	14	8,4
Тазовая конечность	50,4	100
- бедро	19	37,9
- голень	18	35,3
стопа	13,4	26,8

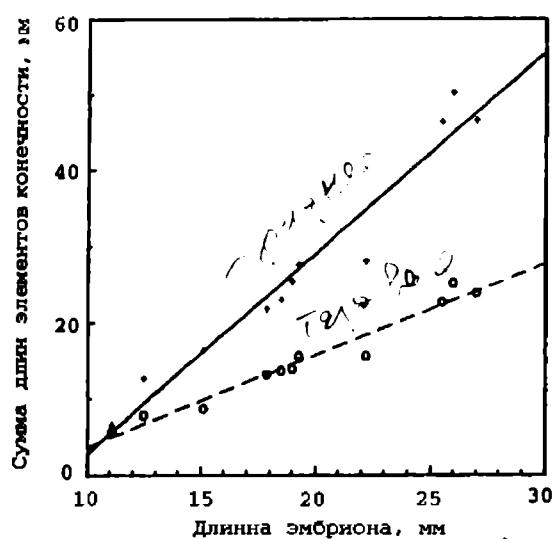


Рис. 64. Относительное изменение скелета грудной (о) и тазовой (+) конечностей.

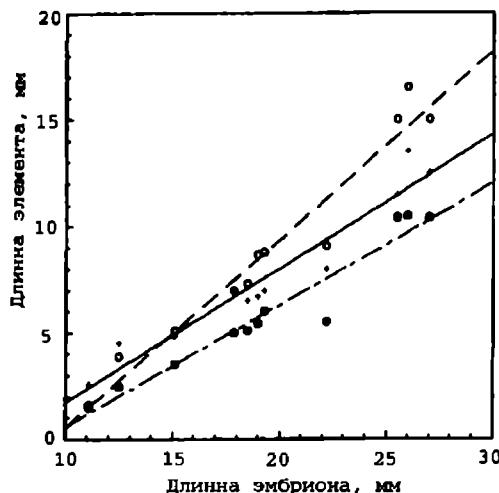


Рис. 65. Относительное изменение длины скелетных элементов грудной конечности: о — лучевая кость; + — плечевая кость; ● — метакарпалия кости третьего пальца.

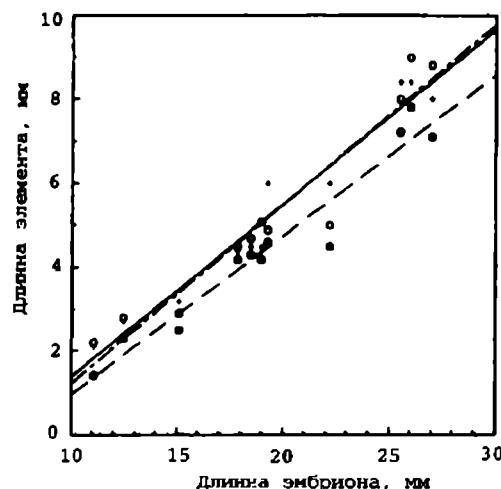


Рис. 66. Относительное изменение длины скелетных элементов тазовой конечности: + — бедренная кость; ● — большеберцовая кость; о — стопа.

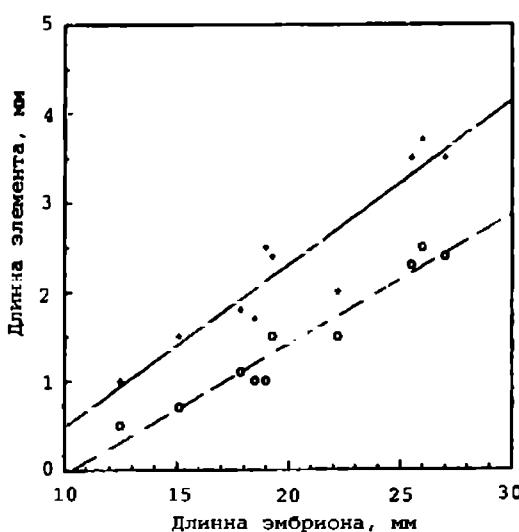


Рис. 67. Относительное изменение длины первой (+) и второй (о) фаланг третьего пальца.

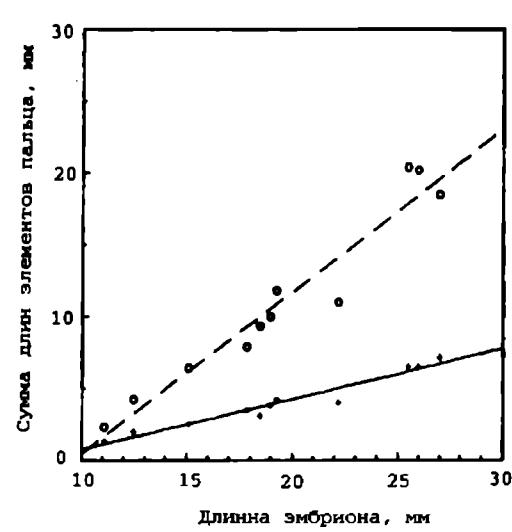


Рис. 68. Относительное изменение длины скелета первого (+) и третьего (о) пальцев кисти.

В процессе эмбрионального развития отмечен опережающий рост скелета грудной конечности в целом по сравнению с тазовой (рис. 64). В пределах грудной конечности максимальные темпы роста характерны для лучевой кости, меньше этот показатель для плечевой кости и еще меньше для метакарпалии третьего пальца (рис. 65). В пределах тазовых конечностей темпы роста проксимального и среднего звена примерно одинаковые (рис. 66).

При этом темпы роста лучевой кости больше, чем плечевой и бедренной (рис. 65, 66), а метакарпалий и фаланг третьего пальца больше, чем скелета первого пальца кисти и стопы (рис. 65–68).

Перечисленные особенности роста костей приводят в частности, к тому, что к моменту рождения наиболее удлиненным элементом скелета конечностей

является лучевая кость; плечевая кость короче предплечья, но длиннее бедра. Кисть (кроме первого пальца) укорочена относительно взрослого состояния. Звенья грудной конечности и первого пальца кисти по длине наиболее близки к дефинитивным (табл. 3). Из элементов грудной конечности только первый палец кисти достигает длины, близкой к дефинитивному состоянию уже к моменту рождения. Подобно первому пальцу кисти, быстрее других элементов достигают дефинитивных размеров короткие трубчатые кости стопы, которые характеризуются сравнительно небольшими темпами роста. Возможно, факт относительно раннего достижения дефинитивных размеров взаимосвязан с ранней функциональной нагруженностью пальцев стопы и первого пальца кисти, обусловленной характерной для них функцией фиксации детеныша на теле матери после рождения.

Широкие характеристики аллометрического роста скелета конечностей начиная получены из уравнения линейной регрессии $y = ax + b$, где x — длина тела эмбрионов, y — длина скелетного элемента, a — тангенс угла наклона прямой (рис. 64–68), в точке пересечения прямой с осью ординат. Для конечности в целом характерна положительная аллометрия ($a=2,659$ для грудной и $a=1,220$ для газовой). Для отдельных звеньев скелета конечностей установлена отрицательная аллометрия (их рост идет медленнее, чем рост тела эмбриона). При этом наибольшим значением характеризуется лучевая кость ($a=0,973$) (табл. 4).

На протяжении всего периода эмбриогенеза отмечена сильная корреляция между линейными размерами скелетных элементов (табл. 5).

Таблица 4. Зависимость линейных характеристик звеньев конечностей от длины тела

Характеристика признака	Zxy	a	b
Грудная конечность	0,974	2,659	-23,5
Плечевая кость	0,967	0,633	-4,6
Лучевая кость	0,973	0,880	-8,4
Первый палец	0,971	0,353	-2,8
Mc ₁	0,948	0,175	-1,7
Третий палец	0,962	0,133	-10,9
Mc ₂	0,964	0,575	-5,2
Rh _{1,3}	0,934	0,184	-1,4
Rh _{2,3}	0,967	0,148	-1,5
Газовая конечность	0,979	1,220	-8,7
Бедренная кость	0,974	0,417	-2,8
Большеберцовая кость	0,970	0,384	-2,9
Стопа	0,963	0,432	-3,1

Таблица 5. Корреляционная матрица линейных элементов грудной и газовой конечностей рыбей ветчины в пренатальном онтогенезе

	H	R	D ₁	Mc ₁	D ₃	Mc ₂	Ph _{1,3}	Ph _{2,3}	TK	F	T	CT
GK	0,975	0,979	0,999	0,983	0,996	0,999	0,924	0,995	0,999	0,988	0,992	0,991
H		0,990	0,994	0,986	0,974	0,995	0,959	0,951	0,991	0,961	0,991	0,995
R			0,999	0,979	0,995	0,999	0,991	0,995	0,999	0,989	0,995	0,986
D ₁				0,988	0,933	0,999	0,989	0,994	0,998	0,982	0,991	0,995
Mc ₁					0,972	0,987	0,962	0,971	0,978	0,949	0,962	0,997
D ₃						0,992	0,991	0,997	0,994	0,996	0,983	0,977
Mc ₂							0,991	0,995	0,999	0,930	0,992	0,995
Ph _{1,3}								0,996	0,995	0,997	0,988	0,972
Ph _{2,3}									0,998	0,994	0,992	0,980
TK										0,989	0,996	0,988
F											0,981	0,959
T												0,979

Примечание: GK — грудная конечность, H — плечевая кость, R — лучевая кость, D₁ — первый палец, Mc₁ — пястная кость первого пальца, D₃ — третий палец кисти, Mc₂ — пястная кость третьего пальца кисти, Ph_{1,3} — первая фаланга третьего пальца кисти, Ph_{2,3} — вторая фаланга третьего пальца кисти, TK — газовая конечность, F — бедренная кость, T — большеберцовая кость, CT — стопа.

В качестве факторов, определяющих характер роста костей (помимо темпов роста), следует отметить начальные размеры, которыми должен обладать орган, для выполнения той или иной функции на каждом этапе онтогенеза. Наличие в эмбриогенезе закладок скелетных элементов, относительные размеры которых резко отличаются от дефинитивных, могут свидетельствовать в частности о том, что именно такие пропорции ближе других к анцестральному состоянию. Примером могут служить укрупненные закладки плечевой кости и первого пальца кисти в грудной конечности, большинство скелетных элементов тазовой конечности. Сохранение в эмбриогенезе некоторых элементов, близких к предковым, по-видимому можно рассматривать, как результат перестроек в онтофилогенезе, не подвергшихся эмбрионализации. В то же время факт удлинения закладок второй–пятой пястных костей на самих ранних стадиях органогенеза (в отличие от фаланг второго–пятого пальцев и скелета первого пальца кисти) свидетельствует о значительности перестроек этого участка автоподия в онтогенезе, который был, по-видимому, подвержен процессу длительной эмбрионализации.

Пролиферация хондроцитов и рост трубчатых костей конечностей

Данный раздел работы посвящен особенностям размножения хондроцитов в растущих костях грудной и тазовой конечностей эмбрионоврыжей вечерницы, в нем излагаются сведения по метаболической активности клеток хряща и роли этого процесса в росте хрящевых закладок и костей.

Начиная со стадии топографического выделения хрящевых закладок по ряду морфологических особенностей клеток (рис. 69) (эмбрионы 11,1–11,2 мм длиной), можно считать, что их рост осуществляется в результате взаимодействий нескольких процессов: размножения клеток, увеличения объема клеток в результате их прогрессивной дифференцировки, образование межклеточного матрикса.

Такой рост с учетом вышеизложенных механизмов, происходит и в последующие периоды эмбриогенеза вплоть до появления в хрящевых закладках пер-

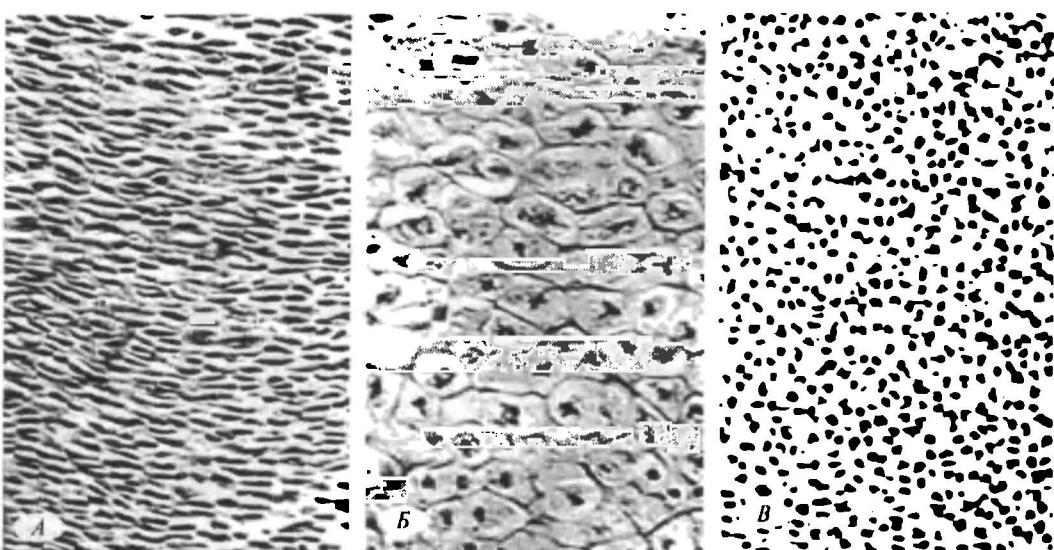


Рис. 69. Фрагмент хрящевой закладки лучевой кости (дистальная часть): *A* — зона пролиферирующих хондроцитов; *B* — зона гипертрофированных хондроцитов; *C* — зона эпифиза. (Эмбрион 11,1 мм. Маллори. Ув. 185).

вичных центров оссификации (эмбрион длиной 15,4 мм). При этом рост закладок сопровождается дифференцировкой хондроцитов, что дает нам возможность по их морфологическим признакам выделить несколько зон: центр диафиза и промежуточные, или зоны пролиферации.

Стритеер (Streeter, 1949) определяет состояние клеток в направлении от эпифизарных зон к центру диафиза как последовательные этапы их дифференцировки, т. е. наименее зрелые клетки находятся на полюсах закладки, а наиболее дифференцированные хондроциты, приобретающие гипертрофированное дегенерирующее состояние, локализованы в центре закладки (рис. 69).

Характер ростовых процессов в закладках на данном этапе эмбриогенеза можно оценить на основании изменения — ширины зон пролиферации и гипертрофированных хондроцитов (рис. 70) (табл. 6). Оказалось, что в хрящевых закладках грудной конечности — плечевой, лучевой, третьей пястной кости ширина зон пролиферации, расположенных проксимально и дистально от центра закладки, составляет примерно 450–500 мкм. В закладке бедренной кости тазовой конечности эти показатели были заметно ниже, что может свидетельствовать о более низкой пролиферативной активности хондроцитов в звеньях тазовой конечности в сравнении с грудной. Вместе с тем в исследованных хрящевых закладках грудной и тазовой конечностей наблюдались отличия в размерах зон гипертрофированных хондроцитов. Для закладок плечевой кости ее размер в среднем составляет 865 мкм, для бедренной — 780, для лучевой — 693, а для метакарпалии третьего пальца — 445 (табл. 6). Это говорит о том, что в эмбриогенезе закладки возникали последовательно; от плечевой кости к метакарпалиям и фалангам. В такой же последовательности происходила дифференцировка хондроцитов и приобретение ими гипертрофированного состояния. Именно поэтому размер зоны гипертрофированных хондроцитов закладок плечевой и бедренной кости (проксимального звена) больше, чем метакарпалии (Mc_3), составляющей более дистальное звено конечности.

Дальнейшие изменения морфологических признаков дифференцирующихся хондроцитов наблюдается в скелете конечностей эмбрионов рыжей вечерницы

Таблица 6. Ширина зон (мкм) дифференцирующихся хондроцитов в закладках различных скелетных элементов конечностей (эмбрион 11,2 мм) (стадия 20-я)

Скелетный элемент	1	2	3	4	5
Плечевой	440	92	856	453	87
Лучевой	346	58	693	320	53
Метакарпальный (Mc_3)	429	78	445	445	85
Бедренный	237	53	780	234	48

Примечание: 1 — дистальная зона пролиферации; 2, 5 — количество продольно расположенных хондроцитов зон пролиферации; 3 — зона гипертрофии; 4 — проксимальная зона пролиферации.

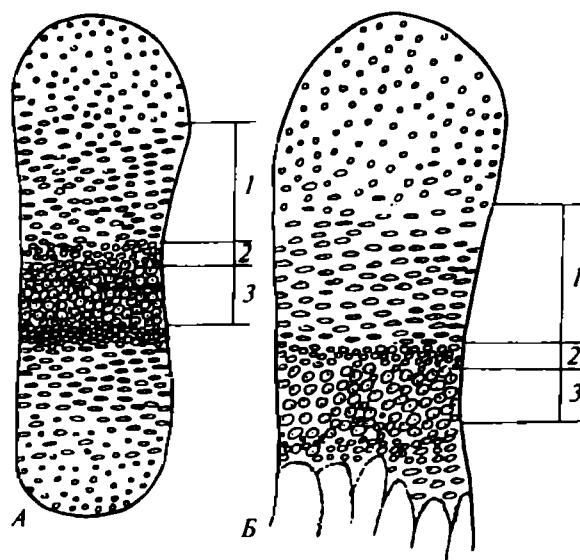


Рис. 70. Схема проведения измерений размеров зон дифференцирующихся хондроцитов хрящевых закладок (А) и метаэпифизарных хрящей (Б): 1 — зона пролиферации; 2 — зона созревания; 3 — зона гипертрофии.

длиной 13,5 мм (21-я стадия). В этот период развития происходит формирование в хрящевых закладках вдоль диафиза периостальной кости. В центре закладок большинство хондроцитов сохраняют округлую форму и продолжают увеличиваться в размерах ($d=18-22$ мкм). Делящиеся клетки среди них нами не обнаружены. Ядра теряют обычную структуру: хроматин деконденсируется и распределяется диффузно.

В промежуточных зонах размеры хондроцитов также прогрессивно увеличиваются (продольные — 17–20 мкм, поперечные — 1,5–3,0 мкм). Ядра их остаются компактными. Межклеточного вещества мало. При этом размеры зон пролиферации, а также количество входящих в них хондроцитов, позволяет судить о темпах роста закладок. В хрящевых закладках можно подсчитать число уплощенных клеток, расположенных по длине диафиза. При этом за первую клетку в этих зонах принимаем ту, которая расположена на границе с эпифизом, а за последнюю клетку — граничащую с зоной созревания.

У эмбрионов длиной 13,5 мм ширина зоны пролиферации с дистальной стороны закладки плечевой кости составила 865 мкм, с проксимальной — 869. Число уплощенных клеток, расположенных по длине диафиза составило 125 хондроцитов. Размеры зон и количество в них клеток в закладках третьей пястной и бедренной костей значительно меньше. Так ширина зоны пролиферации в дистальных участках третьей пястной составляет 460 мкм, в закладке бедренной кости — 412 и 475 соответственно проксимальной и дистальной стороны (табл. 7). Еще больше отличаются от закладок длинных трубчатых костей по этим показателям закладки, развивающиеся по типу коротких.

Анализируя приведенные данные и исходя из того, что в этот период развития темпы деления клеток в хрящевых закладках скелета конечностей могут быть примерно одинаковые (Житников, 1975а, б), считаем, что увеличение количества клеток и размеров зон пролиферации будет происходить быстрее в тех закладках, в которых присутствует большее число клеток. Так, в сравнении с ростом и развитием закладок длинных трубчатых костей, которые характеризуются интенсивной дифференцировкой и пролиферацией хондроцитов, аналогичные процессы в закладках коротких трубчатых костей выражены в меньшей степени. В центре диафиза метакарпалии первого пальца кисти хондроциты округляются, однако диаметр их достигает 12–14 мкм (рис. 71). Незначительны также по размерам и количеству клеток зоны пролиферации. При ширине в 24 мкм в этих зонах продольно локализовано всего 15–18 хондроцитов. Кроме того, характерной особенностью данной стадии развития является то, что в зоне пролиферации многократно поделившиеся клетки не успевают отмежеваться — одна от другой и оказываются в общей камере или "дворике", образуя многоклеточные изогенные группы, в которых насчитывается 5–12. В коротких костях чаще всего встречается лишь 2–3 клетки в одной изогенной группе. Клетки изогенных групп приобретают наиболее поперечно-вытянутую форму. Длина их доходит до 30 мкм, а поперечное сечение составляет всего 2–3 мкм. Такие ха-

Таблица 7. Ширина зон (мкм) дифференцирующихся хондроцитов в закладках различных скелетных элементах конечностей (эмбрион 13,5 мм; 21-я стадия)

Скелетный элемент	1	2	3	4	5
Плечевой	865	125	1520	879	135
Лучевой	987	126	1352	710	157
Метакарпальный (M_3)	460	79	715	445	83
Бедренный	475	69	1167	412	63

Примечание: 1 — дистальная зона пролиферации; 2, 5 — количество продольно расположенных хондроцитов зон пролиферации; 3 — зона гипертрофии; 4 — проксимальная зона пролиферации.

рактеристики зон пролиферации (размеры, количество продольно входящих в них клеток) мы будем учитывать и при последующем изучении хондрогенеза.

Во всех закладках мелкие по размерам клетки эпифизарных зон расположены компактно. По мере роста закладок количество цитоплазмы этих клеток возрастает.

У эмбрионов длиной 13,5 мм происходит дальнейшее увеличение размеров зоны гипертрофии (диаметр хондроцитов — 25–30 мкм). Это приводит к тому, что матрикс уплотняется, сжимается, образуя между клетками узкие прослойки. Результаты измерений ширины зон гипертрофии и пролиферации свидетельствуют об их прогрессивном нарастании (табл. 7). В закладках длинных трубчатых костей ширина зоны гипертрофированных хондроцитов составила к этому периоду примерно 35–40% от длины закладки. Максимальных значений она достигла в центре закладки плечевой и лучевой костей (1520 и 1352 мкм соответственно, а в метакарпалии третьего пальца — 715).

В хрящевой закладке метакарпалии первого пальца кисти зоны гипертрофированных и пролиферирующих хондроцитов по ширине незначительно отличаются от предыдущей стадии эмбрионального развития. Это свидетельствует о сохранении низкой пролиферативной активности клеток и скорости перехода пролиферирующих хондроцитов в гипертрофированное состояние.

Таким образом, нами установлено, что количество участвующих в репродукции хондроцитов вproxимальных и дистальных зонах пролиферации хрящевых закладок длинных трубчатых костей различно. Эти различия касаются прежде всего размеров формирующихся метаэпифизарных хрящей, входящих в них зон дифференцирующихся хондроцитов и количества клеток, составляющих изотенные группы. При этом во всех случаях в закладке лучевой кости и третьей пястной кости размеры дистального метаэпифизарного хряща и отдельных зон всегда больше, чем proxимального. В закладках плечевой и бедренной костей размеры зон, и количество входящих в них хондроцитов дистальных и proxимальных метаэпифизарных хрящей существенно не отличаются (табл. 7). Различие в размерах зон эпифизарного хряща и концентрация в них клеток свидетельствует о том, что размножение хондроцитов и их дифференцировка вплоть до приобретения гипертрофированного состояния в зоне гипертрофии происходит с различной интенсивностью.

Таким образом, в качестве факторов, обеспечивающих удлинение звеньев грудной и тазовой конечности можно выделить прежде всего, последовательное формирование хондробластом в почке конечности, которое начинается с обра-

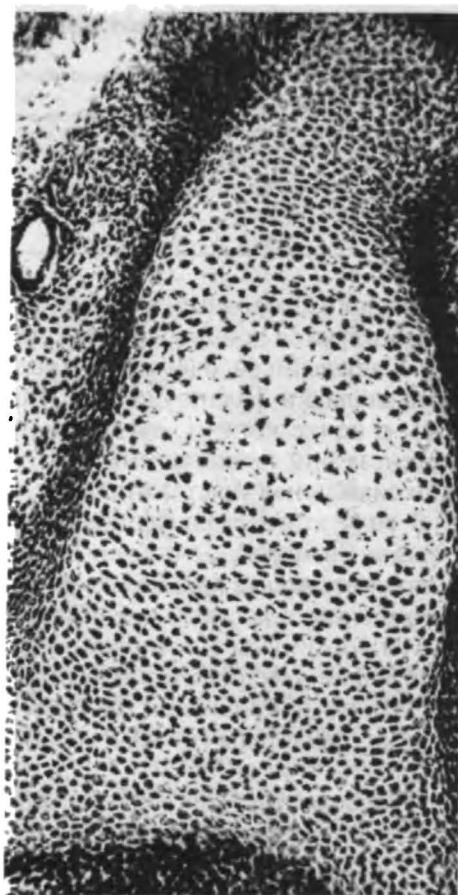


Рис. 71. Хрящевая закладка первой пястной кости: в центре закладки видны набухшие хондроциты. (Эмбрион 13,5 мм. Малори. Ув. 150).

Таблица 8. Отношение продольных размеров диафизов скелетных элементов конечностей к поперечным у эмбрионов различной длины

Стадия	Длина эмбриона, мм	Звено		
		Плечевая кость	Метакарпалия (Mc.)	Метакарпалия (Mc.)
20	11,2	4,8:1	8,8:1	1,2:1
22	16,7	4,4:1	12,0:1	2,0:1
22	19,7	6,5:1	12,0:1	2,0:1
23	25,5	5,7:1	12,5:1	3,0:1

зования проксимальных закладок и заканчивается дистальными. То есть в начале формируются хондробластемы, проспективно соответствующие плечевой кости, и в последнюю очередь — хондробластемы, из которых формируются хрящевые закладки фаланг пальцев. Такое разновременное формирование хондробластем в почке конечности приводит к тому, что к определенному периоду эмбриогенеза они представлены различной массой предхрящевых клеток: большей в проксимальных участках почки конечности и меньших — в дистальных.

В силу этого развивающиеся из них хрящевые закладки также отличаются по своим размерам. Этому способствует также дифференцировка клеток, в результате чего масса хрящевого матрикса закладки плечевой кости увеличивается по сравнению с костями предплечья, пястья и фаланги пальцев.

Мы упоминали о том, что поперечный рост хрящевых закладок в результате гипертрофии хондроцитов в центре диафиза ограничивается периостальнойостью. Поэтому хрящевые закладки больше удлиняются, чем растут в ширину. Об этом свидетельствуют и отношение их длины к поперечному диаметру (табл. 8).

Их удлинение будет преобладать над поперечным ростом тем значительнее, чем дольше закладка остается хрящевой.

Известно, что в процессе прогрессивного увеличения костно-мозговой полости в результате разрушения матрикса хряща происходит ремоделирование периостальной кости со стороны костно-мозговой полости. Из сказанного следует, что у эмбрионов рыжей вечерницы на рассматриваемом этапе развития происходила задержка процесса субэндостального ремоделирования костного диафиза, что способствовало преобладанию продольного роста над поперечным в закладках длинных трубчатых костей. В доказательство сказанного приведем данные по развитию хрящевых закладок на стадии, предшествовавшей энхондральному окостенению у эмбрионов крыс (Житников, 1970). Так, размер хрящевого диафиза, состоящего из гипертрофированных хондроцитов по отношению к общей длине закладки плечевой кости у 16-суточных эмбрионов не превышал 25%, тогда как у эмбрионов рыжей вечерницы длиной 13,5 мм он составил 35–40%.

У эмбрионов рыжей вечерницы длиной 15,4 мм (22-я стадия) в хрящевых закладках начинается формирование первичных центров окостенения. Это свидетельствует о создании в закладках такой системы роста, при которой клетки зоны пролиферации дифференцируются в направлении к костно-мозговой полости и приобретают гипертрофированное состояние; с другой — происходит интенсивная резорбция хряща хондрокластами со стороны костно-мозговой полости и образование энхондральной кости.

Характерной особенностью этого периода развития является появление более четких различий в размерах проксимальных и дистальных метафизарных хрящей звеньев скелета грудной и тазовой конечностей. Так, отмечается значительное нарастание зоны пролиферации дистальных метафизов закладки лучевой кости и третьей пястной кости по сравнению с проксимальными. Напротив,

Таблица 9. Размеры зон дифференцирующихся хондроцитов (мкм) в различных скелетных элементах конечностей (22-я, 23-я, 24-я стадии)

Звено	Длина эмбриона, мм	Дистальный метафиз				Проксимальный эпифиз			
		1	2	3	4	1	2	3	4
Плечевая кость	15,4	650	162	29	225	665	167	41	229
	16,7	681	143	21	217	690	147	37	242
	22,2	650	156	35	227	674	163	30	204
	25,0	1240	169	75	215	1350	172	61	210
Лучевая кость	15,4	1420	230	72	465	781	137	56	441
	16,7	1543	265	61	480	691	134	49	279
	22,2	1680	279	25	245	699	157	21	205
	25,0	2517	297	150	425	1320	175	32	150
Пястная кость третьего пальца	16,7	886	147	41	666	490	120	26	473
	22,2	1380	175	94	365	294	83	25	140
	25,0	1560	218	95	330	92	36	10	118
	15,4	650	162	29	225	—	—	—	—
Бедренная кость	16,7	681	143	21	217	415	108	22	230
	22,2	650	156	35	227	470	125	20	180
	25,0	1240	169	75	215	435	116	90	225

Примечание: 1 — зона пролиферации, 2 — количество продольно расположенных хондроцитов зон пролиферации, 3 — зона созревания, 4 — зона гипертрофии.

в звеньях, проспективно имеющих меньшие размеры (плечевая и особенно бедренная кость) различия в размерах зон пролиферации несущественные (табл. 9).

В этот период еще более проявляются морфологические особенности дифференцирующихся хондроцитов в различных зонах закладок (рис. 58), развивающихся по типу длинных трубчатых костей. Непосредственно у линии резорбции, в зоне гипертрофии разбухшие хондроциты выглядят как бы "сдавленными", располагаясь поперек длинной оси скелетного звена. Их продольные размеры увеличиваются и составляют 15–17 мкм, а поперечные 32–38 мкм. Митоз среди этих клеток не встречается.

Возрастают также размеры уплощенных хондроцитов (продольные — 22–25 мкм, поперечные — 4–5 мкм). Количество хондроцитов в изогенных группах, которое возрастает с увеличением числа повторных делений, является важным показателем развития метаэпифизарных хрящей. Так, в изогенных группах метаэпифизарных хрящей закладок длинных трубчатых костей число хондроцитов достигает 35, в коротких — 9. Причем, в расположенных у зоны созревания изогенных группах дистальных метафизов закладки лучевой кости и, особенно, третьей пястной кости хондроцитов всегда больше, чем в проксимальном. В изогенных группах метафизов закладок плечевой и бедренной костей хондроцитов примерно поровну. В хрящевых двориках в эпифизарных участках закладок клетки расположены как правило по одной. Они мелкие, округлые и отделены одна от другой прослойками матрикса.

В этот период эмбриогенеза закладки коротких трубчатых костей, в отличие от длинных, характеризуются замедленными темпами роста и дифференцировки клеток. Так, в закладке первой пястной кости и хрящевых закладках плюсневых костей выделяются клетки двух типов. Клетки, расположенные в центре, большие, округлые с хорошо развитой цитоплазмой; ближе к суставной поверхности масса цитоплазмы и размеры клеток уменьшаются. По морфологическим признакам большинство хрящевых клеток коротких трубчатых костей сходны с хондроцитами эпифизов закладок длинных трубчатых костей. Кроме того, выделяются также группы клеток, состоящие из уплощенных хондроцитов промежуточных зон. Они, также как и в закладках длинных трубчатых костей, расположены в изогенных группах, но, как отмечалось, немногочисленны.

Таблица 10. Количество меченых клеток (% из 1000) в хрящевых закладках звеньев грудных конечностей через 1 ч после введения 3Н-тимицина (эмбрион длиной 15,4 мм; 22-я стадия)

Хрящевая закладка кости	Проксимальная часть		Дистальная часть	
	эпифиз	зона пролиферации	эпифиз	зона пролиферации
Плечевой	10,6	15,3	9,3	14,8
Лучевой	9,4	16,1	9,9	16,7
Метакарпальной (M_C)	10,0	13,7	8,9	15,5
Бедренной	8,9	12,9	7,9	13,8

Об интенсивных темпах размножения клеток и, следовательно, активном росте скелета конечностей в данный период свидетельствуют данные полученные в опытах с импульсным введением 3Н-тимицина (табл. 10). В зоне пролиферации большинства длинных трубчатых костей через 1 ч после введения 3Н-тимицина помеченными оказались до 15,5% клеток. Среди клеток эпифизарных зон метились до 10,6% хондроцитов (рис. 70). В зоне гипертрофии хондроциты не включали 3Н-тимицин, следовательно, они не делились.

Результаты опыта показывают, что в этот период развития хондроциты зоны пролиферации проксимальных и дистальных участков костей интенсивно делятся, о чем свидетельствует высокий процент меченых клеток при импульсном введении радиоактивного индикатора.

Таким образом, после начала в диафизе энхондрального окостенения в скелетных закладках длинных трубчатых костей происходит формирование проксимальных и дистальных метаэпифизарных хрящей, которые отличаются размерами и участием в продольном росте скелетных звеньев.

На 23-й стадии развития эмбрионов, непосредственно предшествующей рождению (эмбрионы длиной 22, 2-25, 5 мм), и у новорожденных отчетливо проявляются особенности роста скелетных звеньев преимущественно за счет того или иного метафиза.

Это находит свое отражение в том, что размеры самих метафизов и количество хондроцитов одних зон прогрессивно нарастают, других — явно уменьшаются. Подтверждением этому могут быть данные по состоянию различных зон метакарпальных костей (табл. 9). У эмбриона длиной 16,7 мм ширина зон пролиферирующих хондроцитов в дистальном метафизе третьей пястной кости составляют 886 мкм, в проксимальном — 490. По мере дальнейшего роста и развития (эмбрион 22,2 мм) в дистальном метафизе зона пролиферации расширяется до 1380 мкм, в то время как в проксимальном происходит ее сужение до 294 мкм (табл. 9). К моменту рождения метаэпифизарный хрящ проксимального эпифиза подвергается почти полной резорбции. В то время как размеры дистального метаэпифизарного хряща заметно увеличиваются, определяя тем самым возможность дальнейшего роста этих закладок скелета. Наряду с метакарпальными костями остальные длинные трубчатые кости скелетарыжей вечерницы также имеют высокие темпы роста. Подтверждением этому является увеличение размеров зон пролиферации и концентрации в них хондроцитов. Если определить число уплощенных хондроцитов так же, как мы делали это на предыдущих стадиях развития, то у новорожденного в закладке лучевой кости (дистальный метафиз) при расширении зоны пролиферации до 1515 мкм продольно насчитывается 297 хондроцитов. Это максимальный размер и число клеток для метаэпифизарных хрящей зоны пролиферации среди исследованных костей (табл. 9). Характерно, что количество и размеры хондроцитов в различных зонах метаэпифизарных хрящей костей скелета конечностейрыжей вечерницы значительно превышает аналогичные показатели у новорожденных крысят (Zhiltikov, 1978). Это означает, что у новорожденных рукокрылых, в отличие от других мелких млекопитающих к моменту рождения в зоне пролиферации метаэпифи-

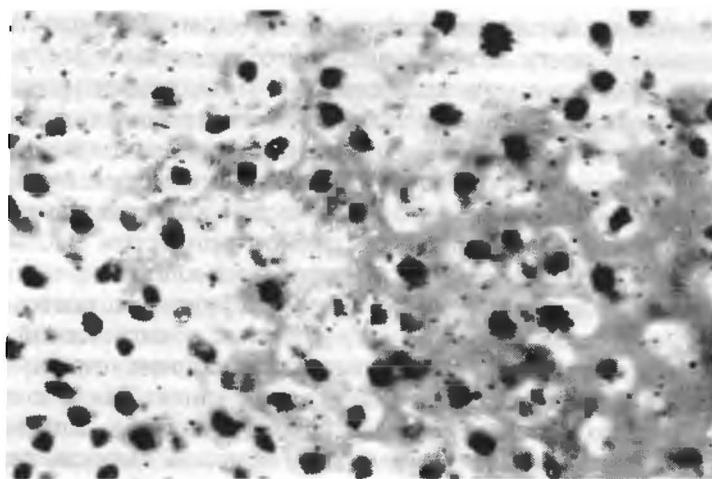


Рис. 72. Включение хрящевыми клетками радиоактивного тимидина (^{3}H -тимидин) в эпифизарном хряще плечевой кости. (Эмбрион 22,2 мм. Гематоксилин-эозин. Ув. 330).

зарных хрящей длинных трубчатых костей происходит накопление значительного числа хондроцитов в результате их многократных делений, что обеспечивает последующий рост скелета. В зонах пролиферации хрящевых закладок коротких трубчатых костей количество пролиферирующих хондроцитов значительно меньше (в зоне пролиферации шириной 65 мкм проксимального метафиза первой пястной кости можно насчитать лишь 30–35 продольно расположенных хондроцитов, что и определяет в конечном счете интенсивность их роста и размеры).

Указанные обстоятельства не дают, однако, полного представления о причинах неравномерного характера роста звеньев скелета, что отмечалось нами на протяжении всего периода эмбриогенеза. Суть этого явления по-видимому заключается в неодинаковом участии клеток зоны пролиферации метаэпифизарных хрящей в репродукции. Об этом свидетельствует неодинаковый процент меченых хондроцитов в зонах пролиферации и в эпифизах после импульсного введения ^{3}H -тимидина (рис. 72).

Данные свидетельствуют, о том, что в метафизах интенсивно растущих костей (плечевая, лучевая, пястные), по сравнению с относительно медленно растущей костью (бедренная), отмечается более высокий процент размножающихся хондроцитов (табл. 11).

Подводя краткий итог выше изложенным результатам, необходимо отметить, что рост хрящевых закладок осуществляется благодаря переходу хондроцитов промежуточных зон (зоны пролиферации) в гипертрофированное состояние вследствие их терминальной дифференцировки.

Урыжей вечерницы рост диафизов хрящевых закладок длинных трубчатых костей обеспечивается переходом значительного числа хондроцитов в гипертро-

Таблица 11. Количество меченых клеток (%), из 2000) в костях конечностей через 1 ч после введения ^{3}H -тимидина (новорожденный).

Звено	Проксимальная часть		Дистальная часть	
	эпифиз	зона пролиферации	эпифиз	зона пролиферации
Бедренная	5,5	10,0	5,8	10,5
Плечевая	11,0	17,0	7,2	12,7
Лучевая	9,1	14,3	8,6	18,2
Пястная (Mc3)	—	—	6,9	15,0

фирированное состояние без формирования костномозговой полости, что приводит к опережающему росту диафиза в длину относительно роста его поперечного диаметра. У крыс же с момента появления гипертрофированных хондроцитов формируется костно-мозговая полость, и в силу ремоделирования кости отношение длины закладки к ее поперечному диаметру значительно ниже.

Существенным морфологическим показателем дифференцировки хондроцитов растущих закладок длинных трубчатых костей является прогрессивное увеличение их размеров, обусловленное в основном приростом массы цитоплазмы, а в последующем — ее гидратацией и гипертрофией клеток.

В хрящевых закладках происходит формирование зон, состоящих из хондроцитов, которые отличаются формой, размерами, митотической активностью. Такое локальное распределение хондроцитов в основном определяет особенности роста и развития скелета конечностей у эмбрионов. Так в зоне пролиферирующих хондроцитов метаэпифизарных хрящей закладок длинных трубчатых костей на всем протяжении эмбриогенеза отмечалась высокая репродуктивная активность клеток, увеличение их числа в зонах пролиферации и в изогенных группах.

Это способствовало интенсивному продольному росту закладок скелета. В отличие от них рост и развитие закладок коротких трубчатых костей характеризовались менее выраженным размножением клеток. Морфологически это сказывалось на размерах самой зоны пролиферации и количестве хондроцитов в ней. Вследствие этого в процессе эмбриогенеза в закладках коротких трубчатых костей не наблюдалось заметного преобладания продольного роста над поперечным. Кроме того, к моменту рождения в закладках длинных трубчатых костей, в отличие от коротких, накапливался значительный клеточный резерв в зонах пролиферации, что и обеспечивает продолжительный рост скелета в постнатальном онтогенезе.

Для большинства элементов скелета конечностей эмбрионоврыжей венерицы отмечен преимущественный рост за счет проксимального или дистального метаэпифизарного хряща. Примером могут служить метакарпальные кости второго-пятого пальцев, которые к завершению эмбриогенеза растут практически за счет своих дистальных метаэпифизарных хрящей.

Учитывая, что особенности морфологических структур хрящевых закладок скелета полностью не отражают интенсивность процессов роста, мы провели дополнительное исследование биосинтетической активности хрящевых клеток в различных зонах мета-

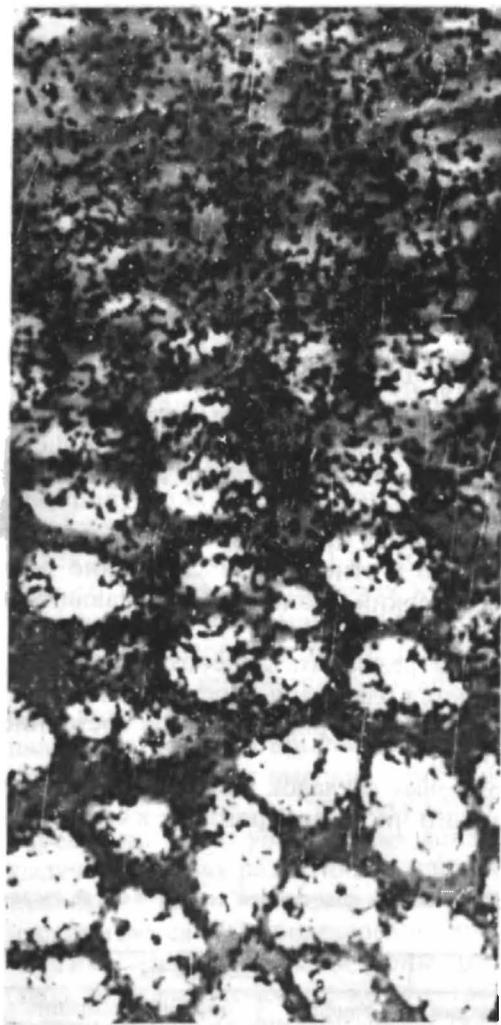


Рис. 73. Включение хрящевыми клетками радиоактивного пролина в эпифизарном хряще лучевой кости новорожденного. (Гематоксилин-эозин. Ув. 350).

эпифизарного хряща. Нами изучался синтез основных компонентов межклеточного вещества: гликопротеидов, сульфатированных протеогликанов и коллагена. Анализ гистоавтографов (рис. 73) показал, что в метаэпифизарном хряще в порядке возрастания включения аминокислот выделяются следующие участки: а) зона созревания, б) зона пролиферации, в) зона гипертрофированных хондроцитов. Если число зерен над клетками зоны созревания принять за 100%, то в промежуточных зонах их концентрация составит 58%, а в зоне гипертрофии — 12%.

Приведенные данные свидетельствуют о значительной функциональной активности хондроцитов метаэпифизарного хряща и о различном соотношении коллагеновых белков в зонах метаэпифизарных хрящей.

Для крыс установлено, что количество сульфатированных протеогликанов, синтезируемых клетками зоны созревания, коррелирует со скоростью гипертрофии этих клеток и интенсивностью роста кости (Zhiltikov, 1978). По нашим данным, у новорожденной особи рыжей вечерницы после введения сульфата натрия хондроциты зоны созревания наиболее активно включают S 35. Если количество синтезируемых в них протеогликанов принять за 100%, то в других зонах оно составит: в промежуточных — 70%, в зоне гипертрофии — 12. Аналогичное зональное распределение клеток по их способности синтезировать сульфатированные протеогликаны наблюдали и при формировании метаэпифизарных хрящей у крыс и кроликов (Zhiltikov, 1978).

ГЛАВА 6. О МЕХАНИЗМАХ РОСТА РАЗЛИЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ

Благодаря И. И. Шмальгаузену укрепилось мнение, что рост и дифференцировка органов разделены во времени: если усиливаются процессы роста, то процессы дифференцировки ослабевают (или прекращаются) и наоборот. В последние десятилетия эта точка зрения перестала быть общепринятой, появились высказывания о возможности одновременного протекания процессов роста и дифференцировки. Соприкоснувшись с проблемой, мы обратили внимание на то, что если понятие роста воспринимается большинством исследователей более или менее однозначно (увеличение размеров и массы), то под дифференцировкой иногда подразумеваются разномасштабные процессы. В частности И. И. Шмальгаузен, говоря о дифференцировке, подразумевал появление новых структур или органов (органическую дифференцировку). Когда же речь идет о дифференцировке клеток в пределах одной структуры (органа) и в эмбриогенезе, то зачастую именно такая дифференцировка является источником роста данного органа и тогда эти процессы являются двуединными.

И. И. Шмальгаузен также писал, что дифференцировка не может вызвать падения эмбрионального роста, подчеркивая при этом, что имеет в виду собственно гистологическую дифференцировку (Шмальгаузен, 1926, 1935). Вместе с тем И. И. Шмальгаузен обращал внимание на неоднозначность процессов роста и дифференцировки как в пространстве, так и во времени. Скажем, рост одноклеточных неидентичен росту многоклеточных; имеет свои нюансы рост организмов различной организации, рост органов и организмов, рост личинок насекомых и дефинитивных форм, рост различных органов одного организма и даже отдельных частей одного органа, рост на различных стадиях онтогенеза и др. Точно так же процессы дифференцировки имеют свои особенности на субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и надорганизменном уровнях.

Рост идет, главным образом, за счет размножения недифференцированных клеток, чем больше таких клеток и чем быстрее они делятся — тем интенсивнее рост. Однако И. И. Шмальгаузен замечает, что и дифференцирующиеся клетки могут расти. Достигнув определенного уровня дифференцировки, клетки прекращают деление, и их участие в росте сводится к нулю, но они являются основным источником увеличения массы растущих органов или их частей.

Проблема дифференцировки клеток, а точнее — факторов, обуславливающих саму дифференцировку, также до конца не решена.

На ранних стадиях эмбрионального развития почки конечностей всех четвероногих состоят из кажущейся гомогенной массы мезодермальных (мезенхимных) клеток. Высказываются мнения, что гомогенная по морфологическим характеристикам и гистологическим потенциям мезенхима ранней почки конечности может быть гетерогенной по происхождению (состав). На эмбрионах птиц было показано (Christ et al., 1990)*, что хрящевые клетки крыла ведут начало от соматоплевры (гипомера), а мышечные — от сомитов (эпимера), откуда их предшественники мигрируют на ранних стадиях эмбриогенеза. Однако "сомитное" происхождение мускулатуры конечностей прослежено только в эмбриогенезе птиц; на амфибиях это не было подтверждено. Известно также, что клетки периферических (т. е. будущих миогенных) зон почек конечностей долгое время сохраняют способность превращаться в хондроциты. Обзор данных по исследованию (поиску) специальных факторов, обуславливающих тканевую дифференцировку в развивающейся конечности, сделан В. Г. Борхвардтом (1992). Кратко можно сказать о следующих факторах: 1) деление не дифференциированной мезенхимы на хондрогенную и миогенную определяется характером васкуляризации центральной и периферической зон почки конечности (Caplan, Kontroupas, 1973)*; 2) преимущественно негативное влияние на процесс охрящевания мезенхимы почек конечностей оказывает эктoderма (Coelho, Koaher, 1991)*; 3) хондрогенные потенции клеток мезенхимы определяются химическими агентами, из которых наиболее известна ретиноевая кислота (Wolpert, Ноегпфгиск, 1990)*. Однако факторы, определяющие местоположение отдельных хрящей остаются неизвестными, не совсем ясна и роль апикального гребня; 4) уже существующие элементы определяют развитие новых; 5) число и расположение хрящевых центров зависят от размеров и формы почки конечности; 6) мезенхима охрящает лишь после достижения ею критической массы или плотности (Борхвардт, 1991)*; 7) крупные мезенхимные массы "сами по себе" предрасположены к охрящению несколькими центрами; 8) на основе компьютерного моделирования высказано мнение, что подвижные клетки путем взаимных контактов, без особых стороннего влияния, способны создавать сообщества (Edelstein-Kesher, Egertson, 1990)*. Подитоживая, В. Борхвардт замечает, что процесс формирования скелета конечностей выглядит как самопроизвольное деление мезенхимного ядра. Но остается неясным, чем определяется "стандартное" местоположение отдельных хрящей (Борхвардт, 1992).

Особенности гистогенеза и факторы, способствующие росту трубчатых костей в длину

В аспекте данной работы нас интересовали, скорее, не теоретические проблемы соотношения процессов роста и дифференцировки, а так называемые механизмы роста или конкретные гистологические процессы, в силу которых происходит рост трубчатых костей в длину у представителей отряда Chiroptera.

* — цит. по В. Г. Борхвардту (1992).

Если возможные причины и факторы, стимулировавшие и поддерживавшие удлинение отдельных компонентов грудных конечностей рукокрылых, нами неоднократно обсуждались (Ковтун, 1981, 1984, 1990), то работ, посвященных "механизмам" этого роста, мы не знаем. По этой причине наши данные будем сравнивать с данными по другим группам млекопитающих (это как правило лабораторные животные) и по птицам.

Касаясь вопросов взаимосвязи роста скелета, клеточной пролиферации и особенностей метаболизма, А. Я. Житников (1975 а, б, 1979) показал, что с момента образования хрящевых закладок их удлинение (рост) определяется в основном тремя факторами: увеличением размеров хондроцитов, образованием хрящевого матрикса, и активностью клеточной пролиферации. Взяв за основу методики, которые позволяют в дальнейшем сравнивать результаты наших исследований с результатами исследований А. Я. Житникова на лабораторных видах млекопитающих и птицах, мы исследовали дифференцировку, пролиферацию и метаболизм хондроцитов хрящевых закладок, а затем и метафизарных хрящей скелета конечностей эмбрионов рыжей вечерницы на различных стадиях развития. Было установлено, что по некоторым показателям эти процессы в различных звеньях конечности рыжей вечерницы выражены неодинаково и отличаются от таковых других млекопитающих. По нашим данным, в центрах хрящевых закладок длинных трубчатых костей рыжей вечерницы, в отличие от коротких, образуются массивные по размерам зоны гипертрофированных хондроцитов. Нарастание зоны гипертрофированных хондроцитов, хотя и меньших размеров, в центре диафизов длинных трубчатых костей на стадии развитого хряща отмечено ранее только у птиц (Житников, 1976). По мнению автора, такая особенность дифференцировки хондроцитов является дополнительным источником роста скелета. Это, по-видимому, справедливо и для рукокрылых. Как отмечалось выше, у эмбрионов крыс (19-е сутки пренатального развития) накопления гипертрофированных хондроцитов в центре диафизов длинных трубчатых костей не происходит. Вслед за появлением округлых хондроцитов в центре закладок трубчатых костей, у крыс начинается энхондральный остеогенез, перестройка костного диафиза и увеличение его поперечного размера. У эмбрионов рыжей вечерницы появление округлых хондроцитов не влечет за собой энхондральный остеогенез в центре диафиза. Таким образом получается, что у эмбрионов рыжей вечерницы на рассматриваемом этапе развития происходит задержка процесса субэндостального ремоделирования костного диафиза, что способствует преобладанию продольного роста над поперечным в закладках длинных трубчатых костей.

С началом процесса энхондральной оссификации в центре диафиза закладок длинных трубчатых костей активизируется еще один источник роста — наблюдается интенсивная пролиферация уплощенных хондроцитов, тогда как у мелких лабораторных млекопитающих пролиферация сохраняется примерно на одном и том же уровне в течение всего онтогенеза (Житников, 1975 а, б).

Каковы же причины специфического удлинения скелета конечностей рыжей вечерницы? В чем заключается суть опережающего роста закладок длинных трубчатых костей в сравнении с короткими?

Для большинства млекопитающих, у которых изучалась пролиферативная активность хрящевой ткани, установлена зависимость между пролиферативной активностью хондроцитов и размерами формирующегося метаэпифизарного хряща, что непосредственно определяет интенсивность роста скелета (Мажуга, 1958; Kember, 1972; Житников, 1975а, б).

После начала энхондрального окостенения в диафизе, в скелетных закладках длинных трубчатых костей обычно происходит формирование проксимальных и дистальных метаэпифизарных хрящей. В отличие от других млекопитаю-

ших, урыжей вечерницы размеры метаэпифизарных хрящей и входящих в них зон, а также количество делящихся в этих зонах хондроцитов намного выше. Особенно четко это проявляется к моменту рождения. У новорожденных рукокрылых в зонах пролиферации закладок длинных трубчатых костей происходит накопление значительного числа хондроцитов в результате их многократных делений. Это способствует дальнейшему удлинению скелета уже после рождения.

В закладках коротких трубчатых костей, в отличие от длинных процессы клеточной дифференцировки и пролиферации происходят менее интенсивно и к моменту рождения еще более замедляются. Это отражается на размерах зон пролиферирующих хондроцитов, а также на количестве хондроцитов зоны пролиферации и входящих в нее изогенных групп. Такие условия не дают закладкам коротких трубчатых костей возможности к интенсивному росту, то есть у них, по-видимому, сохраняется близкий к анцестральному характер роста.

По нашим данным, к завершению эмбрионального развития наибольшими темпами роста обладают лучевая кость и вторая-пятая пястные кости. Это объясняется тем, что в онтогенезе в зонах пролиферации лучевой кости и метакарпалий (Mc_{2-5}), особенно их дистальных метафизов, постепенно накапливается значительное количество клеток (табл. 9). Их более интенсивные темпы перехода в состояние созревающих, а затем гипертрофированных хондроцитов обеспечивают и более интенсивный рост как и у других млекопитающих. Причем, скорость достижения клетками гипертрофированного состояния коррелирует с интенсивностью биосинтеза ими хрящевого матрикса (Житников, 1978). Подобная закономерность прослежена и на нашем материале.

В наших исследованиях для отдельных звеньев конечностей отмечены различия в величине дистального и проксимального метафизов (табл. 9). Значительное расхождение в величине проксимального и дистального метафизов отмечено для лучевой кости и метакарпалий (Mc_{2-5}). Появление в гистогенезе кости различий в интенсивности роста дистальной и проксимальной части диафиза рядом авторов связывается с началом двигательной активности животного (Мажуга, 1980; Алексина, 1979). Считается, что функция движения с определенными опорно-силовыми нагрузками на различные суставы является причиной неравномерного роста кости (Мажуга, 1958). Действительно, если в метакарпалиях (Mc_{2-5}) более интенсивный прирост происходит при участии дистального метафиза, то в первых фалангах второго—пятого пальцев — проксимального. Именно эти участки костей образуют сочленение метакарпально-фаланговых суставов.

А. Я. Житников (1975 а, б, 1979), основываясь на данных своих многолетних исследований, а также учитывая литературные сведения, пришел к следующим обобщениям о закономерностях роста трубчатых костей: результаты роста определяются не только скоростью, но и продолжительностью соответствующих стадий эмбриогенеза; скорость и продолжительность роста кости зависят от размеров зоны пролиферации, количества повторных делений до перехода хондроцитов в гипертрофированное состояние, от интенсивности биосинтеза хрящевого матрикса, пролиферативной активности хрящевых клеток зоны пролиферации. Кость растет наиболее быстро при интегрированном взаимодействии всех перечисленных процессов. Влияние этих процессов на рост кости в течение онтогенеза у различных позвоночных может варьировать, что приводит к изменению морфологической структуры хряща и интенсивности роста кости. Помимо существования общеорганизменного уровня регуляции роста скелета (генетическая детерминация, гормональное влияние, условия трофики) в пределах скелетного звена и в отдельных участках кости могут быть локальные регуляторы, которые совместно с общими определяют соотносительный рост отдельных звеньев скелета.

Если же говорить о конкретных процессах, то помимо факторов роста, перечисленных выше, для рыжей вечерницы мы можем назвать и другие, которые в определенной мере можно рассматривать как модификации уже известных морфогенезов (гистогенезов). Это: образование массивных по размерам зон гипертрофированных хондроцитов в центрах закладок длинных трубчатых костей; задержка процесса субэндостального ремоделирования костного диафиза; интенсивная пролиферация уплощенных хондроцитов; относительно большие по размерам метаэпифизарные хрящи, входящие в них зоны и количество делящихся хондроцитов зоны пролиферации по сравнению с другими видами млекопитающих; сохранение обширных зон роста не только на последних стадиях эмбриогенеза, но и после рождения.

Наряду с этим мы полагаем, что ряд факторов, или "механизмов" роста можно интерпретировать как специфичные для рукокрылых. К таковым относим задержку процесса субэндостального ремоделирования костного диафиза, в результате чего сдерживается поперечный рост кости и усиливается продольный. В определенной мере специфичностью обладают и метаэпифизарные хрящи с относительно большим числом делящихся хондроцитов зоны пролиферации: хотя метаэпифизарные хрящи с зонами пролиферации характерны для всех растущих (развивающихся) трубчатых костей, однако у рыжей вечерницы они в количественном отношении значительно превалируют над таковыми других исследованных животных. Сохранение ростовых потенций в первую неделю постнатального онтогенеза, что обеспечивает интенсивный рост трубчатых костей (не уступающий по интенсивности росту на последних стадиях эмбриогенеза), так же не известно у других млекопитающих. Известно, что рост длинных трубчатых костей осуществляется главным образом за счет проксимальных эпифизарных хрящей; у рыжей вечерницы ростовые процессы происходят как в проксимальном, так и в дистальном метаэпифизах, к завершению эмбриогенеза они затихают в проксимальном эпифизе, усиливаются или сохраняются на прежнем уровне в дистальном, после рождения рост осуществляется преимущественно за счет дистального эпифиза. Последнее интересно в том плане, что косвенно подтверждает ранее высказанную нами гипотезу об образовании межпальцевой перепонки как неизбежном следствии удлинения (роста) пястных костей (Ковтун, 1981).

Известно также, что на скорости роста и величине дефинитивных органов оказывается изначальная величина закладок этих органов в эмбриогенезе. Выше нами было показано, что у рыжей вечерницы закладка второй–пятой пястной костей в 1,5–2 раза больше закладки первой пястной кости, которая сохранила анцестральные пропорции. Безусловно, это является одним из факторов уникальной длины этих костей, однако современные хироптеры получили его уже, если можно так выразиться, в готовом виде (феномен эмбрионализации). Эмбрионализации по своей сути близки к явлениям гетерохронии и широко распространены в пренатальном онтогенезе. Поэтому затруднительно отнести их однозначно в число факторов специфических для рукокрылых (например, априори можно сказать, что увеличенными могут быть закладки пястных костей у жирафа). Однако первичность удлинения (акселерации) закладок второй–пятой пястных костей у рукокрылых (у жирафа удлинение накладывается на сокращение количества пястных костей) усиливает эволюционную значимость этих морфогенезов, принуждая думать об их уникальности (а следовательно — и специфичности). Одним из побуждающих внешних факторов, способных вызвать удлинение определенных звеньев конечностей, как было показано выше, является переход (приспособление) к древесному образу жизни. Если данный органиогенез обладает адаптивностью (а иначе он, вероятно, имел бы мало шансов закрепиться в популяции), то в последствии (в филогенезе) он может автономи-

зироваться в своем развитии от внешних факторов, инициировавших его развитие, и появляется уже на предфункциональной стадии, не нуждаясь во внешней индукции (Шишкун, 1988). Высказывается мысль, что "эмбрионализации сама по себе есть признак прогрессивной эволюции органов" (Шишкун, 1988; стр. 181).

Обращаем внимание также на изменения некоторых параметров протекания процесса органогенезов: вторая—пятая пястные кости и основные фаланги рукокрылых, в отличие от одноименных костей других млекопитающих, приобрели закономерности роста длинных трубчатых костей; первая пястная кость и фаланги первого пальца растут как короткие трубчатые кости других млекопитающих.

Итак наши данные (с учетом литературных сведений) свидетельствуют о том, что рост и развитие компонентов скелета грудных конечностей в эмбриогенезе рыжей вечерницы сопровождается высокой активностью всех процессов гистогенеза (традиционных, модифицированных, специфичных) и сохранение активности некоторых из них после рождения. Эти процессы высоко интегрированы и направлены на достижение требуемого результата, а именно — гистологического и энергетического (метаболического) обеспечения столь уникального роста второй—пятой пястных костей, лучевой кости и части фаланг пальцев.

- Алексеева Е. И., Панютин К. К.* Скорость роста детенышай рыжей вечерницы // Млекопитающие СССР: III съезд ВТО : Тез. докл. — М., 1982. — С. 307.
- Алексина Л. А.* Динамика роста длинных трубчатых костей у крыс линии Вистар // Состояние и перспективы развития морфологии. — М. : Наука, 1979. — С. 114.
- Андреева Л. Ф.* Митотические циклы и гистогенез хряща // Цитология. — 1969. — 11, № 8. — С. 941–949.
- Анохин П. К.* О морфологических закономерностях развития функций в эмбриогенезе животных // IV Всесоюз. съезд АГЭ : Тез. докл. — Харьков, 1961. — Т. I. — С. 25–28.
- Белоусов Л. В.* Биологический морфогенез. — М. : МГУ, 1987. — 237 с.
- Борхвардт В. Г.* Формирование скелета конечностей тетрапод по данным экспериментальной и сравнительной эмбриологии // Вестн. С. — Птб. ун-та. Сер. З. — 1993. — Вып. 4, № 24. — С. 3–12.
- Бунак В.* Закономерности относительного роста как основного фактора в позднем (постэмбриональном) онтогенезе // IV Всесоюз. съезд АГЭ : Тез. докл. — Харьков, 1961. — Т. I. — С. 29–36.
- Бутовский П. М., Шаймарданова Д. Т., Стрелков П. П.* Отряд рукокрылые — Chiroptera Blumenbach. — Млекопитающие Казахстана. Насекомоядные и рукокрылые. — Алма-Ата : Наука, 1985. — Т. 4. — С. 125–230.
- Воронцов Н. Н.* Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. — 1980. — 25, вып. 3. — С. 295–314.
- Гаджиев Д. В., Полякова Р. С.* Материалы к возрастной рентгеноонтогенологии конечностей калаана Еп-*hydra lutris L.* // Функциональная морфология млекопитающих (грызуны, водные млекопитающие). — Ленинград, 1980. — С. 69–91. — (Тр. ЗИН; Т. 91).
- Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих. — Л. : Наука, 1972. — 334 с.
- Данилов Е. И.* Эволюция руки. — Киев : Наук. думка, 1965. — 198 с.
- Дондуа А. К.* Клеточные циклы и дифференциация хрящевого скелета куриного эмбриона // Арх. АГЭ. — 1973. — 65, вып. 7. — С. 37–44.
- Дыбан А. П., Пучков В. Ф., Баранов В. С., Самошкина Н. А., Чеботарь Н. А.* Лабораторные млекопитающие: мышь — *Mus musculus*, крыса — *Ratus norvegicus*, кролик — *Oryctolagus cuniculus*, хомячок — *Cricetus griseus* // Объекты биологии развития. — М. : Наука, 1975. — С. 505–566.
- Егоров Ю. Е.* Аллометрия и метод индексов в систематике и морфологии // Зоол. журн. — 1974. — 53, вып. 5. — С. 684–691.
- Емельянов С. В.* Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции // Зоол. журн. — 1966. — 65, вып. 3. — С. 321–333.
- Жеденов В. Н.* Сравнительная анатомия приматов. — М. : Высш. шк., 1962. — 626 с.
- Житников А. Я.* Развитие и рост хрящевых закладок скелета конечностей в раннем онтогенезе: Авт.-реф. дисс. ... канд. биол. наук. — Киев, 1970. — 27 с.
- Житников А. Я.* Кінетика проліферації хондроцитів при формуванні метаєпіфізарного хряща // Доп. АН УРСР. Сер. Б. — 1975 а. — № 4. — С. 81–84.

- Житников А. Я.** Некоторые особенности пролиферации и метаболизма хондроцитов метафизов скелета конечностей растущих животных // Дифференцировка косток в гисто- и органогенезах. — Киев : Наук. думка, 1975 б. — С. 116—123.
- Житников А. Я.** Дифференцировка хондроцитов и рост кости при развитии хрящевого скелета курицы // Арх. АГЭ. — 1979. — Вып. 7. — С. 72—81.
- Житников А. Я.** Авторадиографическое исследование синтеза гликогена хондроцитами формирующегося метаэпифизарного хряща // Цитология и генетика. — 1976. — № 4. — С. 345—348.
- Жукова Н. Ф.** Функциональная морфология и эволюция пищеварительной системы рукокрылых : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1993. — 26 с.
- Забусов Н. П.** Исследование иннервации летательной перепонки летучих мышей // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. — 1910. — № 18, вып. 1. — С. 3—67.
- Карлсон В.** Основы эмбриологии по Петтену. — М. : Мир, 1983. — Т. 1. — 353 с.
- Ковтун М. Ф.** Аппарат локомоции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1978. — 227 с.
- Ковтун М. Ф.** К вопросу о соотношении структуры и функции в филогенезе // Современ. пробл. эволюцион. морфол. животных : Тез. докл. междунар. симп. — М. : Наука, 1981. — С. 49—50.
- Ковтун М. Ф.** Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1984. — 304 с.
- Ковтун М. Ф.** Проблемы эволюции рукокрылых. 1. Происхождение рукокрылых // Вестн. зоологии. — 1990 а. — № 3. — С. 3—12.
- Ковтун М. Ф.** Проблемы эволюции рукокрылых. 2. Эволюция полста // Вестн. зоологии. — 1990 б. — № 6. — С. 3—12.
- Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю.** Возможные причины и механизмы эволюционных перестроек скелета конечностей рукокрылых : Тез. докл. II Всесоюз. конф. "Проблемы макроэволюции". — М., 1998. — С. 75.
- Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю., Сыч В. Ф.** Закладка, развитие и рост пястных костей рукокрылых (*Chiroptera*) // Вестн. зоологии. — 1993. — № 2. — С. 3—10.
- Ковтун М. Ф., Лихотоп Р. И.** Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1994. — 304 с.
- Кузякин А. П.** Летучие мыши. — М. : Сов. наука, 1950. — 443 с.
- Курносов К. М.** Анатомо-гистологическое исследование развития мускулатуры плечевого пояса и передней конечности у зародыша коровы : Тр. ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова АН СССР. — М., 1960. — Вып. 29. — С. 14—33.
- Леденев С. Ю.** Развитие скелета конечностейрыжей ветчерницы (*Nyctalus noctula*) впренатальном онтогенезе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 22 с.
- Лима-де-Фария А.** Эволюция без отбора. — М. : Мир, 1991. — 455 с.
- Мажуга П. М.** Про деякі закономірності росту трубчастих кісток у тварин // Доп. АН УССР.— 1958. — № 3. — С. 347—350.
- Мажуга П. М., Житников А. Я., Ницевич Т. П.** Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. — Киев : Наук. думка, 1993. — 184 с.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. — М. : Мир, 1968. — 597 с.
- Майр Э.** Популяция, виды и эволюция. — М. : Мир, 1974. — 460 с.
- Манзий С. Ф.** Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Кисловодск, 1959. — 26 с.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.** Рост животных. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Мирзоян Я. Н.** Стратегия эволюционного синтеза // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1986. — № 91, вып. 2. — С. 3—15.
- Ньют Д.** Рост и развитие животных. — М. : Мир, 1973. — 88 с.
- Петтен Б. М.** Эмбриология человека. — М. : Медгиз, 1959. — 768 с.
- Ромер А. Ш.** Палеонтология позвоночных. — М. : ГОНТИ, 1939. — 415 с.
- Румянцев А. В.** Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. — М. : Изд. АН СССР, 1958. — 366 с.
- Салихбаев И. К.** Темпы развития конечностей в эмбриогенезе тушканчика Северцова, малого тушканчика и большой песчанки // Эволюция темпов индивид. развития животных. — М. : Наука, 1977. — С. 79—83.
- Слепцов М. М.** Изменение темпов формирования адаптивных черт в онтогенезе и их роль в дивергентной эволюции водных млекопитающих // Темп индивид. развития животных и его измен. в ходе эволюц. — М. : Наука, 1968. — С. 191—214.
- Тиунов М. Т.** Постнатальный рост и развитие восточного кожана *Vespertilio superans* (*Chiroptera*) // Зоол. журн. — 1989. — № 11. — С. 156—160.
- Фалин Л. И.** Эмбриология человека (атлас). — М. : Медицина, 1976. — 543 с.
- Хэм А., Кормак Д.** Гистология. — М. : Мир, 1983. — Т. 3. — 293 с.
- Шишkin M. A.** Закономерности эволюции онтогенеза // Современ. палеонтология. — М. : Недра, 1988. — Т. 2. — С. 169—209.
- Шмальгаузен И. И.** Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных : Докт. дисс. // Учен. зап. импер. Моск. ун-та, отд. ест. — ист. — М. : Печатная А. И. Снегиревой; 1915. — № 37. — 963 с.

- Шмальгаузен И. И.* Досліди над ембріональним ростом // Тр. фіз-мат. від. УАН. — 1926. — 2, вип. 5. — С. 301—306.
- Шмальгаузен И. И.* Рост и дифференцировка // Рост животных. — М. : Биомедгиз, 1935. — С. 74—84.
- Шмальгаузен И. И.* Рост и дифференцировка: Избр. тр. в 2 томах. — Киев : Наук. думка, 1984. — Т. 1. — 176 с.
- Шмальгаузен И. И.* Рост и дифференцировка: Избр. тр. в 2 томах. — Киев : Наук. думка, 1984. — Т. 2. — 168 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? — М. : Мир, 1987. — 259 с.
- Шульга В. И.* Рост и развитие конечностейрыжей вечерницы // Млекопит. СССР : Тез. докл. III Всесоюз. съезда ВТО. — М., 1982. — С. 359—360.
- Ackert J. E.* The innervation of the integument of Chiroptera // J. Morphol. — 1914. — 245, № 12. — P. 301—343.
- Adams R. A.* Stages of development and sequence of bone formation in the little brown bat, *Myotis lucifugus* // J. Mammal. — 1992. — 73, № 1. — P. 160—167.
- Anthony R.* Contribution à l'étude morphologique générale caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les vertébrés // Sci. Nat., Zool., Ann. 9 ser. — 1912. — № 1. — P. 101—342.
- Barnabas S., Usha R., Quru K., Barnabas J.* General relationships of mammalian and evolutionary development of primates inferred from best-fit alfa-globin Phylogenies // J. Biosci. — 1987. — 12, № 3. — P. 165—174.
- Betz E.* Untersuchungen über die Korrelation der Flugmechanismen bei dem Chiropteren // Zool. Jahrb. Abt. 2. 1959. — 77, H. 4. — S. 491—526.
- Blincoe H.* The structure of the nonmotile hindlimb of pouch young opossum // Anat. Record. — 1962. — 142. — P. 89—93.
- Burnett C. D., Kunz T. H.* Growth rates and age estimation in *Eptesicus fuscus* and comparison with *Myotis lucifugus* // J. Mammal. — 1982. — 63, № 3. — P. 33—41.
- Crompton A. W.* The enigma of the evolution of mammals // Optima. — 1968. — 18, № 2. — P. 137—151.
- Davis R.* Growth and development of young pallid bats *Antrozous pallidus* // J. Mammal. — 1969. — 5, № 4. — P. 729—736.
- Ede D. A.* Vertebrate limb and somite morphogenesis. — Cambridge; London; New York; Melbourn : Cambridge Univ. Press, 1977. — 498 p.
- Farney J., Flehardt E. D.* Aspect ratio, loading, wing span, and membrane area of bats // J. Mammal. — 1969. — 50, № 2. — P. 362—367.
- Findley J. S., Studier E. H., Wilson D. E.* Morphologic properties of bat wings // J. Mammal. — 1972. — 53, № 3. — P. 429—444.
- Forthofer P. F.* Observation on the sequence of blastemal condensation in the limbs of the mouse embryo // Anat. Rec. — 1963. — 147. — P. 129—138.
- Gaisler R. M.* Comment volent les chauves-Souris // Sci. et Nat. — 1964. — 66. — P. 11—16.
- Gould S. G.* Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. — 1966. — 41, № 4. — P. 587—640.
- Green W.* The development of the carpal bones in the bat // J. Morphol. — 1961. — 89, № 3. — P. 409—422.
- Gregory W. K.* The orders of mammals // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1910. — 27. — 524 p.
- Gupta B. B.* The histology and musculature of plagiopatagium theory // Evolutionary synthesis / Eds. E. Mayr, W. Provine. — Cambridge et al. : Harvard Univ. Press, 1980. — P. 96—112.
- Hamburger N.* Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory // Evolutionary synthesis / Eds. E. Mayr, W. Provine. — Cambridge et al. : Harvard Univ. Press, 1980. — P. 96—112.
- Hansson L. I., Melander-sellman K., Stenstrom A., Torngren K.* Rate of normal longitudinal bone growth in the rat // Calcif. Tissue Res. — 1972. — 10. — P. 238—251.
- Hampe A.* Contribution à l'étude du développement et de la régulation des déficiences et des excédents dans la patte de l'embryon de poulet // Arch. Anat. Micro Scie. et Morphol. Exp. — 1959. — 48. — P. 347—478.
- Haynes W.* Arboreal or terrestrial ancestry of Placental mammals // Quart. Rev. Biol. — 1958. — 33, № 1. — P. 1—23.
- Hubrecht A. A. W. (bearbeitet von Lange D. de)* Beiträge zur Ontogenie der Saugetiere: Frühste Entwicklungsstadien und Placentation von *Galeopithecus* // Verh. Kon. Acad. Wet. — Amsterdam, 1919. — 11, № 16 (6). — S. 1—39.
- Jacobseuerborn H.* Die intrauterine Ausbildung der äußeren Korperform des Igels (*Erinaceus europaeus* L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der wichtigeren inneren Organe // Z. Wiss. Zool., Einundneunzigster Band. — Leipzig, 1908. — S. 382—440.
- Janners M. G., Searls R. L.* Changes in rate of cellular proliferation during the differentiation of cartilage and muscle in the mesenchyme of the embryonic chick wing // Develop. Biol. — 1970. — 23, № 1. — P. 136—165.
- Jepsen G. L.* Early Eocene Bat from Wyoming // Science. — 1966. — № 3754. — P. 1333—1339.
- Jepsen G. L.* Bat Origins and evolution // Biology of bats. — New York : London, 1970. — Vol. 1. — P. 1—64.

- Jones C.* Growth, development and wing loading in the evening bat, *Nycticeus humeralis* (Rafinesque) // J. Mammal. — 1967. — 48, № 1. — P. 1–19.
- Keibel F.* Die Entwicklung der ausberen Korperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten // Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. — Jena : Verlag von G. Fischer, 1906. — 12, Teil 2. — S. 1–176.
- Kember N. F.* Comparative patterns of cell division in epiphyseal cartilage plates in the rat // J. Anat. — 1972. — 111. — P. 137–142.
- Kember N. F.* Cell Kinetics of Cartilage // Structure, Function and Biochemistry. — Cartilage, 1983. — P. 149–180.
- Keuchi J., Teruaki U., Satoshi Sh.* Functional morphology of wings from the standpoint of adaptation for flight in Chiroptera // Zool. Mag. — 1975. — 84, № 3. — P. 233–247.
- Kimura T.* Development of chimpanzee locomotion on level surfaces // Hum. Evol. — 1987. — 2, № 2. — P. 107–119.
- Klima P.* Evaluation of the so-called skeleton sum method, employed in investigation on growth allometry in birds // J. Morphol. und Oekol. Tiere. — 1965. — 55, Hf. 3. — P. 250–258.
- Kopka T.* Beziehungen zwischen Flügelfläche und Körpergröße bei Chiropteren // Z. Wiss. Zool. — 1973. — 185, H. 3/4. — S. 235–284.
- Kramer G.* Die funktionelle Beurteilung vor Vorgangen relativen Wachstums // Zool. Ans. — 1959. — 162, № 7–8. — S. 242–255.
- Kulzer E.* Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray // J. Morphol. Oekol. Tiere. — 1958. — 47. — S. 374–402.
- Kunz Th. H., Anthony E. L. P.* Age estimation and postnatal growth in the bat *Myotis lucifugus* // J. Mammal. — 1982. — 63. — № 1. — P. 23–32.
- Leboucq H.* Recherches sur la morphologie de l'aile du murin (*Vespertilio murinus*) // Liv. Jub. Char. Bambeke. Bruxelles. — 1899. — 19 s.
- Lufi A. M.* Study of multiplication in the cartilaginous upper end of the tibia of the domestic fowl by tritiated thymidine autoradiography // Acta Anat. — 1970. — 76, № 3. P. 454–463.
- Maeda K.* Growth and development of larve noctule *N. lasiopterus* (Schreber) // Mammalia. — 1972. — 36, № 2. — P. 269–278.
- Martin R. D.* Are fruit bats primates? // Nature. — 1986. — 320, № 6062. — P. 482–483.
- Milaire J.* Aspects of limb morphogenesis in mammals // Organogenesis / Ed. De Haan R. L., Ursprung H. — New York, 1965. — P. 283–300.
- Norberg U. M.* Functional osteology and myology of the wing of *Plecotus auritus Linnaeus* (Chiroptera) // Arch. Zool. — 1970. — 22, № 12. — P. 483–543.
- Norberg U. M.* Bat wing structures important for aerodynamics and rigidity (Mammalia, Chiroptera) // J. Morphol. Tiere. — 1972. — 73. — P. 45–61.
- Novacek M. J.* Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny // Macromolecular sequence in systematic and evolutionary biology / Ed M. Goodman. — New-York : Plenum Press, 1982. — P. 3–41.
- O'Farrell, Studier E. H.* Reproduction, growth and development in *Myotis thysanoides* and *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Ecology. — 1973. — 54, № 1. — P. 18–30.
- Orr R. T.* Development: Prenatal and Postnatal // Biology of Bats. — New York; London : Acad. Press, 1970. — 1. — P. 217–231.
- Pettigrew J. D.* Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain // Science. — 1986. — 231, № 4743. — P. 1304–1306.
- Pettigrew J. D., Jamieson B. G. V., Robson S. K.* Phylogenetic relation between Microbats, Megabats and Primates (Mammalia: Chiroptera and Primates) // Phil. Trans. R. Soc. — London, 1989. — 325. — P. 489–559.
- Prockop D. J., Pettendill O., Holtzer H.* Incorporation of sulfate and the synthesis of collagen by cultures of embryonic chondrocytes // Biochim. et Biophys. Acta. — 1964. — 83, № 2. — P. 189–196.
- Rohrs M.* Allometrieorschung und bioische Formanalyse // Z. Morphol. Anthropol. — 1961. — 51. — S. 289–321.
- Russel D. E., Lovis P., Savage D. E.* Chiroptera and Dermoptera of the French early Eocene // Univ. California Publ. Geol. — 1973. — 95. — P. 1–57.
- Rybar P.* Prispevok ke studiu osifikace kosti netopyra velkoho, *Myotis myotis* Borkhausen, 1797 v souvislosti s urovanim stari // Acta Mus. Reg. — 1976. — № 10. — P. 89–101.
- Rybar P.* On the problems of practical use of ossification of bones as age criterion in the bats (Microchiroptera) // Prace a Studie Prir., Pardubice. — 1979. — 3. — P. 91–121.
- Schumacher S.* Die Entwicklung der Federmaushaut // Z. Gesamte Anat., I Abt. — 1933. — 98. — S. 703–711.
- Shinosuka M., Tsurui A., Meganuma T., Moss M., Moss-Salentijn L.* A stochastic-mechanical model of longitudinal long bone growth // J. Theor. Biol. — 1984. — 108, № 3. — P. 413–436.
- Sigmund L.* Relatives wachstum und intraspezifische allometrie der crossmausohr (*Myotis myotis* Borkh) // Acta Univ. Carolinae. Biol. — 1964. — 3. — S. 235–303.
- Smith J. W.* Chiropteran evolution // Spec. Publ. Mus. Techas Tech. Univ. — 1976. — № 10. — P. 49–69.

- Sterba O.* The timing of differentiation of arm buds in embryos of the domestic pig, *sus scrofa*, *sus domestica* L. and the common mole, *Microtus arvalis* (Pall.) // *Acta vet.* — Brno, 1974. — 43. — P. 215—220.
- Sterba O.* The timing of the prenatal development of the position of the limbs in the common mole, *Talpa europaea* // *Folia Zoologica*. — 1980. — 29, № 3. — P. 225—233.
- Sterba O.* Prenatal development of *Myotis myotis* and *Miniopterus schreibersi* // *Folia Zoologica*. — 1990. — 39, № 1. — P. 73—83.
- Streeter G. L.* Developmental horisone in human embryos (fourth issue). A review of the histogenesis of cartilage and bone // Contribution to embryology. — Washington, 1949. — 35. — P. 149—167.
- Tonna E. A.* The cellular component of the skeletal system studies autoradiographically and tritiated thymidine (H₃ TDR) during growth and aging // *J. Biophys. Biochim. Cytol.* — 1961. — 9. — P. 813—824.
- Vaughan T. A.* Functional morphology of three bats *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus* // *Univ. Kans. Publ. S. Mus. Nat. Hist.* — 1959. — 12, № 1. — P. 1—153.
- Vaughan T. A.* The muscular system // *Biology of Bats*. — New York; London, 1970. — 1. — P. 139—194.
- Wible J. R., Nowacek M. J.* Cranial Evidence for the Monophyletic Origin of Bats // *Ann. Mus. Novit.* — 1988. — № 2911. — P. 1—19.
- Wilson E.* Don Bat faunas: a trofic comparison // *Syst. Zool.* — 1973. — 22, № 1. — P. 14—29.
- Wolpert L., Lewis J., Summerbell D.* Morphogenesis of the vertebrate limb // *Cell Patterning*, Ciba Foundation Symp. — London, 1975. — № 292. — P. 95—119.
- Young R. W.* Cell proliferation and specialisation during endochondral osteogenesis in young rats // *J. Cell. Biol.* — 1962. — 14. — P. 357—370.
- Zhitnikov A. Y.* The activity of the metaepiphyseal chondrocytes in the humerus of growing Mammals // *Anat. Anz.* — 1978. — 144. — P. 334—345.
- Zwilling E.* Limb morphogenesis // *Advances morphogenesis*. — New York: London : Acad. Press. — 1961. — 1. — P. 301—330.

РОСТ И РАЗВИТИЕ КОНЕЧНОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ / Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю. — Вестник зоологии. — 1999. — Отд. выпуск № 12. — 82 с.

В монографии рассмотрены особенности эмбрионального роста и развития скелета конечностей рукокрылых. Представлены сведения о строении и динамике формирования хрящевого и костного скелета у одного из представителей рукокрылых — рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*). Определен порядок появления признаков в скелете конечностей, характерных только для рукокрылых. Обсуждаются вопросы эволюции рукокрылых в целом. Выдвигаются гипотезы о вероятных путях происхождения полета.

Для эмбриологов, морфологов, зоологов.

SUPPLEMENTS OF VESTNIK ZOOLOGII

- THE VERTEBRATE ANIMALS OF BLACK SEE RESERVATION (ANNOTATED LIST OF SPECIES) / Kotenko T. I., Ardamatckaja T. B., Pinchuk V. I., Rudenko A. G., Selunina Z. V., Tkachenko P. V. Eds. dr. Akinov I. A. — Vestnik zoologii. — 1996. — Suppl. № 1. — 48p.
- THE KEYS FOR IDENTIFICATION OF TENTACULOUS INFUSORIA (CILIOPHORA, SUCTORIA) OF THE UKRAINIAN FAUNA / Dovgal I. V. — Vestnik zoologii. — 1996. — Suppl. № 2. — 42p.
- TERRESTRIAL LOCOMOTION APPARATUS OF TETRAONIDAE AND OTHER GALLIFORMES. MORPHO-ECOLOGIC CHARACTER / Bogdanovich I. A. — Vestnik zoologii. — 1997. — Suppl. № 3. — 152p.
- WERE THE MAMMOTHS KILLED BY THE WARMING ? (TESTING OF THE CLIMATIC VERSIONS OF WURM EXTINCTIONS) / P. V. Putshkov — Vestnik zoologii. — 1997. Suppl. № 4. — 81p.
- THERIOFAUNA OF THE CARPATHIAN BIOSPHERE RESERVE / Zagorodnyuk I. V., Pokynchereda V. F., Kyselyuk O. L., Dovganych Y. A. Eds. Dr. I. Emelyanov — Vestnik zoologii — 1997. — Suppl. № 5. — 60p.
- ECOLOGIC-BILOGICAL BASE OF THE ACCLIMATIZATION OF FAR EAST MULLET-PELINGAS (MUGIL SO-IUY) IN THE WATER-BASINS OF UKRAINE / Sabodash V. M., Semenenko L. I. — Vestnik zoologii — 1998. — Suppl. № 6. — 53p.
- CHALCIDOID WASPS (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA) — ORMYRIDAE AND TORYMIDAE (MEGASTIGMINAE) OF THE UKRAINIAN FAUNA / Zerova M. D., Seryogina L. Ya. — Vestnik zoologii — 1998. — Suppl. № 7. — 65p.
- HANDBOOK FOR IDENTIFICATION OF PECTINIBRANCH GASTROPODS OF THE UKRAINIAN FAUNA. PART 1. MARINE AND BRACKISHWATER / Anistratenko V. V. — Vestnik zoologii — 1998. — Suppl. № 8. — P. 3-65
- HANDBOOK FOR IDENTIFICATION OF PECTINIBRANCH GASTROPODS OF THE UKRAINIAN FAUNA. PART 2. FRESHWATER AND LAND / Anistratenko V. V. — Vestnik zoologii — 1998. — Suppl. № 8. — P. 67-117
- ENTOMOLOGY IN UKRAINE (PROCEEDINGS OF V CONGRESS OF UKRAINIAN ENTOMOLOGICAL SOCIETY, 7-11 September, 1998, KHARKOV) / Vestnik zoologii. — 1998. — Suppl. № 9. — 204 p.
- HYMENOPTERA PARASITICA AS THE ENTOMOPHAGOUS INSECTS OF LEAF-MINERS OF APPLE TREES IN THE UKRAINE (ANNOTATED LIST) / Sviridov S. V. — The complex of zoophagous of pests of fruit-berries cultures of Ukraine — Vestnik zoologii — 1999. — Suppl. № 10. — P. 3-38
- THE ENTOMO- AND ACARIPHAGES OF FRUIT- AND VITICULTURE ON THE SOUTHERN COAST AND MOUNTAINS OF CRIMEA (SPECIES, FINDING AND DISTRIBUTION ON DIFFERENT CULTURES) / Nikitenko G. N., Sviridov S. V. — The complex of zoophagous of pests of fruit-berries cultures of Ukraine — Vestnik zoologii — 1999. — Suppl. № 10 — P. 39-59
- GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE FRUIT-BERRIES CULTURES OF UKRAINE / Petrusenko A. A., Nikitenko G. N., Putchkov A. V. — The complex of zoophagous of pests of fruit-berries cultures of Ukraine — Vestnik zoologii — 1999. — Suppl. № 10. — P. 61-91
- PRZEWALSKI'S HORSES (*EQUUS PRZEWALSKII* POL., 1881): PROBLEMS PRESERVATION AND REINTRODUCING IN NATURE AREA (PROCEEDINGS OF THE VI INTERNATIONAL SYMPOSIUM OF THE PRESERVATION OF THE PRZEWALSKI HORSE DEDICATION 100-th BREEDING THE SPECIES IN ASCANIA NOVA RESERVATION) / Vestnik zoologii — 1999. — Suppl. № 11. — P. 240
- GROWTH AND DEVELOPMENT OF LIMBS IN CHIROPтерA / Kovtun M. F., Ledenev S. Y. — Vestnik zoologii. — 1999. — Suppl. № 12. — 82 p.

National Academy of Sciences of Ukraine
Scorntaliansen Institute of Zoology
Vul. E. Khmel'niits'kogo, 15
Kyiv-30, MISP, UA-252601, Ukraine

Индекс 74084