

## **ОСОБЛИВОСТІ БІОМЕХАНІКИ ДИХАННЯ РУКОКРИЛИХ (MAMMALIA, CHIROPTERA) ПІД ЧАС ПОЛЬОТУ ТА В АНОП**

***І.М.КОВАЛЬОВА, кандидат біологічних наук  
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України  
Л.А.ТАРАБОРКІН, кандидат фізико-математичних наук  
Національний технічний університет України  
„Київський політехнічний інститут”***

*Виконано біомеханічний аналіз дихання рукокрилих під час їхнього польоту та перебування в антиортостатичному положенні (АНОП). Виявлені особливості (тип дихання, співвідношення мас органів черевної та грудної порожнин, співвідношення м'язового і сухожильного компонентів діафрагми, розподіл навантаження на респіраторні м'язи) пов'язані, зокрема, зі ступенем використання кажанами АНОП протягом життєвого циклу.*

***Біомеханічний аналіз, дихання, респіраторні м'язи, кажани, політ, антиортостатичне положення.***

Механізм і особливості газообміну у різних тварин дотепер мають величезний інтерес для дослідників у сфері науки про життя – від зоології до космічної медицини. Надзвичайну увагу в цьому аспекті має дихальна система тварин.

Розрізняють два види дихання: зовнішнє та внутрішнє, – сукупно – це процес дихання загалом. Зовнішнє дихання – це абсорбція кисню організмом та видалення вуглецю з організму. Внутрішнє дихання долучає процеси утилізації кисню клітинами, продукування ними вуглецю, а також газообміну між клітинами та їхнім навколишнім рідинним середовищем і є однаковим у всіх ссавців. Отже, відмінності в біомеханіці дихальної системи ссавців можна спостерігати лише на рівні зовнішнього дихання.

Дихальна система ссавців складається з органа газообміну (легені) та системи, що виконує вентиляцію легень (грудна клітка, дихальні м'язи, ділянки головного мозку, що регулюють процес дихання). Легені мають еластичну будову. Грудна клітка у більшості ссавців і рукокрилих, зокрема, має переважно високу рухливість, але в деяких кажанів (представники родини Rhinolophidae та деякі інші) вона має низьку рухливість [2, 11].

Акт вдихання (інспірація) є переважно активним процесом. Скорочення м'язів-інспіраторів збільшує об'єм грудної порожнини. Завдяки цьому тиск у дихальних шляхах зменшується порівняно з тиском атмосферного повітря і повітря надходить до легень. Відповідно легені набувають більшого об'єму. В дослідженому процесі м'язи-інспіратори

виконують таку роботу: по-перше, зовнішні міжреберні м'язи, піднімаючи ребра, збільшують дорзовентральний і поперечний діаметри грудної клітки, а нижній задній зубчастий м'яз розширює нижній відділ грудної клітки; по-друге, діафрагма, охоплюючи дно грудної порожнини, скорочується і, отже, рухається в каудальному напрямку, що збільшує краніокаудальний вимір грудної порожнини. Каудальне переміщення діафрагми через скорочення її волокон сприяє переміщенню в каудальному напрямку органів черевної порожнини. Внаслідок цього відбувається зростання абдомінального тиску [1, 6, 10, 12, 14].

Наприкінці вдихання сила розтягання легень спрямовує грудну стінку у положення видихання (експірації). Тиск у дихальних шляхах стає відносно більшим за атмосферний, і повітря виходить з легень. Загалом дихальні м'язи в акті видихання не залучено, тому його вважають пасивним процесом. Але в разі інтенсивнішої вентиляції об'єм видихання легень збільшується завдяки скороченню експіраторних м'язів (внутрішні міжреберні, м'язи черевної стінки), які зменшують об'єм грудної порожнини. Органи черевної порожнини внаслідок скорочення м'язів черевної стінки тиснуть на діафрагму, що сприяє зміщенню її в краніальному напрямку. Цей процес супроводжується розтягненням волокон діафрагми. Тиск органів черевної порожнини на абдомінальну стінку діафрагми сприяє стисненню легень і виходу з них повітря.

Вищенаведені біомеханічні процеси характерні для більшості ссавців. Розглядаючи особливості біомеханіки дихання кажанів, необхідно враховувати, що ці тварини, по-перше, освоїли у ході еволюції повітряну форму локомоції – активний політ і, по-друге, більшу частину доби та життя загалом перебувають в антиортостатичному положенні (АНОП).

Виконані нами оцінки свідчать, що представники родини *Rhinolophidae* до 90 % терміну свого життя проводять в АНОП, коли поздовжня вісь їхнього тіла є співспрямованою в каудокраніальному напрямку з вектором земної гравітації. Орієнтація тіл щодо вектора земної гравітації інших представників цього ряду, зокрема, *Vespertilionidae*, протягом доби може змінюватися, хоча перебування в АНОП все одно становить переважну частину їхнього життєвого циклу – до 75 % добового часу [3].

Загалом АНОП змінює топографічне положення органів грудної клітки і призводить до ускладнень у реалізації нормального дихального акту, а саме – процесу вдиху [7, 8]. Під час перебування тварини в АНОП тиск на легені з боку внутрішніх органів черевної порожнини, очевидно, сприяє витискуванню повітря з легенів, що полегшує видих. Разом з тим, проходження повітря під час вдиху потребує більших м'язових зусиль, зокрема, діафрагми, на переміщення внутрішніх органів черевної порожнини проти вектора гравітації.

Детальний розгляд здатності кажанів тривалий час перебувати в АНОП, дані власних досліджень і літературні дані з області морфології та фізіології кажанів різних екологічних груп були основою для формування нових поглядів на взаємозв'язок екології, етології, морфології й фізіології кажанів [1, 2, 4, 5, 6]. Зведені до купи, дані щодо морфофункціональної

організації респіраторної системи кажанів дали змогу припустити наявність специфіки біомеханіки дихання цих тварин. Зважаючи на опубліковані дані, до тепер дослідники не звертали особливої уваги на зазначений феномен перебування кажанів в АНОП переважну частину свого життя.

**Мета дослідження** – визначення специфіки біомеханіки дихання кажанів у зв'язку з АНОП і польотом, а також виявлення відмінностей цієї специфіки серед кажанів різних екологічних груп.

**Матеріали і методи дослідження.** У дослідженні біомеханіки дихання кажанів використали представників двох родин: *Vespertilionidae* (*Eptesicus serotinus* – 3 екз., *Murina leucogaster* – 3 екз., *Miniopterus schreibersi* – 4 екз., *Myotis blythii* – 4 екз., *Nyctalus noctula* – 6 екз.) і *Rhinolophidae* (*Rhinolophus ferrumequinum* – 8 екз., *Rhinolophus hipposideros* – 6 екз.).

Застосували метод фізичного моделювання [6]. У роботі використали стандартний рентгенівський розбірний діагностичний апарат РУД-100-40 (РУМ-4м) з рентгенівською малогабаритною трубкою ЗБДМ-2-100. Час витримки для отримання знімків становив від 1 до 1,5 секунди. Фіксували каудальні й краніальні зсуви органів грудної та черевної порожнин і діафрагми. Визначали зміни конфігурації й об'ємів грудної та черевної порожнин під час вдиху та видиху тварини (у двох проекціях). Визначали масу органів грудної та черевної порожнин, масу м'язів експіраторів і інспіраторів (м'язи грудної клітки, черевної стінки та діафрагми).

**Результати дослідження та їх обговорення.** Ми виявили, що грудна клітка представників *Vespertilionidae*, як і у більшості інших ссавців, має високу рухливість. За максимального вдиху: наповнені повітрям легені сприяють збільшенню об'єму грудної порожнини; ребра, завдяки суглобовому зчленуванню з хребцями, рухаються вгору і назовні, збільшуючи поперечні розміри грудної порожнини; сплющення діафрагми внаслідок її скорочення збільшує розміри грудної порожнини у поздовжньому напрямку, одночасно черевні органи, відтискувані каудально органами грудної порожнини, збільшують розміри черевної порожнини у латеральному напрямку, сприяючи розтягненню черевних м'язів. За максимального видиху: легені зменшують свій об'єм; ребра повертаються до свого вихідного положення; м'язові волокна діафрагми розтягуються, збільшуючи купол діафрагми, що сприяє зменшенню об'єму грудної порожнини й одночасно збільшенню розмірів черевної порожнини у поздовжньому напрямку та зменшенню в латеральному внаслідок скорочення черевних м'язів. Такий тип дихання відповідає грудочеревному (реберно-діафрагмальному) типу дихання, за якого реалізується реберна моторика і спостерігається найбільша диференціація експіраторної та інспіраторної мускулатури [1, 4, 5, 6, 11].

Грудна клітка представників *Rhinolophidae* має низьку рухливість; респіраторні рухи грудної клітки є вкрай обмеженими [6, 11]. За максимального вдиху збільшується об'єм легенів і грудної порожнини, однак не за рахунок зміни форми грудної клітки, як у попередньому

випадку, а лише за рахунок відтиснення внутрішніх органів черевної порожнини в каудальному напрямку. Такому відтисненню черевних органів сприяє тиск збільшених в об'ємі легенів і скорочення м'язових волокон, насамперед діафрагми, а також заднього нижнього зубчастого м'яза. Одночасно зі збільшенням об'єму грудної порожнини розміри черевної порожнини зменшуються у поздовжньому напрямку, але збільшуються в латеральному та вентральному напрямках завдяки розтягуванню черевних стінок (під тиском внутрішніх органів). За максимального видиху зі зменшенням об'єму легенів купол діафрагми зміщується у краніальному напрямку, що сприяє зменшенню об'єму грудної порожнини і збільшенню розміру черевної порожнини у поздовжньому напрямку та зменшенню у латеральному. Такий тип дихання відповідає черевному (діафрагмальному) типові, у ході якого елементи грудної клітки залишаються практично нерухомими. Зменшена рухомість грудної клітки призводить до редукції більшості м'язів грудної клітки [1].

Можна зробити висновок, що у рукокрилих з реберно-діафрагмальним типом дихання для реалізації вдиху навантаження розподіляється на більшу кількість м'язів. Діафрагма виявляється менш навантаженою, ніж у разі діафрагмального типу вентиляції. Це відображено, зокрема, у ступені розвитку м'язів вентро-торакального комплексу [1] і у співвідношеннях маси діафрагми та загальної маси тварини [4, 5].

Крім того, у будові діафрагми представників *Vespertilionidae*, на відміну від *Rhinolophidae*, є підвищений вміст сухожильного компонента [5]. Можна припустити, що така будова сприяє меншому розтягуванню черевної стінки під час вдиху тварини. Варто зазначити, що це також сприяє економії енергії у роботі цього м'яза, оскільки відомо, зокрема, що сухожилля діафрагми полегшують вентиляцію легенів під час бігу тварин, будучи за своєю суттю структурами, які запасують енергію [9]. Разом з тим, діафрагма має значення регулювальника в розподіленні центра маси під час польоту кажанів. Ми спробували уявити участь діафрагми у цьому процесі.

На початку руху крил униз і вперед центр маси мав би зміститися краніально, однак у цей самий час відбувається вдих [13], легені наповнюються повітрям, черевні органи разом з діафрагмою відтискуються каудально, що сприяє вирівнюванню центра маси тварини.

Під час початку руху крил угору і назад центр маси мав би зміститися каудально, однак одночасно з цим рухом крил відбувається видих. Отже, повітря виходить із легенів, черевні органи розширюються краніально завдяки скороченню черевних м'язів, що сприяє вирівнюванню центра маси.

У представників *Rhinolophidae* відношення маси черевних органів до маси грудних зазвичай є вищим за 3,0 (знаходиться у межах 3,0–3,7). У представників *Vespertilionidae* це відношення є дещо нижчим і меншим за 3,0 (у межах 1,96–2,64). Із цього випливає, що регулювання положенням центра маси під час синхронної роботи крил і дихання тварин у польоті

потребує від діафрагми досліджених груп тварин різних зусиль. Це може бути однією з причин відмінностей у розвитку м'язового й сухожильного компонентів діафрагми представників Vespertilionidae порівняно з представниками Rhinolophidae [4, 5].

Крім того, діафрагма представників Rhinolophidae виявляється більш навантаженою порівняно з представниками Vespertilionidae не тільки протягом польоту, а й під час відпочинку тварин в АНОП. Так, відомо, що перші відпочивають, завжди перебуваючи в антиортостазі і ніколи не відпочивають, "лежачи" у щілинах, як це притаманно деяким представникам Vespertilionidae.

Під час перебування в АНОП у представників Rhinolophidae розширення легенів і вдих реалізується завдяки скороченню, переважно, основного дихального м'яза – діафрагми, що сприяє відтисненню внутрішніх органів черевної порожнини каудально й наповненню легенів повітрям. Елементи грудної клітки, зокрема, ребра залишаються практично нерухомими. Лише стернальні ділянки останніх ребер мають суглобне зчленування з їхніми хребцевими кінцями і разом з тілом грудної кістки утворюють у цьому монолітному комплексі рухому структуру, коливальні рухи якої, певно, амортизують поштовхи серця. Респіраторні м'язи грудної клітки не беруть участі в акті дихання (що призводить до їхнього слабого розвитку й пояснює їхню вкрай низьку диференціацію). Видих відбувається пасивно, за гравітаційного повертання внутрішніх органів у початкове положення.

### **Висновки**

Під час польоту кажанів регулювання положенням центра маси відбувається переважно діафрагмою.

Відмінності у співвідношенні мас органів черевної та грудної порожнини у представників різних екологічних груп кажанів відповідають відмінностям у співвідношенні м'язового і сухожильного компонентів діафрагми.

Під час перебування в АНОП тиск з боку органів черевної порожнини через діафрагму на легені полегшує видих, тобто сприяє витисненню з них респіраторних газів. Практично видих відбувається пасивно під дією сили тяжіння.

Під час перебування в АНОП реалізація вдиху потребує зусиль від діафрагми, скорочення волокон якої сприяє переміщенню органів черевної порожнини проти вектора земної гравітації.

У рукокрилих з реберно-діафрагмальним типом дихання для реалізації вдиху навантаження розподіляється на більшу кількість м'язів вентро-торакального комплексу; діафрагма виявляється менш навантаженою, ніж за діафрагмального типу вентиляції.

Одержані результати в подальшому будуть використані, щоб визначити вплив діафрагми в процесі дихання на центральну гемодинаміку кажанів, які перебувають в АНОП.

### **Список літератури**

1. Ковалёва И.М. Морфо-функциональные особенности вентроторакального комплекса мышц подковоносых и гладконосых летучих мышей (*Chiroptera: Rhinolophidae, Vespertilionidae*) / И.М.Ковалёва // Наук. вісник НАУ. – К., 1999. – 6. – С.77–79.
2. Ковалёва И.М. Влияние силы тяготения на адаптацию формы и функции грудной клетки рукокрылых (*Chiroptera*) / И.М. Ковалёва // Вестн. Луганск. ун-та. – 2002. – 1(45). – С.115–118.
3. Ковальова І.М. Аналіз добової активності кажанів (*Chiroptera*) помірних широт / І.М.Ковальова // Вісник Білоцерк. Держ. Агр. ун-ту. – 2007. – С.17–20.
4. Ковальова І.М. Морфометричний аналіз будови діафрагми кажанів (*Chiroptera*) / І.М.Ковальова, Л.А. Тараборкін // Вісн. НУБіП України.– 2012.– В.172, Ч.1. –С.64–69.
5. Ковальова І.М. Морфологічні особливості будови діафрагми кажанів (*Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae*) / І.М.Ковальова // Доп. НАНУ.–2012.– 8.– С.131–135.
6. Ковальова І.М. Вивчення зовнішнього дихання кажанів (*Chiroptera*) методом фізичного моделювання / І.М.Ковальова, В.І.Кликов, Л.А.Тараборкін // Вісн. НУБіП України. – 2010. – В.151, Ч.III. – С.77–84.
7. Котов А.Н. Зависимость соотношений торакальных и абдоминальных составляющих параметров дыхания от положения тела относительно вектора гравитации / А.Н.Котов, В.И.Миняев, А.В.Миняева // Авиакосмич. и экологич. медицина. – 2002. – Т. 36, № 1. – С.16–20.
8. Шимкус Т.С. Морфофункциональные особенности лёгких после воздействия гравитационных перегрузок (обзор) / Т.С.Шимкус // Таврич. медико-биол. вестн. – 2006. – Т.9, № 3. – Ч.1. – С.195–198.
9. Alexander R.McN. Elastic mechanisms in the locomotion of vertebrates / R.McN.Alexander // Neth. J. Zool. – 1990. – 40. – 1–2. – P.93–105.
10. Campbell E.J.M. The respiratory muscles and the mechanics of breathing – In: The respiratory muscles / Campbell E.J.M. – London, Lloyd-Luke, 1970. – XVI. – P.309–313.
11. Kovalyova I.M. The Empirical estimation of adaptative transformations in the Bats' thorax using the cluster analysis methods / I.M.Kovalyova, L.A.Taraborkin // Proceedings VIIIth European Bat Research Symposium (EBRS). – 2. – Krakow, 2001. – P.59–80.
12. Loring S.H. Action of the diaphragm on the rib cage inferred from a force-balance analysis / S.H.Loring, J.Mead // J. Appl. Physiol. Respir. Environ. and exercise Physiol. – 1982. – Vol. 53, N 3. – P.756–760.
13. Suthers R.A. Respiration, wing-beat and ultrasound emission in Bats / R.A.Suthers, S.P.Thomas, B.J.Suthers // J.Exp.Biol. – 1972. – Vol. 56. – P.37–48.
14. Troyer A. Action of costal and crural parts of the diaphragm on the rib cage in dog / A.Troyer, M.Sampson, S.Sigrist, P.T.Macklem // J. Appl. Physiol. – 1982. – Vol. 53. – N 1. – P.30–39.

*Выполнен биомеханический анализ дыхания у рукокрылых во время полёта и пребывания в антиортостатическом положении. Выявленные отличия (тип дыхания, соотношения массы органов брюшной и грудной полостей, соотношения мышечного и сухожильного компонентов диафрагмы) связаны, в частности, с различной степенью использования антиортостатического положения в течение жизненного цикла рукокрылых.*

**Биомеханический анализ, дыхание, респираторные мышцы, рукокрылые, полёт, антиортостатическое положение.**

*The biomechanical analysis of respiration in bats during flight and antiorthostatic position has been fulfilled. The indicated differences (a respiratory type, the ratio of masses of thoracal organs and abdominal ones, correlation of muscle and fibrous parts of the diaphragm, distribution of load onto respiratory muscles) are connected with the different degree of using the antiorthostatic position by bats during their life.*

**Biomechanical analysis, respiration, respiratory muscles, bats, flight, antiorthostatic position.**