

Вестник зоологии

Отдельный выпуск

№ 27

2013

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ • ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА • ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД • КИЕВ

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	8
ГЛАВА 1.	
МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ ПЕРЕПОНОК ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ	11
1.1. Анатомия и гистология летательных перепонок летучих мышей	11
1.2. Формирование летательных перепонок рукокрылых в пренатальном онтогенезе	23
1.3. Адаптивные свойства летательных перепонок рукокрылых как кожных дериватов	33
1.3.1. Летательная перепонка как важный компартмент органов локомоции рукокрылых	33
1.3.2. Роль наружных покровов животных в газообмене	36
1.3.3. Терморегуляторная функция летательных перепонок рукокрылых	44
ГЛАВА 2.	
ФОРМИРОВАНИЕ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ ПЕРЕПОНОК КАК СПЕЦИФИЧЕСКИХ КОЖНЫХ ДЕРИВАТОВ В ФИЛОГЕНЕЗЕ РУКОКРЫЛЫХ	47
2.1. Происхождение и филогения рукокрылых	47
2.2. Становление полёта как формы локомоции наземных животных	48
2.2.1. Освоение воздушного пространства представителями наземной фауны	48
2.2.2. Реализация полёта животными в связи с эволюцией атмосферы	51

2.2.3. Гипотезы о возникновении летательных перепонок и становлении полёта у рукокрылых	54
2.2.4. Интегративный подход к проблеме возникновения летательных перепонок у рукокрылых и эволюции отряда Chiroptera	58
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	68
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	70
ИЛЛЮСТРАЦИИ	81

Засновники (видавці) — Національна академія наук України
(вул. Володимирська, 54, Київ, 01601 Україна) та
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
(вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна)

*Затверджено до друку вченою радою
(протокол № 1, 2.02.2010)*

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна

Редактор *Г. А. Городиська*
Коректор *Н. С. Новиченко*
Комп'ютерна верстка: *Т. Я. Кушка*

Підписано до друку 4.04.2013. Формат 70x108/16. Папір офсетний. Гарн. Таймс.
Ум. друк. арк. 7,7. Обл.-вид. арк. 8,0. Тираж 200 прим. Зам. № 35–42.

Оригінал-макет підготовлено редакцією журналу «Вестник зоологии»

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України
вул. Терещенківська, 4, Київ, 01004 Україна
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины

И. М. Ковалёва

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ЛЕТАТЕЛЬНОЙ ПЕРЕПОНКИ РУКОКРЫЛЫХ
(MAMMALIA, CHIROPTERA)
В СВЯЗИ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ОТРЯДА**

I. M. Kovalyova

**MORPHOFUNCTIONAL FEATURES
OF THE WING MEMBRANE
OF BATS (MAMMALIA, CHIROPTERA)
IN CONNECTION WITH THE EVOLUTION OF THE ORDER**

Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) в связи с эволюцией отряда. Ковалёва И. М. — В работе представлены результаты исследований макро-, микроморфологии и морфогенеза летательной перепонки рукокрылых. Показана мультифункциональность летательной перепонки; обсуждается её роль в газообмене на всех стадиях онтогенеза. Фактический материал, а также привлечённые литературные данные по физиологии, эмбриологии, экологии, палеонтологии и молекулярной генетике позволили проанализировать морфофункциональные перестройки, произошедшие в онто- и филогенезе рукокрылых, и на этой основе разработать представление о возникновении летательной перепонки рукокрылых и эволюционный сценарий происхождения отряда. Особо подчёркивается влияние внешних факторов на процессы морфогенеза.

Ключевые слова: Chiroptera, рукокрылые, летательные перепонки, кожа, морфогенез, эволюция.

Морфофункціональні особливості літальної перетинки рукокрилих (Mammalia, Chiroptera) у зв'язку з еволюцією ряду. Ковальова І. М. — У роботі подано результати досліджень макро-, микроморфології та морфогенезу літальної перетинки рукокрилих. Показано мультифункціональність літальної перетинки; обговорюється її роль у газообміні на всіх стадіях онтогенезу. Фактичний матеріал, а також залучені літературні дані з фізіології, ембріології, екології, палеонтології та молекулярної генетики дозволили проаналізувати морфофункціональні перебудови, які відбулися в онто- й філогенезі рукокрилих, і на цій основі розробити уявлення про виникнення літальної перетинки рукокрилих та еволюційний сценарій виникнення ряду. Особливо підкреслено вплив зовнішніх факторів на процеси морфогенезу.

Ключові слова: Chiroptera, рукокрилі, літальні перетинки, шкіра, морфогенез, еволюція.

Morphofunctional Features of the Wing Membrane of Bats (Mammalia, Chiroptera) in Connection with the Evolution of the Order. Kovalyova I. M. — In the paper the results of the researches in macro-, micromorphology and morphogenesis of the Bats' wing membrane are presented. The multifunctionality of the Bats' wing membrane and its role in gaseous exchange at all ontogenesis stages are shown. The facts and attracted literary data on physiology, embryology, ecology, paleontology, and molecular genetics allow to analyze morphofunctional reconstructions, which have occurred in the bats' onto- and phylogenesis, and on this basis to elaborate the idea about originating the Bats' wing membrane and the evolutionary scenario for the order. The influence of abiotic factors on the processes of morphogenesis is emphasized especially.

Key words: Chiroptera, bats, wing membrane, skin, morphogenesis, evolution.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Отряд рукокрылых (Chiroptera) характеризуется большим видовым разнообразием и широкой пространённостью в самых разных экологических системах (лесных, горных, пещерных, антропогенных и др.). Это единственная группа млекопитающих, освоившая воздушную среду обитания для активной локомоции и фуражирования, представители которой большую часть жизненного (в том числе и суточного) цикла находятся в антиортостатическом положении (АНОП). Представленный перечень экологических и этологических особенностей, выделяющий рукокрылых среди других млекопитающих, увенчивает главная морфологическая особенность рукокрылых — органы полёта в виде преобразованных грудных конечностей и летательной перепонки.

Летательная перепонка рукокрылых, бесспорно, является эволюционным новшеством для млекопитающих. Выявление причин возникновения эволюционных преобразований у животных представляет одну из главных проблем ряда биологических наук, в частности, эволюционной морфологии, эмбриологии, молекулярной биологии, генетики и ряда других. И, вероятно, решение этой проблемы в каждом конкретном случае возможно лишь на пути синтеза биологических наук с их разнообразными подходами, методами и методиками.

Возникновение летательной перепонки рукокрылых трактуется по-разному, в зависимости от приверженности исследователей к тем или иным взглядам на процессы эволюции.

Так, сторонники градуалистической теории эволюции до сих пор отстаивают точку зрения о том, что единичные, случайные мутации под контролем естественного отбора постепенно аккумулируются в ряду поколений, усиливая фенотипическое выражение адаптивного признака.

Более естественным представляется взгляд на видообразование и, в частности, возникновение новшеств, как результат скачкообразных изменений: «...в контексте фундаментального открытия термодинамики об обязательности скачка в процессе эволюционного усложнения и самоорганизации материальных систем требование скачка для возникновения нового вида получает достаточно убедительное обоснование» (Назаров, 2007: 132).

В свете недавних исследований в области молекулярной биологии, прояснивших генетическую основу морфологической эволюции грудной конечности рукокрылых, предполагается, что, поскольку крылья рукокрылых на протяжении более чем 50 млн лет практически не изменили своих анатомических параметров, эти структуры эволюционировали «очень быстро» (Sears et al., 2006). Таким образом, относительно новое направление эволюционной биологии развития (англ.: evolutionary developmental biology), или, сокращённо, «evo-devo», получило ценную модель — крыло рукокрылых для раскрытия закономерностей формирования конечностей позвоночных.

Предположение о том, что в процессе эволюции предковая форма рукокрылых приобрела специализированную кожную структуру — летательную перепонку, которая не только обеспечивает машущий полёт, но и выполняет, помимо других функций, функцию дополнительного органа газообмена, было давно высказано автором этой монографии. Этой гипотезе был посвящён доклад, озвученный на Международном териологическом конгрессе в Чикаго, краткое изложение которого опубликовано в журнале *Journal of Morphology* (Kovalyova, 1994). Предпосылками для данной гипотезы служили: 1) энергоёмкость активного полёта; 2) газообменная функция кожи как морфологической структуры у всех млекопитающих; 3) относительно большая (в сравнении с объёмом тела) поверхность летательной перепонки рукокрылых. Обоснование сформулированного предположения требовало соответствующих доказательств.

Материалы по строению кожи летательных перепонок летучих мышей (Vespertilionidae) свидетельствовали о больших возможностях данной структуры в газообмене животных (Ковалёва, 2005, 2008; Ковалёва, Тараборкин, 2007 и др.). Однако отсутствие экспериментальных физиологических доказательств ставило этот вопрос в разряд дискуссионных. Со временем появились сведения и в зарубежных литературных источниках о строении кожи летательных перепонок крыланов (Pteropodidae) и о доле участия этой структуры в общем газообмене (Makanya, Mortola, 2007). Последняя работа, имеющая (помимо морфологических аспектов) физиологические аргументы в пользу предположения значительной роли кожного дыхания рукокрылых в общем газообмене, фактически подтвердили высказанную мною гипотезу.

В процессе работы пришло также понимание того, что недостаточность привлечённых сведений о биологии и физиологии рукокрылых часто приводит к неадекватным гипотезам происхождения и эволюции этого уникального отряда млекопитающих. Достаточно вспомнить, например, гипотезу о происхождении летательной перепонки между пальцами передней конечности предков летучих мышей в результате «стремления» животных захватить большее количество насекомых (Jepsen, 1970).

Анализ условий, при которых происходило становление предковой формы рукокрылых, позволил определить такие факторы внешней среды (в частности, парциальное давление кислорода, сила тяжести), изменение действия которых на животных могло привести к реорганизации их генетического материала.

Исследование вопросов онтогенеза рукокрылых, в частности морфогенеза кожи летательных перепон летучих мышей, а также условий эмбрионального развития рукокрылых с привлечением новейших данных, полученных в области молекулярной генетики, позволили сформулировать гипотезу о происхождении данной структуры у предковой формы рукокрылых, которая позволяет удовлетворительно ответить на многие вопросы эволюции отряда.

Автор выражает благодарность и признательность руководителям и сотрудникам всех учреждений, предоставившим коллекционные материалы и оказавшим помощь в проведении экспедиционных исследований и сборе материала: кафедр зоологии Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Ужгородского национального университета, Нежинского государственного университета им. М. В. Гоголя, лаборатории зоологии Биолого-почвенного института ДВО РАН и сотрудникам Киевского зоопарка. Автор благодарит сотрудников Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины: М. Ф. Ковтуна за обсуждение основных идей, конструктивную критику и рекомендации в ходе подготовки рукописи; И. А. Богдановича, В. И. Клыкова, Н. Ф. Жукову, О. В. Шатковскую за дружеские критические замечания. За ценные замечания на заключительных этапах работы автор искренне признателен Л. И. Францевичу, Н. В. Родионовой. За оказанную помощь в проведении математической обработки результатов исследований автор благодарен сотруднику НТУУ «КПИ» Л. А. Тараборкину, а также Г. Б. Бахтадзе (Южный федеральный университет, Россия) за помощь при сборе материала. За конструктивные рекомендации и редакторские правки текста автор выражает глубокую благодарность О. Ф. Черновой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Россия).

ВВЕДЕНИЕ

Рукокрылые — единственные представители млекопитающих, освоившие, благодаря активному машущему полёту, воздушное пространство как среду локомоции. Активный полёт и по происхождению, и по энергетике, и по длительности существенно отличается от планирующего полёта, используемого для передвижения некоторыми млекопитающими (представители отряда Dermoptera, а также представитель семейства Pteromyidae отряда Rodentia). По мнению многих исследователей, именно машущий полёт как главный способ локомоции рукокрылых наложил отпечаток на общую организацию этих животных и особенности их морфологии, экологии и поведения. Причём из всех типов локомоции тетрапод машущий полёт является одним из самых энергоёмких (Harrison, Roberts, 2000; Thomas, 1975, 1981; Thomas, Suthers, 1970, 1972; Tucker, 1970; Winter, Helversen, 1998 и др.). Так, значения удельных энергетических затрат у летающих птиц и рукокрылых близки и в среднем в 2,2 раза выше, чем при беге у млекопитающих (Butler, 1982 и др.). Фактически интенсивность энергетического метаболизма измеряют как скорость потребления кислорода и считают эти термины взаимозаменяемыми (Шмидт-Нильсен, 1987). Таким образом, необходимым условием для полёта является усиленное поглощение кислорода. Например, потребление кислорода у рукокрылых в полёте увеличивается в 20 раз, а у бегущей лабораторной мыши — лишь в 1,5 раза (Bartholomew et al., 1964; Carpenter, 1975, 1985).

Газообмен, то есть процесс поступления в организм кислорода из внешней среды и удаления из организма углекислого газа во внешнюю среду, происходит в органах внешнего дыхания тетрапод, к которым обычно причисляют наружные покровы и лёгкие. Необходимость усиленного газообмена (вызванного энергоёмкой формой локомоции), безусловно, должна отражаться на особенностях строения и функционирования органов внешнего дыхания летающих животных. Так, у позвоночных, использующих активный полёт, — птиц имеются (помимо сложно устроенной системы газообмена в лёгких) дополнительные органы дыхания (воздушные мешки). Сравнительное изучение лёгких у рукокрылых и других млекопитающих не выявило существенных отличий (Duncker, 2004; Maina, 2000, 2002 a, b, c; 2006; Maina, Settle, 1982; Maina et al., 1982, 1991; Maina, King, 1984; Maina, Nicholson, 1982; Maina, West, 2005; Meyer et al., 1981; West et al., 2006, 2007 и др.). Высказано предположение, что у рукокрылых дыхательный потенциал лёгких, возможно, и недостаточен для энергетического обеспечения активного полёта. Поэтому естественно предположить существование других, дополнительных механизмов интенсификации дыхательной функции рукокрылых, в частности, на основе структур наружных покровов. И в качестве такой структуры может выступить обширная кожная поверхность летательной перепонки.

Участие кожи летательных перепонок рукокрылых в респирации до недавнего времени почти не исследовали. Единичные сведения о доле участия кожного газообмена в общем газообмене рукокрылых, полученные в 60-е годы XX века на животных, находившихся в камере при разных внешних температурах (Herreid, Schmidt-Nielsen, 1966, 1968), цитировали ещё спустя десятилетия (Feder, Burggren, 1985 a, b).

Как известно, участие наружных покровов в газообмене широко распространено среди живых организмов (Петрунь, 1953, 1959, 1960; Федер, Берггрин, 1986; Шванвич, 1949; Fitzgerald, 1957; Krogh, 1904 a, b и мн. др.). Вероятно, это обусловлено тем, что кожное дыхание у животных представляет собой энергетически выгодный процесс, способный быстро и адекватно реагировать на изменения потребностей организма в кислороде (Петрунь, 1960; Федер, Берггрин, 1986; Feder, Burggren, 1985 a, b; Feder et al., 1988).

Вместе с тем принято считать, что кожное дыхание возможно при условии неороговения кожного покрова и интенсивной деятельности кожных желёз (Соколов, Чернова, 1994; Чернух и др., 1982 и др.). Полагают, что в коже амниот интенсивный газообмен не возможен, так как этому препятствует кератинизация покровов — пример антагонизма функций (защитной и дыхательной). Подсчитано, что у млекопитающих и человека в частности участие кожи в общем газообмене составляет лишь 1–4 %. Тем не менее, по данным Н. М. Петруня (1959, 1960), у человека, находящегося в состоянии покоя при обычной температуре, количество поглощённого кислорода единицей поверхности кожи и единицей поверхности лёгких примерно одинаково. Однако газообмен через лёгкие в 70–80 раз больше, чем через кожу, так как дыхательная поверхность лёгких (альвеол) в 70–80 раз больше поверхности кожи. Этот факт неоднократно приводится в литературе (Калантаевская, 1972; Чернух и др., 1982).

Отметим, что летательная перепонка рукокрылых — уникальное для млекопитающих образование, в формировании которого принимает участие кожа грудных конечностей, боковых складок туловища, тазовых конечностей и, возможно, хвоста. На большую площадь поверхности, которую представляют летательные перепонки рукокрылых, неоднократно обращали внимание исследователи. Эта поверхность в несколько раз превосходит поверхность тела животных (Шмидт-Нильсен, 1982 и др.).

В отличие от рукокрылых у освоивших планирующий полёт летяг летательные перепонки не охватывают кисть грудных конечностей (эта область перепонки у рукокрылых с удлиненными костными элементами является наиболее значимой по площади). Более того, кожа летательных перепонок летучих мышей имеет отличное от кожи туловища строение, тогда как строение кожных образований (летательных перепонок) шерстокрылов и летяг не отличается от строения кожи туловища (Соколов, 1973 и др.).

Ввиду значительной (в сравнении с площадью тела) площади поверхности летательных перепонок рукокрылых и особенностей строения их кожи было бы ошибкой пренебрегать их участием в процессе внешнего дыхания.

Наряду с изучением органов газообмена рукокрылых рассматривали вопросы, касающиеся экологии, палеонтологии, этологии, физиологии и эмбриологии этих животных. Это позволило по-новому подойти к оценке эволюционных событий, произошедших в данной группе.

Важную роль в построении гипотезы, предлагаемой в данной работе, играют сведения из области молекулярной биологии. К настоящему времени установлено, что мезенхимные клетки межпальцевой области грудных конечностей подвергаются апоптозу в эмбриогенезе большинства млекопитающих и птиц (Fernandez-Teran et al., 2006; Giannini et al., 2006; Kimura et al., 2005; Nissim et al., 2006 и др.). Однако они сохраняются в период эмбриогенеза рукокрылых (Adams, 2008; Cooper, Tabin, 2008; Farnum et al., 2008; Sears et al., 2006; Sears, 2008; Weatherbee et al., 2006; Zuzarte-Luis et al., 2007 a, b). Как показано исследователями, эти процессы происходят под молекулярно-генетическим контролем, в частности, генов-регуляторов и их продуктов.

Следует отметить, что на данном уровне развития науки ещё нет возможности установить подлинные механизмы морфогенеза. В своё время было сформулировано представление, что «...морфогенез, по-видимому, управляется относительно небольшим числом регуляторных генов...», которые «...необходимы для принятия решений при выборе направления морфогенеза»; «...число переключателей невелико и изменения в переключаемых функциях могут оказывать глубокое влияние на морфогенез» (Рэфф, Кофмен, 1984: 358–359). До сих пор известны лишь отдельные факторы, вызывающие экспрессию генов-переключателей. Это — внешние воздействия, например, гормоны или индукционные сигналы от соседних структур. Следовательно, одним из ключевых вопросов в раскрытии причин и механизмов формообразования является вопрос о природе и специфичности данных факторов.

Цель настоящего исследования — проанализировать, исходя из литературных и собственных данных, возможность участия летательных перепонок крыла летучих мышей в газообмене на всех стадиях онтогенеза и представить вероятный эволюционный сценарий возникновения рукокрылых.

Соответственно цели работы поставлены следующие задачи: 1) представить описание макро- и микроструктуры кожи летательной перепонки у летучих мышей; 2) исследовать формирование летательной перепонки в пренатальном онтогенезе летучих мышей; 3) изучить (на морфологическом материале) возможность участия кожи летательной перепонки в терморегуляции и газообмене; 4) проанализировать вероятные пути эволюции рукокрылых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами для морфологических и гистологических исследований послужили представители семейств гладконосых (*Vespertilionidae*) и подковоносых (*Rhinolophidae*) летучих мышей отряда *Chiroptera*. Объекты подбирали с таким расчётом, чтобы они отражали, с одной стороны, наиболее характерных и распространённых представителей отряда, а с другой — позволяли бы получить датированный материал для эмбриологических исследований. Кроме того, рукокрылые данных семейств имеют ряд различий в экологии, что позволяет характеризовать их как морфоэкологические группы (Алеев, 1984). Все они добыты в разных областях Украины (Крым, Карпаты, Киевская, Черниговская, Черкасская обл.), России (Кавказ, Ростовская обл.), Средней Азии (Туркменистан, Западный Копетдаг) в периоды экспедиционных работ в 1985–2007 гг. Эмбриологический материал получен из разных источников. В качестве материала исследования служили также летательные перепонки (крыловая, межпальцевая и хвостовая) взрослых особей модельных видов: *Eptesicus serotinus* — 6 особей, *Nyctalus noctula* — 3 особи. Эмбриональный материал приведен в таблице 1.

Для гистологического изучения кожи летательных перепонок взрослых особей использовали свежий материал в виде кусочков кожи перепонки размером примерно 5 × 8 мм. Продольные и поперечные серийные срезы толщиной 10–15 мкм получены с помощью микротомы-криостата МК–25 (Россия). Также использовали фиксированные в 10 %-ном нейтральном формалине кусочки кожи перепонки, которые заливали в парафин; изготавливали срезы толщиной 5 мкм с помощью микротомы. Полученные срезы окрашивали: гематоксилином Эрлиха и эозином; азур-II-эозином; по Ван-Гизон; по Маллори, а также толуидиновым синим при разных значениях pH (нейтральных, 4,0 и 3,0) для выявления кислых гликозамингликанов. Полученные препараты продольных и поперечных срезов перепонки изучали с применением световых микроскопов NU 2E (Германия) и Axio Imager M1 (Германия) (последний приобретён как уникальное оборудование Национальной академией наук Украины).

Морфогенез кожи летательной перепонки изучали на серийных срезах эмбрионов (ранние и средние стадии) или кусочков кожи перепонки (плод). Материал предварительно фиксировали в раство-

Таблица 1. Материал исследования

Table 1. Examined material

Вид (n)	Номер экземпляра, №	Стадия**	CRL, мм	Масса тела, мг	
RHINOLOPHIDAE					
<i>Rhinolophus blasii</i> Peters, 1866 (4)	275	22	20,0	1050,0	
	281	22	16,9	790,0	
	285	22	21,1	1300,0	
	297	22	19,5	1100,0	
<i>Rhinolophus bocharicus</i> Kastschenko et Akimov, 1917 (9)	16	15	5,0	10,0	
	19	15	4,8	9,0	
	4	16	5,0	13,0	
	14	17	6,0	20,0	
	5	17	6,9	43,0	
	18	17–18	7,3	30,0	
	21	17–18	7,2	32,0	
	3	18	8,5	40,0	
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber, 1774) (2)	12	25	19,3	1760,0	
	73	плод	22,5	2575,0	
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein, 1800) (3)	25	18–19	8,8	115,0	
	51	20	12,0	363,0	
	16	22	15,3	500,0	
VESPERTILIONIDAE					
<i>Myotis blythii</i> (Tomes, 1857) (11)	328*	15	4,2	8,0	
	331*	15	4,0	13,0	
	343*	18	9,0	100,0	
	349*	19	10,0	134,0	
	364*	22	15,5	300,0	
	359*	22	24,5	325,0	
	162	23	24,5	3420,0	
	164	23	28,0	5150,0	
	358*	23	—	5600,0	
	357*	23	—	6250,0	
	167	24	—	10610,0	
	<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774) (8)	2	14	4,0	8,0
		6	16	5,9	30,0
9		17	6,2	39,5	
13		18	8,0	72,0	
16		19	9,1	123,5	
17		19	9,5	112,0	
18		20	11,8	232,0	
20		22	14,4	393,0	

* Гистопрепараты изготовлены сотрудником отдела эволюционной морфологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины Н. Ф. Жуковой.

** Стадии эмбрионального развития приведены по сводной таблице автора (табл. 4).

ре Буэна или 10 %-ного формалина, а также 70°-ном спирте. Срезы толщиной 5 мкм изготавливали на микротоме и окрашивали.

Морфометрию кожи, её слоёв, клеточных элементов и микроциркуляторного русла проводили с помощью винтового окулярмикрометра МОВ–1–15х, предварительно откалиброванного объект-микрометром. Микропрепараты также фотографировали при помощи фотокамеры AxioCam HRC установленной на микроскопе Axio Imager A1/M1 фирмы Zeiss. На основе полученных фотографий с помощью программы AxioVision производили промеры структур кожи летательной перепонки и отдельных её слоёв. Полученные морфометрические данные подвергали аллометрическому анализу. Расчёты проводили с помощью пакета статистических программ Statgraphics.

В работе использованы собственные расчётные и данные литературы по площади перепонки, а также сведения об отдельных морфометрических характеристиках лёгких рукокрылых.

На микрофотографиях приведены следующие условные обозначения: А — апикальный край; AR — артериола; BM — базальная мембрана; CAP — капилляр; DER — дерма; E — эпителий; EPD — эпидермис; ER — эритроцит; G — очаг гемопоэза; M — мезенхима; ML — меланоциты; MC — тучная клетка; MUS — мышца; STC — роговой слой эпидермиса; STS — шиповидный слой эпидермиса; STG — базальный слой эпидермиса; VEN — вена.

В физиологических опытах использованы две живые особи позднего кожана *Eptesicus serotinus*, которые были получены от сотрудников Нежинского государственного университета им. Н. В. Гоголя. В периоды между экспериментами животных содержали в Центре реабилитации животных Киевского зоопарка. Частоту пульса и насыщение артериальной крови летательной перепонки кислородом (SpO_2) сравнивали в двух состояниях животных: оцепенения и активности. Эти параметры измеряли с помощью оксигемометра «Oxy Shuttle» Sensor Medics (США), который был любезно предоставлен Национальным университетом физического воспитания и спорта Украины (Киев).

Проводили визуальные наблюдения за становлением полёта взрослых *Eptesicus serotinus* после вынужденной гипокинезии.

Работу с животными проводили согласно научно-практическим рекомендациям по содержанию лабораторных животных и работы с ними (Кожем'якін та ін., 2002), а также с учётом международных принципов «Европейской конвенции о защите позвоночных животных, которые используются для экспериментальных и других научных целей» (European..., 1986).

ГЛАВА 1. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ ПЕРЕПОНОК ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

1.1. Анатомия и гистология летательных перепонок летучих мышей

Летательная перепонка — своеобразное образование, кожный дериват, свойственный лишь нескольким видам рецентных млекопитающих (шерстокрылы, летяги), но максимального развития достигший у рукокрылых (крыланов и летучих мышей). Причём именно у летучих мышей, обладающих маневренным машущим полётом, летательная перепонка приобрела уникальные свойства, что нашло отражение в её морфологии.

Многие исследователи обращали внимание на связь относительных размеров и формы крыла (летательной перепонки) с особенностями полёта летучих мышей (Кузякин, 1950; Курсков, 1980; Adams, 2008; Betz, 1959; Birch, 1997; Eisentraut, 1936; Farney, Fleharty, 1969; Findley et al., 1972; Gaisler, 1964; Hartman, 1963; Корка, 1973; Norberg, 1985; Norberg, Rayner, 1987; Spillman, 1925; Struhsaker, 1961 и мн. др.).

Грудные конечности рукокрылых, хотя и сохранили общий план строения грудных конечностей наземных тетрапод, всё же значительно видоизменились. У рукокрылых предплечье, пястные (метакарпальные) кости и проксимальные фаланги всех пальцев грудной конечности (кроме первого и, реже, второго) крайне удлинены. Между плечом, предплечьем, пальцами грудной конечности, латеральными поверхностями тела, бедром и голенью тазовых конечностей, а также и хвостом (при его наличии) натянута тонкая эластичная кожистая мембрана — летательная перепонка (далее — перепонка). Её поверхность не ровная, а имеет сильную складчатость в виде мелких морщинок даже при расправленном крыле.

Топографически перепонку (*patagium*) разделяют на три основные части: плечевую (*propatagium*), которая располагается между основанием шеи, плечом и предплечьем; крыловую (*plagiopatagium*) — между пальцами грудной конечности, предплечьем, плечом, латеральной поверхностью тела, бедром и голенью тазовой конечности; межбедренную (*uropatagium*) — между бедром и голенью тазовых конечностей, включая хвост (Кузякин, 1950 и др.).

Считается, что перепонка представляет собой «двойную кожу» (дубликатуру) — продукт слияния кожного покрова вентральной и дорсальной поверхностей туловища (Кузякин, 1950 и др.). По М. Ф. Ковтуну (1979), проанализировавшему данные ранних авторов (Schobl, 1871; Забусов, 1910; Ackert, 1914; Schumacher, 1932 а, б), гистологическое строение перепонки летучих мышей в целом сходно с такой кожей туловища и конечностей других млекопитающих. Вместе с тем разные авторы отмечают различия в относительной степени развития отдельных слоёв, количестве и размере клеток, а также наличии или отсутствии потовых и сальных желез. Кроме того, некоторые исследователи отмечали присутствие общего дермального слоя (*corium*), лежащего между эпидермисом дорсальной и вентральной поверхностей перепонки (Ackert, 1914; Кузякин, 1950), а также отсутствие подкожной клетчатки, обычно содержащей у млекопитающих жировые клетки (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988; Crowley, Hall, 1994; Hall, Crowley, 1992). Дж. Кроули и Л. Холл (Crowley, Hall, 1994) проводят сравнение кожи летательной перепонки у *Pteropus poliocephalus* с кожей других млекопитающих и отмечают полную редук-

цию гиподермы в коже летательной перепонки крылана и частичную редукцию отдельных клеточных слоёв эпидермиса. Ими отмечено наличие капель жироподобной субстанции в эпидермальных кератиноцитах (корнеоцитах), которые, по мнению авторов, служат в качестве водонепроницаемого агента. Отсутствие гиподермы в перепонке крылана Вальберга (*Epomophorus wahlbergi*) было отмечено также другими исследователями (Makanya, Mortola, 2007). Таким образом, кожа перепонки летучих мышей состоит из двух слоёв — эпидермиса и дермы, но чередуются они следующим образом: эпидермис дорсальной поверхности — дерма — эпидермис вентральной поверхности.

Эпидермис. На уровне световой микроскопии в эпидермисе кожи млекопитающих выделяют пять слоёв: роговой (*stratum corneum*), блестящий (*str. lucidum*), зернистый (*str. granulosum*), шиповидный (*str. spinosum*) и базальный (герминативный, ростковый, *str. germinativum*) (Михайлов, 1979; Соколов, 1968, 1973; Соколов и др., 1988). Шиповидный и базальный слои часто объединяют в мальпигиевый слой (*str. malpighii*). На уровне электронной микроскопии блестящий слой в настоящее время как отдельный слой не выделяют (Чернух и др., 1982). Как правило, зернистый слой состоит из 1–2 рядов клеток, шиповидный слой составляет основную массу эпидермальных клеток, а базальный представлен одним рядом клеток (Чернух и др., 1982). Важной отличительной особенностью эпидермиса кожи млекопитающих является наличие большого количества специализированных контактов (десмосом), особенно в шиповидном слое (Гетлинг и др., 1984).

По данным ряда авторов, эпидермис кожи перепонки летучих мышей состоит лишь из трёх слоёв: рогового, шиповидного и базального (два последних объединяют в мальпигиевый слой). Зернистый и блестящий слои, характерные для кожи тела, отсутствуют (Ackert, 1914; Кузякин, 1950; Соколов, 1973; Соколов и др., 1988 и др.). Для корнеоцитов характерна гексагональная форма и наличие пигментных гранул (Ackert, 1914). Кластеры зёрен пигмента расположены в корнеоцитах в виде колец, не захватывающих центральные и самые периферийные их части. Мальпигиевый слой эпидермиса перепонки содержит два ряда клеток. Клетки наружного ряда содержат много зёрен пигмента, а клетки внутреннего ряда их не содержат. В эпидермисе кожи летательных перепонки восточноавстралийской летучей лисицы (*Pteropus poliocephalus*) представлены три слоя активных клеток, покрытых 7–10 слоями корнеоцитов (Crowley, Hall, 1994). Меланоциты сосредоточены в базальном слое эпидермиса. Они более многочисленны в эпидермисе дорсальной поверхности перепонки, чем в вентральной. В строении эпидермиса *Epomophorus wahlbergi* обнаружено 2 слоя некератинизированных клеток и в роговом слое — 10 слоёв относительно тонких чешуйчатых кератиноцитов (Makanya, Mortola, 2007). Все эпидермальные клетки содержали гранулы меланина. Этот пигмент является неспецифическим фактором защиты организма от неблагоприятных внешних воздействий, в частности от УФ излучения.

Собственные исследования показали, что в эпидермисе перепонки гладконосых летучих мышей (*Vespertilionidae*) имеются 3–4 ряда клеток. Причём на вентральной поверхности — 3 ряда, а на дорсальной — 4.

Поверхностные корнеоциты располагаются в один ряд. Они плоские, имеют крупные размеры (диаметр до 10 мкм), округлые (во фронтальной плоскости) и сплюснутые (в поперечном сечении), не содержат остатков ядер, но содержат гранулы меланина, которые размещены по всему объёму корнеоцита (рис. 1; 2; 3; цв. вклейки I; II; III соответственно). Причём корнеоциты эпидермиса дорсальной стороны перепонки содержат большее количество гранул меланина и сильнее пигментированы, чем вентральной стороны. Корнеоциты разделены широкими межклеточными промежутками. Ширина межклеточных промежутков равняется одному или двум их радиусам.

В световом микроскопе сквозь прозрачные корнеоциты и в их межклеточных промежутках различимы клетки мальпигиевого слоя (рис. 1, б; цв. вклейка I). Они располагаются в 1–2 ряда (чаще — один). Более крупные клетки плоские, имеют неправильную вытянутую, гексагональную форму и овальные ядра. Размер этих клеток (поперечный и продольный) составляет 5–10 мкм. Между клетками всегда имеются узкие межклеточные промежутки. Другие клетки — более мелкие (до 3 мкм), плоские, округлые, содержат ядра и располагаются группками между крупными клетками или под ними. Здесь же находятся меланоциты, лежащие на базальной мембране (рис. 2; цв. вклейка II).

Как известно, эпидермис млекопитающих не имеет собственного кровоснабжения. Лишь в эпидермисе дельфинов были обнаружены кровеносные капилляры (Хаджинский, 1972). Эпидермис перепонки рукокрылых не является исключением. Его питание осуществляется диффузным путём из кровеносных сосудов, проходящих в дерме.

Характер соединения эпидермиса и дермы (гладкий, волнистый, сосочковидный) в перепонке зависит от наличия или отсутствия относительно крупных сосудов и мышечных структур. Отдельные случаи рассмотрены ниже.

Дерма — соединительнотканый слой кожи, в котором расположены клеточные элементы (фибробласты), коллагеновые и эластические волокна. Ей присуща трофическая функция, так как в ней расположены капилляры, с которыми в функциональном отношении дерма составляет единое целое — «капиллярно-соединительнотканную структуру» (по определению К. А. Калантаевской, 1972).

Считается, что дерма перепонки рукокрылых отчётливо подразделяется на три слоя. Центральный слой соответствует сетчатому слою омолощённой кожи туловища; в нём расположены крупные сосуды, нервные стволы, пучки поперечнополосатых мышечных волокон, тяжи эластических волокон, секреторирующие отделы потовых желёз и проксимальная треть фолликулов волос. Дорсально и вентрально от центрального слоя дермы расположены два других слоя, которые по своему строению соответствуют сосочковому слою омолощённой кожи туловища. В обоих сосочковых слоях (дорсальном и вентральном) залегают центральные порции фолликулов волос, сальные железы и дистальная часть выводных протоков потовых желёз (Ackert, 1914; Ковтун, 1979 и др.). Имеются сведения о том, что кровеносные сосуды не столь многочисленны в дорсальной части кориума по сравнению с вентральной (Jepsen, 1970). Последняя особенность, по мнению автора, предполагает усиление функции механической защиты дорсального слоя дермы.

Собственные исследования перепонки не выявили чёткого подразделения дермы на сетчатый и сосочковый слои (рис. 1, а; 2; цв. вклейки I, II). Строение дермы предстало в виде соединительнотканной структуры из переплетения коллагеновых и эластических волокон. Причём коллагеновые волокна в основном сосредоточены ближе к эпидермису (рис. 2; 3; цв. вклейки II, III). В дерме расположены фибробласты, многочисленные капилляры, отдельные крупные сосуды (чаще артериолы или вены), а также пучки мышечных волокон, представляющих собственные мышцы перепонки (рис. 4; цв. вклейка III).

Известно, что у млекопитающих лишь в тех местах, где отсутствует гиподерма, мышцы отдельными волокнами или пучками вплетаются в нижние отделы дермы (Калантаевская, 1972; Соколов, 1973). У рукокрылых в перепонке мышцы (при наличии) целиком расположены в дерме.

Интересно, что перепонки рукокрылых, несмотря на незначительную толщину, содержат более или менее развитые мышечные структуры (Schumacher, 1932 b; Gaisler, 1964; Ковтун, 1979, 1984 и др.). Именно сокращение этих мышечных элементов обеспечивает изменение конфигурации перепонки и, соответственно, всего «крыла» в полёте. Так, при подъёме крыла пальцы сгибаются и сходятся, а

при опускании — разгибаются и расходятся, растягивая перепонку (Summers, 2003 и др.). Мышцы перепонки разделяют на две группы: 1) собственные мышцы перепонки и 2) мышцы перепонки, имеющие связь со скелетными структурами грудной конечности (Schumacher, 1932 b) (по терминологии М. Ф. Ковтуна (1984) — «скелетоперепончатые мышцы»).

Особого внимания требует рассмотрение васкуляризации перепонки.

Васкуляризация перепонки. Исследование кожи человека показало, что кровоснабжение кожи осуществляется собственно кожными и мышечно-кожными артериями, а сосудистое русло кожи рассматривается как некий сосудистый континуум, настолько сложна и обширна её васкуляризация (Чернух и др., 1975).

Увеличение количества кровеносных сосудов на единицу площади (так называемая капиллярная плотность кожи) свидетельствует об увеличении площади функциональной поверхности кожи (Feder, Burggren, 1985 a, б). Изменения в капиллярной плотности свидетельствуют о внутриспецифическом отличии, изменениях в развитии животного и влиянии среды на конкретную особь на конкретной стадии развития. Кожа амфибий, которые полностью дышат за счёт кожной поверхности, сильно васкуляризирована, а плотность капилляров достигает 30–200 капилляров на 1 мм² кожи. Имеется мнение, что повышенное кровоснабжение кожи у анамний (исследованы в основном амфибии) свидетельствует об интенсивности кожного дыхания (Czorek, 1955 a, b; Jakubowski, 1958, 1960, 1989 и др.).

Рассмотрим в этом аспекте кожу летательных перепонок рукокрылых.

Исследователями была отмечена высокая степень васкуляризации кожи летательных перепонок рукокрылых (Wiedeman, 1957, 1962, 1963; Ковтун, 1979 и др.), а также некоторые особенности сосудистого русла.

Известно, что характерной особенностью внутрικοжного сосудистого русла является высокая степень анастомозирования между однотипными и разнотипными сосудами (Чернух и др., 1975). Анастомозы (аркады) имеются и в коже перепонки рукокрылых (Wiedeman, 1962, 1963). Благодаря им образуются разные по длине пути циркуляции крови и обеспечивается перераспределение крови в перепонках при переходе крови из артериального русла в венозное.

Проведенные М. Видеман (Wiedeman, 1962, 1963) морфометрические исследования на представителях *Myotis* привели к следующим результатам (указаны средние величины). Длина артериального сосуда перепонки достигала 17,0 мм. Площадь поперечного сечения артерий составила 2263 мкм². В среднем около 12 мелких артерий отходят от этих сосудов. Длина мелких артерий составляет 3,5 мм. Эти мелкие артерии, в свою очередь, ветвятся на 9–10 артериол. Площадь поперечного сечения мелкой артерии составляет 337,7 мкм², тогда как общая площадь сечений этих сосудов — 4144,5 мкм². Артериола с длиной 0,95 мм имеет площадь сечения 42,7 мкм². В целом площадь поперечных сечений всех артериол составляет 5101,2 мкм². От каждой из артериол отходят 4–5 капилляров длиной 0,23 мм. Поперечное сечение каждого капилляра составляет 11,7 мкм², тогда как для всех капилляров — 6548,1 мкм². Было также подсчитано количество посткапиллярных венул, венул, мелких вен и вен, измерены их средние диаметры и длина, площади поперечных сечений (Wiedeman, 1963). Автор пришла к выводу, что в основном сосудистое русло летательной перепонки представлено сосудами венозной сети, содержание которых составляет 80 % общего количества кровеносных сосудов перепонки, тогда как на долю сосудов с артериальной кровью приходится 20 %. Было подсчитано, что плотность ($\times 10$) для артерий составила 38,4 мм²; для мелких артерий — 14,4; артериол — 4,7 и капилляров — 1,5; тогда как для венозных посткапилляров — 16,4; венул — 127,9; мелких вен — 94,7 и вен 81,0.

Приведенные М. Видеман (Wiedeman, 1963) данные позволяют подсчитать, что плотность сосудов-газообменников в коже летательной перепонки летучей мыши составляет 25,96 на 1 мм². Эти расчёты проведены без учёта крупных сосудов, так как артерии и вены не принимают участия в газообмене.

Питание тканей в коже осуществляется не только через капилляры сосочкового слоя дермы, но и через посткапиллярные венулы (Чернух и др., 1975). Стенки этих сосудов имеют сходное строение, но посткапиллярные венулы по своей проницаемости для крупномолекулярных веществ даже существенно превосходят капилляры. Это позволяет рассматривать венулы, если не как основные, то, несомненно, как достаточно важные в функциональном отношении сосуды-обменники кожи. В кожных сосудах-обменниках имеется лишь один оформленный сплошной клеточный слой, образованный эндотелиальными клетками, лежащими на собственной базальной мембране (волокнуистой и тонкой) (Чернух и др., 1975). Проницаемость такого эндотелия повышается при переходе от артериальных капилляров к венулам. Этот феномен, известный как капиллярный или артериоловенулярный градиент сосудистой проницаемости, обусловлен более низкой плотностью межклеточных соединений в эндотелии венул, а также более частым образованием в венулярном эндотелии сквозных пор за счёт его истончения. В таких участках эндотелия (например, на верхушке сосочковых капилляров — в месте перегиба петли), где эндотелий истончается, поры обязательно присутствуют (Seifert, 1970 цит. по: Чернух и др., 1982).

Исследователями отмечен факт активной пульсации вен в перепонках рукокрылых (Бердонгаров, 1956; Кыдырбаев, 1972, 1985; Cowles, 1947; Davis et al., 1992; Edvinsson et al., 1974; Mislin, 1941; Mislin, Kauffmann, 1947; Peristiany et al., 1978; Wiedeman, 1957 и др.). Эта пульсация осуществляется путём тонического или быстрого ритмического сокращения гладкомышечных клеток стенок вен, а частота сокращений увеличивается по мере повышения давления внутри них.

Биологами установлено, что у находящейся в состоянии спячки рыжей вечерницы при температуре среды 5–10 °С частота пульсаций вен перепонки достигает 15–20 мин⁻¹, а пауза между ними продолжается 3,16 с (Бердонгаров, 1956; исследовано 22 особи). У активного зверька — соответственно 8–13 мин⁻¹ и 5,71 с. Установлено, что пульсация вен максимальна в период зимней спячки, а также после длительного периода физической активности. Передвижение крови по венам осуществляется благодаря активным сокращениям собственных (автономных) стенок этих вен. Ритм их пульсации не совпадает с таковым сердца. Пульсация вен в перепонке наблюдается даже после денервации крыла и сохраняется в течение 20 мин после полной ампутации грудной конечности.

Можно предположить, что пульсация вен в перепонке рукокрылых служит механизмом, обеспечивающим ток крови в коже перепонки во время торпора и гибернации. Этому же способствуют фазы двигательной активности, периодически прерывающиеся зимний сон животных: летучие мыши перелетают с места на место (Стрелков и др., 1978; Marshall, 1983 и др.).

Собственные наблюдения позволили установить, что рукокрылые, находившиеся в состоянии гибернации (на протяжении 6–7 месяцев с октября по апрель) и не имевшие возможности летать (вынужденная гипокинезия), не могли осуществить полёт. Они лишь отталкивались крыльями от поверхности, неуклюже падали и далее не предпринимали попыток к полёту. Их крылья на ощупь были сухими, а при первых попытках полёта издавали шуршание (сходное с шумом крыльев птиц). Только после двух недель ежевечернего тренинга животные постепенно вновь овладели бесшумным маневренным полётом, а их крылья на ощупь стали эластичными.

По-видимому, у животных при отсутствии периодических кратковременных полётов во время гибернации происходит (наряду с другими возможными реакциями) нарушение кровообращения (микроциркуляторного русла) в их летательных перепонках. И очевидно, на восстановление микроциркуляции летательных перепонок потребовалось около 15 суток.

Как было отмечено выше, толщина дермы летательной перепонки рукокрылых зависит от степени развития в ней мышечных волокон (рис. 4; цв. вклейка III) и наличия крупных сосудов (рис. 2; 3; цв. вклейки II; III соответственно). Таким образом, имеются топологические особенности строения дермы перепонки.

При отсутствии мышечных волокон дерма представляет собой «капиллярно-соединительнотканную структуру» (рис. 2; цв. вклейка II). Стенки капилляров под оптическим микроскопом не различимы, и потому прохождение капилляров определяли по находящимся в них эритроцитам. Величина диаметра капилляра находится в диапазоне 4–7 мкм, что согласуется с ранее полученными результатами — 3,8 мкм (Wiedeman, 1962, 1963.). В участках перепонки, лишённых мышечных волокон и крупных сосудов, дермальные сосочки не образуются, граница между эпидермисом и дермой почти ровная, а кровеносные капилляры проходят непосредственно под эпидермисом (рис. 2; цв. вклейка II).

При наличии поперечно-полосатых мускулов, отдельные мышечные волокна вплетаются между соединительными волокнами дермы. В дермальном слое проходят крупные одиночные магистральные кровеносные сосуды, а также в большом количестве обнаруживаются артериолы и венулы (диаметр примерно 50 мкм), что согласуется с данными ранних авторов (Wiedeman, 1962, 1963). Стенки артериол и венул, проходящих в дермальном слое перепонки, образованы лишь одним слоем эндотелиальных клеток. В таких участках перепонка толще, а дермоэпителиальный контакт представлен в виде извилистой линии; местами наблюдаются выпячивания дермы в виде сосочков, что приводит к значительному увеличению площади дермоэпителиальных контактов.

Кластеры тучных клеток, имеющих небольшие ядра, располагаются периваскулярно (рис. 1; 5; цв. вклейки I; III соответственно). Они окрашиваются метакроматично толуидиновым синим в тёмно-фиолетовый цвет, что свидетельствует о наличии кислых гликозамингликанов. Обилие этих клеток можно объяснить их ролью в повышении проницаемости сосудистых стенок перепонки. Так, известно, что при деполимеризации гликозамингликанов (в частности, гепарина, содержащегося в тучных клетках) понижается вязкость образуемых ими гелей и увеличивается проницаемость тканей, что играет основную роль в регуляции микроциркуляторных процессов в коже (Бабский и др., 1947).

В перепонках изученных видов рукокрылых настоящим исследованием выявлены обширные поля, где сеть капилляров настолько плотная, что невозможно выделение отдельных капиллярных сегментов (рис. 1; цв. вклейка I). Характерно, что подобная сеть имеется в лёгочных альвеолах, в частности, у человека: «...по мнению некоторых физиологов, не стоит выделять в ней [в сети капилляров] отдельные капиллярные сегменты: следует скорее рассматривать её как сплошной слой движущейся крови с отдельными «островками» — межкапиллярными участками ткани» (Уэст, 1988: 37). По-видимому, наличие подобных участков в перепонке свидетельствуют о возможностях её сосудистого русла вмещать большие объёмы крови и, таким образом, об участии кожи перепонки для депонирования крови. На эту функцию кожи млекопитающих ранее обращали внимание исследователи (Калантаевская, 1972).

По-видимому, эта функция поддерживается у летучих мышей в течение всего жизненного цикла: в активном состоянии; во время дневного оцепенения (торпора); во время зимней спячки (гибернации). Можно допустить, что для летучих

мышей, большую часть суток проводящих, в отличие от других млекопитающих, в антиортостатическом положении (АНОП), функция кожи перепонки как депо крови имеет большое значение. Известно, что при нахождении животного в АНОП происходит значительный отток крови из большинства внутренних органов и тазовых конечностей в краниальном направлении, кровь депонируется в магистральных венах, отдельных органах (печень, селезёнка, лёгкие) (Иванян, 1967). Вероятно, кровь может заполнять сосуды летательных перепонки. Такое «временное хранение» больших объёмов крови, по-видимому, предотвращает негативное влияние постуральных реакций на функцию мозга рукокрылых.

Кожные железы. Единого мнения о присутствии в перепонках желёз разных типов не сложилось. Одни авторы признают наличие сальных желёз, но отрицают развитие в них потовых желёз (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988; Gupta, 1967). Другие авторы, напротив, различают потовые железы даже двух типов (Забусов, 1910; Ackert, 1914; Sisk, 1957) или только модифицированные потовые железы (Schobl, 1871). Детально описаны обычные потовые железы крыловой перепонки водяной ночницы, *Myotis daubentoni* (Забусов, 1910). Они мешковидные, длиной 170–360 мкм и шириной 57–75 мкм, с очень длинными выводными протоками. Длина протока почти вдвое превышает длину секреторной части железы. Стенки протока выстланы слоем гладких мышечных волокон. Устье выводного протока открывается воронкообразным отверстием рядом с выводными протоками сальных желёз. Отмечается также, что у малой бурой ночницы, *Myotis lucifugus lucifugus*, количество ампуловидных потовых желёз на крыловой перепонке равно 41 шт./см², что значительно меньше, чем в других участках тела (например, 673 шт./см² на морде и 145 шт./см² на брюшной поверхности) (Sisk, 1957). Потовые железы полностью отсутствуют в дистальной части крыловой перепонки. Известны специфические кожные железы, располагающиеся на крыловой (локтевая железа, крыловая сумка) и на хвостовой перепонке (железистый мешок) у некоторых видов мешкокрыловых (*Emballonuridae*) (Соколов, Чернова, 1984, 2001). Секрет этих желёз используется в химической коммуникации видов. А. П. Кузякин (1950), ссылаясь на работы предшественников, полагает, что секрет кожных желёз в летательных перепонках служит для предохранения их от высыхания.

Кожные железы свойственны коже туловища, покрытой волосами, и той части перепонки, которая формируется вдоль туловища (Соколов, 1973; Соколов, Чернова, 1984 и др.). Этот факт подтверждается данными других исследователей. Так, отмечается отсутствие как волосяных фолликулов, так и потовых желёз в крыловых перепонках крыланов (Makanya, Mortola, 2007).

Собственные исследования показали отсутствие кожных желёз обоих типов в коже перепонки изученных видов летучих мышей. По-видимому, отсутствие или слабое развитие кожных желёз в перепонках можно объяснить следующим образом. У большинства млекопитающих в коже, покрытой волосами, железы тесно связаны с волосяными фолликулами и образуют с ними единый комплекс. Железы производят различные секреты, которые являются «пластификаторами» роговых структур, способствуя сохранению их эластичности. Обычно волосяной покров млекопитающих довольно густой, а роговой слой эпидермиса — утолщённый, и оба они нуждаются в обильной смазке. Смешиваясь с липидами эпидермиса, секрет сальных желёз образует кожный жир, который защищает роговой слой от пересыхания и растрескивания, усиливает водонепроницаемость путём цементирования щелей между роговыми пластинками (Соколов, 1973; Чернух и др., 1982).

Данным исследованием установлено, что у летучих мышей отдельные волосы растут лишь в местах перехода перепонки в кожу туловища (рис. 6, цв. вклейка IV). Как описано выше, эпидермис перепонки очень тонкий — состоит лишь из одного ряда кератиоцитов и мальпигиева слоя. Его эластичность может быть под-

держана путём постоянного поступления увлажняющих веществ непосредственно из капиллярного русла дермального слоя. Сальные и потовые железы, по всей видимости, являются для кожи летательной перепонки функционально не востребованными или «функционально бесполезными» (термин приведен по: Уголев, 1985).

Выведение воды у наземных животных происходит различными путями: дыхание, потоотделение, испарение через кожу и пр. Причём относительное значение различных процессов различно у разных видов (Проссер, Браун, 1967). Для сохранения клеточного водного гомеостаза кожный покров первых наземных животных претерпел изменения в процессе эволюции ввиду необходимости уменьшения потерь воды через кожу. Исследователи полагают, что модификация наружного покрова, снижающая потери воды в жарких условиях обитания животных, — основа выживания (Naugen et al., 2003). Было показано, что у птиц (на примере жаворонка) изменяется липидный состав рогового слоя кожи: увеличивается доля общих керамидов при снижении доли свободных жирных кислот и стеролов в роговом слое кожи. Насекомые для предотвращения поверхностного испарения приобрели тонкую восковую кутикулу, которая не только значительно препятствует испарению, но и активно извлекает воду из влажной атмосферы (Проссер, Браун, 1967). Такая модификация вызвана, в частности, тем, что у насекомых отношение поверхности тела к его объёму приближается к 50, тогда как у млекопитающих — 0,5 (Veament, 1954 цит. по: Проссер, Браун, 1967). Интересно, что в условиях повышенной влажности газообмен через открытые участки кожи существенно повышается (до 5 раз) (Левшанков и др., 1982), что, очевидно, связано с процессом терморегуляции. Вероятно, этим можно объяснить относительное увеличение размеров крыла у рукокрылых во влажных местообитаниях (Burnett, 1983).

Вообще у летучих мышей не выведение, а сохранение влаги в организме является острой необходимостью (Шмидт-Нильсен, 1976), что и объясняет отсутствие потовых желёз именно в перепонках, которые, ввиду своей относительно большой поверхности, могли бы значительно повысить влагопотери путем перспирации (испарения).

Отсутствие волос и желёз, по-видимому, способствует облегчению перепонки. Этому же способствует отсутствие специальных сопутствующих структур (мышц, нервов, кровеносных сосудов). Облегчение перепонки для активно летающего животного приобретает особое значение для аэродинамических свойств.

Все вышеотмеченные особенности строения перепонки рукокрылых имеют сходство с особенностями строения некоторых других областей кожного покрова млекопитающих, как, например, красной каймы губ или внутреннего листка крайней плоти. К. А. Калантаевская (1972: 71) пишет: «...при переходе кожи в слизистые оболочки она имеет промежуточное строение, а именно, не имеет: подкожной жировой клетчатки (гиподермы), потовых и сальных желез и волос». Это подтверждает высокую адаптивную пластичность кожи как эктосоматического органа.

Таким образом, основное своеобразие летательной перепонки как кожного деривата состоит в истончении образующих её слоев, крайне слабом развитии железисто-волосных комплексов, отсутствии гиподермы и усилении васкуляризации. Эти модификации приводят к уменьшению массы перепонки. Увлажнение поверхности перепонки, по-видимому, обеспечивается перспирацией. Сохранение влажной поверхности перепонки улучшает её диффузионную способность и интенсивность окислительно-восстановительных процессов — кожного дыхания.

Морфометрия летательной перепонки

Выше отмечалось, что перепонка рукокрылых отличается малой толщиной, но большой относительной площадью поверхности (Соколов, 1973; Hall, Crowley, 1992; Makanya, Mortola, 2007; Wiedeman, 1962, 1963 и др.).

Настоящее исследование летательных перепонок рукокрылых проведено с учётом общепринятого положения о том, что регуляция кожного дыхания зависит от изменений площади диффузионной поверхности и толщины диффузионного барьера. Причем для диффузии газов в процессе кожного дыхания имеет значение не столько средняя толщина кожи, сколько величина газово-кровяного (диффузионного) барьера [воздушно-кровяной (аэрогематический) барьер], т. е. расстояния между внешней средой и кровью капилляров. Так доказано, что, у амфибий любые морфологические изменения, приводящие к уменьшению этого расстояния в коже, способствуют усилению газообмена через кожу (Krogh, 1904 a, b).

Толщина перепонки. Определено, что средние величины промеров толщины кожи и её слоёв (как это обычно принято) не являются адекватными характеристиками для летательной перепонки рукокрылых ввиду её своеобразного строения, отличающегося от такового кожи туловища. Например, на толщину отдельных участков перепонки сильно влияет присутствие таких кожных структур, как кровеносные сосуды, мышечные элементы, нервы.

Так, участок перепонки без мышечных волокон содержит лишь незначительное количество коллагеновых волокон и крупных сосудов и имеет характерные черты «тонкой кожи»: поверхность эпидермиса гладкая, почти без складок, дерма не образует сосочков, а граница между эпидермисом и дермой ровная (рис. 2, цв. вклейка II). У рыжей вечерницы и позднего кожана средняя толщина «тонкого» участка перепонки равна 20–25 мкм. Эпидермис на дорсальной стороне перепонки состоит из 3–4 рядов клеток (внешний ряд корнеоцитов и 2–3 ряда клеток мальпигиева слоя); на вентральной стороне — из трёх рядов клеток (1 ряд корнеоцитов и 2 ряда клеток мальпигиева слоя). Толщина рогового слоя, представленного одним рядом плоских корнеоцитов, достигает 5,0 мкм, а толщина мальпигиева слоя клеток, которые размещены неравномерно на базальной мембране, — 2,0–3,0 мкм. Максимальная толщина эпидермиса достигает 8,0 мкм.

Представленные измерения имеют некоторое сходство с измерениями эпидермиса у средиземноморского нетопыря, *Pipistrellus kuhli*: эпидермис — 12 мкм, его роговой слой — 6 мкм (Соколов, 1973). У крыланов подобные исследования крыловой перепонки показали, что у *Epomophorus wahlbergi* эпидермис имеет толщину $9,8 \pm 0,7$ мкм (9,1–10,5 мкм), тогда как толщина рогового слоя эпидермиса — $4,1 \pm 0,3$ мкм (3,7–4,4 мкм) (Makanya, Mortola, 2007).

Настоящим исследованием обнаружено, что у вечерницы и кожана дермальный слой тонкого участка кожи перепонки (вместе с расположенным в нём капилляром) достигает толщины 5,0–10,0 мкм. Причём капилляр часто занимает практически всю толщину дермы, и его стенки граничат с тонким слоем коллагеновых волокон дермального слоя кожи перепонки толщиной 2,0–5,0 мкм. Отмеченные выше широкие межклеточные промежутки между корнеоцитами эпидермиса, по-видимому, способствуют свободному прохождению газов между ними. Таким образом, толщина диффузионного (газово-кровяного) барьера приближается фактически к величине, равной 4,0–8,0 мкм (то есть к толщине мальпигиева слоя эпидермиса и тонкого слоя из коллагеновых волокон).

Исследование газово-кровяного барьера летательной перепонки было предпринято Ф. Н. Маканья и Дж. П. Мортولا (Makanya, Mortola, 2007). Авторы отмечают, что зарегистрированный ими диффузионный барьер — 26,8 мкм не вполне

отвечает действительности, так как капилляры верхнего региона дермального слоя расположены ближе к эпидермису. Исследователи также полагают, что отмеченная толщина диффузионного барьера у *Eptomophorus wahlbergi* слишком большая, если сравнивать с толщиной газово-кровяного барьера лёгких млекопитающих (0,3–0,6 мкм). Однако в отличие от ситуации в лёгких, где значение парциального давления кислорода в альвеолах и венозной крови соответственно составляет 100 и 46 мм рт. ст., капиллярная кровь в перепонках оксигенируется атмосферным кислородом с парциальным давлением около 150 мм рт. ст. Следовательно, градиент парциального давления кислорода для капилляров летательной перепонки составляет 104 мм рт. ст. (так как 150–46), то есть в 2 раза больше, чем в лёгких, который составляет 54 мм рт. ст. (так как 100–46). Функционально по мнению авторов, это эквивалентно снижению диффузионного барьера вдвое.

В «толстой коже» перепонки (дерма толщиной 60–70 мкм), в которой находятся артериолы и вены (диаметром от 20 до 50 мкм) и собственные мышцы перепонки, образуются дермальные сосочки, которые глубоко проникают в эпидермис, часто до самых его поверхностных слоёв. Высота сосочков достигает 60–65 мкм, а ширина — 25 мкм. Как правило, в середине сосочка располагается капилляр диаметром 5–7 мкм. Слой соединительнотканых волокон дермы, прилегающих к базальной мембране эпидермиса, истончается. Стенка капилляра непосредственно контактирует с мальпигиевым слоем и, таким образом, толщина газово-кровяного барьера (с учётом промежутков между корнеоцитами) составляет 2,0–3,0 мкм.

Характерно, что толщина кожи тела у *Eptomophorus wahlbergi* составляет 58–63 мкм, при толщине рогового слоя 17,9–23,3 мкм. Средняя толщина кожи перепонки у крылана *Eptomophorus wahlbergi* составляет $27,8 \pm 3,1$ мкм (Маканья, Mortola, 2007).

Для сравнения: у тенреков толщина кожи — 0,7–1,6 мм (Соколов, 1968); у человека — 130–150 мкм, причём роговой слой — 13–15 мкм (Михайлов, 1979); у *Rana temporaria* толщина эпидермиса находится в пределах 80–100 мкм, средняя толщина рогового слоя — 5 мкм; у *Xenopus laevis* толщина эпидермиса находится в пределах 16–22 мкм; у *Salamandra maculosa* толщина эпидермиса находится в пределах 40–60 мкм, средняя толщина рогового слоя — 5 мкм; у *Ambystoma mexicanum* толщина эпидермиса находится в пределах 70–120 мкм (Spearman, 1968).

Площадь перепонки. У млекопитающих в качестве респираторных органов, то есть органов, непосредственно принимающих участие в газообмене, рассматриваются только лёгкие, а кожа обычно не принимается во внимание.

Вместе с тем установлено, что у человека участие кожи в респирации достигает не менее 2 % общего газообмена, а при определённых условиях (повышение температуры окружающей среды, атмосферного давления, парциального давления кислорода, УФ и УЗ облучение, тяжёлая физическая работа) оно может повыситься до 40 % и более (Петрунь, 1953 и др.).

Показано, что внутриклеточное дыхание (потребление кислорода и выделение углекислого газа) наружных слоёв поверхностных тканей обеспечивается в основном за счёт газообмена с атмосферой и в меньшей степени — кровотоком (Левшанков и др., 1982).

Выше отмечено, что интенсификация кожного дыхания животного напрямую зависит от площади диффузионной поверхности. Очевидно, данную площадь имеет смысл сопоставить с массой животного.

При подсчёте общей абсолютной площади поверхности летательной перепонки учитывалось, что диффузионной поверхностью является как дорсальная, так и вентральная поверхность крыла: в проницаемости газов участвует эпидермальный слой дорсальной и вентральной поверхности крыла. Для данного исследова-

Таблица 2. Сравнительные данные об абсолютной и относительной (к массе тела) площади поверхности летательных перепонок рукокрылых

Table 2. Comparative data about absolute and relative (to the mass of body) area of the wing membrane surface

Вид	Масса тела, г	Площадь летательной перепонки, см ² (литературные данные — автор, год)	Площадь газообменных поверхностей перепонки, см ² (подсчёты автора)	Отношение площади перепонки к массе тела, см ² /г
<i>Megaderma lyra</i>	28,8	202,0 (Копка, 1973)	808,0	28,05
<i>Rhinopoma hardwickii</i>	6,8	77,7 (Копка, 1973)	310,8	45,70
<i>Emballonura semicaudata</i>	5,6	88,2 (Копка, 1973)	352,8	63,00
<i>Taphozous perforatus</i>	18,8	129,0 (Копка, 1973)	516,0	27,45
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	7,5	92,1 (Betz, 1959)	368,4	49,12
<i>Rh. hipposideros</i>	4,8	90,0 (Копка, 1973)	360,0	75,00
<i>Rh. ferrumequinum</i>	15,6	113,0 (Копка, 1973)	452,0	28,97
<i>Myotis myotis</i>	21,3	192,7 (Betz, 1959)	770,8	36,19
<i>M. myotis</i>	22,9	209,0 (Копка, 1973)	836,0	36,50
<i>M. lucifugus</i>	7,1	90,0 (Birch, 1997)	360,0	50,70
<i>M. bechsteinii</i>	6,8	112,0 (Копка, 1973)	448,0	65,88
<i>M. nattereri</i>	5,2	76,1 (Копка, 1973)	304,4	58,54
<i>M. daubentonii</i>	6,4	76,4 (Копка, 1973)	305,6	47,75
<i>M. dasycneme</i>	11,4	98,4 (Копка, 1973)	393,6	34,53
<i>M. mystacinus</i>	3,0	57,1 (Копка, 1973)	228,4	76,13
<i>M. emarginatus</i>	5,3	88,2 (Копка, 1973)	352,8	66,57
<i>Eptesicus fuscus</i>	20,3	140,0 (Birch, 1997)	560,0	27,58
<i>Pipistrellus hesperus</i>	3,8	60,0 (Birch, 1997)	240,0	63,16
<i>P. nathusii</i>	7,0	62,4 (Копка, 1973)	249,6	35,66
<i>P. kuhli</i>	4,7	49,4 (Копка, 1973)	197,6	42,04
<i>Plecotus auritus</i>	7,7	45,0 (Betz, 1959)	180,0	23,38
<i>Barbastella barbastellus</i>	9,2	107,0 (Betz, 1959)	428,0	46,52
<i>Miniopterus schreibersii</i>	11,4	91,4 (Копка, 1973)	365,6	32,07
<i>Tadarida brasiliensis</i>	11,8	90,0 (Birch, 1997)	360,0	30,51
<i>T. brasiliensis</i>	9,7	61,2 (Копка, 1973)	244,8	25,24
<i>Lasiurus spp.</i>	11,6	72,2 (Копка, 1973)	288,8	24,90
<i>Noctilio leporinus</i>	54,0	277,0 (Копка, 1973)	1108,0	20,52
<i>Nycteris thebaica</i>	5,5	104,0 (Копка, 1973)	416,0	75,63
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	148,0	418,0 (Копка, 1973)	1672,0	11,30
<i>Pteropus giganteus</i>	875,0	1987,0 (Копка, 1973)	7948,0	9,08
<i>P. giganteus</i>	347,0	1610,8 (Betz, 1959)	6443,2	18,57

ния использованы сведения о площади поверхности летательной перепонки рукокрылых, позаимствованные из литературных источников, где представлена, как правило, площадь одного крыла, поэтому это значение увеличено в 4 раза (два крыла с учётом их дорсальной и вентральной поверхности) (табл. 2). Сопоставление абсолютной площади перепонки и массы тела животных также приведено в указанной таблице.

Сравнительный анализ полученных данных свидетельствует, что среднее значение отношения абсолютной площади перепонки и массы тела животных у крыланов — 12,98 см²/г; оно меняется в диапазоне 9,08–18,57 см²/г. Это значение ощутимо меньше, чем среднее значение 44,19 см²/г, которое меняется в диапазоне 13,57–76,13 см²/г у других представителей рассмотренных семейств.

Возможно, что различия, полученные для рукокрылых (крыланов и летучих мышей), связаны со спецификой обитания крыланов, а именно — с необходимостью уменьшения влагопотерь путём испарения. Вероятно и то, что площадь несущей поверхности крыльев взаимосвязана с характеристиками полёта (Strickler, 1978; Thomas, 1975; Vaughan, 1970 и др.). Фруктоядные крыланы ежедневно покрывают

большие расстояния к месту кормёжки, используя преимущественно прямолинейный транзитный полёт. Этот тип полёта является экономичным способом передвижения (в перерасчёте затрат энергии на пройденный путь за единицу времени). Настоящие летучие мыши используют транзитный полёт лишь во время сезонных миграций. Основным же для них является охотничий полёт (фуражирование), длящийся порой на протяжении всей ночи. При таком типе полёта вряд ли можно говорить об «экономичности» полёта. Очевидно, различные характеристики и время нахождения в полёте тех и других оказывают существенное влияние на общий метаболизм животных. Ведь затраты энергии на транзитный полёт существенно меньше, чем на охотничий полёт (Thomas, 1975; Voigt, Winter, 1999 и др.).

Вероятно, общий газообмен может значительно интенсифицироваться за счёт увеличения диффузионной поверхности при расправленных (например, в полёте) перепонках. При сложенных крыльях (в частности, у животных, находящихся в АНОП) газообмен снижается. Однако периодические расправления крыльев (потягивания) или «обмахивания» крыльями животных, находящихся в АНОП, обеспечивают конвекцию воздуха и усиление кровотока в коже перепонки.

Кроме сопоставления абсолютной площади перепонки и массы тела животных, проведено сравнение газообменных площадей их лёгких и кожи (Ковалёва, Тараборкин, 2007). Данное исследование проводили для определения доли кожного дыхания в общем газообмене рукокрылых.

Поверхность тела S_T (см²) определяли по следующей формуле (Meeh, 1879 — цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987):

$$S_T = kM_T^{2/3}$$

где M_T — масса тела, k — коэффициент, который для летучих мышей составляет 57,5 (Benedict, 1934 цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987), с учётом летательных перепонки. Правомочность использования указанной формулы многократно проверена (Шмидт-Нильсен, 1987).

Для сравнительного анализа в ряду рукокрылых и других млекопитающих использовали собственные и литературные данные.

У человека средней массы (70 кг) площадь поверхности лёгких (S_L) составляет 810 000 см² (Вейбель, 1963); средняя площадь поверхности кожи тела (S_T) — 17 500 см². Легко подсчитать, что среднее отношение площадей S_L/S_T — 46,3. Диффузионная поверхность лёгких в среднем в 50 раз больше таковой кожи (диапазон отношений соответствующих площадей — 40,5–54,0). Диффузионный барьер «газ-кровь» лёгких — 1,30 мкм (Вейбель, 1970).

У землеройки массой 24,0 г площадь диффузионной поверхности лёгких (S_L) составляет 792 см² (Gehr et al., 1981). Средняя площадь поверхности кожи тела (S_T),

Таблица 3. Площадь поверхности летательных перепонки и газообменной поверхности лёгких у рукокрылых и отношение этих площадей

Table 3. The square of surface of the wing membrane and the respiratory surface of bats' lungs and the correlation of this squares

Отряд, вид (п, экз.)	Масса тела (M_T , г)	Площадь поверхности лёгких (S_L , см ²)	Средняя площадь поверхности кожи тела и крыльев (S_T , см ²)	Среднее отношение площадей (S_L/S_T)
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (2)	5,1 ± 0,8	320 ± 40	169,9	1,90
<i>Miniopterus minor</i> (5)	9,1 ± 0,9	440 ± 50	250,4	1,77
<i>Tadarida mops</i> (5)	24,0 ± 2,2	1300 ± 200	478,0	2,73
<i>Synopterus brachyotis</i> (7)	36,7 ± 4,1	1070 ± 200	635,0	1,69
<i>Cheiromeles torquatus</i> (5)	172,7 ± 12,5	5680 ± 500	1782,1	3,19

Примечание. В колонках 1, 2 и 3 использованы данные из работы Maina, King (1984). Результаты в колонке 4 получены путём использования формулы Meeh (цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987).

вычисленная по соответствующей формуле, составляет 74,1 см², что почти в 10 раз меньше таковой лёгких: среднее отношение площадей $S_{л}/S_{т}$ — 10,69. Диффузионный барьер «газ-кровь» лёгких — 0,338 мкм (Gehr et al., 1981).

Получив необходимые значения признаков (площади тела, соотношения респираторных площадей и т. д.), вычисляли необходимые параметры (табл. 3).

Проведенный анализ свидетельствует, что у рукокрылых газообменные площади лёгких и кожи сопоставимы (их отношение находится в диапазоне 1,6–3,3).

Данное исследование привело к выводу, что относительно «огромная» площадь кожи рукокрылых (за счёт перепонки), значительно превышающая площадь кожи у других млекопитающих, по-видимому, может заметно интенсифицировать общий (помимо лёгочного) газообмен этих животных.

1.2. Формирование летательных перепонки рукокрылых в пренатальном онтогенезе

Системы периодизации пренатального развития животных. Большинство биологов, по справедливому замечанию Р. А. Адамса и С. Педерсена (Adams, Pedersen, 2000), при рассмотрении эволюционных процессов обращают внимание главным образом на взрослые формы животных (Hill, Smith, 1984; Speakman, 1999, 2001 и др.). Продолжительное время эволюционисты полагали, что естественный отбор направлен непосредственно на взрослые формы животных и, таким образом, выпускали из рассмотрения предшествующую стадию развития животных — эмбриональную.

Известно, что мутации как главные факторы, поставляющие материал для естественного отбора, могут проявиться как на первых клеточных делениях зиготы, так и на значительно более поздних эмбриональных стадиях. Однако большинство из них проявляется именно в пренатальном периоде развития, что означает действие естественного отбора с первых клеточных делений будущего организма (Рэфф, Кофмен, 1984 и др.). Отсюда следует, что именно изучение морфогенезов может раскрыть механизмы адаптивных функциональных сценариев, по которым происходило историческое формирование эволюционно значимых новообразований (на уровне ароморфозов, по определению А. Н. Северцова, 1949).

Для сравнительного изучения формирования систем органов в пренатальном периоде онтогенеза используют таблицы стадий нормального развития эмбрионов изучаемых животных. Поэтому задача периодизации пренатального развития животных остаётся важнейшей для эмбриологов. В большинстве случаев материал, полученный из природы, не датирован, и отсутствие данных о стадиях нормального развития усложняет сравнительно-эмбриологические исследования.

Трудности, стоящие перед эмбриологами при определении стадий развития животных, наглядно продемонстрируем на следующих примерах: Эдвардс (Edwards, 1968) выделил 14 стадий в развитии белой крысы; Христе (Christie, 1964) разделила эмбриогенез крысы на 32 стадии, а Тейлер (Theiler, 1973) описал 27 стадий развития мыши. К тому же, в приведенных авторами таблицах, стадии нормального развития выделены по разным признакам, потому они несопоставимы (цит. по: Дыбан и др., 1975).

Нами проанализированы имеющиеся в литературе системы периодизации пренатального периода онтогенеза млекопитающих и рукокрылых (Ковалёва, Мельник, 2001). Попытки выделения стадий нормального развития у разных видов млекопитающих (в том числе и у рукокрылых) предпринимались неоднократно (Дыбан и др., 1975; Леденёв, Лихотоп, 1988; Adams, 1992; O'Rahilly, 1972; Sterba, 1985, 1990 и др.). Но и у перечисленных авторов количество выделяемых стадий нормального раз-

вития различается, что затрудняет практическое применение предложенных авторами шкал и таблиц для исследования конкретных видов.

Система Карнеги (Carnegie system) — результат коллективного труда многих исследователей — детально описывает только период эмбрионального развития человека, не касаясь вопросов развития плода (O'Rahilly, 1972). И. Штерба (Sterba, 1985, 1990), предложивший схему онтогенетических уровней развития позвоночных, и в частности рукокрылых, использовал вышеупомянутую классификацию, изменив лишь нумерацию стадий и существенно сократив их количество. Однако, по-видимому, такое сокращение количества стадий не всегда приемлемо для детального описания морфогенеза отдельных органов. Так, система Карнеги включает 23 стадии эмбрионального развития, а И. Штерба разбивает этот период на шесть онтогенетических уровней.

Исследователями предложен алгоритм описания эмбрионального развития мелких лабораторных животных, включающий 21 стадию (Дыбан и др., 1975). Причём, до 20-й стадии включительно описание стадий сходно с таковым системы Карнеги. Для описания эмбрионального развития рыжей вечерницы выделяют 22 стадии (Леденёв, Лихотоп, 1988). В плодном периоде различают лишь одну-две стадии (Дыбан и др., 1975; Леденёв, Лихотоп, 1988). Напротив, шкала И. Штербы (Sterba, 1985, 1990) более подробно описывает именно плодный период, разбивая его на 4–6 стадий, что представляется нам целесообразным, так как именно на эти стадии приходится бурный рост органов. П. Адамс (Adams, 1992) представил шкалу постадийного развития (6 стадий) одного вида рода *Myotis*. Дополнительную ценность этой работе придают приведенные автором сведения о массе и размерах исследованных экземпляров, так как позволяют проводить сравнительный анализ.

Фундаментальные исследования по пренатальному развитию рукокрылых проводят в Отделе эволюционной морфологии позвоночных животных Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины с 90-х годов XX столетия (Жукова, 1993; Ковалёва, 1998; Ковтун, Леденёв, 1999; Леденёв, 1990; Леденёв, Лихотоп, 1988). Впервые разработана система разграничения стадий эмбрионального развития рукокрылых на примере рыжей вечерницы, *Nyctalus noctula* (Леденёв, Лихотоп, 1988), руководствуясь данными по эмбриональному развитию мелких лабораторных животных (Дыбан и др., 1975). В частности выделены эмбриональные стадии, на которых происходит закладка и формирование грудных и тазовых конечностей.

Более поздние исследования эмбрионального развития рукокрылых были проведены на основе системы Карнеги (Cretokos et al., 2005; Giannini et al., 2006; Tokita, 2006). Авторы дали описание и иллюстрации 23 стадий эмбрионального развития для очкового листоноса, *Carollia perspicillata* (Pteropodidae) (Cretokos et al., 2005). То же сделано для восточного нетопыря, *Pipistrellus abramus* (Vespertilionidae) (Tokita, 2006). Причём отмечено, что в раннем эмбриогенезе характерные признаки, соответствующие определённой стадии развития, появляются одновременно у эмбрионов крыланов и летучих мышей, несмотря на значительные различия их массы и размеров. Различия в характерных признаках проявляются лишь на поздних эмбриональных и фетальных стадиях (Giannini et al., 2006; Tokita, 2006).

Приведенный выше анализ имеющихся в литературе систем периодизации пренатального периода онтогенеза млекопитающих позволил определиться в выборе системы периодизации пренатального периода онтогенеза рукокрылых для настоящего исследования.

Результаты сопоставления шкал и таблиц нормального развития для млекопитающих, включая рукокрылых, предложенных разными авторами, оформлены в виде сводной таблицы (табл. 4), где результаты собственных исследований приведены в соответствие с системой Карнеги: до 23-й стадии включительно призна-

Таблица 4. Сводная таблица классификаций стадий развития млекопитающих, включая рукокрылых
 Table 4. Summary table of classification of mammals developing stages, including bats

Морфологический признак	Стадия/CRL*					
	Carnegie system (по: O'Rahilly, 1972)	Sterba, 1985	Леденёв, Лихотоп, 1988	Дыбан и др., 1975	Adams, 1992	Данные автора
Первичная полоска. Появление закладки сердца.	6	1	—	—	—	—
Первичные сомиты (1–7).	9	2	—	—	—	—
Первые сокращения сердца.	10	—	—	—	—	—
Появление почек конечностей.	13	3/4,0	13/3,1	—	—	—
Наличие 4 жаберных дуг.	—	—	—	—	—	—
Слуховой пузырь закрыт.	14	14/4,0	14	—	—	14/4,0
Различимы основные отделы сердца.	—	—	—	—	—	—
Появление трахео-пульмонального зачатка.	—	—	—	—	—	—
Формирование пальцевой пластинки грудных конечностей.	15	—	15/4,7	—	—	15/4,2; 4,8; 5,0
Наличие пигмента сетчатки.	—	—	—	—	—	—
Хрусталик отделён от эктодермы.	—	—	—	—	—	—
Чёткие полушария мозга. Зачаток плагиопатагиума.	16	4/6,0	16/5,6	16	1/5,5 2/5,7	16/5,0; 5,9
Поверхность головы и спины морщинистая, образованы две складки вдоль спины. Сформированы зачатки боковой перепонки в подмышечной области. Обособление пальцев кисти у большинства млекопитающих.	17	—	17/6,2	—	—	17/6,0; 6,2; 6,9
Разворот головы в сторону (для подковоносов). Закладка хвостовой перепонки. Сердце четырёхкамерное. Разрастание боковой перепонки. Появление второго зачатка боковой перепонки.	18	—	18/8,2	18	3/8,7 4/10,4	18/8,0; 8,5; 9,0
Появление волосяных фолликулов и гнёзд гемопоэза в коже. Наличие фолликулов вибрисс. Сглаживание шейного изгиба. Обособление пальцев стопы (у рукокрылых). Образование единой боковой летательной перепонки.	19	5/10,0	19/9,5	19	5/11,2	19/9,1; 9,5; 10,0
Наличие продольных кожных складочек на теле. Хвост заключен в летательную перепонку.	20	—	20/10,5	20	—	20/11,8; 12,0
Симметричное расположение головы. Кисти грудных конечностей охватывают голову.	22	—	—	—	—	22/14,4; 15,54; 16,9
Многочисленные кожные складочки на теле. Наличие разветвлённой сети кровеносных сосудов и капилляров в летательной перепонке.	23	6/13,5	21/12,9	—	6/13,1	23/24,5; 28,0
Начало смыкания век. Грудные конечности вместе с разросшейся летательной перепонкой охватывают большую часть тела и голову плода.	—	—	22/17,2	22	7/18,3	—
Полное смыкание век. Наличие волосяных фолликулов на теле.	—	7/15,5	—	—	—	24
Многочисленные складки кожи на теле.	—	8/21,0	23/25,0	—	—	25/19,3
Прорезывание вибрисс на губе.	—	9/27,0	—	—	—	26
Наличие волос на теле.	—	N/29,5	—	—	—	27
Новорожденный.	—	N/37,5	24	23	—	28/22,5
Веки раскрыты.	—	E/38,5	—	—	—	—

* Длина эмбриона от темени до хвоста — CRL (crown-rump length).

ки отвечают эмбриональному периоду развития животных; признаки более поздних стадий (24–28) отвечают плодному периоду развития.

Значимость исследований по формированию летательных перепонок рукокрылых. Летательная перепонка рукокрылых представляет собой монолитную структуру, хотя и является производной кожи различных зачатков грудной конечности и туловища (Ковтун, 1984; Ковтун, Леденёв, 1999; Cretokos et al., 2005; Giannini et al., 2006). Обширная кожная летательная перепонка рукокрылых поддерживается скелетными структурами — стило-, зейго- и автоподия, которые, в сравнении с большинством других млекопитающих, значительно удлинены. Наиболее удлинены лучевая кость предплечья, 2–5-е пястные кости и фаланги третьего, четвертого и пятого пальцев.

Исследователи полагают, что раскрытие закономерностей формирования скелетных элементов, в частности определение механизмов, лежащих в основе их удлинения, а также формирования межпальцевой перепонки грудной конечности в ходе эмбрионального развития приведут к лучшему пониманию морфологических предпосылок для возникновения машущего полёта у рукокрылых (Adams, Pedersen, 2000; Sears, 2008 и др.).

Формирование перепонки в эмбриогенезе рукокрылых в какой-то мере позволяет судить об эволюции этой структуры в филогенезе отряда. Вначале перепонка соединяла скелетные элементы грудной конечности; затем перепонка образовалась по бокам тела между грудной и тазовой конечностями; позже она распространилась, заполняя пространство между тазовыми конечностями, а также между грудными конечностями и головой. Характерно, что первоочередное образование перепонки между пальцами грудной конечности не исключает, во-первых, её участия в газообмене уже в период эмбрионального развития, и, во-вторых, подтверждает положение о первичном использовании предковой формой рукокрылых активного парашютирования, впоследствии позволившее освоить активный полёт (Ковтун, 1984).

В последние годы проведены работы, позволяющие судить о молекулярных механизмах, индуцирующих трансформации грудной конечности рукокрылых (Sears, 2008 и мн. др.). Эти трансформации касаются главным образом удлинения отдельных скелетных элементов; редукции локтевой кости; замедления апоптоза (генетически детерминированной гибели клетки) клеток мезенхимы между пальцами грудной конечности, что и приводит к формированию межпальцевой перепонки.

Анализу результатов этих работ и сопоставление их с результатами собственных исследований посвящена глава 2 настоящей работы.

Формирование летательной перепонки в эмбриогенезе летучих мышей. Прослежено формирование летательной перепонки на 37 эмбрионах (соответствующих 14–25 стадиям эмбрионального развития) (табл. 1).

Грудные и тазовые конечности формируются соответственно на **13-й и 14-й стадиях** эмбрионального развития, когда дифференцированы 28–30 пар сомитов. Первоначально они имеют вид зачатков — «почек», выступающих над телом. На дистальных концах зачатков образуется эктодермальный гребень (апикальный край), состоящий из нескольких рядов эпителиальных клеток. Тело эмбрионов покрыто однорядным слоем эпителиальных клеток кубической формы, под которым расположены клетки недифференцированной мезенхимы (рис. 7; цв. вклейка IV). Поверхность эмбриона гладкая.

На **15-й эмбриональной стадии** зачатки обеих конечностей вытягиваются в проксимально-дистальном направлении, причем дистальный отдел зачатка несколько расширен по сравнению с проксимальным. Тело эмбриона в основном покрыто однорядным слоем эпителиальных клеток кубической формы (рис. 8; цв. вклейка V). Дистальный отдел зачатка грудной конечности несколько расширяется и фор-

мирует кистевую пластинку грудной конечности. Клетки мезенхимы конденсируются, образуя предшественников различных сегментов скелета конечностей. В зоне роста (на апикальном крае почки конечности и на апикальном крае хвоста) эпителиальные клетки имеют столбчатую форму. На теменной части головы мелкие кубические клетки покровного эпителия имеют тёмные ядра. На лицевой части головы клетки имеют двурядное расположение: внутренний слой состоит из призматических клеток с округлыми ядрами, а поверхностный слой — из мелких кубических клеток с ядрами. Поверхность эмбриона гладкая, однако, начиная с **16-й стадии** эмбрионального развития, она становится морщинистой на поверхности головы и спины.

На **17-й стадии эмбрионального развития** сформированы первые зачатки боковой летательной перепонки в виде валикообразного утолщения на боковой поверхности тела в подмышечной области. На большей поверхности тела и конечностях эпидермис состоит из двух рядов эпителиальных клеток и имеет слабо развитую базальную мембрану, которая ограничивает эпидермис от мезенхимных клеток, часть из которых образуют скопления (рис. 9; цв. вклейка V).

На **18-й стадии эмбрионального развития** грудные и тазовые конечности имеют широкие кистевые пластинки. В кистевой пластинке грудной и тазовой конечностей намечаются закладки пальцев в виде агрегаций мезенхимных клеток (рис. 10, а; цв. вклейка VI). Затем на последующих стадиях развития эти мезенхимные сгущения прогрессивно дифференцируются в хрящевые зачатки и окончательно преобразуются в костные скелетные элементы. Заметно удлинение второго-пятого пальцев грудной конечности, в сравнении с первым. Наблюдается обширная зона пролиферации эпителиальных клеток на апикальном крае хвоста (рис. 10, б; цв. вклейка VI). Грудная конечность сгибается в локтевом суставе, что приводит к перемещению кисти из парасагиттального положения в вентромедиальное. На грудных конечностях кистевые пластинки в 1,5 раза длиннее, чем на тазовых, что обусловлено длиной закладок пястных костей и фаланг пальцев. Закладывается хвостовая (межбедренная) перепонка в виде складочек с обеих сторон корневой зоны хвоста.

Первые зачатки боковой летательной перепонки в области, близкой к подмышечной, разрастаются: по нижнему краю грудной конечности, приближаясь к кисти, и в каудальном направлении — к паховой области. Появляется второй зачаток боковой летательной перепонки у проксимального конца тазовой конечности, который вскоре сливается с первым, с образованием единой боковой летательной перепонки.

На **19-й стадии эмбрионального развития** зачаток боковой перепонки, ранее выявленный на 17-й стадии развития, разрастаясь и истончаясь, достигает верхушки пятого пальца. Объединение боковой перепонки с межпальцевой в области пятого пальца грудной конечности приводит к образованию сплошной летательной перепонки. Появляется зачаток плечевой перепонки в виде складочки на плече и предплечье. Хвост наполовину охвачен межбедренной перепонкой. В кистевых пластинках тазовых конечностей наблюдается обособление пальцев стопы. Поверхность эмбриона морщинистая, наблюдается образование пары складок вдоль спины (рис. 11; цв. вклейка VI). Клетки эпидермиса на теле и конечностях расположены в два ряда. Базальная мембрана эпидермиса чётко ограничивает эпидермис от лежащих под ним рыхло расположенных мезенхимных клеток. Появляется дифференциация клеток мезенхимы, образуются первичные агрегации клеток, впоследствии фломирующие кровяные островки (рис. 11; цв. вклейка VI).

На **20–21-й стадиях эмбрионального развития** на теле эмбриона имеются в большом количестве продольные кожные складочки, разделённые бороздками. Характерно, что грудные конечности плотно прижаты к телу и голове эмбриона,

второй-пятый пальцы удлинены и соединены перепонкой. Пальцы тазовых конечностей обособлены. Хвост целиком заключён в летательную перепонку.

В летательной перепонке среди однородных звёздчатых мезенхимных клеток появляются «клубочки» — структурные образования в виде сгущений концентрически расположенных клеток, формирующих своеобразные структуры (т. н. гнёзда гемопоэза, очаги гемопоэза или кровяные островки). Эти структуры в виде клубочков разбросаны под эпидермисом тела и межпальцевой перепонки, несколько приподымая эпидермис над общей поверхностью кожи. Клетки клубочков окрашиваются ярче, чем обычные клетки эпидермиса. Их величина и концентрация различна в различных участках тела.

Интересно отметить, что К. А. Калантаевская (1972: 20) указывает на появление гнёзд гемопоэза у двухмесячных плодов человека (что соответствует 23-й стадии развития) различной величины во многих областях кожи: «Вначале островки гемопоэза состоят в основном из эритробластических элементов (мегалобласты, мегалоциты), а на третьем месяце и позже — и других недифференцированных клеток крови. На втором и третьем месяце вокруг и в центре крупных островков гемопоэза появляются недифференцированные эндотелиальные клетки, последние, сопоставляясь между собой, образуют стенку сосудов вокруг островков гемопоэза. Таким образом, по нашему мнению, мезенхимальные клетки кожи дают начало не только клеткам крови, но из них образуются и эндотелиальные клетки стенки кровеносных сосудов. Кровеносные сосуды глубокой сети кожи начинают формироваться у двухмесячного плода, а на кистях и стопах — даже несколько раньше. В самом начале эти сосуды бывают заполнены клетками крови, образовавшимися в самой коже».

На роль мезенхимы в формировании васкуляризации обратили внимание и другие исследователи (Бобрик и др., 1996: 30). Авторы полагают, что «...на ранних этапах эмбриогенеза ведущая роль в структурной организации системы дососудистой микроциркуляции принадлежит мезенхиме, которая представлена полиморфными клетками... Веретенообразные клетки имеют тенденцию к агрегации с образованием тяжей. В зоне агрегации клеток мезенхимы веретенообразной формы в результате расширения межклеточных щелей образуются первичные микрососуды типа протокапилляров. Стенки формирующихся протокапилляров выстланы береговыми клетками, которые возникают в результате дифференцировки мезенхимы клеток веретенообразной формы».

Кроме отмеченных образований — гнёзд гемопоэза, в дермальном слое кожи головы и туловища эмбриона появляются зачатки волосяных фолликулов. Они хорошо различимы на голове, однако отсутствуют в коже летательной перепонки. Зачаточные волосяные фолликулы содержат пигментные тела (сходные с меланоцитами).

На **22-й стадии эмбрионального развития** эпидермис состоит из двух рядов цилиндрических клеток, содержащих ядра. Под ним среди мезенхимных клеток наблюдается дифференциация клеток, образующих гнёзда гемопоэза (рис. 12; цв. вклейка VII): в вышеописанных клубочках выделяются клетки, образующие их стенку, которая ограничивает находящиеся в центре этих клубочков клетки крови (эритроциты). Имеются также сформированные кровеносные сосуды (артериолы, вены) и молодые формирующиеся капилляры.

Среди мезенхимных клеток летательной перепонки прослеживается формирование волокон соединительной ткани и пучков мышечных волокон, которые обуславливают «жилкование» перепонки. Формируется дермальний слой.

Удлиненная кисть грудной конечности с расправленной межпальцевой перепонкой охватывает вентральную часть головы и туловища.

На **23–24-й стадиях эмбрионального развития** клетки эпидермиса представлены как безъядерными крупными слабо окрашенными почти прозрачными плоскими кератиноцитами, так и лежащими под ними сходных размеров, содержащи-

ми пигментные гранулы и ядро овальными клетками герминативного слоя. В толще дермы имеются крупные кровеносные сосуды и многочисленные капилляры с находящимися в них эритроцитами. Отчётливо прослеживаются отдельные мышечные структуры, волокна соединительной ткани (рис. 13, цв. вклейка VIII).

Наблюдается повсеместное истончение кожи. Отметим, что вышеупомянутая складчатость кожи, впервые появляющаяся у эмбрионов 16-й стадии развития, прогрессирует; отмечается наличие кожных складок на спине эмбрионов плодного периода.

Грудные конечности вместе с разросшейся летательной перепонкой охватывают большую часть тела и голову плода.

Удлинение элементов скелета грудной конечности. Предполагается, что формирование «мягких» и «твёрдых» тканей крыла в онтогенезе рукокрылых синхронизировано (Adams, 2008). Однако отдельные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что именно мягкие ткани детерминируют форму и размеры твёрдых тканей. Так, удаление мягких тканей грудной конечности у эмбриона летучей мыши привело к нарушениям в формировании костных структур (вплоть до их полного отсутствия) (Van der Klaauw, 1946; Moss, 1962 — цит. по: Adams, 2008). Но и твёрдые ткани оказывают влияние на мягкие ткани: удлиняющиеся кости грудной конечности формируют летательную перепонку (Sears, 2008), что, впрочем, вызывает большие сомнения у некоторых исследователей (Adams, 2008).

На каком же этапе эмбрионального развития происходит специфическое для рукокрылых удлинение пальцев грудной конечности? Сравнительная эмбриология показывает, что первичные агрегации мезенхимных клеток на месте закладок пальцев сходны по размерам на грудной конечности у рукокрылых и домовый мыши (Sears et al., 2006). Это подтверждает факт, что в своём развитии грудная конечность рукокрылых проходит обычный для всех млекопитающих этап, а быстрое удлинение всех её костных элементов происходит позднее.

Сравнительно-гистологическое исследование пальцев грудной конечности домовый мыши и летучей мыши показало, что у летучей мыши площадь гипертрофированной зоны и зоны пролиферации больше, чем у домовый мыши, как и скорость пролиферации и дифференциации хондроцитов (Ковтун, Леденёв, 1999; Sears et al., 2006; Sears, 2008).

Установлено, что «...скорость роста костей зависит от продолжительности функционирования хондроцитов в зонах созревания эпифизарных хрящей и их размера...» (Житников, 2008 и др.).

Известно, что жизненный цикл хондроцитов проходит в несколько этапов: 1) концентрация мезенхимных клеток на ограниченной территории (склеробластема) и вступление на путь хондрогенной дифференциации; 2) пролиферация хондроцитов и продуцирование ими межклеточного матрикса; 3) прекращение пролиферации и конечная дифференциация хондроцитов — увеличение объёма и гидратация (гипертрофия клетки), прогрессирующее продуцирование и накопление межклеточного вещества; 4) гибель хондроцитов (энхондральная резорбция, в частности, деструкция ядра и органелл) после минерализации их межклеточного матрикса. После гибели хондроцитов кальцинированный хрящ замещается костью (Житников, 2007, 2008; Житников, Родионова, 2003; Мажуга и др., 1993; Родионова, 1989; Sears, 2008). Такие изменения обеспечивают качественно новое состояние хряща в зоне замещения. Биосинтетические и деструктивные процессы обеспечивают частичную резорбцию матрикса хряща и одновременное вращание в лакуны с гипертрофированными хондроцитами капиллярных терминалей с сопутствующими кроветворными и остеогенными клетками (Родионова, 1989).

Гипертрофированное состояние хондроцитов является терминальной фазой их дифференцировки в эпифизарных хрящах, после чего происходит замещение

хрящевой ткани костной (Житников, 2007). Таким образом, «оттяжка» времени наступления терминальной фазы означает увеличение продолжительности предшествующих фаз в развитии хондроцитов и, следовательно, увеличение времени для роста кости. Таким образом, имеется предел для роста кости. Как выяснено, таким пределом являются накопление межклеточного матрикса, являющегося продуктом биосинтеза хондроцитов.

Увеличение доли матрикса вызывает увеличение массы структуры в целом, а в условиях отсутствия кровеносных сосудов происходит ограниченный доступ (лишь путём диффузии) питательных веществ внутрь развивающейся структуры. Отмечается, что в таких условиях хондроциты специализируются на синтезе глюкозамингликанов и белков, накопление которых вызывает гидратацию цитоплазмы и увеличение клеточного объёма. Последнее сопровождается ростом внутреннего гидростатического напряжения, что приводит к деструкции ядра и органелл клетки.

Увеличение объёма хрящевой массы диафиза приводит к удлинению всей хрящевой закладки, так как перихондр является ограничителем распространения хряща вширь (Мажуга и др., 1993: 16–17). Так, у летучих мышей относительное удлинение гипертрофированной зоны совпадает с началом экспоненциального удлинения пальцев (Sears et al., 2006).

Следовательно, развитие хрящевой закладки происходит при зональной дифференцировке её клеток и включении на этой основе в действие различных механизмов роста (Мажуга и др., 1993).

Таковыми механизмами являются, в частности, молекулярно-генетические сигнальные пути, в осуществлении которых участвуют сигнальные белки. Молекулярные механизмы этих процессов исследуются в аспекте филогенетической диверсификации рукокрылых (Farnum et al., 2008).

Доказано, что имеются регулирующие рост скелета гены (*Hox genes*), в частности, регулирующие развитие стило-, зейго- и автоподия. Изменения в экспрессии этих генов и их биохимической активности могли повлиять на морфологическую диверсификацию конечностей в филогенезе позвоночных (Chen et al., 2005; Ruvinsky, Gibson-Brown, 2000; Sears, 2008). У летучих мышей ген *Hoxd13* кодирует белок, который на 95 % идентичен с таковым человека и домовых мышей. Экспрессия этого гена в течение развития конечностей сравнима у рукокрылых и домовых мышей. Особое сходство наблюдается на ранних стадиях развития. Изменения в экспрессии этого гена у летучих мышей связывают с изменениями в морфологии их скелета (Chen et al., 2005; Sears, 2008).

Известны молекулярные сигнальные пути и градиенты, которые контролируют созревание хондроцитов в ростовой пластинке: сигнальный морфогенетический протеин кости (BMPs) может стимулировать пролиферацию хондроцитов, ранние стадии их дифференциации и ингибирует их окончательную дифференциацию (Minina et al., 2001; Sears et al., 2006). Сигнальный путь *BMP2* регулирует удлинение пальцев грудной конечности эмбрионов летучих мышей. Установлено, что уровень содержания сигнального белка BMP2 в растущих пальцах грудной конечности летучей мыши на 30 % превышает таковой у домовой мыши (Sears et al., 2006). Это подтверждают и работы в области тканевой инженерии: в культуре тканей вариации с содержанием экзогенного протеина BMP2 влияют на длину пальцев. При увеличенном содержании данного белка пальцы домовой мыши становятся относительно длиннее, а зона их гипертрофии увеличивается (в сравнении с контролем) (De Luca et al., 2001; Minina et al., 2001 цит. по: Sears, 2008).

Таким образом, одним из главных факторов (хотя и не обязательно единственным), определяющих удлинение пальцев грудных конечностей летучих мышей, является сигнальный путь BMP (Sears, 2008). Исследователи полагают, что гене-

тические изменения в молекулярном сигнальном пути BMP играли роль в развитии и эволюционном удлинении пальцев крыла летучей мыши (Sears, 2008).

Идентифицирован высококонсервативный ген-модификатор *Prx1*, который проявляя экспрессию в конечностях, увеличивает пролиферацию хондроцитов (Cretokos et al., 2008; Cooper, Tabin, 2008; Martin, Olson, 2000). Изменения в экспрессии *Prx1* имеют потенциал вызвать удлинение скелетных элементов грудной конечности летучих мышей относительно таковых домовой мыши (Sears, 2008).

Другие исследования показали, что удлинение конечности вдоль её проксимально-дистальной оси зависит от молекулярных сигналов фибробластных ростовых факторов FGF_s (*FGF4*, *-8*, *-9* и *-17*), поступающие от эпителия на дистальном периметре зачатка конечности, названного «апикальным эктодермальным краем» (AER). В ходе генетических экспериментов на домашней мыши получены данные о том, что AER и FGF_s контролируют рост конечности, сдерживая первичный размер её зачатка. Они также контролируют степень клеточной выживаемости, пролиферации и размер первичных мезенхимных агрегаций (Dudley et al., 2002; Rajni-Underwood et al., 2007; Sun et al., 2002).

Показано, что область действия *FGF8* в AER грудной конечности летучей мыши приблизительно в три раза шире, чем у домовой мыши (Cretokos et al., 2007). Время действия FGF8 совпадает со временем увеличения зачатка передней конечности у *Carollia perspicillata* (Pteropodidae) и у домовой мыши — на 14-й стадии эмбрионального развития (по Карнеги) (Cretokos et al., 2005). Дальнейший рост грудной конечности (с удлинением пальцев после первичной агрегации мезенхимных клеток) контролируется темпами пролиферации хондроцитов и дифференциацией внутри каждого индивидуального хрящевого элемента (Ballock, O'Keefe, 2003 цит. по: Sears, 2008).

Генетическая детерминация апоптоза мезенхимных клеток между пальцами грудной конечности рукокрылых. Феномен апоптоза клеток различных тканей в эмбриогенезе позвоночных известен (Самуилов и др., 2000 и др.). Показано, что пальцы амниот в начале эмбриогенеза (14–15-я стадии) соединены скоплением клеток мезенхимы, которые в дальнейшем подвергаются апоптозу, высвобождая пальцы (Kimura et al., 2005; Muragaki et al., 1996; Tickle, 2002; Zuzarte-Luis, Hurle, 2002). Контролирование апоптоза мезенхимных клеток межпальцевой зоны грудной конечности рукокрылых и формирование летательной перепонки было предметом исследования недавних лет (Adams, 2008; Cooper, Tabin, 2008; Farnum et al., 2008; Sears, 2008; Sears et al., 2006; Weatherbee et al., 2006; Zuzarte-Luis et al., 2007 a, b). Установлено, что апоптоз, как и пролиферация, являются процессами, баланс между которыми контролируется молекулярными механизмами (Fernandez-Teran et al., 2006). Установлено, что генные механизмы регулируют апоптоз, выявлены гены-регуляторы апоптоза и белки-ингибиторы.

Как уже указывалось, специфической особенностью формирования перепонки рукокрылых является изменение экспрессии генов, контролирующих апоптоз мезенхимных клеток и сохранение межпальцевой перепонки. Установлено, что морфогенез *patagium* рукокрылых включает как развитие *plagiopatagium* с сохранением межпальцевой ткани и удлинением пальцев, так и развитие *pro-* и *uropatagium* (Giannini et al., 2006).

Экспериментальными исследованиями установлено, что сигнальный белок — костный морфогенетический протеин (BMP) является первичным регулятором апоптоза клеток межпальцевой мезенхимы. BMP-гены экспрессированы в районе межпальцевой перепонки тазовой конечности у цыплят и домашних мышей во время выраженных апоптозов, но если сигнальный BMP подавлен, существенно уменьшается интенсивность апоптотических процессов (Niswander, 1996; Yokouchi et al., 1996, цит. по: Sears, 2008; Zou, Weatherbee et al., 2006). Однако в ноге утки наблю-

дается экспрессия *BMP* и межпальцевая перепонка удерживается во взрослом состоянии (Ganan et al., 1999). Установлено, что редукция в сигнальных мишенях *BMP* происходит вследствие экспрессии *Gremlin*, являющегося антагонистом *BMP* в межпальцевом регионе ноги утки (Ganan et al., 1999; Nissim et al., 2006; Weatherbee et al., 2006). Ситуация с сохранением межпальцевой перепонки летучих мышей несколько сходна с такой уток, однако действия *Gremlin* является недостаточным для существенного снижения интенсивности апоптозов, что было установлено в ходе эксперимента, воздействуя на межпальцевую перепонку летучей мыши в культуре экзогенным *BMP*: смерть клеток увеличивалась незначительно. Между тем, совместное действие *BMP* и ингибитора *FGF-SU5402* на межпальцевую перепонку летучей мыши значительно повышало апоптотические процессы.

Ранее отмечено, что обогащение межпальцевого региона цыплёнка экзогенным белком *FGF* может временно блокировать процессы апоптоза (Ganan et al., 1999). Более того, установлено, что межпальцевая перепонка грудной конечности летучей мыши, в отличие от такой тазовой конечности летучей мыши и конечностей домово́й мыши и цыплёнка, показывает экспрессию *FGF8* в течение развития. Данные результаты подтверждают, что межпальцевая клеточная ткань крыла летучей мыши удерживается благодаря *FGF8* в дополнении к *BMP* ингибитору *Gremlin* (Weatherbee et al., 2006).

Характерно, что процессы апоптоза, как и гипертрофии тканей, напрямую связаны с уровнем васкуляризации определённых участков мезенхимы (Hurle et al., 1982, 1984, 1985; Tuyl et al., 2005). Так, гибель клеток межпальцевой мезенхимы в ноге цыплёнка следует за регрессией кровеносных сосудов, находящихся в ней.

Редукция скелетных элементов грудной конечности. Полагают, что одной из важнейших предпосылок возникновения полёта у рукокрылых стало уменьшение массы этих животных. Снижению массы животных способствовало уменьшение плотности и массы костных образований, а также редукция отдельных скелетных элементов (Nowak, 1994; Liem et al., 2000 цит. по: Sears, 2008). В качестве аргумента приводится редукция локтевой кости (*ulna*) рукокрылых. Эта кость имеет незначительную ширину и укорочена в дистальном эпифизе; последний слился со средней частью лучевой кости (*radius*). Практически других изменений в морфологии скелета рукокрылых, которые могли бы сколько-нибудь повлиять на массу животного, не имеется.

Вместе с тем известно, что относительная масса скелета летучих мышей больше скелета наземных млекопитающих (Коржуев, 1971). Например, у подковоносов она составляет 18,8 % массы тела, у нетопырей — 17,2 %, в то время как у человека — 12,1 %. Автор отмечает, что летучие мыши обладают весьма тяжёлым скелетом, средняя масса которого составляет 22,1–17,2 % общей массы тела, и эти величины намного выше средней массы скелета птиц.

В отношении массы скелета птиц также имеются разногласия. «До сих пор среди орнитологов распространено мнение о пневматизации скелета птиц как одной из ведущих предпосылок, определившей якобы возможность освоения последними воздушной среды» (Шкляров, 1961: 90). Подсчитано, что у хороших летунов — птиц скелет составляет в среднем 14,3 % массы тела, а у отдельных представителей — 18,1 % (трясогузка жёлтая) (Коржуев, Корецкая, 1959). Исследователь полагает, что «...взгляд на пневматизацию скелета птиц как на важное средство облегчения их веса, обеспечивающее возможность полёта, явился результатом поверхностного изучения морфологических особенностей птиц на раннем этапе развития сравнительной морфологии» (Шкляров, 1961: 90).

Увеличение массы скелета наземных животных связывают с необходимостью размещения кроветворного органа — костного мозга. Однако недавние исследования показали, что пневматизация костных элементов птиц имеет связь со строе-

нием системы воздухоносных путей (Casinos, Cubo, 2001), а не с участием этих полостей в виде вместилищ костного мозга.

«Никакой пневматизации костей скелета у летучих мышей нет. Следовательно, тезис о том, что полёт связан с необходимостью облегчения веса скелета, его редукции и пневматизации, — совершенно не применим для летучих мышей» (Коржуев, Корецкая, 1959: 395). «Оказывается, что наиболее мощным отделом скелета является скелет переднего пояса конечностей», составляя от 40,0 до 53,2 % от общего веса скелета (Коржуев, Корецкая, 1959: 396).

Вероятно, такие морфологические изменения, как редукция отдельных элементов скелета и мышечных структур, произошли не «в целях облегчения веса скелета» для освоения полёта, а явились требованием аэродинамики к грудной конечности рукокрылых, что вызвало соответствующие морфологические адаптации. Биомеханический анализ показал, что обеспечение сложной ротации локтевой и лучевой костей и грудной конечности в целом при машущем полёте для создания определённой конфигурации крыла потребовало соответствующих морфологических перестроек (Norberg, 1985; Rayner, 1986 и др.).

1.3. Адаптивные свойства летательных перепонок рукокрылых как кожных дериватов

1.3.1. Летательная перепонка как важный компартмент органов локомоции рукокрылых. Летательная перепонка как подвижная мембрана представляет собой аэродинамическую поверхность — биомеханическую основу летательного аппарата рукокрылых, служащего для активного машущего полёта (Norberg, 1985; Norberg, Rayner, 1987 и др.). У рукокрылых именно перестройка органов локомоции была одним из ведущих морфологических процессов, проходивших в эволюции отряда (Ковтун, 1984). Тем больший интерес вызывают вопросы биомеханической реализации и энергетического обеспечения уникального для млекопитающих активного полёта рукокрылых, в том числе у видов с различной биологией и этологией. Например, многие летучие мыши умеренных широт совершают сезонные перелёты на расстояния до тысячи километров (длиннокрылы, складчатогубы), тогда как другие (ушаны, многие ночницы) живут оседло, ограничиваясь незначительными перемещениями от летних укрытий к зимним (Курсков, 1980, 1981; Мосияш, 1985; Рахматуллина, 2005). Рукокрылые тропиков не совершают сезонных миграций; для них характерна лишь смена объектов питания (Advani, 1980). Крыланам Австралии присуща некоторая сезонная смена мест обитания, однако не столь ярко выраженная, как у рукокрылых континентального климата (Nelson, 1965; Parry-Jones, 1985). Для тех и других характерна вечерняя пищедобывательная деятельность. Причём стратегия добывания пищи существенно варьируется (Курсков, 1981; Рахматуллина, 2005; Fenton, Thomas, 1980). Эти биологические особенности обычно связывают с неодинаковой эффективностью летательного аппарата, которая определяется его морфофизиологическими особенностями (различиями площади и формы крыльев, массы тела и т. п.) (Norberg, Rayner, 1987).

Первым исследователем полёта летучих мышей, применившим киносъёмку, был, вероятно, М. Эйзенраут (Eisentraut, 1936), что произошло задолго до скоростной видеосъёмки полёта с помощью цифровых видеокамер (Swartz et al., 1996), а также специальных камер для визуализации движений крыла (Pivkin et al., 2005). Автор проанализировал полёт нескольких европейских видов летучих мышей и классифицировал их в зависимости от скорости полёта: быстролетающие, летающие медленно и виды с промежуточным по скорости полётом. При этом он учитывал данные предшественников (Blasius, 1857; Altum, 1867 — оба цит. по: Eisentraut, 1936), которые выделяли среди рукокрылых «узкокрылых», вылетающих на охоту задолго до захода солнца, и «ширококрылых», покидающих убежища в глубоких сумерках.

Дж. Блазиус (Blasius, 1857 цит. по: Eisentraut, 1936) отметил корреляцию между формой крыла и относительной длиной III, IV и V пальцев кисти. Сильное удлинение III пальца приводит к удлинённой форме крыла. Такая форма крыла способствует высокой скорости и резким изменениям направления полёта, что было подтверждено позднее: летучие мыши с узкими и острыми крыльями летают быстро и резко меняют направление полёта, а с широкими и закруглёнными крыльями — медленно, с постоянным, но относительно плавным маневрированием (Gaisler, 1964).

Новым шагом в исследовании формы крыльев (как одного из определяющих факторов их летательной эффективности) стало введение понятий индекс крыла (*aspect ratio*) и индекс кончика крыла, величины которых отражают определённую форму крыла (Betz, 1959).

Индекс кончика крыла вычислялся как отношение длины III пальца (включая длины запястных и пястных костей) — «кончика» к длине предплечья. Кончики крыльев — наиболее выступающая часть крыла. Удлинение кончиков улучшает аэродинамические свойства крыла и способствует ускорению полёта. Аспектное отношение (*aspect ratio*) — это отношение суммы длин кончика крыла и предплечья к длине V пальца (относительный промер крыла).

Приведенные индексы использовались в последующих работах (Gaisler, 1964; Farney, Fleharty, 1969; Hartman, 1963; Struhsaker, 1961). Наиболее фундаментальным является труд Дж. С. Финдли с соавторами (Findley et al., 1972), в котором представлены обширные количественные данные на основе вычисления аспектного отношения, измерения площади крыльев, вычисления нагрузки на крыло у 136 видов рукокрылых из 15 семейств. Эти авторы подтвердили выводы предшественников о взаимосвязи биологии вида с особенностями формы их летательных перепонок. Установлено, что большинство летучих мышей с низким аспектным отношением крыльев — жители лесов, а с высоким — предпочитают открытые пространства и осуществляют дальние миграции. Для исследования количественной зависимости между введенными переменными, характеризующими форму летательной перепонки, авторы привлекли статистические методы: корреляционный и регрессионный анализ с целью выявления тенденций в полученных данных и факторный анализ для возможного группирования рассмотренных признаков. Посредством пошагового множественного регрессионного анализа исследовали зависимость между скоростью полёта и параметрами крыла. Оказалось, что площадь крыльев и нагрузка на крыло положительно коррелируют с размерами летучих мышей, а длина крыла — отрицательно. Аспектное отношение и индекс кончика крыла не зависят от размеров животного, но положительно коррелируют со скоростью полёта. Подобные исследования не потеряли актуальности и сегодня (Birch, 1997; Dietz et al., 2006).

На форму и размеры крыльев влияют не только аэродинамические требования, но и, как мы отметили выше, влажность мест обитания. В более влажных условиях площадь крыльев относительно увеличена. Отмечено также, что в условиях высокогорья (1450–1600 м н. у. м.) на границе между Либерией и Гвинеей представители *Hipposideros lamottei* имели более длинные элементы крыла, чем у симпатрического вида — красного листоноса *H. ruber* (Brosset, 1984).

Завершая данный краткий обзор, можно сказать, что изучая летательный аппарат рукокрылых, исследователи пытались найти объективные количественные показатели, которые бы характеризовали способность к полёту. Предпринимались попытки оценить эффективность летательной перепонки рукокрылых на основе изучения некоторых геометрических характеристик крыла. Например, рассматривали отношение размаха крыла к его площади; отношение длины крыла к его ширине; разницу длин отдельных пальцев крыла и т. д. Морфометрия крыльев весьма приближительна (из-за технической сложности промеров), и её данные можно кор-

ректно использовать лишь при сравнении особей со сходной массой тела (которая серьёзно детерминирует полёт).

По-видимому, итогом исследований полёта рукокрылых, как и любой сложной работы в области естественных наук, должно стать создание адекватной математической модели. Методологически это требует комплексного подхода: помимо морфофункционального анализа, решения задач кинематического анализа, материаловедения, экспериментальной и теоретической аэродинамики, нейробиологии, а также сложных биомеханических и физиологических вопросов (например, газообмена и терморегуляции этих животных), которые на сегодняшний день ещё далеки от своего решения. Для моделирования полёта важно получить существенные результаты в отдельных перечисленных областях, чтобы затем интегрировать их в завершённую теорию. Например, изучение формы крыла является неразрывной частью понимания механики полёта летучих мышей, а исследование метаболизма (в том числе газообмена) животных во время полёта служит важной составляющей для исследования полёта как физиологического процесса (см. ниже).

Целесообразным кажется оценивать относительную летательную эффективность рукокрылых (и не только их) по отношению площади крыльев к массе (M) их тела. Этот показатель фактически означает площадь поверхности крыла, приходящуюся на единицу массы тела, — удельную площадь поверхности перепонки — S_m . Для получения расчётной оценки введённого показателя можно применить известную формулу Mea (Meeh, 1879 цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987) для определения площади поверхности тела животных по их массе:

$$S_b = kM^{2/3},$$

где $[S_b] = [\text{см}^2]$, $[M] = [\text{г}]$, k — коэффициент, который для летучих мышей составляет 57,5 (Benedict, 1934 цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987).

В понятие «поверхность тела летучих мышей» включаются их обширные летательные перепонки. В ходе многочисленных исследований установлено, что площадь поверхности туловища рукокрылых значительно меньше (на порядок) площади поверхности их летательных перепонок. Вероятно, данную формулу можно использовать для приближённой оценки площади поверхности летательных перепонок.

Разделив обе части приведенной формулы на величину $2M$ (поскольку подъёмную силу создаёт лишь одна сторона летательных перепонок), приходим к следующему выражению для удельной площади S_m летательной поверхности:

$$S_m = k/(2\sqrt[3]{M}),$$

где $[S_m] = [\text{см}^2/\text{г}]$.

Не сложно заметить, что введённый показатель равен обратной величине известного показателя нагрузки на крыло (Farney, Fleharty, 1969; Findley et al., 1972), но, в отличие от последнего, он вытекает из формулы Mea (Meeh, 1879 цит. по Шмидт-Нильсен, 1987) с тем же коэффициентом пропорциональности. Представленная формула является простой математической моделью алгебраического типа для оценки летательной эффективности рукокрылых на основе вычисления удельной площади поверхности летательной перепонки.

Анализ значений удельной площади летательной поверхности различных видов по литературным данным (Betz, 1959; Корка, 1973; Birch, 1997) и вычисленных в данном исследовании по предложенной модели (S_m) показывает удовлетворительную для практических целей точность оценки (табл. 5). Средняя относительная ошибка составляет 11,7 %.

Сравнивая показатели удельной площади поверхности летательной перепонки различных видов рукокрылых, можно отметить, что они выше у тех видов, которые обладают более медленным, непродолжительным полётом (например, *Rhinolophus hipposideros*). Рукокрылые с более быстрым и прямолинейным полётом

Таблица 5. Удельная площадь летательной перепонки рукокрылых (по литературным данным и собственным расчётам)

Table 5. Specific surface of bat's wing membrane (on literary data and own calculation)

Вид	Удельная площадь, см ² /г (литературные данные — автор, год)	Расчётная удельная площадь, см ² /г (данные автора)
<i>Emballonura semicaudata</i>	15,8 (Копка, 1973)	16,2
<i>Nycteris thebaica</i>	18,9 (Копка, 1973)	16,3
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	18,8 (Копка, 1973)	17,0
<i>Barbastella barbastellus</i>	11,6 (Betz, 1959)	13,7
<i>Myotis myotis</i>	9,0 (Betz, 1959)	10,4
<i>M. myotis</i>	9,1 (Копка, 1973)	10,1
<i>M. lucifugus</i>	12,7 (Birch, 19970)	15,0
<i>M. bechsteinii</i>	16,5 (Копка, 1973)	15,2
<i>M. natterera</i>	14,6 (Копка, 1973)	16,6
<i>M. mystacinus</i>	19,0 (Копка, 1973)	19,9
<i>M. emarginatus</i>	16,6 (Копка, 1973)	16,5
<i>Pipistrellus hesperus</i>	15,8 (Birch, 1997)	18,4

(*Myotis myotis*) имеют меньший по значению показатель. По этим различиям, вероятно, можно судить о разных энергетических затратах на полёт и, следовательно, об эффективности внешнего дыхания различных видов.

Предлагаемая здесь простая математическая модель позволяет рассчитать удельную площадь поверхности летательной перепонки по массе зверьков и, таким образом, избежать технических сложностей морфометрии и адекватно оценить относительную летательную эффективность рукокрылых с учётом их массы, а также охарактеризовать степень энергетических затрат во время полёта у различных видов. Вместе с тем выполненный численный анализ собственных и литературных данных по взаимосвязи площади поверхности летательной перепонки рукокрылых и их массы показал, что назрела необходимость уточнить значение коэффициента пропорциональности в формуле Меа (Meah, 1879 цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987).

1.3.2. Роль наружных покровов животных в газообмене. «Кожа — самый большой орган тела» (Хэм, Кормак, 1983: 49); «...она является наружным покровом тела животных и как эктосоматический орган непосредственно контактирует с внешней средой, выполняя барьерную, защитную и разнообразные физиологические функции и, следовательно, наиболее ярко отражает адаптацию животных к внешним условиям. Она играет большую роль в водном, солевом, белковом и углеводном обмене. Причём в коже, благодаря активному действию ферментов, витаминов, гормонов и наличию богатой сети кровеносных и лимфатических сосудов, происходят активные окислительно-восстановительные процессы, способствующие выполнению защитной и других функций» (Калантаевская, 1972: 189). Благодаря проницаемости кожи, а именно — её способности пропускать газы и растворённые в воде вещества, она активно участвует в обменных процессах между организмом и средой. Наружные покровы являются не только местом осуществления обмена дыхательных газов, но также воды, осмолитов и ионов, местом экскреции азота, инкреции водорастворимых питательных веществ и др. (Feder et al., 1988).

Обмен веществ, особенно газообмен, через наружные покровы чрезвычайно широко распространён среди живых организмов. Он играет большую роль у одноклеточных, яиц и личинок многоклеточных, многих беспозвоночных. У некоторых животных наружные покровы вообще служат единственной структурой для осуществления газообмена (Федер, Берггрин, 1986). Вместе с тем механизм внешнего дыхания, в частности кожного, и его особенности изучены недостаточно, что связано с большими методическими сложностями исследования этого процесса.

Из позвоночных животных у анамний кожное дыхание весьма распространено. У двоякодышащих рыб (вне водной среды) кожное дыхание обеспечивает до 50 % газообмена. У рыб, часто сталкивающихся с недостатком кислорода, активизируется кожное дыхание. У илистых прыгунов на воздухе через кожу поступает до 85 % всего потребляемого кислорода. Для сравнения: у карася на долю кожного дыхания приходится лишь 22,5–28,1 % (Привольнев, 1945). Большое количество кровеносных сосудов в коже, выстилке рта и глотки обеспечивает газообмен многих других литоральных рыб. У некоторых видов рыб развивается специальный наджаберный орган — полые камеры в глоточной области с сильно развитой складчатостью, через которые проходит захваченный ртом воздух. У таких рыб интенсивность дыхания на воздухе почти такая же, как в воде (Федер, Берггрин, 1986).

В конце XIX — начале XX вв. первые важные исследования в этом направлении были осуществлены А. Крогом (Krog, 1904 a, b) в эксперименте на лягушке. Было установлено, что газообмен через кожу у земноводных значительно интенсивнее, чем представляли ранее. В дальнейшем последовали многочисленные экспериментальные работы с целью определения степени участия в газообмене различных органов, таких, как кожа, лёгкие и жабры (Петрунь, 1956, 1957 а, б; 1959; Fitzgerald, 1957 и др.). Установлено, что из всех позвоночных наиболее активно кожное дыхание используют земноводные (Malvin, 1988; Steele, Louw, 1988). Доля кожного газообмена у них составляет 90 % общего потребления кислорода и до 100 % общего выведения углекислого газа. «Лягушка получает через кожу около 50 мл/кг·час кислорода независимо от времени года; лёгочное же дыхание у лягушки непостоянно, оно возрастает весной и летом, но падает до нуля в период зимней спячки... выделение двуокси углерода... осуществляется в основном через кожу и даже в середине лета в 2,2 раза превышает выделение CO₂ через лёгкие» (Krog, 1941 цит. по: Проссер, Браун, 1967: 188). У лягушки *Barbourula kalimantanensis* с о. Борнео вообще отсутствуют лёгкие, как и у *Telmatobius culeus*, и у них дыхание происходит исключительно через кожу (Hutchison et al., 1976). То же свойственно и безлёгочным саламандрам *Desmognathus quadramaculatus* (Booth, Feder, 1991).

Бесспорно, интенсивность кожного дыхания зависит от величины газово-кровяного барьера между атмосферными газами и кровью животного.

Для сравнения отметим, что кожа некоторых пресноводных рыб, периодически дышащих атмосферным кислородом, имеет относительно толстый слой эпидермиса: от 119 мкм у *Amphipnous cuchia* до 34 мкм у *Mastacembelus pancalus* (Mittal, Munshi, 1971). У земноводных этот слой имеет толщину 22,8–55,6 мкм (Czopek, 1955 a, b). Европейский угорь *Anguilla anguilla*, по сообщению А. Крога (Krog, 1904 b), может полностью обеспечить себя кислородом, дыша через кожную поверхность, в то время как толщина его эпидермиса равна 263,3 мкм (Jakubowski, 1960). Вьюн *Misgurnus fossilis* имеет такие же особенности: толщина эпидермиса его кожи — 338,7 (Jakubowski, 1958). У безлёгочной саламандры *Salamandra maculosa* толщина эпидермиса составляет 40–60 мкм, а его роговой слой, содержащий 8–12 слоёв кератиноцитов, — 5 мкм (Spearman, 1968).

У наземных амниот кожное дыхание, в связи с кератинизацией покровов, не столь интенсивно. Из пресмыкающихся лишь у пресноводных черепах в зимнее время газообмен в значительной степени или даже полностью осуществляется через эпидермис (Fitzgerald, 1957).

Считается, что у птиц и млекопитающих значение кожного газообмена не столь велико и представляет собой рудимент филогенетически древнего способа внешнего дыхания (Петрунь, 1959).

Экспериментальным путём установлено, что поглощение кислорода кожей у человека составляет 1,4 % (Fitzgerald, 1957) и 1,2 % у голубя (Krogh, 1904 a, b). У человека объём углекислоты, выделяемой через кожу, составляет лишь 1–2 % объё-

ма, выделяемого через лёгкие (Fitzgerald, 1957; Петрунь, 1960), в то время как, например, у кролика — 7,6 % (Krog, 1904 b).

У бурозубки имеются подкожные газовые мешки, которые служат для газообмена (ArAmos et al., 1991).

У птиц и млекопитающих газообмен через кожу играет важную роль только в период внутриутробного развития и у новорожденных (Acheson et al., 1957; Evans, Rutter, 1986; Mortola et al., 1999; MacFarlane et al., 2002). Так, у новорожденной сумчатой мыши дыхание осуществляется преимущественно через кожу (Mortola et al., 1999). П. А. Коржуев (1976) считает, что различия в интенсивности потребления кислорода у эмбрионов и новорожденных обусловлены различием в энергетических затратах на поддержание внутреннего гомеостаза. Плод в период внутриутробного развития «плавает» в амниотической жидкости, и ему не нужна энергия на преодоление силы тяжести, тогда как новорожденному в наземных условиях требуется больше энергетических затрат в связи с гравитационной нагрузкой.

У наземных позвоночных кожа, помимо функции газообмена, выполняет функцию депонирования крови и является органом кроветворения (гемопоэза) (Калантаевская, 1972). В отношении рукокрылых сведения о гемопоэтической функции кожи их летательных перепонки отсутствуют. Как известно, основным гемопоэтическим органом взрослых млекопитающих является селезёнка (Бабский и др., 1947). У рукокрылых, находящихся в торпоре или гибернации, селезёнка практически не функционирует, а служит как депо крови, увеличивая свою массу на 20 % и более (Иванян, 1956, 1967).

По литературным данным и результатам собственных исследований известно, что кожа перепонки рукокрылых содержит обширные сильно васкуляризованные участки. Это указывает на выполнение кожей перепонки функции по депонированию крови в её многочисленных сосудах. Вероятно, наличие дополнительных вместительных структур для депонирования крови имеет существенное значение для животного, находящегося в АНОП.

Экспериментальные доказательства участия кожи летательных перепонки рукокрылых в газообмене. Известно, что во время гибернации летучих мышей апноэ может продолжаться дольше, чем позволяет количество удерживаемого в организме кислорода (Sullivan, Szweczak, 1998). Авторами сделано предположение, что при апноэ дополнительный кислород может поступать либо через кожу летательных перепонки, либо путём не вентиляционного потока через открытый трахеальный воздушный путь. Однако ранее было получено экспериментальное доказательство, что во время апноэ у летучих мышей, в частности у *Myotis lucifugus*, голосовая щель полностью замкнута (Thomas et al., 1990). Таким образом, наиболее вероятным является первый способ пополнения кислородного запаса — при участии относительно большой кожной поверхности крыловых перепонки летучих мышей.

Казалось бы, диффузию газов через кожу летательных перепонки можно было бы доказать прямыми измерениями, используя соответствующие датчики и приборы. Например, сходные работы проведены при изучении кожного дыхания человека (Петрунь, 1953, 1957 а, б, 1959, 1960; Fitzgerald, 1957 и др.). В то же время результаты, полученные при использовании полярографического метода (Березовский, 1963, 1964 и др.), содержат, по мнению отдельных исследователей, немало погрешностей, что связано со многими препятствиями как технического, так и физиологического порядка (Игошин, Егоров, 1976). По мнению исследователей, нельзя исключить влияние артефакта, который неизбежно сопровождает подобные измерения.

Проведение экспериментов по изучению кожного газообмена на мелких животных, находящихся в движении, связано с определёнными техническими трудностями. Такие исследования на рукокрылых единичны.

Упомянутые технические трудности возрастают во время экспериментов на летучих мышах в условиях активного полёта. К сожалению, на сегодняшний день не создана методическая база для проведения необходимых экспериментов. Вот почему до сегодняшнего дня исследований по изучению кожного газообмена на рукокрылых в условиях активного полёта не проведено.

Первые эксперименты по установлению участия кожи перепонки рукокрылых в газообмене проведены почти полвека назад (Herreid, Schmidt-Nielsen, 1966; Herreid et al., 1968). Исследованием были охвачены как представители крыланов, так и настоящих летучих мышей. Установлено, что в целом прохождение кислорода через кожные перепонки незначительно (цифровые данные не приводятся). Однако диффузия углекислого газа (при температуре окружающей среды 35 °С) через кожу составила у *Pteropus poliocephalus* 6,0 % общего объёма углекислого газа, выделяемого животным, и 11,5 % у *Eptesicus fuscus* (Herreid et al., 1968).

Следует отметить, что данный эксперимент проводился на животных, находящихся в камере, при различных температурных режимах. В ходе эксперимента у *Pteropus poliocephalus* крылья были сложены, а у *Eptesicus fuscus* — насильно расправлены. По-видимому, полученные результаты нельзя экстраполировать на процессы газообмена в условиях полёта. Усиленное потребление кислорода у рукокрылых связано с повышением уровня метаболизма именно во время полёта (Butler, 1982 и др.). Тем не менее результаты проведенного эксперимента показали, что у рукокрылых кожа летательных перепонки способствует интенсивному выведению углекислого газа и, таким образом, участвует в процессе газообмена.

Сравнительно недавно были опубликованы результаты о проведенных экспериментах на *Eromophorus wahlbergi* с целью выяснения строения кожи летательных перепонки и их участия в общем газообмене и терморегуляции (Makanya, Mortola, 2007). Проведенные морфологические исследования кожи летательной перепонки (с использованием электронного микроскопа) позволили авторам работы сделать заключение, что выявленные ультраструктурные модификации кожи летательных перепонки рукокрылых позволяют данным структурам вносить существенный вклад в общий газообмен животных. В ходе физиологического эксперимента определен уровень потребления кислорода кожной поверхностью (летательных перепонки и тела животных, находящихся под лёгкой анестезией), который составил 6 % и 10 % при температурах 24 °С и 33 °С соответственно. Те же пропорции сохранялись для продуцируемого углекислого газа. В условиях эксперимента животные находились в антиортостазе, под общей анестезией и со сложенными крыльями, что, по мнению авторов работы, сильно искажает действительность. Так, большая поверхность крыльев скрыта в складках и не обращена к воздуху, снижен уровень метаболизма животных и отсутствует циркуляция воздуха вокруг крыльев, происходящая у летящего животного. Таким образом, авторам удалось показать, что вклад кожи в общий газообмен рукокрылых (6–10 %) является значительным. По мнению исследователей, можно ожидать более высоких значений у активных животных с расправленными крыльями, как это происходит в полёте.

Насыщенность артериальной крови кислородом в летательной перепонке. Проведение собственных исследований участия кожи летательных перепонки рукокрылых в газообмене оказалось невозможным ввиду отмеченных выше технических трудностей. Удалось лишь с помощью оксигемометра измерить количество кислорода в артериальной крови летательной перепонки взрослого самца позднего кожана *Eptesicus serotinus*. Оказалось, что у животного в неактивном состоянии (торпор) насыщенность артериальной крови кислородом в перепонках достигала 69–75 % при частоте пульса — 30 уд./мин. В активном состоянии (после полного пробуждения, но не в полёте) частота пульса достигала 205 уд./мин., а насыщенность артериальной крови кислородом возрастала до 85 %. Данным экспери-

ментом установлено, что степень оксигенации крови в летательных перепонках повышается при переходе зверька из неактивного в активное состояние.

Морфологические предпосылки участия летательных перепонок рукокрылых в газообмене. На основании собственных и литературных данных можно сформулировать морфологические предпосылки участия кожи летательных перепонок рукокрылых в респирации:

1) площадь кожной поверхности летательных перепонок рукокрылых значительно больше, чем у других млекопитающих;

2) наличие широких промежутков между корнеоцитами эпидермиса кожи летательных перепонок рукокрылых обеспечивает прохождение газов через газово-кровяной барьер, образованный мальпигиевым слоем эпидермиса толщиной 2,0–3,0 мкм, что, вероятно, сопоставимо с аналогичным барьером в лёгких, например среднее значение у крысы — 1,3 мкм (Вейбель, 1970);

3) густая капиллярная сеть кожи перепонки указывает на участие в газообмене данной морфологической структуры;

4) необходимая для диффузии газов постоянная влажность летательных перепонок рукокрылых обусловлена, очевидно, перспирацией, эффективность которой может быть обеспечена незначительной толщиной газово-кровяного барьера, обильной васкуляризацией кожи перепонки, отсутствием секрета солевых желёз, наличием тучных клеток.

Газообменная функция кожи в различных состояниях животного. Участие кожи летательных перепонки в газообмене рукокрылых, по всей видимости, во многом зависит от физиологического состояния животного. Кожа потребляет значительное количество кислорода и при больших физических нагрузках может даже испытывать кислородное голодание.

Во время физической нагрузки в скелетных мышцах кровотока увеличивается пропорционально степени их активности. Это достигается благодаря увеличению сердечного выброса крови, но в ущерб кровоснабжению других органов (кожи, кишечника, почек) (Эккерт и др., 1992), т. е. перераспределение крови, как правило, происходит в пользу работающих скелетных мышц (Rowell, 1974, цит. по: Эккерт и др., 1992).

Затраты энергии на транспорт кислорода, поступающего с кровью к каждой клетке кожи летательных перепонки рукокрылых, представляются значительными, принимая во внимание площадь летательных перепонки, а также удалённость дистальных отделов грудной конечности от сердца.

Известно, что у млекопитающих (в том числе и у человека с типичными пропорциями и массой тела) энергозатраты на транспорт кислорода возрастают прямо пропорционально расстоянию, на которое этот кислород поставляется (Иванов, 2001): транспортировка 1 л кислорода требует около 25 % общей энергии, потребляемой организмом за счёт окислительных реакций.

Кажется очевидным, что локомоторные мышцы рукокрылых потребляют основную часть кислорода, поступающего в кровь из лёгких. Из приведенной выше информации можно заключить, что сама функция летательных перепонки как машущего крыла была бы невыполнимой без интенсивного поглощения атмосферного кислорода клетками их кожи.

Вероятно, значение кожи летательных перепонки для газообмена в период пониженной активности животных (торпор, гибернация) также велико. Во время гибернации при нахождении рукокрылых в АНОП общий метаболизм животных значительно снижен. У гибернирующих животных наблюдается продолжительное апноэ и повышение уровня углекислого газа в крови (Эккерт и др., 1992; Rauch, Beatty, 1975; Thomas et al., 1990). Увеличение в лёгких содержания углекислого газа приводит к сужению капилляров альвеолярных стенок (Эккерт и др., 1992).

Отмечается, что во время гибернации многие органы рукокрылых практически не функционируют, в частности органы брюшной полости (почки, печень, органы пищеварения, селезёнка), многие мышцы, а также лёгкие (Иванян, 1956; Жарова, 1990; Жукова, 1993 и др.). Предполагают, что к такому «бездействию» органов приводит снижение температуры окружающей среды: при понижении температуры до 4–6 °С пищеварение практически останавливается (Жукова, 1993). Во время гибернации и перед пробуждением животных количество капиллярной крови в печени, почках и тканях желудочно-кишечного тракта значительно меньше, чем, к примеру, в грудных мышцах (Rauch, Beatty, 1975).

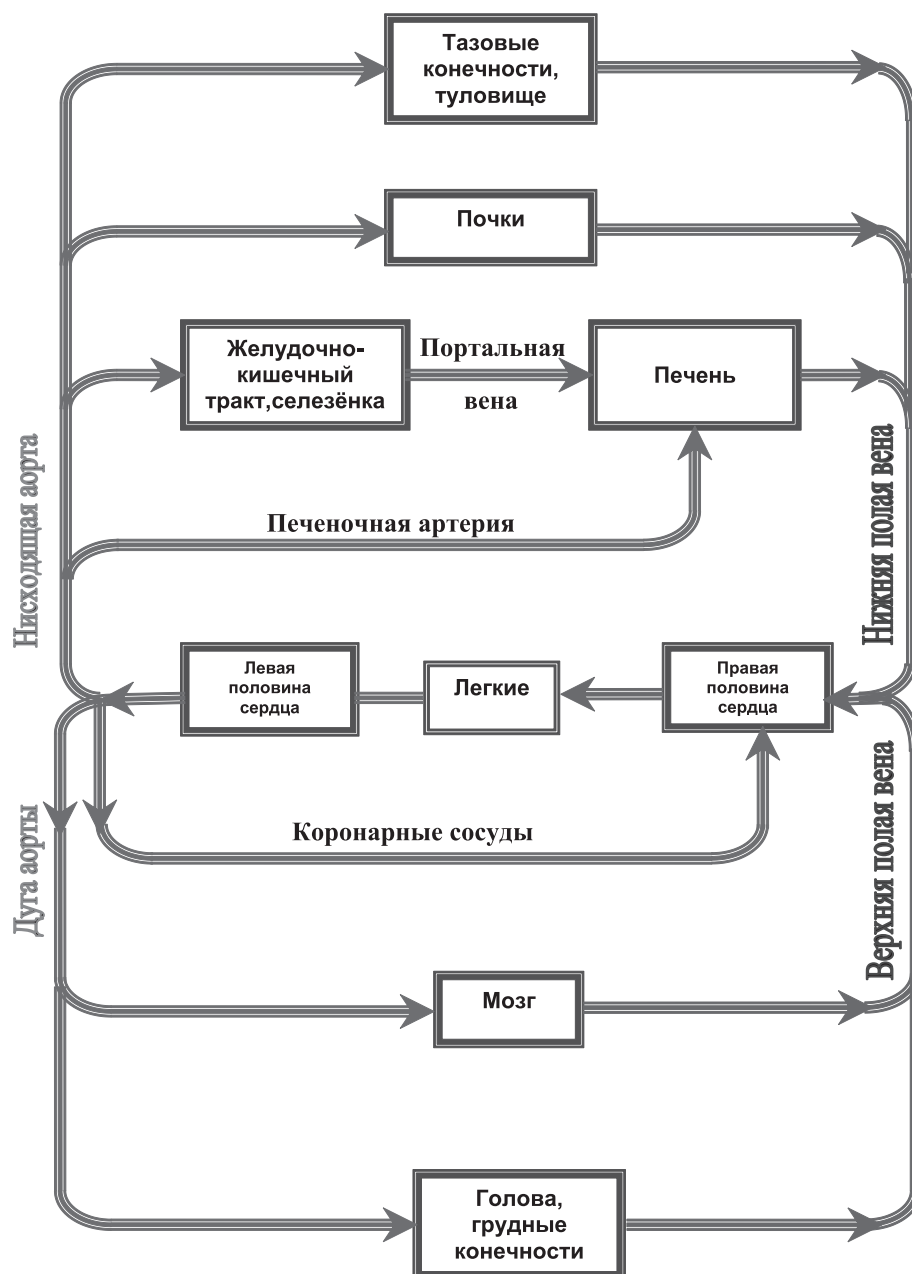


Рис. 14. Схема кровообращения рукокрылых в АНОП.

Fig. 14. The scheme of bat's blood circles in ANOS.

Многие исследователи отмечают, что нахождение в АНОП животных приводит к перераспределению крови (Воробьёв, 2004, 2006; Краснов и др., 2005; Фадюкова и др., 2005 и др.). При АНОП под влиянием поперечных нагрузок происходят изменения во внешнем дыхании и циркуляции крови в малом круге кровообращения (Вайнштейн, 1983). В направлении вектора нагрузок происходит перераспределение крови в системе лёгочных сосудов (Fregichs et al., 2001 цит. по: Шимкус, 2006), что приводит к утолщению альвеолярных стенок и частичному выключению лёгких из кровообращения; течение крови малого (лёгочного) круга кровообращения сильно замедляется, кровь депонируется в лёгких, что в целом снижает функцию лёгких как газообменных органов.

Исходя из вышеизложенного, нам представляется возможным следующее: у рукокрылых, находящихся в АНОП, кровь в полном объёме поступает лишь к голове и грудным конечностям (рис. 14). По нисходящей аорте выносятся незначительное количество крови к органам грудной и брюшной полости. Кровь поступает по восходящей аорте и коронарным сосудам в мозг и по подключичным артериям — в грудные конечности, возвращаясь в правое предсердие по краниальной полой вене.

Частичное снижение газообменной функции лёгких, а также замедление сердечного ритма приводит к повышению уровня углекислого газа в крови. Однако газообмен через кожный покров не прекращается. Дыхание через кожу не является периодическим (вдох-выдох), оно постоянно и непрерывно. Можно предположить, что у рукокрылых, находящихся в АНОП, атмосферный кислород, диффундируя сквозь эпидермис перепонки в капиллярную сеть кожи, используется не только на окислительно-восстановительные процессы в коже; он насыщает венозную кровь путём так называемой артериализации периферической венозной крови (Петрунь, 1959; Herreid, Schmidt-Nielsen, 1966). Таким образом, кожа летательных перепонки может активно участвовать в газообмене, обогащая кровь, возвращающуюся в сердце, кислородом. Периодическая пульсация вен в летательных перепонках во время гибернации и дневного сна животных свидетельствует о циркуляции крови в них.

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

Условия окружающей среды, влияющие на диффузию газов. Эффективность использования кислорода зависит от его парциального давления в непосредственной близости к организму. Атмосферные газы (кислород, углекислый газ, азот и др.) довольно легко диффундируют через кожу. Кислород проникает через кожу даже в концентрации 0,5 % (Чернух и др., 1982). Поэтому для наземных животных, живущих в атмосфере с постоянной концентрацией кислорода, значительно превышающей 0,5 %, этот фактор не является таким актуальным, как для водных животных.

Исследователями установлено, что кожное дыхание усиливается при повышении температуры окружающей среды, во время физической работы, при пищеварении, увеличении барометрического давления, островоспалительных процессах в коже и др. и, соответственно, снижается при противоположных процессах. Характерно, что лёгочный газообмен ведёт себя прямо противоположно газообмену кожи. При выполнении человеком тяжёлой физической нагрузки в условиях высокой температуры воздуха (40 °С) газообмен через кожу увеличивается до 8–10 % лёгочного газообмена, т. е. более чем в 6 раз (Петрунь, 1959 и др.). Одновременно с этим происходит пониженное потребление лёгкими кислорода и пониженное выделение через них углекислого газа (на 6–10 %). Таким образом, возросший газообмен через кожу в указанных условиях способен компенсировать снижение лёгочного газообмена.

При пониженном атмосферном давлении и разреженном состоянии воздуха кожей поглощается меньше кислорода, а выделение углекислого газа — больше. При повышении атмосферного давления картина меняется на противоположную. При нормальном давлении в условиях гипоксии расширяются периферические кровеносные сосуды, повышается температура кожи, усиливается периферическое кровообращение, возрастает роль кожного газообмена, что следует рассматривать, как один из компенсаторных механизмов, повышающих доставку кислорода в организм по филогенетически «древнему способу» — через кожу (Петрунь, 1959: 4). Автор указывает также, что при повышенном содержании кислорода в окружающем воздухе увеличивается его поглощение кожей; так при пребывании человека в атмосфере, содержащей 60 % кислорода, поглощение его кожей достигало в среднем 29 % поглощения кислорода лёгкими в состоянии покоя и 39 % при выполнении тяжёлой физической работы.

Интересно, что большинство млекопитающих, в том числе и рукокрылые, почти не встречаются в условиях высокогорья (низких парциальных давлений кислорода), за исключением специализированных видов (например, пищух, горных козлов). «Основная масса живых существ сосредоточена в слое [биосферы] около 50–70 м. Выше количество организмов быстро сокращается и в километре от земной поверхности становится ничтожно малым» (Наумов, 1955: 43).

Известно, что «...перелёты многих видов птиц нормально совершаются на высоте в 1–3 км» (Наумов, 1955: 44). Птиц можно встретить даже на высоте 11 км (Ирисов, 1989).

В условиях низких парциальных давлений кислорода вентиляционный объём лёгких должен быть выше для получения тех же количеств кислорода. В связи с тем, что вентиляционный объём лёгких большинства млекопитающих может быть увеличен лишь незначительно, доставка кислорода через лёгкие в условиях низких парциальных давлений кислорода уменьшается, что обычно приводит к наступлению кислородной недостаточности. У рукокрылых относительный объём лёгких превышает таковой у других млекопитающих (Шмидт-Нильсен, 1987 и др.), однако это всё же не позволяет им полноценно дышать в условиях высокогорья. Более того, в северных широтах даже во время дождя при снижении атмосферного давления рукокрылые практически не летают (Кузякин, 1950 и др.).

Одной из адаптаций млекопитающих к обитанию в высокогорьях служит повышение концентрации гемоглобина в крови (примером могут служить выше-названные пищухи, горные козлы). У рукокрылых отмечается более высокое содержание гемоглобина в крови по сравнению с другими млекопитающими (Коржуев, Корецкая, 1959; Колосс, Колосс, 1966 и мн. др.). Тем не менее высокая концентрация гемоглобина в крови рукокрылых не смогла обеспечить освоение летучими мышами упомянутых биотопов.

Уместно отметить, что гипоксия, наступающая в условиях больших высот, вызывает сужение лёгочных сосудов и капилляров альвеолярных стенок, что и создает трудности для газообмена у млекопитающих (Эккерт и др., 1992; Шимкус, 2006). Таким образом, увеличение объёма лёгких и повышение концентрации гемоглобина не полностью решают проблему выживания млекопитающих на больших высотах.

В разрежённом воздухе у рукокрылых кожное дыхание посредством диффузии кислорода через летательные перепонки представляется менее эффективным, однако его доля в общем газообмене может быть увеличена за счёт увеличения площади перепонки. Так, у рукокрылых, обитающих на высоте до 1,5 км, крылья имеют большую относительную поверхность. В целом здесь просматривается аналогия с насекомыми, так же не освоившими высокогорья: в разреженном воздухе при недостатке кислорода трахейное дыхание не может обеспечить животному необходимый уровень метаболизма. Эта аналогия объясняет отсутствие рукокрылых в

высокогорье не традиционной связью «хищник — жертва» (влияние биотического фактора — отсутствие насекомых), а физиологическими особенностями (недостаточной эффективностью газообмена) животных.

У рукокрылых и насекомых на уровень метаболизма влияет и температура окружающей среды: при температуре ниже 10–11 °С происходит снижение интенсивности обмена веществ, и те и другие переходят в состояние оцепенения (Кузякин, 1950; Калабухов, 1985; Altringham, 2011, etc.). Снижение температуры окружающей среды приводит к нарушению нормального течения окислительных реакций, в результате чего доля кожного дыхания снижается (Петрунь, 1959). К снижению концентрации кислорода в коже приводят также ультрафиолетовое облучение, интенсивная гипервентиляция лёгких, внутривенное введение адреналина и пр., а к повышению — вдыхание чистого кислорода, рентгеновское облучение, тепловая гиперемия и пр. (Игошин, Егоров, 1976).

1.3.3. Терморегуляторная функция летательных перепонок рукокрылых. Общеизвестно, что потери тепла у живых организмов происходят через их поверхность.

Тепло в теле животных образуется вследствие мышечной деятельности, усвоения питательных веществ и всех жизненных процессов, которые обеспечивают основной обмен. Теплоотдача в окружающую атмосферу происходит путём излучения, проводимости, испарения воды из дыхательных путей и поверхности кожи. Теплоотдача — это обмен теплом между объектами (в данном случае телом животного и окружающей средой), которые имеют разную температуру и контактируют между собой. Количество переданного тепла пропорционально разнице температур между контактирующими объектами (термический градиент). Проводимости благоприятствует конвекция — перенос теплоты движущейся средой (потоками воздуха). Конвекция значительно усиливается, если объект (животное) движется.

Количество тепла, которое поступает к коже из более глубоко размещённых тканей, может увеличиваться в зависимости от уровня кровотока. В случае расширения сосудов кожи в них поступает кровь более высокой температуры, тогда как при сужении сосудов кровь задерживается во внутренних структурах организма. Степень поступления тепла к коже из глубоких тканей отражает тканевую проводимость.

Излучение (радиация) обеспечивает передачу тепла с помощью инфракрасных электромагнитных лучей от одного объекта к другому в случае, если объекты не контактируют непосредственно.

Не менее важным процессом, который обеспечивает теплоотдачу у животных, является испарение воды, которая выходит с потом и интерстициальной жидкостью через межклеточные промежутки эпидермиса, а также с поверхности слизистых оболочек полости рта и дыхательных путей. «Испарение 1 г воды обуславливает отдачу из организма приблизительно 0,6 ккал тепла» (Ганонг, 2002: 233). «Вода с её высоким значением теплоты парообразования идеально подходит для удаления из организма тепла путём испарения с поверхности эпителия. В процессе испарения молекулы воды, получившие максимальную энергию, переходят в газообразное состояние, унося с собой тепло. В результате оставшаяся на поверхности эпителия вода охлаждается» (Эккерт и др., 1992). Некоторые млекопитающие отдают тепло с помощью поверхностного частого дыхания (полипноэ), благодаря чему увеличивается испарение воды с поверхности слизистых оболочек полости рта и дыхательных путей. Проницаемость кожи наземных тетрапод для воды больше в направлении изнутри вовне, чем наоборот, и дыхательная функция кожи напрямую зависит от интенсивности потоотделения: чем интенсивнее потоотделение, тем интенсивнее газообмен, т. е. чем более увлажнена поверхность кожи, тем успешнее совершается газообмен. У человека на 1 см² приходится 143–330 потовых желёз, а на ладонях и подошвах — до 400–500 (Хэм, Кормак, 1983). Причём у новорожденных количество потовых желёз больше, чем у взрослых, в 12 раз.

Известно, что кроме пота, увлажнение кожи осуществляется за счёт так называемой невидимой потери воды (перспирации) прямо через эпидермис. Например, человек теряет 10 % влаги не через потовые железы, а путём прямого испарения через кожу (Проссер, Браун, 1967), т. е. путём фильтрации водных растворов из кожных капилляров в щели между эпидермальными клетками (Бабский и др., 1947). Баланс между теплообразованием и теплоотдачей определяет температуру тела. Так как скорость химических реакций зависит от температуры, а системы энзимов в организме имеют узкие температурные границы, в которых их активность оптимальна, то нормальная жизнедеятельность организма определена сравнительно постоянной температурой тела.

У мелких животных поверхность тела больше (относительно их массы), чем у крупных животных. Поэтому и потери тепла у мелких животных, и расход энергии для поддержания той же температуры тела будут больше, чем у крупных. Эта закономерность отражена в правиле К. Бергмана: «...у теплокровных животных, обитающих в более холодном климате, размеры тела больше (т. е. у них относительно меньше внешняя поверхность), чем у родственных им видов, обитающих в более тёплом климате» (Bergmann, 1847 цит. по: Шмидт-Нильсен, 1987: 87).

Считается, что с повышением локомоторной нагрузки всё большее значение приобретает излучение тепла с поверхности кожи. Из этого следует, что представители настоящих летучих мышей (относящиеся к мелким животным), поверхность тела которых значительно увеличена за счёт обширных летательных перепонок, должны испытывать большие потери тепла, чем другие теплокровные животные сходных размеров.

Однако свести все явления терморегуляции к чисто физической зависимости объёма и поверхности физического тела нельзя.

«В действительности теплопродукция и теплоотдача не представляют простой функции массы и поверхности животного, а зависят от особенностей обмена, формы тела и строения покровов» (Наумов, 1955: 302). «Простое соответствие теплопродукции и теплоотдачи величине тела животного нарушается и тем, что отдельные части поверхности по-разному отдают тепло. Летучие мыши отличаются малой теплопродукцией потому, что огромные перепонки их крыльев обладают низкой температурой и малой теплоотдачей» (Наумов, 1955: 304).

К тому же у большинства летучих мышей (например, у гладконосых летучих мышей) в состоянии гибернации обширные кожные поверхности летательных перепонок «теряются», так как крылья сложены, а условия кровообращения в них таковы, что в покое, особенно при снижающейся температуре тела, теплоотдача происходит не с поверхности крыльев, а исключительно с поверхности туловища и головы (как и у других гомойотермных амниот). При температуре окружающей среды 17,8 °С температура головы летучей мыши в покое и полёте равна 27 °С, спины — 28,4–30,8 °С, а живота — 32,4–34,5 °С; различные части летательной перепонки — лишь 21,2–22,1 °С (Слоним, 1952, 1961). Недавние исследования (Lancaster et al., 1995; Voigt et al., 2003) показали сходные результаты: при 20 °С ректальная температура тела и температура поверхности крыльев у рукокрылых, находящихся в полёте, соответственно равна 37 °С и 22 °С.

По-видимому, сравнительно низкая температура крыловых поверхностей может свидетельствовать как о снижении интенсивности их кровоснабжения, так и о значительной отдаче тепла путём испарения влаги с их поверхности. Исследователями установлена крайне низкая плотность потовых желёз или их полное отсутствие на летательных перепонках (Sisk, 1957; Соколов, 1973 и др.). Собственные исследования подтверждают этот тезис: кожа летательных перепонок гладконосых летучих мышей вовсе лишена потовых желёз или содержит небольшое их количество (по сравнению с кожей других участков тела) в местах перехода кожи перепонки в кожу туловища (см. Раздел 1.1). Данное обстоятельство

ство свидетельствует о возможности испарительной влагоотдачи кожи летательной перепонки путём перспирации, регулируемой кровотоком.

По всей видимости, летательные перепонки обладают хорошими термозащитными свойствами в условиях как низких, так и высоких температур окружающей среды. Особенно это важно для молодых особей с ещё не установившейся терморегуляцией, чьи тело и голова ещё не покрыты волосяным покровом, и которые надолго остаются без материнского тепла (в буквальном смысле слова) во время её фуражирования. В дневное время суток при повышении температуры окружающей среды летательные перепонки понижают температуру тела путём испарительной влагоотдачи, предохраняя детёнышей и взрослых особей от перегрева.

Морфологические собенности кожи летательных перепонок рукокрылых ставят ограничения в выборе убежищ и мест обитания этих животных, являются препятствием к проявлению активности животных в дневное время суток в условиях инсоляции. Наличие постоянной влажности и определённый температурный режим (особенно во время гибернации) — необходимые требования к выбору убежищ летучими мышами.

Обширная кожная испарительная и излучающая тепло поверхность летательных перепонок подковоносов, предпочитающих покрывать ими всё тело во время гибернации и торпора, более требовательна к постоянной влажности в убежище. У гладконосых летучих мышей летательные перепонки обычно складываются, что позволяет этим животным находиться в убежищах с переменным температурным режимом и влажностью.

Итак, испарительная влагоотдача с поверхности летательной перепонки играет существенную роль в терморегуляторных процессах. Кроме того, известно, что кислород проникает через мембраны клеток в растворённом состоянии, и для кожного дыхания животных особое значение имеет увлажнённость наружных покровов тела. Газообмен кожи с атмосферой при воздействии влажности увеличивается в несколько раз (King et al., 1978 цит. по: Левшанков и др., 1982). При этом не наблюдается изменений скорости кровотока. Рост газообмена можно объяснить, по мнению исследователей, повышением газопроницаемости кожи при увлажнении. Именно поэтому (помимо прочих причин типа отсутствия кератинизации покровов) доля кожного дыхания выше у водных и полуводных амниний, чем у наземных амниот, хотя кислорода в воде значительно меньше, чем в воздухе.

Факт водопотерь путём испарения с поверхности летательных перепонок во время полёта рукокрылых известен (Шмидт-Ниельсен, 1976; Burnett, 1983 и др.). Источник поверхностной влаги (потоотделение или межклеточная жидкость) в этих работах не указывается, а процесс испарения расценивается как негативное явление, так как организм животного обезвоживается. Для восполнения водопотерь животному необходимо более интенсивно извлекать кислород из атмосферного воздуха (путём интенсификации лёгочного дыхания).

В связи с вышеизложенным, можно предположить, что отсутствие или слабое развитие волосяных фолликулов и сальных желёз, а также большие межклеточные промежутки в эпидермисе кожи перепонок рукокрылых способствуют прохождению влаги на её поверхность. Влага, выходящая на поверхность летательной перепонки, улучшает условия для проникновения кислорода воздуха через кожу. Поступление кислорода в кровь животного путём кожного дыхания повышает уровень метаболизма животного и, возможно, покрывает затраты, связанные с испарительной влагоотдачей. Вот почему испарение влаги с поверхности перепонки не требует интенсификации лёгочного дыхания, что крайне важно для активно летающих животных. Интенсификация лёгочного дыхания необходима другим органам, а именно, мышцам плечевого пояса, обеспечивающим полёт.

ГЛАВА 2. ФОРМИРОВАНИЕ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ ПЕРЕПОНОК КАК СПЕЦИФИЧЕСКИХ КОЖНЫХ ДЕРИВАТОВ В ФИЛОГЕНЕЗЕ РУКОКРЫЛЫХ

2.1. Происхождение и филогения рукокрылых

Вероятно, первая попытка объяснить появление отряда рукокрылых принадлежит Чарльзу Дарвину (1991), который в 1859 г. усмотрел некую общность между летучими мышами и белками-летягами, что противоречит современным морфофункциональным исследованиям. Однако и сегодня спустя 150 лет после публикации главного дарвиновского труда нет однозначного и общепринятого ответа на вопрос о происхождении и эволюции рукокрылых.

«Мы сталкиваемся с реальными трудностями, когда пытаемся найти объяснение относительно крупным эволюционным изменениям, приведшим к возникновению новых структур или даже совершенно новых планов строения, ... возникновению таких отклоняющихся групп, как летучие мыши, появляющиеся в палеонтологической летописи с внезапностью, вызывающей тревогу» (Рэфф, Кофмен, 1986: 173).

Наиболее древние находки рукокрылых относятся к третичному периоду, на рубеже палеоцен-эоцена кайнозойской эры (54 млн лет назад), и их немногочисленные ископаемые остатки имеют поразительное сходство с рецентными видами (Russel, Sige, 1970; Russel et al., 1973; Godinot, 1991; Sige, Legendre, 1983; Habersetter, Storch, 1992 и др.). Большинство более достоверных находок, которые похожи на живущих ныне рукокрылых, датируется эпохами миоцен-плейстоцен.

Последняя на сегодняшний день находка рукокрылых была обнаружена в эоценовых отложениях формации Green River в Вайоминге (США) (Simmons et al., 2008), как и предшествующие ей находки *Icaronycteris index*. Данная находка представляет собой наиболее примитивного представителя рукокрылых из известных на данный момент. Он получил название *Onychonycteris finneyi*.

Переходных форм от наземных млекопитающих к рукокрылым не обнаружено.

Неполнота палеонтологической летописи послужила причиной возникновения нескольких гипотез о филогенезе рукокрылых. Одни исследователи полагают, что рукокрылые произошли от примитивных форм насекомоядных (Insectivora) (Вебер, 1936; Allen, 1939; Fenton, 1984; Hill, Smith, 1984; Novachek, 1994; Fenton et al., 1995; Arita, Fenton, 1997; Miyamoto, 1996;). Данную точку зрения поддерживает ряд исследователей (Кузякин, 1950; Butler, 1978 и др.). Другие считают, что предками рукокрылых были приматы (Barnabas et al., 1987; Teeling et al., 2005). Эти гипотезы неоднократно анализировались и критиковались оппонентами (Ковтун, 1990; Bennett et al., 1988; Bailey et al., 1992 и др.). Имеется также гипотеза, что предками рукокрылых были птерозавры (Reptilia) (Gupta, 1984). Автор основывается на том, что возраст последних находок птерозавров оценивается примерно в 65 млн лет (меловой период), тогда как самый древний представитель рукокрылых — *Icaronycteris index* существовал 53–54 млн лет назад. Эта точка зрения была полностью опровергнута: предками птерозавров были диапсидные архозавры, в то время как предки рукокрылых, как и всех млекопитающих, — синапсидные терапсиды (Татаринов, 1976; Зворыкин, 1992; Bramble, Jenkins, 1989). С одной стороны, считается, что предковой формой рукокрылых были ночные арбореальные насекомоядные, а с другой, — что они были арбореальными, но дневными и фрукто-

ядными; лишь после овладения полётом рукокрылые перешли к ночному образу жизни, приобретя — одни ночное зрение, а другие — эхолокацию (Speakman, 2001).

Имеется высказывание, что «...согласно классическим представлениям, ближайшими родственниками рукокрылых являются тупайи и шерстокрылы, относящиеся к когорте Archonta (Novacek, 1986; Павлинов, 2006 и др.)» (Панютина, Корзун, 2009: 575). Отметим, что в когорте Archonta, кроме Chiroptera, Dermoptera, Scandentia находились также Primata (Novacek, 1992). Эта классификация была основана на классических морфологических данных.

Однако последними молекулярными исследованиями эта гипотеза была опровергнута. Было установлено, что ближайшими к рукокрылым внутри Laurasiatheria являются Cetartiodactyla, Perissodactyla, Carnivora, Pholidota и Eulipothyphla и, таким образом, группа рукокрылых лишь отдалённо приближается к шерстокрылам, тупайям и приматам (Lin, Penny, 2001; Van Den Bussche, Hooper, 2004; Gunell, Simmons, 2005). Молекулярными исследованиями установлено также монофилетическое происхождение рукокрылых (Van Den Bussche, Hooper, 2004). Таким образом, деление отряда на два подотряда (Megachiroptera и Microchiroptera) также оказалось неверным. Определено положение фруктоядных летучих мышей Старого Света (Pteropodidae) и представителей Rhinolophoidea (Rhinolophidae, Hipposideridae, Megadermatidae, Rhinopomatidae) в одной группе и остальных летучих мышей — в другой (Van Den Bussche, Hooper, 2004; Eick et al., 2005). Установлено также приблизительное время возникновения рукокрылых — более 70 млн лет назад (Lin, Penny, 2001).

Последние исследования указывают на то, что полёт мог возникнуть лишь раз внутри отряда Chiroptera (Lin, Penny, 2001). А также то, что полёт был более ранним приобретением предка рукокрылых, чем эхолокация (Симмонс, 2009; Simmons et al., 2008).

2.2. Становление полёта как формы локомоции наземных животных

2.2.1. Освоение воздушного пространства представителями наземной фауны.

Вполне очевидно, что проблема происхождения рукокрылых неразрывна с проблемой возникновения у них способности к полёту. В этой связи целесообразным является рассмотрение проблемы возникновения полёта у наземных животных вообще. У наземных летающих животных, будь то насекомые, древние рептилии, птицы или рукокрылые, имеются аналогичные по функции образования — крылья, хотя и разные по строению. Что же обусловило возникновение крыльев? Какие перестройки происходили в организме животного в связи с этим новообразованием? Были ли эти органы именно «новообразованием» или они эволюционировали за счёт преобразования каких-либо других органов?

Полагают, что у насекомых летательные органы образовались за счёт наружных покровов туловища или конечностей. По одной гипотезе — крылья прямокрылых насекомых развились из трахейных жабер. Данная гипотеза связана с именем Гегенбаура, к которому примкнул ряд исследователей. Согласно этой гипотезе в ходе эволюции трахейные жабры сменили свою функцию и трансформировались в крылья — органы полёта.

«Типичные трахейные жабры свойственны некоторым водным личинкам и представляют собой, подобно крыльям, боковые складки тела, в которые заходят ветви трахей и поступает кровь из полости тела. В большинстве случаев они расположены на брюшке, но встречаются и на груди, правда, не в пластинчатой форме» (Шванвич, 1949: 263).

Трахейные жабры различимы в виде боковых складок тела у некоторых водных личинок насекомых (Свидерский, 1980). Эти лопасти выражены уже у многоножек — к ним прикрепляется локомоторная мускулатура.

А. В. Мартынов (1937, цит. по: Мамаев, 1975) считает, что тергалные (заднебоковые) выросты, которые в начальный период своего формирования были синусами, явились предшественниками крыла. В этих синусах циркулировала гемолимфа, а позже здесь появились трахеи. Б. М. Мамаев (1975) полагает, что у первичных насекомых в условиях воздушно-наземной среды в грудных сегментах существенно возрос объём локомоторной мускулатуры и, следовательно, повысился уровень газообмена. Это созвучно с высказыванием Л. П. Астанина: «...усиление мышечной работы влечёт за собой и усиление дыхания» (Астанин, 1958: 219).

Развивая свою мысль, Б. М. Мамаев указывает, что автономная для каждого сегмента ещё несовершенная трахейная система не могла обеспечить необходимый уровень газообмена двигательной мускулатуры конечностей грудного отдела. Поэтому покровы грудных сегментов в большей степени, чем брюшных, реагировали на создавшуюся ситуацию или путём выпячивания, или втягивания, увеличивая, таким образом, площадь дыхательных поверхностей для соприкосновения с воздухом. Выпячивающиеся участки были прообразом будущей трахейной системы, тогда как втягивающиеся лопасти преобразовались в крылья. Следовательно, полагает автор, основной первоначальной функцией тергалных выростов было участие в газообмене и обеспечение двигательной мускулатуры конечностей дополнительными дыхательными поверхностями в условиях амфибиотического образа жизни. Прорастание трахей в выросты грудных сегментов способствовало интенсификации процессов газообмена, так как известно, что транспортировка кислорода по трахейной системе осуществляется быстрее, чем по капиллярам жаберного аппарата. Вероятно, данные структуры, имеющие вид аэродинамических поверхностей, кроме выполнения своей основной функции — газообмена, смогли выполнять и аэродинамическую функцию.

О независимом от паранотумов происхождении крыльев пишет О. М. Бочарова-Месснер (1968, цит. по: Мамаев, 1975), указывая, что все дорсовентральные летательные мышцы сформировались за счёт ножных дорсовентральных мышц, что свидетельствует о связи крыловой и ходильной мускулатуры.

Гипотеза о происхождении крыльев насекомых из трахейных жабр подвергается критике со времён своего возникновения. Так, Б. Н. Шванвич писал: «...большой трудностью для данной теории является то, что насекомые в основном наземная группа, и все главнейшие пути их эволюции связаны с сушей. Несомненно, связь насекомых с водой вторична!» (Шванвич, 1949: 263). К тому же трахейные жабры возникают в онтогенезе иначе, чем крылья. Основываясь на этих доводах, возникла иная гипотеза — крылья прямокрылых развились из боковых разрастаний (паранотальные выросты, или паранотум, *paranotum*) грудных сегментов — тергитов (*tergum*) (Залесский, 1949; Шванвич, 1949; Прингл, 1963). Характерно, что и в данной гипотезе фигурирует *необходимость создания дополнительных газообменных органов* (в данном случае — боковых выростов тергитов — паранотумов), обеспечивающих возросшую функциональную нагрузку локомоторных органов.

Описанные выше преобразования локомоторных и газообменных органов насекомых ещё раз убеждают в необходимости комплексного рассмотрения преобразующихся органов или систем органов в эволюции животных. Так, функционально локомоторная система не может быть сведена к скелету, мышцам и нервам и должна анализироваться в комплексе с другими системами организма, прежде всего — дыхательной и сердечнососудистой (Bramble, Jenkins, 1989). Появление у млекопитающих диафрагмы, четырёхкамерного сердца и двух кругов кровообращения обеспечило им высокий уровень аэробной активности — важнейшую особенность, отличающую их вместе с птицами от прочих тетрапод в функциональном плане. Однако отмечают авторы, если филогенетическое возникновение отдельных черт этого комплекса ещё удастся проследить достаточно надёжно, то их интеграция в биомеханические и физиологические системы остаётся в значительной мере неясной.

Птерозавры (или птеродактили) имели хорошо развитую кожную перепонку, которая охватывала не только грудные, но и тазовые конечности и была натянута между ними вдоль туловища (Коуэн, 1982; Wilkinson, 2007). По-видимому, факт отсутствия на ней дермальных образований — чешуй или волос, свидетельствует о возможном выполнении перепонкой респираторной функции. Вероятно, что и образование этого органа было связано с необходимостью увеличения газообмена животных уже на стадиях пренатального онтогенеза. Использование данного образования в целях повышения метаболизма для животных, повысивших свою локомоторную нагрузку, не противоречит имеющимся фактам. Известно, что данные животные обитали в гористой местности. Они планировали с высоких скал и кружили над морем в поисках добычи (Коуэн, 1982). Расчёты В. Р. Дольника (1999) показывают, что по законам аэродинамики птерозавры не могли летать, используя активный машущий полёт, так как для его осуществления требуется недоступный для этих животных уровень метаболической мощности. Таким образом, по мнению автора, животное было вынуждено долгое время ожидать попутного ветра для начала парения. Может показаться, что такая ситуация была бы довольно рискованной, так как израсходовав все свои «запасы» во время вынужденного «простоя», животное было обречено на верную гибель от истощения. Тем не менее, учитывая то, что животное во время отдыха висело вниз головой, зацепившись тазовыми конечностями (Коуэн, 1982) (фактически животное находилось в АНОП), оно пребывало в состоянии торпора (подобно рецентным летучим мышам). Данное состояние предусматривает понижение общего уровня метаболизма и сохранение энергетических возможностей для планирования в подходящих условиях. Кажется возможным и то, что в условиях повышенного парциального давления кислорода в атмосфере Земли во времена существования летающих ящеров, в частности, птерозавров (Dudley, 1998, 2000), пассивная диффузия кислорода через неоволошенные кожистые перепонки, образующие крылья птерозавров, могла обеспечить животным необходимый уровень метаболизма для осуществления активных режимов парящего полёта. Однако такая гипотеза в литературе ещё не рассматривалась.

Возникновение полёта у птиц стало объектом многочисленных дискуссий, которые не утихают до настоящего времени (Grumberg, 2003, Курочкин, 2006 и др.). «Примитивные перьевые структуры впервые появились у нелетающих наземных тероподных динозавров. Вероятно, изначально эволюция пера не была связана со становлением его аэродинамической функции, хотя некоторые авторы считают, что перья появились именно для полёта (Prum, Brush, 2002; Sumida, Brochut, 2002; Wu et al., 2004)» (Чернова, 2008: 132). Е. Н. Курочкин (2006) полагает, что первичное оперение у ранних птиц и ранних тероподных хищных динозавров сначала появилось как теплоизолирующий и солнцезащитный покров. Арбореальный способ жизни ранних птиц обусловил использование ими перьевого покрова как средство освоения аэродинамики для быстрого спуска с деревьев или коротких перелётов с ветки на ветку (Курочкин, Богданович, 2008).

Общепринято считать, что у птиц полёт стал возможным благодаря наличию у них дополнительных органов дыхания — воздушных мешков, хотя на этот счёт имеются и возражения (Ирисов, 1992). Отмеченное возражение Э. А. Ирисова, исключая связь полёта и наличие воздушных мешков птиц, кажется не достаточно аргументированным и не подкрепленным достоверными морфофизиологическими данными.

А. Н. Северцов, перечисляя ряд последовательных ароморфозов, «...высоко поднявших общую организацию птиц над уровнем организации их рептилийных предков», подчеркивает, что «...изменения в органах дыхания и кровообращения наступили раньше других и что именно они сделали возможным дальнейшее прогрессивное развитие нервной системы, органов высших чувств, мускулатуры и скелета» (Северцов, 1949: 288). В отношении млекопитающих он отмечает: «По-видимому, и в этом ряду прогрессивная эволюция началась с изменений, воз-

никших в органах дыхания, в органах кровообращения и в ротовом аппарате рептилийных предков млекопитающих» (Северцов, 1949: 289).

Морфологические структуры в виде воздухоносных мешков, которые активно включаются в работу респираторного аппарата, являются монополией птиц. В то же время «у хамелеонов, некоторых ящериц и змей задняя часть лёгких имеет тонкостенные пальцевидные выросты — подобие воздушных мешков птиц...» (Наумов, Карташев, 1979: 43). Эти образования у ужа обыкновенного, *Tropidonotus natrix*, описаны, в частности, И. И. Шмальгаузенем (Schmalhausen, 1905).

Э. А. Ирисов (1992) справедливо отмечает, что проблему дефицита кислорода в процессе эволюции любое наземное позвоночное должно было решать путём совершенствования дыхательной системы. Так, у пермских парарептилий, описанных М. Ф. Ивахненко в 1987 г., образование воздушных мешков произошло вследствие дефицита кислорода при обитании в горах (Ирисов, 1992). И по мнению автора, те же места обитания привели к возникновению данных структур у птиц. Эти факты, вероятно, могут служить основанием для объяснения возможного появления воздушных мешков у птиц. Во-первых, данные структуры могли развиваться на базе подобных структур, имевшихся у их далёких предков. Во-вторых, они служили для восполнения дефицита кислорода, появившегося вследствие повышенной локомоторной нагрузки, что, вероятно, было связано с освоением птицами новых экологических ниш (обитание на деревьях или скалах). Соответствующее прогрессивное развитие воздушных мешков обеспечило повышение эффективности дыхательного аппарата птиц, что, в свою очередь, повысило функциональные возможности локомоторных органов и привело к возникновению активного полёта.

О. Ф. Чернова (2008) полагает, что «...планирующие и летающие млекопитающие появились даже раньше птиц» (Чернова, 2008: 132). На это указывает, в частности, находка *Volaticotherium antiquus*, возраст которой 125 млн лет (Meng et al., 2006 цит по: Чернова, 2008).

Рецентные шерстокрылы (*Syncephalus volans*, Dermoptera) имеют кожистую летательную перепонку. Она натянута от шеи, охватывает грудные, тазовые конечности и хвост. Однако её поверхность имеет волосяной покров, что указывает на ограниченное участие этой кожи в газообмене. В отличие от рукокрылых, костные элементы кисти их грудных конечностей не претерпели удлинения. Эти животные совершают перелёты в виде планирующих прыжков на расстояние до 60 м. Обычно передвигаются в кронах деревьев, держась за ветви четырьмя конечностями (спиной вниз).

Менее выраженная туловищная складка орошеённой кожи, которая натягивается между грудными и тазовыми конечностями во время планирования животных, развита у отдельных представителей современных грызунов (например, у летяги — *Pteromys volans*, Pteromyidae). Вряд ли можно предполагать газообменную функцию данного кожного образования. Пассивное парение, или скольжение, требует меньших энергетических затрат, так как животные для передвижения используют энергию внешней среды (Гладков, 1949), и, следовательно, — спрос на кислород у них относительно меньше, чем у животных с активным (машущим) полётом.

2.2.2. Реализация полёта животными в связи с эволюцией атмосферы. Все выше названные предковые формы рецентных животных, использующих активный полёт, претерпели ряд морфологических трансформаций. Они приобрели специализированные органы, увеличившие площадь диффузионной поверхности для атмосферного кислорода, и структуры, обеспечившие эффективный процесс доставки кислорода.

Эти морфологические изменения могли появиться вследствие изменения генетических программ на фоне соответствующих изменений во внешней среде. Влияние внешней среды на формирование органов, а также на изменение их функций безоговорочно принимается всеми биологами. Тем не менее в научной лите-

ратуре отсутствуют аргументированные представления о конкретных факторах среды, вызывающие те или иные изменения в строении или функции организмов, равно как и о механизме действия этих факторов.

Возможным фактором, способствующим процессу становления полёта у наземных животных, мог быть фактор парциального давления кислорода в атмосфере (Bouse, 1998; Dudley, 1998). Исследователи отмечают, что повышение парциального давления кислорода в отдельные периоды истории планеты способствовало реализации полёта у насекомых в девоне, у птерозавров — в триасе, птиц — в конце юры, рукокрылых — в меловом периоде. По их мнению, повышение парциального давления кислорода в атмосфере способствовало мобилизации необходимой для полёта энергии, а также увеличению плотности атмосферы.

Видимо, для обсуждения возникновения полёта животных, необходимо рассмотреть вопрос о содержании кислорода в атмосфере.

Изменения газового состава в атмосфере Земли происходили неоднократно на протяжении её эволюции (Будыко, Ронов, 1973; Ясаманов, 1985; Berner, 2006; Berner et al., 2007).

Тектоно-магматическая активность Земли заметно проявилась на её поверхности приблизительно 3,8 млрд лет назад. Биологические процессы в водной среде начались приблизительно в это время, когда кислород в атмосфере отсутствовал (Сорохтин, Ушаков, 1989, 1990, 1991). О. Г. Сорохтин и С. А. Ушаков (1990) пишут, что в докембрийское время весь кислород, выделившийся в процессе конвективного массообмена мантийного вещества Земли, расходовался на простое окисление металлического железа — главного химического реагента, активно поглощавшего кислород из гидросферы (и атмосферы). Такая ситуация сохранялась более 1 млрд лет, когда на рубеже 2,8 млрд лет назад содержание кислорода в атмосфере составляло менее 1 % современного. Приблизительно 2,0 млрд лет назад эта величина достигла 1 %, и с этого момента начала неуклонно повышаться (Клауд цит. по: Летников, Сизых, 2002). Лишь после полного окисления мантийного железа до фазы магнетита (приблизительно на рубеже между протерозоем и фанерозоем — 670 млн лет назад) освобождающийся при формировании ядерного вещества кислород уже не задерживался в конвектирующей мантии, а беспрепятственно поступал в гидросферу и атмосферу Земли. О. Г. Сорохтин (1974) считает, что лишь после этого момента в земной атмосфере смог накапливаться кислород, выделявшийся в результате жизнедеятельности растений и фотодиссоциации воды.

По литературным данным (Ронов, 1959, 1976, 1980; Руттен, 1973 и др. цит. по: Ясаманов, 1985), основным источником кислорода в атмосфере был процесс фотосинтеза. Принято считать, что фотосинтез возник на Земле вместе с сине-зелёными водорослями, то есть 3200 млн лет назад. Однако их появление не привело к значительному содержанию кислорода в атмосфере.

Альтернативную гипотезу небиогенного источника кислорода в формировании атмосферы Земли предлагают Ф. А. Летников и Н. В. Сизых (2002). По их гипотезе, процессы гранитизации земной коры стали основными в формировании кислородной атмосферы Земли. Образование гранитов в земной коре сопровождается образованием воды, углекислого и угарных газов, а также выходом кислорода в атмосферу или частичным растворением его в воде. Историю развития планеты авторы делят на эпохи. Первая — эпоха образования гранитов на рубеже архея и протерозоя (2,8–2,5 млрд лет назад) — сопровождалась первым значительным пополнением атмосферы кислородом (1 % современного). Вторая эпоха (1,4 млрд лет назад) обозначена образованием красноцветных толщ гранита и характеризуется содержанием кислорода в атмосфере чуть выше 1 %. И лишь спустя 730 млн лет содержание кислорода достигло 7 % современной его величины. Третья эпоха, начавшаяся приблизительно 550 млн лет назад (кембрий), повысила содержание кислорода до 10 % его современного уровня. В четвертой эпохе, начавшейся около 400 млн лет назад, содержание кислорода в атмосфере Земли приблизилось

к современному уровню. Высокое парциальное давление кислорода в атмосфере Земли привело к появлению первых наземных растений, которые сами начали выделять кислород в атмосферу, имеющий биогенную природу. Таким образом, за 150 млн лет количество кислорода в атмосфере Земли увеличилось в 10 раз, и атмосфера ещё до появления наземных растений более чем на 1/5 была насыщена кислородом (Летников, Сизых, 2002).

Следовательно, в период Фанерозоя количество кислорода в атмосфере Земли росло неравномерно: масса атмосферного кислорода вначале Фанерозоя составляла 1/3 современного его содержания, то есть 7 % (Будыко, Ронов, 1973) или 10 % (Летников, Сизых, 2002). Исследователи указывают на резкое повышение содержания кислорода в атмосфере, произошедшее 400 млн лет назад в девоне-карбоне (Будыко, Ронов, 1973; Ясаманов, 1985; Летников, Сизых, 2002). Однако материалы других, в частности, более поздних исследований (Bernier, Kothavala, 2001; Bernier, 2006; Bernier et al., 2007), опирающихся на уточнённую временную шкалу периодов Фанерозоя (Gradstein, Ogg, 1996), дают несколько отличную от прежних представлений картину колебаний содержания кислорода в атмосфере Фанерозоя. Значительное повышение парциального давления кислорода приходится на ранний девон — до 26 %; после чего последовало резкое его снижение — до 13 % в среднем девоне перед мощным повышением — до 35 % на протяжении девона-карбона с продолжительным пиком в среднем и позднем карбоне. Затем следовало такое же резкое снижение парциального давления кислорода — до 15 %, что приходится на период поздняя пермь — ранний триас. Прежние расчёты указывают, что данные события происходили в конце пермского периода, что было вызвано развитием аридных условий, сокращением растительной массы, резким возрастанием потребления кислорода на процессы окисления и расцветом гнилостных микроорганизмов (Ясаманов, 1985; Bernier, Canfield, 1989 цит. по: Dudley, 1998).

Следующий непродолжительный всплеск наблюдался в середине триаса — до 18 %, после которого — очередное снижение почти до 12 % в конце триаса.

И, наконец, в юрском периоде началось равномерное повышение парциального давления кислорода вплоть до наших дней.

Характерно, что отмеченные изменения парциального давления кислорода в атмосфере Земли могут быть связаны с ключевыми эволюционными событиями.

Крылатые насекомые известны со времен карбона, причём они имели достаточно специализированные крылья, что свидетельствует о ещё более раннем возникновении этих форм. Существовавшие в среднем девоне насекомые были ещё бескрылыми (Залесский, 1949 и др.), а в конце девона — раннем карбоне среди них обнаружилось большое разнообразие крылатых форм (Wootton, 1990; Vogel, 1994, цит. по: Dudley, 1998). Таким образом, именно в конце девона в период мощного повышения парциального давления кислорода в атмосфере возникли первые крылатые насекомые. Некоторые стрекозы карбона имели гигантские (по современным меркам) размеры. Размах крыльев этих насекомых составлял более 70 см. Возможно, такому гигантизму способствовало высокое содержание кислорода в атмосфере (Carpenter, 1992 цит. по: Dudley, 1998; Boyce, 1998; Bernier et al., 2007). Большое парциальное давление кислорода в окружающей среде (до 35 %) увеличивало его пассивное поступление через респираторные органы насекомых путём диффузии, что создало предпосылки повышения уровня метаболизма животных в целом и привело к увеличению размеров тела (Dudley, 1998, 2000; Bernier et al., 2007).

Не исключено, что изменения парциального давления кислорода в атмосфере (его снижение до 15 %), произошедшие с конца пермского периода и продолжающиеся в течение раннего триасового периода, привели к вымиранию гигантских насекомых, как, впрочем, и других гигантских форм наземных животных. Это, по всей вероятности, было вызвано недостаточным парциальным давлением кислорода в атмосфере для эффективной работы пассивных респираторных органов.

Выше было отмечено, что при низком содержании кислорода в атмосфере (например, в условиях высокогорья) внешнее дыхание становится менее эффективным.

Следующее повышение количества кислорода в атмосфере, при котором его содержание достигло 18 %, произошло в середине триаса. К этому времени относятся многочисленные находки летающих ящеров — рамфоринхов.

В конце триаса — очередное повышение парциального давления кислорода совпадает с появлением в юре первых птиц. Появление предковых форм рукокрылых, возможно, приходится на поздний мел при достаточно высоком содержании кислорода в атмосфере.

Как видим, повышение парциального давления кислорода в атмосфере способствует не только мобилизации необходимой для полёта энергии, но и увеличению плотности атмосферы, реализация полёта в которой становится более эффективной.

Одним из факторов, влияющих на реализацию полёта животными, является сила тяжести Земли. Эволюция жизни на Земле во всех её сферах всегда проходила, сохраняя и развивая приспособления к силе тяготения, поскольку гравитационное поле было и остаётся постоянно действующим мощным фактором. Считается, что величина гравитационного поля является одной из немногих констант окружающей среды, действующих с момента зарождения жизни на Земле (Савин, 1979; Микроорганизмы..., 1983; Таирбеков, 1986 и др.). Тем не менее имеются взгляды о нестабильности гравитационного поля Земли. Биологи предполагают, что гравитационное поле Земли в течение эволюции биосферы не оставалось постоянным, а периодически изменялось, и полёт рукокрылых и птиц мог быть результатом этих изменений (Проблемы..., 1976).

Безусловно, что уменьшение силы гравитации на Земле могло быть тем толчком, который способствовал возникновению разных типов полёта во многих группах животных. Однако, несмотря на многочисленные факты, позволяющие предполагать изменения силы гравитации на Земле (Нейман, 1962; Красилов, 1969; Смирнов, Любина, 1969 и др.), прямых доказательств данных событий не имеется.

2.2.3. Гипотезы о возникновении летательных перепонки и становлении полёта у рукокрылых. Эволюцию рукокрылых нельзя рассматривать вне связи с освоением ими полёта. В литературе представлено несколько гипотез о становлении полёта у рукокрылых с предшествующим этому событию появлением летательных перепонки.

Анализируя имеющиеся на сегодняшний день гипотезы о происхождении рукокрылых, можно отметить несколько моментов. Во-первых, отсутствие промежуточных форм рукокрылых (в связи с неполнотой палеонтологической летописи) открывает путь в большинстве своём умозрительным построениям в вопросе эволюции отряда. Во-вторых, рассматривая лишь взрослые формы животных, большинство исследователей полагает, что уже начальные преобразования в виде удлинения грудных конечностей (в связи с древесным образом жизни предковой формы) и увеличение площади кожной поверхности кисти были подхвачены естественным отбором.

Ниже представлены в хронологическом порядке известные на сегодняшний день гипотезы, названия которым (за одним исключением) даны автором настоящей работы. Приведены также критические замечания по поводу дискуссионности или даже несостоятельности отдельных моментов этих гипотез.

Гипотеза «Фуражирования» (Jepsen, 1970). Возникновение летательных перепонки связывают не столько с полётом, сколько с процессом отлова насекомых. Предки рукокрылых охотились за насекомыми, сидя на «наесте», сбивая или ловя их грудными конечностями как сачком. Образование перепонки между пальцами увеличивало успех при ловле добычи. Постепенное удлинение всех отделов грудных конечностей и соединение пальцев перепонками послужило преадаптацией для полёта. Активные взмахи грудными конечностями при ловле насекомых привели к активному полёту. Для проверки этой гипотезы Дж. Спикмен (Speakman, 1999) попытался вычислить энергетические преимущества, которые животное

могло бы получить, используя эту стратегию пищедобывания. Оказалось, что даже самая благоприятная реконструкция свидетельствует о том, что потребовалось бы более одного дня непрерывного фуражирования, чтобы удовлетворить ежедневные энергетические потребности таких «охотников», т. е. в эволюции рукокрылых наличие периода охоты с вытянутой конечностью маловероятно.

Гипотеза «Мангровая» (Панютин, 1980). Обитание в мангровом лесу предковой формы рукокрылых явилось решающим фактором для возникновения рукокрылых. Удлинение грудных конечностей и особенно кистей связано с доставанием пищи с возможно большего расстояния и необходимостью приземления на топкую поверхность. Происхождение летательной перепонки не обсуждается. Эта структура использовалась в качестве парашюта (для гашения скорости при посадке) и при передвижении по топкой, илистой поверхности. Учащённые машущие движения грудных конечностей при спрыгивании вниз привели к активному полёту без стадии планирования. Гипотеза предполагает первичное возникновение у рукокрылых парашютирования, которое затем трансформировалось в активный машущий полёт.

Гипотеза «Терморегуляции» (Ковтун, 1984, 1990). Используя данные литературы, М. Ф. Ковтун заключает, что у животных, ведущих древесный образ жизни, отмечается удлинение грудных конечностей, и в частности пальцев кисти, а также усиление мускулатуры плечевого пояса. Вместе с тем автор отмечает, что предки рукокрылых не достигли высокой степени специализации к древесному образу жизни. Основной формой древесной локомоции этих животных было карабкание (а не хватание, как, например, у приматов). Возможно, это привело к относительному удлинению не только пальцев кисти, но и пястных костей. Автор полагает, что удлинение пястных костей могло иметь отрицательный эффект на локомоцию. Вместе с тем «...неизбежным следствием удлинения пястных костей является превращение зачаточной межпальцевой кожной складки в межпальцевую перепонку» (Ковтун, 1984: 276), и, таким образом, удлинение *пястных костей* автоматически привело к увеличению площади *межпальцевой* перепонки (курсив И. Ковалёвой). Механизм образования боковой и межбедренной перепонки автором не обсуждается. Образованная межпальцевая кожная перепонка способствовала отдаче тепла. Автор приводит высказывание А. Кромптона (Crompton, 1968) о том, что мезозойские млекопитающие обладали несовершенной терморегуляцией и страдали от перегрева. Следовательно, упомянутый негативный эффект удлинения костей был нейтрализован полезной функцией терморегуляции кожной перепонки, и тенденция к её увеличению была подхвачена отбором. Рассеивать тепло животное могло, находясь в подвешенном вниз головой состоянии с разведенными пальцами грудных конечностей, а, следовательно, и растянутой перепонкой. Это, по мнению автора, явилось изначальной причиной, стимулировавшей адаптацию к подвешиванию. При пролетании вблизи насекомого (потенциальной пищи) срабатывал инстинкт — животное пыталось поймать его с помощью увеличенных ладоней-сачков. При этом животное могло отрываться от субстрата, взмах кистей способствовал мягкому приземлению. Со временем, активно работая кистями (с межпальцевой перепонкой), животное могло несколько корректировать траекторию «пикирования». Так вырабатывалось «активное парашютирование», предшествовавшее активному полёту. Планирование автор считает тупиковым направлением для развития активного полёта.

У автора данной гипотезы не вызывает сомнений тот факт, что удлинение пястных костей грудных конечностей, заключённых в общий кожный мешок, привело к увеличению кожной поверхности всей кисти, включая пальцы (см. курсив).

Данная трактовка образования межпальцевой перепонки у рукокрылых вызывает недоверие. У большинства млекопитающих только пястные кости грудных конечностей заключены в общий кожный мешок, который для каждого пальца образует пальцевидные выросты. Имеется лишь незначительная кожная складка между проксимальными (первыми) фалангами пальцев. Напомним, что пальцы мле-

копитающих, как правило, образованы тремя фалангами, между которыми имеется суставное сочленение. Следовательно, удлинение пястных костей может привести лишь к увеличению описанного кожного мешка и никоим образом не отразится на величине складки кожи между пальцами. Таким образом, все пальцы кисти остаются свободными. И никакого «автоматического увеличения площади межпальцевой перепонки» произойти не может. Гораздо проще, учитывая законы биомеханики, представить процесс «сползания» кожного мешка с проксимальных фаланг и пястных костей при усиленном разведении пальцев.

Учитывая возможные отрицательные эффекты удлинения первично хватательной кисти, М. Ф. Ковтун выдвигает тезис, что диверсификация строения перепонки была связана её изначальной терморегуляторной функцией, особенно важной в жарком и влажном климате мезозоя, когда система терморегуляции была ещё не совершенной.

Данный вопрос также вызывает дискуссию. По всей видимости, и от перегрева, и от холода страдали в первую очередь крупные животные.

Известно, что у наземных рептилий пермского периода, в частности, у эдафозавров *Edaphosaurus* и диметродонтов *Dimetrodon* развились остистые отростки позвонков, которые служили опорой натянутой между ними кожистой перепонки — «парусу». «По-видимому, парус помогал регулировать температуру тела в районах, удалённых от воды. Эти животные были слишком крупные и не имели возможности полностью прятаться от зноя или холода, они, возможно, пользовались парусом для того, чтобы «понежиться» в лучах утреннего и вечернего солнца и для защиты от зноя днём, поворачивая край паруса к солнцу. Ночью им, вероятно, удавалось останавливать кровообращение паруса и тем самым сохранять тепло тела в течение холодных часов» (Коуэн, 1982: 118–119).

Другие исследователи полагают, что целям терморегуляции служили роговые выросты холоднокровных (эктотермных) предковых форм влажного и жаркого климата мезозоя (Чернова, 2008 и др.). «...По косвенным оценкам теплопроводность кератина примерно в 10 раз превышает теплопроводность воздуха» (Ивлев, Чернова, 2005).

У прерукокрылых кожная межпальцевая перепонка значительно увеличивала общую площадь тела и могла способствовать отдаче тепла путём радиации. Но, по всей видимости, при незначительных размерах тела животных необходимость отдачи тепла не имела существенного значения. Напротив, «...очень мелкие теплокровные животные нуждаются в изоляционном материале, так как в противном случае они очень быстро теряют тепло и умирают от холода» (Коуэн, 1982: 138). Можно полагать, что эти животные вели довольно скрытый образ жизни, избегали прямых солнечных лучей, прячась среди ветвей деревьев, и, по-видимому, не подвергались перегреву. Скорее всего, эти животные боролись с возможным переохлаждением, следствием чего было приобретение ими способности к гибернации. Этот тезис будет обсуждён ниже.

И наконец, автор затрагивает вопрос о приобретении животными способности к АНОП. Для прерукокрылого, по мнению М. Ф. Ковтуна, главной формой локомоции было карабкание. Очевидно, животное использовало когти тазовых конечностей для опоры и подтягивало тело вверх с помощью грудных конечностей, используя когти противопоставленных больших пальцев. Остальные пальцы кисти с межпальцевой перепонкой были сложены. По всей видимости, для расправления межпальцевой перепонки не было необходимости подвешиваться вниз головой. В случае висения вниз головой грудная конечность вместе со сложенной кистью просто свесится и, таким образом, необходимы дополнительные усилия мышц для разведения пальцев и удержания их в этом положении. Следовательно, причина приобретения прерукокрылыми способности к подвешиванию также остаётся на стадии обсуждения.

Гипотеза «Планирования» (Norberg, 1985; Rayner, 1986). Удлинение грудных конечностей и усиление мускулатуры плечевого пояса вызвано древесным обра-

зом жизни. Происхождение летательной перепонки не обсуждается; данное образование использовалось с целью локомоции — планирования для перемещений между ветвями деревьев. Такой эволюционный сценарий возникновения активного полёта (прохождение стадии планирования) не поддерживается сравнительно-морфологическим анализом структур, обеспечивающих планирующий и активный полёт (Ковтун, 1984). Морфологические перестройки в грудной конечности, необходимые для планирования, не сопровождались удлинением звеньев грудных конечностей и, особенно, элементов кисти. При этом планирование обеспечивает выживание в данной экологической нише, то есть является как бы завершённой стадией эволюции и тупиковой в плане развития активного полёта.

Гипотеза «Респираторная» (Kovalyeva, 1994) была предложена автором данной работы, исходя из полифункциональности летательной перепонки: у рукокрылых активный машущий полёт стал возможным благодаря участию кожных перепонки в газообмене (помимо других функций). То есть для реализации активного полёта необходимы не только эффективные перестройки газообменных органов (лёгких), но и функционирование дополнительных респираторных структур. Летательные перепонки, таким образом, взяли на себя роль не только органа локомоции (аэродинамическая функция), но и органа внешнего дыхания (респираторная функция), представляя собой обширную поверхность газообмена. Механизм происхождения летательной перепонки не обсуждался.

Данная гипотеза, выдвинутая почти двадцать лет назад, прежде всего, основана на том, что морфологически лёгкие рукокрылых вполне сходны с таковыми других представителей класса млекопитающих и не имеют каких-либо специфических особенностей (Шмидт-Нильсен, 1976; Шмидт-Нильсен, 1987 и др.). Исследователями допускается, что внешнее дыхание у рукокрылых интенсифицировано за счёт некоторого увеличения объема лёгких (по сравнению с другими млекопитающими); усовершенствования отдельных лёгочных структур, например уменьшение толщины газово-кровяного барьера (Шмидт-Нильсен, 1976; Gehr et al., 1981; Maina et al., 1982, 1991; Maina, Nicholson, 1982; Maina, Settle, 1982); а также за счёт подвижности рёбер, которая облегчает процесс дыхания во время полёта (Thomas, Suthers, 1970). Вместе с тем сравнение с дыхательной системой птиц показало, что рукокрылые не достигли такого совершенства в строении дыхательного аппарата, как птицы (Maina, West, 2005). Об уникальном газообменном аппарате птиц свидетельствует, в частности, возможность полёта птиц на больших высотах (Ирисов, 1989 и др.) и совершения ими дальних миграций без отдыха. Однако данных, свидетельствующих об активном участии летательной перепонки рукокрылых в газообмене, не было. Ко времени появления гипотезы были проведены лишь единичные эксперименты на рукокрылых (Herreid II, Schmidt-Nielsen, 1966; Herreid II et al. 1968), подтверждающие эффективное выведение углекислого газа кожей летательной перепонки, о чём упоминалось выше. Настоящая работа посвящена доказательству выдвинутой гипотезы.

Гипотеза «Молекулярно-генетическая» (Weatherbee et al., 2006; Sears, 2008). Генетические и морфогенетические трансформации обусловили появление крыла у рукокрылых вследствие того, что развитие межпальцевой перепонки и удлинение скелетных элементов грудной конечности находятся под молекулярно-генетическим контролем. Снижение уровня апоптоза клеток межпальцевой мезенхимы и их сохранение привело к появлению межпальцевой кожной перепонки; одновременно под контролем генных механизмов происходил пролонгированный рост скелетных элементов грудной конечности.

В данной гипотезе не выяснены причины, регулирующие экспрессию генов, снижающих уровень апоптоза клеток межпальцевой мезенхимы грудной конечности у рукокрылых. Признавая сложность изучения данного вопроса, можно отметить, что в настоящее время уже имеется опыт подобных исследований. Так, генные мутации, а именно: «...изменения в молекулярных сигнальных путях (под влиянием фак-

торов окружающей среды), участвующих в формировании структур кожных придатков» — могли вызвать увеличение количества «протоволоос», приведшее к распространению и уплотнению волосяного покрова (Чернова, 2008: 132). «В эволюции амниот различные вариации в числе и размерах кожных придатков могли послужить базой для возникновения спектра различных фенотипов животных (адаптивной радиации), т. е. такие вариации являются субстратом для отбора и становятся «продвинутыми» при определённых изменениях окружающей среды» (Чернова, 2008: 134).

К сожалению, до сих пор не выявлены причины (в частности факторы окружающей среды), вызвавшие генетические трансформации, повлекшие за собой морфологические перестройки грудной конечности рукокрылых.

Гипотеза «Эволюционная эколого-морфологическая» (авторское название) (Панютина, Корзун, 2009). Обсуждается преобразование типичной парасагитальной грудной конечности предка в конечность, специализированную к перемещениям по стволам деревьев большого диаметра. Планирование и передвижение по стволам деревьев большого диаметра, а затем управляемое планирование стали преадаптацией к машущему полёту. Отмечается первичное камуфляжное значение боковой части перепонки (туловищной) и роль позднее возникшей межпальцевой перепонки для управления траекторией планирования. Причины и механизмы происхождения летательной перепонки не обсуждается.

2.2.4. Интегративный подход к проблеме возникновения летательных перепонок у рукокрылых и эволюции отряда Chiroptera. Большинство из вышеприведенных гипотез о происхождении рукокрылых основывается на том, что летательные перепонки рукокрылых явились новообразованием (эволюционным новшеством). Исследователи полагают, что удлинение скелетных элементов грудной конечности и образование межпальцевой перепонки первоначально произошло вследствие мутационных процессов в одной из групп насекомоядных предков рукокрылых и было подхвачено естественным отбором то ли вследствие полезности для ловли насекомых, то ли для спуска с высоты, то ли для терморегуляции. Постепенно увеличиваясь и совершенствуясь в ходе эволюции этой группы животных под постоянным давлением отбора, это новообразование превратилось в крыло современных рукокрылых, что соответствует градуалистическим представлениям об эволюции. Напротив, гипотеза о происхождении летательной перепонки рукокрылых вследствие изменения молекулярно-генетических процессов, произошедших на ранних этапах онтогенеза (Weatherbee et al., 2006; Sears, 2008 и др.), является примером сальтационных процессов в эволюции.

Что же послужило причиной молекулярно-генетических изменений в одной из групп ранних млекопитающих?

На основании многочисленных исследований установлено, что практически все клетки данного организма содержат в геноме одну и ту же ДНК, однако экспрессия генов в клетках одного типа явно отличается от их экспрессии в клетках другого типа. Этот и другие факты привели к мнению, что «... дифференцировка обуславливается изменениями дифференциальной экспрессии генов в различных клеточных линиях развивающегося зародыша» (Рэфф, Кофмен, 1986: 118). Об этом еще ранее писал Д. Трумэн (1976), отмечая, что для выяснения, как происходит дифференцировка, нужно выяснить механизмы процессов, благодаря которым в одних клетках активны одни комбинации генов, а в других — другие. Впоследствии экспериментальными проверками установлено, что дифференциальное действие генов вызывается факторами, локализованными в цитоплазме, и что компоненты цитоплазмы действительно способны направлять функцию ядра (Рэфф, Кофмен, 1986: 123).

Компоненты цитоплазмы по отношению к ядру можно считать внешними факторами, несмотря на то, что цитоплазма и ядро принадлежат одной структуре — клетке. К внешним факторам, оказывающим влияние на развитие живых систем в первую очередь можно отнести «...воздействие земного притяжения, света, тепла, направленного движения пищевых и энергетических потоков» (Яровой, 2005: 56).

Даже изначальная неоднородность различных участков протоплазмы яйца (вызываемая, в частности, фактором гравитации) оказывает влияние на активность генов, а клеточные линии развивающегося зародыша находятся не только в различных индукционных взаимодействиях между собой, но и во взаимодействиях с окружающей средой (Яровой, 2005: 56). Таким образом, тезис о влиянии факторов внешней среды на реализацию внутренней наследственной информации имеет твёрдое основание, равно как и на формирование органов и на изменение их функций (Северцов, 1949; Трумэн, 1976; Шмальгаузен, 1982; Уголев, 1985; Crompton, 1968).

И. И. Шмальгаузен отмечал: «По-видимому, все реакции организма возникают первоначально в связи с факторами внешней среды, вызывающими формообразовательную реакцию» (Шмальгаузен, 1982: 214), а «изменение отдельных факторов внешней среды с неизбежностью влечёт за собой изменение тех органов и признаков, которые по своей функции связаны с данными факторами среды» (Шмальгаузен, 1982: 16).

В задачи настоящего исследования не входит рассмотрение существующих взглядов на механизмы наследования, приобретения признаков, видообразования и макроэволюции. Хочется лишь привести следующее соображение: «Претерпевая те или иные изменения и осуществляя генетический поиск, генетический аппарат создаёт базу для надёжного воспроизведения тех удачных поведенческих и физиологических реакций, которые осуществил организм в ответ на сдвиги во внутренней или внешней среде» (Назаров, 2007: 419).

Большинство из приведенных выше гипотез о происхождении летательной перепонки рукокрылых не рассматривает воздействие каких-либо конкретных факторов окружающей среды как причину появления эволюционно новой структуры у рукокрылых. И, по всей видимости, это касается не только вопроса о возникновении рукокрылых. В связи с этим И. И. Шмальгаузен писал: «Нужно не только гораздо полнее изучить факторы, связывающие индивидуальное формообразование организма в один целостный процесс, но нужно изучить факторы, определяющие координацию частей при филогенетических преобразованиях организма. И наконец, наиболее важный вопрос, — каким образом исторически возникал весь этот связующий механизм и какова его роль в процессе дальнейшей эволюции. Это — огромная цепь совершенно ещё не разработанных вопросов огромного и теоретического, и практического значения» (Шмальгаузен, 1982: 18).

В данной работе изложено представление о морфогенетическом и молекулярно-генетическом происхождении летательной перепонки рукокрылых, которое можно сформулировать следующим образом: летательная перепонка рукокрылых — результат морфогенетических и молекулярно-генетических перестроек, произошедших в эмбриогенезе предковой формы рукокрылых под действием определённых внешних факторов и этологических особенностей животных.

Из факторов внешней среды, которые в наибольшей степени могут оказывать влияние на морфогенез различных тканей и органов большинства животных, и в частности рукокрылых, рассматриваются фактор парциального давления кислорода и фактор земной гравитации.

Антигортостатическое положение (АНОП) у рукокрылых. Следует учитывать, что рукокрылые являются уникальными животными среди рецентных млекопитающих не только в связи с освоением активного полёта, но и с их способностью находиться в АНОП продолжительное время. Последнее не характерно для других представителей рецентных отрядов млекопитающих. Нахождение в подвешенном состоянии (уцепившись за ветки деревьев четырьмя конечностями), которое мы наблюдаем у ленивцев или шерстокрылов, не является нахождением в АНОП. Главным критерием АНОП является каудокраниальное направление продольной оси тела и головы животногосонаправленно вектору гравитации. Следовательно, представители рукокрылых обладают определённой спецификой в части их превалирующей ориентации в гравитационном поле Земли.

По мнению многих биологов, выявление основных закономерностей эволюции организмов на нашей планете невозможно без учёта силы гравитации и, в частности, её векторности (Коржуев, 1971; Савин, 1979 и мн. др.). Гравитация, в отличие от большинства других природных (абиотических) факторов, величина не скалярная, а векторная. Гравитационные эффекты возникают при стабильной ориентации развивающейся системы по отношению к вектору силы тяжести (Савин, 1979). То есть одним из главных условий возникновения биологических эффектов силы тяжести является определённое положение организма в гравитационном поле Земли на протяжении достаточно длительного времени.

Ранее установлено, что представители семейства подковоносых летучих мышей (*Rhinolophidae*) до 90 % своей жизни проводят в АНОП, когда продольная ось их тела сонаправлена в каудокраниальном направлении с вектором гравитации (Ковалёва, 2007). К тому же подковоносы практически полностью исключают тетраподную локомоцию, то есть перемещение по субстрату на четырёх конечностях (Stebbins, 1988 и др.). Ориентация тел относительно вектора гравитации других представителей данного отряда, в частности гладконосых летучих мышей (*Vespertilionidae*), в течение суток может меняться. Отмечается, что многие из них, в отличие от подковоносых летучих мышей, используют тетраподную локомоцию как для перемещений в местах отдыха, так и для отлова добычи на земле, стволах и ветках деревьев. Однако АНОП всё равно составляет существенную часть в их жизни — до 75 % времени суток (Ковалёва, 2007). Исследователи отмечают, что во время отдыха рукокрылые находятся в подвешенном (вниз головой) положении (Schober, 1983; Stebbins, 1988; Stratmann, 1978).

Выше было отмечено, что продолжительное нахождение в АНОП вызывает ряд функциональных изменений в организме наземного животного, прежде всего в его кровеносной и дыхательной системах, отражаясь на общем метаболизме (Altemeier et al., 2004). Кроме того, продолжительное нахождение в АНОП приводит к перераспределению крови. Вследствие постуральных реакций (отток крови под действием силы тяжести) наблюдается снижение кровоснабжения, в частности, органов грудной и брюшной полостей (Воробьёв, 2004; Шимкус, 2006).

Нельзя исключить, что снижение кровоснабжения органов брюшной полости рукокрылых могло привести к снижению парциального давления кислорода в плацентарной крови и, следовательно, в крови эмбриона. Такие последствия АНОП (гипоксический стресс) могут быть губительными для эмбрионального развития, о чём свидетельствуют данные экспериментов (Масіцька, Яценко, 2006 и др.).

Принято считать, что эмбриональное развитие плацентарных животных происходит в относительно стабильных и, таким образом, комфортных условиях, при которых эмбрионы находятся в неизменных температурных режимах, имеют бесперебойное снабжение кислородом. Однако у всех млекопитающих плацентарная кровь матери имеет низкое парциальное давление кислорода. Е. М. Крепс приводит высказывание английского физиолога Дж. Баркрофта о том, что плод в утробе матери испытывает то же, что альпинист на Эвересте: и там, и там «напряжение кислорода» одинаково. Это говорит о том, что гипоксия при плацентарном развитии является нормой или даже необходимым условием развития. Вместе с тем гипоксия является одним из наиболее значимых стрессовых факторов, влияющих на эмбриональное развитие (Шаторна, 2009 и др.). Она вызывает многочисленные патологии плода. «Одной из наиболее сложных задач в период утробного развития является обеспечение организма плода кислородом, определяющем, в конечном счёте, уровень интенсивности обмена веществ, а следовательно, и темпы развития плода» (Коржуев, 1960: 52).

У рукокрылых, как мы отмечали выше, в связи с продолжительным нахождением в АНОП, плацентарная кровь менее обогащена кислородом, чем у других млекопитающих. И угроза гипоксии для рукокрылых была бы более выражена, чем у других млекопитающих, если бы источником кислорода служила только плацентарная кровь.

Однако плацентарная кровь является не единственным источником кислорода для эмбрионов млекопитающих. Источником кислорода для эмбриона млекопитающих, в частности рукокрылых, служит также амниотическая жидкость, в которой находится эмбрион. Амниотическая жидкость поставляет кислород к покровным тканям и, частично, к внутренним органам, проникая через стенки пищеварительной трубки эмбриона при её заглатывании.

Известно, что парциальное давление кислорода в амниотической жидкости у всех исследованных млекопитающих в 2–4 раза превышает парциальное давление кислорода в крови пупочной вены, несущей кровь от плаценты к эмбриону (Фёдорова, 1982; Фёдорова, Быкова, 1982; Савельева и др., 1984; Григорян и др., 1985; Абрамченко и др., 1989; Окоев, Саркисян, 1985; Ганонг, 2002 и др.). Источник поступления кислорода в амниотическую жидкость неизвестен (Фёдорова, Быкова, 1982). Возможно его проникновение из микрососудистого русла децидуальной оболочки и миометрия или из интерстициальной жидкости материнского организма, окружающей эмбрион в его оболочках, куда кислород поступает из атмосферного воздуха. Полагают, что интерстициальная жидкость может обогащаться кислородом не только из крови, но и атмосферы. Подобная картина наблюдается в ликворе (спинномозговая жидкость), парциальное давление кислорода которого превышает парциальное давление кислорода крови сосудов, проходящих в оболочках мозга.

Эктодермальные ткани эмбриона млекопитающих (в частности рукокрылых) лучше снабжаются кислородом, чем внутренние ткани и органы, поскольку они омываются амниотической жидкостью, содержание кислорода в которой больше, чем в плацентарной крови. Однако разница (градиент) парциального давления кислорода между кровью, поступающей через плаценту, и амниотической жидкостью у рукокрылых выше, чем у других млекопитающих.

Согласно физическому закону облигатного осмотического обмена между организмами и внешней средой, чем больше разница между концентрацией вещества во внешней среде и в жидких средах организма (наличие градиента), тем более выраженной становится направленность результирующей диффузии в сторону меньшей концентрации этого вещества (Эккерт и др., 1992).

По-видимому, несколько иные условия эмбрионального развития рукокрылых (при которых происходит повышение градиента парциального давления кислорода между кровью эмбриона и амниотической жидкостью) стали определяющим фактором, повлиявшим на изменение генной экспрессии и вызвавшим соответствующие морфологические перестройки.

Физиологические предпосылки возникновения летательных перепонок рукокрылых. Рукокрылые, обитающие в условиях континентального климата, отличаются наличием гибернации при снижении температуры среды в зимнее время. При этом на фоне понижения общей температуры тела происходит замедление всех жизненных функций организма животных и, в первую очередь, снижение поглощения кислорода. А. Н. Курсков (1980) отмечал, что в состоянии «оцепенения» летучие мыши совершают по 5–6 вдохов в минуту; нередко паузы между вдохами (апноэ) наблюдаются до четверти часа. Сердечные сокращения также замедляются. В период спячки наблюдается до 8–9 сокращений сердца в минуту (у некоторых животных вообще не регистрировались движения грудной клетки), в то время как у активных животных сердце сокращается от 420 до 970 раз в минуту (Калабухов, 1985). В экспериментах К. П. Иванова (1961), сокращения сердца у летучих мышей при «разогревании» учащались до 500–800/мин., а дыхательные движения — до 250–300/мин. В эксперименте летучая мышь в спячке могла находиться под водой до 16 мин. (Hall, 1832, цит. по: Калабухов, 1985).

Вышеприведенные физиологические показатели летучих мышей не рассматривались исследователями в связи с уникальной особенностью летучих мышей —

продолжительным нахождением в антиортостатическом положении (АНОП). Впадение в спячку (гибернация) и понижение температуры тела находящихся в АНОП животных происходит при температуре окружающей среды ниже 11 °С. Температура тела гибернирующего животного может снижаться до 0,1 °С (Калабухов, 1985; Davis et al., 1967 и др.). Эту физиологическую реакцию организма летучих мышей исследователи связывали с пониженной температурой окружающей среды. Наличие суточных фаз оцепенения рукокрылых (торпор) при высокой температуре окружающей среды (в тёплое время года) исследователями не обсуждалось. Между тем этот феномен можно связать с нахождением рукокрылых в АНОП. Как отмечалось выше, последствием АНОП является снижение метаболизма животных даже при сравнительно высокой температуре окружающей среды (Altemeier et al., 2005).

Способ понижения температуры тела (и, соответственно, метаболизма) путём изменения поведения, по всей видимости, является оптимальным способом борьбы с неблагоприятной для организма температурой окружающей среды. Так, Р. Коуэн (1982) отмечал уже у рептилий наличие способности контролировать внутреннюю температуру тела путём специфического поведения в зависимости от ситуации. Способ понижения температуры тела, наблюдаемый у рукокрылых, путём принятия антиортостатического положения тела, возможно, использовался ещё птерозаврами.

У рукокрылых, живущих в умеренном климате средних широт, спаривание происходит или перед гибернацией (начало осени), или во время гибернации в редкие периоды активности между баутами оцепенения, или в конце гибернации (ранней весной). Длительность беременности у рыжей вечерницы — 7–10 недель; роды у рукокрылых происходят к концу мая или в начале июня (Каменова, 1980; Мосияш, 1985; собственные наблюдения). Ориентировочно наступление беременности происходит в конце марта — начале апреля, когда среднесуточная температура окружающей среды не выше 11 °С. В это время ещё не начался активный лёт животных, что связано с низкими ночными температурами и отсутствием насекомых (их отсутствие также связано с низкими температурами). Беременные самки рукокрылых не изменяют кардинально свой образ жизни, находясь большую часть суток в АНОП. Отмечается, что представители пещерных видов рукокрылых к концу зимы предпочитают держаться мест с более высокой окружающей температурой — размещаясь ближе к выходу. Нередко рукокрылые образуют так называемые материнские колонии. Однако только к концу апреля — середине мая рукокрылые средних широт предпринимают сезонные миграции и начинают активно охотиться.

На основании этих немногочисленных данных, было проведено сопоставление времени окончания гибернации, наступления беременности и морфогенеза летательной перепонки эмбриона рукокрылых. Оказалось, что эмбрион рукокрылых больше всего может страдать от гипоксии на средних эмбриональных стадиях развития. Именно в это время (и, возможно, поэтому) формируются летательные перепонки. Так, на 16-й стадии эмбрионального развития (наряду с сохранением клеток межпальцевой мезенхимы на грудной конечности) наблюдается образование складок и морщинок на теле эмбриона, что свидетельствует о разрастании покровных тканей. На 17-й стадии — сохранение клеток межпальцевой мезенхимы грудных конечностей, а также появление зачаточной боковой перепонки указывают на процесс увеличения площади покровных тканей и в связи с этим формирования летательной перепонки.

Клеточные и молекулярно-генетические механизмы формирования крыловой перепонки у эмбрионов рукокрылых. Ранее отмечено, что мезенхимные клетки межпальцевой области грудных конечностей подвергаются апоптозу в эмбриогенезе большинства млекопитающих и птиц (Pautou, 1975; Hurlle et al., 1985; Zou, Niswander, 1996; Ganam et al., 1999; Sun et al., 2002; Tickle, 2002; Kimura et al., 2005; Fernandez-

Teran et al., 2006; Giannini et al., 2006; Nissim et al., 2006; и др.). Наряду с этим отмечено снижение процессов апоптоза клеток данной области грудной конечности в эмбриогенезе рукокрылых (Sears et al., 2006; Weatherbee et al., 2006; Zuzarte-Luis et al., 2007; Adams, 2008; Cooper, Tabin, 2008; Farnum et al., 2008; Sears, 2008). Исследователями отмечено также, что активизация или снижение апоптоза мезенхимных клеток межпальцевой зоны грудной конечности рукокрылых происходит вследствие экспрессии или ингибирования определённых генов и их групп. Таким образом, исследователями сделано заключение, что, во-первых, крыло рукокрылых формируется из зачатка, подобного зачатку грудной конечности других млекопитающих; и, во-вторых, уникальные морфологические особенности крыла рукокрылых связаны с иным (в сравнении с другими млекопитающими) характером функционирования систем регуляции генной экспрессии, под контролем которых происходит морфогенез. Вполне вероятно, что в эволюции предковой формы рукокрылых произошли мутации, которые изменили характер работы этих регуляторных систем. По-видимому, они были зафиксированы в эволюции рукокрылых.

На сегодняшний день вопрос о факторах, вызывающих различную активность генов, остаётся нерешённым. Однако исследователи, работающие в области тератологии, установили, что интенсивность апоптоза мезенхимных клеток межпальцевой перепонки эмбриона мыши зависит от парциального давления кислорода. Так, гипоксия может влиять на этот процесс, в частности, активизируя клеточную смерть (Chen et al., 1999). На факт влияния парциального давления кислорода на регуляцию генной активности указывают исследования, установившие наличие оксигенрегуляторных генов, экспрессия которых возникает под действием гипоксии (Wenger, 2000). После влияния гипоксии отмечается сдвиг в соотношении апоптоз-пролиферация (Шаторна, 2009).

Анализ условий, при которых протекает эмбриогенез рукокрылых, позволил выделить отдельные факторы, действие которых может явиться пусковым механизмом для вышеупомянутых событий.

Вероятно, внутренние органы эмбриона рукокрылых не получают достаточного количества кислорода из плацентарной крови, тогда как его покровные ткани омываются амниотической жидкостью, парциальное давление кислорода которой значительно выше, то есть создаётся высокий градиент по кислороду. Причём у рукокрылых, как было отмечено ранее, этот градиент выше, чем у других млекопитающих.

По-видимому, увеличение градиента парциального давления кислорода между кровью, снабжающей внутренние органы, и амниотической жидкостью, омывающей покровные ткани эмбриона предковой формы рукокрылых, могло стать причиной изменения экспрессии антиапоптотических белков, что способствовало сохранению клеток мезенхимы межпальцевой области грудной конечности животных. Известно, что клеточные линии развивающегося зародыша находятся не только в различных индукционных взаимодействиях между собой, но и во взаимодействиях с окружающей средой (Рэфф, Кофмен, 1986). По всей видимости, оксигенация покровных тканей повысила метаболизм составляющих их клеток, что привело к сдвигу соотношения пролиферации и апоптоза, а также к увеличению кожной поверхности в целом.

Настоящим исследованием показано, что складчатость кожи (впервые появляющаяся у эмбрионов 16-й стадии развития) прогрессирует, и на теле эмбрионов плодного периода имеются складки кожи, разделённые глубокими бороздками. Возможно, что не только увеличение площади покровных тканей, но и процесс васкулогенеза, наблюдаемый при формировании летательной перепонки рукокрылых, имеет связь с условиями их эмбрионального развития. Вероятно, что густая сеть капилляров и кровеносных сосудов покровных тканей эмбрионов рукокрылых может свидетельствовать о выполнении покровными тканями газообменной функции. Подобное прогрессивное развитие васкуляризации кожных образований

под влиянием фактора парциального давления кислорода было отмечено среди позвоночных (Meyer-Rochow, 1989 и др.).

Таким образом, представление о влиянии такого фактора внешней среды, как парциальное давление кислорода на экспрессию генов, отвечающих за сохранение межпальцевых мезенхимных клеток, возможно, имеет основание.

На выполнение генетических программ индивидуального развития влияют и другие факторы. Например, микрогравитация подавляет процессы апоптоза у эмбрионов амфибий (Komazaki, 2004): при развитии морулы тритонов в условиях искусственной микрогравитации (вращение при 6 об./мин.) толщина презумптивной эктодермы оказалась значительно больше, чем при обычных условиях.

По мере роста эмбриона растёт и площадь летательной перепонки. Как результат — дистальные отделы развивающихся грудных конечностей эмбриона, а также мезенхимные зачатки, формирующие впоследствии боковые и межбедренные участки летательной перепонки, увеличиваются, васкуляризируются, приобретая функцию газообменных органов.

Подобные преобразования наблюдаются среди других позвоночных. Так, разрастание покровных тканей наблюдается у некоторых водных личиночных форм животных. Такие органы личинок амфибий, как лопасти хвостового плавника — дериваты кожи, имеют сильно развитую систему поверхностно лежащих кровеносных сосудов. Это свидетельствует о значении данных образований в качестве компенсаторных личиночных органов дыхания, появляющихся в то время, когда органы кровеносной системы ещё слабо развиты и не способны обеспечить потребности организма в кислороде (Медведев, 1937).

Возникновение дополнительных газообменных органов рыб (в частности лёгочных структур у девонских двоякодышащих рыб) связывают с недостатком кислорода в воде на фоне снижения его парциального давления в атмосфере (Clement, Long, 2010).

Наличие кожных перепонок, натянутых или между конечностями и туловищем животных, или между пальцами грудных и тазовых конечностей, или между тазовыми конечностями, включая хвост, не кажется чем-то необычным. Такие структуры имелись как у вымерших наземных или водных животных, так и у рецентных животных. Например, межпальцевые кожные перепонки имеются у млекопитающих, ведущих водный или полуводный образ жизни (представители однопроходных, насекомоядных, грызунов, ластоногих, китообразных). Они расцениваются как специфические адаптации к водному образу жизни, но механизм и причины их образования остаются необъяснёнными. По-видимому, здесь также задействован фактор парциального давления кислорода. Эмбриональное развитие представителей перечисленных групп животных протекает на фоне гипоксии, вызванной длительным нахождением под водой.

В качестве подтверждения значимости выдвинутого фактора на процесс сохранения межпальцевой перепонки грудной конечности рукокрылых может служить пример сохранения этой структуры в тазовых конечностях уток и её редукция у кур.

У гусеобразных (утки) генетически обусловленный механизм апоптоза не вступает в действие, и у них развиваются перепончатые лапы, в отличие от цыплят. Известно (Рагозина, 1960), что в зародышевом периоде развития птиц газообмен эмбриона обеспечивается сосудистой системой желточного мешка, который закладывается на вторые сутки инкубации. Наряду с сосудистой системой желточного мешка в газообмене эмбриона принимает участие сосудистая система аллантоиса. Его закладка начинается в конце вторых или в начале третьих суток инкубации. По данным Н. П. Бордзиловской (1955), у утиных и гусиных эмбрионов, в отличие от куриных, наблюдается более слабое развитие сосудистой системы желточного мешка, которая не только позже начинает функционировать, но и раньше утрачивает своё значение. Замедление общего развития утки и гуся в течение

первых двух периодов развития можно связать с более слабой интенсивностью обмена, обусловленной медленным развитием сосудистой системы желточного мешка, которая содержит менее густую сеть сосудов и меньшее количество форменных элементов, чем у зародыша кур на тех же стадиях развития. В целом отдельные этапы развития кровеносной системы у уток наступают в относительно более поздние сроки, чем у кур (Бордзиловская, 1955).

Можно предположить, что существенное уменьшение интенсивности апоптических процессов в межпальцевой перепонке тазовых конечностей у уток и гусей происходит вследствие относительно высокого градиента парциального давления кислорода между внутренними органами и покровными тканями. Внутренние органы уток и уток не получают достаточного количества кислорода, в связи со слабым развитием сосудистой системы желточного мешка, тогда как покровные ткани омываются амниотической жидкостью с более высоким парциальным давлением кислорода, поступающего из атмосферы. И, таким образом, сохранение межпальцевой перепонки тазовых конечностей уток (развитие которых начинается раньше, чем грудных конечностей, в отличие от млекопитающих) происходит вследствие уменьшения интенсивности апоптических процессов в условиях высокого парциального давления кислорода в омывающей их амниотической жидкости. Увеличенные площади покровных тканей, к которым можно отнести межпальцевую перепонку тазовых конечностей уток и гусей, выступают в роли компенсаторных респираторных органов.

Кровеносная система у кур лучше развита, чем у уток, на соответствующих стадиях развития. Циркулирующая кровь обеспечивает необходимые потребности в кислороде все органы, в том числе и тазовые конечности. Градиент парциального давления кислорода между внутренними тканями и покровными не достигает критического уровня, не нарушая интенсивность апоптических процессов мезенхимных клеток межпальцевой перепонки тазовых конечностей кур.

Представленный ход сохранения межпальцевой перепонки тазовых конечностей уток и уток имеет, по-видимому, много общего с процессом сохранения и развития межпальцевой перепонки грудной конечности рукокрылых.

Краткий эволюционный сценарий для рукокрылых. Преимущества и недостатки АНОП. Эволюционный сценарий возникновения рукокрылых можно описать следующим образом.

Представители предковой формы рукокрылых (мелкие и ловкие животные, питающиеся насекомыми), освоившие древесный образ жизни, приобрели характерные морфофункциональные перестройки (удлинение звеньев грудной конечности, усиление мускулатуры плечевого пояса, прогрессивное развитие мозга и др.) (Ковтун, 1984; Панютина, Корзун, 2009). В силу своих мелких размеров, предки рукокрылых могли перемещаться по стволам деревьев в поисках насекомых в любых направлениях, в том числе и вниз головой. Как указывал Э. Майр (1982), «...узловым фактором в приобретении животными большинства эволюционных новшеств выступает изменение поведения» (цит. по: Назаров, 2007: 89). Вероятно, животные освоили характерное для них периодическое пребывание в АНОП. Здесь можно вспомнить гипотезу К. К. Панютина (1980): животные подбирались к цветам или плодам деревьев (изобилующих насекомыми), расположенным на концах тонких веток. Под весом животных ветки гнулись, что придавало рукокрылым антиортостатическое положение. В таком положении животные могли оставаться долго, ожидая насекомых или пережидая неблагоприятные погодные условия, например, осадки или ночные понижения температуры. Возможно также, что предковая форма рукокрылых обитала в ветвях нижнего яруса мангровых деревьев. Над поверхностью периодически затопляемой почвы кишели насекомые. После очередного отлива, животные спускались по веткам, висели над илистой поверхностью и ловили насекомых. В таком положении они могли находиться довольно долго (до очередного прилива). Изобилие насекомых на почве позволяло животным постоянно обитать в данной экологической нише.

Возможно, становление полёта у ранней формы рукокрылых начиналось с использования кожных складок и межпальцевых перепонки для активного парашютирования в азарте охоты за насекомыми (Ковтун, 1984) или при падении с высоты (Панютин, 1980), а позже — для коротких перелётов между ветвями деревьев. Таким образом, эти структуры могли оказаться полезными на начальных стадиях освоения воздушной среды. По-видимому, сложенные вдоль тела летательные перепонки не препятствовали передвижению их обладателей, позволяя им прятаться в щели и под кору деревьев. Подобное можно наблюдать и у насекомых (Шванвич, 1949).

В ходе прогрессивной эволюции обширные кожные поверхности позволили животным освоить новый (для млекопитающих) способ передвижения — активный полёт. В условиях повышения парциального давления кислорода в атмосфере Земли, которое практически совпадает со временем появления рукокрылых, освоение полёта оказалось возможным, учитывая повышение плотности атмосферы и возможность использования дополнительного кожного дыхания.

Стоит отметить, что нахождение животных в АНОП имеет целый ряд преимуществ, которые, очевидно, оказались настолько существенными для отдельной группы животных (имеющих соответствующие предпосылки для этого), что были сохранены отбором.

Рассмотрение возможных (далеко не всех) преимуществ АНОП изложено ниже.

Нахождение на концах веток, удалённых от стволов деревьев, повышало безопасность животных, так как они были недосыгаемыми для большинства более крупных хищников.

При АНОП оказалось возможным высвобождение грудных конечностей от опоры для осуществления различных манипуляций. Не вызывает сомнения факт, что грудные конечности рукокрылых мультифункциональны (Jepsen, 1970). В частности, удержание насекомых предполагает ловкость и виртуозность грудных конечностей.

Экспериментально подтверждено, что нахождение в АНОП животных приводит к снижению метаболизма. Способность к снижению температуры тела у рукокрылых, по-видимому, могла быть развита путём принятия АНОП. Следовательно, предки рукокрылых приобрели уникальный механизм терморегуляции, усовершенствование которого привело к способности существенно снижать энергетические затраты в ответ на неблагоприятные условия окружающей среды (температурный фактор, отсутствие пищи) и таким образом преодолевать их. Способность животных к понижению температуры тела до температуры окружающей среды позволило им оставаться «незаметными» для хищников, например, для змей, реагирующих на тепловое излучение своих жертв (Bullock, Diecke, 1956). Как и у рецентных летучих мышей, для предков рукокрылых змеи могли быть чуть ли не главными врагами (Foster, Price, 1997).

Наряду с выделенными преимуществами, к которым приводит нахождение в АНОП, можно отметить и его негативные стороны.

Пребывание в АНОП сопровождается физиологическими реакциями организма (постуральные реакции). Это, в свою очередь, приводит к неравномерному снабжению кислородом тканей и органов тела, а также к снижению парциального давления кислорода в крови. Экспериментально подтверждена возможность выработки приспособительных изменений (в том числе и на морфологическом уровне в течение жизни животного), которые предотвращают негативные последствия данного положения (Москаленко, 1976; Вайнштейн, 1983; Осадчий, 1983; Краснов и др., 2005; Фадюкова и др., 2005). Вероятно, соответствующие морфологические перестройки (такие как перестройки сосудов головного мозга рукокрылых, произошедшие в ходе приспособления предковой формы рукокрылых к данному положению) сделали возможным длительное нахождение животных в антиортостазе. Вместе с тем такие реакции организма (находящегося длительное время в АНОП) могли повлиять на эмбриональное развитие, в частности (как обсужда-

лось выше) вызвать гипоксический стресс. Однако, кроме патологий, гипоксический стресс может инициировать эволюционные модификации программ развития (Селье, 1979; McClintock, 1984, цит. по: Назаров, 2007; Чайковский, 2001).

По всей видимости, предотвратить негативные последствия АНОП прерукокрылым способствовали также изменённые условия, на фоне которых происходило становление рукокрылых. Появление рукокрылых на Земле (а также других летающих форм животных) в позднем меловом периоде связывают с повышением парциального давления кислорода в атмосфере. Повышение парциального давления кислорода в атмосфере, очевидно, было мощным фактором, повлиявшим на физиологические процессы живых организмов. Это, в частности, способствовало повышению диффузии кислорода через покровные ткани животных, что отразилось на их метаболизме. И хотя рассмотрение этого вопроса не входит в задачи данной работы, однако можно отметить, что появление, например, гигантских форм животных приходится именно на эти «всплески» — повышения парциального давления кислорода в атмосфере, происходившие неоднократно в атмосфере планеты.

Вероятно, очередное повышение парциального давления кислорода в атмосфере стало решающим для животных, осваивающих длительное нахождение в АНОП. Как обсуждалось выше, повышение уровня парциального давления кислорода в атмосфере способствовало появлению и сохранению межпальцевых перепонки в эмбриогенезе предковой формы рукокрылых.

Представленное здесь краткое изложение сценария происхождения рукокрылых, бесспорно, может вызвать нарекания по поводу упрощения вопросов онтогенеза и филогенеза этих животных. Вместе с тем данных о происхождении рукокрылых настолько мало, что можно лишь строить гипотезы об истинном ходе событий.

Появление обширных кожных поверхностей путём изменения морфогенеза (в определённых условиях) можно рассматривать как преадаптацию ранних форм рукокрылых к полёту. По всей видимости, такая трактовка появления летательных перепонки у рукокрылых аналогична взглядам на происхождение крыльев у насекомых. По мнению Б. Н. Шванвича, «...полёт должен был появиться путём перемены функций уже имеющегося органа» (Шванвич, 1949: 267).

Новообразование в виде летательной перепонки у ранней формы рукокрылых оказалось селективным, так как стало функционально значимым для животных на всех стадиях онтогенеза. В частности, их селективность заключалась в следующем. Данное образование (летательная перепонка) функционально выступило как дополнительный (компенсаторный) респираторный орган в пренатальном периоде онтогенеза.

Новообразование оказалось «полезным» не только на эмбриональных, но и на постнатальных стадиях развития рукокрылых, выполняя респираторную и терморегуляторную функции, способствуя регулированию уровня метаболизма животных.

Животные могли использовать кожные складки в качестве изолирующих поверхностей, защищающих тело от переохлаждения, пересыхания, механического повреждения. Кожные поверхности могут отдавать тепло при перегреве животного. У животных, находящихся в АНОП, кожные перепонки восполняют снижение функции лёгких, обеспечивая наиболее важные органы (мозг, сердце) дополнительным количеством кислорода.

В ходе дальнейшей эволюции рукокрылые, реализовавшие полёт, эолокацию, способность к длительному пребыванию в АНОП (по-видимому, закреплённые на генетическом уровне), смогли освоить самые неожиданные для других позвоночных места обитания. Например, обитание в пещерах свойственно отдельным животным, но заселение их сводов является прерогативой рукокрылых. Только рукокрылые прикрепляются под сводами в дуплах деревьев и т. д. Стоит ли останавливаться на преимуществах таких убежищ?!

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная эволюционная теория основывается на том, что, во-первых, эволюция организмов является неизбежным результатом важнейших свойств живых существ — размножения и изменчивости и, во-вторых, изменчивость возникает при нарушениях точной редупликации аппарата наследственности в процессах деления клеток под воздействием изменений внешних условий.

В предлагаемых разными авторами гипотезах о происхождении полёта и летательной перепонки рукокрылых не рассматривался вопрос о механизме воздействия абиотических факторов окружающей среды (в частности, в эмбриогенезе) на появление эволюционно новой структуры. К тому же недостаточность привлекаемых данных о физиологических и этологических особенностях рукокрылых приводила к спекулятивным гипотезам происхождения и эволюции этого уникального отряда. Проверка существующих гипотез априори невозможна.

Для дальнейшего поиска решений проблемы происхождения рукокрылых необходимым условием явилась интеграция рациональных идей и подходов. Так, представляется очевидным положение о том, что при решении вопросов происхождения и эволюции любых жизненных форм безусловным является привлечение данных морфологических и эмбриологических исследований. Вместе с тем, эти подходы явились не достаточными для решения поставленной проблемы. Рассматривая происхождение и эволюцию рецентных организмов, необходимо учитывать экологические условия, в которых находилась их предковая форма. Следует также учитывать важные физиологические и этологические особенности рецентных животных. Эти принципы явились основополагающими в решении вопроса о происхождении рукокрылых. И, наконец, привлечение сведений из области молекулярной генетики и биологии развития позволили рассмотреть механизмы появления эволюционных новшеств, в частности, летательных перепонок рукокрылых.

Освоение активного полёта только некоторыми группами животных (насекомые, птицы и рукокрылые) обусловлено, по-видимому, биофизическими и энергетическими затратами, которые затрудняют повсеместное использование данной формы локомоции среди наземных животных. Вероятно, реализация активного полёта в каждой из этих трёх групп рецентных животных связана с перестройкой их органов внешнего дыхания.

Ранее высказанное мною предположение, что реализация активного полёта рукокрылыми стала возможной благодаря существованию у них дополнительных (помимо лёгочного) механизмов интенсификации дыхательной функции, в частности кожного дыхания, получило в дальнейшем фактическое подтверждение. Так, морфологические исследования кожи летательных перепонок рукокрылых предоставили данные, указывающие на возможное участие данной структуры в газообмене рукокрылых, а физиологические эксперименты, проведенные зарубежными исследователями, подтвердили данное положение. В настоящей работе обсуждается, что участие летательных перепонок в газообмене рукокрылых обусловлено особенностями строения кожи, васкуляризации и значительной площадью этих структурных образований. Показано, что степень участия летательных перепонок в газообмене рукокрылых зависит от физиологического состояния животного.

Изучение особенностей условий эмбриогенеза рукокрылых и сопоставление сроков формирования летательных перепонок рукокрылых с физиологическим состоянием животных, позволило предположить, что продолжительное нахождение беременной самки предковой формы рукокрылых в антиортостазе привело к снижению парциального давления кислорода в плацентарной крови. Это обусловило создание высокого градиента парциального давления кислорода между покровными тканями и внутренними органами эмбриона рукокрылых. Изменённые условия среды, по всей видимости, могли привести к генетическим изменениям. Эти изменения, в свою очередь, обуславливают соответствующие изменения синтеза белков в клетках, что ведёт к структурно-функциональным преобразованиям клеток. Вовлечённые в данный процесс клетки изменяют свои взаимодействия в морфогенетических процессах онтогенеза. В конечном итоге происходят морфофункциональные изменения фенотипа.

Наличие упомянутого градиента парциального давления кислорода в какой-то мере повлияло на пролиферацию мезенхимных клеток и, вероятно, обусловило разрастание покровных тканей эмбриона. Специальные гены-регуляторы контролируют направления и темпы морфогенетических процессов, канализируя их. Мутации этих генов могут вызвать относительно крупные перестройки фенотипа (фенотипические сальтации). Вероятно, изменение экспрессии регуляторных генов, обеспечивающих сохранение клеток межпальцевой мезенхимы, способствовало формированию межпальцевой перепонки у прерукокрылых.

В результате интегративного подхода сформулировано новое представление о происхождении рукокрылых: летательная перепонка рукокрылых явилась результатом морфологических и молекулярно-генетических перестроек, произошедших в эмбриогенезе предковой формы рукокрылых под влиянием экологических факторов и в связи с особенностями их этологии.

Можно полагать, что повышение функций дыхательных и локомоторных органов (в связи с появлением эволюционного новшества — летательной перепонки) у рукокрылых подняло эту группу млекопитающих на новый эволюционный уровень и обеспечило широкое распространение представителей Chiroptera на планете.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамченко В. В., Быкова Г. Ф., Курцер М. А. и др.* Лечение гипоксии плода в родах путем интраамниальной перфузии околоплодных вод с коррекцией их pH и газового состава // Вопросы охраны материнства и детства. — 1989. — № 10. — С. 42–45.
- Алеев Ю. Г.* Экоморфология. — Киев : Наук. думка, 1986. — 423 с.
- Астанин Л. П.* Органы тела млекопитающих и их работа. — М. : Сов. наука, 1958. — 252 с.
- Бабский Е. Б., Верецагин Н. К., Зубков А. А., Тимофеев Н. В.* Курс нормальной физиологии. — М. : Медгиз, 1947. — 684 с.
- Бердонгаров К.* Наблюдения над пульсацией сосудов у некоторых млекопитающих // Тр. Алма-Атин. зоовет. ин-та. — 1956. — 9. — С. 358–363.
- Березовский В. Я.* Про полярографічний метод визначення напруги кисню в тканинах // Фізіологічний журн. — 1963. — 9, № 4. — С. 559–561.
- Березовский В. А.* К анализу флуктуаций напряжения кислорода в коре больших полушарий головного мозга // Материалы науч. конф. по определению напряжения кислорода в живых тканях полярографическим методом в эксперименте и клинике (2–4 июня 1964 г.) / Горьков. мед. ин-т им. Кирова; отв. ред. В. Г. Вогралик, О. Н. Бармина и др. — Горький, 1964. — С. 15–17.
- Бобрик И. И., Шевченко Е. А., Черкасов В. Г., Канцер Е. В.* Ультраструктурная организация клеток мезенхимы в эмбриогенезе человека // Морфология. — 1996. — 109, № 2. — С. 36.
- Бордзиловская Н. П.* Эмбриональное развитие уток // Тр. Ин-та зоологии АН УССР. — 1955. — 12. — С. 3–30.
- Бреслав И. С., Исаев Г. Г.* Состояние и перспективы изучения механизмов регуляции дыхания // Физиол. ж. СССР им. Сеченова. — 1985. — 70, № 3. — С. 283–292.
- Будыко М. И., Ронов А. Б.* Эволюция атмосферы в фанерозое // Геохимия. — 1973. — № 5. — С. 643–653.
- Вайнштейн Г. Б.* Кровообращение и гравитация / Кровообращение и окружающая среда // Тр. Крым. мед. ин-та. — Симферополь, 1983. — Т. 98. Материалы IV Всесоюз. школы-семинара «Физиология кровообращения». — С. 48–56.
- Вебер М.* Приматы. Анатомия, систематика и палеонтология лемурув, долгопятов и обезьян. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. — 365 с.
- Вейбель Э. Р.* Морфометрия легких человека. — М. : Медицина, 1970. — 175 с.
- Воробьев В. Е.* Изменение доставки и потребления кислорода у человека в условиях антиортостатической гипокинезии // Авиакосмич. и экологич. медицина. — 2004. — 38, № 1. — С. 48–52.
- Воробьев В. Е.* Механизмы регуляции кислородного статуса у человека в условиях моделирования эффектов невесомости и при использовании методов интенсивной терапии : Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. — М., 2006. — 45 с.
- Ганонг В. Ф.* Фізіологія людини : Підручник / Пер. з англ. — Львів : Бак, 2002. — 784 с.
- Гетлинг З. М., Кучерявый Г. Н., Кац В. А.* Морфометрический анализ ультраструктуры эпидермиса // Вестник дерматологии и венерологии. — 1984. — № 11. — С. 30–35.
- Гладков Н. А.* Биологические основы полета птиц. — М. : МОИП, 1949. — 248 с.
- Григорян Д. З., Трдатьян А. А., Каграманян Р. Г.* Характеристика некоторых биохимических показателей в системе мать—околоплодная среда—плод // Актуальн. вопр. акушерской и перинатальной патологии в группах высокого риска. — Ереван : Айастан, 1985. — Вып. 1. — С. 62–80.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. — СПб. : Наука, 1991. — 539 с.
- Дольник В. Р.* Реконструкция энергетики птерозавров на основе данных об энергетике современных видов // Журн. общ. биол. — 1999. — 60, № 4. — С. 359–375.
- 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.
- Жарова Г. К.* Морфофункциональные особенности пищеварительного тракта рукокрылых : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1990. — 24 с.
- Житников А. Я.* Морфологическая гетерохронность ростковых хрящей при развитии коротких и длинных костей свободных конечностей некоторых позвоночных // Укр. морфол. альманах. — 2007. — 5, № 2. — С. 32–37.
- Житников А. Я.* Кинетика пролиферации хондроцитов в зонах роста коротких и длинных костей конечностей белых крыс и летучих мышей (рыжая вечерница) // Укр. морфол. альманах. — 2008. — 6, № 2. — С. 97–102.

- Житников А. Я., Родионова Н. В. Субституция хряща костью в растущем скелете // Вісн. проблем біології і медицини. — Полтава, 2003. — № 1. — С. 16–19.
- Жукова Н. Ф. Функциональная морфология и эволюция пищеварительной системы рукокрылых : Дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1993. — 251 с.
- Забусов Н. П. Исследование иннервации летательной перепонки летучих мышей // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. — 1910. — 43, вып. 1. — С. 3–67.
- Залесский Ю. М. Происхождение крыльев и возникновение полета у насекомых в связи с условиями среды обитания // Успехи соврем. биол. — 1949. — 28, вып. 3 (6). — С. 400–412.
- Зворыкин В. П. Нейроморфологические свидетельства полифилетического происхождения млекопитающих // Успехи соврем. биологии. — 1992. — 112, № 3. — С. 323–341.
- Иванов К. П. О физиологических особенностях терморегуляции у летучих мышей // Бюл. эксперт. биол. и мед. — М., 1961. — 51, вып. 4. — С. 12–16.
- Иванов К. П. Биологические проблемы происхождения и развития некоторых основных физиологических функций (теория и приложения) // Журн. общ. биол. — 2001. — 62, № 3. — С. 195–216.
- Иванян А. К. Сезонная периодика кроветворения у летучих мышей // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1956. — 2, № 24. — С. 339–346.
- Иванян А. К. Корреляция сезонных ритмов нейросекреции и кроветворения у летучих мышей // Материалы Третьего всесоюз. совещ. по эколого-физиол., биохим. и морфологии. — Новосибирск, 1967. — С. 100–102.
- Ивлев Ю. Ф., Чернова О. Ф. Теплозащитные свойства волосяного покрова североамериканского дикобраза *Erethizon dorsatum*: влияние иглоподобных образований на теплопередачу // Докл. АН СССР. — 2005. — 403, № 5. — С. 706–709.
- Игошин Ю. М., Егоров Н. А. Клиническое значение полярографического определения кислорода в коже // Вестн. дерматологии и венерологии. — 1976. — № 11. — С. 46–51.
- Ирисов Э. А. Толерантность птиц к факторам больших высот // Экологич. аспекты изучения, практического использования и охраны птиц в горных экосистемах : Тез. докл. Всесоюз. симпоз. — Фрунзе, 1989. — С. 39–41.
- Ирисов Э. А. Новая гипотеза о происхождении птиц // Рус. орнитол. журн. — 1992. — 1, вып. 1. — С. 51–56.
- Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих. — М. : Наука, 1985. — 260 с.
- Калантаевская К. А. Морфология и физиология кожи человека. — Изд. 2-е. — Киев : Здоров'я, 1972. — 267 с.
- Каменева С. П. О размножении *Myotis dasycneme* // Рукокрылые (Chiroptera). — М. : Наука, 1980. — С. 191–193.
- Книговский А. М. Значение состояния пигментации кожи и нарушения ферментативного процесса синтеза тирозина в патогенезе хронической красной волчанки // Дерматология и венерология. — Киев : Здоров'я, 1985. — Вып. 20. — С. 64–67.
- Ковалева И. М. Особенности формирования лёгких подковоносов (Rhinolophidae, Chiroptera) в пренатальном онтогенезе // Вісн. Білоцерків. держ. аграр. ун-ту. — 1998. — Вип. 6, ч. 1. — С. 154–156.
- Ковальова І. М. Гістоструктура шкіри крилової перетинки кажанів // Наук. вісник нац. аграрного ун-ту. — 2005. — Вип. 89. — С. 88–90.
- Ковалева И. М. Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт // Вісн. Білоцерків. аграр. ун-ту. — 2007. — 4. — С. 180–183.
- Ковалёва И. М. Строение и функции кожи летательных перепонок рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera) // Вестн. зоологии. — 2008. — 42, № 6. — С. 525–534.
- Ковалёва И. М., Мельник О. П. Обзор классификаций стадий нормального развития рукокрылых в онтогенезе // Проблеми зоінженерії та ветер. мед. : Зб. наук. праць. — 2001. — Вип. 8 (32). — С. 86–88.
- Ковалева И. М., Тараборкин Л. А. Вклад кожи летательных перепонок в общий газообмен у рукокрылых // Доп. НАН України. — 2007. — № 9 — С. 140–145.
- Ковтун М. Ф. О природе жилкования летательной перепонки рукокрылых // Зоол. журн. — 1979. — 58, вып. 2. — С. 207–217.
- Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1984. — 304 с.
- Ковтун М. Ф. Проблемы эволюции рукокрылых // Вестн. зоологии. — 1990. — № 3. — С. 3–12.
- Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю. Рост и развитие конечностей рукокрылых // Вестн. зоологии. — 1999. — Отд. вып. № 12. — 82 с.
- Кожем'якін Ю. М., Хромов О. С., Філоненко М. А., Сайфетдінова Г. А. Науково-практичні рекомендації з утримання лабораторних тварин та роботи з ними. — К. : Авіцена, 2002. — 155 с.
- Колосс Е. И., Колосс К. Н. Некоторые новые данные по эволюционной гистологии крови // Биол. науки. — 1966. — № 3. — С. 19–26.
- Коржуев П. А. Различия в количестве крови и весе скелета в эмбриональный период у млекопитающих и птиц и их биологические причины // Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова. — 1960. — С. 51–52.
- Коржуев П. А. Эволюция, гравитация, невесомость. — М. : Наука, 1971. — 151 с.

- Коржуев П. А. Глава 3. Эволюция скелета позвоночных животных и силы гравитации // Проблемы космической биологии. Т. 33. Гравитация и организм. — М. : Наука, 1976. — 287 с.
- Коржуев П. А., Корецкая Т. И. Некоторые эколого-физиологические особенности птиц и летающих млекопитающих // Журн. общ. биол. — 1959. — 20, № 5. — С. 390–397.
- Коуэн Р. История жизни — Киев : Наук. думка, 1982. — 220 с.
- Красилов В. А. О реконструкции вымерших растений // Палеонтол. журн. — 1969. — 1. — С. 3–12.
- Краснов И. Б., Гулевская Т. С., Моргунов В. А. Морфология сосудов и сосудистого сплетения мозга крыс после 93-суточного моделирования эффектов невесомости // Авиакосмич. и экологич. медицина. — 2005. — 39, № 1. — С. 32–36.
- Кузякин А. П. Летучие мыши. — М. : Сов. наука, 1950. — 443 с.
- Курочкин Е. Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. — 2006. — 85, вып. 3. — С. 283–297.
- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2008. — № 1. — С. 5–17.
- Курсков А. П. Эколого-морфологический анализ летательного аппарата рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). — М. : Наука, 1980. — С. 21–26.
- Курсков А. Н. Рукокрылые Белоруссии. — Минск : Наука и техника, 1981. — 133 с.
- Кыдырбаев Ж. К. Особенности гистологического строения сосудов крыла у летучих мышей // Некоторые вопросы биодинамики и биоэнергетики организма в норме и патологии, биостимуляция лазерным излучением : Материалы республ. конф. (Алма-Ата, 11–13 мая 1971 г.). — Алма-Ата, 1972. — Ч. 1. Биодинамика и биоэнергетика. — С. 37–39.
- Кыдырбаев Ж. К. Строение активно пульсирующих вен некоторых млекопитающих // Биоморфология с.-х. животных. — Алма-Ата, 1985. — С. 81–85.
- Левшанков А. И., Пушкина М. А., Слуцкий М. Е., Уваров Б. С. Некоторые особенности газообмена через кожу и слизистые оболочки с окружающей атмосферой // Анестезиология и реаниматология. — М. : Медицина, 1982. — Т. 1. — С. 3–5.
- Леденев С. Ю. Развитие скелета конечности рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*) в пренатальном онтогенезе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 22 с.
- Леденев С. Ю., Лихотоп Р. И. Стадии нормального развития рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*, *Vespertilionidae*). — Киев, 1988. — С. 3–15. — (Препр. АН УССР. Ин-т зоологии ; 88.6)
- Летников Ф. А., Сизых Н. В. Роль процессов гранитизации в формировании кислородной атмосферы Земли // Докл. РАН. — 2002. — 386, № 4. — С. 538–540.
- Мажуга П. М., Житников А. Я., Ницевич Т. П. Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. — Киев : Наук. думка, 1993. — 184 с.
- Мамаев Б. М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомол. обозрение. — 1975. — 54, вып. 3. — С. 499–506.
- Масіцька О. О., Яценко В. П. Пренатальний морфогенез легень за умов зміненого вектора і сили гравітації // Таврический медико-биол. вестник. — 2006. — 9, ч. 3, № 3. — С. 109–113.
- Медведев Л. Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция // Зоол. журн. — 1937. — 16, вып. 2. — С. 393–403.
- Микроорганизмы в космическом полете / Под общ. ред. К. М. Сытник. — Киев : Наук. думка, 1983. — 156 с.
- Михайлов И. Н. Структура и функция эпидермиса. — М. : Медицина, 1979. — 239 с.
- Мосияш С. С. Летающие ночью. — М. : Знание, 1985. — 160 с.
- Москаленко Ю. Е. О соотношении сдвигов центральной гемодинамики и мозгового кровотока // Современные проблемы регуляции кровообращения / Под ред. М. И. Гуревич. — К. : Наук. думка, 1976. — 254 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. — М. : Сов. наука, 1955. — 533 с.
- Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели : Учебное пособие. — Изд. 2-е, испр. — М. : Изд-во ЛКИ, 2007. — 520 с.
- Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие : Учебник для биол. спец. ун-тов. — М. : Высш. шк., 1979. — 272 с.
- Нейман В. Б. Расширяющаяся Земля. — М. : Географиз, 1962. — 80 с.
- Окоев Г. Г., Саркисян Дж. С. Особенности дыхательной функции крови плодов и новорожденных от возрастных первородящих // Актуальн. вопр. акушерской и перинатальной патологии в группах высокого риска. — Ереван : Айастан, 1985. — Вып. 1. — С. 133–142.
- Осадчий Л. И. Постуральные реакции // Физиология кровообращения: Регуляция кровообращения : Руководство по физиологии / Отв. ред. Б. И. Ткаченко. — Л. : Наука, ЛО, 1986. — Т. 3, гл. 11. — С. 317–334.
- Панютин К. К. Происхождение полета рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). — М. : Наука, 1980. — С. 276–286.
- Панютина А. А., Корзун Л. П. Морфофункциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих // Зоол. журн. — 2009. — 88, вып. 5. — С. 573–587.
- Петрунь Н. М. К вопросу о дыхании человека через кожу. Влияние температуры и физической работы на выделение углекислоты через кожу человека // Докл. АН СССР. — 1953. — 93, № 4. — С. 745–748.

- Петрунь Н. М.* К вопросу о дыхании человека через кожу. Влияние температуры и физической работы на поглощение кислорода через кожу человека // Докл. АН СССР. — 1956. — **111**, № 1. — С. 228–231.
- Петрунь Н. М.* Некоторые особенности дыхания человека через различные участки кожи // Докл. АН СССР. — 1957 а. — **114**, № 4. — С. 904–907.
- Петрунь Н. М.* Влияние повышенных концентраций кислорода на дыхание человека через кожу // Врачебное дело. — 1957 б. — № 7. — С. 735–738.
- Петрунь Н. М.* Дыхание через кожу и его значение для организма человека : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — К., 1959. — 20 с.
- Петрунь Н. М.* Газообмен через кожу и его значение для организма человека. — М. : Медгиз, 1960. — С. 3–5; 18–23; 35–39; 143–150.
- Привольнев Т. И.* Кожное дыхание у караса (Carassius carassius) // Докл. АН СССР. — 1945. — **48**, № 8. — С. 623–625.
- Прингл Дж.* Полет насекомых. — М. : Изд-во иностр. лит., 1963. — 178 с.
- Проблемы космической биологии* / Под общ. ред. В. Н. Черниговского. Т. 33. Гравитация и организм / Отв. ред. тома Н. П. Дубинин. — М. : Наука, 1976. — 287 с.
- Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. — М. : Мир, 1967. — 766 с.
- Рагозина М. Н.* Развитие цыпленка во время инкубации в связи со способом его дыхания и питания // Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова. — 1960. — Вып. 31. — С. 184–194.
- Рахматуллина И. К.* Рукокрылые Азербайджана (фауна, экология, зоогеография). — Баку : Изд-во Ин-та зоологии НАН Азербайджана, 2005. — 480 с.
- Родионова Н. В.* Функциональная морфология клеток в остеогенезе. — Киев : Наук. думка, 1989. — 186 с.
- Рэфф Р. А., Кофмен Т. С.* Эмбрионы, гены и эволюция : Пер. с англ. — М. : Мир, 1984. — 404 с.
- Савельева Г. М., Федорова М. В., Быкова Г. Ф.* Роль околоплодных вод в параплацентарном снабжении плода кислородом // Акуш. и гинекология. — 1984. — № 1. — С. 10–12.
- Савин Б. М.* Естественная гравитация и её влияние на развитие и жизнедеятельность организмов // Экологическая физиология человека. Адаптация человека к экстремальным условиям среды. — М. : Наука, 1979. — Гл. 2. — С. 21–35.
- Самуилов В. Д., Олескин А. В., Лагунова Е. М.* Программируемая клеточная смерть. Обзор // Биохимия. — 2000. — **65**, вып. 8. — С. 1029–1046.
- Свидерский В. Л.* Полет насекомого. — М. : Наука, 1980. — 136 с.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. — Собр. соч. : В 5 т. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 5. — 536 с.
- Симмонс Н.* Встать на крыло // В мире науки. — 2009. — № 3. — С. 50–59.
- Слоним А. Д.* Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 327 с.
- Слоним А. Д.* Основы общей экологической физиологии млекопитающих. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. — 430 с.
- Смирнов Л. С., Любица Ю. Н.* О возможности изучения изменения силы тяжести с геологическим временем // Докл. АН СССР. — 1969. — **187**, № 4. — С. 874–877.
- Соколов В. Е.* Строение и адаптивные особенности кожи насекомоядных // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. — 1968. — № 3. — С. 20–31.
- Соколов В. Е.* Кожный покров млекопитающих. — М. : Наука, 1973. — 488 с.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф.* Систематический обзор топографии и строения специфических кожных желез рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. — М., 1984. — С. 5–29.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф.* Кожные железы первичноводных хордовых. — М. : Наука, 1994. — 135 с.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф.* Кожные железы млекопитающих / Под ред. В. Н. Большакова. — М. : ГЕОС, 2001. — 648 с.
- Соколов В. Е., Скурат П. Н., Степанова Л. В., Сумина Е. Б., Шабаташ С. А.* Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. — М. : Наука, 1988. — 279 с.
- Сорохтин О. Г.* Глобальная эволюция Земли. — М. : Наука, 1974. — 184 с.
- Сорохтин О. Г., Ушаков С. А.* О трех этапах тектонического развития Земли // Докл. АН СССР. — 1989. — **307**, № 1. — С. 77–83.
- Сорохтин О. Г., Ушаков С. А.* Эволюция Земли. — Жизнь Земли. Эволюция Земли и планет. — М. : Музей землеведения МГУ, 1990. — С. 6–34.
- Сорохтин О. Г., Ушаков С. А.* Глобальная эволюция Земли. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1991. — 446 с.
- Стрелков П. П., Сосновцева В. П., Бабаев Х. Б.* Летучие мыши (Chiroptera) Туркмении // Тр. ЗИН АН СССР. — 1978. — **79**. — С. 3–71.
- Таирбеков М. Г.* Энергетические аспекты функционирования биологических систем в гравитационном поле // Космическая биология и авиакосмическая медицина : Тез. докл. VIII Всесоюз. конф. по космич. биологии и авиакосмич. медицине (Калуга, 25–27 июня, 1986 г.) / Отв. ред. О. Г. Газенко. — М. : Наука, 1986. — С. 132–133.
- Татаринев Л. П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М. : Наука, 1976. — 252 с.

- Трумэн Д. Биохимия клеточной дифференцировки. — М. : Мир, 1976. — 230 с.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. — Л. : Наука, 1985. — 544 с.
- Удовин Г. М. Вес, асимметрия и вариации дольчатости лёгких домашних млекопитающих и человека в возрастном и сравнительно-анатомическом освещении // Тр. V Всесоюз. съезда АГЭ. — Л., 1951. — С. 53–62.
- Уэст Дж. Физиология дыхания. Основы. — М. : Мир, 1988. — 200 с.
- Фадюкова О. Е., Тарасова О. С., Виноградова О. Л. Влияние двухнедельного вывешивания на реактивность артерий мозга крысы // Авиакосмич. и экологич. медицина. — 2005. — 39, № 6. — С. 23–27.
- Федер М. Э., Бергерин У. У. В мире науки. — М. : Мир, 1986. — № 1. — С. 52–61.
- Федорова М. В. Диагностика и лечение внутриутробной гипоксии плода. — М. : Медицина, 1982. — 207 с.
- Федорова М. В., Быкова Г. Ф. Напряжение кислорода в околоплодных водах при нормальной и патологической беременности // Акуш. и гинекология. — М. : Медицина, 1982. — № 7. — С. 17–19.
- Хаджинский В. Г. Некоторые морфо-функциональные особенности кожи дельфина // Бионика. — 1972. — № 6. — С. 58–66.
- Хэм А., Кормак Д. Гистология : Пер. с англ. — М. : Мир, 1983. — Т. 4. — 245 с.
- Чайковский Ю. В. С. В. Мейен и теория биологической эволюции // Материалы симп., посвящ. памяти С. В. Мейена (1935–1987). — М. : ГЕОС, 2001. — С. 51–70.
- Чернова О. Ф. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки — чешуя, перо, волос // Журн. общ. биол. — 2008. — 69, № 2. — С. 130–151.
- Чернух А. М., Александров П. Н., Алексеев О. В. Микроциркуляция. — М. : Медицина, 1975. — 452 с.
- Чернух А. М., Фролов Е. П., Михайлов И. Н. Кожа (строение, функции, общая патология и терапия) / Под ред. А. М. Чернух, Е. П. Фролов. — М. : Медицина, 1982. — 336 с.
- Шаторна В. Ф. Морфогенетичні закономірності ембріонального розвитку серця : Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Тернопіль, 2009. — 36 с.
- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых. — М. ; Л. : Сов. наука, 1949. — 900 с.
- Шимкус Т. С. Морфофункциональные особенности легких после воздействия гравитационных перегрузок (обзор) // Таврич. медико-биол. вестн. — 2006. — 9, № 3, ч. 1. — С. 195–198.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. — 2006. — 37, № 3. — С. 179–198.
- Шкляр Л. П. К вопросу о биологической сущности пневматизации скелета птиц // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. — Минск, 1961. — С. 87–97.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды / Под ред. М. С. Гилярова (отв. ред.), В. Е. Соколова, Э. И. Воробьева. — М. : Наука, 1982. — 383 с.
- Шмидт-Нильсен К. Как работает организм животного : Пер. с англ. — М. : Мир, 1976. — 140 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? : Пер. с англ. — М. : Мир, 1987. — 259 с.
- Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. Физиология животных: Механизмы и адаптация : Пер. с англ. — М. : Мир, 1992. — Т. 2. — 343 с.
- Яровой В. В. Вынужденная симметрия биологических систем. — М. : Граф Цеппелин, 2005. — 234 с.
- Ясаманов Н. А. Древние климаты Земли. — Л. : Гидрометеоздат, 1985. — 293 с.
- Acheson Y. H., Dawes Y. S., Mott Y. C. Oxygen consumption and the arterial oxygen saturation in foetal and new-born lambs // J. Physiol. — 1957. — 135, N 3. — P. 623.
- Ackert I. E. The innervation of the integument of Chiroptera // J. Morphol. — 1914. — 25, N 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, N 1. — P. 160–167.
- Adams R. A. Morphogenesis in Bat Wings: Linking Development, Evolution and Ecology // Cells Tissues, Organs. — 2008. — 187, N 1. — P. 13–23.
- Adams R. A., Pedersen S. C. Integrating ontogeny into ecological and evolutionary investigations // Ontogeny, Functional Ecology, and Evolution of Bats / Eds R. A. Adams, S. C. Pedersen. — Cambridge : Cambridge University Press, 2000. — Vol. 9. — P. 1–8.
- Advani R. Observations on feeding ecology and behaviour of the Kutch Sheath Taileg Bat, *Taphozous kachhensis kachhensis* in Rajasthan // Z. angew. Zool. — 1980. — 67, N 3. — P. 279–285.
- Allen G. M. Bats. — New York : Dover Publications, Inc., 1939. — 368 p.
- Atemeier W. A., McKinney S., Krueger V., Glenny R. W. Effect of posture on regional gas exchange in pigs // J. Appl. Physiol. — 2004. — 97. — P. 2104–2111.
- Altringham J. D. Bats: From Evolution to Conservation. — Second edition. — Oxford : Oxford University Press, 2011. — 324 p.
- ArAmos, Mitzberg H., Mover H., Hellwing S. Cutaneous gas exchange in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* // Abstracts Int. Colloq. Biol. Soricidae. — 1991. — S. 1.
- Arita H. T., Fenton M. B. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats // Trends in Ecology and Evolution. — 1997. — 12. — P. 53–58.
- Bailey W. J., Slightom J. L., Goodman M. Rejection of the “flying primate” hypothesis by phylogenetic evidence from the epsilon-globin gene // Science. — 1992. — 256 (5053), N 3. — P. 86–89.

- Barnabas S., Usha R., Quru K., Barnabas J. General relationships of mammalian order and evolutionary development of primates inferred from best-fit alpha-globin Phylogenies // J. Biosci. — 1987. — **12**, N 3. — P. 165–174.
- Bartholomew G., Leitner P., Nelsen J. Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes // Physiol. Zool. — 1964. — N 37. — P. 179–198.
- Bennett A. F., Alexander L. J., Crozier R. H., Macinlay A. G. Are megabats flying primates? Contrary evidence from mitochondrial DNA sequence // Australian J. Biol. Sci. — 1988. — **41**. — P. 327–332.
- Berner R. A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // Geochim. Cosmochim. Acta. — 2006. — **70**. — P. 5653–5664.
- Berner R. A., Kothavala Z. GEOCARB III: A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time // Amer. J. of Science. — 2001. — **301**. — P. 182–204.
- Berner R. A., VandenBrooks J. M., Ward P. D. Oxygen and evolution // Science. — 2007. — **316**. — P. 557–558.
- Betz E. Untersuchungen über die Korrelation der Flugmechanismen bei den Chiropteren // Zool. Jahrb., Abt. F. Anat. u. Ontog. d. Tiere. — 1959. — **77**, N 4. — P. 491–526.
- Birch J. M. Comparing wing shape of bats: the merits of principal-components analysis and relative-warp analysis // J. Mammalogy. — 1997. — **78**, N 4. — S. 1187–1198.
- Boggs D. F. Coordination of Locomotion and breathing in flying birds // J. Morphol. / Abstracts of ICVM-7. — 2004. — N 3. — P. 279.
- Booth D. T., Feder M. E. Formation of hypoxic boundary layers and their biological implications in a skin-breathing aquatic salamander, *Desmognathus quadramaculatus* // Physiological Zoology. — 1991. — **64** (5). — P. 1307–1321.
- Boyce N. A flying start. Did an oxygen surge get birds of the ground? // New Sci. — 1998. — N 2129. — P. 158.
- Bramble D. M., Jenkins F. A. Structural and functional integration across the reptile-mammal boundary: the locomotor system // Complex organismal function: Integr. and Evolut. Vertebr. (Berlin, Aug. 28 — Sept. 2, 1988). — Berlin : Chichester etc., 1989. — P. 133–146.
- Brosset A. Chiropteres d'altitude du Mout Nimba (Guinee). Description d'une espece nouvelle. *Hipposideros lamottei* // Mammalia. — 1984. — **48**, N 4. — P. 545–555.
- Bullock T. H., Diecke F. P. J. Properties of an infrared receptor // J. Physiol. — 1956. — **134**. — P. 47–87.
- Burnett Ch. D. Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus* // J. Mammal. — 1983. — **64**, N 3. — P. 437–444.
- Butler P. J. Respiration during flight and diving in birds // Proc. 3rd Congr. Eur. Soc. Comp. Physiol. and Biochem. (Noordijkerhout, 31 Aug. — 3 Sept. 1981). — Oxford, 1982. — Vol. 1. — P. 103–114.
- Butler P. M. 4. Insectivores and Chiroptera // Evolution of African mammals / Eds V. J. Maglio, H. B. S. Cooke. — London : Harvard University Press, 1978. — P. 56–68.
- Carpenter R. Flight metabolism of flying foxes // Swimming and flying in Nature. Vol. 2 / Eds T. Y. T. Wu, C. J. Brokaw, C. Brennen. — New York : Plenum Publishing Corporation, 1975. — P. 883–890.
- Carpenter R. Flight physiology of flying foxes *Pteropus poliocephalus* // J. Exp. Biol. — 1985. — **114**. — P. 619–647.
- Casinos A., Cubo J. A. Avian long bones, flight and bipedalism // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. — 2001. — **131**. — P. 159–167.
- Chen E. Y., Fujinaga M., Giaccia A. J. Hypoxic microenvironment within an embryo induces apoptosis and its essential for proper morphological development // Teratology. — 1999. — **60**. — P. 215–225.
- Chen Ch.-H., Cretekos Ch. J., Rasweiler IV J. J., Behringer R. R. Hoxd13 expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* // Evolution & Development. — 2005. — **7**, is. 2. — P. 130–141.
- Clement A. M., Long J. A. Air-breathing adaptation in a marine Devonian lungfish // Biol. Lett. Published online. — **10**, febr., 2010. — DOI: 10.1098/rsbl.2009.1033.
- Cooper K. L., Tabin C. J. Understanding of bat wing evolution takes flight // Genes & Development. — 2008. — **22**. — P. 121–124.
- Cowles R. B. Vascular changes in the wing of Bats // Science. — 1947. — **105**, N 4. — N 2727. — P. 362–363.
- Cretekos C. J., Weatherbee S. D., Chen C. H. et al. Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancies in captive-bred animals // Dev. Dyn. — 2005. — **233**, N 3. — P. 721–738.
- Cretekos C. J., Deng J. M., Green E. D., NISC Comparative Sequencing Program, Rasweiler J. J. 4th, Behringer R. R. Isolation, genomic structure and developmental expression of *Fgf8* in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* // Int. J. Dev. Biol. — 2007. — **51** (4). — P. 333–338.
- Cretekos C. J., Wang Y., Green E. D., NISC Comparative Sequencing Program, Martin J. F., Rasweiler IV J. J., Behringer R. R. Regulatory divergence modifies limb length between mammals // Genes & Development. — 2008. — **22**. — P. 141–151.
- Crompton A. W. The enigma of the evolution of mammals // Optima. — 1968. — **18**, N 2. — P. 137–151.
- Crowley G. V., Hall L. S. Histological Observations on the Wing of the Grey-Headed Flying-Fox (*Pteropus poliocephalus*) (Chiroptera, Pteropodidae) // Australian J. Zoology. — 1994. — **42** (2). — P. 215–231.
- Czopek J. Vascularization of respiratory surface in *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger and *Xenopus laevis* Daudin // Acta anat. — 1955 a. — **25**. — P. 346–360.
- Czopek J. The vascularisation of the respiratory surfaces of some Salientia // Zool. Poloniae. — 1955 b. — **6**, fasc. 2. — P. 101–134.

- Davis M. J., Shi X., Sikes P. J. Modulation of bat wing venule contraction by transmural pressure changes // *Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol.* — 1992. — **262**. — P. 625–634.
- Davis W. H., Cowein M. J., Hassel M. D., Lappat E. J. Winter and Summer circulatory changes in Refrigerated and Active Bats, *Myotis lucifugus* // *J. Mammalogy.* — 1967. — **48**, N 1. — P. 132–134.
- Dietz Ch., Dietz I., Siemers B. M. Wing Measurement variations in the five European horseshoe bat species (Chiroptera: Rhinolophidae) // *J. Mammalogy.* — 2006. — **87**, N 6. — P. 1241–1251.
- Dudley R. Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance // *J. Experim. Biology.* — 1998. — **201**. — P. 1043–1050.
- Dudley R. The evolutionary Physiology of Animal Flight: Paleobiological and Present Perspectives // *Annual Review of Physiology.* — 2000. — **62**, N 1. — P. 135–155.
- Dudley A. T., Ros M. A., Tabin C. A re-examination of proximodistal patterning during vertebrate limb development // *Nature.* — 2002. — **418**. — P. 539–544.
- Duncker H. R. Vertebrate lungs: structure, topography and mechanics. A comparative perspective of the progressive integration of respiratory system, locomotor apparatus and ontogenetic development // *Respir. Physiol. Neurobiol.* — 2004. — **144** (2–3). — P. 111–124.
- Edvinsson L., Huggel H. J., Nielsen K. C. et al. Histochemistry of autonomic nerves in wing vessels of *Pteropus giganteus* (flying-fox), and the effects of denervation // *Cell and Tissue Research.* — 1974. — **152**, N 1. — P. 1–11.
- Eick G. N., Jacobs D. S., Matthee C. A. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera) // *Molecular Biology and Evolution.* — 2005. — **22**, is. 9. — P. 1869–1886.
- Eisentraut M. Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges // *Zeitschr. F. Wissensch. Zoologic.* — 1936. — **148**. — P. 159–188.
- Evans N. J., Rutter M. D. Percutaneous respiration in the newborn infant // *J. Pediatr.* — 1986. — **108**. — P. 282–286.
- European convention for the protection of vertebrate animals used for experimental and other scientific purpose : Council of Europe 18.03.1986. — Strasbourg, 1986. — P. 52.
- Farney J., Fleharty E. Aspect ratio, loading, wing span, and membrane area of bats // *J. Mammal.* — 1969. — **50**. — P. 363–367.
- Farnum C. E., Tinsley M., Hermanson J. W. Forelimb versus Hindlimb Skeletal Development in the Big Brown Bat, *Eptesicus fuscus*: Functional Divergence is Reflected in Chondrocytic Performance in Autopodial Growth Plates // *Cells Tissues Organs.* — 2008. — **187**. — P. 35–47.
- Feder M. E., Burggren W. W. Skin Breathing in Vertebrates // *Scientific American.* — 1985 a. — **253**. — P. 126–142.
- Feder M. E., Burggren W. W. Cutaneous gas exchange in vertebrates: design, patterns, control and implications // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* — 1985 b. — **60**, N 1. — P. 1–45.
- Feder M. E., Burggren W. W., Graham J. Introduction to the symposium: Cutaneous exchange of gases and ions // *Amer. Zool.* — 1988. — **28**, N 3. — P. 941–944.
- Fenton M. B. Echolocation: implications for the ecology and evolution of bats // *Quarterly Review of Biology.* — 1984. — **59**. — P. 33–53.
- Fenton M. B., Audet M. K., Obrist M. K., Rydell J. Signal strength, timing and self deafening: the evolution of echolocation in bats // *Paleobiology.* — 1995. — **21**. — P. 229–242.
- Fenton M. B., Thomas D. W. Dry-season overlap in activity patterns, habitat use, and prey selection by sympatric African insectivorous bats // *Biotropica.* — 1980. — **12** (2). — P. 81–90.
- Fernandez-Teran M. A., Hinchliffe J. R., Ros M. A. Birth and death of cells in limb development: a mapping study // *Dev. Dyn.* — 2006. — **235** (9). — P. 2521–2537.
- Findley J. S., Studier E. H., Wilson D. E. Morphologic properties of bat wings // *J. Mammal.* — 1972. — **53**, N 3. — P. 429–444.
- Fitzgerald L. R. Cutaneous respiration in man // *Physiol. Revs.* — 1957. — **37**, N 3. — P. 325–336.
- Foster J., Price P. A case of predation by Python molurus on a fruit bat, *Pteropus giganteus*, with notes on bat-snake interactions // *Hamadryad.* — 1997. — **22**, N 1. — P. 58–61.
- Gaisler I. Comment Volent les chauvessouris? // *Science et Nature.* — 1964. — N 66. — P. 11–16.
- Ganan D. M., Meriso J. R., Hurlle J. M. Regulation by members of the transforming growth factor beta superfamily of the digital and interdigital fates of the autopodial limb mesoderm // *Cell Tissue Res.* — 1999. — **296**. — P. 95–102.
- Gehr P., Mwangi D. K., Ammann A., Maloij G. M., Taylor C. R., Weibel E. R. Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals // *Respir. Physiol.* — 1981. — **44** (1). — P. 61–86.
- Giannini N., Goswami A., Sanchez-Villagra M. R. Development of integumentary structures in *Rousettus amplexicaudatus* (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) during late-embryonic and fetal stages // *J. Mammalogy.* — 2006. — **87**, N 5. — P. 993–1001.
- Godinot M. Les mammiferes des Rians (Eocene inferieur, Provence) // *Palaeovertebrata.* — 1991. — **10** (2). — P. 43–126.
- Gradstein F. M., Ogg J. A Phanerozoic time scale // *Episodes.* — 1996. — **19**. — P. 3–5.

- Grumberg P. Un etonnant fossile relance l'origine du vol des oiseaux // *Sci et vie.* — 2003. — N 1027. — P. 100–105.
- Gunel G. F., Simmons N. B. Fossil Evidence and the Origin of Bats // *J. Mammalian Evolution.* — 2005. — **12**. — Publisher: Sprenger. — P. 209–246.
- Gupta B. B. The histology and musculature of plagiopatagium in bats // *Mammalia.* — 1967. — **31**, N 2. — P. 313–320.
- Gupta B. B. Phylogeny of bats // *Uttar Pradesh of Zoology.* — 1984. — **4**. — P. 37–42.
- Habersetzer J., Storch G. Cochlea size in extant Chiroptera and Middle Eocene Microchiroptera from Messel // *Naturwissenschaften.* — 1992. — **79**. — P. 462–466.
- Hall L., Crowley G. Histology of the flight membranes of flying foxes // Abstracts. Ninth International Bat Research Conference. — Madurai, India, 1992. — P. 21.
- Harrison J. F., Roberts S. P. Flight respiration and Energetics // *Annual Review of Physiology.* — 2000. — **62**. — P. 179–205.
- Hartman F. A. Some flight mechanisms of bats // *Ohio J. Sci.* — 1963. — **63**, N 2. — P. 59–65.
- Haugen M. J., Tieleman B. I., Williams J. B. Phenotypic flexibility in cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum // *J. Exp. Biol.* — 2003. — **206**. — P. 3581–3588.
- Herreid C. II, Schmidt-Nielsen K. Oxygen consumption, temperature, and water loss in bats from different environments // *Am. J. Physiol.* — 1966. — **211**. — P. 1108–1112.
- Herreid C. II, Bretz W., Schmidt-Nielsen K. Cutaneous gas exchange in bats // *Am. J. Physiol.* — 1968. — **215**, N 2. — P. 506–508.
- Hill J. E., Smith J. D. Bats: a natural history. — British Museum (Natural History), London, 1984. — 243 p.
- Hurle J. M., Colvee E. Surface changes in the embryonic interdigital epithelium during the formation of the free digits: a comparative study in the chick and duck foot // *J. Embryol. Exp. Morphol.* — 1982. — **69**. — P. 251–263.
- Hurle J. M., Fernandez-Teran M. A. Fine structure of the interdigital membranes during the morphogenesis of the digits of the webbed foot of the duck embryo // *J. Embryol. Exp. Morphol.* — 1984. — **79**. — P. 201–210.
- Hurle J. M., Colvee E., Fernandez-Teran M. A. Vascular regression during the formation of the free digits in the avian limb bud: a comparative study in chick and duck embryos // *J. Embryol. Exp. Morphol.* — 1985. — **85**. — P. 239–250.
- Hutchison V. H., Haines H. B., Engbretson G. Aquatic life at high altitude: respiratory adaptation in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius coleus* // *Respiration Physiology.* — 1976. — **27**. — P. 115–129.
- Jakubowski M. The structure and vascularization of the skin of Pond-Loach (*Misgurnus fossilis* L.) // *Acta biol. Cracov. (Zool.)*. — 1958. — **1**. — P. 113–127.
- Jakubowski M. The structure and vascularization of the skin of the eel (*Anguilla anguilla* L.) and the viviparous blenny (*Zoarces viviparus* L.) // *Acta biol. Cracov. (Zool.)*. — 1960. — **3**. — P. 1–22.
- Jakubowski M. Skin vascularization in fishes compared with that in amphibians // *Trends Vertebr. Morphol. Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol.* — Viennas, 1986. — Stuttgart, New York, 1989. — P. 542–545.
- Jepsen G. L. Bat origin and Evolution // *Vol. II Biology of Bats / Ed. W. A. Wimsatt.* — New York ; London : Acad. Press, 1970. — P. 1–64.
- Kimura S., Schaumann B. A., Shiota K. Ectopic dermal ridge configurations on the interdigital webbings of Hammertoe Mutant mice (HM): another possible role of programmed cell death in limb development // *Birth Defects Res. A Clin. Mol. Terat.* — 2005. — **73** (2). — P. 92–102.
- Komazaki S. Gravitational effects on apoptosis of presumptive ectodermal cells of amphibian embryo // *J. Exp. Zool.* — 2004. — **301A**, is. 31. — P. 204–211.
- Kopka T. Beziehungen zwischen Flugelfläche und Körpergröße bei Chiropteren // *Z. wiss. Zool.* — 1973. — **185**, H. 3–4. — S. 235–284.
- Kovalyova I. M. Why Bats can fly // *J. Morphology* — 1994. — **220**, N 3. — P. 363.
- Krogh A. On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog // *Skand. Arch. Physiol.* — 1904 a. — **15**. — P. 328–419.
- Krogh A. Some experiments on the cutaneous respiration of vertebrate animals // *Skand. Arch. Physiol.* — 1904 b. — **16**. — P. 348–357.
- Lancaster W. C., Thomson S. C., Speakman J. R. Wing temperature in flying Bats measured by infrared thermography // Abstracts X Intern. Bat Research Conference and 25th North Amer. Bat Res. Symp. (Boston University, 6–11 Aug., 1995). — New York ; Potsdam : Printed at Potsdam College of the State Univ. NY, 1995. — Abstr. 78.
- Lin Y. H., Penny D. Implications for bat evolution from two new complete mitochondrial genomes // *Molecular Biology and Evolution.* — 2001. — **18** (4). — P. 684–688.
- MacFarlane P. M. Mechanics of the respiratory system in the newborn tammar wallaby // *J. Exp. Biol.* — 2002. — **205**, N 4. — P. 533–538.
- Maina J. N. What it takes to fly: The structural and functional respiratory refinements in birds and bats // *J. Exp. Biol.* — 2000. — **203**. — P. 3045–3064.
- Maina J. N. Functional morphology of the vertebrate respiratory systems // *Biological Systems in Vertebrates. Ser. B.* — 2002 a. — 192 p.

- Maina J. N.* Structure, function and evolution of the gas exchangers: comparative perspectives // *J. Anat.* — 2002 b. — **201** (4). — P. 281–304.
- Maina J. N.* Fundamental structural aspects and features in the bioengineering of the gas exchangers: comparative perspectives // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* — 2002 c. — 163. — P. 1–108; III–XII.
- Maina J. N.* Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone // *Biological Reviews.* — 2006. — **81**. — P. 545–579.
- Maina J. N., King A.* Correlations between structure and function in the design of the bat lung: a morphometric study // *J. Exp. Biol.* — 1984. — **111**. — P. 43–61.
- Maina J. N., King A., King D.* A morphometric analysis of the lung of a species of bat // *Respir. Physiol.* — 1982. — **50**. — P. 1–11.
- Maina J. N., Nicholson T.* The morphometric pulmonary diffusing capacity of a bat, *Epomophorus wahlbergi* // *J. Physiol.* — 1982. — **325**. — P. 36–37.
- Maina J. N., Settle G.* Allometric comparisons of some morphometric parameters of avian and mammalian lungs // *J. Physiol.* — 1982. — **325**. — P. 1–28.
- Maina J. N., Thomas S. P., Hyde D. M.* A morphometric study of the lungs of different sized Bats. Correlations between structure and function of the Chiropteran Lungs // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* — 1991. — **333**, N 1266. — P. 31–50.
- Maina J. N., West J. B.* Thin and strong! The bioengineering dilemma in the structural and functional design of the blood-gas barrier // *Physiol. Rev.* — 2005. — **85**. — P. 811–844.
- Makanya F. N., Mortola J. P.* The structural design of the bat wing web and its possible role in gas exchange // *J. Anat.* — 2007. — **211**. — P. 687–697.
- Malvin G. M.* Microvascular regulation of cutaneous gas exchange in amphibians // *Amer. Zool.* — 1988. — **28**, N 3. — P. 999–1007.
- Martin J. F., Olson E. N.* Identification of a *prxl* limb enhancer // *Genesis.* — 2000. — **26**. — P. 225–229.
- Marshall Y. E.* Protein metabolism in the pectoralis muscle and liver of hibernating bats, *Eptesicus fuscus* // *J. Comp. Physiol.* — 1983. — **152**, N 1. — P. 137–144.
- Meyer M., Scheid P., Piiper J.* Comparison birds/mammals: structure and function of the gas exchange apparatus // *Respir. Proc. 28th Int. Congr. Physiol. Sci. (Budapest, 13–19 July, 1980).* — Budapest ; Oxford, 1981. — P. 135–143.
- Meyer-Rochow V. B.* A report of webbed feet in a mature female axolotl (*Siredon mexicanum*) and remarks on webbed feet in urodela generally // *Amphibia–Reptilia.* — 1989. — **10**, N 1. — P. 89–92.
- Minina E., Wenzel H. M., Kreschel C. et al.* BMP and Ihh/PTHrP signalling interact to coordinate chondrocyte proliferation and differentiation // *Development.* — 2001. — **128**. — P. 4523–4534.
- Mislin H.* The histology and musculature of plagiopatagium in bats // *Mammalia.* — 1941 — **31**, N 2. — P. 313–320.
- Mislin H., Kauffmann M.* Beziehungen swischen Wandbau und Funktion der Flughautvenen (Chiroptera) // *Revue Suisse Zool.* — 1947. — **54**. — P. 240–245.
- Mittal A. K., Munshi J. S. D.* A comparative study of the structure of the skin of certain air-breathing fresh-water teleosts // *J. Zool.* — 1971. — **163**. — P. 515–532.
- Miyamoto M. M.* A congruence study of molecular and morphological data for Eutherian mammals // *Molecular Biol.* — 1996. — **6**. — P. 373–390.
- Mortola J. P., Frappell P. B., Woolley P. A.* Breathing through skin in a newborn mammal // *Macmillan Magazines Ltd.* — 1999. — P. 660.
- Muragaki Y., Mundios S., Upton J., Olsen B. R.* Altered growth and branching patterns in synpolydactyly caused by mutations in *HOXD13* // *Science.* — 1996. — **272**. — P. 548–551.
- Nelson J. E.* Movements of Australian flying-foxes (Pteropodidae: Megachiroptera) // *Aust. J. Zool.* — 1965. — **13**. — P. 53–73.
- Nissim S., Hasso S. M., Fallon J. F., Tabin C. J.* Regulation of Gremlin expression in the posterior limb bud // *Dev. Biol.* — 2006. — 299 (1). — P. 12–21.
- Norberg U.* Evolution of vertebrate flight: an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight // *Amer. Nat.* — 1985. — **126**, N 3. — P. 303–327.
- Norberg U. M., Rayner J. M. V.* Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wingadaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* — 1987. — **316** (1179). — P. 335–427.
- Novacek M. J.* Mammalian phylogeny: shaking the tree // *Nature.* — 1992. — **356**. — P. 121–125.
- Novacek M. J.* Morphological and molecular inroads to phylogeny // *Interpreting the Hierarchy of Nature: from Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories* / Ed. L. Grande, O. Rieppel. — San Diego : Academic Press, 1994. — P. 85–131.
- O'Rahilly R.* Guide to the staging of human embryos // *Anat. Anz.* — 1972. — **130**. — P. 556–559.
- Pajni-Underwood S., Wilson C. P., Elder C., Mishina Y., Lewandoski M.* BMP signals control limb bud interdigital programmed cell death by regulating FGF signaling // *Development.* — 2007. — **134** (12). — P. 2359–2368.
- Parry-Jones K.* Winter flying-fox colonies in southern N. S. W. // *Aust. Zoologist.* — 1985. — P. 5–6.
- Pautou M.-P.* Morphogenese de l'autopode chez l'embryon de poulet // *J. Embryol. Exp. Morph.* — 1975. — **34**, N 2. — P. 511–529.

- Peristiany J. G., Huggel H., Bisetti M. L.* Functional characteristics and physical limitations of the active venous pulse in the bat wing: The effects of pressure and temperature // Cellular and Molecular Life Sciences (CMLS). — 1978. — **34**, N 11. — P. 1400–1403.
- Pivkin I. V., Hueso E., Weinstein R. et al.* Simulation and Visualization of Air Flow around bat wings during flight / Eds V. S. Sunderam et al. — Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2005. — P. 689–694.
- Rayner J. M. V.* Vertebrate flapping flight mechanics and aerodynamic, and the evolution of flight in bats // Biona Report 5. Bat flight — Fledermausflug / Ed. W. Nachtigall. — W. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1986. — P. 27–74.
- Rauch J. C., Beatty D. D.* Comparison of regional blood distribution in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during torpor (summer), hibernation (winter), and arousal // Can. J. Zool. — 1975. — **53**. — P. 207–214.
- Russel D. E., Sige B.* Revision des chiropteres lutetiens de Messel (Hesse, Allemagne) // Palaeovertebrata. — 1970. — **3** (4). — P. 83–182.
- Russel D. E., Louis P., Savage D. E.* Chiroptera and Dermoptera of the French early Eocene // Univ. California Publ. Geol. — 1973. — **95**. — P. 1–57.
- Ruvinsky I., Gibson-Brown J. J.* Genetic and developmental bases of serial homology in vertebrate limb evolution // Development. — 2000. — **127**. — P. 5233–5244.
- Schobl J.* Die Flughaut der Fledermause, namentlich die Endigung ihrer Nerven // Arch. Micr. Anat. — 1871. — **7**. — P. 1–31.
- Schmalhausen I. I.* Die Entwicklung der Lungen bei *Tropidonotus matrix* // Anat. Anz. — 1905. — **27**, N 20/21. — S. 511–520.
- Schober W.* Mit Echolot und ultraschall. Die phantastische Welt der Fledertiere. — Traudl Schneehagen : Leipzig, 1983. — 210 p.
- Schumacher S.* Die Entwicklung der Fledermausflughaut // Z. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. — 1932 a. — **98**, N 6. — P. 703–721.
- Schumacher S.* Muskeln und Nerven der Fledermausflughaut. Nachtuntersuchung an *Pteropus* // Z. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. — 1932 b. — **97**, N 5. — P. 610–621.
- Sears K. E., Behringer R. R., Rasweiler J. J., Niswander L. A.* The development of bat: Morphologic and molecular evolution of bat wing digits // Proceedings of the National Acad. Sci. USA. — 2006. — **103**, N 17. — P. 6581–6586.
- Sears K. E.* Molecular Determinants of Bat Wing Development // Cells Tissues Organs. — 2008. — **187**. — P. 6–12.
- Sige B., Legendre S.* L'histoire des peuplements de Chiropteres du Bassin Meditteraneen: L'apport compare des remblissages karstiques et des depots fluvio-lacustres // Mem. Biospeol. — 1983. — **10**. — P. 209–225.
- Simmons N. B., Seymour K. L., Habersetzer J., Gunnell G. F.* Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // Nature. — 2008. — **451** (7180). — P. 818–821.
- Sisk M. O.* A study of the sudoriparous glands of the little brown bat *Myotis lucifugus lucifugus* // J. Morphol. — 1957. — **101**, N 3. — P. 425–458.
- Speakman J. R.* The evolution of flight and echolocation in pre-bats an evaluation of the energetics of reach hunting // Acta Chiropterologica. — 1999. — **1**, N 1. — P. 3–15
- Speakman J. R.* The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark // Mammal Rev. — 2001. — **31**, N 2. — P. 111–130.
- Spearman R. I. C.* Epidermal keratinization in the salamander and a comparison with other amphibian // J. Morphol. — 1968. — **125**. — P. 129–143.
- Spillman E.* Beitrage zur Kenntnis des Fluges der Fledermause und der ontogenetischen Entwicklung ihrer Flugapparate // Acta Zool. — 1925. — **6**, N 2. — P. 217–222.
- Stebbings R. E.* The Conservation of European bats. With the assistance of the IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. — Christopher Helm : London, 1988. — 246 p.
- Steele W. K., Louw G. N.* Caecilians exhibit cutaneous respiration and high evaporative water loss // S. Afr. J. Zool. — 1988. — **23**, N 2. — P. 134–135.
- Sterba O.* Ontogenetic levels in mammals // Evolution and morphogenesis / Eds J. Mlikovsky, V. J. A. Novak. — Praha : Academia, 1985. — P. 567–571.
- Sterba O.* Prenatal development of *Myotis myotis* and *Miniopterus schreibersi* // Folia zoologica. — 1990. — **39** (1). — P. 73–83.
- Stratmann B.* Faunistisch-okologische Beobachtungen an einer Population von *Nyctalus noctula* // Nyctalus (N. F.), 1978. — **1**. — P. 2–22.
- Strickler T.* Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera // Contribution vertebrate Evol. / Eds M. K. Hecht, F. S. Szalay. — New York : Karger, 1978. — Vol. 4. — 198 p.
- Struhsaker T. T.* Morphological factors regulating flight in bats // J. Mammal. — 1961. — **42**. — P. 152–159.
- Sullivan S. G., Szewczak J. M.* Apneic Oxygen Uptake in the Torpid Pocket Mouse *Perognathus parvus* // Physiological and Biochemical Zoology. — 1998. — **71**, N 6. — P. 624–632.
- Summers A.* Flap your hands // Natur. Hist. — 2003. — **112**, N 1. — P. 30–31.
- Sun X., Mariani F. V., Martin G. R.* Functions of FGF signaling from the apical ectodermal ridge in limb development // Nature. — 2002. — **418**. — P. 501–508.
- Swartz S. M., Iriarte-Diaz J., Riskin D. K., Song A., Tian X., Willis D. J., Breuer K. S.* Wing structure and the aerodynamic basis of flight in bats // J. Zoology. — 1996. — 4239. — P. 357–378.

- Teeling E. C.* Molecular Phylogeny for Bats illuminates biogeography and fossil record // *Science*. — 2005. — **307**, N 5709. — P. 580–584.
- Thomas S. P.* Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii* // *J. Exp. Biol.* — 1975. — **63**. — P. 273–293.
- Thomas S. P.* Ventilation and oxygen extraction in the bat *Pteropus gouldii* during rest and steady flight // *J. Exp. Biol.* — 1981. — **94**. — P. 231–350.
- Thomas S. P., Suthers R. A.* Oxygen consumption and physiological responses during flight in an echolocating bat // *Fedn. Proc.* — 1970. — **29**. — P. 265.
- Thomas S. P., Suthers R. A.* The physiology and energetics of bat flight // *J. Exp. Biol.* — 1972. — **57**. — P. 317–335.
- Thomas D. W., Cloutier D., Gagne D.* Arrhythmic breathing little brown bats (*Myotis lucifugus*) // *J. Exp. Biol.* — 1990. — **149**. — P. 395–406.
- Tickle C.* Vertebrate limb development and possible clues to diversity in limb form // *J. Morphology*. — 2002. — **252**. — P. 29–37.
- Tokita M.* Normal embryonic development of the Japanese pipistrelle, *Pipistrellus abramus* // *Zoology (Jena)*. — 2006. — **109** (2). — P. 137–147.
- Tucker V. A.* Energetic cost of locomotion in animals // *Comp. Biochem. Physiol.* — 1970. — **34**. — P. 841–846.
- Tuyl M., Liu J., Wang J. et al.* Role of oxygen and vascular development in epithelial branching morphogenesis of the developing mouse lung // *Am. J. Physiol. Ser. Lung Cell Mol. Physiol.* — 2005. — **288**. — P. 167–178.
- Van Den Bussche R., Hofer S. R.* Phylogenetic relationships among recent Chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa // *J. Mammalogy*. — 2004. — **85**, is. 2. — P. 321–330.
- Vaughan T. A.* Adaptations for flight in bats // *About bats* / Eds B. H. Slaughter, D. W. Walton. — Dallas : Southern Methodist University Press, 1970. — P. 127–143.
- Voigt C. C., Winter Y.* Energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae; Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats // *J. Comp. Physiol. Ser. B: Biochem., Syst., Env. Phys.* — 1999. — **169**. — P. 38–48.
- Voigt Ch. C., Matt F., Michener R., Kunz Th. H.* Low turn over rates of carbon isotopes in tissues of two nectar-feeding bat species // *J. Exp. Biol.* — 2003. — **206**, N 8. — P. 1419–1427.
- Weatherbee S. D., Behringer R. R., Rasweiler 4th J. J., Niswander L. A.* Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* — 2006. — **103** (41). — P. 15103–15107.
- Wenger R. H.* Mammalian oxygen sensing, signaling and gene regulation // *J. Exp. Biol.* — 2000. — **203**. — P. 1253–1263.
- West J. B., Watson R. R., Fu Z.* The human lung: did evolution get it wrong? // *Eur. Respir. J.* — 2007. — **29** (1). — P. 11–17.
- West J. B., Watson R. R., Fu Z.* Major differences in the pulmonary circulation between birds and mammals // *Respir. Physiol. Neurobiol.* — 2006. — **152** (1). — P. 115–118.
- Wiedeman M. P.* Effect of venous flow on frequency of venous vasomotion in the bat wing // *Circulat. Res.* — 1957. — **5**, N 6. — P. 641–644.
- Wiedeman M. P.* Lengths and Diameters of Peripheral Arterial Vessels in the Living Animal // *Circulation Research*. — 1962. — **10**. — P. 686–690.
- Wiedeman M. P.* Dimensions of Blood Vessels from Distributing Artery to Collecting Vein // *Circulation Research*. — 1963. — **12**. — P. 375–378.
- Wilkinson M. T. J.* Sailing the skies: The improbable aeronautical success of the pterosaurs // *J. Exp. Biol.* — 2007. — **210**, N 10. — P. 1663–1671.
- Winter Y., Helversen von O.* The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? // *J. Comp. Physiol. Ser. B: Biochem., Syst., Env. Phys.* — 1998. — **168**, N 2. — P. 105–111.
- Zou H., Niswander L.* Requirement for BMP signaling in interdigital apoptosis and scale formation // *Science*. — 1996. — **272** (5262). — P. 738–741.
- Zuzarte-Luis V., Hurlle J. M.* Programmed cell death in the developing limb // *Int. J. Dev. Biol.* — 2002. — **46**. — P. 871–876.
- Zuzarte-Luis V., Montero J. A., Kawakami Y. et al.* Lysosomal cathepsins in embryonic programmed cell death // *Dev. Biol.* — 2007 a. — **301** (1). — P. 205–217.
- Zuzarte-Luis V., Montero J. A., Torr-Perez N. et al.* Cathepsin D gene expression outlines the areas of physiological cell death during embryonic development // *Dev. Dyn.* — 2007 b. — **236**, N 3. — P. 880–885.