

УДК 599.4:591.473

М. Ф. Ковтун

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ СВОБОДНОГО ОТДЕЛА ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ ПОДКОВОНОСОВ (CHIROPTEA, RHINOLOPHIDAE)

МЫШЦЫ ОБЛАСТИ ПЛЕЧА *

M. biceps brachii у подковоносов, как и других рукокрылых, представлен двумя хорошо дифференцированными головками: длинной (гленоидной) и короткой (коракоидной). Длинная головка начинается мощным сухожилием на *tuberositas supraglenoidale* лопатки, а короткая — мышечно, от конца коракоидного отростка. На уровне дистальной трети брюшек обе головки сливаются, и мышца переходит в сухожилие, прикрепляющееся на вентральной поверхности лучевой кости у самого края ее расширенного проксимального конца. У подковоносов всегда сильнее развита длинная головка, отношение веса длинной головки к весу короткой выражается как 1,3—1,5 : 1. Это говорит об относительно невысоких скоростях полета подковоносов (Ковтун, 1970), что согласуется с наблюдениями других авторов (Eisentraut, 1936; Кузякин, 1950 и др.). Общий вес мускула составляет 4,8—5,9% от суммарного веса всех мышц, прямо или косвенно действующих на крыло. (Далее суммарный вес этих мышц мы будем обозначать буквой G). Головки двуглавого мускула в силу топографического положения выполняют различную функцию. Длинная головка участвует в разгибании плеча в плечевом суставе, короткая — в опускании крыла. Обе головки являются флексорами локтевого сустава.

M. coracobrachialis начинается на конце коракоидного отростка и заканчивается на протяжении 5 мм передне-вентральной поверхности плечевой кости, отступая 10 мм от малого бугра этой кости. Вес мускула составляет в среднем 0,3% от G. Мускул является аддуктором плеча.

M. brachialis начинается мышечно на передней поверхности дистальной четверти плечевой кости, заканчивается на вентральной поверхности локтевой кости, на расстоянии 3—4 мм от ее проксимального конца. Мускул очень слабый, его вес не превышает 1 мг. Он сгибает локтевой сустав и супинирует предплечье, функция его ослаблена.

M. coracoscapularis у подковоносов представлен двумя мускулами, которые начинаются на коракоидном отростке лопатки и заканчиваются в кожной складке плагнопатагиума. Эти мускулы начинаются общим сухожилием от конца коракоидного отростка между коракоидной головкой бицепса и плечекоракоидным мускулом. Сухожилие идет параллельно плечевой кости и, миновав плечекоракоидный мускул, переходит в канатиковидное брюшко, которое вступает в плагнопатагиум и рядом с плечевой костью идет в сторону локтевого сустава. Дистальнее локтевого сустава мышца веерообразно разделяется на волокна и теряется в плагнопатагиуме. Примерно в средней части или несколько проксимальнее от общего сухожилия отходит тонкий лентообразный мускул. Он входит в подмышечную ямку, затем вдоль *m. latissimus dorsi* идет

* Исследованный материал и методику см. в «Вестнике зоологии», № 5, 1976 г.

каудально и медиально. Мускул постепенно расширяется, становится все более эластичным и, примерно, на уровне середины *m. latissimus dorsi* вступает в кожу дорсолатеральной стороны туловища. Исходя из топографического положения мускулов, их можно назвать: *m. coracoscapuleus lateralis* и *m. coracoscapuleus medialis*. Последний мускул описывается впервые. Оба мускула укрепляют плагнопатагиум и сокращают его при свертывании крыла.

M. humeropatagialis представляет собой тонкий пучок эластических волокон, начинающийся в подкожном соединительнотканном слое области дистальной трети дорсальной поверхности плечевой кости. Затем он переходит на вентральную сторону плечевой кости, вступает в дистальную часть плагнопатагиума и там разделяется на волокна. Мускул укрепляет и натягивает дистальную часть плагнопатагиума.

M. triceps brachii имеет три головки. Длинная головка начинается на протяжении 2 мм латерального края лопатки каудальнее *cavitas glenoidale*. Она не сливается с остальными головками трехглавого мускула и через 9 мм переходит в уплощенное, мощное сухожилие, которое идет по каудальной (в дистальной четверти плечевой кости смещается более дорсально) поверхности плечевой кости и заканчивается на локтевом отростке локтевой кости. Латеральная головка начинается в ямке между большим бугром и головкой плечевой кости и на протяжении 5—6 мм каудальной поверхности плечевой кости. Медиальная головка идет от основания малого бугра вдоль проксимальной четверти каудальной поверхности тела плечевой кости. Латеральная и медиальная головки очень скоро сливаются в одну мышцу, которая через 10—12 мм переходит в сухожилие. Это сухожилие и сухожилие длинной головки идут совместно, они проходят в желобе крупной сесамовидной кости, лежащей в ямке между латеральным и медиальным надмышелками плечевой кости, и прикрепляются на локтевом отростке локтевой кости. Строение, топография и степень развития трехглавого мускула сходны у всех подковоносов. Вес составляет 3,5—4,3% от *G*, более половины общего веса приходится на длинную головку. В отличие от других наземных млекопитающих у подковоносов вес трехглавого мускула значительно уступает весу двуглавого (Ковтун, 1973). Так, отношение веса этих мускулов выражается как 1 : 1,1 у подковоноса малого и 1 : 1,2—1,3 у подковоносов других видов. Мускул разгибает локтевой сустав, длинная головка участвует в сгибании плеча в плечелопаточном суставе, являясь антагонистом длинной головки двуглавого мускула.

МЫШЦЫ ОБЛАСТИ ПРЕДПЛЕЧЬЯ (рис. 1)

Группа экстензоров

M. extensor carpi radialis longus начинается коротким сухожилием на проксимальной части латерального надмышелка *humerus* и заканчивается в бороздке на переднедорсальной поверхности *Mс₂*, отступая на 1—1,5 мм от ее проксимального конца. Строение, топография и степень развития мускула сходны у всех подковоносов, его вес составляет в среднем 1,0% от *G* (1/6 общего веса мускула приходится на его сухожилие). Он разгибает второй палец, а посредством его — и всю кисть.

M. extensor carpi radialis brevis начинается плоским, сильным сухожилием рядом с предыдущим мускулом, заканчивается на дорсальной поверхности основания *Mс₃*. Этот мускул лежит в одном фасциальном влагалище с предыдущим, однако не сливается с ним. В его проксимальном сухожилии имеется небольшая сесамовидная кость. Дистальное

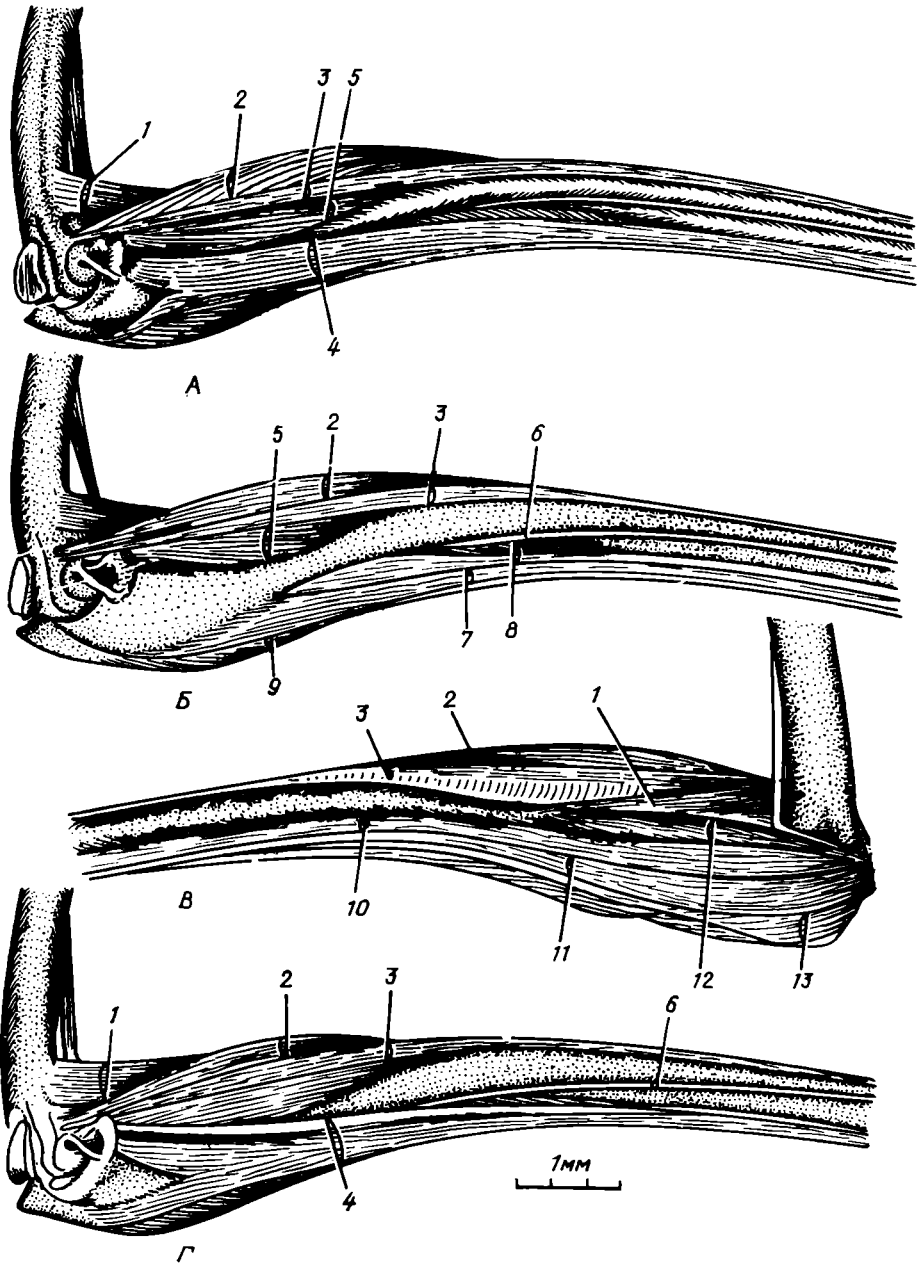


Рис. 1. Мускулы предплечья подковноса большого (АБВ) и подковноса Мегели (Г):

А — дорсальная поверхность; Б — то же, после удаления м. extensor digitorum communis; В — вентральная поверхность; 1 — м. brachioradialis; 2 — м. extensor carpi radialis long.; 3 — м. extensor carpi radialis br.; 4 — extensor digitorum communis; 5 — м. supinator; 6 — м. abductor pollicis longus; 7 — м. extensor indicis; 8 — м. extensor pollicis brevis; 9 — м. extensor carpi ulnaris; 10 — м. flexor carpi radialis; 11 — м. flexor digitorum profundus; 12 — м. pronator teres; 13 — м. palmaris longus.

сухожилие, выйдя на дорсальную поверхность кисти, расширяется и отдает сухожильные тяжи к основаниям M_{c1} и M_{c4} . Мышца двуперистый и очень сухожилизирован (сухожильная пластинка пронизывает всю мышцу), строение, топография и степень развития сходны у всех подковоносов, его вес составляет примерно 1,0—1,2% от G (1/4 общего веса мускула приходится на его сухожилие). Он разгибает 3-й палец, а посредством его — и всю кисть. Благодаря тому, что точка начала мускула лежит эксцентрично (проксимальнее) по отношению к оси вращения в локтевом суставе, функция мускула частично «автоматизирована». «Автоматизм» заключается в том, что при разгибании локтевого сустава проксимальная точка фиксации мускула удаляется от точки его дистальной фиксации. Поскольку весь мускул пронизан плохо растяжимой сухожильной пластинкой, то разгибание локтевого сустава автоматически ведет к разгибанию запястного сустава. Этот механизм присущ и длинному лучевому разгибателю запястья.

M. extensor digitorum communis начинается от сесамовидной кости, лежащей на дорсальной поверхности головки лучевой кости (у самого ее суставного края), от связи, соединяющей латеральный надмышелок *humerus* и сесамовидную кость, от головки лучевой кости и тонким апоневрозом — от дорсальной поверхности проксимальной трети локтевой кости. В проксимальной трети брюшко делится на три головки, дающие сухожилия к 5, 4 и 3-му пальцам и оканчивающиеся на дорсальных поверхностях оснований вторых фаланг этих пальцев. Несколько дистальнее проксимального конца M_{c5} от сухожилия 5-го пальца отходит сухожильный тяж к дорсальной поверхности основания M_{c5} . От сухожилия 3-го пальца отходит ветвь к M_{c2} , прикрепляющаяся на дорсальной поверхности основания этой кости рядом с сухожилием *m. extensor indicis*. Этот мускул построен неодинаково у подковоносов различных видов. Так, у подковоносов бухарского и Мегели мускул, разгибающий 4-й палец, самостоятельный, начинается тонким плоским сухожилием от сесамовидной кости, а мускул, разгибающий 1-й палец, является частью *m. extensor digitorum communis*. Относительный вес мускула варьирует в больших пределах, чем вес других экстензоров и составляет от 1,1 (у подковоноса южного) до 1,8 (у подковоносов малого и Мегели). Вес сухожильной части составляет 1/3—1/4 общего веса мускула. Мускул разгибает 5, 4 и 3-й пальцы.

M. extensor pollicis brevis начинается мышечно на протяжении второй и третьей четверти дорсальной поверхности локтевой кости, заканчивается раздвоенным сухожилием на передней поверхности основания первой фаланги 1-го пальца и на дистальном конце M_{c3} . Дает сухожильный тяж к основанию M_{c2} . У подковоносов Мегели и бухарского этот мускул связан с *m. extensor digitorum comm.*, у других видов его начало может сдвигаться дистальнее или проксимальнее середины локтевой кости, иногда распространяясь и на фиброзную перегородку между локтевой и лучевой костями. В общем мускул развит не сильно, его вес составляет в среднем 0,3 от G . Он разгибает 1-й палец.

M. extensor indicis начинается мышечно на протяжении проксимальной половины каудальной поверхности лучевой кости, кроме самых проксимальных 6—8 мм, заканчивается на переднедорсальной поверхности основания M_{c2} . Начало мускула может распространяться на межкостную перегородку (подковонос Мегели), а иногда он может начинаться и от дистальной трети локтевой кости (малый, южный и бухарский подковоносы). Мускул одноперистый, развит несколько сильнее у подковоноса малого (0,6%), у других же видов развит примерно одинаково, его вес составляет 0,3—0,4% от G . Разгибает M_{c2} .

M. extensor carpi ulnaris начинается мышечно на протяжении дистальной половины каудальной поверхности локтевой кости и последующих 6—8 мм лучевой кости, заканчивается на дорсальной поверхности основания M_{c5} . Строение, топография и степень развития мускула сходны у всех подковоносов, его вес составляет 0,2—0,3% от *G*. Разгибает M_{c5} и тянет его каудально.

M. abductor pollicis longus начинается на протяжении 15—20 мм каудальной поверхности лучевой кости, отступя 5—8 мм от ее проксимального конца. В пределах дистальной трети предплечья сухожилие мускула переходит на дорсальную, а затем переднюю поверхность лучевой кости и заканчивается на *os scaphoideum*. У подковоносов этот мускул очень слабый и представляет собой лишь тонкое сухожилие. В наибольшей степени он рудиментирован у подковоноса Мегели. Мускул практически не имеет функции.

M. supinator начинается мышечносухожильно от сесамовидной кости, расположенной на дорсальной поверхности головки лучевой кости, и заканчивается на протяжении 10—12 мм переднедорсальной поверхности лучевой кости. Мускул развит относительно хорошо, его вес составляет 0,3—0,4% от *G*. Он сгибает локтевой сустав и супинирует предплечье.

Группа флексоров

M. brachioradialis начинается на протяжении 3 мм переднедорсальной поверхности плечевой кости непосредственно проксимальнее латерального надмышелка и заканчивается на протяжении 6—8 мм передней поверхности проксимальной четверти лучевой кости. Мускул тонкий, лентообразный, сходный у всех подковоносов. Его вес составляет 0,1 от *G*. Он сгибает локтевой сустав и слегка супинирует предплечье.

M. palmaris longus начинается мышечно на конце шиповидного отростка медиального надмышелка плеча. Приближаясь к дистальному концу лучевой кости, сухожилие этого мускула несколько отходит от нее и сухожилий других флексоров и над *os pisiforme* переходит на волярную поверхность кисти, где от него отходят тонкие сухожилия к *os scaphoideum*, к дистальному концу M_{c1} , к проксимальному концу M_{c2} . Основное сухожилие заканчивается на волярной поверхности M_{c3} , отступя на 4 мм от его основания. У подковоносов этот мускул развит значительно сильнее, чем у других рукокрылых, его вес составляет 0,4—0,5% от *G*. Мускул является довольно эффективным сгибателем запястья.

M. flexor carpi ulnaris начинается слабыми мышечными волокнами в пределах средней трети вентральной поверхности локтевой кости и сразу же переходит в тончайшее (толщиной с волос) сухожилие, которое заканчивается слабым апоневрозом на *os pisiforme*. Мускул настолько редуцирован, что его можно обнаружить лишь при очень тщательной препаровке. Практически он не имеет никакой функции.

M. flexor carpi radialis начинается сухожилием на основании шиповидного отростка медиального надмышелка плечевой кости и заканчивается на гребне вентральной поверхности M_{c2} , отступя 2 мм от его проксимального конца. У подковоносов это одна из наиболее сильно развитых мышц предплечья, ее вес составляет 0,8—1,0% от *G*. Мускул необычайно сильно сухожилизирован (вес сухожильной части составляет около 80% общего веса мускула). Он сгибает M_{c2} , посредством ее — и всю кисть.

M. flexor digitorum profundus начинается на шиповидном отростке медиального надмышелка плеча непосредственно проксимальнее начала

m. palmaris longus и заканчивается тремя сухожилиями: на ветральной поверхности основания когтевой фаланги 1-го пальца и на основании вторых фаланг 3 и 4-го пальцев.

У подковоноса малого, в отличие от всех других видов подковоносов, дистальное сухожилие делится лишь на две части, которые идут к 1 и 3-му пальцам. От сухожилия глубокого сгибателя пальцев в месте его деления начинается слабая лентовидная мышца, прикрепляющаяся на ветральной стороне основания M_{c2} . Мы предполагаем, что эта мышца является рудиментом червеобразных мышц. Глубокий сгибатель пальцев развит примерно одинаково у всех подковоносов, его вес составляет 0,9—1,2% от G . Он сгибает 1; 3 и 4-й пальцы и косвенно — всю кисть. Поскольку мускул берет начало на шиповидном отростке медиального надмыщелка, который расположен дистальнее центра вращения в локтевом суставе, то при сгибании в локтевом суставе точка начала мускула удаляется от точки его прикрепления, и флексия запястья и пальцев происходит «автоматически». Все сказанное характерно также и для *m. palmaris longus*.

M. pronator teres начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости и заканчивается на протяжении 13—14 мм передневентральной поверхности лучевой кости. У подковоносов мускул развит хорошо, хотя и не одинаково у различных видов. Его вес составляет от 0,4% (у подковоноса Блазиуса) до 0,8% от G (у подковоноса Мегели). Он сгибает локтевой сустав.

МЫШЦЫ КИСТИ (рис. 2)

M. abductor pollicis brevis начинается на *os trapezium* и связке между этой костью и M_{c1} , заканчивается на наружной стороне основания первой фаланги 1-го пальца. Мускул продольноволокнистый, короткий, сходен у всех подковоносов, его вес не превышает 1 мг. Он отводит 1-й палец.

M. flexor pollicis brevis начинается на ветральной поверхности основания M_{c1} и заканчивается на ветральной поверхности метакарпофалангиального сустава 1-го пальца. Мускул сгибает основную фалангу 1-го пальца.

M. adductor pollicis начинается на выступающей в сторону M_{c2} части основания M_{c1} . На уровне дистального конца M_{c1} мускул переходит в тонкое сухожилие, которое идет по дорсальной поверхности первой фаланги 1-го пальца и заканчивается на дорсальной поверхности основания когтевой фаланги. В силу своего топографического положения мускул является в большей степени экстензором 1-го пальца и в меньшей его аддуктором. Вес всех описанных мускулов 1-го пальца составляет менее 0,1% от G .

M. adductor digiti secundi начинается на волярной поверхности *os caritatum* и заканчивается на ветральном гребне M_{c2} на расстоянии 1,5—2 мм от ее проксимального конца. Мускул сходен у всех подковоносов, его вес не превышает 1 мг, он приводит в движение M_{c2} и весь 2-й палец.

M. m. abductor et opponens digiti quinti начинаются на выступающем ветральном конце *os pisiforme* и заканчиваются на ветральной поверхности основания первой фаланги 5-го пальца. Эти два мускула слились в один и лишь дистально сухожилие мускула раздваивается, обе части его идут, плотно прилегая друг к другу, и прикрепляются рядом на основании первой фаланги. Мускул хорошо развит, его вес составляет 0,3—0,4% от G . Он сгибает первую фалангу и весь 5-й палец.

M. flexor digiti minimi brevis начинается тонким сухожилием на связке между *os scaphoideum* и *os pisiforme*. Через 1,5 мм это сухожилие переходит в уплощенное, слабое брюшко, лежащее на поверхности предыдущего мускула. Через 3—4 мм брюшко переходит в тонкое дистальное сухожилие, которое заканчивается на основании второй фаланги 5-го

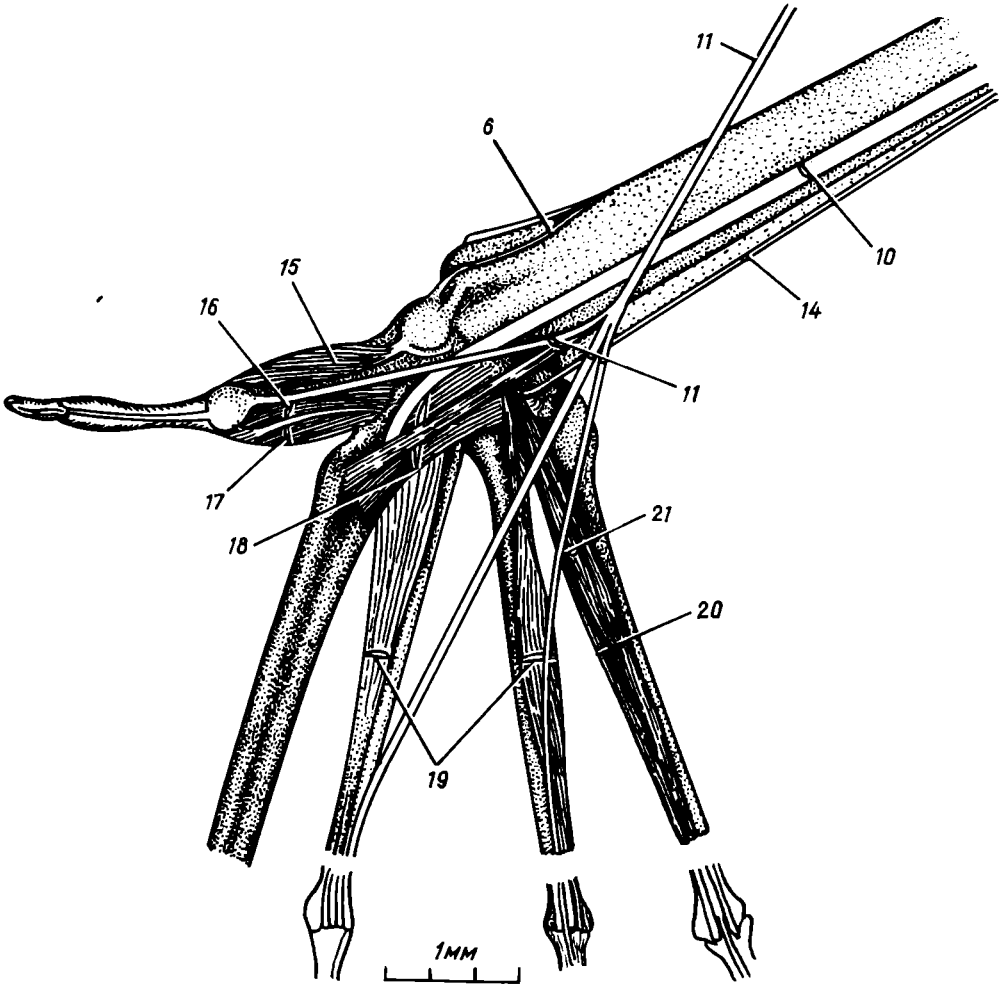


Рис. 2. Мускулы кисти (обозначения 6, 10, 11 даны на рис. 1):

14 — *m. flexor carpi ulnaris*; 15 — *m. abductor pollicis brevis*; 16 — *m. flexor pollicis brevis*; 17 — *m. adductor pollicis*; 18 — *m. adductor digiti secundi*; 19 — *mm. interossei palmares*; 20 — *m. abductor digiti quinti*; 21 — *m. flexor digiti minimi brevis*.

пальца. У представителей отряда *Chiroptera* мускул описывается впервые. Мускул слабый, его вес менее 1 мг. Он сгибает первую и вторую фаланги 5-го пальца.

M. m. interossei palmares у подковоносов представлен двумя мускулами: 4-го и 3-го пальцев. Мускул 4-го пальца начинается сухожилием на вентральной поверхности *os caritatum* и заканчивается раздвоенным сухожилием на основании первой фаланги 4-го пальца. Этот мускул образовался путем слияния двух мускулов, о чем говорит деление дисталь-

ного сухожилия на две части. Мускул 3-го пальца начинается от основания M_{c2} и заканчивается на вентральной поверхности основания первой фаланги 3-го пальца. Оба мускула сильно сухожилизированы, мускул 4-го пальца развит почти в два раза сильнее, чем мускул 3-го пальца. Их вес составляет 0,4—0,7% от G . Они сгибают M_{c4} и M_{c3} и фаланги 4-го и 3-го пальцев.

M. interosseus dorsale у подковоносов имеется лишь один, и выделение его в самостоятельный мускул несколько условно, поскольку он проксимально полностью сливается с предыдущим мускулом. Начинается он от основания M_{c2} и заканчивается на вентральной поверхности основания первой фаланги 3-го пальца.

Таким образом, в строении и развитии мускулатуры грудных конечностей подковоносов имеется больше сходства, чем различий, последние наиболее заметны у подковоноса малого. Сказанное позволяет предположить, что в общих чертах и летательные характеристики у подковоносов фауны СССР сходные (возможны отклонения от общего плана у малого подковоноса).

Наиболее существенные различия имеются в строении *m. flexor digitorum profundus* у малого подковоноса. Сравнив строение этого мускула у подковоносов, других видов рукокрылых и представителей различных отрядов млекопитающих, мы предполагаем, что описанное различие вряд ли является следствием функциональной дивергенции.

Эволюция мускулатуры грудных конечностей подковоносов (как и других рукокрылых), в общем шла по пути концентрации наиболее сильных мускулов вблизи центра тяжести тела, облегчения дистальных звеньев крыла и выработки различных механизмов, позволяющих «автоматизировать» функцию крыла, что компенсировало частичную или полную редукцию отдельных мышц.

ЛИТЕРАТУРА

- Кузьякин А. П. Летучие мыши. М., «Советская наука», 1950, 443 с.
 Ковтун М. Ф. Морфо-функциональный анализ мышц плеча летучих мышей в связи с их полетом.— Вестн. зоол., 1970, № 1, с. 18—23.
 Ковтун М. Ф. Влияние типа опоры и передвижения на относительное развитие мышц плеча, действующих на локтевой сустав млекопитающих.— Вестн. зоол., 1973, № 3, с. 60—65.
 Eisentraut M. Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges.— Ztschr. für Wissensch. Zoologie, 1936, 148, H. 2, S. 159—188.

Институт зоологии АН УССР

Поступила в редакцию
13.XI 1974 г.

M. F. Kovtun

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF MUSCLES OF THORACIC LIMB FREE PART IN HORSESHOE BATS (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)

Summary

The results are presented of studying the musculature of the thoracic limb free part in horseshoe bats of the USSR fauna. The musculature is described, weight of each muscle in comparison with total weight of all the muscles affecting the wing is given. A comparative analysis of these characters is presented for the studied species.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR