

3. Гарбар А. В. Кариотип *Lymnaea auricularia* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) из Центрального Полесья // Вестн. зоологии. – 1998. – **32**, № 5–6. – С. 137–138.
4. Ситникова Т. Я., Островская Р. М., Побережный Е. С., Козлова С. А. Новые результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Benedictiidae) // Морфология и эволюция беспозвоночных. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 266–281.
5. Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. – 1964. – No 52. – P. 201–220.
6. Боржин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. – 1980. – **41**, № 4. – С. 485–505.
7. Викторов А. Г. О разнообразии полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи соврем. биологии. – 1993. – **113**, № 3. – С. 304–312.
8. Перель Т. С. Географические особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae (Oligochaeta) // Журн. общ. биологии. – 1982. – **153**, № 5. – С. 649–658.

Житомирский государственный университет  
им. Ивана Франко

Поступило в редакцию 25.01.2007

УДК 57.087.1:599.4

© 2007

**И. М. Ковалева, Л. А. Тараборкин**

## **Вклад кожи летательных перепонок в общий газообмен у рукокрылых (Chiroptera)**

(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. Г. Емельяновым)

*A research on the morphometry of the skin of flying membranes in bats *Nyctalus noctula* and *Eptesicus serotinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) is carried out, that gives an opportunity to estimate the aero-hematic barrier between atmospheric air and blood in the capillary tubes of membranes and to compare it with that in lungs. The obtained morphometric results are analyzed by allometric analysis. It is established that the value of the aero-hematic barrier of a bat membrane satisfies the conditions for realizing the gas diffusion, that, in view of a high degree of the vascularization of the membrane skin, gives the basis for arguing the possible participation of the skin of membranes in gas exchange.*

Летательная перепонка — уникальный орган, присущий среди млекопитающих только рукокрылым. В ее формировании, как давно установлено морфологами, принимает участие не только кожа грудных конечностей, но и боковые складки кожи туловища, а также тазовых конечностей и хвоста.

Несмотря на то, что в литературе, касающейся строения летательной перепонки рукокрылых [1–3], отмечается ее истонченность, обильная васкуляризация, значительная по размерам площадь (относительно размеров самих животных), численно обоснованных заключений относительно указанных характеристик не имеется. Вместе с тем исследование каких-либо физиологических функций данной структуры без точного знания ее морфометрических параметров не представляется возможным.

Так, например, утверждение о том, что обильная васкуляризация кожи свидетельствует об интенсивности кожного дыхания [4 и др.], на наш взгляд, требует количественного подтверждения.

В своих исследованиях мы руководствовались следующим: один из самых очевидных способов регуляции кожного дыхания основан на увеличении или уменьшении площади дыхательной (диффузионной) поверхности; второй — на регуляции толщины последней. Для диффузии газов в процессах кожного дыхания имеет значение не столько средняя толщина кожи, сколько величина “диффузионного барьера”, т. е. расстояние между внешней средой и кровью, текущей в кожных капиллярах. Любые морфологические изменения, приводящие к уменьшению этого расстояния, способствуют газообмену через кожу.

**Материал и методы.** Для проведения морфометрических исследований кожи летательной перепонки рукокрылых использовали следующие гистологические методы окраски: гематоксилином, эозином; азур-2; гематоксилином по Ван-Гизону; Маллори, а также толуидиновым синим.

Для изучения использовали свежие и фиксированные кусочки кожи перепонки некоторых рукокрылых (*Nyctalus noctula* и *Eptesicus serotinus* (Vespertilionidae, Chiroptera)) из разных ее участков: крылового, межпальцевого и хвостового.

Из свежих кусочков перепонки изготавливали в криостате серийные срезы (в продольном и поперечном направлениях) толщиной 10–15 мкм. Сразу же после соответствующей обработки их окрашивали. Фиксированные в 10%-м растворе формола кусочки кожи летательной перепонки уплотняли парафином, а затем резали на микротоме толщиной 5–10 мкм и окрашивали.

Анализ препаратов проводили с помощью светового микроскопа с последующим выведением изображения на экран компьютера и изготовлением снимков.

Морфометрию клеточных элементов кожи, отдельных ее слоев, а также клеточных элементов микроциркуляторного русла проводили с помощью окулярного микрометра, предварительно откалиброванного объект-микрометром.

Использовали собственные расчетные и взятые из литературных источников данные по площади крыловых перепонок, а также сведения об отдельных морфометрических характеристиках легких рукокрылых.

Данные, полученные путем морфометрических исследований, подвергали аллометрическому анализу.

**Результаты исследования и их обсуждение.** Нами установлено, что кожа летательной перепонки рукокрылых по своему строению не является типичной для кожи туловища млекопитающих, с которой ее обычно сравнивают. В зависимости от находящихся в коже летательной перепонки кровеносных сосудов, мышечных элементов, нервов она различается, в частности, локально по толщине. Поэтому не всегда корректно использование средней толщины перепонки, как и средней толщины отдельных слоев кожи перепонки: эпидермиса и дермы, что часто встречается в литературе. Такие данные должны быть приняты с осторожностью в зависимости от целей их использования.

Так, участок перепонки, где отсутствуют мышечные волокна, отличается незначительным содержанием соединительнотканых волокон в дерме, а поверхностный слой — эпидермис не выявляет складчатости. Толщина дорсального эпидермального слоя, состоящего из 1–2 клеток, 5–10 мкм, дермального слоя с расположенным в нем капилляром — до 10 мкм, вентрального одноклеточного эпидермального слоя — до 5 мкм, что в целом составляет толщину перепонки до 20 мкм.

В тех местах перепонки, где проходят артериолы и венулы (диаметром до 50 мкм), а также отдельные мышечные волокна или мышцы крыловых перепонки, поверхность перепонки имеет складочки, что обусловлено наличием высоких дермальных сосочков, поднимающих над плоскостью поверхности перепонки эпидермальный слой. Высота сосочков достигает 60–70 мкм, их ширина — 25 мкм. В середине этих сосочков находится капилляр. Диаметр капилляра в сосочке составляет 5–7 мкм, поэтому эритроциты, чтобы пройти в этом капилляре, выстраиваются в один ряд, так как их диаметр достигает 4–7 мкм. Стенка капилляра непосредственно граничит с клетками эпидермиса, так что расстояние между внутренней стенкой капилляра и поверхностью кожи (в данном случае оно соответствует величине аэрогематического барьера) составляет 5–10 мкм. Могут ли газы атмосферного воздуха преодолеть это расстояние и попасть в кровь? Ответ будет утвердительным, если принять во внимание изложенные ниже соображения.

Установлено [5], что у человека общие размеры аэрогематического барьера легких составляют до 5 мкм (в среднем — 1,3 мкм). Аэрогематический барьер легких включает следующие структуры: альвеолярный эпителий (от 0,2 до 0,5 мкм), интерстициальный скелет базальных мембран (сплошной слой), элементы соединительной ткани (прерывистый слой), капиллярный эндотелий (от 0,2 до 0,5 мкм).

У исследованных рукокрылых величина аэрогематического барьера составила 0,2–0,28 мкм [6–8 и др.], а у землероек — приблизительно 0,3 мкм (Gehr et al., 1980, 1981, цит. по [9]) (табл. 1).

Таким образом, аэрогематический барьер легких рукокрылых (в среднем 0,24 мкм) в несколько раз (ориентировочно в 5) меньше, чем аэрогематический барьер легких человека (в среднем 1,3 мкм), но больше, чем таковой кожи летательных перепонки рукокрылых (5–10 мкм).

Согласно данным литературы, аэрогематический барьер кожи двоякодышащих рыб составляет от 34 до 119 мкм [10], а угорь имеет эпидермальный барьер 263,3 мкм [11], хотя полностью может обеспечивать себя кислородом благодаря кожному дыханию. У земноводных этот показатель составляет 22,8–55,6 мкм [12]. Жабры рыб имеют эпидермальный барьер от 0,8 до 4,8 мкм [13]. У человека аэрогематический барьер кожи составляет 200 мкм, что вполне отвечает условию прохождения газов [14].

Принимая во внимание полученные данные об аэрогематическом барьере кожи перепонки рукокрылых и сравнивая его с подобными структурами других позвоночных, можно утверждать, что его толщина отвечает необходимым требованиям для диффузии газов и, следовательно, есть основания для изучения возможности участия кожи перепонки в газообмене. Вместе с тем интенсивность газообмена зависит также от площади газообменной поверхности. Так, газообмен через легкие у человека в 70–80 раз больше, чем через кожу, но это связано в основном с тем, что дыхательная поверхность легких в 70–80 раз больше поверхности кожи [14].

Данные по морфометрии поверхности летательной перепонки и газообменной поверхности легких разных видов рукокрылых и человека приведены в табл. 1. Площадь кожи летательных перепонки рукокрылых рассчитывалась как площадь летательной перепонки, увеличенная в 2 раза, так как в газообмене участвуют как дорсальная, так и вентральная поверхности двух крыловых (правой и левой) перепонки.

Аналогично тому, как вся оголенная кожа человека принимает участие в газообменной функции, так и летательные мембраны рукокрылых, вследствие изложенного выше, играют существенную роль в процессах газообмена.

Таблица 1. Площадь поверхности летательных перепонок рукокрылых, кожи тела человека и газообменной поверхности легких и отношение этих площадей

Подотряд, вид (экз.)	Масса тела ( $M_T$ ), г	Площадь поверхности легких ( $S_L$ ), см <sup>2</sup>	Средняя площадь поверхности кожи тела и крыльев ( $S_T$ ), см <sup>2</sup>	Среднее отношение площадей ( $S_L/S_T$ )	Диффузионный барьер “газ-кровь” легких, мкм	Авторы, год
Microchiroptera						
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (2)	5,1 ± 0,8	320 ± 40	169,9*	1,90	0,206 ± 0,03	Maina, King, 1984
<i>Miniopterus minor</i> (5)	9,1 ± 0,9	440 ± 50	250,4*	1,77	0,216 ± 0,01	Maina, King, 1984
<i>Tadarida mops</i> (5)	24,0 ± 2,2	1300 ± 200	478,0*	2,73	0,221 ± 0,01	Maina, King, 1984
Megachiroptera						
<i>Cynopterus brachyotis</i> (7)	36,7 ± 4,1	1070 ± 200	635,0*	1,69	0,282 ± 0,03	Maina, King, 1984
<i>Cheiromeles torquatus</i> (5)	172,7 ± 12,5	5680 ± 500	1782,1*	3,19	0,202 ± 0,01	Maina, King, 1984
Землеройка (8)	24,0	792	74,1*	10,69	0,338	Gehr et al., 1980, 1981
Человек	70000,0	810000	17500	46,3	1,30	Weibel, 1963

Примечание. Запись  $m \pm s$  означает  $m$  — среднее значение и  $s$  — стандартное отклонение. \*Данные, полученные путем применения формулы К. Меех [15].

Площадь поверхности тела  $S_T$  (в г/см<sup>2</sup>) определяли по формуле К. Меех (1879)

$$S_T = kM_T^{2/3},$$

где  $M_T$  — масса тела,  $k$  — коэффициент, который для летучих мышей составляет 57,5 по расчетам F. G. Benedict (1934) (цит. по [15]), с учетом того, что в поверхность тела летучих мышей включаются их обширные летательные перепонки.

Правомочность применения данной формулы многократно проверена и подтверждена, в частности, в фундаментальной монографии [15].

Основываясь на собственных данных, а также литературных источников мы получили необходимые значения признаков (в частности, площадь тела, соотношение респираторных площадей и т. д.) для проведения сравнений в ряду рукокрылых и млекопитающих в целом.

Данные, полученные путем сравнения газообменных поверхностей (легких и кожи) рукокрылых и человека, свидетельствуют о том, что у рукокрылых газообменные площади легких и кожи — величины одного порядка (их отношение находится в диапазоне 1,6–3,3), в то время как у человека поверхность легких в среднем в 50 раз больше таковой кожи (диапазон отношений соответствующих площадей 40,5–54,0). Такая большая кожная поверхность для газообмена, какую имеют рукокрылые в сравнении с другими млекопитающими, несомненно, может значительно увеличивать общий (помимо легочного) газообмен у этих животных.

Таким образом, результаты исследований показали, что слой эпидермиса кожи крыловых перепон, состоящий из 1–2 клеток, имеет толщину 5–10 мкм. Наличие густой сети микроциркуляторного русла, сформированного из капилляров с диаметром просветов 5–10 мкм, а также артериол и венул, диаметр которых не превышает 50 мкм, свидетельствует о высокой васкуляризации кожи перепон. Близкое расположение капилляров к эпидермальному слою кожи перепон обуславливает величину аэрогематического барьера 5–10 мкм, что сопоставимо с диффузионным барьером в легких и может свидетельствовать об участии кожи перепон в газообмене. Ввиду большой площади поверхности летательных перепон рукокрылых общая площадь поверхности кожи сопоставима с площадью газообменной поверхности легких. Полученные данные об аэрогематическом барьере кожи перепон рукокрылых, отвечающем необходимым требованиям для диффузии газов, и о значительной площади летательных перепон, сопоставимой с площадью дыхательной поверхности легких, позволяют считать правомерным существенное участие кожи перепон в газообмене рукокрылых.

1. Кузьякин А. П. Летучие мыши. — Москва: Сов. наука, 1950. — 443 с.
2. Ковтун М. Ф. О природе жилкования летательной перепонки рукокрылых // Зоол. журн. — 1979. — 58, № 2. — С. 207–217.
3. Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. — Москва: Наука, 1973. — 488 с.
4. Jakubowski M. Skin vascularization in fishes compared with that in amphibians // Trends Vertebr. Morphol.: Proc. of the 2nd Intern. Symp. Vertebr. Morphol., Viennas, 1986. — Stuttgart, New York, 1989. — P. 542–545.
5. Вейбель Э. Р. Морфометрия легких человека. — Москва: Медицина, 1963. — 175 с.
6. Maina J. N., Thomas S. P., Hyde D. M. A morphometric study of the lungs of different sized bats. Correlations between structure and function of the Chiropteran Lungs // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. — 1991. — 333, No 1266. — P. 31–50.
7. Maina J., King A. Correlations between structure and function in the design of the bat lung: a morphometric study // J. Exp. Biol. — 1984. — 111. — P. 43–61.
8. Canals M., Atala C., Olivares R. et al. Functional and structural optimization of the respiratory system of the bat *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera, Molossididae): does airway geometry matter? // Ibid. — 2005. — 208. — P. 3987–3995.

9. Maina J., King A., King D. A morphometric analysis of the lung of a species of bat // *Respirat. Physiol.* – 1982. – **50**. – P. 1–11.
10. Mittal A. K., Munshi J. S. D. A comparative study of the structure of the skin of certain air-breathing fresh-water teleosts // *J. Zool. London.* – 1971. – **163**. – P. 515–532.
11. Jakubowski M. The structure and vascularization of the skin of the eel (*Anguilla anguilla* L.) and the viviparous blenny (*Zoarces viviparus* L.) // *Acta biol. crac. Ser. zool.* – 1960. – **3**. – P. 1–22.
12. Czopek J. The vascularisation of the respiratory surfaces of some salientia // *Zool. pol.* – 1955. – **6**, fasc. 2. – P. 101–134.
13. Munshi J. S. D., Singh B. N. A study of the gill epithelium of certain fresh-water teleostean fishes with special reference to the air breathing fishes // *Indian. J. Zool.* – 1968. – **9**. – P. 91–107.
14. Чернух А. М., Фролов Е. П. Кожа (строение, функции, общая патология и терапия). – Москва: Медицина, 1982. – 336 с.
15. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. – Москва: Мир, 1987. – 259 с.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 06.03.2007

УДК 612.017.1.579.861.2

© 2007

Л. М. Сківка, В. В. Позур, Н. В. Сенчило, М. П. Рудик,  
Т. М. Фурзікова

## Реакція лімфоїдних органів мишей на тейхоєву кислоту *Staphylococcus aureus* Wood 46 у нормі і при пухлинному рості

(Представлено академіком НАН України В. Ф. Чехуном)

*The effects of teichoic acid from cell walls of S. aureus Wood 46 on the weight indices and the cellularity of lymphoid organs in normal mice and mice with Lewis lung carcinoma are investigated. Changes of the cytomorphologic characteristics of immune system organs do not depend on the dose of teichoic acid in intact mice and are inversely proportional to the dose of teichoic acid in tumor-bearing mice. The most immunogenic dose of teichoic acid was 1µg/g for intact mice and 2µg/g for mice with Lewis lung carcinoma.*

Тейхоєва кислота — один з основних компонентів клітинної стінки грампозитивних бактерій, який опосередковує адгезію бактерій до клітин макроорганізму [1]. Тейхоєві (ТК), ліпотейхоєві кислоти (ЛТК) та їх похідні в умовах мікробної інфекції та при введенні тваринам спричиняють потужні біологічні ефекти, у тому числі безпосередній токсичний вплив на еукаріотичні клітини [2–4]. Результати досліджень останніх років переконливо доводять імуномодуляторні властивості ТК і ЛТК [5, 6]. Здатність ТК і ЛТК ініціювати прозапальну імунну відповідь дозволила розглядати їх як потенційні терапевтичні агенти в лікуванні онкологічних захворювань, перебіг яких, як відомо, супроводжується імуносупресивним станом [7, 8].