

*Ковалева И. М.* Интегративный подход к проблеме происхождения рукокрылых (Chiroptera) / И. М. Ковалева // Научный диалог. – 2013. – № 3(15) : Естествознание. Экология. Науки о земле. – С. 57–74.

---

---

УДК 599.4:591.471.376

## **Интегративный подход к проблеме происхождения рукокрылых (*Chiroptera*)**

И. М. Ковалёва

До сих пор отсутствует полноценная, общепризнанная теория происхождения рукокрылых (Chiroptera). Это связано во многом с тем, что центральный вопрос эволюции рукокрылых – происхождение летательных перепонок у рукокрылых – остаётся открытым. 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.

Ключевые слова: летательные перепонки; антиортостатическое положение; экология; поведение; эмбриология; интегративный подход; эволюция рукокрылых.

### **Введение**

Общепринятым является взгляд на становление рукокрылых (Chiroptera) через преобразование грудных конечностей наземной предковой формы рукокрылых в крылья.

Крылья современных рукокрылых представляют собой натянутую кожную перепонку между скелетными элементами грудной конечности и телом животного. Скелет грудной конечности руко-

крылых имеет типичное для млекопитающих строение. Отличие заключается лишь в пропорциях отдельных звеньев конечности. Действительным новообразованием для рукокрылых является кожная перепонка. Следовательно, центральным вопросом эволюции рукокрылых представляется проблема возникновения этой перепонки.

В опубликованных работах по эволюции рукокрылых [Панютин, 1980; Панютин и др., 2009; Jepsen, 1970; Norberg, 1985; Norberg et al., 1987; Rayner, 1986, 1988; Speakman, 1999, 2001; Interdigital webbing retention..., 2006 и др.] причины, повлекшие морфологические перестройки грудных конечностей предковой формы рукокрылых, не выявлены. И вопрос о механизмах и путях эволюции рукокрылых до настоящего времени остаётся открытым.

Отсутствие промежуточных форм рукокрылых (в связи с неполнотой палеонтологической летописи) открывает путь в большинстве своём умозрительным построениям в вопросе эволюции отряда.

Возможно, назрел момент для интеграции рациональных идей и подходов, которая могла бы способствовать созданию базы для дальнейшего поиска решений.

### **Анализ гипотез о происхождении летательной перепонки рукокрылых**

В большинстве гипотез о происхождении рукокрылых в качестве предковой (исходной) формы рукокрылых (Chiroptera) рассматривается арбореальная форма, грудные конечности которой в связи с древесным образом жизни претерпели ряд морфологических перестроек (в частности, удлинение грудных конечностей, а также увеличение кожной поверхности кисти).

Исследователи полагают, что уже начальные преобразования грудных конечностей предковой древесной формы рукокрылых

были подхвачены естественным отбором и в конечном итоге привели к формированию крыла современных рукокрылых.

Исследование причин увеличения площади кожной поверхности грудных конечностей рукокрылых (с образованием летательной перепонки) привело к возникновению различных трактовок селективности этих новообразований. Так, обсуждается их полезность для ловли насекомых [Jepsen, 1970; Панютин, 1980; Ковтун, 1984]; для локомоции (при спуске с высоты) [Ковтун, 1984, 1990; Панютин, 1980; Norberg, 1985; Rayner, 1986; Панютина и др., 2009]; для терморегуляции [Ковтун, 1984, 1990]; а также с целью камуфляжа [Панютина и др., 2009]. Некоторые из этих положений были подвергнуты критическому анализу.

Дж. Спикмен [Speakman, 1999] попытался вычислить энергетические выгоды, которые животное могло бы получить, используя летательные перепонки для отлова насекомых. Оказалось, даже самая благоприятная реконструкция свидетельствует о том, что потребовалось бы более одного дня непрерывного фуражирования, чтобы удовлетворить ежедневные энергетические потребности таких «охотников». То есть в эволюции рукокрылых наличие периода охоты с вытянутой конечностью маловероятно. Это положение кажется сомнительным и с точки зрения «концепции динамической формы» [Пекин и др., 2008], согласно которой поза животного, находящегося на дереве и охотящегося с помощью грудных конечностей, является нестабилизированной и, следовательно, энергетически невыгодной.

Оригинальным является предположение о селективности летательной перепонки рукокрылых как терморегуляторной структуры [Ковтун, 1984]. Автор гипотезы обсуждает вопрос о необходимости отдачи тепла у рукокрылых через образовавшуюся кожную поверхность. При этом он ссылается на гипотетическое предположение А. Кромптона [Crompton, 1968] о несовершенной терморегуляции, свойственной всем мезозойским млекопитающим.

Вполне вероятно, что в мезозое млекопитающие обладали не совершенной терморегуляцией и могли страдать как от холода, так и от перегрева. Однако последнее касается, по всей видимости, крупных форм млекопитающих, не имеющих возможности надёжно укрыться как от инсоляции, так и от холода. Можно отметить, что ещё у наземных рептилий пермского периода, в частности у эдафовзавров и диметродонтов, развились остистые отростки позвонков, которые служили опорой натянутой между ними кожистой перепонке – «парусу», который помогал регулировать температуру тела в районах, удаленных от воды [Коуэн, 1982, с. 118–119].

По всей видимости, при незначительных размерах тела необходимость отдачи тепла у ранней формы рукокрылых не имела существенного значения. Данное предположение подтверждается следующим высказыванием: «Очень мелкие теплокровные животные нуждаются в изоляционном материале, так как в противном случае они очень быстро теряют тепло и умирают от холода» [Коуэн, 1982, с. 138]. Скорее всего, таким изоляционным материалом могла служить кожная перепонка, в которую животные заворачивались при снижении температуры. Можно полагать, что эти животные вели довольно скрытый образ жизни, избегали прямых солнечных лучей, прячась среди ветвей деревьев, ближе к поверхности земли и, по-видимому, не подвергались перегреву.

У современных рукокрылых кожная межпальцевая перепонка значительно увеличивает общую площадь тела, имеет разветвлённую систему васкуляризации, что может свидетельствовать о способности данной структуры к отдаче тепла путём радиации [Ковальова, 2005; Ковалева, 2008, 2012; Ковалёва и др., 2007б]. Система кровоснабжения перепонки обеспечивает возможности этой структуры к регулированию кровотока [Wiedeman, 1957]. Вместе с тем данные физиологических наблюдений свидетельствуют о незначительном участии летательных перепонок в терморегуляции у жи-

вотных, находящихся в покое [Слоним, 1961; Low turn overrates..., 2003].

Предположение о возможном использовании летательной перепонки для маскировки животного, находящегося на коре дерева [Панютина и др., 2009], является оригинальным, но, к сожалению, авторы не обсуждают происхождение данной структуры. Вместе с тем, рассматривая эту структуру как адаптированную к древесному образу жизни, они считают её преадаптивной для реализации полёта.

Характерно, что во всех вышеперечисленных гипотезах остаётся нерешённым вопрос о механизме образования летательной перепонки. Этот вопрос поднимался в выше цитируемой работе М. Ф. Ковтуна. Автор пишет, что «неизбежным следствием удлинения пястных костей является превращение зачаточной межпальцевой кожной складки в межпальцевую перепонку» [Ковтун, 1984, с. 276]. Из цитируемого положения следует, что удлинение пястных костей грудных конечностей привело к увеличению кожной поверхности всей кисти. Действительно, у большинства млекопитающих имеется кожный мешок, охватывающий пястные кости кисти. Он продолжается дистально пальцевидными выростами для каждого пальца и заключает их в обособленные кожные мешки. Однако рост пястных костей никоим образом не может отразиться на увеличении кожной складки между пальцами. И, таким образом, значительное удлинение фаланг пальцев, которое отмечено у рукокрылых в сравнении с другими млекопитающими, не могло способствовать созданию межпальцевой перепонки. Следовательно, остались без ответа причины объединения (если это вообще имело место в онтогенезе) отдельных кожных мешков (охватывающих каждый палец) в единую структуру.

Ранее было высказано мнение, что «для эволюционных превращений таких структур, как неспециализированная передняя конеч-

ность млекопитающих, в крыло летучей мыши достаточно изменения только в программе развития» [Рэфф и др., 1984, с. 66]. Со временем оно нашло отражение в гипотезе о происхождении летательной перепонки рукокрылых вследствие молекулярно-генетических процессов [Interdigital webbingretention..., 2006 и др.].

Рядом исследователей получены данные о том, изменение каких морфогенетических механизмов могло вызвать перестройку грудных конечностей предковой формы рукокрылых [Adams, 2008; Hoxd13 expression..., 2005; Isolation..., 2007; Cooper et al., 2008; Farnum et al., 2008; Kimura et al., 2005; Development of bat flight..., 2006; Interdigital webbingretention..., 2006; BMP signals..., 2007 и др.]. Проведенные исследования достаточно убедительно показали, что грудная конечность рукокрылых формируется из зачатка, подобного зачатку грудной конечности других млекопитающих; а развитие межпальцевой перепонки и высокие темпы пролиферации и дифференциации хондроцитов скелета грудной конечности рукокрылых генетически детерминированы. Показано, что уникальные морфологические особенности грудной конечности рукокрылых связаны с отличным от других млекопитающих функционированием систем регуляции генной экспрессии, под контролем которых происходит морфогенез. Вместе с тем до сих пор остаются невыясненными вопросы о причинах, повлекших изменение характера работы этих регуляторных систем, регулирующих экспрессию генов и снижающих уровень апоптоза клеток межпальцевой мезенхимы грудной конечности у рукокрылых.

Следует отметить, что во всех вышеперечисленных гипотезах отсутствует вопрос о механизме образования других участков летательной перепонки рукокрылых – боковой и хвостовой.

Таким образом, ни одна из рассмотренных выше гипотез о происхождении рукокрылых на сегодняшний день не представляется достаточно обоснованной, чтобы стать общепринятой.

## **Основные принципы интегративного подхода в изучении эволюции рукокрылых**

1. Представляется очевидным положение о том, что, рассматривая эволюцию и происхождение любых организмов, необходимо учитывать экологические условия, в которых находилась предковая форма. Физико-географические условия, в которых мы сейчас живем, нельзя рассматривать как неизменный стандарт для анализа возможных эволюционных процессов, происходивших более 70 млн лет назад [Северцов, 1949; Сеницын, 1965; Ясаманов, 1985; Lin et al., 2001]. Однако в опубликованных работах по эволюции рукокрылых изменения экологических условий не учитывались.

2. Выше приведенные гипотезы практически не касаются вопросов о важных физиологических особенностях рукокрылых, отличающих их от других млекопитающих. Представляется, что исследователями недооценивается уникальная способность рукокрылых находиться продолжительное время в антиортостатическом положении (АНОП). Между тем современные рукокрылые проводят в таком положении большую часть суток [Stebbins, 1988]. Известно, что представители из семейства *Rhinolophidae* только 2–3 часа в сутки находятся в полёте (фуражирование), остальное время – в АНОП [Ковальова, 2007]. В связи с этим не рассматриваются причины, приведшие рукокрылых к продолжительному нахождению в АНОП, а также не рассматриваются последствия – влияние данного положения на организм животных.

3. Собственные данные морфологических и эмбриологических исследований, а также сведения из области молекулярной генетики и биологии развития явились основополагающими в решении вопроса о происхождении летательной перепонки рукокрылых.

Подробнее остановимся на каждом приведенном выше положении.

Можно предположить, что первично арбореальный насекомоядный предок рукокрылых освоил АНОП в связи с частым посещением гибких веток деревьев, где изобиловали насекомые, привлечённые сочными плодами или цветами. Возможен также вариант, предложенный К. К. Панютиным [Панютин, 1980], который описывал место обитания предковой формы рукокрылых в нижнем ярусе мангровых деревьев над поверхностью периодически затопляемой почвы и, таким образом, кишашей насекомыми. Нахождение предковой формы рукокрылых на тонких ветках, удалённых от стволов деревьев, явилось выгодным с точки зрения обилия пищи. К тому же данное положение было достаточно безопасным, так как более тяжёлый хищник не мог приблизиться к жертве.

Продолжительное нахождение в антиортостатическом положении (АНОП) вызвало ряд функциональных изменений в организме рукокрылых, прежде всего в их кровеносной и дыхательной системах [Kovalyova, 1995; Ковальова и др., 2011; Ковалёва и др., 2007a]. Как показано в ряде исследований, антиортостатическое положение животных отражается на общем метаболизме [Осадчий, 1986; Effect of posture..., 2004]. У современных рукокрылых, находящихся в АНОП, наблюдается значительное снижение общего уровня метаболизма, что сопровождается замедлением дыхания (вплоть до апное) [Thomas et al., 1990; Szewczak, 1997]. Фактически снижение уровня метаболизма равнозначно снижению газообмена [Ганонг, 2002; Слоним, 1961; Уэст, 1988; Шмидт-Нильсен, 1987; Эккерт и др., 1992]. Вследствие постуральных реакций (оттока крови под действием силы тяжести) наблюдается снижение кровоснабжения, в частности, органов грудной и брюшной полостей [Вайнштейн, 1983; Воробьёв, 2004; Шимкус, 2006; Hirshfeld et al., 1976 и др.].

Нельзя исключить, что перечисленные последствия АНОП могли привести к снижению парциального давления кислорода в плацентарной крови и, следовательно, в крови развивающегося эмбри-



она. Такие последствия АНОП (гипоксия) стали бы губительными для эмбрионального развития плацентарных животных, о чём свидетельствуют данные экспериментов [Масіцька и др., 2006 и др.]. Однако плацентарная кровь не является единственным источником кислорода для эмбриона млекопитающих. Известно, что амниотическая жидкость, в которой находится эмбрион, содержит в 1,5–2 раза большее количество кислорода, чем плацентарная кровь, и в 2–3 раза большее, чем кровь плода [Лечение гипоксии плода..., 1989; Федорова, 1982; Савельева и др., 1984; Ганонг, 2002]. И хотя до сих пор источник поступления кислорода в амниотическую жидкость остаётся неизвестным, полагают, что кислород проникает в амниотическую жидкость несколькими возможными путями (из микрососудистого русла децидуальной оболочки и миометрия и др.) [Федорова, 1982].

Характерно, что повышение парциального давления кислорода в атмосфере Земли практически совпадает со временем появления рукокрылых [Будыко и др., 1979, 1985; Ясаманов, 1985; Воусе, 1998; Dudley, 1998, 2000; Implications..., 1995]. Было высказано мнение, что высокое парциальное давление кислорода в атмосфере способствовало повышению метаболизма животных и реализации активного полёта [Воусе, 1998; Dudley, 1998, 2000]. По-видимому, это не единственное следствие повышения парциального давления кислорода в атмосфере. По всей видимости, повышение парциального давления кислорода в окружающей среде приводит к повышению концентрации кислорода в организме животного вследствие увеличения доли кожного газообмена. Это даёт возможность допустить, что высокое парциальное давление кислорода в атмосфере (> 24 %) могло обеспечить длительное нахождение животных в АНОП (при уменьшении доли лёгочного дыхания). Вместе с тем высокое парциальное давление кислорода в атмосфере способствовало повышению парциального давления кислорода в амниотической жидкости,

которая стала дополнительным источником кислорода для эмбриона пре-рукокрылого.

Вероятно, нахождение эмбриона в среде (амниотической жидкости) с высоким парциальным давлением кислорода наряду с низким парциальным давлением кислорода, поступающего к нему с кровью через плаценту, повлияло на морфогенез, в частности, покровных тканей. Это проявилось, во-первых, в увеличении площади их поверхности. Показано, что у эмбриона рукокрылых кожная поверхность значительно больше поверхности эмбриона, что приводит к образованию складок кожи на его теле [Ковалёва, 2012; Giannini et al., 2006]. Во-вторых, полагаем, что развитие в среде с высоким парциальным давлением кислорода могло стать причиной изменения экспрессии антиапоптотических белков, что способствовало сохранению межпальцевой мезенхимы грудной конечности рукокрылых и, таким образом, сохранению межпальцевой перепонки. Так, исследователи, работающие в области тератологии, установили, что интенсивность апоптоза мезенхимных клеток межпальцевой перепонки эмбриона мыши зависит от парциального давления кислорода. Гипоксия, в частности, активизирует клеточную смерть [Chen et al., 1999]. После влияния гипоксии отмечается сдвиг в соотношении апоптоз-пролиферация [Шаторна, 2009].

Известно, что разрастание покровных тканей как компенсаторных респираторных структур наблюдается в ряду водных личиночных форм животных, кровеносная система которых ещё не может обеспечить кислородом все органы и ткани развивающегося организма [Медведев, 1937 и др.].

На основании вышесказанного можно полагать, что увеличенная площадь поверхности покровных тканей в пренатальном онтогенезе рукокрылых выступила в роли компенсаторной газообменной структуры и явилась субстратом для формирования всех частей летательной перепонки.

## Заключение

Использованный подход к решению вопроса о происхождении рукокрылых содержит новые составляющие. Собственные данные морфологических и эмбриологических исследований, а также сведения из области физиологии, этологии, палеоэкологии, биологии развития и молекулярной генетики явились базовыми составляющими в представленном интегративном подходе к решению вопроса о происхождении рукокрылых, который имеет онто- и филогенетические аспекты. Во-первых, он основывается на том, что перестройки грудной конечности предковой формы рукокрылых, приведшие к удлинению скелетных звеньев грудной конечности и новообразованию в виде летательной перепонки, произошли в эмбриогенезе предковой формы рукокрылых. Во-вторых, учитывается, что перестройки грудной конечности предковой формы рукокрылых произошли под влиянием экологических факторов (парциального давления кислорода, силы земного тяготения и, возможно, других, анализ которых требует специальных исследований). В-третьих, особое значение придаётся этологическому фактору. Изменение образа жизни и поведения (поиск и отлов насекомых представителями предковой формы рукокрылых переместился с толстых стволов деревьев на их тонкие ветки с цветами и плодами) привело к изменению положения тела животного относительно вектора земной гравитации. В-четвёртых, привлечение данных физиологии позволило учесть, что продолжительное нахождение предковой формы рукокрылых в АНОП привели к постуральным реакциям и в итоге к морфофункциональным изменениям. В-пятых, образование новой морфологической структуры – летательной перепонки – произошло под контролем регуляторных систем и морфогенетических механизмов в изменившихся условиях существования предковой формы.

Всё это в конечном счете привело к появлению уникальной группы среди млекопитающих – рукокрылых, которые используют активный полёт в качестве основной формы локомоции.

Описанное представление отличается также тем, что допускает возможность прямой верификации отдельных его положений (например, касательно уровня оксигенации плацентарной крови и амниотической жидкости у рукокрылых, влияния парциального давления кислорода на процессы морфогенеза покровных тканей, влияния АНОП на процессы эмбриогенеза), однако это предполагает проведение тонких, технически сложных физиологических и молекулярно-генетических исследований, что должно стать предметом отдельной многосторонней работы.

### Литература

1. Будыко М. И. История атмосферы / М. И. Будыко, А. Б. Ронов, А. Л. Яншин. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1985. – 208 с.
2. Будыко М. И. Эволюция атмосферы в фанерозое / М. И. Будыко, А. Б. Ронов // Геохимия. – Москва : АН СССР, 1979. – № 5. – С. 643–653.
3. Вайнштейн Г. Б. Кровообращение и гравитация / Г. Б. Вайнштейн // Труды Крымского мед. ин-та. – Симферополь : [б. и.], 1983. – Кровообращение и окружающая среда : материалы IV Всес. школы-семинара «Физиология кровообращения». – С. 48–56.
4. Воробьёв В. Е. Изменение доставки и потребления кислорода у человека в условиях антиортогостатической гипокинезии / В. Е. Воробьёв // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2004. – Т. 38. – № 1. – С. 48–52.
5. Ганонг В. Ф. Фізіологія людини : підручник / В. Ф. Ганонг ; [пер. з англ., наук. ред. перекладу М. Гжегоцький, В. Шевчук, О. Заячківська]. – Львів : Бак, 2002. – 784 с.
6. Ковалёва И. М. Вклад кожи летательных перепонки в общий газообмен у рукокрылых / И. М. Ковалёва, Л. А. Тараборкин // Доповіді НАН України. – 2007б. – № 9. – С. 140–145.
7. Ковалёва И. М. Морфогенез кожи летательных перепонки рукокрылых (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae) / И. М. Ковалёва // Вісник морфології. – Київ, 2012. – Т. 18. – № 1. – С. 13–15.
8. Ковалёва И. М. Становление билатеральной асимметрии лёгких у рукокрылых с учётом гравитационного фактора / И. М. Ковалёва, Л. А. Та-

раборкин // Таврич. медико-биологический вестник. – 2007а. – Т. 10. – № 4. – С. 180–183.

9. Ковалёва И. М. Строение и функции кожи летательных перепонок рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera) / И. М. Ковалёва // Вестник зоологии. – Київ., 2008. – 42(6). – С. 525–534.

10. Ковальова І. М. Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт / І. М. Ковальова // Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. – Біла Церква, 2007. – Вип. 47. – С. 180–183.

11. Ковальова І. М. Гістоструктура шкіри крилової перетинки кажанів / І. М. Ковальова // Науковий вісник національного аграрного ун-ту. – Київ, 2005. – Вип. 89. – С. 88–90.

12. Ковальова І. М. Порівняльно-морфологічна характеристика магістральних судин кажанів / І. М. Ковальова, І. П. Закревська // Науковий вісник національного ун-ту біоресурсів і природокористування України. – Київ, 2011. – Вип. 167. – Ч. 2. – С. 109–113.

13. Ковтун М. Ф. Происхождение и эволюция рукокрылых / М. Ф. Ковтун // Вестник зоологии. – Киев, 1990. – № 3. – С. 3–12.

14. Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых / М. Ф. Ковтун. – Киев : Наук. думка., 1984. – 304 с.

15. Коуэн Р. История жизни / Р. Коуэн. – Пер. с англ. – Киев : Наук. думка, 1982. – 220 с.

16. Лечение гипоксии плода в родах путём интраамниальной перфузии околоплодных вод с коррекцией их pH и газового состава / В. В. Абрамченко [и др.] // Вопросы охраны материнства и детства. – 1989. – № 10. – С. 42–45.

17. Масіцька О. О. Пренатальний морфогенез легень за умов зміненого вектора і сили гравітації / О. О. Масіцька, В. П. Яценко // Таврический медико-биол. вестник. – Симферополь, 2006. – Т. 9. – Ч. 3. – № 3. – С. 109–113.

18. Медведев Л. Сосуды хвостового плавника личинок амфибий и их дыхательная функция / Л. Медведев // Зоологический журнал. – Москва : Биомедгиз, 1937. – Т. 16. – Вып. 2. – С. 393–403.

19. Осадчий Л. И. Постуральные реакции / Л. И. Осадчий // Физиология кровообращения : регуляция кровообращения : руководство по физиологии / отв. ред. Б. И. Ткаченко. – Ленинград : Наука, ЛО, 1986. – Т. 3. – Гл. 11. – С. 317–334.

20. Панютин К. К. Происхождение полёта рукокрылых / К. К. Панютин. – Рукокрылые (Chiroptera). (Вопросы териологии) : [сб. статей] / АН СССР, Всесоюзн. териол. о-во ; [отв. ред. А. П. Кузьякин, К. К. Панютин]. – Москва : Наука, 1980. – С. 276–286.

21. *Панютина А. А.* Морфофункциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих / А. А. Панютина, Л. П. Корзун // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 5. – С. 573–587.

22. *Пекин В. П.* Центр тяжести тела и динамические типы форм наземных беспозвоночных / В. П. Пекин, Б. Н. Чичков // Экология. – 2008. – № 1. – С. 50–57.

23. *Рэфф Р. А.* Эмбрионы, гены и эволюция / Р. А. Рэфф, Р. А. Кофмен. – Пер. с англ. – Москва : Мир, 1984. – 404 с.

24. *Савельева Г. М.* Роль околоплодных вод в параплацентарном снабжении плода кислородом / Г. М. Савельева, М. В. Федорова, Г. Ф. Быкова // Акушерство и гинекология. – 1984. – № 1. – С. 10–12.

25. *Северцов А. Н.* Собрание сочинений / А. Н. Северцов ; под общ. ред. акад. Е. Н. Павловского, сост., подгот. к печати Л. Б. Северцовой. – Москва, Ленинград : Издательство Академии наук СССР, 1948–1949. – Т. 5 : Морфологические закономерности эволюции / ред. проф. С. В. Емельянов. – 1949. – 536 с.

26. *Синицын В. М.* Древние климаты Евразии : ч. 1 : Палеоген и неоген / В. М. Синицын. – Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. – 267 с.

27. *Слоним А. Д.* Основы общей экологической физиологии млекопитающих / А. Д. Слоним. – Москва, Ленинград : Изд. АН СССР, Ленингр. отд., 1961. – 430 с.

28. *Татаринов Л. П.* Палеонтология и теория эволюции : параллелизмы / Л. П. Татаринов // Морфологические исследования животных. – Москва : Наука, 1985. – С. 229–247.

29. *Уэст Дж.* Физиология дыхания : основы / Дж. Уэст ; пер. с англ. – Москва : Мир, 1988. – 200 с.

30. *Федорова М. В.* Диагностика и лечение внутриутробной гипоксии плода / М. В. Федорова. – Москва : Медицина, 1982. – 207 с.

31. *Шаторна В. Ф.* Морфогенетичні закономірності ембріонального розвитку серця : автореферат диссертации... доктора біол. наук : 14.03.01 – нормальна анатомія / В. Ф. Шаторна. – Тернопіль, 2009. – 36 с.

32. *Шимкус Т. С.* Морфофункциональные особенности лёгких после воздействия гравитационных перегрузок (обзор) / Т. С. Шимкус // Таврический медико-биол. вестник. – Симферополь, 2006. – Т. 9. – № 3. – Ч. 1. – С. 195–198.

33. *Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных : почему они так важны? / К. Шмидт-Нильсен ; пер. с англ. В. Ф. Куликова, И. И. Полетаевой [под ред. Н. В. Кокшайского]. – Москва : Мир, 1987. – 259 с.

34. *Эккерт Р.* Физиология животных / Р. Эккерт, Д. Зэнделл, Дж. Огастин ; пер. с англ. – Москва : Мир, 1992. – Т. 2. – 343 с.

35. Ясаманов Н. А. Древние климаты Земли / Н. А. Ясаманов. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1985. – 293 с.
36. Adams R. A. Morphogenesis in Bat Wings : Linking Development, Evolution and Ecology / R. A. Adams // Cells Tissues, Organs. – Karger AG, Basel, 2008. – Volume 187. – No. 1. – Pp. 13–23.
37. BMP signals control limb bud interdigital programmed cell death by regulating FGF signaling / S. Pajni-Underwood [et al.] // Development. – 2007. – Volume 134. – 12. – Pp. 2359–2368.
38. Boyce N. A flying start. Did an oxygen surge get birds of the ground? / N. Boyce // New Sci. – 1998. – 158. – No. 2129.
39. Chen E. Y. Hypoxic microenvironment within an embryo induces apoptosis and is essential for proper morphological development / E. Y. Chen, M. Fujinaga, A. J. Giaccia // Teratology. – 1999. – Volume 60. – Pp. 215–225.
40. Cooper K. L. Understanding of bat wing evolution takes flight / K. L. Cooper, C. J. Tabin // Genes&Development. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2008. – Volume 22. – Pp. 121–124.
41. Crompton A. W. The enigma of the evolution of mammals / A. W. Crompton // Optima. – 1968. – Volume 18. – No. 2. – Pp. 137–151.
42. Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits / K. E. Sears [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2006. – Volume 103. – No 17. – Pp. 6581–6586.
43. Dudley R. Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance / R. Dudley // The Journal of Experimental Biology. – 1998. – Volume 201. – Pp. 1043–1050.
44. Dudley R. The evolutionary Physiology of Animal Flight : Paleobiological and Present Perspectives / R. Dudley // Annual Review of Physiology. – 2000. – Volume 62. – No. 1. – Pp. 135–155.
45. Effect of posture on regional gas exchange in pigs / W. A. Altmeier [et al.] // Journal of Applied Physiology. – 2004. – Volume 97. – Pp. 2104–2111.
46. Farnum C. E. Forelimb versus Hindlimb Skeletal Development in the Big Brown Bat, *Eptesicus fuscus* : Functional Divergence is Reflected in Chondrocytic Performance in Autopodial Growth Plates / C. E. Farnum, M. Tinsley, J. W. Hermanson // Cells, Tissues, Organs. – 2008. – Volume 187. – Pp. 35–47.
47. Giannini N. Development of integumentary structures in *Rousettus aplexicaudatus* (Mammalia : Chiroptera : Pteropodidae) during late-embryonic and fetal stages / N. Giannini, A. Goswami, M. R. Sanchez-Villagra // Journal of Mammalogy. – 2006. – Volume 87. – 5. – Pp. 993–1001.
48. Hirshfeld J. R. Comparison of differential warming rates and tissue temperatures in some species of desert bats // J. R. Hirshfeld, M. J. O'Farrell //

Comparative Biochemistry and Physiology. – 1976. – Volume 55A. – No. 1. – Pp. 83–87.

49. *Hoxd13* expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* / Ch.-H. Chen [et al.] // *Evolution&Development*. – 2005. – Volume 7. – Issue 2. – Pp. 130–141.

50. *Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution* / J. B. Graham [et al.] // *Nature*. – 1995. – Volume 375. – Pp. 117–120.

51. *Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification* / S. D. Weatherbee [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. – 2006– Volume 103 (41). – Pp. 15103–15107.

52. *Isolation, genomic structure and developmental expression of Fgf8 in the short-tailed fruit bat, Carollia perspicillata* / C. J. Cretekos [et al.] // *The International Journal of Developmental Biology*. – 2007. – Volume 51(4). – Pp. 333–338.

53. *Jepsen G. L. Bat origin and Evolution* / G. L. Jepsen // *Biology of Bats*. – New York, London : Acad. Press, 1970. – Volume I. – Chapter 1. – Pp. 1–64.

54. *Kimura S. Ectopic dermal ridge configurations on the interdigital webbing of Hammertoe Mutant mice (HM) : another possible role of programmed cell death in limb development* / S. Kimura, B. A. Schaumann, K. Shiota // *Birth Defects Research : Part A : Clinical and Molecular Teratology*. – 2005. – Volume 73(2). – Pp. 92–102.

55. *Kovalyova I. M. Bats evolution in the light of adaptational transformations of respiratory system* / I. M. Kovalyova // *Myotis*. – 1995. – Bd. 32–33. – Pp. 9–19.

56. *Lin Y. H. Implications for bat evolution from two new complete mitochondrial genomes* / Y. H. Lin, D. Penny // *Molecular Biology and Evolution*. – 2001. – Volume 18(4). – P. 684–688.

57. *Low turn over rates of carbon isotopes in tissues of two nectar-feeding bat species* / Ch. C. Voigt [et al.] // *J. Exp. Biol.* – 2003. – Volume 206. – No 8. – Pp. 1419–1427.

58. *Norberg U. M. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera) : wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation* / U. M. Norberg, J. M. V. Rayner // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. – London, 1987. – Volume 316. – No. 1179. – Pp. 335–427.

59. *Norberg U. M. Evolution of vertebrate flight : an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight* / U. M. Norberg // *The American Naturalist*. – 1985. – Volume 126. – No. 3. – Pp. 303–327.



60. *Rayner J. M. V.* The evolution of vertebrate flight / J. M. V. Rayner // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1988. – Volume 34. – No. 4. – Pp. 269–287.

61. *Rayner J. M. V.* Vertebrate flapping flight mechanics and aerodynamic, and the evolution of flight in bats / J. M. V. Rayner // *Bat flight – Fledermausflug* / ed. by W. Nachtigall. – Biona Report 5. – Stuttgart : Fischer, 1986. – Pp. 13–26.

62. *Sears K. E.* Molecular Determinants of Bat Wing Development / K. E. Sears // *Cells Tissues Organs*. – S. Karger AG, Basel, 2008. – Volume 187. – Pp. 6–12.

63. *Speakman J. R.* The evolution of flight and echolocation in bats : another leap in the dark / J. R. Speakman // *Mammal Review*. – Mammal Society, 2001. – Volume 31. – No. 2. – Pp. 111–130.

64. *Speakman J. R.* The evolution of flight and echolocation in pre-bats an evaluation of the energetics of reach hunting / J. R. Speakman // *Acta Chiropterologica*. – 1999. – Volume 1. – No. 1. – Pp. 3–15.

65. *Stebbings R. E.* Conservation of European bats / R. E. Stebbings. – London : C. Helm, 1988. – 246 p.

66. *Szewczak J. M.* Matching gas exchange in the bat from flight to torpor. – In : *Comparative Aspects of the control of arterial blood gases : ventilatory and cardio-vascular perspectives* / J. M. Szewczak // *American Zoologist*. – 1997. – Volume 37. – Pp. 92–100.

67. *Thomas D. W.* Arrhythmic breathing little brown bats (*Myotis lucifugus*) / D. W. Thomas, D. Cloutier, D. Gagne // *The Journal of Experimental Biology*. – 1990. – Volume 149. – Pp. 395–406.

68. *Wiedeman M. P.* Effect of venous flow on frequency of venous vasomotion in the bat wing / M. P. Wiedeman // *Circulation Research*. – 1957. – Volume 5. – No. 6. – Pp. 641–644.

© Ковалева И. М., 2013

## **Integrative Approach to Chiroptera Origin Problem**

I. Kovaleva

There has not been any generally accepted comprehensive theory on the Chiroptera origin yet. It is mainly due to the fact that the central question of the Chiroptera evolution –

the Chiroptera wing membrane origin – remains open. The integrative approach resulted in formulating a new idea on the Chiroptera origin: the Chiroptera wing membrane is a result of the morphological and molecular genetic changes that happened in the Chiroptera ancestral form embryogenesis under the influence of ecological factors and due to their ethology peculiarities.

Key words: wing membranes; antiorthostatic position; ecology; behavior; embryology; integrative approach; Chiroptera evolution.

---

**Ковалёва Ирина Михайловна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдел эволюционной морфологии позвоночных животных, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина), irakov2008@ukr.net.

**Kovaleva, I.**, PhD in Biology, senior research scientist, Department of Vertebrate Evolutional Morphology, I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine), irakov2008@ukr.net.