

УДК 591.477:599.4

КЛЮЧЕВЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ РУКОКРЫЛЫХ (MAMMALIA, CHIROPTERA)

© 2014 г. И. М. Ковалёва

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

01601 Киев, ул. Б. Хмельницкого, 15

E-mail: irakov2008@ukr.net

Поступила в редакцию 08.02.2013 г.

Окончательный вариант получен 16.06.2014 г.

В ходе исследования морфологии и морфогенеза летательных перепонок летучих мышей выявлены особенности их строения и формирования. Изучение условий эмбриогенеза рукокрылых, привлечение данных, полученных в области молекулярной генетики и палеонтологии, позволяют выделить отдельные факторы, которые могли инициировать эволюционные модификации программ развития. Представлен сценарий ключевых морфофункциональных преобразований грудной конечности в эволюции рукокрылых.

Ключевые слова: морфофункциональные преобразования, морфогенез, морфология, летательная перепонка, антиортостатическое положение, эволюция рукокрылых.

DOI: 10.7868/S047514501406007X

Одной из наиболее интригующих проблем в эволюции позвоночных является эволюция и видовое разнообразие отряда рукокрылых (Mammalia, Chiroptera). Среди рецентных млекопитающих существует, по меньшей мере, 7 групп, освоивших новую форму локомоции для данного класса – полет. Среди них рукокрылые являются единственной группой, реализующей активный (машущий) полет. Для остальных характерен планирующий полет. Эта особенность рукокрылых позволила им осуществить широкое расселение по планете, что привело, фактически, к значительному видовому разнообразию.

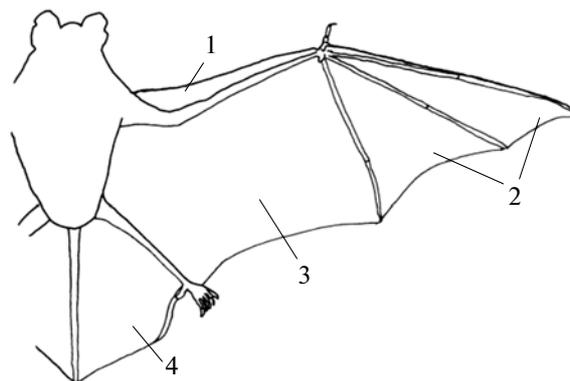
Отмечается, что существенные перестройки, определяющие морфоэкологическую специфику рукокрылых, произошли, главным образом, в их органах чувств, головном мозге и аппарате локомоции (Ковтун, 1984, 1990; Панютина, Корзун, 2009; Панютина и др., 2012; Speakman, 1999, 2001; Adams, 2008; Cooper, Tabin, 2008 и др.).

Грудные конечности млекопитающих, использующих полет (в частности, рукокрылых), имеют типичное строение для данного класса животных. Отличия заключаются лишь в степени развития мышц плечевого пояса и свободной грудной конечности, в пропорциях отдельных звеньев конечности, а также в топографическом расположении лопатки на грудной клетке. Следует отметить, что сходные преобразования имеются у большинства арбореальных форм млекопитающих. Можно полагать, что кардинальным отли-

чием млекопитающих, использующих полет, от наземных квадрупедальных животных данного класса является наличие “крыльев”. Крылья млекопитающих, использующих полет, представляют собой сложную конструкцию из так называемых “летательных перепонок”, являющих собой кожно-мышечную структуру, и “каркаса”, образованного звеньями грудной и тазовой конечностей, хвостом и, частично, головой, на который натянута летательная перепонка. Степень распространения перепонки по каркасу может сильно варьировать среди животных.

Некоторые исследователи считают, что крылья млекопитающих с планирующим и машущим полетом имеют значительное сходство в морфологии; отличия заключаются, в частности, лишь в количественном соотношении площадей разных отделов летательной перепонки (Панютина, Корзун, 2009).

Существенно, что именно дистальный отдел крыла рукокрылых, образованный значительным удлинением дистальных элементов скелета грудной конечности (метакарпалий и проксимальных фаланг пальцев) и кожной перепонкой между ними (т.н. “межпальцевой перепонкой” – хиропатагиум) (рисунок), обеспечил возможность реализации машущего полета у млекопитающих (Панютина, Корзун, 2009). Площадь межпальцевой перепонки рукокрылых составляет большую часть общей площади летательной перепонки (в отличие от млекопитающих с планирующим по-



Структурная схема летательной перепонки рукокрылых:

1 – *propatagium* (пропатагиум, плечевая часть); 2 – *chiropatagium* (хиропатагиум, межпальцевая часть); 3 – *plagiopatagium* (плагиопатагиум, боковая часть); 4 – *uropatagium* (уропатагиум, межбедренная часть).

летом) (там же). Представляется очевидным, что отличия в количественном соотношении площадей разных отделов летательной перепонки животных с различным типом полета приобретают особую значимость. Это, по-видимому, имеет еще большее значение при рассмотрении вопроса о генезисе различных участков летательной перепонки летающих млекопитающих. Ранее, на основании сравнения иннервации и кровоснабжения летательной перепонки рукокрылых и животных с планирующим полетом, в частности, белки-летяги *Pteromys volans*, утверждается, что “... эти структуры не гомологичны: если перепонка рукокрылых – производное главным образом кожи конечностей, то перепонка белки-летяги – производное кожи туловища” (Ковтун, 1984, с. 228).

В плане изучения происхождения рассматриваемых структур отмечается, что “летательные перепонки рукокрылых, вероятно, можно рассматривать как новоприобретение для класса млекопитающих” (Ковтун, 1984, с. 287). Это положение впоследствии было дополнено рядом других исследователей, полагающих, что крыло рукокрылых является эволюционным новшеством (Рэфф, Кофмен, 1986; Sears et al., 2006).

Выявление причин возникновения эволюционных новшеств у животных представляет одну из главных проблем ряда биологических наук, в частности, эволюционной морфологии, эмбриологии, молекулярной биологии, генетики (Brigandt, Love, 2012). По одному из существующих определений “...новшества – это новые структуры, качественно отличные от существовавших прежде, и открывающие возможности для новых образцов жизни” (Рэфф, Кофмен, 1986, с. 65). Другие определения данного понятия акцентируют внимание на гомологии нового органа предшествующим структурам (Brigandt, Love, 2012).

Несмотря на многочисленные исследования механизмов формирования летательной перепонки рукокрылых (Ch.Chen et al., 2005; Cretecos et al., 2007; Sears et al., 2006; Weatherbee et al., 2006), вопросы о причинах ее появления у предковой формы рукокрылых до сих пор остаются без ответа. Возможно, это следует объяснить как отсутствием комплексного подхода к изучению эволюции рукокрылых, так и недостаточным вниманием к частным вопросам. По-видимому, отличительной особенностью рукокрылых от других млекопитающих является их уникальная способность находиться продолжительное время (более половины жизни) в антиортостатическом положении (АНОП). Однако возможность возникновения морфофункциональных преобразований у рукокрылых в связи с особым положением их тел относительно вектора земной гравитации не рассматривалась исследователями.

Изучению вопроса о возможных причинах возникновения летательной перепонки у предковой формы рукокрылых посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования формирования летательной перепонки служили 30 эмбрионов (соответствующих 14–25 стадиям эмбрионального развития), относящихся к 2 видам двух семейств рукокрылых: *Vespertilionidae* (*Myotis blythii*, *Nyctalus noctula*) и *Rhinolophidae* (*Rhinolophus bocharicus*). Для исследования морфологии кожи летательной перепонки служили взрослые животные (*Eptesicus serotinus* – 2 особи, *Nyctalus noctula* – 3 особи). Использован материал, хранящийся в фондах отдела эволюционной морфологии позвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Серийные срезы эмбрионов и кожи летательной перепонки (толщиной до 5 мкм) окрашивались гистологическими методами окраски: гематоксилином Эрлиха и эозином; азур–II–эозином; по Ван-Гизон; по Маллори. Микропрепараты изучались и фотографировались с помощью светового микроскопа Axio Imager M1 Karl Zeiss (Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение летательной перепонки летающих млекопитающих

Описанию строения кожного покрова представителей почти всех отрядов млекопитающих посвящена фундаментальная монография В.Е. Соколова (1973). В ней, в частности, указывается, что кожный покров шерстокрылов (Dermoptera) почти не изучен. Автором дается описание строения кожи туловища и летательной перепонки (в средней ее части и на уровне бока тела) малайского шерстокрыла *Cynocephalus temminckii*. Отмечается, что кожа туловища тонкая, мальпигиев слой эпидермиса содержит 1–2 ряда клеток, зернистый и блестящий слои отсутствуют. Толщина эпидермиса достигает 27–34 мкм, а толщина его рогового слоя – 18–22 мкм. Указывается, что кожа нижней и верхней поверхности летательной перепонки имеет такое же строение, как и на туловище, однако в ней отсутствует подкожная жировая клетчатка. У шерстокрылов, в отличие от других млекопитающих, использующих планирующий полет, на грудных и тазовых конечностях имеются межпальцевые перепонки. Однако эти структуры автором отмеченной монографии не исследовались.

Сравнительно недавние исследования показали, что в коже кисти у шерстокрылов, как и у рукокрылых, дерма не образует сосочков, и соединение эпидермиса и дермы представляет почти ровную линию. В результате чего отсутствуют характерные для некоторых других млекопитающих (в частности, для приматов и древесных землероек) кожные гребни (папиллярные линии) на пальцах (Piette, 2000).

У других млекопитающих, реализующих планирующий полет, складка кожи туловища, образующая летательную перепонку, имеет типичное для кожи туловища строение. В частности, у сумчатых млекопитающих (Marsupialia) эта складка кожи толщиной 250–300 мкм с двух сторон покрыта волосами, имеет кожные железы, и в ее толще проходят пучки поперечнополосатых мышц (Соколов, 1973, с. 61). Сходное строение и топографию имеет кожная складка тела у представителей грызунов (Rodentia), использующих планирующий полет. Отмечается характерная для кожи перепонки сильная наружная складчатость;

толщина кожи 220–600 мкм, присутствуют пучки поперечнополосатых мышц (там же, с. 178).

В упомянутой монографии В.Е. Соколова отмечается, что у представителей рукокрылых – крыланов (*Pteropus melanotus*, *P. giganteus*, *Eidolon helvum*) толщина кожи загривка 770–1430 мкм, эпидермиса – 34–56 мкм, а рогового слоя – 17–39 мкм. Толщина кожи летательной перепонки – 0.27 мм, эпидермиса 17–27 мкм, а его рогового слоя – 11 мкм; отсутствуют зернистый и блестящий слои, подкожная клетчатка; имеются кожные железы и отдельные волосяные луковицы (там же, с. 106–110). Иные результаты приводятся для крылана *Epomophorus wahlbergi*, у которого толщина кожи перепонки 27.8 ± 3.1 мкм, толщина эпидермиса – 9.8 ± 0.7 мкм (9.1–10.5 мкм), а его рогового слоя – 4.1 ± 0.3 мкм (3.7–4.4 мкм); отмечается отсутствие кожных желез, волос и гиподермы (Makanya, Mortola, 2007).

У других рукокрылых толщина кожи на загривке и, в частности на груди, относительно тонкая (60–640 мкм), толщина эпидермиса – 10–28 мкм, а его рогового слоя – 3–16 мкм; отсутствуют зернистый и блестящий слои, в нижнем отделе дермы у отдельных видов имеются многочисленные жировые клетки (Соколов, 1973, с. 110–120). Морфометрия кожи летательной перепонки не проводилась, однако отмечается наличие кожных желез в летательной перепонке, присутствие которых зависит от видовой принадлежности.

Результаты исследования морфологии кожи летательной перепонки летучих мышей (*Eptesicus serotinus*, *Nyctalus noctula*) с измерением отдельных ее слоев описаны автором настоящей работы (Ковалева, 2013а). В контексте данной работы представляют интерес следующие выводы: у летучих мышей корнеоциты рогового слоя эпидермиса располагаются в один ряд, разделены широкими межклеточными промежутками (Ковалева, 2013а, рис. 16). Минимальная толщина летательной перепонки 20–25 мкм. Максимальная толщина эпидермиса 8.0 мкм, при максимальной толщине его рогового слоя 5.0 мкм; толщина мальпигиева слоя, состоящего из 2-х рядов клеток, составляет 2.0–3.0 мкм. В коже межпальцевой (хиропатагиум) и в дистальных участках боковой (плагипатагиум) и межбедренной (уропатагиум) частях летательной перепонки исследованных рукокрылых (рисунок) отсутствуют зернистый и блестящий слои, гиподерма, кожные железы, волосяной покров. Нет четкого подразделения дермы на сетчатый и сосочковый слои. В дермальном слое кожи перепонки имеются обширные поля с плотной сетью капилляров. В проксимальных участках плагипо- и уропатагиума имеются отдельные волосяные луковицы и кожные железы (Ковалева, 2013а, рис. 6), причем количество этих структур возрастает по мере приближения к туловищу.

Можно предположить, что отличия в строении кожи туловища и кожи летательных перепонкок рукокрылых, в частности, хиропатагиума, могли стать результатом их различного происхождения. Данный вопрос может быть решен лишь при исследовании эмбриональной закладки и формирования данных структур.

*Формирование летательных перепонкок
рукокрылых как результат преобразования
морфогенетических процессов в изменившихся
условиях эмбрионального развития*

Морфогенез летательной перепонки рукокрылых. У эмбрионов *Nyctalus noctula* и *Myotis blythii* на 13–14-ой эмбриональных стадиях развития покровы тела представлены однорядным слоем эпителиальных клеток, под которым расположены клетки недифференцированной мезенхимы (Ковалева, 2013а, рис. 8).

На примере *Nyctalus noctula* показано, что у эмбрионов к 15-ой эмбриональной стадии развития зачатки обеих конечностей вытягиваются, причем дистальный отдел зачатка грудной конечности несколько расширен по сравнению с проксимальным, и формирует кистевую пластинку грудной конечности. Клетки мезенхимы конденсируются, образуя предшественников различных сегментов скелета конечностей (Ковтун, Леденев, 1999). Сходные результаты с некоторыми дополнениями были получены при изучении эмбриогенеза рукокрылых на примере *Myotis blythii* и *Rhinolophus bocharicus* (Ковалёва, 2013а). Отмечено, в частности, что по мере пролиферации и дифференциации мезенхимных клеток почки грудной конечности обширные поля мезенхимных клеток остаются между пальцами, формируя межпальцевую перепонку. Таким образом, участок перепонки между пястными костями и фалангами пальцев рукокрылых сформирован мезенхимой, изначально формирующей почку грудной конечности.

Образование боковой перепонки (плагипатагиум) начинается с 17-й стадии эмбрионального развития, путем выпячивания мезенхимы боковой стенки туловища в подмышечной области зародыша (краниальный зачаток боковой перепонки).

На 17-ой эмбриональной стадии развития эпидермис состоит из двух рядов эпителиальных клеток (общая толщина составляет не более 8.0 мкм) (Ковалёва, 2013а, рис. 9). На коже спины появляются поперечные складки (там же, рис. 11).

На 18-ой эмбриональной стадии развития грудные и тазовые конечности эмбрионов имеют широкие кистевые пластинки (Там же, рис. 10), в паховой области путем выпячивания мезенхимы образуется каудальный зачаток боковой перепонки.

Рост мезенхимных зачатков боковой перепонки идет одновременно с разрастанием клеток покровного эпителия. Увеличение зачатков приво-

дит не только к их объединению, но и к их слиянию с боковыми участками покровных тканей грудной и тазовой конечностей с образованием единой боковой перепонки. Следовательно, формирование боковой перепонки происходит за счет покровных тканей как тела, так и грудной и тазовой конечностей.

На 19-ой эмбриональной стадии развития появляются плечевая и хвостовая (межбедренная) перепонки.

На 20–21-ой эмбриональных стадиях развития на теле эмбрионов имеются в большом количестве продольные кожные складочки, разделенные бороздками. Тело эмбрионов рукокрылых плодного периода покрыто густыми складками кожи (поперечными и продольными), которые увеличивают площадь поверхности эмбриона. Подобное образование складок кожи было описано ранее у эмбрионов крыланов (Giannini et al., 2006).

В ходе роста и удаления от туловища, в краевых участках кожи боковой и хвостовой областях перепонки гиподермальные слои не формируются. Между вентральным и дорсальным слоями эпидермиса формируется единый дермальный слой. Таким образом, значительная область кожи боковой и хвостовой перепонки представлена двумя слоями эктодермы и расположенным между ними дермальным слоем. Такое строение боковой и хвостовой перепонки имеет сходство со строением межпальцевой перепонки. Однако в дермальном слое боковой и хвостовой перепонки имеются отдельные мышечные волокна.

На 22-ой эмбриональной стадии развития под эпидермисом появляются гнезда гемопоэза (Ковалёва, 2013а, рис. 12). Толщина эпидермиса на данной стадии развития оставалась на уровне 8.0 мкм. Образование густой капиллярной сети и сети кровеносных сосудов в коже тела и летательных перепонкок эмбрионов рукокрылых наблюдалось к 24-й стадии (там же, рис. 13).

Сравнительные молекулярно-генетические исследования. Исследователями показано, что изменение некоторых морфогенетических механизмов вызывает перестройку грудных конечностей рукокрылых. В частности, наблюдается удлинение скелетных элементов и сохранение межпальцевой кожной перепонки (Adams, 2008; Ch.Chen et al., 2005; Cretecos et al., 2007; Cooper, Tabin, 2008; Farnum et al., 2008; Kimura et al., 2005; Sears et al., 2006, 2008; Weatherbee et al., 2006).

Выявлены молекулярные сигнальные пути и градиенты, которые контролируют созревание хондроцитов в ростовой пластинке: сигнальный морфогенетический протеин кости (BMPs) стимулирует пролиферацию хондроцитов, ранние стадии их дифференциации и ингибирует их окончательную дифференциацию (Minina et al., 2001; Sears et al., 2006, 2008). Установлено, что

уровень содержания сигнального белка BMP2 в растущих пальцах грудной конечности летучей мыши на 30% превышает таковой у домово́й мыши (Sears et al., 2006).

Идентифицирован также высококонсервативный ген-модификатор *Prx1*, который, проявляя экспрессию в конечностях, увеличивает пролиферацию хондроцитов (Cooper, Tabin, 2008; Martin, Olson, 2000; Cretecos et al., 2008; Sears, 2008).

Удлинение конечности вдоль ее проксимально-дистальной оси зависит также от молекулярных сигналов фибробластных ростовых факторов FGFs (*FGF4*, *-8*, *-9* и *17*), поступающих от эпителия на дистальном периметре зачатка конечности, названного “апикальным эктодермальным краем” (AER) (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 домашней мыши (Cretecos et al., 2007). Время действия *FGF8* совпадает со временем увеличения зачатка передней конечности у *Carollia perspicillata* и у домово́й мыши — на 14-й стадии эмбрионального развития (по Карнеги) (Cretecos et al., 2005).

Наряду с удлинением костных элементов грудной конечности у рукокрылых наблюдается сохранение и увеличение межпальцевой перепонки. У большинства млекопитающих соответствующей стадии развития, в частности, домово́й мыши, происходит апоптоз клеток межпальцевой мезенхимы грудной конечности, что приводит к обособлению пальцев (Cretecos et al., 2005).

Изменение уровня содержания антиапоптотических белков покровных тканей и сохранение мезенхимных клеток межпальцевой зоны грудной конечности у рукокрылых было предметом изучения многих исследователей (Adams, 2008; Cooper, Tabin, 2008; Farnum et al., 2008; Giannini et al., 2006; Sears et al., 2006, 2008; Weatherbee et al., 2006; Zou, Niswander, 1996).

Экспериментальными исследованиями выявлено, что сигнальный морфогенетический протеин кости (BMP) является первичным регулятором апоптоза клеток межпальцевой мезенхимы. Процесс сохранения межпальцевой перепонки грудной конечности у рукокрылых регулируется экспрессией ряда генов, существенно снижающих интенсивность апоптотических процессов (Kimura et al., 2005; Weatherbee et al., 2006; Rajni-Underwood et al., 2007; Sears, 2008). Межпальцевая клеточная ткань крыла летучей мыши удерживается благодаря *FGF8* в дополнение к BMP ингибитору — *Gremlin* (Weatherbee et al., 2006).

Предполагаемые факторы, регулирующие морфогенетическую программу развития крыла млекопитающих

Результаты работ, проведенных в области молекулярно-генетических исследований, позволяют считать, что сохранение межпальцевой перепонки рукокрылых и удлинение скелетных звеньев кисти рукокрылых явилось следствием эволюционных модификаций программ развития. Однако факторы, которые могут стимулировать или ингибировать соответствующую программу развития исследователями не рассматривались. По-видимому, для выявления возможных факторов, необходимо рассмотреть наиболее характерные отличия рукокрылых от других млекопитающих и возможность появления этих отличий у предковой формы.

Этолого-физиологические особенности рукокрылых. Известно, что рукокрылые большую часть жизни находятся в антиортостатическом положении (АНОП) (Stebbins, 1988; Ковалёва, 2007а). Однако исследователями практически не рассматривались морфофизиологические особенности рукокрылых в связи с положением их тел относительно вектора земной гравитации. Между тем, многие вопросы, касающиеся морфогенеза и морфологии отдельных органов рукокрылых, могут найти решение с учетом данного обстоятельства. Так, показаны приспособления органов респираторной системы млекопитающих, в частности, рукокрылых, к действию данного фактора (Ковалёва, 2002, 2007б, 2013а, 2013б; Масіцька, Яценко, 2006; Шимкус, 2006).

Влияние положения тела относительно вектора гравитации на кровообращение животных отмечено уже давно; опыты на животных были начаты еще в 1876 году (Salathe, 1876, цит. по Сми́ту, 1975). Было установлено, что сила тяжести оказывает существенное воздействие на распределение жидкостей тела и гидродинамику кровообращения, в частности, у наземных форм позвоночных. Отмечено, что причиной возникновения гидростатического градиента давления в системе кровообращения является гравитационное поле Земли (Осадчий, 1986; Матюшев и др., 2007), вызывающее перераспределение циркулирующей массы крови. Кровеносная система состоит не из ригидных сосудов, а является системой растяжимых сосудов, поэтому в ортостатическом положении гидростатическое давление отрицательно в верхней части и положительно в нижней части тела, а в антиортостатическом — наоборот (Вартбаронов и др., 2003). При переходе из горизонтального положения (например, у человека во время отдыха лежа) в ортостаз происходит отток крови к тазовым конечностям — в нижние отделы сосудистой системы, что ведет к скоплению крови и уменьшению объема циркулирующей крови (Смит, 1975; Lillywhite, 1996; Осадчий, 1986).

Стандартная модель антиортостатического положения (АНОП) по Morey-Holton широко используется для изучения влияния эффектов невесомости (гравитационной разгрузки), в частности на сердечнососудистую систему (Краснов и др., 2005; Фадюкова и др., 2005; Воробьев, 2006). АНОП позволяет моделировать в наземном эксперименте один из эффектов, возникающих у человека в невесомости, — перераспределение жидкостных сред организма (в частности, крови) в краниальном направлении. Наряду с перераспределением жидкостных сред организма происходит изменение их объемов, что, в свою очередь, приводит к изменению механического давления на стенки кровеносных сосудов. Так, через 12 часов пребывания в АНОП (-12°) при ультразвуковом исследовании было выявлено увеличение (по сравнению с горизонтальным положением) диаметра печеночных, воротных, селезеночных вен. Расширение вен сопровождалось увеличением размеров печени, поджелудочной железы, селезенки и утолщением стенок желудка. Отмечалось замедление кровотока в венозной системе брюшной и грудной полости при увеличении угла наклона и длительности пребывания в АНОП у человека и лабораторных животных (крыса, кролик, морская свинка) (Вайнштейн, 1983; Воробьев, 2004; Краснов и др., 2005; Шимкус, 2006; Афонин, Гончарова, 2009; Altemeier et al., 2004) и рукокрылых (Hirshfeld, O'Farrell, 1976).

Продолжительное нахождение в АНОП вызывает ряд функциональных изменений не только в его кровеносной, но и дыхательной системе, отражаясь на общем метаболизме (Котов и др., 2002; Altemeier et al., 2004). Фактически снижение газообмена равнозначно снижению уровня метаболизма (Шмидт–Нильсен, 1987; Ганонг, 2002). У современных рукокрылых, находящихся в АНОП, наблюдается значительное снижение метаболизма, что сопровождается замедлением дыхания (вплоть до продолжительного апноэ) (Sze-wczak, 1997). Несмотря на мелкие размеры современных летучих мышей, они также подвержены действию земной гравитации. Так, морфологические особенности строения отдельных сосудов головного мозга у рукокрылых свидетельствуют о том, что у них произошли соответствующие адаптивные перестройки вследствие повышенного давления во время нахождения в АНОП. У животных артериолярное разветвление в большинстве отделов головного мозга (большие полушария, мозжечок, мост, продолговатый мозг) расположено перпендикулярно поверхностной артерии головного мозга (Sakulsak, 2004). Подобные изменения в артериальном русле головного мозга наблюдались у крыс после нахождения их в АНОП (Фадюкова и др., 2005).

Особенности условий эмбрионального развития рукокрылых. Дыхание плода млекопитающих

осуществляется через плаценту. Плацентарный барьер приводит к тому, что артериальная кровь материнского организма более насыщена кислородом, чем кровь, поступающая к плоду.

У эмбриона человека кровь в пупочной вене на 80% насыщена кислородом, в сравнении с 98%-ным насыщением в артериальной системе матери (соответствует парциальному давлению кислорода (pO_2) 45 и 98 мм рт. ст., соответственно) (Ганонг, 2002). По данным других исследователей эти показатели несколько отличаются: pO_2 в пупочной вене 29 мм рт. ст., а pO_2 в артериальной системе матери составляет 97 мм рт. ст. (Spackman et al., 1963). Сходные исследования были проведены на другом представителе млекопитающих (корове): установлено, что pO_2 в пупочной вене составляет 11.5 мм рт. ст., а в материнской артерии — 70 мм рт. ст. (Ганонг, 2002). Хочется отметить, что приведенные данные были получены исследователями в прошлом веке, однако их цитируют в солидных изданиях нашего столетия (например, во втором издании *Physiology of Respiration*, Oxford, New York, 2001).

Между организмом матери и плода существует сложная динамичная система газообмена. Установлено, что снабжение плода кислородом происходит не только плацентарным путем, но и через околоплодные воды — параплацентарным путем, с участием внеплацентарной части плодных оболочек. Вероятно, первые экспериментальные подтверждения данного факта были получены в середине прошлого века (Vasicka, Hutchinson, 1964). Позднее было установлено, что pO_2 амниотической жидкости, в которой находится эмбрион млекопитающих, в частности человека, в 1.5–2 раза выше, чем в плацентарной крови, и в 2–3 раза выше, чем в крови плода (Федорова, Быкова, 1982; Савельева и др., 1984; Григорян и др., 1985; Абрамченко и др., 1989). У беременных кроликов pO_2 в околоплодных водах ($79.1 \pm 3,4$ мм рт. ст.) в 2–3 раза превышало pO_2 в крови плода (28.7 ± 2.48 мм рт. ст.) (Савельева и др., 1984). Эти факты подтверждены и более поздними исследованиями. Установлено, что между 8–10 неделями гестационного периода у человека уровень плацентарного pO_2 (в тканях трофобласта) значительно ниже, чем уровень pO_2 в эндометрии (Rodesch et al., 1992; James et al., 2006).

Обсуждая механизм транспорта кислорода в околоплодные воды, исследователи полагают, что в первую очередь нельзя исключить наличия простой диффузии кислорода из микрососудов децидуальной оболочки в амниотическую жидкость. Уровни pO_2 в амниотической жидкости и артериальной крови, поступающей в миометрий, близки, что указывает на возможность перехода кислорода в полость амниона внеплацентарным путем. Была установлена зависимость pO_2 в амниотической

жидкости от pO_2 в тканях матки (Федорова, Быкова, 1982).

Таким образом, эмбрион млекопитающих, заключенный в плодные оболочки, находится в полости органа (матки), который эффективно снабжается кровью. В наружном слое гладкого хориона и амниона (внеплацентарной части плодных оболочек) расположены кровеносные сосуды. От них в перпендикулярном направлении отходят веточки, которые внедряются во внутренний слой амниона и разветвляются там (Иоффе, 1966; Бодяжина, 1982). Следовательно, к эмбриону поступает кислород не только через плаценту, но и через внезародышевые оболочки из артериальной крови эндометрия — параплацентарный обмен (Бодяжина, 1982).

Нельзя также исключить участие липидов плодной оболочки в активном транспорте кислорода между организмом матери и плода (растворимость кислорода в липидах в десятки раз выше, чем в водных растворах). Кожные покровы плода на всем протяжении беременности остаются проницаемыми для липидорастворимых газов (кислорода, углекислого газа), даже после кератинизации эпидермиса (Федорова, Быкова, 1982).

На представителях рукокрылых подобные исследования не проводились. Однако, учитывая сходство приведенных выше физиологических показателей у представителей различных отрядов млекопитающих (приматы, зайцеобразные, парнокопытные) и принадлежность рукокрылых к данному классу животных, представляется возможным экстраполировать эти данные при анализе развития рукокрылых.

Из приведенных источников вытекает, что парциальное давление кислорода внешней среды (амниотической жидкости), в которой находятся эмбрионы млекопитающих, более высокое, чем парциальное давление кислорода крови, поступающей через плаценту по пупочной вене к эмбриону. И, следовательно, покровные ткани эмбрионов лучше оксигенированы, чем их внутренние органы. Таким образом, возникает градиент концентрации кислорода амниотической жидкости (= покровных тканей эмбриона) и подкожных тканей и органов плода.

Можно полагать, что отмеченное выше снижение кровоснабжения органов брюшной полости млекопитающих (при нахождении в АНОП) может негативно отразиться на обеспечении эмбрионов кислородом. Такая ситуация, по всей видимости, имеет место для эмбрионов рукокрылых. Поэтому в условиях АНОП газообмен эмбриона рукокрылых может быть дополнен за счет параплацентарного газообмена при участии покровных тканей эмбриона. Полагаем, что наиболее удаленные от центральной гемодинамики области покровных тканей, в частности, дистальные

участки конечностей, первыми реагируют на имеющийся градиент.

Кожное дыхание у позвоночных животных является весьма обычным явлением. Известно, что разрастание покровных тканей наблюдается в ряду водных личиночных форм животных, в частности, амфибий. При этом наблюдается их высокая степень васкуляризации (Медведев, 1937). Считается, что кровеносная система животных на данной стадии развития еще не может обеспечить кислородом все органы и ткани развивающегося организма и покровные ткани выступают в роли компенсаторных респираторных структур. Разрастание покровных тканей наблюдается и у взрослых амфибий, обитающих в слабо оксигенированной среде или в период повышения метаболизма. Установлено, что кожное дыхание — энергетически выгодный процесс с хорошо налаженной регуляцией, способный включаться при быстрых изменениях дыхательных потребностей организма (Feder, Burggren, 1985). У млекопитающих в период внутриутробного развития, а также в период новорожденности газообмен через кожу играет важную роль (Acheson et al., 1957; Evans, Rutter, 1986; MacFarlane et al., 2002; Frappel, MacFarlane, 2006 и др.). Показано, что новорожденная сумчатая мышь обеспечивает дыхание преимущественно через кожные покровы (Mortola et al., 1999).

В ходе исследования морфогенеза покровных тканей рукокрылых наблюдается значительное увеличение площади поверхности покровных тканей эмбрионов рукокрылых, а также высокая степень их васкуляризации. Такие факты указывают на усиление газообменной функции покровных тканей.

Приведенные данные позволяют предположить, что в эмбриональном периоде развития рукокрылых их покровные ткани выполняют компенсаторную респираторную функцию вследствие низкого парциального давления кислорода крови, поступающей через плаценту, и, вероятно, более высокого парциального давления кислорода в амниотической жидкости.

Роль внешних факторов в регулировании генной экспрессии. Характерно, что апоптоз, как и гипертрофия тканей, напрямую связаны с уровнем васкуляризации и, таким образом, оксигенации определенных участков мезенхимы (Мажуга и др., 1993; Hurlle, Colvee, 1982; Hurlle, Fernandez-Teran, 1984; Hurlle et al., 1985; Tuyl et al., 2005). Установлено, что уровень апоптоза в межпальцевой перепонке эмбриона домового мыши зависит от парциального давления кислорода (E. Chen et al., 1999; Giussani et al., 2007). Клеточная смерть межпальцевой мезенхимы активизируется в тазовых конечностях цыпленка, следуя за регрессией кровеносных сосудов, находящихся в них, а вы-

сокое парциальное давление кислорода ингибирует этот процесс (E.Chen et al., 1999).

Сохранение межпальцевой мезенхимной ткани грудной конечности рукокрылых и образование густой сети кровеносных сосудов в ней, по всей видимости, приводят к продолжительной пролиферации хондроцитов дифференцирующихся мезенхимных закладок кисти. Как было отмечено исследователями, именно ограничения в доставке питательных веществ (вследствие “бессосудистого окружения”) обычно вызывают соответствующие изменения в хондроцитах, в частности, их гипертрофию и гибель (Мажуга и др., 1993).

По всей видимости, повышение метаболизма клеток покровных тканей рукокрылых (как следствие интенсификации функции газообмена) способствовало сдвигу соотношения пролиферации и апоптоза. Усиление кровоснабжения покровных тканей, окружающих зачатки скелетных органов, привели к продолжительной пролиферации хондроцитов, удлинению костных элементов грудной конечности, сохранению клеток мезенхимы межпальцевой области грудной конечности животных, а также увеличению кожной поверхности за счет боковых складок тела и межбедренной перепонки.

Преобразования аппарата локомоции рукокрылых

Становление полета у млекопитающих имеет непосредственную связь с предшествующим сложным комплексом морфофункциональных преобразований парасагиттальной грудной конечности наземного животного в связи с древесным образом жизни (Ковтун, 1984, 1990; Панютина, Корзун, 2009; Панютина и др., 2012). Полагают, что ключевой преадаптацией к полету у млекопитающих являлись изменения конструкции плечевого пояса. Наряду с этим отмечается, что данные преобразования в большей или меньшей степени являются обычными для арбореальных форм млекопитающих. По всей видимости, это указывает на относительно высокую пластичность преобразований плечевого пояса у млекопитающих.

Вероятно, последующие преобразования грудной конечности, заключающиеся главным образом в формировании летательной перепонки, шли различными путями у животных, осваивавших различные типы полета. Эти преобразования, как показано предыдущими исследованиями, затронули не только локомоторную систему животных (Maina et al., 1991, Kovalyova, 1994). Скорее всего, 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).

Как уже отмечалось, увеличение площади покровных тканей животных может быть обусловлено особенностями условий эмбрионального развития. И, вероятно, формирование кожных складок на теле млекопитающих не представляется чем-то уникальным. Это, в частности, объясняет относительно большое количество групп животных (вымерших и рецентных), имеющих боковые складки кожи, которые используются ими, в частности, для планирующего полета. Их крыло сформировано за счет несколько удлинённых проксимальных звеньев грудной конечности и туловищной складки кожи, площадь которой и топография широко варьирует у различных видов.

Летательная перепонка рукокрылых представляет собой сложносоставную конструкцию. Она образована не только туловищной складкой кожи и кожи боковых участков конечностей, но главным образом, межпальцевой перепонкой грудной конечности. Формирование туловищной (боковой) складки кожи вероятно сходно с формированием подобной структуры у млекопитающих с планирующим полетом. Она имеет идентичную иннервацию, мышечные комплексы, а также морфологическое сходство с кожей туловища (Соколов, 1973а; Ковтун, 1979). Образование межпальцевой перепонки грудной конечности рукокрылых происходит в результате сохранения мезенхимных клеток межпальцевой области грудной конечности. Обсуждать происхождение и строение межпальцевой перепонки шерстокрыла на сегодняшний день, в связи с отсутствием данных, не представляется возможным.

Для четкого обозначения различий между летательными перепонками, обеспечивающими планирующий и активный (машущий) полет животных, предлагаем разграничить их название. У рукокрылых — это летательная перепонка, тогда как у животных, использующих планирование — это боковая перепонка, образованная главным образом туловищной складкой кожи. Такое деление кажется справедливым по ряду причин.

Во-первых, значительная часть летательной перепонки рукокрылых образована за счет межпальцевой перепонки грудной конечности (хиропатагиум) (рисунок). У животных, освоивших планирование, в формировании летательной перепонки участвуют в большей или меньшей степени кожная складка туловища и проксимальных звеньев конечностей (пропатагиум, плагиопатагиум и уропатагиум).

Во-вторых, образование межпальцевой перепонки рукокрылых является следствием снижения интенсивности апоптических процессов в межпальцевой мезенхиме в эмбриональном периоде развития, тогда как туловищная складка кожи образовалась в эмбриогенезе преимущественно за счет разрастания кожи туловища.

В-третьих, морфологическое строение кожи летательной перепонки рукокрылых, в частности межпальцевой перепонки, отличается от строения кожи тела млекопитающих, и, в частности, туловищной складки кожи.

В-четвертых, рассматриваемые варианты крыльев млекопитающих отражают различия в аэродинамических характеристиках активного полета и планирования. Как уже отмечалось, увеличение площади дистальных элементов крыла обеспечивает реализацию активного машущего полета, тогда как создание структур, увеличивающих лишь площадь тела (кожная складка, натягивающаяся вдоль тела, распушенный и уплощенный хвост и т.д.) может обеспечить лишь планирование (Панютин, Корзун, 2009). Летательная перепонка рукокрылых (лишенная гиподермы, кожных желез, волосяных комплексов, большинства мышечных структур) практически не утяжеляет конструкцию крыла, тогда как относительно толстая складка кожи животных, освоивших планирование, обеспечивает прочность несущей поверхности.

В-пятых, тонкая летательная перепонка рукокрылых (по нашим измерениям, ее толщина может достигать 20 мкм, а диффузионный барьер — менее 8.0 мкм) может принимать активное участие в газообмене животных. Это положение подтверждают не только данные морфологических исследований (Ковалёва, 2013а; Makanya, Mortola, 2007), но и данные физиологических экспериментов (Makanya, Mortola, 2007).

Имеются также особенности в общей морфологии рассматриваемых животных, которые обеспечивают различия в аэродинамике. Так, у животных, использующих планирование, перед посадкой тело приобретает вертикальное положение (головой вверх). Длинные загнутые когти на кистях, а также (часто) наличие подушечек на пальцах обеспечивают надежную посадку. Рукокрылые перед посадкой делают кувырок и разворот вокруг продольной оси тела, цепляясь когтями тазовых конечностей за опору. У них лишь один (первый) палец кисти имеет коготь, что делает посадку вверх головой крайне проблематичной (Панютин, 1980).

Формирование взглядов на происхождение рукокрылых. Согласно синтетической теории эволюции, новый признак изначально слабо представлен и не имеет существенного приспособительного значения. Сложный и совершенный орган формируется в процессе длительных и постепенных эволюционных изменений под воздействием естественного отбора. Так, путем постепенного накопления незначительных морфофункциональных изменений под контролем естественного отбора, начиная с первых зачатков соответствующих структур, могли развиваться такие сложные структуры, как жабры, легкие, отделы пищеварительной системы и др. (Иордан-

ский, 2011, с. 92). В то же время, исследователь сомневается, что такой путь эволюции является универсальным и единственно возможным. Эти сомнения, по-видимому, вполне оправданны.

Было отмечено, что в большинстве случаев сложные органы возникали в филогенезе не из незначительных преобразований, а уже из существовавших сложных структур, возникших в связи с другими адаптациями (Дорн, 1937). По всей видимости, этот эволюционный механизм, связанный со сменой функций органов, лежит в основе гипотезы М.Ф. Ковтуна (1984, 1990), который полагал, что изначальная селективность летательных перепонок рукокрылых была связана с функцией терморегуляции. В работе А.А. Панютин, Л.П. Корзун (2009) говорится об изначальной маскирующей роли летательной перепонки. Эти и ряд других гипотез заслуживают самого серьезного внимания. Однако, объясняя полезность возникшего органа для новой функции, исследователи оставляют без ответа причины его изначального возникновения у предковой формы.

Древние ископаемые остатки рукокрылых соответствуют полностью сформированным видам с поразительным морфологическим сходством к рецентным представителям отряда, что неоднократно подчеркивалось исследователями (Jepsen, 1966; Lin, Penny, 2001; Van Den Bussche, Hooper, 2004). Последняя на сегодняшний день находка рукокрылых была обнаружена в эоценовых отложениях формации Green River в Вайоминге (США), приблизительный возраст остатков — 52.5 млн лет (Simmons et al., 2008), как и предшествующие ей находки *Icaronycteris index*. Исследователи полагают, что обнаруженный вид *Onychonycteris finneyi* был способен к машущему полету.

Отсутствие переходных форм представляет собой серьезную проблему для построения каких-либо концепций о происхождении рукокрылых. В результате, многие из высказанных ранее гипотез подвергаются сомнению или опровергаются (Ковалёва, 2013а, 2013б; Speakman, 1999, 2001).

Так, долгое время считалось, что "...согласно классическим представлениям, ближайшими родственниками рукокрылых являются тупайи и шерстокрылы, относящиеся к когорте Archonta (Novacek, 1986; Павлинов, 2006 и др.)" (Панютин, Корзун, 2009, с. 575). Отметим, что в когорте Archonta, кроме Chiroptera, Dermoptera, Scandentia находились также Primata (Novacek, 1992). Эта классификация была основана на классических морфологических данных. Однако молекулярными исследованиями было установлено, что ближайшими к рукокрылым внутри Laurasiatheria являются Cetartiodactyla, Perissodactyla, Carnivora, Pholidota и Eulipothyphla и, таким образом, группа рукокрылых лишь отдаленно приближается к шерстокрылам, тупайям и приматам (Van Den Bussche, Hooper, 2004; Gunell, Simmons, 2005; Lin, Penny,

2001). Эти же исследования подтвердили монофилетическое происхождение рукокрылых (Van Den Bussche, Hooper, 2004). Установлено также приблизительное время возникновения рукокрылых — более 70 млн лет назад; обсуждается, что активный полет мог возникнуть лишь раз внутри отряда Chiroptera (Lin, Penny, 2001). Исходя из этого, предполагают, что преобразования грудной конечности предковой формы рукокрылых в крыло происходили в сравнительно сжатые сроки — десятки миллионов лет. Эту же мысль подтверждают другие исследователи, основываясь на том, что крылья рукокрылых на протяжении более чем 50 млн лет практически не изменили своих анатомических параметров, и, значит, эти структуры эволюционировали “очень быстро” (Sears et al., 2006).

Эволюционный сценарий появления летательных перепонки у предковой формы рукокрылых

Морфофункциональные перестройки плечевого пояса и грудной конечности (удлинение звеньев грудной конечности, усиление мускулатуры плечевого пояса, характерное расположение лопатки на грудной клетке, ориентация суставных поверхностей), вызванные древесным образом жизни, явились ключевыми предпосылками для реализации полета (Ковтун, 1984; Панютина, Корзун, 2009; Панютина и др., 2012). Однако для реализации машущего полета необходимы были последующие ключевые предпосылки, которые привели к образованию машущего крыла.

Можно предположить, что предки рукокрылых были не крупными животными и могли перемещаться по стволам деревьев в поисках насекомых в любых направлениях, в том числе и вниз головой. К.К. Панютин (1980) отмечает, что разворот тазовых конечностей в сагиттальную плоскость был вызван висением и передвижением животных на тонких ветках снизу (наподобие ленивцев). По-видимому, животные подбирались к цветам или плодам деревьев (изобилиующих насекомыми), расположенных на концах тонких веток.

Представляется, что под весом животных ветки гнулись, и это придавало животному антиортостатическое положение. Как указывал Э. Майр (1982), “...узловым фактором в приобретении животными большинства эволюционных новшеств выступает изменение поведения” (цит. по: Назаров, 2007, с. 89). Вероятно, находясь в определенной экологической нише, животные освоили характерное для них периодическое пребывание в АНОП.

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 вет-

кам, висели над илистой поверхностью и ловили насекомых. В таком положении (АНОП) они могли находиться довольно долго, ожидая насекомых (до очередного прилива). Изобилие насекомых позволяло животным постоянно обитать в данной экологической нише.

При АНОП оказалось возможным высвобождение грудных конечностей от опоры для осуществления различных манипуляций. В таком положении животные могли пережидать неблагоприятные погодные условия, например, осадки или ночные понижения температуры. Экспериментально подтверждено, что нахождение в АНОП животных приводит к снижению метаболизма (Altemeier et al., 2004). Вероятно, способность к снижению температуры тела у рукокрылых могла быть развита путем периодического принятия АНОП. Таким образом, 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.

Нахождение в АНОП животных, занявших определенную экологическую нишу, создало новые условия, в которых протекало эмбриональное развитие предковой формы рукокрылых. Физиологические (постуральные) реакции привели к снижению парциального давления кислорода в крови самки, что способствовало снижению плацентарного обмена (в том числе и газообмена) и проявлению компенсаторных функций разросшихся покровов эмбриона, в частности, респираторной. Последнее, вероятно, привело к изменению дискретных морфофункциональных программ развития.

Кожные складки тела и межпальцевые перепонки могли быть использованы взрослыми животными для активного парашютирования в азарте охоты за насекомыми (Ковтун, 1984) или при падении с высоты (Панютин, 1980), а позже — для коротких перелетов между ветвями деревьев. Измененное положение тазовых конечностей оказалось полезным для участия в поддержании летательной перепонки и в обеспечении взмаха. По-видимому, сложенные вдоль тела крылья не препятствовали передвижению их обладателей, позволяя им прятаться в щели и под кору деревьев. Подобное можно наблюдать и у насекомых (Шванвич, 1949).

В ходе дальнейшей эволюции обширные кожные поверхности позволили животным освоить новый для млекопитающих способ передвижения — активный полет. Реализация новой для млекопитающих формы локомоции позволила рукокрылым осваивать новые места обитания и значительно расширить ареал распространения. Их расселе-

ние, по-видимому, ограничивалось лишь наличием убежищ и пищи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологическое строение кожи летательной перепонки рукокрылых, в частности межпальцевой перепонки, существенно отличается от строения кожи тела млекопитающих, и в частности, туловищной складки кожи млекопитающих с планирующим полетом.

Новая морфологическая структура — летательная перепонка рукокрылых, сформировалась в изменившихся условиях эмбрионального развития путем изменения морфогенеза. Специфической особенностью формирования летательной перепонки рукокрылых является продолжительная пролиферация хондроцитов, снижение антиапоптотических процессов и сохранение мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности, а также увеличение общей кожной поверхности за счет боковых складок тела и межбедренной перепонки.

Выполняя функцию компенсаторного газообменного органа в эмбриональном периоде онтогенеза, летательная перепонка рукокрылых оказалась способной к реализации новой функциональной роли — реализации машущего полета.

Наличие летательной перепонки рукокрылых определило общее направление развития последующих более частных адаптаций и морфоэкологическую специфику формирующегося таксона. С реализацией активного полета возросли адаптивные возможности животных, создавшие предпосылки для расширения прежней адаптивной зоны, а также освоения новых сред обитания.

Таким образом, летательную перепонку рукокрылых можно рассматривать как эволюционное новшество, возникшее как приспособление к изменившимся условиям эмбриогенеза. Морфогенетические и молекулярно-генетические перестройки, имевшие место в раннем онтогенезе предковой формы рукокрылых, привели к эволюционным модификациям программ развития.

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 // *Вопр. охраны материнства и детства.* 1989. № 10. С. 42–45.
- Афонин Б.В., Гончарова Н.П.* Секреторная активность желудка при моделировании увеличенного кровенаполнения венозной системы брюшной полости // *Авиакосмич. и экологич. медицина.* 2009. Т. 43. № 4. С. 39–42.
- Бодяжина В.И.* О структуре и функциях амниона и гладкого хориона // *Акуш. и гинеко.* 1982. № 9. С. 8–12.
- Вайнштейн Г.Б.* Кровообращение и гравитация // *Тр. Крымского мед. ин-та.* 1983. Т. 98. С. 48–56.
- Вартбаронов Р.А., Хоменко М.Н., Бухтияров И.В. и др.* Методологические подходы к разработке гравитационной математической модели гемодинамических эффектов // *Пилотируемые полеты в космос. Звездный городок: РГНИИЦПК,* 2003. С. 206–288.
- Воробьев В.Е.* Изменение доставки и потребления кислорода у человека в условиях антиортостатической гипокинезии // *Авиакосмич. и экологич. медицина.* 2004. Т. 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. мед. наук. Москва: ГНЦ РФ — ИМБП РАН, 2006. 45 с.
- Ганонг В.Ф.* Физиология людини: Підручник [пер. з англ.]. Львів: БаК, 2002. 784 с.
- Ganong W.F.* Review of Medical Physiology. 20th ed. New York: The McGraw-Hill Companies, Inc., 2001.
- Григорян Д.З., Трдатьян А.А., Каграманян Р.Г.* Характеристика некоторых биохимических показателей в системе мать—околоплодная среда—плод // *Актуальные вопросы акушерской и перинатальной патологии в группах высокого риска.* Ереван: Ай-астан, 1985. С. 62–80.
- Дорн А.* Происхождение позвоночных и принципы смены функций. М., Л.: ОГИЗ, Биомедгиз, 1937. 195 с.
- Иорданский Н.Н.* Организмы, виды и эволюция. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2011. 176 с.
- Иоффе А.М.* Возрастные особенности кровеносных сосудов оболочек плода коровы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург: Оренбургский сельхоз. ин-т, 1966. 19 с.
- Ковалёва И.М.* Влияние силы тяготения на адаптацию формы и функции грудной клетки рукокрылых (Chiroptera) // *Вісник Луганськ. держ. універс. ім. Тараса Шевченка / Біол. науки.* 2002. № 1 (45). С. 115–118.
- Ковалёва И.М.* Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт // *Вісник Білоцерк. аграрн. універс.* 2007а. № 4. С. 180–183.
- Ковалёва И.М.* Влияние земной гравитации на формирование видовых различий среди рукокрылых // *Современные проблемы биологической эволюции.* М.: Изд-во ГДМ, 2007б. С. 112–113.
- Ковалёва И.М.* Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) в связи с эволюцией отряда // *Вестн. зоол. Монографич. серия.* 2013а. Отд. вып. № 27. 88 с.
- Ковалёва И.М.* Интегративный подход к проблеме происхождения рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) // *Научн. диалог.* 2013б. № 3 (15). С. 57–74.
- Ковтун М.Ф.* О природе жилкования летательной перепонки рукокрылых // *Зоол. журнал.* 1979. Т. 58. № 2. С. 207–217.
- Ковтун М.Ф.* Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. К.: Наук. думка., 1984. 304 с.

- Ковтун М.Ф.* Происхождение и эволюция рукокрылых // Вестн. зоол. 1990. № 3. С. 3–12.
- Ковтун М.Ф., Леденев С.Ю.* Рост и развитие конечностей рукокрылых // Вестн. зоол. 1999. Отд. вып. № 12. 82 с.
- Котов А.Н., Миняев В.И., Миняева А.В. и др.* Зависимость соотношений торакальных и абдоминальных составляющих параметров дыхания от положения тела относительно вектора гравитации // Авиакосмич. и экологич. медицина. 2002. Т. 36. № 1. С. 16–20.
- 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. Т. 39. № 1. С. 32–36.
- Мажуга П.М., Житников А.Я., Ницевич Т.П.* Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. К.: Наук. думка, 1993. 184 с.
- Масіцька О.О., Яценко В.П.* Пренатальный морфогенез легень за умов зміненого вектора і сили гравітації // Таврич. медико-биол. вестник. 2006. Т. 9. Ч. 3. № 3. С. 109–113.
- Матюшев Т.В., Вартбаронов Р.А., Бухтияров И.В. и др.* Имитационная модель местных механизмов регуляции сосудов большого круга системы кровообращения организма человека при постуральных воздействиях // Авиакосмич. и экологич. медицина. 2007. Т. 41. № 2. С. 35–40.
- Медведев Л.* Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция // Зоол. журнал. 1937. Т. 16. В. 2. С. 393–403.
- Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 520 с.
- Осадчий Л.И.* Постуральные реакции // Физиология кровообращения: Регуляция кровообращения: Руководство по физиологии. Л.: Наука, ЛО, 1986. Т. 3. С. 317–334.
- Панютин К.К.* Происхождение полета рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). (Вопросы териологии). М.: Наука, 1980. С. 276–286.
- Панютина А.А., Корзун Л.П.* Морфофункциональные предпосылки возникновения полета у млекопитающих // Зоол. журнал. 2009. Т. 88. № 5. С. 573–587.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н.* Полет млекопитающих: от наземных конечностей к крыльям. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 314 с.
- Рэфф Р.А., Кофмен Т.С.* Эмбрионы, гены и эволюция [пер. с англ.]. М.: Мир, 1984. 404 с.
- Raff R.A., Kaufman T.C.* Embryos, Genes, and Evolution. The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change. Macmillan Publishing Co., Inc. New York. Collier Macmillan Publishers London. 1983.
- Савельева Г.М., Федорова М.В., Быкова Г.Ф.* Роль околоплодных вод в параплацентарном снабжении плода кислородом // Акуш. и гинек. 1984. № 1. С. 10–12.
- Смит А.Г.* Основы гравитационной биологии. В кн.: Основы космической биологии и медицины. Совместное советско-американское издание в 3-х томах. Экологические и физиологические основы космической биологии и медицины. М.: Наука, 1975. Т. II. Кн. 1. С. 141–176.
- Соколов В.Е.* Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 488 с.
- Фадюкова О.Е., Тарасова О.С., Виноградова О.Л.* Влияние двухнедельного вывешивания на реактивность артерий мозга крысы // Авиакосмич. и экологич. медицина. 2005. Т. 39. № 6. С. 23–27.
- Федорова М.В., Быкова Г.Ф.* Напряжение кислорода в околоплодных водах при нормальной и патологической беременности // Акуш. и гинек. 1982. № 7. С. 17–19.
- 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. вестник. 2006. Т. 9. № 3. Ч. 1. С. 195–198.
- Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных: почему они так важны? [пер. с англ.]. М.: Мир, 1987. 259 с.
- Schmidt-Nielsen K.* Scaling: Why is animal size so important? Cambridge: Cambridge University Press, 1984.
- Acheson Y.H., Dawes Y.S., Mott Y.C.* Oxygen consumption and the arterial oxygen saturation in foetal and newborn lambs // J. Physiol. 1957. V. 135. № 3. P. 623.
- Adams R.A.* Morphogenesis in Bat Wings: Linking Development, Evolution and Ecology // Cells Tissues Organs. 2008. V. 187. № 1. P. 13–23.
- Altemeier W.A., McKinney S., Krueger V. et al.* Effect of posture on regional gas exchange in pigs // J. Appl. Physiol. 2004. V. 97. P. 2104–2111.
- 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: Chichester etc., 1989. P. 133–146.
- Brigandt I., Love A.C.* Conceptualizing Evolutionary Novelty: Moving Beyond Definitional Debates // J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol. 2012. V. 318. № 6. P. 417–427.
- Chen Ch.-H., Cretecos Ch.J., Rasweiler IV J.J. et al.* Hoxd13 expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* // Evol Dev. 2005. V. 7. Iss. 2. P. 130–141.
- Chen E.Y., Fujinaga M., Giaccia A.J.* Hypoxic microenvironment within an embryo induces apoptosis and is essential for proper morphological development // Teratology. 1999. V. 60. P. 215–225.
- Cooper K.L., Tabin C.J.* Understanding of bat wing evolution takes flight // Genes Dev. 2008. V. 22. P. 121–124.
- Cretecos 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. V. 233. No 3. P. 721–738.
- Cretecos C.J., Deng J.M., Green E.D. et al.* Isolation, genomic structure and developmental expression of Fgf8 in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* // Int. J. Dev. Biol. 2007. V. 51. № 4. P. 333–338.

- Cretekos C.J., Wang Y., Green E.D. et al.* Regulatory divergence modifies limb length between mammals // *Genes Dev.* 2008. V. 22. P. 141–151.
- Dudley A.T., Ros M.A., Tabin C.* A re-examination of proximal-distal patterning during vertebrate limb development // *Nature.* 2002. V. 418. P. 539–544.
- Evans N.J., Rutter M.D.* Percutaneous respiration in the newborn infant // *J. Pediatr.* 1986. V. 108. P. 282–286.
- 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. V. 187. P. 35–47.
- Feder M.E., Burggren W.W.* Skin Breathing in vertebrates: design, patterns, control and implications // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1985. V. 60. № 1. P. 1–45.
- Frappell P.B., MacFarlane P.M.* Development of the respiratory system in marsupials // *Respir. Physiol. Neurobiol.* 2006. V. 154. P. 252–267.
- 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. Mammal.* 2006. V. 87. № 5. P. 993–1001.
- Giussani D.A., Salinas C.E., Villena M. et al.* The role of oxygen in prenatal growth: studies in the chick embryo // *J. Physiol.* 2007. V. 585. № 3. P. 911–917.
- Gunell G.F., Simmons N.B.* Fossil Evidence and the Origin of Bats // *J. Mamm. Evol.* 2005. V. 12. Is.: June. P. 209–246.
- Hirshfeld J.R., O'Farrell M.J.* Comparison of differential warming rates and tissue temperatures in some species of desert bats // *Comp. Biochem. Physiol.* 1976. 55A. № 1. P. 83–87.
- 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. V. 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. V. 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. V. 85. P. 239–250.
- James J.L., Stone P.R., Chamley L.W.* The regulation of trophoblast differentiation by oxygen in the first trimester of pregnancy // *Hum. Reprod.* 2006. V. 12. № 2. P. 137–144.
- Jepsen G.L.* Early Eocene bat from Wyoming // *Science.* 1966. V. 154. P. 1333–1339.
- Kimura S., Schaumann B.A., Shiota K.* Ectopic dermal ridge configurations on the interdigital webbings of Hammetoe Mutant mice (HM): another possible role of programmed cell death in limb development // *Birth Defects. Res. Clin. Mol. Teratol.* 2005. V. 73. № 2. P. 92–102.
- Kovalyova I.M.* Bats evolution in the light of adaptational transformations of the respiratory system // *Myotis.* 1994–1995. H. 32. Bd. 32–33. P. 9–19.
- Lillywhite H.B.* Gravity, blood circulation, and the adaptation of form and function in lower vertebrates // *J. Exp. Zool.* 1996. V. 275. P. 217–225.
- Lin Y.H., Penny D.* Implications for bat evolution from two new complete mitochondrial genomes // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. № 4. P. 684–688.
- MacFarlane P.M., Frappell P.B., Mortola J.P.* Mechanics of the respiratory system in the newborn tammar wallaby // *J. Exp. Biol.* 2002. V. 205. № 4. P. 533–538.
- Makanya F.N., Mortola J.P.* The structural design of the bat wing web and its possible role in gas exchange // *J. Anat.* 2007. V. 211. P. 687–697.
- 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 // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 1991. V. 333. № 1266. P. 31–50.
- Martin J.F., Olson E.N.* Identification of a prx1 limb enhancer // *Genesis.* 2000. V. 26. P. 225–229.
- Minina E., Wenzel H.M., Kreschel C. et al.* BMP and Ihh/PTHrP signalling interact to coordinate chondrocyte proliferation and differentiation // *Development.* 2001. V. 128. P. 4523–4534.
- Mortola J.P., Frappell P.B., Woolley P.A.* Breathing through skin in a newborn mammal // *Macmillan Magazines Ltd.* 1999. P. 660.
- Novacek M.J.* Mammalian phylogeny: shaking the tree // *Nature.* 1992. V. 356. P. 121–125.
- Pajni-Underwood S., Wilson C.P., Elder C.* BMP signals control limb bud interdigital programmed cell death by regulating FGF signaling // *Development.* 2007. V. 134. № 12. P. 2359–2368.
- Pierre L.* Micro-anatomy of the volar skin and interordinal relationships of primates // *J. Hum. Evol.* 2000. V. 38. № 2. P. 257–267.
- Rodesch F., Simon P., Donner C. et al.* Oxygen measurements in endometrial and trophoblastic tissues during pregnancy // *Obstet. Gynecol.* 1992. V. 80. № 2. P. 283–285.
- Sakulsak N.* Arteriolar branching patterns in the brain of the fruit bats (*Pteropus lylei*) // *Naresuan University Journal.* 2004. V. 12. № 1. P. 1–7.
- Sears K.E., Behringer R.R., Rasweiler J.J. et al.* Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006. V. 103. № 17. P. 6581–6586.
- Sears K.E.* Molecular Determinants of Bat Wing Development // *Cells Tissues Organs.* 2008. V. 187. P. 6–12.
- Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J. et al.* Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // *Nature.* 2008. V. 451. № 7180. P. 818–821.
- Spackman T., Fuchs F., Assali N.S.* Acid-base status of the fetus in human pregnancy // *Obstet. Gynecol.* 1963. V. 22. P. 785–791.
- Speakman J.R.* The evolution of flight and echolocation in pre-bats an evaluation of the energetics of reach hunting // *Acta Chiropt.* 1999. V. 1. № 1. P. 3–15.
- Speakman J.R.* The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark // *Mammal. Rev.* 2001. V. 31. № 2. P. 111–130.

- Stebbins R.E.* The Conservation of European bats. With the assistance of the IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. London: Christopher Helm, 1988. 246 p.
- Sun X., Mariani F.V., Martin G.R.* Functions of FGF signaling from the apical ectodermal ridge in limb development // *Nature*. 2002. V. 418. Aug. P. 501–508.
- Szewczak J.M.* Matching gas exchange in the bat from flight to torpor // *Am. Zool.* 1997. V. 37. Feb. P. 92–100.
- 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. Lung Cell. Mol. Physiol.* 2005. V. 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. Mammal.* 2004. V. 85. Iss. 2. P. 321–330.
- Vasicka A., Hutchinson H.T.* Oxygen tension in amniotic fluid and fetal distress // *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1964. V. 88. P. 530–540.
- Weatherbee S.D., Behringer R.R., Rasweiler 4th J.J. et al.* Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006. V. 103. № 41. P. 15103–15107.
- Zou H., Niswander L.* Requirement for BMP signaling in interdigital apoptosis and scale formation // *Science*. 1996. V. 3. № 272(5262). P. 738–741.

Key Morphofunctional Transformations in the Evolution of Chiropterans (Bats, Chiroptera)

I. M. Kovalyova

*Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine,
ul. B. Khmel'nitskogo 15, Kyiv, 01601 Ukraine*

e-mail: irakov2008@ukr.net

Received February 8, 2013; in final form, June 16, 2014

Abstract—Study on the morphology and morphogenesis of wing membranes in Bats has revealed some peculiarities in their structure and development. Understanding the embryogenesis of these animals, as well as attraction of data obtained on their molecular genetics and paleontology, allows one to single out some factors that could have initiated evolutionary modifications in development programs. A scenario of the key morphofunctional transformations in the forelimbs during the evolution of chiropterans is given.

Keywords: morphofunctional transformations, morphogenesis, morphology, wing membrane, antiorthostatic position, Chiroptera evolution