

І. М. Ковальова, Л. А. Тараборкін

Морфоекологічні особливості будови діафрагми кажанів (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae)

(Представлено членом-кореспондентом НАН України І. А. Акімовим)

Проведено порівняльно-гістохімічне дослідження діафрагми кажанів родин Vespertilionidae та Rhinolophidae. Встановлено статистично достовірну відмінність у будові діафрагми вивчених родин кажанів. Вказані відмінності пов'язані, зокрема, з різним ступенем використання антиортостатичного положення кажанами.

Ефективність респіраторної системи ссавців залежить від ефективної роботи як власне респіраторних, так і респіраторно-моторних органів, до яких, зокрема, відносять діафрагму. Проте, аналіз наукових публікацій показує, що діафрагма кажанів не була до цього часу предметом спеціальних досліджень, хоча її роль у диханні ссавців не викликає сумнівів [1, 2].

Кажани різних родин відрізняються за типом рухливості грудної клітки, а також ступенем диференціації деяких респіраторно-моторних м'язів залежно від тривалості перебування в антиортостатичному положенні (АНОП) [3, 4].

Топографічний і функціональний зв'язок між респіраторно-моторними органами, зокрема грудною кліткою й діафрагмою, передбачає наявність в останній певних морфологічних особливостей. У даній роботі зазначені особливості аналізуються на основі порівняльно-гістохімічного дослідження діафрагми представників підковоносих (Rhinolophidae) та гладконосих (Vespertilionidae) кажанів.

Матеріал і методи. Досліджено представників кажанів, грудна клітка яких відповідає низькому та високому ступеню рухливості [5]. Серед перших вивчали представників Rhinolophidae (*Rhinolophus ferrumequinum* — 5 екз., *Rh. hipposideros* — 1 екз.), серед других — представників Vespertilionidae (*Nyctalus noctula* — 3 екз., *Pipistrellus nathusii* — 4 екз.; *Myotis nattereri* — 2 екз.; *Myotis daubentonii* — 2 екз.; *Eptesicus serotinus* — 2 екз.). Кількісну обмеженість матеріалу зумовлено як технічною складністю процесу підготовки зразків, так і червонокнижним статусом кажанів в Україні.

Оцінка фізіологічних характеристик скелетних м'язів хребетних, їхньої метаболічної активності, окиснювальної спеціалізації в гістохімічному аспекті базується на даних щодо їхньої мікроморфології, а саме щодо складу м'язових волокон. Загальноприйнятий підхід у дослідженнях метаболічної активності м'язів полягає в підрахунку кількісних співвідношень волокон різних типів у м'язі. На основі їхнього процентного вмісту роблять висновок про фізіологічні та функціональні властивості м'яза [6–8].

Щоб ідентифікувати типи м'язових волокон гістохімічними методами, оцінювали активність сукцинатдегідрогенази (СДГ) за Нахласом [9] на поперечних зрізах діафрагми кажанів завтовшки 20–40 мкм, виготовлених за допомогою мікротома-криостата МК-25.

Визначення типів м'язових волокон, вимірювання їхніх діаметрів і підрахунок кількості волокон кожного типу на 1 мм² зрізу в декількох (від 5 до 10) випадково вибраних ді-

лянках м'яза виконували під мікроскопом Amplival (Німеччина; ок. 15, об. 40), а також з використанням мікроскопа РGH Rundfunk-Fernschen Niederdorf Stollberg/E Typ S 15 A/G (Німеччина; ок. 7, об. 40). За результатами лінійних вимірювань діаметрів волокон кожного типу обчислювали їхні середні значення та стандартні відхилення. Для вимірювання діаметрів м'язових волокон застосували окуляр-мікрометр МОВ-1–15^xГОСТ 7865–56.

Результати дослідження й обговорення. За даними аналізу гістопрепаратів поперечних зрізів діафрагмального м'яза досліджуваних представників кажанів встановлено його гетерогенний склад. У діафрагмі підковоносих кажанів виявлено як “білі” волокна *FG*-типу, так і “червоні” волокна *SO*-типу, причому “білі” волокна кількісно переважають (табл. 1). Відношення кількості “червоних” волокон $N(SO)$ до кількості “білих” $N(FG)$ на одиницю площі не перевищує одиницю. У діафрагмі гладконосих кажанів також присутні “білі” та “червоні” волокна, проте чисельно переважають “червоні” волокна (див. табл. 1), так що відношення кількості “червоних” волокон до кількості “білих” на одиницю площі перевищує одиницю.

Щоб отримати статистично надійний висновок про відмінність структур діафрагми в *Rhinolophidae* та *Vespertilionidae* за даними про кількісні співвідношення між “червоними” та “білими” волокнами, виконали відповідний статистичний аналіз.

Через відносно невелику кількість розглядуваних даних (для *Rhinolophidae* маємо 6 вимірювань, а для *Vespertilionidae* — 13, див. останню графу в табл. 1) скористались рекомендованим для подібних випадків критерієм Шапіро–Уїлкса (Shapiro–Wilks test) [10], за

Таблиця 1. Середні значення діаметрів (мкм) м'язових волокон діафрагми кажанів з переважно окиснювальним (*SO*) або гліколітичним (*FG*) типом метаболізму

Вид	№ зразка	Характеристика волокон діафрагми						
		“Білі” (<i>FG</i>) волокна			“Червоні” (<i>SO</i>) волокна			$\frac{N(SO)}{N(FG)}$
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	
<i>Rhinolophidae</i>								
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	89,0	10,4	15	63,0	6,3	10	0,67
	2	85,0	11,3	10	69,3	3,5	7	0,70
	3	92,3	6,0	13	63,9	6,5	9	0,69
	4	86,4	9,8	11	62,8	6,7	9	0,82
	5	90,8	8,2	12	62,2	7,5	9	0,75
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	6	90,4	8,4	12	61,3	8,3	8	0,67
<i>Vespertilionidae</i>								
<i>Nyctalus noctula</i>	7	96,3	7,4	8	70,5	4,7	11	1,38
	8	101,8	13,4	14	75,6	7,5	17	1,21
	9	104,0	7,4	10	87,5	6,2	12	1,20
<i>Pipistrellus nathusii</i>	10	110,0	10,5	10	86,7	8,2	15	1,50
	11	110,5	11,2	10	88,3	5,4	12	1,20
	12	106,1	16,0	9	88,5	6,3	13	1,44
	13	108,0	14,9	10	82,7	7,5	13	1,30
<i>Myotis nattereri</i>	14	105,4	6,2	12	86,3	8,1	15	1,25
	15	106,5	6,7	10	81,8	7,5	14	1,40
<i>Myotis daubentonii</i>	16	117,9	8,1	12	92,5	7,7	16	1,33
	17	110,4	9,0	13	88,0	6,8	15	1,15
<i>Eptesicus serotinus</i>	18	111,5	13,6	10	83,2	9,7	17	1,70
	19	98,3	8,3	9	82,9	2,6	14	1,56

Примітка. *M* — середнє значення діаметра волокон; *m* — стандартне відхилення; *n* — кількість волокон для підрахунку середнього діаметра.

яким з 90% надійною ймовірністю можна стверджувати, що досліджувані дані походять із сукупності, яка має нормальний розподіл (відповідні p -значення перевищують 0,1). Отже, побудувавши 95%-й довірчий інтервал для різниці між середніми $[-0,5308; -0,7467]$, який, очевидно, не містить значення нуля, а також підрахувавши t -статистику Стьюдента, яка в цьому випадку дорівнює $-12,5075$ (p -значення не перевищує 0,0001), приходимо до висновку, що з надійною ймовірністю 95% середнє значення відношення кількості волокон FG -типу до кількості волокон SO -типу в діафрагмі *Rhinolophidae* більше за таке у *Vespertilionidae*.

Представники *Vespertilionidae*, як і більшість інших ссавців, мають реберно-діафрагмальний тип дихання, якому відповідає найбільша диференціація реберної експіраторної й інспіраторної мускулатури [11, 12]. У представників *Rhinolophidae* респіраторні рухи грудної клітки є надто обмеженими; у виконанні вдиху бере участь лише діафрагма та черевні м'язи; встановлено черевний тип вентиляції [12].

Наведені результати дослідження гістохімічної структури діафрагми показують, що в представників *Rhinolophidae* серед м'язових волокон діафрагми переважають волокна FG -типу з гліколітичним типом обміну, а це, у свою чергу, свідчить про здатність даного органа до функціонування в режимі нетривалої, вибухової роботи, яка призводить до потреби в невідкладному наступному відпочинку тварини. Кількісна перевага м'язових волокон SO -типу в діафрагмі в представників *Vespertilionidae* з окиснювальним типом метаболізму свідчить про здатність цього м'яза до тривалої роботи без перерви на відпочинок.

Екологічні спостереження й етологічні дані цілком відповідають наведеним у цій роботі результатам. Тривалість фуражування більшості підковоносих кажанів становить не більше 2 год на добу [13]. Відомо також, що підковоноси відрізняються від гладконосих кажанів частими перервами на відпочинок під час полювання [14]. Характерно, що підковоноси кажани під час торпору (так званого денного сну) перебувають завжди в АНОП [15], коли поздовжня вісь тіла в каудо-краніальному напрямку збігається з напрямом вектора сили земного тяжіння. Натомість тривалість фуражування більшості гладконосих кажанів становить від 5 до 7 год на добу; а перебуваючи в торпорі, вони, крім АНОП, використовують різноманітні положення відносно вектора земної гравітації.

Отже, динамічне навантаження на діафрагму в представників *Rhinolophidae* під час фуражування менш тривале, ніж у представників *Vespertilionidae*. Під час торпору кажанів відзначаємо більш тривале статичне (гравітаційне) навантаження на діафрагму в представників *Rhinolophidae* порівняно з представниками *Vespertilionidae*.

Виконане дослідження діафрагми кажанів, які відрізняються як за морфологічними, екологічними, етологічними, так і локомоторними характеристиками, дає можливість зробити такі висновки. М'язові волокна діафрагми представників *Rhinolophidae* переважно FG -типу, тоді як у діафрагмі представників *Vespertilionidae* — переважно SO -типу. Характер навантаження на діафрагму в кажанів сильно варіює: динамічне навантаження під час фуражування змінюється статичним навантаженням під час торпору. У представників *Rhinolophidae* діафрагма виявляється більш навантаженою під час торпору порівняно з представниками *Vespertilionidae*, що пояснює переважання в ній волокон FG -типу з гліколітичним типом обміну; наведені дані й міркування цілком відповідають даним екологічних спостережень про характер чергування під час полювання періодів активного польоту та відпочинку, а також про тривалість перебування в АНОП представників різних видів кажанів.

Отримані результати конкретизують загальне уявлення про наявність раніше виділених груп кажанів з різним ступенем рухливості грудної клітки і, відповідно до цього, —

різним типом дихання. Ця робота заповнює прогалину в аналізі респіраторної системи кажанів. Наведені дані можуть бути використані для аналізу біомеханіки дихання тварин, які перебувають у різних фізіологічних станах.

1. *Campbell E. J. M.* The respiratory muscles and the mechanics of breathing // The respiratory muscles. Mechanics and neural control / Ed. E. J. M. Campbell, E. Agostoni, J. Newsom. – London: Lloyd-Luke, 1970. – Vol. 16. – P. 309–313.
2. *Troyer A., Sampson M., Sigrist S., Macklem P. T.* Action of costal and crural parts of the diaphragm on the rib cage in dog // J. Appl. Physiol. – 1982. – **53**, No 1. – P. 30–39.
3. *Ковалева И. М.* Влияние силы тяготения на адаптацию формы и функции грудной клетки рукокрылых (Chiroptera) // Вісн. Луганського держ. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Біол. науки. – 2002. – № 1(45). – С. 115–118.
4. *Ковалева И. М.* Влияние земной гравитации на формирование видовых различий среди рукокрылых // Современные проблемы биологической эволюции: Материалы Междунар. конф. к 100-летию Дарвиновского музея, Москва, 17–20 сентября 2007 г. – Москва: Изд-во ГДМ, 2007. – С. 112–113.
5. *Kovalyova I. M., Taraborkin L. A.* The Empirical estimation of adaptative transformations in the Bats' thorax using the cluster analysis methods // Proceedings of the VIIIth EBRS / Ed. B. Woloszyn. – Krakow: Publication of CIC ISEA PAS, 2001. – Vol. 2. – P. 59–80.
6. *Родионов В. А.* Содержание мышечных волокон разных типов в летательных мышцах рукокрылых (Chiroptera) // Докл. АН СССР. – 1989. – **309**, № 4. – С. 1019–1023.
7. *Armstrong R. B., Ianuzzo C. D., Kunz T. H.* Histochemical and biochemical properties of flight muscle fibers in the little brown bat, *Myotis lucifugus* // J. Comp. Physiol. – 1977. – **119**. – P. 141–154.
8. *Fernandez D. A., Calvo V., Franklin C. E., Johnston I. D.* Muscle fibre types and size distribution in subantarctic notothenoid fishes // J. Fish. Biol. – 2000. – **56**, No 6. – P. 1295–1311.
9. *Волкова О. В., Елецкий Ю. К.* Основы гистологии с гистологической техникой. – Москва: Медицина, 1971. – 272 с.
10. *Компьютерная биометрика* / Под ред. В. Н. Носова. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – 232 с.
11. *Ковалева И. М.* Морфо-функциональные особенности вентро-торакального комплекса мышц подковоносых и гладконосых летучих мышей (Chiroptera; Rhinolophidae, Vespertilionidae) // Наук. вісн. Нац. аграр. ун-ту. – 1999. – Вип. 16. – С. 77–79.
12. *Ковальова І. М., Кликов В. І., Тараборкін Л. А.* Вивчення зовнішнього дихання кажанів (Chiroptera) методом фізичного моделювання // Наук. вісн. НУБіП України. – 2010. – Вип. 151, ч. 3. – С. 77–84.
13. *Ковальова І. М.* Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт // Вісн. Білоцерків. держ. аграр. ун-ту: Зб. наук. праць. – 2007. – Вип. 47. – С. 180–183.
14. *Kunz T. H., Brock C. E.* A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity of bats // J. Mammal. – 1975. – **56**. – P. 907–911.
15. *Stebbings R. E.* Conservation of European bats. – London: C. Helm, 1988. – 246 p.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена

НАН України, Київ

НТУ України “Київський політехнічний інститут”

Надійшло до редакції 30.01.2012

И. М. Ковалева, Л. А. Тараборкин

Морфоэкологические особенности строения диафрагмы рукокрылых (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae)

Выполнено сравнительно-гистохимическое изучение диафрагмы рукокрылых семейств Vespertilionidae и Rhinolophidae. Установлено статистически достоверное различие в строении диафрагмы изученных семейств рукокрылых. Указанные отличия связаны, в частности, с различной степенью использования антиортостатического положения рукокрылыми.

I. M. Kovalyova, L. A. Taraborkin

The morphoecological features of the structure of bats' (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae) diaphragm

The comparative histochemical investigation of bats' diaphragm in Vespertilionidae and Rhinolophidae families has been fulfilled. Statistically reliable differences in the structure of bats' diaphragm have been established. The indicated differences are connected with the different degrees of using the antiorthostatic position by bats.