МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Дальневосточный федеральный университет
Институт наук о жизни и биомедицины (ИНЖБМ ДВФУ)
Базовая кафедра эпидемиологии, микробиологии и паразитологии
ИНЖБМ ДВФУ в Научно-исследовательском институте эпидемиологии
и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора
ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО НАДЗОРУ В СФЕРЕ ЗАЩИТЫ ПРАВ
ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И БЛАГОПОЛУЧИЯ ЧЕЛОВЕКА (РОСПОТРЕБНАДЗОР)
Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии
им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора
МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Приморская государственная сельскохозяйственная академия
Институт животноводства и ветеринарной медицины

РУКОКРЫЛЫЕ: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА

Учебное пособие

*Для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата
06.03.01 «Биология», 05.03.06 «Экология и природопользование»,
специалитета – 30.05.01 «Медицинская биохимия», 30.05.02
«Медицинская биофизика», 36.05.01 «Ветеринария», магистратуры –
06.04.01 «Биология: биологические системы, структура функции
технологии», 06.04.01 «Биология: биологическая безопасность»*

Владивосток

2021

УДК 599.4(075.8)
ББК 28.169.336.241.4я73
Р85

*Рекомендовано к изданию Дальневосточным региональным
учебно-методическим Центром высшего образования,
Ученым советом Института наук о жизни и биомедицины ДВФУ,
Ученым советом ФГБНУ «Научно-исследовательский институт
эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова» Роспотребнадзора*

*Учебное пособие выполнено при поддержке гранта РФФИ 20-04-60212 «Комплексный
эколого-вирусологический мониторинг коронавирусов в экосистемах Дальнего Востока»*

Авторы:

М.Ю. Щелканов, Т.В. Табакаева, Е.Н. Любченко, И.П. Короткова, Е.М. Щелканов,
Д.В. Панкратов, М.Н. Дунаева, А.Л. Суворый, Т.А. Кузнецова, А.В. Цыбульский,
О.В. Иунихина, А.А. Кожушко, Ю.А. Белов, С.С. Уколов, Е.И. Дробот, Г.В. Иванчук,
А.В. Табакаев, Р.А. Жилин, И.В. Галкина

Рецензенты:

Н.С. Кухаренко, д-р ветеринарн. наук, проф., засл. работник высш. шк. РФ, руководитель
научно-исследов. лаб. судебн. ветеринарн. экспертизы и патоморфологии ФГБОУ ВО
«Дальневосточный государственный аграрный университет»;
В.О. Саловаров, д-р биол. наук, проф., директор Института
управления природными ресурсами – факультета охотоведения им. В.Н. Скалона
ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского»

Рукокрылые: общая характеристика отряда : учебное пособие : для студентов,
Р85 ообучающихся по направлениям подготовки бакалавриата 06.03.01 «Биология», 05.03.06
«Экология и природопользование», специалитета – 30.05.01 «Медицинская биохимия»,
30.05.02 «Медицинская биофизика», 36.05.01 «Ветеринария», магистратуры – 06.04.01
«Биология: биологические системы, структура функции технологии», 06.04.01 «Биоло-
гия: биологическая безопасность» / М.Ю. Щелканов, Т.В. Табакаева, Е.Н. Любченко [и
др.] ; Дальневосточный федеральный университет, Институт наук о жизни и биомедици-
ны; Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Со-
мова Роспотребнадзора; Приморская государственная сельскохозяйственная академия. –
Владивосток : Изд-во Дальневост. федерал. ун-та, 2021. – 130 с. : ил.
ISBN 978-5-7444-5119-6.
DOI <https://doi.org/10.24866/7444-5119-6>.

Данное пособие направлено на изучение основ биологии рукокрылых (летучих мышей и крыланов). В пособии содержится теоретический материал по основным вопросам происхождения, таксономии, анатомии, физиологии и экологии этого отряда животных. При описании иммунной системы рукокрылых акцент делается на толерантность их организма к вирусным инфекциям, что позволяет рукокрылым выступать в качестве природного резервуара вирусных инфекций, опасных для других потенциальных хозяев. Для улучшения усвоения материала пособие сопровождается таблицами и рисунками, даются контрольные вопросы для самоподготовки и проверки знаний студентов.

Предназначено для студентов и аспирантов, специализирующихся в области биологии, биофизики и медицины.

УДК 599.4(075.8)
ББК 28.169.336.241.4я73

© ФГБНУ «НИИ эпидемиологии и микробиологии
им. Г.П. Сомова» Роспотребнадзора, 2021
© Оформление. ФГАОУ ВО ДВФУ, 2021

ISBN 978-5-7444-5119-6

Содержание

Введение	5
§ 1. Таксономия рукокрылых	8
1.1. Происхождение рукокрылых	8
1.2. Морфологическая классификация рукокрылых	11
1.3. Классификация рукокрылых на основе молекулярно-генетических данных	15
§ 2. Общий план строения тела рукокрылых	17
2.1. Форма тела	17
2.2. Крылья	18
2.3. Ушные раковины	23
2.4. Глаза	26
2.5. Форма носа	27
2.6. Зубы	30
2.7. Волосяной покров	34
2.8. Наружные половые органы	38
§ 3. Внутренние органы рукокрылых	41
3.1. Скелет	41
3.2. Мускулатура	44
3.3. Респираторная система	47
3.4. Сердце и сосудистая система	51
3.5. Пищеварительная система	53
3.6. Мочеполовая система	56
§ 4. Иммунная система рукокрылых	61
4.1. Структурно-функциональная организация иммунной системы	61
4.2. Системы врожденного и адаптивного иммунитета	62
4.3. Толерантность рукокрылых к вирусным инфекциям.	65
§ 5. Способность рукокрылых к эхолокации	68
5.1. Животные, использующие эхолокацию	68
5.2. Открытие роли слуха для ориентации рукокрылых в темноте	69
5.3. Физически обоснованная гипотеза о механизме эхолокации рукокрылых	70
5.4. Гипотеза об использовании рукокрылыми ультразвука	70
5.5. Физические закономерности, лежащие в основе распространения ультразвуковых волн	71

5.6. Алгоритмы использования эхолокации различными таксономическими группами рукокрылых	73
§ 6. Экология рукокрылых	75
6.1. Географическое распространение	75
6.2. Питание	76
6.3. Размножение	79
6.4. Колониальное поведение	81
6.5. Сезонные миграции.	83
6.6. Гиббернация у видов умеренной зоны.....	87
Библиографический список.....	92
Перечень использованных сокращений.....	119
Авторский коллектив	126

Введение

Всепланетное распространение COVID-19 (Coronavirus disease 2019 – коронавирусное заболевание 2019 г.) [255], этиологически связанного с SARS-CoV-2 (Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus 2 – вирус тяжёлого острого респираторного синдрома 2-го типа) (Nidovirales: Coronaviridae, *Betacoronavirus*, подрод *Sarbecovirus*) [94], наглядно продемонстрировало пандемический потенциал природно-очаговых вирусов, резервуаром которых являются рукокрылые (Chiroptera Blumenbach, 1779) [82, 91, 100]. Хотя эти уникальные животные, единственные среди млекопитающих способные к активному полёту, и прежде рассматривались как источник опасных заболеваний человека – бешенства [63, 71, 134, 180], ислыкульской лихорадки [2, 3, 189, 190], филовирусных геморрагических лихорадок [90, 99, 101, 102], аренавирусной геморрагической лихорадки Такарибе [42, 43, 125, 246], парамиксовирусных энцефалитов Нипах и Хенд-ра [24, 29, 197, 234], хантавирусных геморрагических лихорадок [108, 152, 258, 262], тяжёлого острого респираторного синдрома [31, 81, 96, 253], Ближневосточного респираторного синдрома [33, 86, 87, 254] – после пандемии 2020 г. потребуется серьёзная переоценка рисков со стороны природно-очаговых инфекций, и как следствие – масштабирование эколого-вирусологических исследований. В первую очередь, необходимо включение рукокрылых в число планово обследуемых потенциальных хозяев вирусов.

В XX веке человечество создало достаточно эффективную систему мониторинга вируса гриппа А – от популяций диких птиц [45, 46, 85, 191] до эпидемических процессов [30, 31, 95, 98]. В XXI веке, по-видимому, необходимо создавать такую же систему в отношении рукокрылых.

Вместе с тем, следует избегать распространённой тенденции демонизации рукокрылых, «имидж» которых и так постоянно страдает вследствие приверженности ночному образу жизни и их таинственной способности ориентироваться в полной темноте. Учитывая традиционную ассоциацию добра со светом, а зла – со тьмой, рукокрылые имеют ничтожные шансы предстать в образе ангелов, зато на роль демонов они, к сожалению, подходят идеально, и кожистые перепончатые крылья венчают самые ужасные художественные образы¹ (рис. 1). Негативная стигма-

¹ Читатели могут получить большое количество говорящих иллюстраций на запрос «ангелы и демоны» в любом интернет-поисковике, в которых ангелы будут иметь белоснежные крылья птиц, а демоны – кожистые крылья рукокрылых.

тация рукокрылых является проявлением невежества и подсознательных фобий в то время, как научный взгляд на представителей этого отряда позволяет увидеть в них не только поистине изумительный венец творения эволюционного процесса, но и важную составляющую биологического разнообразия и устойчивого функционирования экосистем на большей части территории суши.

Рисунок 1. Гравюры французского живописца Поля Гюстава Доре (Paul Gustave Dore): слева – ангел в «Благовещенье» (1877);
справа – демоны в «Божественной комедии. Ад» (1861)

Данное пособие является первым из серии учебно-методических изданий, имеющей целью интегрировать в рамках единой схемы информацию о рукокрылых, их экологии, паразитоме и методах изучения, необходимых для организации комплексного эколого-вирусологического мониторинга.

Учебное пособие предназначено для обеспечения не только учебного процесса, но и практической работы сотрудников полевых подразделений и экспедиционных отрядов учреждений, осуществляющих эколого-вирусологический, эпизоотологический и социально-гигиенический мониторинг. Жанр учебно-методического пособия накладывает на авторов определённые дидактические обязательства, поскольку предполагается, что пособием воспользуются, в первую очередь, неспециалисты в области

хироптерологии (науки о рукокрылых): расшифровываются термины, которые могут показаться тривиальными и потому излишними (особенно это касается иммунологического раздела), однако сделано это вполне осознанно, и более того – расшифровки целенаправленно повторяются в разных частях текста; приводятся физические формулы из элементарного курса физики; даётся дополнительная информация из области зоологии; раздел, посвящённый описанию иммунной системы рукокрылых, реферативно сжат (поскольку даже не углубленное, а просто полноценное изложение данной области биологии требует специальной подготовки и иных издательских подходов); для лучшего запоминания материала полные названия таксонов приводятся при первом их упоминании в каждом разделе текста и в подписях к каждому рисунку и таблице.

Учебное пособие выполнено при поддержке гранта РФФИ 20-04-60212 «Комплексный эколого-вирусологический мониторинг коронавирусов в экосистемах Дальнего Востока».

§ 1. Таксономия рукокрылых

1.1. Происхождение рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) датируется не позднее раннего эоцена² – именно с начала этой геологической эпохи известны самые ранние палеонтологические находки [170, 223, 236, 237].

Наиболее примитивный из известных сегодня рукокрылых – *Onychonycteris finneyi* Simmons, Seymour, Habersetzer et Gunnell, 2008 – была обнаружен в 2007 г. в американском штате Вайоминг (рис. 2). Этот вид представляет собой недостающее звено между современными рукокрылыми и наземными млекопитающими. У этого вымершего животного сохранились относительно длинные задние конечности, когти на всех пяти пальцах, а также независимость на передних конечностях второго и третьего пальцев, между которыми, по-видимому, имелась дополнительная межпальцевая перепонка, отсутствующая у рецентных видов. Однако онихониктерис был лишён характерных признаков наличия эхолокации, что свидетельствует о том, что способность к полёту развилась у рукокрылых раньше эхолокации [66, 239].

Рисунок 2. Вымершее наиболее примитивное из известных рукокрылых, *Onychonycteris finneyi* Simmons, Seymour, Habersetzer et Gunnell, 2008 (по данным [66, 236]): А – палеонтологическая находка; Б – реконструкция внешнего вида

² Эоцен – вторая геологическая эпоха палеогенового периода длительностью 22,1 млн лет (56,0–33,9 млн лет назад) [49].

В процессе эволюции животного мира Земли три группы позвоночных (Vertebrata Cuvier, 1812) «отваживались на завоевание» воздушного пространства: отряд летающих ящеров (Pterosauria Kaup, 1834) из класса пресмыкающихся, или рептилий (Reptilia Laurenti, 1768), класс птиц (Aves L., 1758) и отряд рукокрылых из класса млекопитающих (Mammalia L., 1758). Каждое из этих завоеваний осуществлялось независимо, и летающие ящеры, появившиеся в конце триасового и вымерших в конце мелового периода мезозойской эры³, не являются прародителями ни птиц, ни рукокрылых. В частности, эти группы используют различные анатомические структуры для формирования крыла (см. рис. 3, 10). У птерозавров летательная перепонка ограничивалась четвёртым пальцем передних конечностей (имеющим четыре фаланги), боком тела и голенью; первый палец редуцирован, а видоизменённая пястная (метакарпальная) кость первого пальца представляет собой уникальную птероидную кость (pteroïd), которая поддерживала аналог плечевой перепонки [140] (рис. 3).

Рисунок 3. Анатомия крыла рукокрылых и птерозавров:

А – реконструкция птерозавра (кадр из фильма «Парк Юрского периода. Затерянный мир» (1997));

Б – пропорции основных частей крыльев рукокрылых и птерозавров при совмещении размеров плеч

Вероятно, предками рукокрылых были вымершие млекопитающие, напоминающие современных тупай (Scandentia Wagner, 1885), которые передвигаясь по скелетным ветвям деревьев и пересеченной местности

³ Мезозойская эра включает в себя три периода: 1. триасовый – длительностью 50,6 млн лет (251,9–201,3 млн лет назад); юрский – длительностью 56,3 млн лет (201,3–145,0 млн лет назад); меловой – длительностью 79,0 млн лет (145,0–66,0 млн лет назад) [49].

оказались в ситуации, когда перевод передних конечностей из парасагиттальной⁴ во фронтальную⁵ плоскость получил селективное преимущество; это, в свою очередь, сделало выгодными генетические мутации, определяющие удлинение кости кисти; следующими этапами эволюции были способность к планированию, а затем и к активному полёту (рис. 4) [28, 57]. Современные рукокрылые, в большинстве своём, по земле передвигаются неуклюже, используя для создания импульса продвижения более развитые передние конечности (рис. 5).

Рисунок 4. Возможная последовательность адаптации предков летучих мышей к активному полёту

Наиболее искусная наземная локомоция имеется у вампировых, или десмодовых, летучих мышей (*Desmodontinae* Bonaparte, 1845): чтобы не потревожить жертву, они опускаются на землю и осторожно подкрадываются, опираясь на кистевой сгиб крыльев и большие пальцы (рис. 5.А), причём могут ползать очень быстро – со скоростью до 1 м/с [225]. Футлярокрылые, или новозеландские летучие мыши (*Mystacinidae* Simpson, 1945), в отсутствие хищников приспособились ползать по земле и превратились в классический пример субстратных артроподофагов (см. табл. 14). Эта способность «сыграла злую шутку» с одним из видов футлярокрылых – большим футлярокрылом (*Mystacina robusta* Dwyer, 1962) – который после проникновения благодаря людям в Новую Зеландию полинезийской крысы (*Rattus exulans* Peale, 1848) оказался на грани исчезновения, сохранившись лишь на небольших прибрежных островах.

Рукокрылые способны взлетать с поверхности земли и даже водной глади, но делают это тяжело, пытаясь подпрыгивать в результате резких толчков передними конечностями (рис. 5.Г).

⁴ Парасагиттальная плоскость – плоскость двусторонней симметрии тела.

⁵ Фронтальная плоскость – плоскость перед глазами животного, перпендикулярная парасагиттальной.

Рисунок 5. Рукокрылые на горизонтальной поверхности: А – обыкновенный вампир (*Desmodus rotundus* Geoffroy E., 1810); Б – двцветный кожан (*Vespertilio murinus* L., 1758); В – малая бурая ночница (*Myotis lucifugus* Le Conte, 1831); Г – прыжок при взлёте обыкновенного вампира (*Desmodus rotundus* Geoffroy E., 1810)

1.2. Морфологическая классификация рукокрылых была предложена в 1875 г. ирландским зоологом и военным хирургом Джорджем Эдвардом Добсоном (1848–1895) в его магистерской диссертации и обобщена в последующих классических работах [135, 136]. Согласно системе Добсона, отряд рукокрылых подразделяется на два подотряда: крыланов (*Megachiroptera* Dobson, 1875) и летучих мышей (*Microchiroptera* Dobson, 1875). Морфологические отличия между этими подотрядами хорошо выражены и кратко суммированы в табл. 1.

В настоящее время известны 976 видов рукокрылых, что составляет около 1/5 всех видов млекопитающих. По этому показателю рукокрылые уступают только грызунам (*Rodentia* Bowdich, 1821), включающим примерно 2/5 всех видов [13, 48, 52, 53]. Крыланы представлены единственным семейством крылановых (*Pteropodidae* Gray, 1821) (2 подсемейства, 42 рода, 192 вида), летучие мыши – семнадцатью семействами (16 подсемейств, 138 родов, 784 вида) (табл. 2).

Таблица 1

**Наиболее значительные различия между крыланами (*Megachiroptera* Dobson, 1875)
и летучими мышами (*Microchiroptera* Dobson, 1875) (по данным РГ, Щелканов-17ВРАМН-2)**

Характеристика	Крыланы	Летучие мыши
Географическое распространение (см. п. 6.1)	Экваториально-тропическая зона Африки, Азии, Океании.	На всех материках (за исключением Антарктиды) вне приполярных зон.
Размеры тела (см. п. 2.1)	Мелкие, средние и крупные. Размах крыльев: 6-200 см.	Мелкие и средние. Размах крыльев: 3-40 см.
Хвост (см. п. 2.1)	Отсутствует или рудиментарный (исключение – длиннохвостые крыланы австралийского рода <i>Notopteris</i> Gray, 1859).	Хвост хорошо выражен.
Межбедренная перепонка (см. п. 2.2)	Развита слабо (обычно имеет вид небольшой кожной оторочки).	Хорошо развита.
Второй палец передних конечностей (см. п. 2.2 и п. 3.1)	Имеет самостоятельную подвижность, три фаланги и коготь.	Не имеет самостоятельной подвижности (метакарпальные кости второго и третьего пальца двигаются совместно), когтя и фаланг.
Ушные раковины (см. п. 2.3)	Ушная раковина овальная, а её нижний край образует кольцо.	Крупные наружные ушные раковины не замкнуты в кольцо снизу, имеющие, как правило, хорошо выраженный козелок.
Слух (см. п. 2.3)	Не является основным органом ориентации. Эхолокация имеется лишь у некоторых таксонов, которые издают ультразвуковые сигналы.	Эхолокация является основным органом ориентации. Ультразвуковые сигналы издают гортанью.
Глаза (см. п. 2.4)	Крупные.	Маленькие.

Зрение (см. п. 2.4)	Основной орган ориентации.	Не является основным органом ориентации.
Обоняние (см. п. 2.5)	Основной орган ориентации.	Не является основным органом ориентации.
Зубная формула (см. п. 2.6)	$I \frac{1-2}{0-2} C \frac{1}{1} Pm \frac{2}{2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{1-2}{2-3} \times 2$ $= \frac{6-8}{6-9} \times 2 = 24-34$	$I \frac{1-2}{1-3} C \frac{1}{1} Pm \frac{0-2}{1-2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{1-3}{1-3} \times 2 = \frac{4-9}{5-10} \times 2$ $= 20-38$
Череп (см. п. 3.1)	Удлиненный лицевой отдел.	Укороченный лицевой отдел.
Киль (см. п. 3.1)	Хорошо выражен	Выражен слабо
Способ извлечения ультразвуковых сиг- налов (см. п. 5.6)	С помощью основания языка или крыльев (вероятнее всего – костями запястья)	С помощью гортани
Частота ультразвука (см. п. 5.6)	10-70 кГц	30-80 кГц
Питание (см. п. 6.2)	Главным образом – фрукты, реже – насекомые, нектар и пыльца цветов.	Главным образом – насекомые, реже – фрукты, орехи, нектар и пыльца цветов, рыба, мелкие четвероногие ⁶ , кровь млекопитающих и птиц.
Способность впадать в длительную сезонную спячку (см. п. 6.6)	Отсутствует.	Имеется у видов умеренных широт.

⁶ Надкласс четвероногих, или наземных позвоночных (Tetrapoda Broili, 1913), включает земноводных, или амфибий (Amphibia L., 1758), пресмыкающихся, или рептилий (Reptilia Laurenti, 1768), птиц (Aves L., 1758) и млекопитающих (Mammalia L., 1758).

Таблица 2

**Структура семейств в отряде рукокрылых
(Chiroptera Blumenbach, 1779)**

Семейство		Количество		
русское название	латинское название	подсе- мейств	родов	видов
крыланами (Megachiroptera Dobson, 1875)				
крылановые	Pteropodidae Gray, 1821	2	42	192
летучие мыши (Microchiroptera Dobson, 1875)				
бледные гладконосы	Antrozoidae Miller, 1897	—	1	2
бульдоговые, или складчатогубые	Molossidae Gervais, 1856	—	12	85
воронкоухие	Natalidae Gray, 1866	—	3	10
гладконосые, или кожановые	Vespertilionidae Gray, 1821	5	35	320
дымчатые	Furipteridae Gray, 1866	—	2	2
зайцегубые, или рыбакозубые	Noctilionidae Gray, 1821	—	1	2
копьеносые, или ложные вампиры	Megadermatidae Allen H., 1864	—	4	5
листоносые	Phyllostomidae Gray, 1825	7	49	143
мышехвостые, или ланцетоносые	Rhinopomatidae Bonaparte, 1838	—	1	5
подбородколистые	Mormoopidae Saussure, 1860	—	2	11
подковоносые	Rhinolophidae Gray, 1825	2	10	130
присосконогие, или американские присосконогие	Thyropteridae Miller, 1907	—	1	3
розетконогие, или мадагаскарские присосконогие	Myzopodidae Thomas, 1904	—	1	1
свиноносые	Craseonycteridae Hill, 1974	—	1	1
футлярокрылые, или новозеландские летучие мыши	Mystacinidae Simpson, 1945	—	1	1
футлярохвостые, или мешкокрылые	Emballonuridae Gervais, 1856	2	13	47
щелемордые, или щеленоносые	Nycteridae Van der Hoeven, 1855	—	1	16
ИТОГО:	17	18	180	976

На основании морфологических признаков отряд рукокрылых включается в надотряд архонтов (Archonta Adkins, 1991) вместе с отрядами шерстокрылов (Dermoptera Illiger, 1811), тупай (Scandentia Wagner, 1885) и приматов (Primates L., 1758) [104, 115].

1.3. Классификация рукокрылых на основе молекулярно-генетических данных потребовала, во-первых, выделить новые семейства (подковогубых (Hipposideridae Lydekker, 1891) из подковоносовых (Rhinolophidae Gray, 1825), длиннокрылых (Miniopteridae Dobson, 1875) и железистокрылых (Cistugidae Lack et al., 2010) из гладконосовых (Vespertilionidae Gray, 1821)); во-вторых, – понижения таксономического статуса бледных гладконосов (Antrozoidae Miller, 1897) до уровня рода в семействе Vespertilionidae; в третьих, – увеличения количества видов (так, в табл. 2 указаны 976 видов, в то время, как молекулярно-генетические данные уже позволяют выделить их более 1200 [235]); в четвёртых, – объединения семейства крылановых с пятью наиболее близкими к нему семействами летучих мышей в новый подотряд Yinpterochiroptera (Springer, Teeling, Madsen, Stanhope et Jong, 2001) – остальные семейства летучих мышей сформировали новый подотряд Yangochiroptera (Koopman, 1984) [163, 182, 185, 238, 244].

Метод «молекулярных часов» позволяет оценить время расхождения Yinpterochiroptera и Yangochiroptera в 50 млн лет назад⁷ [185, 210].

Рисунок 6. Родственные связи внутри надотряда лавразиотерий (по данным [118, 263])

⁷ Период 50 млн лет назад соответствует раннему эоцену (56,0–33,9 млн лет назад) [49].

Подотряд Yinpterochiroptera включает 6 семейств:

- копыеносые, или ложные вампиры (Megadermatidae Allen H., 1864);
- крылановые (Pteropodidae Gray, 1821);
- мышехвостые, или ланцетоносые (Rhinopomatidae Bonaparte, 1838);
- подковогубые (Hipposideridae Lydekker, 1891);
- подковоносые (Rhinolophidae Gray, 1825);
- свиноносые (Craseonycteridae Hill, 1974).

Подотряд Yangochiroptera включает 14 семейств:

- бульдоговые, или складчатогубые (Molossidae Gervais, 1856);
- воронкоухие (Natalidae Gray, 1866);
- гладконосые, или кожановые (Vespertilionidae Gray, 1821);
- длиннокрылые (Miniopteridae Dobson, 1875);
- дымчатые (Furipteridae Gray, 1866);
- железистокрылые (Cistugidae Lack et al., 2010);
- зайцегубые, или рыбоядные (Noctilionidae Gray, 1821);
- листоносые (Phyllostomidae Gray, 1825);
- подбородколистые (Mormoopidae Saussure, 1860);
- присосконогие, или американские присосконогие (Thyropteridae Miller, 1907);
- розетконогие, или мадагаскарские присосконогие (Myzopodidae Thomas, 1904);
- футлярокрылые, или новозеландские летучие мыши (Mystacinidae Simpson, 1945);
- футлярохвостые, или мешкоккрылые (Emballonuridae Gervais, 1856);
- щелемордые, или щеленосые (Nycteridae Van der Hoeven, 1855).

На основе анализа молекулярно-генетических данных рукокрылые входят в надотряд лавразиотерий (Laurasiatheria Waddell et al., 1999) (рис. 6) [118, 263].

Контрольные вопросы к § 1

1. Каковы оценочные датировки появления рукокрылых в животном мире Земли? Дайте характеристику наиболее примитивному из известных, на сегодняшний день, рукокрылых.

2. Являются ли летающие птерозавры прародителями рукокрылых? Назовите основные отличия анатомических структур, участвующих в формировании крыла, птерозавров и рукокрылых.

3. Назовите основные подотряды в составе отряда рукокрылых. В чём отличия морфологической и генетической классификационных систем рукокрылых?

4. Перечислите наиболее значительные различия между летучими мышами и крыланами.

5. Охарактеризуйте место рукокрылых в составе надотряда лавразиотерий.

§ 2. Общий план строения тела рукокрылых

Рукокрылые (Chiroptera Blumenbach, 1779) являются единственным отрядом в классе млекопитающих (Mammalia L., 1758), способным к активному полёту. К нему специализированы все без исключения виды Chiroptera. Эта особенность накладывает существенный отпечаток на общий план строения тела этих животных [10, 35, 36, 52, 53].

2.1. Форма тела рукокрылых при сложенных крыльях уплощённо-грушевидная (с зауженным тазом и более широкой грудной клеткой) (рис. 7.А), при расправленных крыльях – треугольная (с условной вершиной в области хвоста) (рис. 7.Б). Это связано с тем, что верхний пояс конечностей развит сильнее по сравнению с нижним.

У представителей подотряда летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) хвост хорошо выражен, а у крыланов (Megachiroptera Dobson, 1875) он отсутствует или рудиментарный (исключение – длиннохвостые крыланы австралийского рода *Notopteris* Gray, 1859).

Размеры рукокрылых варьируют значительно: от длины тела 3 см, размаха крыльев 6 см и массы 2 г у свиноносой летучей мыши, или мышши-шмеля⁸ (*Craseonycteris thonglongyai* Hill, 1974) (рис. 8), обитающей на юго-западе Таиланда, до 40 см, 200 см и 1500 г., соответственно, у гигантской летучей лисицы, или калонга (*Pteropus vampyrus* L., 1758) (рис. 9), обитающего в Юго-Восточной Азии и островах Океании [48].

⁸ Этот вид летучих мышей является одним из самых мелких млекопитающих, уступая лишь карликовой многозубке, или этрусской землеройке (*Suncus etruscus* Savi, 1822), которая имеет вес 1-2 г.

Рисунок 7. Форма тела рукокрылых: А – уплощённо-грушевидная при сложенных крыльях; Б – треугольная при расправленных крыльях

Рисунок 8. Свиноносая летучая мышь, или мышь-шмель (*Craseonycteris thonglongyai* Hill, 1974).

Рисунок 9. Гигантская летучая лисица, или калонг (*Pteropus vampyrus* L., 1758)

2.2. Крылья представителей отряда Chiroptera принципиально отличаются по своему строению от крыльев птиц (Aves L., 1758) (рис. 10). У последних поверхность крыла формируется перьями различных типов, которые вырастают из кожного покрова, а пять пальцев кисти редуцировались до трёх [13, 52, 53]. У рукокрылых крыло формируется кожными перепонками, которые натянуты на каркас, включающий бока, короткие плечи, удлинённые по сравнению с ними предплечья (формируемые лучевой костью, локтевая кость редуцирована), сильно удлинёнными меткарпальными (пястными) и фаланговыми костями передних конечностей (за исключением короткого первого пальца, который всегда имеет коготь и единственный сохранил хватательную функцию⁹), задними конечностями (короткие бёдра

⁹ У присосконогих (Thyropteridae Miller, 1907) и розетконогих (Myzopodidae Thomas, 1904) помимо хватательной функции большой палец, снабжённый в основании специальным диском, выполняет ещё и роль присоски к гладкой поверхности листьев. Такие же присоски имеются на подошвах задних конечностей.

направлены под прямым углом к телу в одной плоскости с ним, голени направлены назад) и специфическим костным выростом-шпорой на пятке [13, 35, 36, 55, 73, 74]. Обозначения морфологических элементов крыла представлены на рис. 11 и в табл. 3.

Рисунок 10. Пропорции основных частей руки человека, крыльев рукокрылых и птиц при совмещении размеров плеч

Рисунок 11. **Перепонки** и **кости**, формирующие летательный аппарат представителей отряда рукокрылых (см. описания в табл. 3)

**Основные термины, используемые
для описания крыла рукокрылых (см. рис. 11)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
Кости			
лучевая	radius	R	кость, формирующая предплечье (удлинена по сравнению с плечевой и искривлена)
метакарпальные	ossa metacarpī	Mt^λ λ = 2, 3, 4, 5	сильно удлинённая пястная кость в основании λ-го пальца
первый палец	digitus primus, или pollex	D	единственный из пальцев всегда имеет коготь и сохранил хватательную функцию; всегда имеет две фаланги
плечевая	humerus	H	кость, формирующая плечо
фаланги	ossa digitorum, или phalanges	βF^λ β = 1, 2, 3 λ = 2, 3, 4, 5	удлинённая β-ая фаланга λ-го пальца (у разных таксономических групп некоторые фаланги могут быть редуцированы – например, 1F ² , 2F ² и 3F ²);
шпора	calcar	C	вырост пяточной кости, служащий основой для межбедренной перегородки и эпиблемы
Перепонки			
боковая	endopatagium	E	ограничена боком тела, плечом, условной линией, соединяющей коленный и локтевой суставы, и бедром
кистевая, или межпальцевая	chiropatagium, или dactylopatagium	Ch (Ch⁴ + Ch³)	ограничена 5-ым и 3-им пальцами и нижней кромкой (представляет собой объединение четвёртой и третьей межпальцевых перепонки)
крыловая	plagiopatagium	E + M + Ch	ограничена боком тела, плечом, предплечьем, 3-им пальцем, нижней кромкой и нижней конечностью (представляет собой объединение боковой, промежуточной и кистевой перепонки)

летательная	patagium	E + M + Ch + P + U	представляет собой объединение всех перепонок
межбедренная	uropatagium	U	ограничена паховой областью, задними конечностями, шпорой и нижней кромкой
плечевая	propatagium	P	ограничена основанием шеи, плечом, предплечьем и верхней кромкой
промежуточная	mesopatagium, или metapatagium	M	ограничена условной линией, соединяющей коленный и локтевой суставы, предплечьем, 5-ым пальцем, нижней кромкой и голенью
третья межпальцевая	chiropatagium tertium	Ch³	ограничена 4-ым и 3-им пальцами и нижней кромкой
четвёртая межпальцевая	chiropatagium quartum	Ch⁴	ограничена 5-ым и 4-ым пальцами и нижней кромкой
эпиблема	epiblema	Ep	кожный лоскут (строго говоря, не являющийся перепонкой), который крепится к шпоре (может снабжаться поперечной хрящевой перегородкой)

Совершая сложные движения всеми элементами конечностей и изменяя тем самым форму летательной перепонки, рукокрылые способны осуществлять быстрый (табл. 4) и манёвренный полёт. Задние конечности также принимают участие в формировании необходимой аэродинамики тела – например, с помощью межбедренной перепонки эти животные могут создавать своеобразный «тормозной мешок», быстро гасящий скорость.

Выделяют три основные типа полёта рукокрылых [35, 208]: 1. гребной полёт, когда крылья создают подъёмную силу и загребают воздух для создания горизонтальной тяги (рис. 12); 2. планирующий полёт при распростёртых крыльях, плоскости которых создают подъёмную силу, а горизонтальная составляющая скорости является результатом предыдущих этапов локомоции и регулируется во время планирования углом наклона вектора движения к направлению силы тяжести; 3. порхающий полёт, когда движения крыльев создают, главным образом, вертикальную тягу (тело при этом занимает практически

вертикальное положение; при равенстве в среднем вертикальной тяги и силы тяжести происходит «зависание на месте»).

Таблица 4

**Характерные скорости полёта некоторых видов летучих мышей
(по данным [36, 48, 50, 198])**

Вид рукокрылых	Семейство	Скорость	
		км/ч	м/сек
Обыкновенный, или бурый, ушан (<i>Plecotus auritus</i> L., 1758).	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	15	4,2
Пальмовый, или соломенноцвет- ный, крылан (<i>Eidolon helvum</i> Kerr, 1792)	<i>Pteropodidae</i> Gray, 1821	15	4,2
Большая, или серая, ночница (<i>Myotis myotis</i> Borkhausen, 1797)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	20	5,6
Рыжая вечерница (<i>Nyctalus noctula</i> Schreber, 1774)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	50	13,9
Большой бурый кожан (<i>Eptesicus fuscus</i> Beauvois, 1796)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	60	16,7
Обыкновенный длинокрыл (<i>Miniopterus schreibersii</i> Kuhl, 1817)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	70	19,4
Бразильский складчатогуб ¹⁰ (<i>Tadarida brasiliensis</i> Geoffroy I., 1824)	<i>Molossidae</i> Gervais, 1856	100	27,8

Перепонки рукокрылых представляют собой дубликат вентрального и дорсального кожных слоёв, между которыми имеются мышечные волокна и густая сосудистая сеть. Перепонки служат не только для придания телу рукокрылых необходимых для локомоции (перемещения в пространстве) аэродинамических свойств, но и в качестве тепло-, влаго- и газообменника, осязательного органа большой площади, «защитного термофуляра» — на отдыхе, «бредня» — при ловле насекомых, «люльки» — при рождении детёнышей и укрытия их в первые дни жизни [35, 36, 67].

¹⁰ Согласно данным [198], пиковые скорости этого вида летучих мышей могут достигать 44,5 м/сек, или 160,2 км/ч, что выводит его на первое место среди всех животных по горизонтальной скорости перемещения, обходя по этому показателю чёрного стрижа (*Apus apus* L., 1758) (120 км/ч).

Рисунок 12. Основные фазы движения крыльев рукокрылых во время гребного полёта по горизонтали: А – вид сбоку; Б – вид спереди; В – номер фазы; 1 – подъём; 2 – распластывание; 3 – опускание; 4 – сгибание

Кожное дыхание рукокрылых составляет 10-15 % от общей величины газообмена, что достигается благодаря отсутствию шерстного покрова и низкому значению аэрогематического барьера в перепонках: 5-10 мкм (для сравнения, в лёгких: 0,2-0,3 мкм) [26, 27, 153, 193]. Это уникальный для млекопитающих показатель, у которых для кожного дыхания не превышает 1-2 % [9, 52]. Другие млекопитающие, использующие перепонки для планирования – шерсткрылые, или кагуаны (*Dermoptera* Illiger, 1811), белки-летяги (*Pteromyini* Brandt, 1855), сумчатые летяги (*Petauridae* Bonaparte, 1838), гигантский летучий кустус (*Petauroides volans* Kerr, 1792), карликовый летучий кустус (*Acrobates pygmaeus* Shaw, 1793), африканские шипохвостые грызуны (*Anomaluridae* Gill, 1872) – не используют их для газообмена.

2.3. Ушные раковины рукокрылых обладают значительным разнообразием [10, 35, 36, 58, 62]. Это объясняется большим количеством схем использования ультразвука для эхолокации у представителей различных видов (см. п. 5.6), а также значительным влиянием ушных раковин на аэродинамические свойства животного. Так, например, ушаны (*Plecotus* Geoffroy E., 1818), с их выдающимися ушными раковинами (рис. 13), имеют относительно невысокие скорости полёта (табл. 4); и наоборот – длиннокрылы (*Miniopterus* Bonaparte, 1837), демонстрирующие высокие скорости, обладают небольшими ушными раковинами (рис. 14).

Рисунок 13. Обыкновенный, или бурый, ушан (*Plecotus auritus* L., 1758)

Рисунок 14. Обыкновенный длиннокрыл (*Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817)

Строение ушных раковин рукокрылых представлено на рис. 15 и в табл. 5. Понятно, что строение ушных раковин тех таксонов, которые используют эхолокацию, подчинено задаче обработке отражённых звуковых волн. Эта задача, по-видимому, представляется даже более важной, нежели даже оптимизация аэродинамических свойств. Например, ушаны вынуждены не

Рисунок 15. Элементы ушной раковины представителей отряда рукокрылых (см. описания в табл. 5): А – гигантская летучая лисица, или калонг (*Pteropus vampyrus* L., 1758); Б – обыкновенный, или бурый, ушан (*Plecotus auritus* L., 1758); В – европейская широкоушка (*Barbastella barbastellus* Schreber, 1774); Г – прудовая ночница (*Myotis dasycneme* Boie, 1825)

**Основные термины, используемые для описания формы
ушной раковины (auricula) рукокрылых (см. рис. 15)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
вершина	apex	ар.	окрестность высшей точки ушной раковины над слуховым проходом
волосатая складка	plica pilosa	р.р.	покрытая редкими волосками складка вдоль переднего края ушной раковины
гребешок ушной раковины (ушной гребешок)	pectine aurem	р.aur.	ряд поперечных складок между волосатой складкой и задним краем перпендикулярно заднему краю
задний край	margo posterior	м.р.	край ушной раковины, который находится ближе к дорсальной стороне тела
козелок	tragus	т.	кожистый вырост у переднего края слухового прохода
передний край	margo anterior	м.ан.	край ушной раковины, который находится ближе к вентральной стороне тела
противокозелок	antitragus	ant.	кожистый вырост у основания заднего края ушной раковины
соединительная складка кожи	plica conjunctiva	р.с.	кожная складка, соединяющая тыльную сторону ушной раковины с головой

только учитывать заметную парусность ушных раковин во время полёта (рис. 13), но и специальным образом укладывать их за спину на отдыхе (рис. 16). Отчётливо выделяющийся у многих таксонов гребешок ушной раковины (рис. 15, рис. 17) может выполнять роль настраиваемой акустической линзы Френеля, позволяющий сузить волновой пучок, направляемый в ушной проход, а козелок и противокозелок выступают в качестве дополнительных отражающих элементов (рис. 17) [178].

Рисунок 16. Обыкновенный, или бурый, ушан (*Plecotus auritus* L., 1758) укладывает свои уши за спину во время отдыха

Рисунок 17. Подобие складок гребешка ушной раковины рукокрылых (слева) и валиков акустической линзы Френеля

2.4. Глаза достаточно активно используются рукокрылыми для ориентации в пространстве. Их размеры варьируют от совсем маленьких (у летучих мышей (рис. 18), пользующихся эхолокацией) до крупных (у крыланов (рис. 19), не имеющих эхолокации за исключением отдельных родов). Цветное зрение отсутствует. По этой причине сотни видов тропических и субтропических растений, нектаром и пыльцой которых питаются некоторые виды из обоих подотрядов рукокрылых, являясь естественными опылителями (рис. 20, рис. 21), имеют неяркопахнущие цветки, распускающиеся в тёмное время суток и часто имеющие сбраживающийся нектар [48].

Рисунок 18. Большой листонос, или гигантский лжевампи́р (*Vampyrum spectrum* L., 1758)

Рисунок 19. Эполетовый крылан Добсона (*Eromops dobsonii* Bocage, 1889)

Рисунок 20. Малые листоносы (*Micronycteris minuta* Gervais, 1856) возле цветков карнегии гигантской (*Carnegiea gigantea* Britton et Rose, 1908)

Рисунок 21. Панамский копьенос (*Lonchophylla robusta* Miller, 1912) возле цветков фризей (*Vriesea* sp. Lindley, 1843)

Колбочки присутствуют в сетчатке глаза рукокрылых, но они в большинстве своём либо неактивны, либо чувствительны к ближнему ультрафиолету (200-400 нм), что определяет т.н. «сумеречное зрение» [202, 259].

2.5. Форма носа (nasus) с разнообразными кожисто-хрящевыми выростами (рис. 22, табл. 6) вокруг ноздрей (nares) многих таксонов рукокрылых формирует настолько запоминающийся облик, что находит своё отражение в названиях, например: свиноносая летучая мышь (рис. 8), гладконосые (*Vespertilionidae* Gray, 1821), подковоносые (*Rhinolophidae* Gray, 1825), листоносые (*Phyllostomidae* Gray, 1825), большой листонос (*Vampyrum spectrum* L., 1758) (рис. 18), малый листонос (*Micronycteris minuta* Gervais, 1856) (рис. 19), копьеносы (*Phyllostomus* Lacerpede, 1799), панамский копьенос (*Lonchophylla robusta* Miller, 1912) (рис. 21) и т.п. Однако изменяющие форму носа кожно-хрящевые выросты являются не «украшением», а элементами сужения ультразвукового пучка (см. п. 5.5).

Обоняние у представителей подотряда летучих мышей (*Microchiroptera* Dobson, 1875) не является основным органом ориентации в пространстве – в отличие от крыланов (*Megachiroptera* Dobson, 1875), которые активно используют запахи для поиска пищи. Вместе с тем, химическая сигнализация с использованием обильных выделений сальных желёз развита у всех рукокрылых.

Рисунок 22. Форма носа некоторых видов рукокрылых (см. описание в табл. 6):
 А – обыкновенный вампир (*Desmodus rotundus* Geoffroy E., 1810); Б – мохноногий вампир (*Diphylla ecaudata* Spix, 1823); В – карликовый подковонос (*Rhinolophus pusillus* Temminck, 1834); Г – большой зайцегуб, или мексиканская рыбающая летучая мышь (*Noctilio leporinus* L., 1758); Д – мешкокрыл Петерса (*Balantiopteryx plicata* Peters, 1867); Е – серый волосатохвост (*Aeorestes cinereus* Beauvois, 1796); Ж – египетский щелеморд (*Nycteris thebaica* Geoffroy E., 1818); З – хоботковый мешкокрыл (*Rhynchonycteris naso* Wied-Neuwied, 1820); И – африканский ложный вампир (*Cardioderma cor* Peters, 1872); К – длинноволосый ложный вампир (*Chrotopterus auritus* Peters, 1856); Л – очковый листонос (*Carollia perspicillata* L., 1758); М – гривастый ацеродон (*Acerodon jubatus* Eschscholtz, 1831)

Обонятельные рецепторы рукокрылых в каждой ноздре передают информацию в мозг независимо друг от друга, из-чего эти животного способны к стереоскопическому восприятию запахов. Вомероназальный орган – периферическая часть дополнительной обонятельной системы, играющей важную роль в формировании полового поведения у некоторых позвоночных – у рукокрылых хорошо развит. Этот орган реагирует на феромоны, которые не ощущаются как запах с помощью обоняния [116, 260].

Таблица 6

Основные термины, используемые для описания формы **носа (nasus) рукокрылых (см. рис. 22)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
венчик	corolla	c.	кожисто-хрящевые образования, обрамляющие ноздри некоторых таксонов рукокрылых
клюв	rostrum	r.	вытянутая предноздревая часть
ланцет	lanceola	l.	кожисто-хрящевой складчатый ланцетовидный вырост, расположенный позади ноздревых отверстий у подковоносовых (Rhinolophidae Gray, 1825)
межноздревая ложбина	lacuna internariva	l.i.	выемка между далеко отстоящими друг от друга ноздрями у волосатых (Lasiurus Gray, 1831)
межноздревой валик	scutula internariva	s.i.	цилиндрическая кожисто-хрящевая складка между ноздрями футлярохвостых, или мешкокрылых (Emballonuridae Gervais, 1856)
носовой листок	nasus folium	n.f.	кожисто-хрящевые листовидные образования, находящиеся над ноздрями некоторых таксонов рукокрылых
подкова	solea	sol.	кожисто-хрящевое подковообразное листовидное образование, обрамляющее спереди и с боков ноздревых отверстий у подковоносовых (Rhinolophidae Gray, 1825)

седло	sella	sel.	кожисто-хрящевое седловидное образование, расположенное между ноздревыми отверстиями у подковоносовых (Rhinolophidae Gray, 1825); в своей верхней части формирует соединительный отросток
соединительный отросток	processus conjunctivum	pr.c.	концевой вырост верхней части седла у подковоносовых (Rhinolophidae Gray, 1825)

2.6. Зубы у рукокрылых являются важным таксономическим признаком. Зубная формула имеет вид (рис. 23, табл. 7) [10, 35, 36, 62, 58, 74]:

$$\text{I} \frac{1-2}{0-3} \text{C} \frac{1}{1} \text{P} \frac{1-3}{2-3} \text{M} \frac{1-3}{1-3} \times 2 = \frac{4-9}{4-10} \times 2 = 20-38, \quad (1)^{11}$$

$$\text{P} \frac{1-3}{2-3} = \text{Pm} \frac{0-2}{1-2} \text{Pmp} \frac{1}{1}. \quad (2)$$

Средняя (центральная) пара верхних резцов отсутствуют вследствие редукции межчелюстной кости. Клыки крупные, хорошо выраженные, их верхняя пара мощнее нижней. Шеечный поясок клыков хорошо развит, особенно на нижней челюсти, где может формировать небольшой плоский вырост – талонид, или пятка (talonid). Максимальное число предкоренных зубов верхней и нижней челюсти равно трем. Два первых предкоренных зуба, мелкие или редуцированные у ряда таксонов, носят название малые предкоренные. Третий предкоренной зуб всегда крупный, почти равный по размеру клыку, и носит название большой предкоренной зуб. Предкоренные и коренные зубы хищных рукокрылых остробугорчатые, с острыми вершинами и гребнями, а у растительноядных – сглаженные.

Удобно нумеровать зубы верхней челюсти верхним индексом, а нижней челюсти – нижним индексом (рис. 23, рис. 24).

¹¹ Следует обратить внимание, что минимальное количество зубов у рукокрылых больше суммы минимальных количеств зубов на верхней и нижней челюстях.

Рисунок 23. Элементы зубной системы рукокрылых (см. описание в табл. 7):

А – обыкновенный вампир (*Desmodus rotundus* Geoffroy E., 1810),

$I \frac{1}{2} C \frac{1}{1} Pm \frac{1}{2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{0}{0} = \frac{4}{6} = 20$ (по данным [138]); Б – беловатая летучая лисица

(*Pteropus leucopterus* Temminck, 1853), $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} Pm \frac{2}{2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{2}{3} = \frac{8}{9} = 34$

(по данным [167]); В – средиземноморский подковонос, или подковонос Блазиуса

(*Rhinolophus blasii* Peters, 1866), $I \frac{2}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{2}{2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{3}{3} = \frac{9}{10} = 38$

(по данным [35])

Таблица 7

**Основные термины, используемые для описания морфологии
зубной системы представителей отряда рукокрылых (см. рис. 23)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
большие предкоренные зубы, или большие пре-моляры	praemolares prominantes	Pmp	крупные, сопоставимые по размеру с клыками, предкоренные зубы с двумя корнями, могут иметь выраженный шейечный пояс
клыки	canini	C	зубы с коническими коронками и крупными одиночными корнями, сдавленными с боков, могут иметь выраженный талонид
коренные зубы, или моляры	molares	M	коренные зубы, располагающиеся позади предкоренных

малые предкоренные зубы, или малые премоляры	praemolares monoradicales	Pm	мелкие, часто редуцированные предкоренные зубы с одним корнем, могут иметь выраженный шеечный пояс
резцы	incisivi	I	зубы с режущим краем, достаточно плоской коронкой и одиночными корнями, расположены в середине зубного ряда
предкоренные зубы, или премоляры	praemolares	P	часть щёчных зубов, расположенная впереди собственно коренных
талонид, или пятка	talonid	td.	значительно уплощённая часть шеечного пояса (в случае его хорошей выраженности)
шеечный пояс	cingulum cervicale	с.с.	разрастание в области шейки зуба

Подобно подавляющему большинству млекопитающих, рукокрылые имеют дифиодонтную¹² зубную систему. Большие предкоренные и коренные зубы отсутствуют. Элементы зубной формулы для молочных зубов (*primum dentes*) описываются аналогично (2) с добавлением приставки *pr* (от лат. *primum*). Молочные зубы рукокрылых имеют общую формулу:

$$\text{prI} \frac{1-2}{0-3} \text{prC} \frac{1}{1} \text{prPm} \frac{1-2}{1-2} \times 2 = \frac{3-5}{2-6} \times 2 = 10-22, \quad (3)$$

$$\text{prP} \frac{1-2}{1-2} \equiv \text{prPm} \frac{1-2}{1-2}. \quad (4)$$

¹² Дифиодонтная зубная система включает однократную смену зубов за время жизни (т.н. молочные зубы сменяются постоянными). Монофиодонтизм (отсутствие молочных зубов) характерен для отрядов неполнозубых (*Pilosa Flower*, 1883) и китообразных (*Cetacea Brisson*, 1762). У некоторых позвоночных встречается полифиодонтизм (т.е. зубы постоянно сменяются на протяжении жизни) – например, у рыб (*Pisces L.*, 1758) и пресмыкающихся, или рептилий (*Reptilia Laurenti*, 1768).

На рис. 24 представлены зубные системы постоянных (5) и молочных (6) зубов малых бурых ночниц (*Myotis lucifugus* Le Conte, 1831) [113, 144].

$$I \frac{2}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{2}{2} Pmp \frac{1}{1} M \frac{3}{3} \times 2 = \frac{9}{10} \times 2 = 38, \quad (5)$$

$$prI \frac{2}{3} prC \frac{1}{1} prPm \frac{2}{2} \times 2 = \frac{5}{6} \times 2 = 22. \quad (6)$$

Рисунок 24. Зубные формулы малых бурых ночниц (*Myotis lucifugus* Le Conte, 1831) (по данным [113, 144]): А – взрослой особи (5);
Б – детёныша с молочными зубами (6)

Форма молочных зубов отличается от постоянных и представляют собой загнутые назад двух- / трёхзубчатые вилки. Хотя молочных зубов у детёнышей меньше, чем постоянных у взрослых особей (ср. (1) и (3), а также (5) и (6)), однако молочных предкоренных может оказаться больше, чем постоянных: например, у представителей рода кожанов (*Eptesicus*

Rafinesque, 1820) взрослые особи (7) лишены верхних малых предкоренных зубов, а общее количество предкоренных равно 3×2 , в то время, как детёныши (8) имеют два верхних малых предкоренных зуба, и общее количество предкоренных равно 4×2 :

$$I \frac{2}{3} \text{ C } \frac{1}{1} \text{ Pm } \frac{0}{1} \text{ Pmp } \frac{1}{1} \text{ M } \frac{3}{3} \times 2 = \frac{7}{9} \times 2 = 32, \quad (7)$$

$$\text{prI } \frac{2}{3} \text{ prC } \frac{1}{1} \text{ prPm } \frac{2}{2} \times 2 = \frac{5}{6} \times 2 = 22. \quad (8)$$

2.7. Волосяной покров у рукокрылых имеется на теле и голове, но отсутствует на перепонках. Он довольно густой, средней длины, мягкий; в наибольшей степени развит у видов, обитающих в горах и высоких широтах (рис. 25), но сохраняется и у видов экваториально-тропической зоны (значительное облысение здесь, скорее, исключение из правил – например, представители рода *Cheiromeles* Horsfield, 1824 – см. рис. 26). В окраске преобладают бурые и серые тона.

Подобно большинству млекопитающих, у рукокрылых выделяют четыре основных типа волос: направляющие (*dux capillos*), остевые (*praesidio capillos*), пуховые (*lanuginosus capillos*) и вибриссы (*vibrissae*) [7, 35, 78, 79]. Направляющие волосы прямые, наиболее длинные и имеют булавовидную форму: утолщены ближе к верхней части и быстро утончаются к вершине (рис. 27.А). У некоторых таксонов направляющие волосы могут отсутствовать в заметных количествах – например, у длиннокрылов (*Miniopterus* Bonaparte, 1837), складчатогубов (*Tadarida* Rafinesque, 1814), широкоушек (*Barbastella* Gray, 1821). Остевые волосы прямые или слабо-волнистые, имеющие веретенообразное утолщение на вершине (рис. 27.Б). Пуховые волосы тонкие, волнистые на всём протяжении, слегка утолщённые в верхней части (рис. 27.В). Вибриссы – осязательные механочувствительные органы чувств, представляющие собой короткие упругие волоски длиной 0,2-0,5 мм (рис. 27.Г). Рукокрылые не имеют возможности активно шевелить вибриссами, однако это компенсируется подвижностью передних конечностей [229]. Вибриссы расположены на перепонках в форме отдельных волосков, а также на морде вокруг глаз, носа и на кожистых выростах.

Рисунок 25. Северный кожанок (*Eptesicus nilssoni* Keyserling et Blasius, 1839), распространенный в Северной Евразии вплоть до лесотундр

Рисунок 26. Голокожая летучая мышь (*Cheiromeles torquatus* Horsfield, 1824), обитающая в Юго-Восточной Азии

Кутикула, или чешуйчатый слой (cuticula), – внешний слой волоса, который состоит из нескольких слоёв ороговевших клеток, которые по типу черепицы накладываются друг на друга по направлению от корней к концам. Волосы рукокрылых имеют кольцевидную форму и раструбный тип укладки, формируя заметный угол между плоскостью отдельной чешуйки и осью волоса (рис. 28). Архитектоника кутикулы рукокрылых настолько видоспецифична, что, по-видимому, может быть положена в основу специального определителя.

Отогнутые чешуйки кутикулы встречаются и у других животных, но в ограниченном количестве в окрестности пахучих желёз, поскольку внутренние пазухи таких чешуек способствуют сохранению секрета. Однако у рукокрылых раструбный тип кутикулы является основным, что подчинено, в первую очередь, обеспечению устойчивости полёта, формируя систему гашения турбулентности [79, 200].

Рисунок 27. Типы волос: А – направляющие; Б – остевые; В – пуховые; Г – вибриссы

Появление раструбной кутикулы повышает эффективность химической сигнализации, связанной у рукокрылых с крупными кожными железами, выделения которых имеют сильный мускусный запах [35, 36, 205, 221].

Рисунок 28. Кутикула волос рукокрылых (по данным [79, 183]):
 А – малый мускусный крылан (*Ptenochirus minor* Yoshiyuki, 1979);
 Б – ангольская летучая собака (*Rousettus angolensis* Bocage, 1898);
 В – восточный нетопыр (*Pipistrellus abramus* Temminck, 1840)

Нельзя исключать, что раструбный тип кутикулы может объяснять отсутствие у рукокрылых вшей (*Anoplura* Leach, 1815), хотя на них успешно паразитируют эктопаразиты из нескольких таксономических групп [89]. Вши приспособились паразитировать почти на всех млекопитающих, даже таких, на первый взгляд, неудобных, как настоящие (*Phocidae* Gray, 1821) и ушастые (*Otariidae* Gray, 1825) тюлени: колючие вши (*Echinophthiriidae* Enderlein, 1904) адаптировались к носовым ходам этих животных [84, 92]. Вши отсутствуют только у представителей отрядов однопроходных (*Monotremata* Bonaparte, 1837), неполнозубые (*Pilosa* Flower, 1883), панголинов (*Pholidota* Weber, 1904), китообразных (*Cetacea* Brisson, 1762), сирен (*Sirenia* Illiger, 1811), хоботных (*Proboscidea* Illiger, 1811) и рукокрылых (*Chiroptera* Blumenbach, 1779). Что касается последних, то сильно изрезанная поверхность их кутикулы снижает площадь контакта поверхности коготка и специальной выемки на голени с волосом, а также затрудняет скольжение коготков вшей вдоль волоса при перемещении как к основанию, в сторону кожи, так и обратную сторону. По-видимому, этот фактор неблагоприятно влияет на вшей совместно с высокой температурой тела рукокрылых в период активности и низкой

температурой тела (на уровне окружающего воздуха) в периоды глубокого сна и зимней спячки (см. п. 6.6).

В оригинальном контексте раструбность кутикулы рукокрылых используется в электризационной гипотезе отсутствия вшей у представителей Chiroptera, сформулированной Е.М. Щелкановым [83]. Суть этой гипотезы заключается в том, что шерсть и кожные перепонки рукокрылых в процессе полета должны электризоваться положительно, подобно тому, как это происходит у других животных, способных к активному передвижению в воздухе: насекомых [14, 15, 143] и птиц [109]. Размеры вшей 0,5-6,0 мм, диаметр волоса ~ 0,1 мм, поэтому для надежного закрепления вши необходим захват ее серповидными коготками небольшой группы волос (пряди) (рис. 29.А). В процессе электризации во время полета рукокрылого все волосы приобретают статический электрический заряд одного и того же положительного знака, в результате чего волосы начинают отталкиваться друг от друга, стремясь занять максимально отдаленное положение – это существенно затрудняет прикрепление насекомых к волосяному покрову (рис. 29.Б). Поскольку рукокрылые являются коллективными животными, им важно сбрасывать свой электростатический заряд перед возвращением в колонию. Птицы «заземляют» свое тело при посадке на поверхность Земли или водную поверхность. Насекомые избавляются от электростатического заряда после полёта с помощью капелек жидкости, скапливающихся на поверхности растительности. Рукокрылые лишены такой возможности, поскольку их дневки и места зимовок находятся в пещерах или дуплах деревьев. По-видимому, способом снятия электростатического заряда у рукокрылых является смачивание волосяного покрова и кожных перепонки обильными выделениями сальных желёз¹³, которые у рукокрылых гипертрофированы развиты [35, 36, 205, 221].

¹³ Как известно, наиболее простым способом избавления от статического электричества является смачивание поверхности недистиллированной водой, представляющей собой проводник. Например, электростатический заряд на одежде можно легко снять, проведя по ней влажной рукой.

Рисунок 29. Прикрепление вшей к волосяному покрову хозяина: А – одновременно к нескольким волосам в пряди при отсутствии электризации; Б – к ограниченному числу волос при их электризации (по данным [83])

У мешкокрылых летучих мышей, или футлярохвостых (*Emballonuridae* Gervais, 1856), на летательной перепонке даже имеются специальные железистые мешки, в которых скапливается жировой секрет, которым животные могут опрыскивать поверхность своего тела, чтобы избавиться от статистического заряда. Возможно, именно для удержания секрета на поверхности волосяного покрова кутикула рукокрылых имеет характерную раструбную форму (рис. 28).

В отличие от вшей, другие эктопаразиты рукокрылых – например, иксодовые клещи (*Ixodidae* Koch, 1844), аргасовые клещи (*Argasidae* Koch, 1844), гамазовые клещи (*Gamasina* Kramer, 1881), краснотелковые клещи (*Trombiculidae* Ewing, 1929), хейлетиелловые клещи (*Cheyletiellinae* Volgin, 1966), мухи-кровососки (*Nycteribiidae* Samouelle, 1819) [89] – являются временными паразитами и большую часть времени могут проводить в естественных укрытиях своих прокормителей, а потому электризация не оказывает на них исключительного воздействия. Вдобавок, вши питаются всего несколько минут несколько раз в сутки, в то время период питания других эктопаразитов рукокрылых составляет более продолжительное время, и в течение этого периода паразиты связаны пищеварительным каналом с внутренней средой прокормителя, что приводит к выравниванию потенциалов паразита и прокормителя.

2.8. Наружные половые органы у самцов хорошо выражены и представлены половым членом (*penis*), способной выдвигаться головкой полового члена (*glans penis*) и увеличивающиеся в период спаривания семенники в форме парных выпуклостей и мошонки (*scrotum*) (рис. 30).

У некоторых видов имеется бакулум, или половая косточка (*os penis*), – видоизменённая соединительная ткань над мочеиспускательным каналом – форма которого может являться дополнительным классификационным признаком [34, 35, 158, 167, 245]. Наличие бакулюма свойственно хищным (*Carnivora* Bowdich, 1821), приматам (*Primates* L., 1758) (за исключением некоторых таксономических групп, в том числе – человека), грызунам (*Rodentia* Bowdich, 1821), насекомоядным (*Eulipotyphla* Waddell, Okada et Hasegawa, 1999) и рукокрылым [222].

Рисунок 30. Наружные половые органы самцов рукокрылых: А – калонг (*Pteropus vampyrus* L., 1758); Б – желтоплечий листонос (*Sturnira lilium* Geoffroy E., 1810); В – большой зайцегуб, или мексиканская рыбающая летучая мышь (*Noctilio leporinus* L., 1758)

Рисунок 31. Самки рукокрылых с прикрепившимися к соскам детёнышами: А – двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* L., 1758); Б – молотоголовый крылан (*Hypsignathus monstrosus* Allen H., 1861)

У подавляющего большинства видов самки имеют только одну грудную¹⁴ пару сосков (papillis) в подмышечной области, и лишь у некоторых встречаются две пары сосков – например, у двухцветного кожана (*Vespertilio murinus* L., 1758), который является единственным четырёхсосковым видом в фауне России (рис. 31). В паховой области есть пара ложных сосков (falsum papillis), служащих дополнительным местом прикрепления для детёнышей.

Контрольные вопросы к § 2

1. Охарактеризуйте форму тела рукокрылых. В каком диапазоне изменяются размеры их тела? Приведите примеры «видов-малюток» и «видов-гигантов».

2. Опишите строение крыла рукокрылых. Чем строение крыла рукокрылых отличается от строения крыла птиц?

3. Перечислите основные термины, используемые для описания строения ушной раковины рукокрылых. Приведите примеры видов с характерными типами формы ушной раковины.

4. Каково значение зрения для ориентации в пространстве у различных подотрядов рукокрылых? Что такое сумеречное зрение?

5. Перечислите основные термины, используемые для описания строения формы носа рукокрылых. Приведите примеры видов с характерными типами формы носа.

6. Что такое стереоскопическое обоняние? Охарактеризуйте функции вомероназального органа.

7. Опишите зубную систему рукокрылых. Перечислите основные термины, используемые для описания морфологии зубной системы рукокрылых. Запишите общую зубную формулу.

8. В чём отличие зубных систем постоянных и молочных зубов рукокрылых? Запишите общую зубную формулу постоянных и молочных зубов.

9. Опишите размещение волосяного покрова на теле рукокрылых. Перечислите основные типы волос, имеющих у рукокрылых. Что такое раструбный тип кутикулы?

¹⁴ Одна пара грудных молочных желёз (mammary glandulae) имеется у приматов (Primates L., 1758), сирен (Sirenia Illiger, 1811), хоботных (Proboscidea Illiger, 1811) и у подавляющего большинства видов рукокрылых.

10. Дайте характеристику внешних половых органов рукокрылых. Что такое бакулюм, и у каких таксономических групп животных он встречается? Какова функциональная роль ложных сосков на теле самки?

§ 3. Внутренние органы рукокрылых

3.1. Скелет (skeleton) рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) лёгкий, состоящий из тонких костей (рис. 32), и у взрослых особей практически лишён хрящевой ткани [35, 36, 52, 53, 55, 58, 142].

Швы между костями черепа (cranium) зарастают быстро, как это происходит у птиц (Aves L., 1758), с чем связана редукция межчелюстной кости и недоразвитие верхних резцов (см. п. 2.6). Лицевой отдел у представителей подотряда крыланов (Megachiroptera Dobson, 1875) вытянутый, летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) – укороченный.

Позвоночный столб (columna vertebralis) содержит 7 шейных, 11-12 грудных, 5-7 поясничных и до 15 хвостовых позвонков. Поперечные отростки первого шейного позвонка, атланта (atlas), и остистый отросток (processus spinosus) второго шейного позвонка, осевого, или эпистрофея (axis) хорошо выражены.

Скелет грудной клетки (skeleton thoracis) имеет заметную сагиттальную впадину (concisura sagittale). Рукоятка грудины (manubrium sterni) крестовидной формы, и от неё вдоль тела грудины (corpus sterni) тянется костный вырост – киль (carina) – который в своей нижней части переходит в уплощённый мечевидный отросток грудины (processus xiphoideus sterni). Хорошо развитый киль имеется у крылановых (Pteropodidae Gray, 1821), а у летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) он развит хуже, особенно – у быстролётных видов. Рёберные дуги (arcus costalis) сочленяются с грудиной исключительно костными контактами, при этом первые одна-две дуги могут быть сильно укорочены и вместе с крестовой перекладиной рукоятки грудины формировать костное кольцо (os anulus).

Пояс верхних конечностей (cingulum membri superioris) хорошо развит. Лопатки (scapula) широкие. Ключицы (clavicula) изогнутые и сочленяются не только с рукояткой грудины, но и с грудными окончаниями первой пары рёбер. Коракоид (os coracoideum) длинный. Передние конечности сильно изменены в связи с их каркасной функцией для летательной перепонки (patagium) – см. п. 2.2.

метакар- пальные ко- сти	ossa meta- carpi	Mt^λ λ = 2, 3, 4, 5	сильно удлинённая пястная кость в основании λ-го пальца
первый па- лец	digitus pri- mus, или pollex	D	единственный из пальцев всегда имеет коготь и сохранил хвататель- ную функцию; всегда имеет две фа- ланги
плечевая кость	humerus	H	кость, формирующая плечо
рукоятка грудины	manubrium sterni	m.s.	верхний отдел грудины
сагиттальная впадина	concisura sagittale	c.s.	впадина с вентральной стороны грудной клетки, формируемая ис- кривлениями рёбер
фаланги пальцев	ossa digi- torum, или phalanges	βF^λ β = 1, 2, 3 λ = 2, 3, 4, 5	удлинённая β-ая фаланга λ-го пальца (у разных таксономических групп некоторые фаланги могут быть реду- цированы: 1F ² , 2F ² и 3F ^λ могут отсут- ствовать);
череп	cranium	cr.	костный каркас головы
шпора	calcar	C	вырост пяточной кости, служащий основой для межбедренной перего- родки и эпиблемы
эпистрофей, или осевой позвонок	axis	X	второй шейный позвонок

Пояс нижних конечностей (cingulum membri inferioris) развит слабо. Уникальной особенностью рукокрылых является «вывернутое бедро» и обращённые назад колени, что резко снижает опорную функцию нижних конечностей при передвижении по горизонтальным поверхностям, зато увеличивает цепкость пальцев нижних конечностей при нахождении в антиортостатическом¹⁵ положении.

Это достигается благодаря тому, что головка (caput femoris) бедренной кости (femur) входит в вертлужную впадину (acetabulum) тазовой ко-

¹⁵ Положение тела «вниз головой».

сти (*os soxae*) не медиальной, а латеральной частью. В результате, бёдра направлены под прямым углом к телу в одной плоскости с ним, а голени направлены назад, бедренная кость укорочена. Малая берцовая кость (*fibula*) голени рудиментарна. Пяточная кость (*os calcaneum*) имеет вырост – шпору (*calcar*) – к которой крепится межбедренная перепонка и эпиблема (см. рис. 11, табл. 3).

3.2. Мускулатура у рукокрылых особенно сильно развита в верхнем плечевом поясе, что является следствием способности к активному полёту.

Рисунок 33. Основные элементы **мускулатуры** (musculature) рукокрылых (см. описания в табл. 9)

Однако у рукокрылых относительная масса мышц, участвующих в осуществлении полёта, составляет 5-10 % от общей массы тела, а у птиц (*Aves* L., 1758) – 15-20 %. Кроме того, у рукокрылых крыло поднимается вверх посредством сокращения нескольких мелких мышц (рис. 33, табл. 9), а опускается в результате сокращения трёх мускулов, из которых только большая грудная мышца (*musculus pectoralis major*) прикрепляется к груди. У птиц крыло поднимается путём сокращения подключичной мышцы, а опускается большой грудной, и обе они прикреплены к груди [28, 36, 53, 142, 174].

Строение мускулатуры рукокрылых представлено на рис. 33 и в табл. 9.

Таблица 9

Основные термины, используемые для описания мускулатуры (musculature) рукокрылых (см. рис. 33)

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
большая грудная мышца	musculus pectoralis major	m.pec.m.	принимает участие в опускании и проносу вперёд плеча и крыла
большая жевательная мышца	musculus masseter	m.mas.	осуществляет движение нижней челюстью при жевании
грудино-ключично-сосцевидная мышца	musculus sternocleidomastoideus	m.stm.	участвует в поднятии плеча и крыла, является дополнительной мышцей вдоха
грудино-подъязычная мышца	musculus sternohyoideus	m.sth.	участвует в оттягивании подъязычной кости книзу
двуглавая мышца плеча	musculus biceps brachii	m.bic.b.	сгибает плечо в плечевом суставе, предплечье – в локтевом суставе, поднимает крыло
дельтовидная мышца	musculus deltoideus	m.del.	принимает участие в опускании плеча и крыла
длинная малоберцовая мышца	musculus peroneus longus	m.per.l.	участвует в движении стопы
длинная мышца, отводящая большой палец кисти	musculus abductor pollicis longus	m.abd.p.l.	осуществляет движение кисти и большого пальца
длинная приводящая мышца	musculus adductor longus	m.add.l.	участвует в сгибании бедра и во вращении бедра кнаружи
икроножная мышца	musculus gastrocnemius	m.gas.	принимает участие в движении стопы
камбаловидная мышца	musculus soleus	m.sol.	участвует в сгибании стопы в голеностопном суставе

короткая мышца, отводящая большой палец кисти	musculus abductor pollicis brevis	m.ab.p.b.	осуществляет отведение большого пальца в запястно-пястном суставе
короткая мышца-сгибатель большого пальца кисти	musculus flexor pollicis brevis	m.fl.p.v.	осуществляет сгибание проксимальной (первой) фаланги большого пальца
короткий лучевой разгибатель запястья	musculus extensor carpi radialis brevis	m.ext.c.r.b.	участвует в простирации и подъёме крыла
круговая мышца глаза	musculus orbicularis oculi	m.orb.oc.	суживает и зажмуривает глаза, расширяет слёзные каналы
круговая мышца рта	musculus orbicularis oris	m.orb.or.	сжимает губы и закрывает рот
лучевой сгибатель запястья	musculus flexor carpi radialis	m.fl.c.ab.	осуществляет сгибание кисти и управляет межпальцевыми перепонками
наружная косая мышца живота	musculus obliquus externus abdominis	m.obl.ex.ab.	осуществляет поднятие и вращение таза
наружная щёчная мышца	musculus malaris	m.mal.	оттягивает щёку назад
носогубный подниматель	musculus levator nasolabialis	m.lev.nas.	приподнимает верхнюю губу и расширяет ноздрю
передняя зубчатая мышца	musculus serratus anterior	m.ser.an.	участвует в поднятии крыла
плечеголовная мышца	musculus brachiocephalicus	m.brc.	участвует в поднятии плеча и крыла, а также в движениях шеи
плечелучевая мышца	musculus brachioradialis	m.brr.	сгибает предплечье в локтевом суставе
портняжная мышца	musculus sartorius	m.sar.	сгибает ногу в тазобедренном и коленном суставах, вращает голень внутрь, а бедро – наружу

прямая мышца живота	musculus rectus abdominis	m.rec.ab.	осуществляет сгибание позвоночника и поднятие таза
разгибатель пальцев	musculus extensor digitorum	m.ext.d.	участвует в простирации крыла
скуловая мышца	musculus zygomaticus	m.zyg.	оттягивает угол рта назад и вверх
средняя лестничная мышца	musculus scalenus medius	m.sc.m.	участвует в движениях шеи, является вспомогательной мышцей вдоха, поднимая вверх первое ребро
тонкая мышца	musculus gracilis	m.gr.	осуществляет движение бедра, сгибает голень в коленном суставе
трапециевидная мышца	musculus trapezius	m.trap.	участвует в поднятии крыла, разгибании и вращении шеи
трёхглавая мышца плеча	musculus triceps brachii	m.tr.b.	принимает участие в складывании и распластывании крыльев
хвостовая мышца	musculus coccygeus	m.coc.	принимает участие в движениях хвоста
червеобразные мышцы кисти	musculi lumbricales	m.lum.	сгибают проксимальную (первую) и выпрямляют медиальную (вторую) и дистальную (третью) фаланги пальцев со второго по пятый
четырёхглавая мышца бедра	musculus quadriceps femoris	m.q.f.	способствует удержанию головки бедренной кости внутри вертлужной впадины, разгибает голень в коленном суставе
широчайшая мышца спины	musculus latissimus dorsi	m.lat.d.	подтягивает плечо к туловищу, участвует в опускании крыла
щёчная мышца	musculus buccinator	m.buc.	участвует в жевании – продвигает пищу на коренные зубы

3.3. Респираторная система рукокрылых подверглась в процессе эволюции морфологическим перестройкам для решения двух основных задач: 1. энергообеспечение активного полёта (частота дыхания может

достигать 5-6 раз/сек); 2. повышение эффективности извлечения звуковых и ультразвуковых эхолокационных сигналов [27, 80, 128, 154].

Структура носовых ходов может значительно отличаться у различных таксономических групп в зависимости от схемы использования ультразвука для эхолокации (см. п. 5.6). Например, гладконосые летучие мыши (*Vespertilionidae* Gray, 1821) испускают ультразвуковые сигналы через ротовую полость, а подковоносые летучие мыши (*Rhinolophidae* Gray, 1825) – через нос, что находит своё отражение не только в форме носа и наличии характерных околоносовых кожных складок у подковоносых (см. п. 2.5), но и в топологии полости носа (*cavum nasi*), и в микроструктуре слизистых [11, 12, 27, 132, 173, 175, 241].

Развитие эхолокационных способностей наложило свой отпечаток и на строении гортани (*larynx*) рукокрылых, которая имеет непропорционально большие размеры (по сравнению с подавляющим большинством других млекопитающих) (рис. 34), окостенение и частичное слияние элементов структурных гортани, мощное развитие мускулатуры, высокий уровень подвижности крикотиреоидной связки и надгортанного хряща [27, 141, 226, 241, 242]. У самцов некоторых родов крыланов (*Pteropodidae* Gray, 1821) (рис. 35.А) – особенно молотоголовых крыланов (*Hypsignathus monstrosus* Allen H., 1861) (рис. 35.Б) – щитовидный хрящ (*cartilago thyroidea*) и перстневидный хрящ (*cartilago cricoidea*) настолько выражены в скелете гортани, что серьёзно поджимают другие внутренние органы (рис. 36.А). По бокам глотки у самцов молотоголовых крыланов имеются выходы в носоглотку (*nasopharynx*), которые соединены с резонаторными камерами (*vocalis cavitates*) (рис. 36.Б), выполняющие функцию усилителя звуковых сигналов, что особенно важно во время брачного «токования» [194].

Лёгкие рукокрылых крупные, имеют форму усечённой трапеции с расширением к низу и подобно лёгким большинства млекопитающих обладают долевым строением [19], которое более выражено в правом лёгком. Последнее несколько крупнее левого и по объёму, и по массе. Это

Рисунок 34. Разрез гортани
большого бурого кожана
(*Eptesicus fuscus* Beauvois, 1796)
(по данным [241])

связано с тем, что сердце поджимает левое лёгкое (рис. 37.А). В правом лёгком имеется непарная засердечная доля (рис. 37.Б), к которой с внутренней стороны переднего края подходит специальный бронх [80].

Рисунок 35. Гортани самцов крылановых (Pteropodidae Gray, 1821):
 А – сравнительные размеры трёх видов; 1 – молотоголовый крылан (*Hipsignathus monstrosus* Allen H., 1861); 2 – эполетовый крылан Франке (*Epomops franqueti* Tones, 1860); 3 – крылан Вальберга (*Epomophorus wahlbergi* Sundevall, 1846);
 Б – глоточные хрящи на примере самца молотоголового крылана

Рисунок 36. Топография внутренних органов молотоголового крылана (*Hipsignathus monstrosus* Allen H., 1861) (см. описание в табл. 10): А – в сагиттальной плоскости;
 Б – резонаторные камеры (оконтурены пунктирной линией)

Основные термины, используемые для описания **внутренних органов (vitalia) рукокрылых (см. рис. 36)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
голосовая связка	plica vocalis	p.v.	одна из двух складок слизистой оболочки, которые натянуты поперёк гортани и способны полностью смыкаться и размыкаться
диафрагма	diaphragma	d.	непарная мышца, разделяющая грудную и брюшную полости, участвующая в расширении лёгких
евстахиева труба	tuba Eustachii	t.Eu.	канал, соединяющий полость среднего уха с глоткой
желудок	gaster	g.	полый мышечный орган, находящийся между пищеводом и двенадцатиперстной кишкой
кишечник	intestinum	int.	орган пищеварения и выделения
лёгкие	pulmo	p.	органы воздушного дыхания, в которых осуществляется газообмен крови
ложная голосовая связка	plica vocalis spuria	p.v.s.	одна из двух складок слизистой оболочки, которые натянуты поперёк гортани и не способны полностью смыкаться
мягкое небо	palatum molle	p.m.	складка слизистой оболочки, формирующая заднюю часть нёба
надгортанник	epiglottis	epg.	эластичный хрящ гортани, который закрывает вход и в гортань во время глотания, препятствуя попаданию пищи в трахею
носоглотка	nasopharynx	naph.	полость, соединяющая носовую и ротовую полости
отверстие резонаторной камеры	foramen vocalis cavitatem	f.v.c.	проход в резонаторную камеру из носоглотки

перстневидный хрящ	cartilago cricoidea	c.cr.	непарный хрящ глотки, по форме напоминающий кольцо
печень	hepar	h.	жизненно важная железа внешней секреции с многочисленными функциями
пищевод	oesophagus	oes.	сплюснутая в переднезаднем направлении полая мышечная трубка, по которой пища из глотки поступает в желудок
правое предсердие	atrium dextrum	at.d.	сердечная камера, принимающая венозную кровь из большого круга и направляющая её в правый желудочек
резонаторная камера	vocalis cav- itatem	v.c.	полость, используемая для усиления звука
ротоглотка	oropharynx	orph.	средняя (ротовая) часть глотки
трахея	trachea	tr.	часть воздухоносных путей между гортанью и бронхами
черпаловидный хрящ	cartilago arytenoidea	c.ar.	парный хрящ гортани, движения которого влияют на положение голосовых связок
щитовидный хрящ	cartilago thyroidea	c.th.	самый крупный хрящ гортани, состоящий из двух широких V-образно соединяющихся спереди пластинок
язык	lingua	lin.	мышечный орган ротовой полости

У рукокрылых доля кожного дыхания в общем балансе газообмена намного превышает аналогичное значение у других млекопитающих (см. п. 2.2).

3.4. Сердце и сосудистая система рукокрылых приспособлены к интенсивному кровообращению.

Сердце крупное, с максимальным среди млекопитающих отношением массы сердца к общей массе тела – порядка 1 % – а именно: 2,18 % у горного длинноухого кожана (*Histiotus montanus* Philippi et Landbeck, 1861); 1,88 % у складчатогуба Калиновского (*Mormopterus kalinowski* Thomas, 1893); 1,71 % у

длинноухого кожана (*Histiotus macrotus* Poeppig, 1835); 1,26 % у нетопыря-карлика (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774); 0,98 % у большой ночницы (*Myotis myotis* Borkhausen, 1797); 0,94 % у бледного копыеноса (*Phyllostomus discolor* Wagner, 1843); 0,84 % у египетской летучей собаки, или нильского крылана (*Rousettus aegyptiacus* Geoffroy E., 1810) [126, 127, 171]. Конституциональный тип – эллипсовидный (отношение длины органа к его ширине 70-75 %) суженный. Отмечается хорошее развитие ушек предсердий: правое в длину равно примерно 2/3 ширины правого желудочка, левое – половину левого желудочка. Ушко правого предсердия несколько больше левого. Сердце заметно погружено в левое лёгкое, отчего последнее уплощено и заметно меньше по размерам правого лёгкого (рис. 37) [18, 19, 68].

Рисунок 37. Лёгкие малой вечерницы, или вечерницы Лейслера (*Nyctalus leisleri* Kuhl, 1817) (по данным [80]): А – фронтальный вид при вскрытии грудной клетки; 1 – трахея; 2 – лёгкие¹⁶; 3 – сердце; Б – извлечённые лёгкие с трахеей; 4 – трахея; 5 – левое лёгкое; 6 – правое лёгкое; 7 – засердечная доля

¹⁶ Следует учесть, что при обычном вскрытии лёгкие спадают примерно на 20-40 %. При подготовке препаратов, представленных на данном изображении, естественная форма органов респираторного тракта сохранена путём закачивания под давлением 10 %-го формалина в трахею перед вскрытием [80].

Частота сердечных сокращений изменяется в широких пределах: от 5–7 мин.⁻¹ у видов умеренных широт в период гибернации в зимний период (см. п. 6.6) до 1 000 мин.⁻¹ во время активного полёта [35, 206, 251].

Возврат крови от крыльев происходит через две полые вены передних конечностей – латеральную (*vena cephalica*) и медиальную (*vena basilica*). Нижняя полая вена (*inferior vena cava*) имеет дополнительный мышечный насос (т.н. «периферическое сердце»), который позволяет регулировать давление в этом крупном сосуде: более низкое во время отдыха и высокое – во время полета. Более мелкие аналоги «периферического сердца» имеются в летательной перепонке: на венах, переходах артерий в артериолы и артериовенозных шунтах. Краниальная полая вена (*vena cava cranialis*), каудальная полая вена (*vena cava caudalis*), сосуды лёгких и мозга относятся к мышечному типу и способны менять просветный диаметр в широких пределах, что является приспособлением к преобладанию антиортостатического¹⁷ положения тела [27, 127, 227].

Относительный объём крови и сродство гемоглобина к кислороду аналогичны другим млекопитающим. Однако у рукокрылых рекордно высокие уровни гематокрита (часто превышающие 70 %) и гемоглобина (20–30 г / 100 мл крови) [127, 206].

3.5. Пищеварительная система (*systema digestorium*) рукокрылых имеет морфофункциональные черты адаптации к активному полёту, направленные на быстрое усвоение пищи и избавление от её непереваренных остатков с целью снижения веса и ускорения обмена веществ. Максимальное время прохождения пищи по пищеварительному тракту составляет около 2 ч. В связи с этим, кишечник (*intestinum*) короткий (1,2–4,5 длины тела¹⁸), желудок (*gaster*) простой, однокамерный (рис. 38.А) и полностью железистый. Некоторое усложнение желудка возникает у растительноядных видов, что выражается в расширении кардиальной части и формировании слепого мешка (рис. 38.Б–В, табл. 11). При этом, приспособление к растительной пище различного типа – сочной или волокнистой – выражается в большем развитии об-

¹⁷ Положение тела «вниз головой».

¹⁸ По этому показателю рукокрылые имеют самый короткий кишечник среди всех млекопитающих. Для сравнения: насекомоядные (*Eulipotyphla* Waddell, Okada et Hasegawa, 1999) – 2,5–4,5 длины тела; грызуны (*Rodentia* Bowdich, 1821) – 5–12; человек (*Homo sapiens sapiens* L., 1758) – 6; домашняя лошадь (*Equus ferus caballus* L., 1758) – 12; кабан (*Sus scrofa* L., 1758) – 14; домашняя овца (*Ovis aries* L., 1758) – 28 [47, 53].

кладочных клеток кардиального отдела (pars cardiaca) или желёз фундального слепого мешка (fundic caecum), соответственно. Селезёнка (splen) достаточно крупная и прикрепляется к большой кривизне желудка (curvature major) посредством желудочно-селезёночной связки (ligamentum gastrosplenicum). Бруннеровы железы (glandulae duodenales) крупные. Ворсинки тонкого кишечника длинные и часто имеют сложную форму для увеличения площади поверхности всасывания. Слепая кишка (caecum) выражена слабо и у большинства видов отсутствует. Толстый кишечник покрыт ворсинками¹⁹ и очень короткий (как следствие – симбиотическая микрофлора кишечника крайне обеднена) [16, 17, 20, 47, 103, 117, 145].

Рисунок 38. Пищеварительная система (по данным [103, 117]): А – вентральное расположение органов при вскрытии египетской летучей собаки, или нильского крылана (*Rousettus aegyptiacus* Geoffroy E., 1810); Б – желудок; В – схема расположений камер желудка (см. описание в табл. 11)

Печень (hepar) у рукокрылых относительно крупная (рис. 38.А), составляющая от 20 % массы у гигантской летучей лисицы, или калонга (*Pteropus vampyrus* L., 1758), до 80 % – у фруктоядных листоносов (*Artibeus* Leach, 1821), характерно слияние вентральной и диафрагмальной долей [20, 103].

¹⁹ У большинства млекопитающих толстый кишечник взрослых особей не имеет ворсинок – исключение составляют только рукокрылые (Chiroptera Blumenbach, 1779) и насекомоядные (Eulipotyphla Waddell, Okada et Hasegawa, 1999).

Основные термины, используемые для описания пищеварительной системы (systema digestorium) рукокрылых (см. рис. 38)

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
большая кривизна	curvature major	c.m.	более протяжённая поверхность желудка, противолежащая входу пищевода
бруннеровы железы	glandulae duodenales	g.d.	сложные трубчатые железы тонкого кишечника, участвующие в выработке желудочного сока
желудок	gaster	g.	полый мышечный орган, находящийся между пищеводом и двенадцатиперстной кишкой
кардиальный отдел	pars cardiaca	p.c.	входной отдел желудка вблизи пищевода; обращён сторону сердца (откуда и получил своё название)
кишечник	intestinum	int.	орган пищеварения и выделения
печень	hepar	h.	жизненно важная железа внешней секреции с многочисленными функциями
пищевод	oesophagus	oes.	сплюснутая в переднезаднем направлении полая мышечная трубка, по которой пища из глотки поступает в желудок
привратник	canalis pyloricus	c.p.	часть желудка, примыкающая к тонкому кишечнику
привратниковая пещера, или антрум	antrum pyloricum	an.p.	границающая с привратником часть желудка
селезёнка	splen	s.	непарный паренхиматозный орган брюшной полости
тело желудка	corpus gastricum	c.g.	центральная и наиболее обширная часть желудка
тонкая кишка	intestinum tenue	int.t.	отдел кишечника между желудком и толстой кишкой
фундальный слепой мешок	fundic caecum	f.c.	область дна желудка, образующая подобие мешковидной полости

3.6. Мочеполовая система (*systema urogenitale*) рукокрылых имеет план строения, общий для всех млекопитающих [10, 13, 35, 36, 52, 53].

Почка (*ren*) является парным органом. Почки (*renes*) располагаются в брюшной полости под поясницей, справа и слева от позвоночного столба. Почки имеют плотную консистенцию, красно-бурый цвет, бобовидную форму и разделены на корковое вещество (*cortex renalis*), формирующее внешнюю фиброзную капсулу (*capsula fibrosa*), единственную медуллярную пирамиду²⁰ (*pyramis renalis*), сходящуюся к почечному сосочку (*papilla renalis*), который открывается в широкую большую почечную чашу (*calyx renalis major*) (малая почечная чаша не выражена). Выпуклая стенка почки носит название внешнего, или латерального, края (*margo lateralis*), а вогнутая – внутреннего, медиального, края (*margo medialis*) (рис. 39) [213-215].

Семенники (*testis*) мужских особей представляют собой парный орган и находятся в брюшной полости около гребня лобка и основания полового члена. Семенники полностью опущены в мошонку (*scrotum*) и обычно не выделяются на поверхности тела за исключением периода размножения, когда они значительно увеличиваются в размерах. В отличие от других млекопитающих, придатки семенников (*epididymis*) лежат позади семенников, огибая их со стороны основания хвоста [133, 177].

Строение матки (*uterus*) у рукокрылых (*Chiroptera* Blumenbach, 1779) очень разнообразно (рис. 40), и по уровню этого разнообразия рукокрылые являются лидерами среди млекопитающих. У некоторых таксонов матка двойная (*uterus duplex*) и напоминает парную матку (*uterus steamroom*) наиболее примитивных млекопитающих – сумчатых (*Marsupialia*

Рисунок 39. Структура почки рукокрылых (по данным [215])
(см. описание в табл. 12)

²⁰ Среди млекопитающих (*Mammalia* L., 1758) однопирамидальные почки – помимо рукокрылых (*Chiroptera* Blumenbach, 1779) – имеются у сумчатых (*Marsupialia* Huxley, 1880), неполнозубых (*Pilosa* Flower, 1883), насекомоядных (*Eulipotyphla* Waddell, Okada et Hasegawa, 1999) и некоторых грызунов (*Rodentia* Bowdich, 1821) [14, 35].

Huxley, 1880)²¹: оба мюллеровых канала (ductus Mulleri) остаются самостоятельными на всём протяжении, и в результате у взрослой самки с каждой стороны имеется рог матки (cornu uteri) и матка. Парная матка сумчатых продолжается в примыкающее к ней парное влагалище (vagina), и оба влагалища открываются самостоятельно в преддверие влагалища (vestibulum vaginae) в то время как двойная матка открывается двумя шейками (cervix uteri) в единое влагалище²² (рис. 40.A).

Таблица 12

Основные термины, используемые для описания структуры **почки (ren) рукокрылых (см. рис. 39)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
большая почечная чаша	calyx renalis major	c.ren.m.	полость, принимающая мочу из почечного сосочка и передающая её в почечную лоханку
корковое вещество	cortex renalis	c.ren.	паренхиматозная ткань, которая состоит из нефронов, кровеносных сосудов и соединительной ткани
латеральный, или внешний, край	margo lateralis	mar.l.	выпуклый край почки
медиальный, или внутренний, край	margo medialis	mar.m.	вогнутый край почки
медуллярная пирамида	pyramis renalis	p.ren.	паренхиматозная ткань, которая содержит канальца нефронов
почечный сосочек	papilla renalis	p.ren.	объединение почечных канальцев, по которым выводится моча
фиброзная капсула	capsula fibrosa	cap.f.	плотный чехол из соединительной ткани, покрывающий почку снаружи

²¹ Разумеется, следует помнить о ключевом отличии сумчатых – примитивной (т.н. «желточной») плаценте [14, 52, 53].

²² Двойная матка характерна для зайцеобразных (Lagomorpha Brandt, 1855).

В двураздельной матке (*uterus bipartitus*) дистальные отделы мюллеровых каналов сливаются и формируют непарную матку, внутренне пространство которой разделено неполной перегородкой (*septum uteri*)²³ (рис. 40.Б). У большинства рукокрылых встречается двурогая матка (*uterus bicornis*), в которой внутренняя полость отчётливо выражена с короткими (одноплодными) парными рогами (*cornu uteri*)²⁴ (рис. 40.В). Простая матка (*uterus simplex*) характеризуется сильно развитым непарным телом и редуцированными рогами²⁵ (рис. 40.Г) [5, 160-162, 252].

Рисунок 40. Строение матки у представителей различных таксонов рукокрылых (по данным [160-162]): А – двойная матка (*uterus duplex*); 1 – подсемейство Pteropodinae (Gray, 1821); 2 – подсемейство Macroglossinae (Macroglossinae Gray, 1866); 3 – мешкокрылы (*Taphozous* Geoffroy E., 1818); Б – двураздельная матка (*uterus bipartitus*); 4 – подковогубые (Hipposideridae Lydekker, 1891); 5 – бульдоговые, или складчатогубые (Molossidae Gervais, 1856); 6 – зайцегубые, или рыбакозубые (Noctilionidae Gray, 1821); В – двурогая матка (*uterus bicornis*); 7 – гладконосые, или кожановые (Vespertilionidae Gray, 1821); 8 – подбородколистные (Mormoopidae Saussure, 1860); 9 – настоящие листоносы (Phyllostominae Gray, 1825); Г – простая матка (*uterus simplex*); 10 – широколистные, или широконосые листоносы (Brachyphyllinae Gray, 1834); 11 – длинномордые листоносы (Glossophaginae Bonaparte, 1845); фруктоедовые (Stenoderminae Gervais, 1855) (см. описания в табл. 13)

²³ Двураздельная матка имеется также у полорогих (Bovidae Gray, 1821) и оленевых (Cervidae Goldfuss, 1820).

²⁴ Двурогая матка с короткими (одноплодными) рогами имеется также у лошадей (*Equus* L., 1758), китообразных (Cetacea Brisson, 1762), сиреновых (Sirenia Illiger, 1811). Двурогая матка с длинными (многоплодными) рогами характерны для насекомоядных (Eulipotyphla Waddell, Okada et Hasegawa, 1999), хищных (Carnivora Bowdich, 1821), свиней (Suidae Gray, 1821).

²⁵ Простая матка характерна для приматов (Primates L., 1758).

Основные термины, используемые для описания строения **матки (uterus) у рукокрылых (см. рис. 40)**

Русское название	Латинское название	Сокращение	Описание
влагалище	vagina	vag.	мышечно-эластичное трубчатое образование в малом тазу
двойная матка	uterus duplex	ut.dup.	парные мюллеровы каналы, выходящие в парные матки, но в единое влагалище (в отличие от парной матки)
двураздельная матка	uterus bipartitus	ut.bip.	непарная матка, формируемая слиянием мюллеровых каналов
двурогая матка	uterus bicornis	ut.bic.	матка с хорошо выраженным непарным телом и отходящей от него парой рогов
матка	uterus	ut.	гладкомышечный полый орган, в котором развивается эмбрион и вынашивается плод
мюллеров канал	ductus Mulleri	d.M.	анатомически – канал, соединяющий фаллопиевы трубы с полостью матки
парная матка	uterus steam-room	ut.st.	парные мюллеровы каналы, выходящие в парные матки и парные влагалища, характерные для сумчатых млекопитающих
перегородка матки	septum uteri	s.ut.	внутриматочная мышечная складка в месте сочленения мюллеровых каналов, которая в норме характерна для двураздельной матки
преддверие влагалища	vestibulum vaginae	v.vag.	выходной канал половых органов самки
простая матка	uterus simplex	ut.sim.	матка с развитым непарным телом и редуцированными рогами
рог матки	cornu uteri	cor.ut.	парное расширение в верхней части матки вдоль мюллеровых каналов

тело матки	corpus uteri	corp.ut.	верхняя, более широкая, часть матки
фаллопиевы трубы	tubae Fallopii	t.F.	канал, связывающий яичники с полостью матки через мюллеровы каналы
шейка мат- ки	cervix uteri	cer.ut.	нижний сегмент матки, канал которого связывает полость матки с влагалищем
яичник	ovarium	ov.	парные женские половые железы в полости малого таза, в которых развиваются и созревают женские половые клетки

Контрольные вопросы к § 3

1. Дайте общую характеристику скелета рукокрылых. Какие особенности скелета являются следствием приспособления к активному полёту?
2. Какие особенности скелета уникальны для рукокрылых? Какие элементы скелета различны у разных подотрядов рукокрылых?
3. Опишите строение мускулатуры рукокрылых. Какие мышцы являются сгибателями, а какие разгибателями?
4. Какие морфологическим перестройкам сформировались в процессе эволюции у рукокрылых для энергообеспечения активного полёта?
5. Какие морфологическим перестройкам сформировались в процессе эволюции у рукокрылых для повышения эффективности извлечения звуковых и ультразвуковых эхолокационных сигналов?
6. Опишите особенности сердца и сосудистой системы рукокрылых.
7. Какие морфофункциональные особенности пищеварительной системы рукокрылых связаны с их адаптацией к активному полёту?
8. Опишите строение почки рукокрылых. Что такое однопиримидальная почка, и у каких животных встречается такой тип почки?
9. Дайте описание семенников мужских особей рукокрылых.
10. Опишите типы строения матки у рукокрылых. Для каждого типа приведите примеры конкретных таксономических групп как среди рукокрылых, так и среди других отрядов животных.

§ 4. Иммунная система рукокрылых

4.1. Структурно-функциональная организация иммунной системы рукокрылых соответствует таковой у млекопитающих: у них имеются первичные (центральные) и вторичные (периферические) органы иммунной системы, включая тимус, костный мозг, селезенку и лимфатические узлы. Однако выявлен и ряд отличий. Например, в организме млекопитающих кроме первичных и вторичных органов присутствуют скопления лимфоидной ткани, ассоциированные с кожей или слизистыми оболочками (миндалины глотки, формирующие вальдейерово кольцо, пейеровы бляшки, расположенные в подслизистом слое подвздошной кишки, а также лимфоидная ткань аппендикса), выполняющие такие же функции, как селезенка и лимфатические узлы. У некоторых видов летучих мышей, исследованных на сегодняшний день, отсутствовали пейеровы бляшки за исключением отдельных скоплений лимфоидных узелков в подслизистой оболочке прямой кишки [110, 231, 240].

Рисунок 41. Распределение вирусов по родам царства Virae (по данным [91])

Виром рукокрылых поражает своим количественным и таксономическим разнообразием. Каталог вирусов рукокрылых образца 2020 г. [91] включает 260 вирусов, входящих в 19 отрядов, 28 семейств (9 ДНК-содержащих и 19 РНК-содержащих) и 61 род (18 ДНК-содержащих и 43 РНК-содержащих). В это число (рис. 41) включены вирусы, аннотированные Международным Комитетом по таксономии вирусов (исключая

синонимичные виды), для которых проведена верификация таксономического статуса с помощью секвенирования субгеномных или полногеномных нуклеотидных последовательностей. Обращает на себя внимание большое количество неидентифицированных штаммов от рукокрылых – по-видимому, среди них содержится немало будущих прототипных вирусов для новых таксонов, в том числе – обладающих пандемическим потенциалом [6, 82, 91, 88, 114]. Вместе с тем, подавляющее большинство вирусных инфекций протекают в организме рукокрылых без выраженной симптоматики, что, с одной стороны, делает представителей этого отряда животных природным резервуаром для представителей царства *Virae*, а с другой – повышает интерес к функциональным особенностям иммунной системы рукокрылых.

4.2. Системы врожденного и адаптивного иммунитета рукокрылых подобны таковым у других млекопитающих [22, 61]. У рукокрылых обнаружены все основные типы иммунокомпетентных клеток: Т- и В-лимфоциты, нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, макрофаги, дендритные клетки [61, 75].

Врожденный иммунитет – наследственно закрепленная система защиты многоклеточных организмов от антигенов (АГ) – как чужеродных, так и эндогенных продуктов деструкции тканей. Все факторы врожденного иммунитета (клеточные и гуморальные) – передаются по наследству и остаются неизменными в течение жизни. Факторы врожденного иммунитета реализуют защиту в течение первых минут и часов после внедрения чужеродного АГ, когда механизмы адаптивного иммунитета находятся ещё в состоянии «запуска». Факторы врожденного иммунитета условно разделяют на барьерные, клеточные и гуморальные.

Адаптивный (приобретенный) иммунитет сформировался эволюционно позднее – это специфическая иммунная реакция на чужеродный АГ, направленная на его элиминацию. При повторной встрече с данным антигеном развивается более быстрый и интенсивный ответ с формированием иммунологической памяти.

К клеточным факторам врожденного иммунитета относятся гранулоциты, моноциты/макрофаги, дендритные клетки, тучные клетки, натуральные (или естественные) киллеры (НК-клетки), натуральные киллерные Т-клетки (НКТ-клетки), Т $\gamma\delta$ - и В1-лимфоциты, эндотелиальные и эпителиальные клетки. Гуморальные факторы врожденного иммунитета

включают систему цитокинов, комплемента, белки острой фазы воспаления, пентраксины, биогенные амины, липидные медиаторы, эйкозаноиды.

Цитокины – это медиаторы межклеточного взаимодействия, участвующие в иммунных реакциях при внедрении чужеродного АГ, а также в регуляции различных физиологических функций (воспаления, гемопоэза, ангиогенеза, регенерации тканей и др.). Они представляют полипептиды или белки, часто гликозилированные, с молекулярной массой 5–50 кДа. Цитокины синтезируются различными клетками макроорганизма, но основными продуцентами цитокинов являются иммунокомпетентные клетки. Один и тот же цитокин может продуцироваться различными типами клеток в составе разных органов. Покоящиеся клетки не секретируют цитокины. Цитокины оказывают влияние на функциональную активность клеток, принимающих участие в реакциях врожденного и приобретенного иммунитета. При распознавании антигена при участии рецепторных взаимодействий происходит активация клеток, приводящая к транскрипции генов цитокинов, трансляции и секреции в межклеточное пространство. В зависимости от структурных особенностей, биохимических и биологических свойств, а также от типов рецепторов цитокины делятся на несколько самостоятельных групп. Например, классификация цитокинов по механизму биологического действия включает: 1. регулирующие воспалительные реакции: провоспалительные, обеспечивающие мобилизацию воспалительного ответа (фактор некроза опухоли-альфа (TNF α), интерлейкины (ИЛ-) 1, 2, 6, 8, интерферон γ (ИФН- γ) и др.), и противовоспалительные, ограничивающие развитие воспаления (ИЛ-4, 10, TGF β и др.); 2. регулирующие клеточный иммунитет: ИЛ-1, 12, ИФН- γ , TGF β и др.; 3. регулирующие гуморальный иммунитет: ИЛ-4, 5, ИФН- γ , TGF β и др. [51, 76].

У летучих мышей выявлена продукция ИЛ-2, 4, 6, 10, 12, TNF α , TGF β , ИФН-I, II III. У летучих мышей, описаны три типа интерферонов: ИФН-I (ИФН- α , ИФН- β , ИФН- κ , ИФН- ϵ , ИФН- ω), ИФН-II (ИФН- γ), ИФН-III (ИФН- λ 1, ИФН- λ 2, ИФН- λ 3). Особое значение в механизмах противовирусного иммунитета имеют интерфероны I и III типов [114, 129, 147, 169, 240, 257].

Большинство исследователей выделяют две основные особенности функционирования иммунитета у рукокрылых: гиперактивное состояние (гиперактивный врожденный иммунитет) и иммунную толерантность к

вирусной инфекции. Такой уникальный баланс между защитой хозяина и иммунной толерантностью определяет особые отношения между рукокрылыми и вирусами [110, 114, 129, 168, 181].

По сравнению с остальными млекопитающими у летучих мышей выявлен ряд особенностей экспрессии генов ИФНов. В процессе эволюции у рукокрылых произошли существенные изменения в ИФН-опосредованных сигнальных путях. В частности, некоторые рукокрылые утратили часть генов ИФНов, а оставшиеся три функциональных гена ИФН- α экспрессируются в клетках постоянно, даже в отсутствие вирусной инфекции. У некоторых видов конститутивно экспрессировано несколько генов ИФНов или множество генов, ответственных за продукцию ИФН-I. Вследствие этого в организме ряда изученных видов летучих мышей поддерживается относительно высокий уровень ИФН- α , обеспечивая гиперактивное состояние иммунной системы, но при отсутствии воспалительной реакции [156, 212, 219, 261]. Для сравнения: у людей экспрессируются минимальные базовые уровни ИФН-I (ИФН- α).

В геномах некоторых видов летучих мышей также выявлена ускоренная эволюция других генов врожденного иммунитета, включая ядерный фактор κB (NF- κB), Toll-подобный рецептор 7-го типа (TLR7), ИФН-15, ИЛ-18 [157, 165].

В геноме рукокрылых содержится обеднённый набор генов главного комплекса гистосовместимости (МНС) как I-го, так и II-го классов по сравнению с геномами большинства млекопитающих, что может являться причиной отличий в презентации и обработке АГ [110, 207, 228, 256].

МНС-I / II – семейство генов, играющее важную роль в развитии иммунитета и реализации иммунного ответа у позвоночных. Продукты этих генов осуществляют презентацию антигена лимфоцитам для распознавания и удаления собственных измененных клеток. Основная функция рецепторов МНС-I и МНС-II – связывание пептидных фрагментов, полученных при внутриклеточном расщеплении белковых молекул, и презентация этих пептидов на поверхности клеток для распознавания Т- и NK-клеточными рецепторами. При этом, молекулы МНС-I связывают эндогенные пептидные фрагменты, происходящие из цитозоля клетки, а МНС-II – фрагменты экзогенного происхождения [22, 61, 75].

Установлено, что рукокрылые способны вырабатывать антитела к вирусам и модельным антигенам в такой же последовательности, что и у

других млекопитающих с ранним появлением IgM, затем IgG. Отмечается задержка в переключении с изотипа IgM на IgG, а также низкий уровень IgA в тканях, что может иметь значение для его роли в формировании иммунитета слизистых оболочек [107, 130, 168, 184, 188].

4.3. Толерантность рукокрылых к вирусным инфекциям объясняется особенностями функционирования иммунной системы.

Так, заражение летучих мышей высокими дозами вируса Эбола приводило к развитию минимальных клинических признаков заболевания либо не вызвало его, несмотря на высокие титры вирусной нагрузки в сыворотке и в культуре тканей [176, 195].

У рукокрылых описан ряд особенностей функционирования NK- и NKT-клеток: у некоторых видов выявлено отсутствие ряда рецепторов NK-клеток, что позволяет объяснить их атипичные реакции и обеспечивает поддержку повышенной иммунной толерантности [110, 155, 168, 196]. Например, у нильских крыланов (*Rousettus aegyptiacus* Geoffroy E., 1810) выявлен отличный от других млекопитающих набор рецепторов NK-клеток, что объясняет сниженную продукцию провоспалительных цитокинов, в свою очередь приводящую к ослаблению развития воспалительной реакции [216].

Основная функция NK-клеток заключается в уничтожении вирусинфицированных и опухолевых клеток до начала формирования адаптивного иммунного ответа. Характерный признак таких клеток – наличие в их цитоплазме азурофильных гранул с цитотоксическими белками: перфорином, гранзимами и др. Способность NK-клеток распознавать «свое» и «чужое» на клетках определяется поверхностными рецепторами (активационными и ингибиторными регуляторными рецепторами). Связывание активирующих рецепторов NK-клеток со своими лигандами (присутствующими только на повреждённых клетках) активирует цитотоксическую функцию. NKT-клетки – субпопуляция Т-лимфоцитов, которая играет важную роль в регуляции иммунного ответа, осуществляя связь между врождённой и адаптивной системами иммунитета. NKT-клетки одними из первых реагируют на проникновение в организм чужеродных АГ. Продуцируемый NKT-клетками IFN- γ вызывает повышение цитотоксической активности NK-клеток, запускающих апоптоз в клетках-мишенях, зараженных вирусами [22, 61].

Активация врожденного иммунитета начинается с распознавания антигенных структур различных патогенов при участии ряда рецепторов. Особую группу рецепторов врожденного иммунитета составляют паттерн-распознающие, или образ-распознающие, рецепторы (PRR): Toll, NOD, RIG-I. Рецепторы TLR-семейства распознают наиболее консервативные структуры патогенов: пептидогликаны, липополисахариды, липотейхоевые кислоты микроорганизмов, ДНК, двунитевую РНК вирусов, маннаны грибов и др.. TLR-рецепторы представлены на поверхности различных клеток иммунной системы – моноцитов/макрофагов, дендритных клеток, нейтрофилов, Т- и В-лимфоцитов, а также некоторых других клеток – фибробластов, эпителиоцитов, эндотелиоцитов. Экспрессия TLR-рецепторов обеспечивает важную связь между врожденным и адаптивным иммунитетом, поскольку их активация приводит к превращению фагоцитирующих клеток в антигенпрезентирующие клетки. Представители семейства NOD-подобных рецепторов (NLR) связываются с веществами, которые образуются при повреждении клеток организма (АТФ, кристаллы мочевой кислоты) и вызывают развитие воспалительного процесса. NLR имеются на макрофагах, дендритных клетках, эпителии слизистых оболочек. RIG-I-подобные рецепторы (RLR) – семейство внутриклеточных рецепторов врождённого иммунитета, участвующих в распознавании вирусов [22, 61, 230].

Уникальность иммунной системы у летучих мышей заключается в ограничении развития воспалительной реакции и в толерантности иммунной системы рукокрылых к вирусным инфекциям. У млекопитающих при вирусных инфекциях повышается продукция интерферонов и других провоспалительных цитокинов, что может приводить к развитию неконтролируемой воспалительной реакции, в частности, к цитокиновому шторму (агрессивной иммунной реакции организма на вирусную инфекцию, в ходе которой происходит активная продукция цитокинов, развивается системное воспаление, нарушается работа иммунной системы и организма в целом). У рукокрылых этого не происходит, что определяется рядом механизмов, связанных с контролем воспаления. Примером атипичной воспалительной реакции являются результаты исследования иммунного ответа у складчатогуба Палласа (*Molossus molossus* Pallas, 1766) на введение липополисахарида – главного компонента внешней мембраны грамотрицательных бактерий: у иммунизированных животных не было выявлено классических признаков воспаления (температурной реакции и лейкоцитоза) [239].

Одним из механизмов атипичной воспалительной реакции при вирусной инфекции у рукокрылых, позволяющих ограничить неконтролируемую воспалительную реакцию, является снижение индукции ИФН-I. Это демонстрируют экспериментальные исследования на культурах клеток, в которых с помощью ПЦР отслеживалась динамика продукции мРНК после воздействия двуцепочечной РНК, имитирующей инфицирование клеток вирусом: была выявлена значительная экспрессия ИФН- β , однако продукция провоспалительных цитокинов $\text{TNF}\alpha$ и ИЛ-8 оказалась незначительной. Изучение нуклеотидной последовательностей гена TNF выявило уникальный механизм снижения воспалительной реакции при вирусной инфекции у летучих мышей, связанный с протоонкогеном c-Rel из семейства $\text{NF-}\kappa\text{B}$ [112].

Ослабление воспалительной реакции против патогенных микроорганизмов у рукокрылых также связано с нарушением процесса образования инфламмасом – цитоплазматических белковых комплексов, образующихся в ответ на внешние и внутренние стимулы, в том числе вирусные и бактериальные АГ [204]. Инфламмасы запускают воспалительный сигнальный каскад. Основными продуктами инфламмасы являются провоспалительные ИЛ-1 β и ИЛ-18. Эти цитокины образуются путём протеолитического расщепления одного из ключевых участников в передаче сигналов инфламмасы – активной каспазы-1, приводящей к гибели клетки по пироптическому механизму [131]. Для рукокрылых показано снижение активности NLRP3 -инфламмасы, запускающих воспалительную реакцию, а сам белок NLRP3 имеет ряд характерных особенностей: экспрессируются четыре изоформы NLRP3 , однако их экспрессия не является активной [105, 146, 155].

В целом снижение воспалительного ответа не влияет на вирусную нагрузку, но делает рукокрылых резервуаром широко спектра вирусов (рис. 41), часто представляющих смертельную опасность для потенциальных хозяев из других таксономических групп.

Контрольные вопросы к § 4

1. Что такое врождённый и адаптивный иммунитет?
2. Что такое цитокины? Какие типы интерферонов имеют особое значение в механизмах противовирусного иммунитета у рукокрылых?

3. Что такое НК-клетки и NKT-клетки? Каковы их особенности у рукокрылых?

4. Что такое инфламмасомы? Какова особенность NLRP3-инфламмасом у рукокрылых?

5. Охарактеризуйте причины толерантности иммунной системы рукокрылых к вирусным инфекциям.

§ 5. Способность рукокрылых к эхолокации

5.1. Животные, использующие эхолокацию, по крайней мере, часть жизни проводят в темноте или полумраке: например, обитают под землей или в воде, занырявая на глубину или к мутному придонному слою; активны в сумерках или ночью; используют в качестве убежищ норы или пещеры.

Рисунок 42. Определение расстояния (L) до препятствия по задержке отражённого сигнала:

$$L = \frac{c \cdot \Delta t}{2},$$

где $c \approx 344$ м/сек – скорость звука в воздухе; Δt – запаздывание возвращающегося отражённого сигнала. Формула верна при условии:

$$w \ll c,$$

где $w = 3 - 15$ м/сек – скорость рукокрылого.

Рисунок 43. Определение скорости объекта по доплеровскому смещению частоты отражённого сигнала (f) по сравнению с частотой испущенного сигнала (f_0):

$$f = f_0 \cdot \left(1 + 2 \cdot \frac{w - v}{c}\right),$$

где v – скорость преследуемой жертвы; $c \approx 344$ м/сек – скорость звука в воздухе. Формула верна при условиях:

$$w \ll c \text{ и } v \ll c,$$

где $w = 3 - 15$ м/сек – скорость рукокрылого

Суть эхолокации заключается в установлении положения и/или движения окружающих объектов на основании анализа характеристик отражённых от них звуковых сигналов – их задержки (рис. 42) и / или доплеровского смещения (рис. 43). Разумеется, мозг животных получает необходимую информацию не на основании вычислений по формулам, представленным на рис. 42 и рис. 43, а рефлекторно, однако до сих пор не вполне понятны границы между врождёнными и приобретаемыми навыками в распознавании отражённых ультразвуковых сигналов.

Способность к эхолокации, в настоящее время, описана для рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) [1, 9, 32, 150], китообразных (Cetacea Brisson, 1762) [1, 64], настоящих (Phocidae Gray, 1821) и ушастых (Otariidae Gray, 1825) тюленей [32, 64], землеройковых (Soricidae Fischer G., 1817) [32, 149], тенреков (Tenrecidae Gray, 1821) [148], гуахаро (*Steatornis caripensis* Humboldt, 1817) и саланганов (*Collocalia* Gray J.E., 1840) [124], ночных бабочек-совок (Noctuidae Latreille, 1809) [37, 38]. Вероятнее всего, этот список будет расширяться, однако рукокрылые являются, во-первых, наиболее умелыми «эхолокаторщиками», а во-вторых, именно на примере этих животных был впервые описан эффект эхолокации, который в настоящее время используется во многих технических устройствах.

Рисунок 44. Ладзаро Спалланцани (Lazzaro Spallanzani) (1729–1799) – фрагмент памятника на родине учёного, в г. Скандиано

5.2. Открытие роли слуха для ориентации рукокрылых в темноте было сделано ещё в XVIII веке, однако потребовалось ещё почти два столетия, чтобы прояснить детали этого механизма. Но даже сегодня алгоритмы использования эхолокации этими животными изучены далеко неполностью.

Первым, кто установил, что ориентация рукокрылых в темноте связана со слухом, а не с повышенной фоточувствительностью глаз, был итальянский физик и натуралист Ладзаро Спалланцани (1729–1799) (рис. 44): летучие мыши, лишённые возможности использовать зрение, через несколько суток имели столь же наполненный насекомыми желудок, как и их зрячие сородичи, а вот с плотно залепленными ушами летучие мыши становились в темноте полностью беспомощны-

ми. Спалланцаниевское «ушное зрение» рукокрылых было воспринято современниками учёного скептически и вызвало многочисленные насмешки.

Рисунок 45. Хайрем
Стивенс Максим
(Sir Hiram Stevens Maxim)
(1840–1916)

5.3. Физически обоснованная гипотеза о механизме эхолокации рукокрылых была впервые сформулирована Хайремом Стивенсом Максимом (1840–1916) (рис. 45) [197] – гениальным английским инженером, изобретателем бездымного пороха, скорострельного пулемёта, электрической лампочки (параллельно с А.Н. Лодыгиным и Т.А. Эдисоном), усовершенствованной мышеловки, щипцов для завивки волос и многого другого [21]. После знаменитого крушения «Титаника» в 1912 г. Х.С. Максим решил разработать сигнальное устройство для предотвращения столкновений судов с айсбергами, выбрав в

качестве модели для подражания летучих мышей, впечатлившись их способностью не наткнуться на препятствия даже в полной темноте. Идея эхолокации Х.С. Максима была верной, хотя он ошибочно полагал, что летучие мыши используют звуковые волны с частотой $f = 10 - 15$ Гц, источником которых являются движения крыльев во время полёта [197].

5.4. Гипотеза об использовании рукокрылыми ультразвука для ориентирования в пространстве была впервые сформулирована английским нейрофизиологом Гамильтоном Хартриджем (1886–1976) в 1920 г. [154]. В 1938 г. американские биофизики Джордж Пирс (1872–1956) (рис. 46), Роберт Галамбос (1914–2010) (рис. 47) и Дональд Гриффин (1915–2003) (рис. 48), работавшие тогда в Гарвардском университете, с помощью специальной акустической аппаратуры доказали наличие у летучих мышей эхолокации на частотах $f = 30 - 120$ кГц, превышающих диапазон слышимости человеческого уха ($f = 20$ Гц–20 кГц) [9, 150, 217].

Рисунок 46. Джордж Вашингтон Пирс (George Washington Pierce) (1872–1956)

Рисунок 47. Роберт Карл Галамбос (Robert Carl Galambos) (1914–2010)

Рисунок 48. Дональд Редфилд Гриффин (Donald Redfield Griffin) (1915–2003)

5.5. Физические закономерности, лежащие в основе распространения ультразвуковых волн, позволяют выявить ряд преимуществ их использования для эхолокации.

Скорость звука в газе, c , не зависит от частоты звуковых волн и определяется исключительно термодинамическими свойствами газа [65]:

$$c = \sqrt{\frac{RT\gamma}{\mu}}, \quad (9)$$

где $R \approx 8,31$ Дж/(моль · К) – универсальная газовая постоянная; T – абсолютная температура; $\gamma = C_p/C_v \approx 1,4$ – адиабатическая постоянная воздуха (C_p – изобарическая теплоёмкость, C_v – изохорическая теплоёмкость); $\mu \approx 28,8$ г/моль – молярная масса воздуха²⁶. Учитывая взаимосвязь между скоростью звука (c), длиной звуковой волны (λ) и частотой (f)

$$c = \lambda \cdot f, \quad (10)$$

с увеличением частоты уменьшается длина волны: при $f = 15$ Гц (частота «Максимовской гипотезы», ниже предела слышимости человеческого уха) длина волны в воздухе составляет $\lambda \approx 22,9$ м; при $f = 440$ Гц (нота «Ля» первой октавы) $\lambda \approx 78$ см; при $f = 20$ кГц (верхний предел слышимости человеческого уха) $\lambda \approx 1,7$ см; при $f = 30$ кГц и $f = 120$ кГц (в пределах

²⁶ В частности, при $T = 20^\circ\text{C} = 293\text{ K}$ с помощью формулы (9) получаем следующее значение скорости звука в воздухе: $c \approx \sqrt{\frac{8,31 \cdot 293 \cdot 1,4}{28,8}} \sqrt{\frac{\text{Дж} \cdot \text{К} \cdot \text{моль}}{\text{моль} \cdot \text{К} \cdot \text{г}}} \approx \sqrt{118,36} \sqrt{1000 \frac{\text{м}^2}{\text{сек}^2}} \approx 344 \text{ м/сек.}$

которых чаще всего работают эхолоты рукокрылых) $\lambda \approx 1,1$ см и $\lambda \approx 3$ мм.

Акустическим волнам подобно всем другим волновым процессам присуще явление дифракции – огибания препятствий без отражения, размеры которых меньше длины волны. Поэтому чем меньше длина звуковой волны (выше частота), тем более детализированное представление об окружающих предметах можно получить с помощью эхолокации. Эксперименты показывают, что разрешающая способность эхолота летучих мышей составляет величину порядка 1 мм [48].

Второе преимущество при использовании ультразвука заключается в возможности посылать импульсы направленными пучками. Когда размер источника акустических волн (s) много меньше длины волны (λ), т.е. $s \ll \lambda$, волны представляют собой вложенные поверхности. В идеале, когда $s \ll \lambda$, и источник можно считать материальной точкой, акустические волны представляют собой концентрические сферы (рис. 49.А). Например, человеческая речь укладывается в диапазон $f = 80\text{--}300$ Гц, т.е. $\lambda = 1,1\text{--}4,3$ м, что значительно превышает длину голосовых связок ($s = 10\text{--}30$ мм). Вот, почему слышать голос собеседника можно, даже находясь у него за спиной (такая особенность генерирования звуков важна для стадных животных, к каковым относится и *Homo sapiens sapiens* L., 1758). В случае $s \sim \lambda$ звуковые волны посылаются в форме уплощённого фронта (рис. 49.Б), который можно превратить в направленные пучки.

Представители подотряда летучих мышей (*Microchiroptera* Dobson, 1875) генерируют ультразвуковые волны гортанью, и они выходят наружу либо через рот (например, у гладконосов (*Vespertilionidae* Gray, 1821)), либо через нос (например, у подковоносов (*Rhinolophidae* Gray, 1825)): $f = 30\text{--}80$ кГц, $\lambda = 4\text{--}11$ мм, что сопоставимо с размерами источника звуковых волн ($s = 2\text{--}8$ мм) – см. рис. 28. Здесь уместно напомнить (см. п. 3.3), что гортань у летучих мышей сильно увеличена – это отмечали исследователи ещё задолго до открытия эхолокации [141, 226]. Формированию направленности

Рисунок 49. Форма звуковой волны при различных соотношениях характерного размера излучателя (s) и длины волны (λ): А – $s \ll \lambda$; Б – $s \sim \lambda$

ультразвуковых сигналов служит своеобразный «рупор», образованный губами или носовыми складками. Направленные звуковые сигналы позволяют точнее позиционировать объекты, от которых происходит отражение²⁷. Кроме того, направленные пучки позволяют эффективнее использовать для ориентации явление реверберации – последовательное уменьшения интенсивности звука при его многократных отражениях.

Крыланы (*Megachiroptera* Dobson, 1875) – те из них, которые обладающие способностью к эхолокации (например, летучие собаки *Rousettus* Gray, 1821; макрогlossусы *Macroglossus* Cuvier F., 1824; циноптерусы *Cynopterus* Cuvier F., 1824) – производят пощёлкивания либо основанием языка, либо с помощью крыльев (вероятнее всего – костями запястья) [122, 159]: $f = 10\text{--}70$ кГц, $\lambda = 5\text{--}34$ мм. В этом случае, тоже $s \sim \lambda$.

Коэффициент затухания звуковой волны прямо-пропорционален квадрату её частоты, поэтому ультразвук быстро затухает. В этом заключается его третье преимущество для эхолокации на небольшие расстояния (не более 40 м; насекомых летучие мыши засекают за 3-5 м) – отсутствуют лишние, создающие помехи, отражательные сигналы. Вместе с тем, рукокрылым приходится поддерживать очень высокую громкость²⁸ ультразвука: 60–140 дБ.

Ультразвук эффективно поглощается шёрстным покровом, в том числе – волосами человека. По этой причине, летучие мыши часто врезаются в голову человека в погоне за выющимися вокруг него насекомыми, что может закончиться оцарапыванием, ослюнением и заражением человека вирусами, содержащимися в слюне [63].

5.6. Алгоритмы использования эхолокации различными таксономическими группами рукокрылых чрезвычайно разнообразны. А большинство видов из подотряда крыланов (*Megachiroptera* Dobson, 1875), питающиеся плодами растений, за исключением рода *Rousettus* Gray, 1821, вообще не обладают способностью к эхолокации.

Основные принципы эхолокации общие для всех рукокрылых [1, 9, 32, 48, 52, 53, 150]. Эхолокационные сигналы издаются в форме коротких импульсов. В процессе поиска добычи частота импульсов составля-

²⁷ Очень часто в популярной литературе ультразвуковые волны, испускаемые летучими мышами, ошибочно изображают в форме фрагментов концентрически расходящихся окружностей (подобно тому, как это показано на рис. 14.А). Направленные пучки испускаемых этими животными сигналов правильнее изображать в форме уплощённых фронтов (рис. 6, рис. 7, рис. 13.Б).

²⁸ Для сравнения: болевой порог для человеческого уха в пределах его слышимости 120 дБ.

ет 5–15 сек⁻¹ (примерно по одному на каждый взмах). Длительность импульсов обычно не превышает 30 мсек (в подавляющем большинстве случаев 5–10 мсек; у подковоносов *Rhinolophus* Lacerpede, 1799 может достигать 70 мсек), а их частотное наполнение зависит от вида животного и может изменяться (чаще всего в конце импульса частота падает на 10–20 кГц). Приближаясь к препятствию или в погоне за добычей, животное увеличивает частоту посылаемых импульсов (у некоторых видов – до 200 сек⁻¹) (рис. 50).

Интересные взаимоотношения складываются между насекомоядными летучими мышами и ночных бабочками-совками, которые тоже способны ориентироваться с помощью эхолокации, а следовательно – воспринимать ультразвуковые сигналы. При этом насекомые находятся в более выигрышном положении, поскольку для реагирования им достаточно услышать испускаемый сигнал, который распространяется на 20–40 м, а летучим мышам необходимо уловить и настроиться на поимку насекомого (что обычно происходит с расстояния 3–5 м) (рис. 42, рис. 43).

Рисунок 50. Сонограмма (распределение посылаемых звуковых импульсов по времени и частоте) двух видов летучих мышей (по данным [48]):

А – большой бурый кожан (*Eptesicus fuscus* Beauvois, 1796);

Б – большой подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774)

Разные виды совков, услышав ультразвуковые сигналы летучих мышей, реагируют либо складыванием крыльев и падением на землю, либо сложными манёврами, а некоторые несъедобные виды даже подают ответные сигналы, свидетельствующие о том, что их не следует употреблять

в пищу. Однако собственная система эхолокации может, в свою очередь, выдать местоположение бабочки [37, 38, 48, 60].

Контрольные вопросы к § 5

1. Опишите эхолокационный принцип определения расстояния до объекта. Приведите соответствующую формулу.
2. Опишите эхолокационный принцип определения скорости движущегося объекта. Приведите соответствующую формулу.
3. Какие животные используют эхолокацию для ориентации в пространстве?
4. Какие параметры окружающей среды влияют на скорость распространения в ней звука? Приведите соответствующую формулу.
5. Опишите сущность опытов Л. Спалланцани, приведших к открытию «ушного зрения» рукокрылых.
6. В каких случаях звуковые волны распространяются направленными пучками? Что такое реверберация?
7. Каковы преимущества и недостатки использования ультразвука для эхолокационного ориентирования в пространстве?
8. Каков частотный диапазон ультразвука, используемый рукокрылыми для эхолокационного ориентирования в пространстве? Все ли рукокрылые обладают способностью к эхолокации?
9. Каковы алгоритмы использования ультразвука рукокрылыми для эхолокационного ориентирования в пространстве?
10. Опишите взаимоотношения «борбы радарных устройств» летучими мышами и ночных бабочками-совками.

§ 6. Экология рукокрылых

6.1. Географическое распространение рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) характеризуется как убиквитарное, т.е. всесветное (рис. 51.А). Представители этого отряда отсутствуют только в Антарктиде и в приполярной зоне северного полушария. Ареал летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) (рис. 51.Б) гораздо шире, чем у крыланов (Megachiroptera Dobson, 1875) (рис. 51.В), и совпадает с границами ареала всего отряда. На некоторых островах Мирового Океана рукокрылые

являются единственными коренными обитателями из числа диких млекопитающих (Mammalia L., 1758)²⁹ [13, 36, 47, 48, 52, 53, 55, 58].

Рисунок 51. Ареалы отряда рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779), совпадающего с ним подотряда летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) (закрашено оранжевым) и подотряда крыланов (Megachiroptera Dobson, 1875) (оконтурено зелёной линией)

Наиболее высокие плотности популяций и видовое разнообразие рукокрылых имеют место в тропическо-экваториальной зоне и постепенно уменьшаются при движении в сторону высоких широт.

6.2. Питание у рукокрылых представляет собой интенсивный процесс в соответствие с высоким уровнем обмена веществ [48, 52, 53, 138, 194].

Большинство видов крыланов (Megachiroptera Dobson, 1875) являются плодоядными, а летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875) – насекомоядными. Однако известны и другие типы питания. Всего в отряде ру-

²⁹ Например, в фауне Новой Зеландии до прихода европейцев млекопитающие были представлены всего тремя видами – это новозеландский, или оклендский, морской лев (*Phocarctos hookeri* Gray, 1844), новозеландский морской котик (*Arctocephalus forsteri* Lesson, 1828) и два вида летучих мышей, выделенные в отдельное семейство футлярокрылых, или новозеландских, летучих мышей (Mystacinidae Simpson, 1945): новозеландский футлярокрыл (*Mystacina tuberculata* Gray, 1843) и большой футлярокрыл (*Mystacina robusta* Dwyer, 1962) [187].

кокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) выделяют 7 трофических групп (табл. 14, рис. 52) [232, 250].

Таблица 14

**Трофические группы рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779)
(по данным [232, 250])**

Трофическая группа	Пища	Пример	Рис. 52
плодоядные	фрукты и орехи	пальмовый, или соломенноцветный, крылан (<i>Eidolon helvum</i> Kerr, 1792)	А
нектарофаги	цветочный нектар и пыльца	индийская летучая лисица (<i>Pteropus medius</i> Temminck, 1825)	Б
воздушные насекомоядные	летающие насекомые (Insecta L., 1758)	юмасская ночница (<i>Myotis yumanensis</i> Allen H., 1864)	В
субстратные артроподофаги	насекомые (Insecta L., 1758), паукообразные (Arachnida Cuvier, 1812), хилоподы (Chilopoda Latreille, 1817) и диплоподы (Diplopoda de Blainville, 1844) в почве, опаде и коре деревьев	бледный гладконос (<i>Antrozous pallidus</i> Le Conte, 1856)	Г
рыбоядные	рыбы (Pisces L., 1758)	большой зайцегуб, или мексиканская рыбоядная летучая мышь (<i>Noctilio leporinus</i> L., 1758)	Д
кровососущие ³⁰	кровь млекопитающих (Mammalia L., 1758) и птиц (Aves L., 1758)	обыкновенный вампир (<i>Desmodus rotundus</i> Geoffroy E., 1810)	Е

³⁰ Кровососущие представители подсемейства Desmodontinae (Bonaparte, 1845) семейства листоносовых (Phyllostomidae Gray, 1825) являются единственными известными паразитами среди млекопитающих (Mammalia L., 1758).

хищные	мелкие четвероногие 31 (Tetrapoda Broili, 1913)	бахромчатогобый листонос (<i>Trachops cirrhosus</i> Spix, 1923)	Ж
		большой листонос, или гигантский лжевампир (<i>Vampyrum spectrum</i> L., 1758)	З

Рисунок 52. Рукокрылые во время добычи пищи (см. описание в табл. 14)

³¹ Надкласс четвероногих, или наземных позвоночных (Tetrapoda Broili, 1913), включает земноводных, или амфибий (*Amphibia* L., 1758), пресмыкающихся, или рептилий (*Reptilia* Laurenti, 1768), птиц (*Aves* L., 1758) и млекопитающих (*Mammalia* L., 1758).

Многие виды принадлежат одновременно двум или даже трём трофическим группам. Например, индийская летучая лисица (*Pteropus medius* Temminck, 1825) относится и к плодоядным, и к нектарофагам, а мохнатый листонос, или длинноволосый ложный вампир (*Chrotopterus auritus* Peters, 1856), – и к плодоядным, и к нектарофагам, и к воздушным насекомоядным.

6.3. Размножение экваториально-субтропических видов происходит два раза в год: в январе-марте и июне-августе (но каждая самка приносит приплод один раз в год). В указанные периоды самцы некоторых видов крыланов (самый известный пример – молотоголовый крылан (*Hypsignathus monstrosus* Allen H., 1861)) устраивают «токовища» – демонстрационное поведение, призванное облегчить самкам сравнение привлекательности потенциальных половых партнёров: каждый вечер с заходом солнца самцы слетаются к месту «токовища», подвешиваются на ветках деревьев группами по 50-150 особей в традиционном антиортостатическом³² положении на расстоянии 10-15 м друг от друга, издают резкие металлические звуки и совершают хлопающие движения крыльями. Резко увеличенная гортань у «токующих» видов крыланов (см. п. 3.3) не является средством извлечения ультразвука для эхолокации, но является характерным примером полового отбора [35, 48, 139, 194].

Летучие мыши (Microchiroptera Dobson, 1875) умеренных широт, впадающие в зимнюю спячку (см. п. 6.6), размножаются один раз в год. Овогенез у самок запускается с началом гибернации, после окончания которой происходит оплодотворение. При этом, сперматогенез у самцов продолжается с весны до поздней осени. Копуляция может происходить как весной, так и осенью. Последний вариант реализуется чаще всего, и в этом случае оплодотворение не происходит до весны: сперматозоиды сохраняются в жизнеспособном состоянии во влагалище и преддверии самки (см. п. 3.6), чему способствует понижение температуры тела в период зимней спячки. У некоторых видов летучих мышей обнаружены сложные звуковые сигналы с многослоговой структурой, которые издают самцы для привлечения самок [35, 36, 50, 52, 53, 121].

Рукокрылые полигамны, т.е. самец спаривается со всеми доступными ему самками, а каждая самка – со всеми подходящими ей самцами.

³² Положение тела «вниз головой».

При этом, «оральные ласки» крыланов, часто становящиеся предметом обсуждения в средствах массовой информации, имеют в своей основе не чувственные удовольствия, а вполне понятную репродуктивную цель: со стороны самца – удалить сперму других самцов из влагалища очередной партнёрши; со стороны самки – получить максимальную дозу семени для оплодотворения (в том числе – имея в виду описанные поведение самцов перед спариванием).

Беременная самка самостоятельно добывает пропитание, потому у подавляющего числа видов рождается лишь один детёныш (рис. 31.Б). При этом, для вынашивания используется правый рог матки (см. п. 3.6), который с каждым новым родами увеличивается в размерах относительно левого. Два детёныша нередко появляются на свет у самок вечерниц (*Nyctalus* Bowdich, 1825), широкоушек (*Barbastella* Gray, 1821), нетопырей (*Pipistrellus* Kaup, 1829) и кожанов (*Eptesicus* Rafinesque, 1820) (рис. 31.А) – в

Рисунок 53. Самка красного волосатохвоста (*Lasiurus borealis* Müller, 1776) с 3-мя детёнышами

этом случае используются оба маточных рога. У волосатохвостов (*Lasiurus* Gray, 1831) обнаруживали трёх детёнышей (рис. 53), и это максимальное достоверно зафиксированное их количество.

Продолжительность беременности и молочного вскармливания потомства в зависимости от вида варьирует в широких пределах: 1,5–8,0 мес. и 1,5-9,0 мес., соответственно. Например, у водяной ночницы (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817) вынашивание плода происходит за 54 сут., а у гигантской летучей лисицы, или калонга (*Pteropus vampyrus* L., 1758) – 192 сут.. Самка обыкновенного вампира (*Desmodus rotundus* Geoffroy E., 1810) вынашивает плод около 8 мес., а затем ещё 10 мес. выкармливает детёныша молоком, с 2-хмесячного возраста подкармливая его отрыгнутой кровью. Сроки беременности даже в пределах вида могут несколько изменяться, так как скорость созревания плода у рукокрылых зависит от уровня метаболизма матери и температуры её тела – последняя зависит от степени выхода из гибернации, а также плотности материнской колонии.

Детёныши рождаются крупными (до 25-40 % массы взрослой особи), но голыми и слепыми. Ещё одной уникальной особенностью рукокрылых является то, что в норме при родах плод движется по родовым путям ногами вперёд. Рождение детёныша любого пола равновероятно. Самцы не принимают участие в воспитании потомства, и забота о нём полностью ложится на самок, которые формируют т.н. материнские колонии. Детёныш прочно прикрепляется раздвоенными вилкообразными молочными зубами к соску матери, а лапками держаться за волосяной покров. Ложные соски в паховой области (см. п. 2.8) служат местом дополнительного прикрепления. Некоторые виды из семейства бульдоговых, или складчатогубых (*Molossidae* Gervais, 1856), практически полностью лишены волосяного покрова (один из таких видов показан на рис. 24), что существенно затрудняет закрепление детёныша на теле матери – здесь на помощь приходят кожные складки по бокам тела (в которые взрослые особи обычно укладывают крылья). У крыланов детёныш постоянно находится на теле матери. Летучие мыши через 7-12 сут. после родов могут оставлять потомство в материнских колониях, но всегда безошибочно находят своих детей по индивидуальным голосовым сигналам. В случае опасности, мать улетает вместе с детёнышем. Глаза у детёнышей прорезаются в течение первой недели, молочные зубы сменяются постоянными на 2-4 нед., а самостоятельные перелёты начинаются у мелких видов с 3-5 недели, у крупных крыланов – через 2-4 мес..

6.4. Колониальное поведение рукокрылых базируется на хорошо развитом стадном инстинкте, хотя размеры колоний у разных видов могут различаться на несколько порядков: например, широкоушки (*Barbastella* Gray, 1821) формируют небольшие скопления, куда входят всего несколько особей (рис. 54.А), а колония бульдоговых летучих мышей, или складчатогубов (*Molossidae* Gervais, 1856), обитающих в пещере Брэкен на территории американского штата Техас, насчитывает порядка 10 млн особей, а общая численность смешанной колонии приближается к 20-30 млн (рис. 54.Б) [35, 36, 48, 50].

Особенностью стадного инстинкта рукокрылых является отсутствие коллективного защитного поведения: животные не только не производят совместных атак на проникшего в убежище хищника, но даже не подают сигналов опасности, которые воспринимались бы всей колонией.

Рисунок 54. Размеры колоний рукокрылых: А – небольшая, включающая несколько особей, колония европейской широкоушки (*Barbastella barbastellus* Schreber, 1774); Б – гигантская колония бульдоговых летучих мышей, или складчатогубов (*Molossidae* Gervais, 1856), покидающая пещеру Брэкен в Техасе для вечерней кормёжки

Колонии крыланов (*Megachiroptera* Dobson, 1875) – т.н. «лагеря» – занимают огромные территории, могут включать в себя сотни тысяч особей обоих полов и имеют определённые черты иерархии в том смысле, что более удобные высокие подвешивания для отдыха принадлежат более сильным самцам. На участке одного крупного самца может находиться несколько самок.

Летучие мыши (*Microchiroptera* Dobson, 1875) умеренной зоны формируют четыре основных типа колоний: 1. наиболее крупные зимовочные колонии; 2. небольшие гонные колонии, которые образуются весной и ранней осенью для спаривания; 3. материнские колонии, в которые группируются беременные и родившие самки в летний период; 4. летние мужские колонии, к которым могут примыкать неполовозрелые самки. Материнские колонии имеют чрезвычайно важное значение для выживания потомства. В этих колониях создаётся особый микроклимат с температурой, на несколько градусов выше окружающей среды: в таких условиях, во-первых, оптимизируется срок беременности самок, а во-вторых, рождающиеся голыми детёныши оказываются в благоприятных условиях.

Летучие мыши (*Microchiroptera* Dobson, 1875) экваториально-тропической зоны не имеют зимовочных колоний и демонстрируют более разнообразные варианты совместного проживания. Например, в колониях хоботкового мешкокрыла (*Rhynchonycteris naso* Wied-Neuwied, 1820), обитающий в Центральной и Южной Америке, среди самцов имеется строгая иерархия (которая, в частности определяется уровнем половых гормонов в моче, запасаемой в специальных кожных складках-«мешочках» летатель-

ных перепонки и разбрызгиваемой при встрече двух особей в результате интенсивных движений крыльями) [186]. У двулинейного мешкокрыла (*Saccopteryx bilineata* Temminck, 1838) имеются вполне оформленные гаремы, когда в небольшой колонии имеется один самец, несколько самок и лишь не половозрелые самцы [247].

Колонии рукокрылых могут быть как моновидовыми, так и смешанными. Второй тип встречается гораздо чаще – хотя бы потому, что количество удобных убежищ ограничено. Кроме того, смешанные колонии позволяют более эффективно использовать кормовые ресурсы.

Размер колонии во многом зависит от возможности прокормления входящих в неё особей. Быстролётные виды – например (см. табл. 4), принадлежащие родам длинокрылов (*Miniopterus* Bonaparte, 1837), складчатогубов (*Tadarida* Rafinesque, 1814), кожанов (*Eptesicus* Rafinesque, 1820) – могут значительно удаляться от убежища, и территория их разлёта способна прокормить большое количество особей. Напротив, тихоходные виды – например, ушанов (*Plecotus* Geoffroy E., 1818), широкоушки (*Barbastella* Gray, 1821) – имеют незначительный радиус разлёта, и на этой территории может прокормиться лишь малочисленная колония. Однако нельзя исключать, что именно более выраженный стадный инстинкт быстролётных видов стимулировал развитие способностей к высоким скоростям локомоции [35, 36, 50].

6.5. Сезонные миграции совершают не только рукокрылые умеренных широт (те из них, которые не впадают в спячку – см. п. 6.6) в поисках кормовой базы, но рукокрылые тропической зоны либо в засушливый период, либо к местам массового созревания фруктов.

Рисунок 55. Гильберт Уайт (Gilbert White) (1720–1793)

Первым учёным, в трудах которого содержится информация о дальних перелётах рукокрылых был знаменитый английский «священник-натуралист» и один из первых «профессиональных орнитологов» Гильберт Уайт (1720–1793) (рис. 55). В наши дни, когда сезонные миграции птиц (*Aves* L., 1758) уже давно никого не удивляют, являясь основой для понимания механизмов распространения возбудителей инфекционных заболеваний [40, 72, 41, 44, 93], перелёты

рукокрылых часто рассматривают по аналогии с перелётами птиц [56, 97, 151, 203]. В середине XVIII века логика была прямо противоположная: анализируя данные, приведённые К. Экмарком в его книге «*Migrationes avium*» (1757), о том, что ласточки-де зимуют на дне прудов³³, Г. Уайт использовал пример миграций летучих мышей [249].

Спустя примерно столетие, в середине XIX века, два друга-естествоиспытателя – Александр Андреевич Кейзерлинг (1815-1891) (рис. 56) и Иоганн Генрих Блазиус (1809–1870) (рис. 57) – в ходе научной экспедиции по западным окраинам Российской Империи, описывая новый вид летучий мышей, известный сегодня как северный кожанок (*Eptesicus nilssoni* Keyserling et Blasius, 1839), выдвинули предположение о значительных сезонных миграциях этого вида, объясняющее его появление в северной части Европы летом и исчезновение осенью [120]. Позже И.Г. Блазиус ещё раз вернётся к проблеме миграций северного кожанка, подчёркивая массовый характер этого явления [119].

Новый этап в изучении миграций рукокрылых наступил в начале XX века: руководитель отдела млекопитающих в американском Музее сравнительной зоологии им. Луи Агассиса Гловер Моррилл Аллен (1879–1942) (рис. 58), начинавший свою научную карьеру как орнитолог, стал кольцевать летучих мышей [106]. Этот подход применяется и в настоящее время. Лёгкое кольцо с широкой прорезью одевается на предплечье или лучевую кость ближе к первому пальцу таким образом, чтобы боковая перепонка (рис. 11) входила в прорезь кольца, а плечевая перепонка деформировалась бы при этом в минимальной степени (рис. 59.А). На кольце гравировается идентификатор и адрес организации, куда необходимо отослать информацию об обнаружении кольца (и само кольцо – в случае гибели животного) [39, 57, 59, 69, 70, 164].

Несмотря на то, что летательная перепонка рукокрылых лишена волосяного покрова, использование татуировок для мечения этих животных не получила широкого распространения, поскольку кожные покровы чрезвычайно тонкие, а сосудистое переплетение – плотное (см. п. 2.2), что увеличивает вероятность травмирования. Гораздо более серьёзные перспективы имеются у трекеров – спутниковых или взаимодействующих с

³³ Ошибочный тезис о ласточках, зимующих на дне прудов, часто приписывают К. Линнею, хотя он всего лишь рецензировал книгу К. Экмарка «*Migrationes avium*» (1757), хотя и не высказал критики в адрес этого тезиса.

сетью наземных станций. Учитывая стремительную миниатюризацию электронных устройств, трекеры уже сегодня могут использоваться не только на крупных (рис. 59.Б), но и на мелких (рис. 59.В) видах [137, 211, 224].

Рисунок 56. Александр Андреевич Кейзерлинг (1815-1891)

Рисунок 57. Иоганн Генрих Блазиус (Johann Heinrich Blasius) (1809–1870)

Рисунок 58. Гловер Моррилл Аллен (Glover Morrill Allen) (1879–1942)

Рисунок 59. Методы изучения миграционного поведения рукокрылых:

А – окольцованная гигантская вечерница (*Nyctalus lasiopterus* Schreber, 1780);

Б – молотоголовый крылан (*Hypsignathus monstrosus* Allen H., 1861);

В – большая ночница (*Myotis myotis* Borkhausen, 1797)

Наиболее известным примером миграций рукокрылых являются массовые перелёты пальмовых, или соломенноцветных, крыланов (*Eidolon helvum* Kerr, 1792), обитающих в Африке по обе стороны экватора и совершающие миграции на 2500 км в поисках кормовой базы, сбиваясь в гигантские стаи численностью до миллиона особей (рис. 60.А). Налёты подобных полчищ на фруктовые плантации (рис. 60.Б) наносят серьёзный

экономический ущерб. Вместе с тем, крыланы способны распространять семена многих видов растений на огромных пространствах, не успевая переваривать семена вследствие ускоренного избавления от непереваренных остатков пищи (см. п. 3.5). Помимо семян, значительные ежегодные миграции крыланов существенно способствуют, в частности, переносу связанных с крыланами патогенов [89, 98-101, 122, 208, 242].

Рисунок 60. Ежегодные миграции пальмовых, или соломенноцветных, крыланов (*Eidolon helvum* Kerr, 1792): А – традиционные маршруты перелётов; Б – стая во время перелёта (по данным [243])

Изменения в пространственном распределении кормовой базы являются движущей силой миграционных процессов и у летучих мышей. Это вполне очевидно для насекомоядных видов умеренной зоны, которые с приближением морозного периода либо впадают в спячку (см. п. 6.6), либо вынуждены мигрировать на территории с достаточным количеством пищи. При этом, миграции в южном направлении свойственны даже гибернарующим, у которых места расположения гонных и летних колоний редко совпадают с местами зимовки. Перелёты могут совершаться не только в южном направлении, но и для смены высотного пояса, как это делает, например, широкоухий складчатогуб (*Tadarida teniotis* Rafinesque, 1814) в горах Южной Европы, Кавказа и Средней Азии. Лишь немногие виды умеренных широт совершают сезонные перелёты на столь значительные расстояния, чтобы не впасть в спячку и сохранять активность в течение всего года. К таковым относятся быстролётные виды – в Северной Евразии это некоторые виды длиннокрылов (*Miniopterus* Bonaparte, 1837),

складчатогубов (*Tadarida Rafinesque*, 1814) и кожанов (*Eptesicus Rafinesque*, 1820) [35, 36, 50, 179, 199, 220].

У рукокрылых сильно развит инстинкт хоминга – в результате возвратных миграций эти животные стремятся занять свои прежние убежища. В экспериментах по изучению хоминга отловленных животных выпускали на различных расстояниях от места их постоянного обитания (вплоть до нескольких сотен километров), и они возвращались назад в течение суток. При этом, следует подчеркнуть два обстоятельства: во-первых, доля вернувшихся особей падает с увеличением расстояния; во-вторых, доля вернувшихся особей не зависит от возможности пользоваться зрением. Имеются данные о том, что рукокрылые обладают способностью ориентироваться по силовым линиям магнитного поля Земли [36, 111, 201, 248].

6.6. Гибернация у видов умеренной зоны является формой адаптации к наступлению морозного периода, когда отсутствует необходимая кормовая база.

Все птицы (*Aves* L., 1758) и практически все млекопитающие (*Mammalia* L., 1758) являются гомойтермными (теплокровными) животными, т.е. способными поддерживать собственную температуру тела независимо от температуры окружающей среды. Современные пресмыкающиеся, или рептилии 34 (*Reptilia* Laurenti, 1768), земноводные, или амфибии (*Amphibia* L., 1758), а также другие менее организованные животные являются пойкилотермными (холоднокровными) и не способны поддерживать независимую от внешней среды температуру посредством физиологических процессов. Среди млекопитающих пойкилотермией обладают только голые землекопы (*Heterocephalus glaber* Ruppell, 1842) [13, 52, 53, 172].

Физиологической особенностью рукокрылых является чередование периодов гомойтермности и пойкилотермности. В период активности (когда частота сердечных сокращений достигает 1000 мин^{-1}) рукокрылые контролируют температуру своего тела, как это делают все теплокровные животные, и главным образом, принимают меры к охлаждению тела, температура которого поднимается до 45-48 °С. Даже летом в умеренных широтах и круглогодично в экваториально-тропической зоне у рукокрылых

³⁴ Дискуссионным остаётся вопрос о возможной гомойтермности вымерших динозавров (*Dinosauria* Owen, 1842) и птерозавров (*Pterosauria* Kaup, 1834).

имеется два типа сна: 1. т.н. «чуткий сон», когда температура тела отличается от температуры окружающей среды, и, будучи потревожены, зверьки быстро пробуждаются и реагируют на раздражитель; 2. глубокий (летаргический) сон, когда температура тела приближается к температуре окружающей среды, подобно холонокровным животным, и выход из летаргического сна требует определённого времени для запуска физиологических процессов. У подавляющего большинства видов оба вида сна приходится на светлую, а период активность – сумеречную и темновую часть суток, однако эта зависимость может нарушаться: например, северный кожанок (*Eptesicus nilssoni* Keyserling et Blasius, 1839) в северной части своего ареала иногда вынужден кормиться и днём, когда воздух достаточно прогреется для лёта насекомых.

Гибернация в зимний период у видов умеренной зоны представляет собой вариант летаргического сна продолжительностью 4-7 мес. (в зависимости от фенологических особенностей местности). Температура тела у гибернирующего животного может опускаться вслед за температурой окружающей среды до 0–10 °С и может периодически опускаться даже ниже нуля, до -7,5 °С, но переохлаждение не может быть продолжительным, иначе может закончиться гибелью животного. Это объясняет тот факт, что далеко не каждое укрытие пригодно для зимней спячки (температура в нём должна удерживаться в диапазоне 0–10 °С). В процессе гибернации частота сердечных сокращений падает до 5-7 мин⁻¹, уровень метаболизма у рукокрылых при 1-5 °С составляет 0,1-0,5 % от этого показателя в активном состоянии, повышается концентрация неферментативных антиоксидантов – ретинола (витамина А) и токоферола (витамина Е). Зимняя спячка не является непрерывным процессом: в ней можно выделить более продолжительные циклы оцепенения и возбуждения (один раз в несколько сут.), когда температура тела на несколько часов резко поднимается выше уровня воздуха в убежище (рис. 61). При возбуждении происходит выделение мочи и небольших порций фекалий, животное может даже кормиться (если это не требует значительных перемещений) и осуществлять акт копуляции (при повышении температуры воздуха весной) [4, 23, 25, 166].

Предполагается, что именно способность к летаргическому сну (не только в период зимней гибернации, но и при отдыхе в тёплые периоды года) объясняет удивительно большую продолжительность жизни руко-

крылых (8-40 лет) по сравнению с другими млекопитающими близкого размера (рис. 62) [54, 77, 218, 233]. Максимальная продолжительность жизни (38 год) зафиксирована у ночницы Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann, 1845), которая была окольцована в Бирюсинских пещерах (РФ, Красноярский край) в сентябре 1962 г., а возврат кольца получен там же в сентябре 2000 г. [77].

Рисунок 61. Температура тела северного кожанка (*Eptesicus nilssoni* Keyserling et Blasius, 1839) в период гибернации (по экспериментальным данным [4]):

А – чередование периодов оцепенения и возбуждения;

Б – ход температуры при возбуждении

Рисунок 62. Зависимость продолжительности жизни от веса млекопитающих (по данным [218]). Стрелка указывает на точку для ночницы Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann, 1845) в возрасте 38 лет (по данным [77])

Контрольные вопросы к § 6

1. Охарактеризуйте географическое распространение рукокрылых, принадлежащих различным подотрядам. В каких природных зонах Земли наблюдается наибольшая плотность популяций рукокрылых?
2. Дайте характеристику основным трофическим группам рукокрылым.
3. Насколько широко распространён вампиризм среди рукокрылых?
4. В чём заключаются различия в размножении экваториально-субтропических и бореальных видов рукокрылых?
5. Каковы особенности спаривания рукокрылых?
6. Опишите особенности выкармливания потомства рукокрылыми?
7. Охарактеризуйте основные типы колоний рукокрылых. В чём особенность их стадного инстинкта?
8. Сформулируйте причины сезонных миграций рукокрылых. Что такое инстинкты хоминга? В чём отличие миграционного поведения рукокрылых и птиц.
9. Каковы методы изучения миграций рукокрылых?
10. Каковы основные типы гибернации рукокрылых? В чём заключаются особенности физиологического состояния рукокрылых в период гибернации?

Данное учебное пособие, безусловно, не охватывает всех аспектов биологии рукокрылых: авторы ставили перед собой более скромную задачу – познакомить интересующуюся аудиторию с особенностями этого замечательного отряда. На протяжении всего изложения приходилось постоянно прибегать к звучным эпитетам: «единственные среди млекопитающих ...», «одни из немногих животных ...», «удивительные способности ...» и т.п.. Однако наибольшее значение для человечества представляет способность рукокрылых переносить множество вирусных инфекций без выраженной клинической симптоматики, выделяя при этом инфекционные агенты в количествах, достаточных для заражения других потенциальных хозяев (т.е. являться природным резервуаром таких вирусов). И если ещё полвека назад рукокрылые рассматривались как достаточно экзотические хозяева вирусов, патогенных для человека и сельскохозяйственных животных, то сегодня представители Chiroptera прочно удерживают лидирующие позиции по уровню внимания к себе со стороны вирусологов. Следует ожидать, что изучение особенностей именно этих крылатых млекопитающих позволят в обозримом будущем взять под контроль наиболее опасные инфекционные заболевания.

Библиографический список

1. Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. Эхолокация в природе. – Л.: Наука, 1974. – 513 с.
2. Альховский С.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Щетинин А.М., Самохвалов Е.И., Аристова В.А., Гительман А.К., Ботиков А.Г. Генетическая характеристика вируса Узун-Агач (Uzun-Agach – UZAV Bunyaviridae, Nairovirus), изолированного в Казахстане от остроухой ночницы *Myotis blythii oxygnathus* Monticelli, 1885 (Chiroptera; Vespertilionidae) // Вопросы вирусологии. – 2014. – Т. 59. – № 5. – С. 23–26.
3. Альховский С.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Щетинин А.М., Дерябин П.Г., Самохвалов Е.И., Гительман А.К., Ботиков А.Г. Таксономия вируса Иссык-Куль (Issyk-Kul virus, ISKV; Bunyaviridae, Nairovirus), возбудителя Иссык-Кульской лихорадки, изолированного от летучих мышей (Vespertilionidae) и клещей *Argas (Carios) vespertilionis* (Latreille, 1896) // Вопросы вирусологии. – 2013. – Т. 58. – № 5. – С. 11–15.
4. Ануфриев А.И., Ревин Ю.В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии // *Plecotus et al.* – 2006. – № 9. – С. 8–17.
5. Борисенко А.В. Сравнительная морфология, эволюция женской репродуктивной системы и биология размножения гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera) // Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук. – М.: МГУ им. М.В. Ломоносова (биологический факультет), 2000. – 242 с.
6. Ботвинкин А.Д. Вирусы и летучие мыши // Вопросы вирусологии. – 2021. – Т. 66. – № 4. – С. 259-268. DOI: 10.36233/0507-4088-79
7. Волжина Н.С. Изменчивость волосяного покрова летучих собак и некоторых насекомоядных рукокрылых // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия «Биологическая». – 1951. – Т. 56. – № 4. – С. 21–30.
8. Галанин И.Ф. Органы дыхания представителей типа Chordata. Учебно-методическое пособие. – Казань: Казанский федеральный университет, 2013. – 39 с.
9. Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных. – М.: Государственное издательство физико-математической литературы, 1961. – 110 с.

10. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков И.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. – М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1963. – 640 с.
11. Гуртовой Н.Н. Эколоморфологические различия в строении носовой полости у представителей насекомоядных, рукокрылых и грызунов // Зоологический журнал. – 1966. – Т. 45. – № 10. – С. 1536–1551.
12. Гуртовой Н.Н. Морфофункциональный анализ носовой полости насекомоядных и рукокрылых // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М.: Московский государственный университет (кафедра зоологии позвоночных), 1970. – 17 с.
13. Держинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных. – М.: Академия, 2013. – 464 с.
14. Еськов Е.К. Использование статического электричества в коммуникациях пчел // Пчеловодство. – 2020. – № 5. – С. 14-17.
15. Еськов Е.К., Сапожников А.М. Об отношении пчёл к электрическому полю // Известия Академии наук СССР. Серия Биологическая. – 1979. – № 3. – С. 395-400.
16. Жарова Г.К. Некоторые особенности пищеварения у летучих мышей // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63. – № 10. – С. 1594–1596.
17. Жарова Г.К. Морфофункциональные особенности пищеварительного тракта рукокрылых // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М.: Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова, 1990. – 26 с.
18. Жеденов В.Н. Лёгкие и сердце животных и человека (в естественно-историческом развитии). – М.: Высшая школа, 1961. – С. 215–311.
19. Жилин Р.А., Любченко Е.Н., Короткова И.П., Кожушко А.А., Капралов Д.В. Отличительные черты в строении сердца двухцветного кожана (*Vespertilio murinus*) // В сб.: Роль аграрной науки в развитии лесного и сельского хозяйства Дальнего Востока. Материалы IV Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции. – Уссурийск: Изд-во ПГСХА, 2020. – С. 305-311.
20. Жукова Н.Ф., Ковтун М.Ф. Влияние различных факторов на скорость прохождения пищи у насекомоядных рукокрылых // В кн.: Рукокрылые (морфология, экология» паразиты, охрана). – Киев: Наукова думка, 1968. – С. 50–54.

21. Забаринский П. Хайрем Максим // Техника молодежи. – 1934. – № 8. – С. 54–57.
22. Зверев В.В., Бойченко М.Н., Быков А.С. Медицинская микробиология, вирусология и иммунология. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2020. – 448 с.
23. Ильина Т.Н., Баишникова И.В., Белкин В.В., Якимова А.Е. Содержание ретинола и α -токоферола у летучих мышей в период гибернации // Труды Карельского научного центра РАН. – 2017. – № 5. – С. 79–88. DOI: 10.17076/eb574
24. Каверин Н.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Парамиксовирусы (Paramyxoviridae) // В кн.: Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / Ред.: Д.К. Львов. – М.: МИА, 2013. – С. 192–197.
25. Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих. – М.: Наука, 1985. – С. 194–233.
26. Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. Вклад кожи летательных перепон в общий газообмен у рукокрылых (Chiroptera) // Доклады национальной академии наук Украины. – 2007. – № 9. – С. 140–145.
27. Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. Адаптивная радиация и эволюция рукокрылых (Chiroptera) в свете эколого-этологической концепции (обзор). – Сборник Трудов Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. – 2016. – Т. 38. – С. 298–349.
28. Ковтун В.Ф. Аппарат локомоции рукокрылых. – Киев: Наукова думка, 1978. – 230 с.
29. Коконова М.С., Борисевич С.В. Энцефалит Хендра // Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение. – 2015. – № 3. – С. 52–55.
30. Колобухина Л.В., Меркулова Л.Н., Щелканов М.Ю., Бурцева Е.И., Лаврищева В.В., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Прилипов А.Г., Прошина Е.С., Авдеев С.Н., Суточникова О.А., Базарова М.В., Келли Е.И., Церукалова Н.Д., Бланк И.А., Шестакова О.М., Коливашко О.Н., Арсенева Т.В., Амброси О.Е., Шульдяков А.А., Попов А.Ф., Симакова А.И., Малышев Н.А., Чучалин А.Г., Львов Д.К. Пандемический грипп в России: отличительные особенности клинического течения и отсутствие ранней этиотропной терапии как фактор риска развития тяжёлых форм заболевания // Терапевтический архив. – 2011. – Т. 83. – № 9. – С. 48–53.

31. Колобухина Л.В., Щелканов М.Ю. Вирусные инфекции дыхательных путей // В кн.: Пульмонология. Национальное руководство / Ред.: А.Г. Чучалин. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2016. – Глава 6. – С. 143–170.
32. Константинов А.И., Мовчан В.Н. Звуки в жизни зверей. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1985. – 304 с.
33. Краснова Е.И., Проворова В.В., Хохлова Н.И., Куимова И.В. Ближневосточный респираторный синдром // Лечащий врач. – 2015. – № 11. – С. 40–45. URL: <https://www.lvrach.ru/2015/11/15436337/>
34. Крускоп С.В. Бакулюмы рукокрылых Индокитая: ринолофоиды (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae) // Plecotus et al. – 2014. – V. 17. – P. 3–17.
35. Кузякин А.П. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). – М.: Государственное издательство «Советская наука», 1950. – 444 с.
36. Курсков А.Н. Рукокрылые охотники. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 136 с.
37. Лапшин Д.Н. Эхолокационная система ночных бабочек (Lepidoptera, Noctuidae) // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. LXXVIII. – № 1. – С. 22–39.
38. Лапшин Д.Н. Эхолокационная система бабочек. – М.: Наука, 2005. – 206 с.
39. Линдеман Г.Б., Субботин А.Е. О пролете летучих мышей в глинистых полупустынях Заволжья // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 1983. – Т. 88. – № 4. – С. 88–90.
40. Львов Д.К., Ильичёв В.Д. Миграции птиц и перенос возбудителей инфекции. – М.: Наука, 1979. – 270 с.
41. Львов Д.К., Прилипов А.Г., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Шилов А.А., Гребенникова Т.В., Садыкова Г.К., Ляпина О.В. Молекулярно-генетический анализ биологических свойств высокопатогенных штаммов вируса гриппа А/Н5N1, изолированных от диких и домашних птиц в период эпизоотии в Западной Сибири (июль 2005 г.) // Вопросы вирусологии. – 2006. – Т. 51. – № 2. – С. 15-19.
42. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Аренавирусы (Arenaviridae) // В кн.: Медицинская вирусология / Ред.: академик РАМН Д.К. Львов. – М.: МИА, 2008. – С. 127–130.

43. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Аренавирусы (Arenaviridae) // В кн.: Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / Ред.: Д.К. Львов. – М.: МИА, 2013. – С. 271–274.

44. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Бурцева Е.И., Галкина И.В., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Усачев Е.В., Ляпина О.В., Шляпникова О.В., Поглазов А.Б., Славский А.А., Морозова Т.Н., Васильев А.В., Забережный А.Д., Джаркенов А.Ф., Габбасов Ф.Б., Евдокимова М.И., Алипер Т.И., Литвин К.Е., Громашевский В.Л., Власов Н.А., Яшкульов К.Б., Ковтунов А.И., Онищенко Г.Г., Непоклонов Е.А., Suarez D.L. Эпизоотия среди лебедей-шипун (Cygnus olor) в нижней дельте Волги (ноябрь 2005 г.), вызванная высокопатогенным вирусом гриппа А/Н5N1 // Вопросы вирусологии. – 2006. – Т. 51. – № 3. – С. 10-16.

45. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Прилипов А.Г., Дерябин П.Г., Федякина И.Т., Галкина И.В., Киреев Д.Е., Фролов А.В., Аканина Д.С., Усачёва О.В., Шляпникова О.В., Поглазов А.Б., Морозова Т.Н., Прошина Е.С., Гребенникова Т.В., Забережный А.Д., Яковлев С.С., Щербакова Л.О., Шаповалов А.В., Жалин М.В., Руденко В.П., Пичуев А.Е., Литвин К.Е., Варкентин А.В., Стешенко В.В., Харитонов С.П., Прошина Е.С., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Алипер Т.И., Мартыновченко В.В., Лысенко С.Н., Власов Н.А., Непоклонов Е.А. Расшифровка эпизоотической вспышки среди диких и домашних птиц на юге европейской части России в декабре 2007 г. // Вопросы вирусологии. – 2008. – Т. 53. – № 4. – С. 18–23.

46. Львов Д.К., Ямникова С.С., Федякина И.Т., Аристова В.А., Львов Д.Н., Ломакина Н.Ф., Петрова Е.С., Злобин В.И., Хаснатинов М.А., Чепургина Е.А., Ковтунов А.И., Джаркенов А.Ф., Санков М.Н., Леонова Г.Н., Маслов В.А., Щелканов М.Ю., Непоклонов Е.А., Алипер Т.И. Экология и эволюция вирусов гриппа в России (1979-2002 гг.) // Вопросы вирусологии. – 2004. – Т. 49. – № 3. – С. 17–24.

47. Медников Б.М. Биология: формы и уровни жизни. – М.: Просвещение, 1994. – 415 с.

48. Млекопитающие. Полная иллюстрированная энциклопедия в 2-х книгах. Книга 2: полукопытные, копытные, грызуны, зайцеобразные, слоновые, прыгунчики, насекомоядные, рукокрылые, неполнозубые, сумчатые, однопроходные / Ред.: Д. Макдональд. – М.: Омега, 2007. – 504 с.

49. Манин А.С. Популярная история Земли. – М.: Наука, 1980. – 224 с.
50. Мосияш С.С. Летающие ночью. – М.: Знание, 1985. – 160 с.
51. Мусил Я. Основы биохимии патологических процессов. – М.: Медицина. – 1985. – 425 с.
52. Наумов С.П. Зоология позвоночных: учебник для студентов педагогических институтов по биологическим специальностям. – М.: Просвещение, 1982. – 464 с.
53. Наумов С.П., Карташёв Н.Н. Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие: учебник для биологических специальностей университетов. – М.: Высшая школа, 1979. – 272 с.
54. Орлов О.Д., Каминская Л.А., Мещанинов В.Н. Почему летучие мыши долго живут: предварительный анализ гипотез высокой продолжительности жизни рукокрылых // Научный диалог. – 2012. – № 2. – С. 147–151.
55. Павлинов И.Я., Борисенко А.В., Крускоп С.В., Яхонтов Е.Л. Млекопитающие Евразии. Книга 2: Non-Rodentia. М.: МГУ, 1995. – 333 с.
56. Панютин К.К. Дальние миграции рукокрылых, окольцованных в Воронежском заповеднике // В кн.: Миграции животных. – Вып. 5. – Л.: Наука, 1968. – С. 182–184.
57. Панютина А.А., Корзун Л.П. Морфо-функциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 5. – С. 573–587.
58. Рабочая группа по рукокрылым. Летучие мыши и хироптологи. Сайт на базе Зоологического Музея МГУ. URL: <http://zmmu.msu.ru/bats/rbgrhp/authors.html>
59. Рахматулина И.К. Проблема изучения миграций и мечение рукокрылых (Chiroptera) в европейской части России и на Кавказе // Plecotus et al. – 2010. – Т. 13. – С. 91–94.
60. Редер К. Взаимодействие между летучими мышами и ночными бабочками при помощи ультразвука // В сб.: Проблемы бионики. – М.: Мир, 1965. – С. 75.
61. Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. Иммунология. – М.: Мир, 2000. – 593 с.
62. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Крусков С.В., Лисовский А.А., Спасская Н.Н., Борисенко А.В., Панютина А.А. Разнообразие млекопитающих. Часть I. – М.: КМК, 2004. – 366 с.

63. Сельникова О.П., Антонова Л.А., Моисеева А.В., Ботвинкин А.Д. Случай бешенства у человека в Украине, связанный с укусом летучей мыши // Эпидемиология и инфекционные болезни. – 2006. – № 5. – С. 55–56.
64. Сергеев Б.Ф. Живые локаторы океана. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 152 с.
65. Сивухин Д.В. Общий курс физики: учебное пособие в 5-ти тт.. – Т. 2. Термодинамика и молекулярная физика. – М.: Физматлит, 2005. – 544 с.
66. Симмонс Н. Встать на крыло // В мире науки. – 2009. – № 3. – С. 50–59.
67. Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. – М.: Наука, 1973. – 488 с.
68. Степанчук А.П. Морфометрические исследования предсердно-желудочковых клапанов в норме // Вісник проблем біології і медицини. – 2012. – Т. 1. – № 3. – С. 162–165.
69. Стрелков П.П. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. // Plecotus et al. – 2001. – Т. 4. – С. 25–40.
70. Стрелков П.П. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2. *Nyctalus noctula* // Plecotus et al. – 2002. – Т. 5. – С. 35–56.
71. Терновой В.А., Зайковская А.В., Томиленко А.А., Рассадкин Ю.Н., Аксенов В.И., Чаусов Е.В., Scharf B., Шестопалов А.М. Лиссавирусы у летучих мышей, обитающих на юге Западной Сибири // Вопросы вирусологии. – 2005. – Т. 50. – № 1. – С. 31–34.
72. Терновой В.А., Щелканов М.Ю., Шестопалов А.М., Аристова В.А., Протопопова Е.В., Громашевский В.Л., Друзяка А.В., Славский А.А., Золотых С.И., Локтев В.Б., Львов Д.К. Выявление вируса Западного Нила в птицах на территории Барабинской и Кулундинской низменностей (западносибирский пролётный путь) в летне-осенний период 2002 г. // Вопросы вирусологии. – 2004. – Т. 49. – № 3. – С. 52–56.
73. Тиунов М.П. Рукокрылые Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 134 с.
74. Тиунов М.П., Крускоп С.В., Орлова М.В. Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты. – М.: Перо, 2021. – 191 с.

75. Хаитов Р.М. Иммунология. Структура и функции иммунной системы. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. – 68 с. URL: <https://www.rosmedlib.ru/book/ISBN9785970426449.html>

76. Хаитов Р.М., Пинегин Б.В. Современные иммуномодуляторы. Классификация. Механизм действия. – М.: Фармарус Принт, 2005. – 27 с.

77. Хританков А.М., Оводов Н.Д. О долгожительстве ночниц Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann) в Средней Сибири // *Plecotus et al.* – 2001. – № 4. – С. 20–24.

78. Чернова О.Ф. Строение кутикулы остевых волос крыланов (*Chiroptera*, *Pteropodidae*) // Доклады Академии наук. – 2002. – Т. 382. – № 3. – С. 425–429.

79. Чернова О.Ф. Архитектоника волос и её диагностическое значение. Теоретические основы современных методов экспертного исследования. Пособие для экспертов, следователей и судей. – М.: РФЦСЭ, 2003. – 51 с.

80. Чиркова Е.Н., Завалеева С.М., Ефремов А.Ю. Морфологические особенности строения легких малой вечерницы (*Nyctalus leisleri*) как представителя летающей экологической группы млекопитающих // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2012. – № 6. – С. 150–152.

81. Чучалин А.Г. Тяжёлый острый респираторный синдром // Терапевтический архив. – 2004. – Т. 76. – № 3. – С. 5–11.

82. Шестоपालов А.М., Кононова Ю.В., Гаджиев А.А., Гуляева М.А., Васфи М.М., Алексеев А.Ю., Джамалутдинов Д.М., Щелканов М.Ю. Биоразнообразие и эпидемический потенциал коронавирусов (*Nidovirales: Coronaviridae*) рукокрылых // Юг России: экология, развитие. – 2020. – Т. 15. – № 2. – С. 17–34. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-2-17-34

83. Щелканов Е.М. Электризационная гипотеза отсутствия вшей (*Anoplura* Leach, 1815) у рукокрылых (*Chiroptera* Blumenbach, 1779) // Юг России: экология, развитие. – 2021. – № 2. – С. 6-16. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-2-6-16

84. Щелканов Е.М., Москвина Т.В., Селивёрстов Н.А., Катин И.О. Экология колючих вшей *Antarctophthirus nevelskoyi* на острове Тюлений (Охотское море) // В сб.: Материалы XII Международного экологического форума «Природа без границ» (Владивосток, Россия; 18-19 октября 2018 г.). – Владивосток: ДВФУ, 2018. – С. 241-242.

85. Щелканов М.Ю. Эволюция высоковирулентного вируса гриппа А (H5N1) в экосистемах Северной Евразии (2005–2009 гг.) // Диссертация

на соискание учёной степени доктора биологических наук. – М.: НИИ вирусологии им. Д.И. Ивановского РАМН, 2010. – 488 с.

86. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Ближневосточный респираторный синдром: когда вспыхнет тлеющий очаг ? // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2015. – № 2. – С. 94–98. URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_24275106_32039620.pdf

87. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Эпидемическая вспышка Ближневосточного респираторного синдрома в Республике Корея (май-июль 2015 г.): причины, динамика, выводы // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2015. – № 3. – С. 25–29. URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_24277741_34957864.pdf

88. Щелканов М.Ю. и др. Рукокрылые: виром. Учебное пособие. – Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2021. – В печати.

89. Щелканов М.Ю. и др. Рукокрылые: эктопаразитом. Учебное пособие. – Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2021. – В печати.

90. Щелканов М.Ю., Дедков В.Г., Галкина И.В., Магассуба Н'Ф., Зуманиги Н., Шипулин Г.А., Попова А.Ю., Малеев В.В. Районирование Африканской природноочаговой провинции в отношении филовиральных лихорадок // Вестник РАМН. – 2017. – Т. 72. – № 5. – С. 325–335. DOI: 10.15690/vramn804

91. Щелканов М.Ю., Дунаева М.Н., Москвина Т.В., Воронова А.Н., Кононова Ю.В., Воробьёва В.В., Галкина И.В., Янович В.А., Гаджиев А.А., Шестопапов А.М. Каталог вирусов рукокрылых (2020) // Юг России: экология, развитие. – 2020. – Т. 15. – № 3. – С. 6–30. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-3-6-30

92. Щелканов М.Ю., Катин И.О., Бурухина Е.Г., Починок И.В., Щелканов Е.М., Волков Ю.Г., Шестопапов А.М., Галкина И.В. Колючие вши (Echinophthiridae) как переносчики инвазивных и инфекционных заболеваний ластоногих // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12. – № 3. – С. 20–32.

93. Щелканов М.Ю., Кириллов И.М., Шестопапов А.М., Литвин К.Е., Дерябин П.Г., Львов Д.К. Эволюция вируса гриппа А/Н5N1 (1996-2016) // Вопросы вирусологии. – 2016. – Т. 61. – № 6. – С. 245-256. DOI: 10.18821/0507-4088-2016-61-6-245-256

94. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Бургасова О.А., Кружкова И.С., Малеев В.В. COVID-19: этиология, клиника, лечение // Инфекция

и иммунитет. – 2020. – Т. 10. – № 3. – С. 421-445. DOI: 10.15789/2220-7619-СЕС-1473

95. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Грипп: история, клиника, патогенез // Лечащий врач. – 2011. – № 10. – С. 33–38. URL: <https://www.lvrach.ru/2011/10/15435275/>

96. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Коронавирусы человека (Nidovirales, Coronaviridae): возросший уровень эпидемической опасности // Лечащий врач. – 2013. – № 10. – С. 49–54. URL: <http://www.lvrach.ru/2013/10/15435832/>

97. Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Новый субтип вируса гриппа А от летучих мышей и новые задачи эколого-вирусологического мониторинга // Вопросы вирусологии. – 2012. – № S1. – С. 159-168.

98. Щелканов М.Ю., Львов Д.Н., Федякина И.Т., Баранов Н.И., Гореликов В.Н., Резник В.Я., Здановская Н.И., Пуховская Н.М., Авдошина Л.Н., Шапиро Н.П., Снеткова И.П., Кожан В.Н., Яровенко Г.М., Калаева Е.Е., Громова М.А., Еловский О.В., Еремеева Ю.В., Довгаль М.А., Кученков А.А., Ананьев В.Ю., Буртник В.И., Иванов Л.И., Гарбуз Ю.А., Подолянко И.А., Григорьев С.Н., Прошина Е.С., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Бурцева Е.И., Прилипов А.Г., Аббасова Е.И., Мироненко Е.С., Колобухина Л.В., Дерябин П.Г., Отт В.А., Маслов Д.В., Янович В.А., Львов Д.К. Динамика распространения пандемического гриппа А / H1N1 sw1 на Дальнем Востоке в 2009 г. // Вопросы вирусологии. – 2010. – Т. 55. – № 3. – С. 10–15.

99. Щелканов М.Ю., Магассуба Н'Ф., Дедков В.Г., Шипулин Г.А., Галкина И.В., Попова А.Ю., Малеев В.В. Природный резервуар филовирусов и типы связанных с ними эпидемических вспышек на территории Африки // Вестник РАМН. – 2017. – Т. 72. – № 2. – С. 112–119. DOI: 10.15690/vramn803

100. Щелканов М.Ю., Попова А.Ю., Дедков В.Г., Акимкин В.Г., Малеев В.В. История изучения и современная классификация коронавирусов (Nidovirales: Coronaviridae) // Инфекция и иммунитет. – 2020. – Т. 10. – № 2. – С. 221–246. DOI: 10.15789/2220-7619-НОИ-1412

101. Щелканов М.Ю., Magassouba N'F., Boiro M.Y., Малеев В.В. Причины развития эпидемии лихорадки Эбола в Западной Африке // Лечащий врач. – 2014. – № 11. – С. 30–36. URL: <http://www.lvrach.ru/2014/11/15436092/>

102. Щелканов М.Ю., Zoumanigui N., Boiro M.Ye., Малеев В.В. Пять «мифов» о лихорадке Эбола: где кончается вымысел ? // Русский медицинский журнал. – 2015. – № 2. – С. 58–65. URL: <https://www.rmj.ru/articles/infektsiya/pyat-mifov-o-likhoradke-ebola-gde-konchaetsya-vymysel/>
103. Abumandour M.M.A., Perez W. Morphological and scanning electron microscopy studies of the stomach of the Egyptian fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*) // International Journal of Morphology. – 2017. – V. 35. – N 1. – P. 242–250.
104. Adkins R.M., Honeycutt R.L. Molecular phylogeny of the superorder Archonta// Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1991. – V. 88. – N 22. – P. 10317–10321. DOI: 10.1073/pnas.88.22.10317
105. Ahn M., Anderson D.E., Zhang Q., Tan C.W., Lim B.L., Luko K., Wen M., Chia W.N., Mani S., Wang L.C., Ng J.H.J., Sobota R.M., Duterre C.A., Ginhoux F., Shi Z.L., Irving A.T., Wang L.F. Dampened NLRP3-mediated inflammation in bats and implications for a special viral reservoir host // Nature Microbiology. – 2019. – V. 4. – N 5. – P. 789-799. DOI: 10.1038/s41564-019-0371-3
106. Allen G.M. Bats: biology, behavior and folklore. – New York: Dover, 1939. – 432 p.
107. Almeida M.F., Martorelli L.F., Aires C.C., Barros R.F., Massad E. Vaccinating the vampire bat *Desmodus rotundus* against rabies // Virus Research. – 2008. – V. 137. – N 2. – P. 275-277. DOI: 10.1016/j.virusres.2008.07.024
108. Arai S., Yanagihara R. Genetic diversity and geographic distribution of bat-borne hantaviruses // Current Issues in Molecular Biology. – 2020. – V. 39. – P. 1–28. DOI: 10.21775/cimb.039.001
109. Badger M., Ortega-Jimenez V.M., von Rabenau L., Smiley A., Dudley R. Electrostatic charge on flying Hummingbirds and its potential role in pollination // PLoS One. – 2015. – V. 10. – N 9. – P. e0138003. DOI: 10.1371/journal.pone.0138003
110. Baker M.L., Schountz T. Mammalia: Chiroptera. Immunology of Bats // In: Advances in Comparative Immunology / Ed.: E.L. Cooper. – Springer, 2018. – P. 839-862. DOI: 10.1007/978-3-319-76768-0_23

111. Bandyopadhyay P.R., Leinhos H.A., Hellum A.M. Handedness helps homing in swimming and flying animals // *Scientific Reports*. – 2013. – V. 3. – P. 1128. DOI: 10.1038/srep01128
112. Banerjee A., Rapin N., Bollinger T., Misra V. Lack of inflammatory gene expression in bats: a unique role for a transcription repressor // *Science Reports*. – 2017. – V. 7. – N 1. – P. 2232. DOI: 10.1038/s41598-017-01513-w
113. Barbour R.W., Davis W.H. *Bats of America*. – Lexington: The University Press of Kentucky, 1969. – 286 p.
114. *Bats and viruses. A new frontier of emerging Infectious diseases* / Eds.: L.-F. Wang, C. Cowled. – Wiley Blackwell, 2015. – 405 p.
115. Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life // *Science*. – 1995. – V. 268. – P. 52–58.
116. Bhatnagar K.P., Meisami E. Vomeronasal organ in bats and primates: extremes of structural variability and its phylogenetic implications // *Microscopy Research and Technique*. – 1998. – V. 43. – N 6. – P. 465–475. DOI: 10.1002/(SICI)1097-0029(19981215)43:6<465::AID-JEMT1>3.0.CO;2-1
117. Bhide S.A. Observations on the anatomy, histology and histochemistry of the stomach of the vespertilionid bat *Miniopterus schreibersii* (Kuhl) // *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*. – 1979. – V. 88. – B. Part 1. – N 1. – P. 1–12.
118. Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E., MacPhee R.D.E., Beck R.M.D., Grenyer R., Price S.A., Vos R.A., Gittleman J.L., Purvis A. The delayed rise of present-day mammals // *Nature*. – 2007. – V. 446. – N 7135. – P. 507–512. – DOI:10.1038/nature05634
119. Blasius J.H. *Fauna der Wirbelthiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropas*. – Braunschweig: Vieweg, 1857. – 549 p.
120. Blasius J.H., Keyserling A.A. *Die Wirbelthiere Europa's*. – Braunschweig: Vieweg, 1840. – 248 p.
121. Bohn K.M., Schmidt-French B., Schwartz C., Smotherman M., Polak G.D. Versatility and stereotypy of free-tailed bat songs // *PLoS One*. – 2009. – V. 4. – N 8. – P. e6746. DOI: 10.1371/journal.pone.0006746
122. Boonman A., Bumrungsri S., Yovel Y. Nonecholocating fruit bats produce biosonar clicks with their wings // *Current Biology*. – 2014. – V. 24. – P. 2962–2967. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.077

123. Breed A.C., Field H.E., Smith C.S., Edmonston J., Meers J. Bats without borders: long-distance movements and implications for disease risk management // *Ecohealth*. – 2010. – V. 7. – N 2. – P. 204–212. DOI: 10.1007/s10393-010-0332-z
124. Brinklov S., Fenton M.B., Ratcliffe J.M. Echolocation in oilbirds and swiftlets // *Frontiers in Physiology*. – 2013. – N 4. – P. 123. DOI: 10.3389/fphys.2013.00123
125. Cajimat M.N., Milazzo M.L., Hess B.D., Rood M.P., Fulhorst C.F. Principal host relationships and evolutionary history of the North American arenaviruses // *Virology*. – 2007. – V. 367. – N 2. – P. 235–243. DOI: 10.1016/j.virol.2007.05.031
126. Canals M., Atala C., Olivares R., Guajardo F., Figueroa D.P., Sabat P., Rosenmann M. Functional and structural optimization of the respiratory system of the bat *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera, Molossidae): does airway geometry matter? // *Journal of Experimental Biology*. – 2005. – V. 208. – Pt. 20. – P. 3987–3995. DOI: 10.1242/jeb.01817
127. Canals M., Iriarte-Diaz J., Grossi B. Biomechanical, respiratory and cardiovascular adaptations of bats and the case of the small community of bats in Chile. – Open access peer-reviewed chapter. – IntechOpen, 2011. DOI: 10.5772/23599
128. Canals M., Novoa F.F., Rosenmann M. A simple geometrical pattern for the branching distribution of the bronchial tree, useful to estimate optimality departures // *Acta Biotheoretica*. – 2004. – V. 52. – N 1. – P. 1–16. DOI: 10.1023/B:ACBI.0000015909.97029.c8
129. Clayton E., Munir M. Fundamental characteristics of bat interferon systems // *Front. Cell Infect. Microbiol.* – 2020. – V. 10. – id. 527921. DOI: 10.3389/fcimb.2020.527921
130. Conroy N., Vlack S., Williams J.M., Patten J.J., Horvath R.L., Lambert S.B. Using serology to assist with complicated post-exposure prophylaxis for rabies and Australian bat lyssavirus // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. – 2013. – V. 7. – N 2. – P. e2066. DOI: 10.1371/journal.pntd.0002066
131. Croker B.A., Silke J., Gerlic M. Fight or flight: regulation of emergency hematopoiesis by pyroptosis and necroptosis // *Current Opinion in Hematology*. – 2015. – V. 22. – N 4. – P. 293–301. DOI: 10.1097/MOH.0000000000000148

132. Curtis A.A., Simmons N.B. Unique Turbinal Morphology in Horseshoe Bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // *Anatomical Record* (Hoboken). – 2017. – V. 300. – N 2. – P. 309–325. DOI: 10.1002/ar.23516
133. Danmaigoro A., Onu J.E., Sonfada M.L., Umaru M.A., Hena S.A., Mahmuda A. Gross and Morphometric Anatomy of the Male Reproductive System of Bats (*Eidolon helvum*) // *Veterinary Medicine International*. – 2014. – ID 2014:358158. DOI: 10.1155/2014/358158
134. Deviatkin A.A., Lukashev A.N., Poleshchuk E.M., Dedkov V.G., Tkachev S.E., Sidorov G.N., Karganova G.G., Gavrilov M.V., Galkina I.V., Shchelkanov M.Yu., Shipulin G.A. Molecular epidemiology of rabies in the Russian Federation // *PLoS One*. – 2017. – V. 12. – N 2. – P. e0171855. DOI: 10.1371/journal.pone.0171855
135. Dobson G.E. Monograph of the Asiatic Chiroptera. London: Taylor and Francis, 1876. – 228 p.
136. Dobson G.E. Catalogue of the Chiroptera in collection of British Museum. – London: British Museum, 1878. – 684 p.
137. Duda N., Nowak T., Hartmann M., Schadhauer M., Cassens B., Wagemann P., Nabeel M., Ripperger S., Herbst S., Meyer-Wegener K., Mayer F., Dressler F., Schröder-Preikschat W., Kapitza R., Robert J., Thielecke J., Weigel R., Kolpin A. BATS: adaptive ultra low power sensor network for animal tracking // *Sensors* (Basel). – 2018. – V. 18. – N 10. – id: 3343. DOI: 10.3390/s18103343
138. Eisenberg J.F., Redford K.H. Mammals of the Neotropics. V. 3. – Chicago: University of Chicago Press, 1992. – P. 187–188.
139. Eisentraut M. Die deutschen Fledermäuse eine biologische Studie. – Leipzig: P. Shops, 1937. – 184 p.
140. Elgin R.A., Hone D.W., Frey E. The extent of the Pterosaur flight membrane // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2011. – V. 56. – N 1. – P. 99–111. DOI:10.4202/app.2009.0145
141. Elias H. Zur Anatomie des Kehlkopfes tier Mikrochiropteran // *Morphologisches Jahrbuch*. – 1908. – V. 37. – P. 70–119.
142. Ellenberger W., Baum H., Dittrich H. An atlas of animal anatomy for artists. – New York: Dover Publications, 1956. – 155 p.
143. Erickson E.H. Surface electric potentials on worker honeybees leaving and entering the hive // *Journal of Apicultural Research*. – 1975. – V. 14. – P. 141–147. DOI: 10.1080/00218839.1975.11099818

144. Fenton M.B. The deciduous dentition and its replacement in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Canadian Journal Zoology. – 1970. – V. 48. – P. 817-820.
145. Gadelha-Alves R., Rozensztranch A.M.S., Rocha-Barbosa O. Comparative intestinal histomorphology of five species of Phyllostomid bats (Phyllostomidae, Microchiroptera): ecomorphological relations with alimentary habits // International Journal of Morphology. – 2008. – V. 26. – N 3. – P. 591–602.
146. Goh G., Ahn M., Zhu F., Lee L.B., Luo D., Irving A.T., Wang L.F. Complementary regulation of caspase-1 and IL-1 β reveals additional mechanisms of dampened inflammation in bats // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2020. – V. 117. – P. 28939–28949. DOI: 10.1073/pnas.2003352117
147. Gorbunova V., Seluanov A., Kennedy B.K. The world goes bats: living longer and tolerating viruses // Cell Metabolism. – 2020. – V. 32. – P. 31-43. DOI: 10.1016/j.cmet.2020.06.013
148. Gould E. Evidence for echolocation in the Tenrecidae of Madagascar // Proceedings of the American Philosophical Society. – 1965. – V. 109. – P. 352–360.
149. Gould E., Negus N.C., Novick A. Evidence for echolocation in shrews // Journal of Experimental Zoology. – 1964. – V. 156. – P. 19–37. DOI: 10.1002/jez.1401560103
150. Griffin D.R. Echolocation by blind men, bats and radar // Science. – 1944. – V. 100. – N 2609. – P. 589–590. DOI: 10.1126/science.100.2609.589
151. Guglielmo C.G. Obese super athletes: fat-fueled migration in birds and bats // Journal of Experimental Biology. – 2018. – V. 221. – Suppl. 1. – ID jeb165753. DOI: 10.1242/jeb.165753
152. Guo W.P., Lin X.D., Wang W., Tian J.H., Cong M.L., Zhang H.L., Wang M.R., Zhou R.H., Wang J.B., Li M.H., Xu J., Holmes E.C., Zhang Y.Z. Phylogeny and origins of hantaviruses harbored by bats, insectivores, and rodents // PLoS Pathogens. – 2013. – V. 9. – N 2. – P. e1003159. DOI: 10.1371/journal.ppat.1003159
153. Harrison J.F., Roberts S.P. Flight respiration and energetics // Annual Review of Physiology. – 2000. – V. 62. – P. 179–205. DOI: 10.1146/annurev.physiol.62.1.179
154. Hartridge H. The avoidance of objects by bats in their flight // Journal of Physiology. – 1920. – V. 54. – P. 54–57.

155. Hayman D.T.S. Bat tolerance to viral infections // *Nature Microbiology*. – 2019. – V. 4. – P. 728–729. DOI: 10.1038/s41564-019-0430-9.
156. He G., He B., Racey P.A., Cui J. Positive selection of the bat interferon alpha gene family // *Biochemical Genetics*. – 2010. – V. 48. – N 9-10. – P. 840-856. DOI: 10.1007/s10528-010-9365-9
157. He X., Korytar T., Schatz J., Freuling C.M., Müller T., Köllner B. Anti-lyssaviral activity of interferons κ and ω from the serotine bat, *Eptesicus serotinus* // *Journal of Virology*. – 2014. – V. 88. – N 10. – P. 5444-5454. DOI: 10.1128/JVI.03403-13
158. Heller K.G., Volleth M. Fledermaus aus Malaysia. 1. Beobachtungen zur Biologie, Morphologie und Taxonomie (Mammalia: Chiroptera) // *Senckenbergiana biologica*. – 1989. – V. 69. – N 4. – P. 243–276.
159. Holland R.A., Waters D.A., Rayner J.M.V. Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy, 1810 // *Journal of Experimental Biology*. – 2004. – V. 207. – P. 4361–4369. DOI: 10.1242/jeb.01288
160. Hood C.S. Comparative morphology and evolution of the female reproductive tract in MacroGLOSSINAE bats (Mammalia, Chiroptera) // *Journal of Morphology*. – 1989. – V. 199. – P. 207–221.
161. Hood C.S., Smith J.D. Cladistical analysis of female reproductive histomorphology in phyllostomatoid bats // *Systematic Zoology*. – 1982. – V. 31. – N 3. – P. 241–251.
162. Hood C.S., Smith J.D. Histomorphology of the female reproductive tract in phyllostomoid bats // *Occasional Papers of the Museum of the Texas Technical University*. – 1983. – N 86. – 58 p.
163. Hutcheon J.M., Kirsch J.A.W. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats // *Acta Chiropterologica*. – 2006. – V. 8. – N 1. – P. 1–10.
164. Hutterer R., Ivanova T., Veyer-Cords C., Rodrigues L. Bat migrations in Europe. A review of banding data and literature // In: *Naturschutz und Biologische Vielfalt*. – Bonn: Federal Agency for Nature Conservation, 2005. – 162 p.
165. Iha K., Omatsu T., Watanabe S., Ueda N., Taniguchi S., Fujii H., Ishii Y., Kyuwa S., Akashi H., Yoshikawa Y. Molecular cloning and expression analysis of bat toll-like receptors 3, 7 and 9 // *Journal of Veterinary Medical Science*. – 2010. – V. 72. – N 2. – P. 217-220. DOI: 10.1292/jvms.09-0050

166. Ilyukha V., Antonova E., Belkin V., Uzenbaeva L., Khizhkin E., Sergina S., Ilyina T., Baishnikova I., Kizhina A., Yakimova A. The eco-physiological status of hibernating bats (Chiroptera) in the north of the European distribution range // *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*. – 2015. – V. 15. – N 1. – P. 75–94.
167. Ingle N.R., Heaney L.R. A key to the bats of the Philippine Islands. – *Zoology new series*. V. 69. – Chicago: Field Museum of Natural History, 1992. – 62 p.
168. Irving A.T., Ahn M., Goh G., Anderson D.E., Wang L.F. Lessons from the host defenses of bats, a unique viral reservoir // *Nature*. – 2021. – V. 589. – P. 363–370. DOI: 10.1038/s41586-020-03128-8.
169. Janardhana V., Tachedjian M., Crameri G., Cowled C., Wang L.F., Baker M.L. Cloning, expression and antiviral activity of IFN γ from the Australian fruit bat, *Pteropus alecto* // *Developmental and Comparative Immunology*. – 2012. – V. 36. – N 3. – P. 610-618. DOI: 10.1016/j.dci.2011.11.001
170. Jepsen G.L. Early Eocene bat from Wyoming // *Science*. – 1966. – V. 154. – N 3754. – P. 1333–1339. DOI: 10.1126/science.154.3754.1333
171. Jurgens K.D., Bartels H., Bartels R. Blood oxygen transport and organ weights of small bats and small non-flying mammals // *Respiration Physiology*. – 1981. – V. 45. – N 3. – P. 243–260. DOI: 10.1016/0034-5687(81)90009-8
172. Kim E.B., Fang X., Fushan A.A., Huang Z., Lobanov A.V., Han L., Marino S.M., Sun X., Turanov A.A., Yang P., Yim S.H., Zhao X., Kasaikina M.V., Stoletzki N., Peng C., Polak P., Xiong Z., Kiezun A., Zhu Y., Chen Y., Kryukov G.V., Zhang Q., Peshkin L., Yang L., Bronson R.T., Buffenstein R., Wang B., Han C., Li Q., Chen L., Zhao W., Sunyaev S.R., Park T.J., Zhang G., Wang J., Gladyshev V.N. Genome sequencing reveals insights into physiology and longevity of the naked mole rat // *Nature*. – 2011. – V. 479. – N 7372. – P. 223–227. DOI: 10.1038/nature10533
173. Kolb A. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten // *Zeitschrift Säugetiere*. – 1971. – V. 36. – N 4. – P. 202–213.
174. Konow N., Cheney J.A., Roberts T.J., Iriarte-Díaz J., Breuer K.S., Waldman J.R.S., Swartz S.M. Speed-dependent modulation of wing muscle recruitment intensity and kinematics in two bat species // *Journal of Experimental Biology*. – 2017. – V. 220. – N 10. – P. 1820–1829. DOI: 10.1242/jeb.144550

175. Korad V.S., Joshi P.V. Studies on naso-laryngeal region in Schneider's leaf-nosed bat, *Hipposideros speoris* (Schneider, 1800). Part 1: Anatomy // *Journal of Animal Morphology and Physiology*. – 1998. – V. 45 – N 1–2. – P. 44–55.
176. Krahling V., Dolnik O., Kolesnikova L., Schmidt-Chanasit J., Jordan I., Sandig V., Günther S., Becker S. Establishment of fruit bat cells (*Rousettus aegyptiacus*) as a model system for the investigation of filoviral infection // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. – 2010. – V. 4. – N 8. – P. e802. DOI: 10.1371/journal.pntd.0000802
177. Kruttsch P.H. Male reproductive patterns in nonhibernating bats // *Journal of Reproduction and Fertility*. – 1979. – V. 56. – N 1. – P. 333–344.
178. Kuc R. Model predicts bat pinna ridges focus high frequencies to form narrow sensitivity beams // *Journal of Acoustical Society of America*. – 2009. – V. 125. – N 5. – P. 3454–3459. DOI: 10.1121/1.3097500
179. Kunz T.H., Braun de Torrez E., Bauer D., Lobova T., Fleming T.H. Ecosystem services provided by bats // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2011. – N. 1223. – P. 1–38.
180. Kuzmin I.V., Orciari L.A., Rupprecht C.E., Poleschuk E.M., Botvinkin A.D. Bat rabies surveillance in the former Soviet Union // *Developments in Biologicals*. – 2006. – T. 125. – C. 273–282.
181. Kuzmin I.V., Schwarz T.M., Ilinykh P.A., Jordan I., Ksiazek T.G., Sachidanandam R., Basler C.F., Bukreyev A. Innate immune responses of bat and human cells to Filoviruses: commonalities and distinctions // *Journal of Virology*. – 2017. – V. 91. – N 8. – P. e02471-16. DOI: 10.1128/JVI.02471-16
182. Lack J.B., Roehrs Z.P., Stanley C.E., Ruedi M., Van Den Bussche R.A. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera) (subscription required) // *Journal of Mammalogy*. – 2010. – V. 91. – N 4. – P. 976–992.
183. Lee E., Choi T.Y., Woo D., Min M.S., Sugita S., Lee H. Species identification key of Korean mammal hair // *Journal of Veterinary Medical Science*. – 2014. – V. 76. – N 5. – P. 667–675. DOI: 10.1292/jvms.13-056
184. Lee W.T., Jones D.D., Yates J.L., Winslow G.M., Davis A.D., Rudd R.J., Barron C.T., Cowan C. Identification of secreted and membrane-bound bat immunoglobulin using a Microchiropteran-specific mouse monoclonal antibody // *Developmental and Comparative Immunology*. – 2016. – V. 65. – P. 114–123. DOI: 10.1016/j.dci.2016.06.024

185. Lei M., Dong D. Phylogenomic analyses of bat subordinal relationships based on transcriptome data // *Scientific Reports*. – 2016. – N 6. – ID 27726. DOI: 10.1038/srep27726
186. Lim B.K., Engstrom M.D. Bat community structure at Iwokrama Forest, Guyana // *Journal of Tropical Ecology*. – 2001. – V. 17. – N 5. – P. 647–665. DOI:10.1017/S0266467401001481
187. Lloyd B.D. Advances in New Zealand mammalogy 1990–2000: short-tailed bats // *Journal of the Royal Society of New Zealand*. – 2001. – V. 31. – N 1. – P. 59–81. DOI:10.1080/03014223.2001.9517638
188. Lopez-Roig M., Bourhy H., Lavenir R., Serra-Cobo J. Seroprevalence dynamics of European bat lyssavirus type 1 in a multispecies bat colony // *Viruses*. – 2014. – V. 6. – N 9. – P. 3386–3399. DOI: 10.3390/v6093386
189. Lvov D.K., Karas F.R., Timofeev E.M., Tsyarkin Y.M., Vargina S.G., Veselovskaya O.V., Osipova N.Z., Grebenyuk Yu.I., Gromashevski V.L., Steblyanko S.N., Fomina K.B. "Issyk-Kul" virus, a new arbovirus isolated from bats and *Argas (Carios) vespertilionis* (Latr., 1802) in the Kirghiz S.S.R. Brief report // *Archiv für die gesamte Virusforschung*. – 1973. – V. 42. – N 2. – P. 207–209.
190. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and Ecology. – Academic Press, 2015. – 452 p.
191. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Vlasov N.A., Fedyakina I.T., Deryabin P.G., Alkhovsky S.V., Zaberezhny A.D., Soares D. Evolution of HPAI H5N1 virus in Natural ecosystems of Northern Eurasia (2005–2008) // *Avian Diseases*. – 2010. – V. 54. – N 1. – P. 483–495. DOI: 10.1637/8893-042509-Review.1
192. Mahalingam S., Herrero L.J., Playford E.G., Spann K., Herring B., Rolph M.S., Middleton D., McCall B., Field H., Wang L.F. Hendra virus: an emerging paramyxovirus in Australia // *Lancet Infectious Diseases*. – 2012. – V. 12. – N 10. – P. 799–807. DOI: 10.1016/S1473-3099(12)70158-5.
193. Makanya F.N., Mortola J.P. The structural design of the bat wings and its possible role in gas exchange // *Journal of Anatomy*. – 2007. – V. 211. – N 6. – P. 687–697.
194. Mammals of Africa. Volume IV: Hedgehogs, Shrews and Bats / Eds.: M. Happold, J. Kingdon, D. Happold, T. Butynski, M. Hoffmann, M. Happold, J. Kalina. – London: Bloomsbury Publishing, 2013. – 800 p.

195. Mandl J.N., Schneider C., Schneider D.S., Baker M.L. Going to bat(s) for studies of disease tolerance // *Frontiers in Immunology*. – 2018. – N 9. – P. 2112. DOI: 10.3389/fimmu.2018.02112
196. Martinez-Gomez J.M., Periasamy P., Dutertre C.A., Irving A.T., Ng J.H., Crameri G., Baker M.L., Ginhoux F., Wang L.F., Alonso S. Phenotypic and functional characterization of the major lymphocyte populations in the fruit-eating bat *Pteropus alecto* // *Science Reports*. – 2016. – V. 6. – P. 37796. DOI: 10.1038/srep37796
197. Maxim H. The sixth sense of the bats. Sir Hiram's contention. The possible prevention of sea collisions // *Scientific American*. – 1912. – V. 7 Supplement. – P. 148–150.
198. McCracken G.F., Safi K., Kunz T.H., Dechmann D.K., Swartz S.M., Wikelski M. Airplane tracking documents the fastest flight speeds recorded for bats // *Royal Society Open Science*. – 2016. – V. 3. – N 11. – P. 160398. DOI: 10.1098/rsos.160398
199. McGuire L.P., Boyle W.A. Altitudinal migration in bats: evidence, patterns, and drivers // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. – 2013. – V. 88. – N 4. – P. 767–786. DOI: 10.1111/brv.12024
200. Meyer W., Seger H., Hülmann G. Remarks on specific adaptive scale structure of the hair cuticle in some European bats // *European Journal of Morphology*. – 1995. – V. 33. – N 5. – P. 509–513.
201. Mueller H.C., Emlen J.T. Jr. Homing in bats // *Science*. – 1957. – V. 126. – N 3268. – P. 307–308. DOI: 10.1126/science.126.3268.307
202. Muller B., Glosmann M., Peichl L., Knop G.C., Hagemann C., Ammermuller J. Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors // *PLoS One*. – 2009. – V. 4. – N 7. – P. e6390. DOI: 10.1371/journal.pone.0006390
203. Munshi-South J., Wilkinson G.S. Bats and birds: exceptional longevity despite high metabolic rates // *Ageing Research Reviews*. – 2010. – V. 9. – N 1. – P. 12–9. DOI: 10.1016/j.arr.2009.07.006
204. Muruve D.A., Perilli V., Zaiss A.K., White L.R., Clark S.A., Ross P.J., Parks R.J., Tschopp J. The inflammasome recognizes cytosolic microbial and host DNA and triggers an innate immune response // *Nature*. – 2008. – V. 452. – N 7183. – P. 103–107. DOI: 10.1038/nature06664
205. Nassar J.M., Salazar M.V., Quintero A., Stoner K.E., Gomez M., Cabrera A., Jaffe K. Seasonal sebaceous patch in the nectar-feeding bats *Lep-*

tonycteris curasoae and L. yerbabuenae (Phyllostomidae: Glossophaginae): phenological, histological, and preliminary chemical characterization // *Zoology (Jena)*. – 2008. – V. 111. – N 5. – P. 363-376. DOI: 10.1016/j.zool.2007.10.006

206. Neuweiller G. The Biology of bats. – Oxford: Oxford University Press, 2000. – 310 p.

207. Ng J.H., Tachedjian M., Deakin J., Wynne J.W., Cui J., Haring V., Broz I., Chen H., Belov K., Wang L.F., Baker M.L. Evolution and comparative analysis of the bat MHC-I region // *Science Reports*. – 2016. – V. 6. – P. 21256. DOI: 10.1038/srep21256

208. Norberg U.M. Wing form and flight mode in bats // In: Recent advances in the study of bats / Eds: M.B. Fenton, P. Racey, J.M.V. Rayner. – Cambridge: Cambridge University Press, 1987. – P. 43–57.

209. Ogawa H., Koizumi N., Ohnuma A., Mutemwa A., Hang'ombe B.M., Mweene A.S., Takada A., Sugimoto C., Suzuki Y., Kida H., Sawa H. Molecular epidemiology of pathogenic *Leptospira* spp. in the straw-colored fruit bat (*Eidolon helvum*) migrating to Zambia from the Democratic Republic of Congo // *Infection, Genetics, and Evolution*. – 2015. – V. 32. – P. 143–147. DOI: 10.1016/j.meegid.2015.03.013

210. O'Leary M.A., Bloch J.I., Flynn J.J., Gaudin T.J., Giallombardo A., Giannini N.P., Goldberg S.L., Kraatz B.P., Luo Z.X., Meng J., Ni X., Novacek M.J., Perini F.A., Randall Z.S., Rougier G.W., Sargis E.J., Silcox M.T., Simmons N.B., Spaulding M., Velazco P.M., Weksler M., Wible J.R., Cirranello A.L. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals // *Science*. – 2013. – V. 339. – P. 662–667. DOI: 10.1126/science.1229237.

211. Olson S.H., Bounga G., Ondzie A., Bushmaker T., Seifert S.N., Kuisma E., Taylor D.W., Munster V.J., Walzer C. Lek-associated movement of a putative Ebolavirus reservoir, the hammer-headed fruit bat (*Hypsignathus monstrosus*), in northern Republic of Congo // *PLoS One*. – 2019. – V. 14. – N 10. – P. e0223139 DOI: 10.1371/journal.pone.0223139

212. Omatsu T., Bak E.J., Ishii Y., Kyuwa S., Tohya Y., Akashi H., Yoshikawa Y. Induction and sequencing of Rousette bat interferon alpha and beta genes // *Veterinary Immunology and Immunopathology*. – 2008. – V. 124. – N 1-2. – P. 169-176. DOI: 10.1016/j.vetimm.2008.03.004

213. Patil K.G. Renal adaptation in fruit bat *Rousettus leschenaulti* (Desmarest): Pteropodidae, Chiroptera // Asian Journal of Biology and Biotechnology. – 2013. – V. 2. – N 2. – P. 1–10.

214. Patil K.G., Janbandhu K.S. Morphology and histoarchitectural observations on the renal organs of Indian leaf nosed bat *Hipposideros speoris*, order Chiroptera, Mammalia (Schnider) // International Journal of Biotechnology and Biosciences. – 2012. – V. 2. – N 1. – P. 64–70.

215. Patil K.G., Janbandhu K.S., Shende V.A. Renal anatomy of *Cynopterus sphinx* (Cuvier): Pteropodidae, Chiroptera // International Journal of Biotechnology and Bioscience. – 2014. – V. 4. – N 2. – P. 103–105.

216. Pavlovich S.S., Lovett S.P., Koroleva G., Guito J.C., Arnold C.E., Nagle E.R., Kulcsar K., Lee A., Thibaud-Nissen F., Hume A.J., Mühlberger E., Uebelhoer L.S., Towner J.S., Rabadan R., Sanchez-Lockhart M., Kepler T.B., Palacios G. The Egyptian Rousette genome reveals unexpected features of bat antiviral immunity // Cell. – 2018. – V. 173. – N 5. – P. 1098-1110.e18. DOI: 10.1016/j.cell.2018.03.070

217. Pierce G.W., Griffin D.R. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats // Journal of Mammals. – 1938. – V. 19. – P. 454–455.

218. Podlutzky A.J., Khritankov A.M., Ovodov N.D., Austad S.N. A new field record for bat longevity // Journal of Gerontology. Series A: Biological Sciences and Medical Sciences. – 2005. – V. 60. – N 11. – P. 1366–1368. DOI: 10.1093/gerona/60.11.1366

219. Prescott J., Guito J.C., Spengler J.R., Arnold C.E., Schuh A.J., Amman B.R., Sealy T.K., Guerrero L.W., Palacios G.F., Sanchez-Lockhart M., Albarino C.G., Towner J.S. Rousette bat dendritic cells overcome Marburg virus-mediated antiviral responses by upregulation of interferon-related genes while downregulating proinflammatory disease mediators // mSphere. – 2019. – V. 4. – N 6. – P. e00728-19. DOI: 10.1128/mSphere.00728-19

220. Pretorius M., Broders H., Seamark E., Keith M. Climatic correlates of migrant Natal long-fingered bat (*Miniopterus natalensis*) phenology in North-Eastern South Africa // Wildlife Research. – 2020. – V. 47. – N 5. – P. 404–414. DOI: 10.1071/WR19165

221. Quay W.B. Histology of the para-anal sebaceous glandular organs of the bat *Eonycteris spelaea* (Chiroptera: Pteropidae) // Anatomical Record. – 1970. – V. 166. – N 2. – P. 189-197. DOI: 10.1002/ar.1091660207

222. Ramm S.A. Sexual selection and genital evolution in mammals: a phylogenetic analysis of baculum length // *American Naturalist*. – 2007. – V. 169. – N 3. – P. 360–369.
223. Ravel A., Marivaux L., Tabuce R., Adaci M., Mahboubi M., Mebrouk F., Bensalah M. The oldest African bat from the Early Eocene of El Kohol (Algeria) // *Naturwissenschaften*. – 2011. – V. 98. – N 5. – P. 397–405. DOI: 10.1007/s00114-011-0785-0
224. Ripperger S.P., Carter G.G., Page R.A., Duda N., Koelpin A., Weigel R., Hartmann M., Nowak T., Thielecke J., Schadhauer M., Robert J., Herbst S., Meyer-Wegener K., Wagemann P., Schroder-Preikschat W., Cas-sens B., Kapitza R., Dressler F., Mayer F. Thinking small: Next-generation sensor networks close the size gap in vertebrate biologging // *PLoS Biology*. – 2020. – V. 18. – N 4. – P. e3000655. DOI: 10.1371/journal.pbio.3000655
225. Riskin D.K., Hermanson J.W. Biomechanics: Independent evolution of running in vampire bats // *Nature*. – 2005. – V. 434. – P. 292–292. DOI: 10.1038/434292a
226. Robin H. Recherches anatomiques sur les mamiferes de l'ordre des hiropteres // *Annales des Sciences Naturelles (Paris). Serie Zoologie*. – 1881. – V. 12. – P. 110.
227. Sakulsak N. Arteriolar branching patterns in the brain of the fruit bats (*Pteropus lylei*) // *Naresuan University Journal*. – 2004. – V. 12. – N 1. – P. 1–7.
228. Salmier A., de Thoisy B., Crouau-Roy B., Lacoste V., Lavergne A. Spatial pattern of genetic diversity and selection in the MHC class II DRB of three Neotropical bat species // *BMC Evolutionary Biology*. – 2016. – V. 16. – N 1. – P. 229. DOI: 10.1186/s12862-016-0802-1
229. Sarko D.K., Rice F.L., Reep R.L. Mammalian tactile hair: divergence from a limited distribution // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2011. – N 1225. – P. 90-100. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.05979.x
230. Satoh T., Kato H., Kumagai Y., Yoneyama M., Sato S., Matsushita K., Tsujimura T., Fujita T., Akira S., Takeuchi O. LGP2 is a positive regulator of RIG-I- and MDA5-mediated antiviral responses // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2010. – V. 107. – N 4. – P. 1512-1517. DOI: 10.1073/pnas.0912986107
231. Schneeberger K., Czirjak G.A., Voigt C.C. Measures of the constitutive immune system are linked to diet and roosting habits of neotropical

bats // PLoS One. – 2013. – V. 8. – N 1. – P. e54023. DOI: 10.1371/journal.pone.0054023

232. Seguro-Trujillo C. Arthropodophagy vs “insectivory” in bats // *Therya*. – 2017. – V. 8. – N 2. – P. 89–90. DOI: 10.12933/therya-17-509

233. Seim I., Fang X., Xiong Z., Lobanov A.V., Huang Z., Ma S., Feng Y., Turanov A.A., Zhu Y., Lenz T.L., Gerashchenko M.V., Fan D., Hee Yim S., Yao X., Jordan D., Xiong Y., Ma Y., Lyapunov A.N., Chen G., Kulakova O.I., Sun Y., Lee S.G., Bronson R.T., Moskalev A.A., Sunyaev S.R., Zhang G., Krogh A., Wang J., Gladyshev V.N. Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt’s bat *Myotis brandtii* // *Nature Communications*. – 2013. – № 4. – ID 2212. DOI: 10.1038/ncomms3212

234. Sharma V., Kaushik S., Kumar R., Yadav J.P., Kaushik S. Emerging trends of Nipah virus: A review // *Reviews in Medical Virology*. – 2019. – V. 29. – N 1. – P. e2010. DOI: 10.1002/rmv.2010.

235. Simmons N.B. Order Chiroptera // In: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* / Eds.: D.E. Wilson, D.M. Reeder. – Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. – P. 312–529.

236. Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J., Gunnell G.F. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // *Nature*. – 2008. – V. 451. – N 7180. – P. 818–821. DOI: 10.1038/nature06549

237. Smith T., Rana R.S., Missiaen P., Rose K.D., Sahni A., Singh H., Singh L. High bat (Chiroptera) diversity in the early Eocene of India // *Naturwissenschaften*. – 2007. – V. 94. – N 12. – P. 1003–1009. DOI: 10.1007/s00114-007-0280-9

238. Springer M.S., Teeling E.C., Madsen O., Stanhope M.J., de Jong W.W. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2001. – V. 98. – N 11. – P. 6241–6246. DOI:10.1073/pnas.111551998

239. Stockmaier S, Dechmann DK, Page RA, O'Mara MT. No fever and leucocytosis in response to a lipopolysaccharide challenge in an insectivorous bat // *Biology Letters*. – 2015. – V. 11. – N 9. – id. 20150576. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0576

240. Subudhi S., Rapin N., Misra V. Immune system modulation and viral persistence in bats: understanding viral spillover // *Viruses*. – 2019. – V. 11. – N 2. – P. 192. DOI: 10.3390/v11020192
241. Suthers R.A., Fattu J.M. Mechanisms of sound production by echolocating bats // *American Zoologist*. – 1973. – V. 13. – 1215–1226.
242. Suthers R.A., Hartley D.J., Wenstrup J.J. The acoustic role of tracheal chambers and nasal cavities in the production of sonar pulses by the horseshoe bat, *Rhinolophus hildebrandti* // *Journal of Comparative Physiology. A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. – 1988. – V. 162. – P. 799–813. DOI: 10.1007/BF00610969
243. Sylla M., Pourrut X., Diatta M., Diop B.M., Ndiaye M., Gonzalez J.P. Chiropteran and Filoviruses in Africa: Unveiling an ancient history // *African Journal of Microbiology Research*. – 2015. – V. 9. – N 22. – P. 1446–1472. DOI: 10.5897/AJMR2015.7455
244. Teeling E.C., Springer M.S., Madsen O., Bates P., O'Brien S.J., Murphy W.J. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record // *Science*. – 2005. – V. 307. – N 5709. – P. 580–584. DOI: 10.1126/science.1105113
245. Tiunov M.P., Kruskop S.V., Feng J. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera, Vespertilionidae) from South China // *Acta Chiropterologica*. – 2011. – V. 13. – N 2. – P. 271–278.
246. Vainrub B., Salas R. Latin American hemorrhagic fever // *Infectious Disease Clinics of North America*. 1994. – V. 8. – N 1. – P. 47–59.
247. Voigt C.C., von Helversen O. Storage and display of odour by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera, Emballonuridae) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1999. – V. 47. – P. 29–40. DOI:10.1007/s002650050646
248. Wang Y., Pan Y., Parsons S., Walker M., Zhang S. Bats respond to polarity of a magnetic field // *Proceedings in Biological Sciences*. – 2007. – V. 274. – N 1627. – P. 2901–2905. DOI: 10.1098/rspb.2007.0904
249. White G. The natural history and antiquities of Selborne. – London, 1789. – 287 p.
250. Wilson D.E. Bat faunas: a trophic comparison // *Systematic Biology*. – 1973. – V. 22. – N 1. – P. 14–29. DOI: 10.2307/2412374
251. Wołk E., Bogdanowicz W. Hematology of the hibernating bat: *Myotis daubentonii* // *Comparative Biochemistry and Physiology. Series A: Com-*

parative Physiology. – 1987. – V. 88. – N 4. – P. 637–639. DOI: 10.1016/0300-9629(87)90675-x

252. Wood J.F. The genitalia of the Chiroptera // Journal of Anatomy and Physiology. – 1917. – V. 51. – P. 36–60.

253. World Health Organization. Summary of probable SARS cases with onset of illness from 1 November 2002 to 31 July 2003 (based on data as of the 31 December 2003). URL: https://www.who.int/csr/sars/country/table2004_04_21/en/

254. World Health Organization. MERS situation update, January 2020. URL: <http://www.emro.who.int/health-topics/mers-cov/mers-outbreaks.html>

255. World Health Organization. Coronavirus disease 2019 (COVID-19). Situation Report 51 (11 March, 2020). URL: https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200311-sitrep-51-covid-19.pdf?sfvrsn=1ba62e57_10

256. Wynne J.W., Woon A.P., Dudek N.L., Croft N.P., Ng J.H., Baker M.L., Wang L.F., Purcell A.W. Characterization of the antigen processing machinery and endogenous peptide presentation of a bat MHC class I molecule // J. Immunol. – 2016. – V. 196. – N 11. – P. 4468–4476. DOI: 10.4049/jimmunol.1502062

257. Xie J., Li Y., Shen X., Goh G., Zhu Y., Cui J., Wang L.F., Shi Z.L., Zhou P. Dampened STING-dependent interferon activation in bats // Cell Host Microbe. – 2018. – V. 23. – N 3. – P. 297–301. DOI: 10.1016/j.chom.2018.01.006

258. Xu L., Wu J., Li Q., Wei Y., Tan Z., Cai J., Guo H., Yang L., Huang X., Chen J., Zhang F., He B., Tu C. Seroprevalence, cross antigenicity and circulation sphere of bat-borne hantaviruses revealed by serological and antigenic analyses // PLoS Pathogens. – 2019. – V. 15. – N 1. – P. e1007545. DOI: 10.1371/journal.ppat.1007545

259. Xuan F., Hu K., Zhu T., Racey P., Wang X., Zhang S., Sun Y. Immunohistochemical evidence of cone-based ultraviolet vision in divergent bat species and implications for its evolution // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. – 2012. – V. 161. – N 4. – P. 398–403. DOI: 10.1016/j.cbpb.2012.01.005

260. Yohe L.R., Davies K.T.J., Rossiter S.J., Davalos L.M. Expressed vomeronasal type-1 receptors (V1rs) in bats uncover conserved sequences un-

derlying social chemical signaling // *Genome Biology and Evolution*. – 2019. – V. 11. – N 10. – P. 2741-2749. DOI: 10.1093/gbe/evz179

261. Zhang Q., Zeng L.P., Zhou P., Irving A.T., Li S., Shi Z.L., Wang L.F. IFNAR2-dependent gene expression profile induced by IFN- α in *Pteropus alecto* bat cells and impact of IFNAR2 knockout on virus infection // *PLoS One*. – 2017. – V. 12. – N 8. – P. e0182866. DOI: 10.1371/journal.pone.0182866

262. Zhang Y.Z. Discovery of hantaviruses in bats and insectivores and the evolution of the genus hantavirus // *Virus Research*. – 2014. – V. 187. – P. 15–21. DOI: 10.1016/j.virusres.2013.12.035

263. Zhou X., Xu S., Xu J., Chen B., Zhou K., Yang G. Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the laurasiatherian mammals // *Systematic Biology*. – 2011. – V. 61. – N 1. – P. 150–164.

Перечень использованных сокращений

Сокращение *	Развёрнутый термин
АГ	— антиген
г.	— год
Гц	— герц, единица частоты периодических процессов, равная 1 сек^{-1} (названа в честь английского физика Генриха Рудольфа Герца (1857-1894))
дБ	— децибел, логарифмическая единица, позволяющая оценить во сколько раз давление во фронте звуковой волны больше минимального давления ($2 \cdot 10^{-5}$ Паскалей), которое способно уловить человеческое ухо (названа в честь канадского и американского учёного Александра Грэхема Белла (1847-1922))
Да	— атомная единица массы, определяемая как $1/12$ массы свободного покоящегося атома углерода ^{12}C (названа в честь английского физика Джона Дальтона (1766-1844))
ДНК	— дезоксирибонуклеиновая кислота
ИЛ	— интерлейкин
ИФН	— интерферон
кГц	— килогерц (1000 герц)
Л.	— Ленинград
лат.	— латинский
м	— метр, единица длины, равная пути, который проходит свет в вакууме за интервал времени, равный $(299\,792\,458)^{-1}$ секунды
М.	— Москва
мес.	— месяц
млн	— миллион
мм	— миллиметр (0,001 м)
мРНК	матричная рибонуклеиновая кислота
мсек	— миллисекунда (0,001 сек)
о.	— остров

п.	– пункт
ПЦР	– полимеразная цепная реакция
р.	– река
рис.	– рисунок
РНК	– рибонуклеиновая кислота
РФ	– Российская Федерация
С.	– страницы
сек	– секунда, единица времени, равная интервалу, в который укладываются 9 192 631 770 периодов излучения при переходе между двумя сверхтонкими уровнями основного состояния атома цезия-133, находящегося в покое при температуре 0 градусов по шкале Кельвина
см.	– смотрите
ср.	– сравните
сут.	– сутки
Т.	– том
табл.	– таблица
т.е.	– то есть
т.н.	– так называемый
т.п.	– тому подобный
А	– atlant (атлант, или первый шейный позвонок)
ant.	– antitragus (противокозелок ушной раковины)
an.p.	– antrum pyloricum (привратниковая пещера желудка)
ар.	– apex (вершина ушной раковины)
at.d.	– atrium dextrum (правое предсердие)
С	– canini (клыки)
с.	– corolla (венчик)
с.ар.	– cartilage arytenoidea (черпаловидный хрящ)
с.с.	– cingulum cervicale (шеечный поясок зуба)
с.сr.	– cartilage cricoidea (перстневидный хрящ)
с.g.	– corpus gastricum (тело желудка)
Ch	– chiropatagium, или dactylopatagium (кистевая, или межпальцевая, перепонка)
Ch ³	– chiropatagium tertium (третья межпальцевая перепонка)
Ch ⁴	– chiropatagium quartum (четвёртая межпальцевая перепонка)

cl.	– clavicula (ключица)
cst.	– camerostom (камеростом)
c.m.	– curvature major (большая кривизна желудка)
COVID-19	– Coronavirus disease 2019 (коронавирусное заболевание 2019 г.)
c.p.	– canalis pyloricus (привратник желудка)
cr.	– cranium (череп)
c.s.	– concisura sagittale (сагиттальная впадина)
c.th.	– cartilage thyroidea (щитовидный хрящ)
D	– digitus primus, или pollex (первый палец)
d.	– diaphragma (диафрагма)
E	– endopatagium (боковая перепонка)
em.	– empodium (эмподиум)
Ep	– epiblemma (эпиблема)
ep.	– epimer (эпимер)
epg.	– epiglottis (надгортанник)
f.	– femur (бедренная кость)
f.c.	– fundic caecum (фундальный слепой мешок желудка)
f.v.c.	– foramen vocalis cavitatem (отверстие резонаторной камеры)
g.	– в зависимости от контекста: 1. gaster (желудок); 2. gena (щека)
g.d.	– glandulae duodenales (бруннеровы железы)
gn.	– genu (колено)
H	– humerus (плечевая кость)
h.	– hepar (печень)
I	– incisivi (резцы)
I _i	– seta intermedialis (промежуточная щетинка номер i)
int.	– intestinum (кишечник)
int.t.	– intestinum tenue (тонкий кишечник)
iun.f.	– iuncturam falsum (ложное сочленение)
l.	– lanceola (ланцет)
l.i.	– lacuna internariva (межноздревая ложбина)
lin.	– lingua (язык)

M	– в зависимости от контекста: 1. mesopatagium, или metapatagium (промежуточная перепонка); 2. molares (коренные зубы, или моляры)
m.abd.p.l.	– musculus abductor pollicis longus (длинная мышца, отводящая большой палец кисти)
m.ab.p.b.	– musculus abductor pollicis brevis (короткая мышца, отводящая большой палец кисти)
m.add.l.	– musculus adductor longus (длинная приводящая мышца)
m.an.	– margo anterior (передний край ушной раковины)
m.bic.b.	– musculus biceps brachii (двуглавая мышца плеча)
m.brc.	– musculus brachiocephalicus (плечеголовная мышца)
m.brr.	– musculus brachioradialis (плечелучевая мышца)
m.buc.	– musculus buccinator (щёчная мышца)
m.del.	– musculus deltoideus (дельтовидная мышца)
m.coc.	– musculus coccygeus (хвостовая мышца)
MERS-CoV	– Middle East respiratory syndrome-related coronavirus (вирус Ближневосточного респираторного синдрома) (Nidovirales: Coronaviridae, <i>Betacoronavirus</i> , подрод <i>Merbecovirus</i>)
m.ext.c.r.b.	– musculus extensor carpi radialis brevis (короткий лучевой разгибатель запястья)
m.ext.d.	– musculus extensor digitorum (разгибатель пальцев)
m.fl.c.ab.	– musculus flexor carpi radialis (лучевой сгибатель запястья)
m.fl.p.v.	– musculus flexor pollicis brevis (короткая мышца-сгибатель большого пальца кисти)
m.gas.	– musculus gastrocnemius (икроножная мышца)
m.gr.	– musculus gracilis (тонкая мышца)
m.lat.d.	– musculus latissimus dorsi (широчайшая мышца спины)
m.lev.nas.	– musculus levator nasolabialis (носогубный подниматель)
m.lum.	– musculi lumbricales (червеобразные мышцы кисти)
m.mal.	– musculus malaris (наружная щёчная мышца)
m.mas.	– musculus masseter (большая жевательная мышца)
m.obl.ex.ab.	– musculus obliquus externus abdominis (наружная косая мышца живота)
m.orb.oc.	– musculus orbicularis oculi (круговая мышца глаза)

m.orb.or.	– musculus orbicularis oris (круговая мышца рта)
m.p.	– margo posterior (задний край ушной раковины)
m.pec.m.	– musculus pectoralis major (большая грудная мышца)
m.per.l.	– musculus peroneus longus (длинная малоберцовая мышца)
m.q.f.	– musculus quadriceps femoris (четырёхглавая мышца бедра)
m.rec.ab.	– musculus rectus abdominis (прямая мышца живота)
m.s.	– manubrium sterni (рукоятка грудины)
m.sar.	– musculus sartorius (портняжная мышца)
m.sc.m.	– musculus scalenus medius (средняя лестничная мышца)
m.ser.an.	– musculus serratus anterior (передняя зубчатая мышца)
m.sol.	– musculus soleus (камбаловидная мышца)
m.stm.	– musculus sternocleidomastoideus (грудино-ключично-сосцевидная мышца)
m.trap.	– musculus trapezius (трапециевидная мышца)
m.tr.b.	– musculus triceps brachii (трёхглавая мышца плеча)
Mt ^λ	– ossa metacarpi (метакарпальные кости)
λ = 2, 3, 4, 5	
m.zyg.	– musculus zygomaticus (скуловая мышца)
naf.	– nasopharynx (носоглотка)
NF-κB	– nuclear factor kappa of B-cells (ядерный фактор κ В-клеток)
n.f.	– nasus folium (носовой листок)
NK-клетки	– natural killer cells (натуральные, или естественные, киллеры)
NKT-клетки	– natural killer T-cells (натуральные киллерные Т-клетки)
NLR	– NOD-like receptors (NOD-подобный рецептор)
NLRP3	– NOD-like receptor pyroptosis-inductor type 3 (NOD-подобный рецептор-индуктор пироптоза 3-го типа)
NOD	– nucleotide-binding oligomerization domain (нуклеотид-связывающий олигомеризующий домен)
oes.	– oesophagus (пищевод)
orf	– oropharynx (ротоглотка)

P	— в зависимости от контекста: 1. <i>praemolares</i> (предкоренные зубы, или премоляры); 2. <i>propatagium</i> (плечевая перепонка)
p.	— <i>pulmo</i> (лёгкие)
p.aur.	— <i>pectine aurem</i> (гребешок ушной раковины, или ушной гребешок)
p.c.	— в зависимости от контекста: 1. <i>plica conjunctiva</i> (соединительная кожная складка ушной раковины); 2. <i>pars cardiaca</i> (кардиальный отдел желудка)
Pm	— <i>praemolares monoradicales</i> (малые предкоренные зубы, или малые премоляры)
p.m.	— <i>palatum molle</i> (мягкое нёбо)
Pmp	— <i>praemolares prominentes</i> (большие предкоренные зубы, или большие премоляры)
p.p.	— <i>plica pilosa</i> (волосатая складка ушной раковины)
prC	— <i>primum canini</i> (молочные клыки)
pr.c.	— <i>processus conjunctivum</i> (соединительный отросток)
prI	— <i>primum incisivi</i> (молочные резцы)
prP	— <i>primum praemolares</i> (молочные предкоренные зубы, или молочные премоляры, представленные у рукокрылых лишь молочными малыми предкоренными зубами)
prPm	— <i>primum praemolares monoradicales</i> (молочные малые предкоренные зубы, или малые премоляры)
PRR	— <i>pattern recognition receptor</i> (паттерн-распознающий, или «образ-распознающий», рецептор)
p.v.	— <i>plica vocalis</i> (голосовая связка)
p.v.s.	— <i>plica vocalis spuria</i> (ложная голосовая связка)
R	— <i>radius</i> (лучевая кость)
r.	— <i>rostrum</i> (клюв)
RIG-I	— <i>retinoic acid-inducible gene I</i> (белок, индуцируемый ретиноевой кислотой)
s.	— <i>splen</i> (селезёнка)
s.amar.	— <i>sulcus anomarginalis</i> (аномаргинальная борозда)

SARS-CoV	– Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus (вирус тяжёлого острого респираторного синдрома) (Nidovirales: Coronaviridae, Betacoronavirus, подрод Sarbecovirus)
SARS-CoV-2	– Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus 2 (вирус тяжёлого острого респираторного синдрома 2-го типа) (Nidovirales: Coronaviridae, Betacoronavirus, подрод Sarbecovirus)
sc.	– scapula (лопатка)
sel.	– sella (седло)
s.i.	– scutula internariva (межноздревой валик)
sol.	– solea (подкова)
t.	– tragus (козелок ушной раковины)
td.	– talonid (талонид, или пятка)
t.Eu.	– tuba Eustachii (евстахиева труба)
tfg.	– trochanterfemurogenum (трохантерфемурогенум)
TGFβ	– transforming growth factor beta (трансформирующий фактор роста бета)
TLR7	– Toll-подобный рецептор 7-го типа
TNFα	– Tumor necrosis factor alpha (фактор некроза опухоли-альфа)
tr.	– trachea (трахея)
U	– uropatagium (межбедренная перепонка)
v.c.	– vocalis cavitatem (резонаторная камера)
X	– axis (эпистрофей, или осевой позвонок, или второй шейный позвонок)
βF ^λ	– ossa digitorum, или phalanges (фаланги пальцев);
β = 1, 2, 3	у разных таксономических групп некоторые фаланги
λ = 2, 3, 4, 5	могут быть редуцированы: 1F ² , 2F ² и 3F ^λ могут отсутствовать

* Сокращения перечислены в алфавитном порядке – сначала русский, затем латинский и древнегреческие.

Авторский коллектив

Щелканов Михаил Юрьевич – доктор биологических наук, директор НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, заведующий кафедрой эпидемиологии, микробиологии и паразитологии Института наук о жизни и биомедицины Дальневосточного федерального университета, заведующий лабораторией вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Табакаева Татьяна Владимировна – заведующая лабораторией эктопаразитологии НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, старший преподаватель кафедры эпидемиологии, микробиологии и паразитологии Института наук о жизни и биомедицины Дальневосточного федерального университета

Любченко Елена Николаевна – кандидат ветеринарных наук, профессор кафедры морфологии и физиологии Института животноводства и ветеринарной медицины Приморской государственной сельскохозяйственной академии

Короткова Ирина Павловна – кандидат ветеринарных наук, профессор кафедры морфологии и физиологии Института животноводства и ветеринарной медицины Приморской государственной сельскохозяйственной академии

Щелканов Егор Михайлович – студент Московского государственного областного университета

Панкратов Дмитрий Васильевич – заместитель по организации полевых исследований директора НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора

Дунаева Мария Николаевна – младший научный сотрудник НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, аспирант и ведущий инженер лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Суровый Алексей Леонидович – первый заместитель министра лесного хозяйства и охраны объектов животного мира Приморского края

Кузнецова Татьяна Алексеевна – доктор медицинских наук, заведующая лабораторией иммунобиологических препаратов НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора

Цыбульский Александр Васильевич – кандидат медицинских наук, доцент кафедры биохимии и биотехнологии Института Мирового океана Дальневосточного федерального университета.

Иунихина Ольга Викторовна – кандидат медицинских наук, заведующая лабораторией зоонозных инфекций НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, доцент кафедры эпидемиологии, микробиологии и паразитологии Института наук о жизни и биомедицины Дальневосточного федерального университета

Кожушко Александр Анатольевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры морфологии и физиологии Института животноводства и ветеринарной медицины Приморской государственной сельскохозяйственной академии

Белов Юрий Александрович – руководитель Центра молекулярной диагностики НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора

Уколов Станислав Сергеевич – старший преподаватель Уральского федерального университета имени первого Президента Российской Федерации Б.Н. Ельцина

Дробот Елена Игоревна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора

Иванчук Галина Владимировна – старший преподаватель кафедры морфологии и физиологии Института животноводства и ветеринарной медицины Приморской государственной сельскохозяйственной академии

Табакаев Антон Вадимович – кандидат технических наук, ассистент департамента пищевых наук и технологий Института наук о жизни и биомедицины Дальневосточного федерального университета

Жилин Руслан Алексеевич – старший преподаватель кафедры морфологии и физиологии Института животноводства и ветеринарной медицины Приморской государственной сельскохозяйственной академии

Галкина Ирина Вячеславовна – кандидат медицинских наук, ведущий научный сотрудник Международного научно-образовательного Центра биологической безопасности при кафедре эпидемиологии, микробиологии и паразитологии Института наук о жизни и биомедицины Дальневосточного федерального университета

Учебное издание

**Щелканов Михаил Юрьевич,
Табакаева Татьяна Владимировна,
Любченко Елена Николаевна,
Короткова Ирина Павловна и др.**

**Рукокрылые:
общая характеристика отряда**

Подписано в печать 16.10.2021 г.

Формат 60×84 / 16. Усл. печ. л. 7,56.

Тираж 300 экз. (1-й завод 1–60). Заказ 246.

Дальневосточный федеральный университет
690922, Приморский край, г. Владивосток, о. Русский, п. Аякс, 10.

Отпечатано в Дальневосточном федеральном университете
690922, Приморский край, г. Владивосток, о. Русский, п. Аякс, 10.

(Типография Издательства ДВФУ,
690091, г. Владивосток, ул. Пушкинская, 10)