

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І.ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису

УДК 599.426:575.8:591.15-147.14

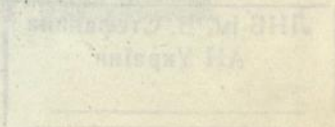
ДЗЕВЕРІН ІГОР ІГОРОВИЧ

КРАНІОМЕТРИЧНА МІНЛИВІСТЬ І ЕВОЛЮЦІЯ  
НІЧНИЦЬ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE: MYOTIS)  
ПАЛЕАРКТИКИ

03.00.08 - зоологія

Автореферат  
дисертації на здобуття вченого ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ - 1995



59

AB 33.050

Дисертацією в рукописі.

Робота виконана  
них Інституту зоології  
Науковий керівник

ЛНБ України ім. В. Стефаника



00761196 (U)

Михайло Фотійович Ковтун

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук  
Клім Іванович Крочко  
кандидат біологічних наук  
Віталій Олександрович Межерін

Провідна організація -

- Зоологічний інститут Російської академії наук

Захист відбудеться "31" жовтня 1995р. на засіданні спеціалізованої ради Д.01.85.01 при Інституті зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України за адресою: 252601, Київ-30, вул. Богдана Хмельницького, 15.

В дисертацію можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України.

Автореферат розіслано "29" вересня 1995р.

Вчений секретар  
спеціалізованої ради  
кандидат біологічних наук

В.В.Золотов

ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Мінливість і еволюція організмів належать до найдокладніше досліджених, але до кінця так і не пояснених явищ живої природи. В сучасній науковій літературі немає єдиного погляду ні на співвідношення мінливості й еволюції, ні на фактори, темпи, шляхи та закономірності еволюційного процесу. Відсутні скільки-небудь детальні реконструкції конкретних філогенетичних перетворень більшості таксономічних груп живих організмів. Це повною мірою стосується ооавців, зокрема рукокрилих, чим і зумовлюється доцільність подальшого вивчення їх мінливості та еволюції.

У ході дослідження проаналізовано мінливість палеарктичних видів роду нічниць (*Myotis* Каур, 1829), у край недостатньо вивченого в еволюційному і популяційному аспектах. У роботі вивчено внутрішньовидову мінливість гостровукої нічниці (*M. blythi*), меншою мірою - ставкової нічниці (*M. dasycneme*) і великої нічниці (*M. myotis*). Аналіз міжвидових відмінностей та макроеволюційних перетворень здійснювався на матеріалі 17-и сучасних палеарктичних видів цього роду. Була проаналізована мінливість краніометричних ознак - достатньо інформативних структур, які до того ж в зручними для обробки і добре зберігаються.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було вивчення можливих шляхів еволюції палеарктичних ліній роду *Myotis*, побудоване на загальному описі та характеристиці мінливості нічниць на різних таксономічних рівнях. При цьому вирішувалися такі завдання:

1. Аналіз внутрішньовидової мінливості краніометричних

овнак гострової, великої та ставкової нічниць, включаючи характеристику основних трендів краніометричної мінливості, географічних градієнтів і статевого диморфізму, а для *M. blythi* також і флюктуючої асиметрії черепа.

2. Опис фенетичної рівноманітності на міжвидовому рівні та аналіз співвідношення фенетичної рівноманітності з існуючими класифікаціями роду.

3. Вивчення тенденцій перетворення черепа в еволюції палеарктичних груп нічниць і викладення гіпотез про шляхи їх еволюції.

Новизна і практичне значення роботи. Представлено загальну характеристику краніометричної мінливості гострової, великої та ставкової нічниць. Уперше виявлено основні кореляційні плеяди і тренди мінливості комплексів ознак. На основі аналізу статевого диморфізму нічниць 3-х видів уперше сформульовано вирішувальні правила, що дозволяють визначати статеву належність особини за її краніометричними ознаками. Вперше для родини гладконосих здійснено аналіз реалізаційної мінливості черепних ознак. Гіпотетично реконструйовано напрямки ранньої дивергенції палеарктичних груп нічниць. Визначені плевіоморфні та апоморфні стани краніометричних ознак для палеарктичних ліній роду в цілому. Нова інформація щодо популяційної біології нічниць, насамперед гостровухих, може бути використана як у подальших наукових дослідженнях, так і для вирішення прикладних завдань (у тому числі завдань моніторингу й охорони популяцій та екосистем). Результати роботи можуть бути застосовані як ілюстрації при викладанні теріології, теорії еволюції, популяційної біології, біологічної

статистики.

Апробація результатів і публікації. Результати дослідження були оприлюднені на Міжнародній нараді "Стан теріофауни в Росії та близькому зарубіжжі" (Москва, липень 1995р.), IV конференції молодих учених науковців і істориків науки (Київ, квітень 1992р.), на семінарі Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена АН України (січень 1994р.), на засіданнях відділу еволюційної морфології хребетних цього інституту (1991-1994рр.). По темі дисертації опубліковано п'ять робіт.

Структура і обсяг роботи. Робота складається зі вступу, п'яти розділів, висновків, а також списку літератури та восьми додатків; вона містить 240 стор. машинописного тексту: текст дисертації - 145 стор., 31 рисунок і 41 таблиця - 44 стор., список літератури - 22 стор. і додатки - 29 стор. Список літератури містить 289 назв робіт на 6-и мовах.

## ЗМІСТ РОБОТИ

### Вступ

Обґрунтовано актуальність теми, сформульовані мета і завдання дослідження, охарактеризовано структуру роботи, вказовано вдячність за допомогу у підготуванні роботи.

### 1. Огляд літератури

Охарактеризовано сучасні і почасті класичні уявлення щодо мінливості та еволюції рукокрилих, передусім нічних і філогенетично близьких до них груп (Bader, Hall, 1960; Baron, Jolicœur, 1980; Christian, 1958; Findley, 1972; Findley, Traut, 1970; Freeman, 1981, 1988; Gannon et al., 1992; Hill, Harrison, 1987; Jolicœur et al., 1984; McLellan, 1984; Menu, 1985, 1987; Norberg, 1989; Novacek, 1991; Smith, 1976; Woloszyn, 1987; і Ga-

гато ін.). Фенетичні відношення в роді нічниць, що об'єднують більше ста видів (серед яких більше 20-и палеарктичних), у край складні, в чим пов'язана відсутність загальноприйнятої класифікації. Класична система роду, заснована на дослідженнях Г.С.Міллера, Г.М.Аллена і Г.Х.Тейта, приймається і зараз багатьма вченими (напр., Павлинов, Россолимо, 1987). Інші класифікації нічниць були розроблені Дж.С.Фіндлі (Findley, 1972) і А.Меню (Menu, 1987, 1988). Положення вивчених у дисертаційній роботі видів у різних системах показано в табл.1. Є дані про внутрішньовидову мінливість окремих видів і міжвидові відмінності. Цінна інформація щодо цього наводиться у вступних розділах, які торкаються рукокрилих різних регіонів (Кузякин, 1950; Рахматуліна, 1991; Стрелков, 1963; Фауна України, 1956; DeBlaze, 1980; Wallin, 1989; та ін.), і в дослідженнях, спеціально присвячених окремим видам нічниць (Рахматуліна, 1988; Стрелков, 1972, 1983; Стрелков, Бунтова, 1982; Bogdanowicz, 1990, 1992; Hanák, Gaisler, 1989; Hogaček, Hanák, 1983-1984, 1989; Sigmund, 1964; Strelkov, 1989; Topál, Tusnádi, 1963; та ін.). У дисертаційній роботі зроблено короткий огляд цієї літератури.

## 2. Матеріал і методи

Матеріалом для дослідження були музейні і лабораторні колекції черепів нічниць Зоологічного музею і кафедри зоології хребетних Московського університету, Зоологічного музею Київського університету, Зоологічного музею Російської АН, Інституту зоології АН Азербайджану, Зоологічного музею Центрального науково-природничого музею НАН України, експериментальної бази "Черноголовка" ІПЕЕ РАН. Було досліджено 467 черепів 17-и видів нічниць (табл.1). Форми, таксономічний ста-

Табл. 1. Таксономічне положення  
і кількості особин досліджених видів

Вид	Класифікація			Заг. к-ть екз.		
	тради- ційна	Findley, 1972	Menu, 1988			
<i>M. myotis</i>	subgenus	Bechsteini group	subgenus	genus	33	
<i>M. blythi</i>	<i>Myotis</i>			<i>Myotis</i>	285	
<i>M. bechsteini</i>	subgenus <i>Paramyotis</i>		<i>Myotis</i>	genus	2	
<i>M. nattereri</i>	subgenus	Nattereri group			5	
<i>M. bombinus</i>	<i>Isotis</i>				2	
<i>M. emarginatus</i>		Emarginatus group			23	
<i>M. hosonoi</i>		Muricola group			1	
<i>M. ikonnikovi</i>	subgenus				1	
<i>M. mystacinus</i>		Mystacinus group	subgenus	genus	10	
<i>M. brandti</i>	<i>Selysius</i>		<i>Selysius</i>		<i>Selysius</i>	6
<i>M. bucharensis</i>						1
<i>M. frater</i>						2
<i>M. capaccini</i>				<i>Leuconoe</i>	4	
<i>M. macrodactylus</i>	subgenus	Capaccini group	subgenus		7	
<i>M. longipes</i>					2	
<i>M. daubentoni</i>	<i>Leuconoe</i>		<i>Leuconoe</i>		11	
<i>M. dasycneme</i>		—				72

тис котрих не воевим ясоний (*M. macrodactylus*, *M. bucharensis*),  
умовно розглядалися як самостійні види.

У роботі використано такі краніометричні ознаки: 1) відстань між гілками нижньої щелепи біля закінчення зубного ряду, 2) максимальна відстань між короноїдними відростками нижньої щелепи, 3) максимальна відстань між зчленівними відростками нижньої щелепи, 4) максимальна відстань між кутювими відростками нижньої щелепи, 5) висота черепа у потиличній області, 6) ширина мозкової капсули, 7) ширина черепа в ра-

йоні ооокоподібних відростків, 8) вилична ширина, 9) мінімальна ширина міжорбітального проміжку, 10) ширина міжорбітального проміжку близько основи верхньощелепних кісток, 11) ширина великого потиличного отвору, 12) відстань між зчленівними горбками лускатих кісток, 13) ширина верхньої щелепи на рівні третіх молярів, 14) ширина верхньої щелепи на рівні третіх премолярів, 15) ширина верхньої щелепи на рівні ікла, 16) загальна довжина нижньої щелепи, 17) довжина нижнього ряду зубів, 18) відстань од ікла до короноїдного відростка, 19) відстань од ікла до зчленівного відростка, 20) відстань од ікла до кутового відростка, 21) відстань од верхівки короноїдного відростка до найбільш віддаленої од серединної площини точки кутового відростка, 22) загальна довжина черепа, 23) довжина мозкової капсули, 24) конділобазальна довжина черепа, 25) відстань од альвеол першого верхнього різця до передньої точки орбітальної западини (у основи виличної дуги), 26) довжина верхнього ряду зубів та 27) відстань од верхнього ікла до третього премоляра.

Ознаки 18-27 вимірювалися окремо по лівій і по правій стороні черепа з метою урахування білатеральної асиметрії і визначення рівня флюктуючої асиметрії. При вивченні білатеральної асиметрії було використано 6 ознак (18,19,21,22,23, 25), похибки вимірювання яких, як показала перевірка методом дисперсійного аналізу, мінімальні. У тих випадках, коли аналіз білатеральної асиметрії не проводився, для статистичної обробки було взято значення тільки правих промірів.

У роботі було використано стандартні засоби обробки та аналізу багатовимірних вибірових сукупностей, а також пере-

вірки вірогідності статистичних гіпотез. Підрахунки проводилися на ПЕОМ типу ЕС-1841 за допомогою статистичного пакета CSS/3 (StatSoft, Inc., 1991, США) і деяких додаткових програм.

### 3. Внутрішньовидова мінливість нічниць

Внутрішньовидова мінливість великих, гостровухих і ставкових нічниць не є великою. Коефіцієнт варіації краніометричних ознак у жодному з випадків не перевищив 9%, а найчастіше він дорівнює 2-5%. Розподіли значної частини ознак у гостровухої та ставкової нічниць відповідають нормальному або відрізняються од нього малю мірою. Додатний ексцес зустрічається частіше, ніж від'ємний, а від'ємна асиметрія - частіше, ніж додатна.

Краніометричні ознаки пов'язані між собою кореляційними зв'язками середньої величини. В усіх трьох видів можна виділити однотипні групи тісніше скорельованих ознак. Перша пов'язана із загальними розмірами черепа нічниць (загальна довжина, кондилобазальна довжина, довжина нижньої щелепи тощо), друга - в шириню нижньої щелепи, третя - в шириню мовкової капсули.

Комплексу характеристику основних тенденцій мінливості було отримано за допомогою факторного аналізу (на основі методу головних компонент). Для аналізу були взяті перші головні компоненти, які охоплюють у сукупності 75% загальної дисперсії (5 - для великої нічниці, 6 - для гостровухої, 9 - для ставкової). Головні компоненти інтерпретувалися як вираження факторів мінливості. В усіх трьох випадках 1-й визначений фактор виявився пов'язаним із загальними розмірами черепа, а решта - з особливостями форми черепа. Частка диспер-

сіі, що визначається впливом 1-го фактора, коливається у вивчених у роботі видів від 32 до 50%. 2-й фактор пов'язаний, по-перше, в протилежну спрямованість мінливості ознак, що виражають довжину черепа, й ознак, пов'язаних з його шириною, і, по-друге, ознак, що виражають ширину нижньої щелепи, і сукупності інших ознак. Характер двох перших факторів, таким чином, добре узгоджується з виявленими кореляційними плеядами. Контрасти форми, що їх характеризують інші фактори, можуть бути співвіднесені з топографією черепа, функціональними кореляціями, процесами морфогенезу. За характером виявлених факторів гоотровуха і велика нічниця більш схожі між собою, ніж із ставковою нічницею. У мінливості факторних значень проявляються виразні географічні градієнти. Вони детально описані в дисертаційній роботі.

Статевий диморфізм виявлений у значеннях краніометричних ознак вивчених видів у малій мірі, причому в рівних видів (а часто і в рівних популяціях одного виду) статевий диморфізм проявляється в значеннях рівних ознак. За допомогою крокового дискримінантного аналізу та канонічного аналізу були побудовані алгоритми, які дозволяють визначати статеву належність особин за їхніми черепами (табл.2). У гоотровухої нічниці локальні особливості міжстатевих відмінностей виражені найменшою мірою, і побудувати єдину канонічну функцію для особин з усіх популяцій виявилось неможливим. Тому досліджувана вибірка була розділена на чотири субвибірки з порівняно однорідним характером статевого диморфізму. Ці субвибірки відповідають основним підвидам даного виду (*M.b.olygnathus*, *M.b.omari*, *M.b.blythi*), проте звертає на себе увагу

Табл.2. Кількості особин, оцінки вірогідності статевого диморфізму та результати визначення статі в 6-и групах нічниць

Група	К-сть особин			F	p, %	Правильно визначено, %
	Усього	♀♀	♂♂			
<i>M. myotis</i>	33	18	15	2,50	4,4	78,79
<i>M. b. oxygnathus</i>	76	33	43	5,05	0,0002	86,84
західні <i>M. b. amari</i>	48	28	18	3,50	0,23	89,18
східні <i>M. b. amari</i>	56	50	6	2,81	1,1	96,43
<i>M. b. blythi</i>	96	73	23	5,01	0,0006	85,42
<i>M. dasycneme</i>	72	51	21	3,80	0,038	80,56

явна відмінність у характері статевого диморфізму в західних та східних популяціях підвиду *M. b. amari*.

Білатеральна асиметрія вивчалася на матеріалі гостровоюї нічницї. Значення асиметрії для всіх 6-и ознак досить незначні; спрямована асиметрія має місце у двох випадках [значення асиметрії ознак 19 ( $p < 1\%$ ) і 24 ( $p < 0,1\%$ )]; антисиметрія не виявлена. Коефіцієнти простої кореляції 6-и досліджуваних ознак із емпіричними краніометричними ознаками, а так само і між особю, невеликі і здебільшого невірогідні.

Для вивчення зв'язку індивідуальних особливостей із флюктуючою асиметрією було проаналізовано канонічні кореляції між комплексом краніометричних ознак і комплексом абсолютних значень асиметрії. Було побудовано 6 пар канонічних змінних. Тільки для 1-ї пари коефіцієнт канонічної кореляції є вірогідним ( $R_{can} = 0,539$ ;  $\chi^2 = 293,62$ ;  $df = 234$ ;  $p = 0,51\%$ ). Залежностями, котрі характеризує ця кореляція, можна пояснити 2,1% загальної дисперсії комплексу краніометричних ознак.

Зіставлення даних про місце мешкання, стать і морфологічні характеристики особин з індивідуальними значеннями канонічних змінних дозволяє охарактеризувати зв'язок цих особ-

дивостей із стабільністю протікання морфогенезу. За всіх інших однакових умов стабільніший онтогенез у особин із цілком сформованими дефінітивними пропорціями черепа, доліхоцефалією, розширеними базальною частиною мозкової капсули і величними дугами, а також порівняно невеликою нижньою щелепою. Стабільність морфогенетичних процесів залежить від статевої належності особин (у самок вона є нижчою) і від навколишнього середовища (в деяких популяціях вона явно зменшена).

#### 4. Мінливість нічниць на міжвидовому рівні

У міжвидовій мінливості нічниць у більшості випадків спостерігаються вірогідні додатна асиметрія і додатний ефект розподілів ознак, а коефіцієнти варіації досить великі (близько 20%). У своїй мінливості краніометричні ознаки найтіснішим чином пов'язані між собою, утворюючи єдину кореляційну плянду (значно тіснішу, ніж плянди, виявлені на внутрішньовидовому рівні). Міжвидові відмінності в організації черепа в першу чергу визначаються загальними розмірами, що добре узгоджується зі схемою дивергенції видів у рамках роду, запропонованою К. Ліменом і П. Фріменом (Lemen, Freeman, 1984). Як показало дослідження міжвидових дистанцій методом кластерного аналізу, об'єднання видів нічниць у кластери визначається, по суті, тільки загальним розміром черепа. Виділяється група видів крупних розмірів (*M. myotis* і *M. blythi*), група видів середніх розмірів (*M. dasycneme* і *M. bechsteini*) та група, до якої увійшли всі інші види.

Факторний аналіз комплексу краніометричних ознак дозволив виявити фактори, що визначають мінливість на міжвидовому

рівні. 1-й фактор (бл. 98% загальної дисперсії) відбивав загальні розміри черепа нічниць, 2-й - протилежність тенденцій мінливості довжини черепа та його ширини, 3-й - протилежну спрямованість мінливості мозкової та лицевої частин черепа. Аналіз факторних значень дозволив зіставити особливості розміру та форми черепа, характерні для різних груп палеарктичних нічниць. Звертають на себе увагу поєднання збільшення розмірів з відносним звуженням черепа у *Myotis sensu Findley* і протилежний тренд у *Selysius* і *Leucopoe*, а також відносно малі розміри лицевої частини черепа, характерні для *Myotis s. Findley* (особливо *M. bombinus*) і пов'язані, можливо, з педоморфними трансформаціями в їхній еволюції.

Розподіл видів нічниць у факторному просторі лише певною мірою відповідає даним про таксономічну рівноманітність роду. Впорядкувати ці дані і побудувати одновимірну модель рівноманітності вдалося завдяки використанню фіктивної змінної, яка приймає значення: 1 - для *Myotis sensu Menu, 1988*; 2 - для *Paramyotis*; 3 - для *Isotis*, чи групи *Nattereri*; 4 - для *M. emarginatus*; 5 - для *Selysius*; 6 - для "типових" *Leucopoe* (група *Saracocini*); 7 - для *M. dasycneme*. Автор наваж цю змінну SG (скорочення від species group - основної одиниці об'єднання видів у класифікації Фіндлі). Залежність значень цієї змінної від комплексу краніометричних ознак досліджувалася шляхом лінійного регресійного аналізу (кроковий метод). Було побудовано модель регресії SG за краніометричними ознаками ( $R=0,985$ ;  $R^2=0,971$ ;  $F=55,27$ ;  $p<0,0001\%$ ). Результати передбачення таксономічного положення видів представлені в табл.3.

Табл. 3. Прийняті та передбачені значення змінних SG і FM3

В и д	Значення SG		Значення FM3	
	Прийняте	Перед- бачене	Прийняте	Перед- бачене
<i>M. myotis</i>	1	0,742	3	3,017
<i>M. blythi</i>	1	0,970	2	1,992
<i>M. bechsteini</i>	2	2,375	1	0,988
<i>M. nattereri</i>	3	3,489	2	1,874
<i>M. bombinus</i>	3	3,285	2	1,848
<i>M. emarginatus</i>	4	3,870	3	3,089
<i>M. hosonoi</i>	5	5,213	1	0,908
<i>M. ikonnikovi</i>	5	4,855	1	1,141
<i>M. mystacinus</i>	5	4,581	3	2,754
<i>M. brandti</i>	5	5,091	2	2,222
<i>M. bucharensis</i>	5	5,337	3	2,841
<i>M. frater</i>	5	4,557	3	3,043
<i>M. capaccini</i>	6	5,778	1	1,260
<i>M. macrodactylus</i>	6	5,562	1	0,900
<i>M. longipes</i>	6	5,814	2	2,212
<i>M. daubentoni</i>	6	6,285	2	2,005
<i>M. dasycnema</i>	7	7,214	2	2,110

Можна припустити, що змінна SG певною мірою відбиває реальне положення видів у системі роду *Myotis*, будучи певним чином інтегральною оцінкою по черепу того комплексу ознак (одонтологічних, екстер'єрних, краніо- і остеологічних та інших), за яким було побудовано існуючі класифікації роду. В морфологічному плані SG тісно пов'язана з відносною довжиною верхньої щелепи, розрахованою як відношення довжини верхнього зубного ряду до конділобазальної довжини черепа у різних видів нічниць ( $r = -0,869$ ;  $p = 0,0006\%$ ). На внутрішньовидовому рівні варіабельність значень SG є досить великою, але середньовидові значення достатньо стабільні, що дозволяє використовувати SG як допоміжну змінну при аналізі кладогенезу та інших еволюційних процесів.

Друга фіктивна змінна, FM3, була введена для аналізу тенденцій еволюції груп нічниць. За одностайним переконанням

спеціалістів, ступінь рудиментації верхніх других премоларів ( $P^3$ ) може розглядатися у представників цього роду як показник еволюційної просунутості виду в філогенетичній лінії. За ступенем редукції  $P^3$  нічніці можна умовно розділити на чотири групи: 1)  $P^3$  в 1-1,5 рази поступається в розмірах  $P^2$  і практично не відсунуті від середньої лінії зубного ряду; 2)  $P^3$  приблизно в 2 рази менші, ніж  $P^2$  і звичайно помітно зсунуті в медіальному напрямку від середньої лінії зубного ряду; 3)  $P^3$  вкрай редуковані, поступають у розмірах  $P^2$  не менш, ніж у 2,5-3 рази, сильно зсунуті від середньої лінії зубного ряду; 4)  $P^3$  повністю відсутні.

Типовий для виду стан даної ознаки фіксувався як залежна змінна, що відображає ступінь еволюційної просунутості відповідних видів. Ця змінна позначена в роботі як  $FM3$ . Зменшення розмірів  $P^3$  при переході від групи до групи можна, в першому наближенні, вважати лінійним. Залежність між  $FM3$  та комплексом краніометричних ознак була проаналізована шляхом лінійного регресійного аналізу (кроковий метод).

Отримані результати менш точні, ніж модель SG, але сумніватися в коректності моделі немає підстав ( $R=0,977$ ;  $R^2=0,955$ ;  $F=12,72$ ;  $p=0,28\%$ ). Передбачені значення  $FM3$  для 17-и видів нічніці відповідають реальним (табл.3). Аналіз регресійної моделі дозволяє виявити й охарактеризувати загальні тенденції еволюції черепа нічніці: розширення виличних дуг і носової області черепа; видовження нижньої щелепи з одночасним укороченням зубних рядів і короноїдних відростків; зменшення відстані між верхніми зубними рядами в задній частині щелепи та збільшення - в передній; видовження верхніх зубних

рядів; звуження мозкової капсули; розширення базальної частини черепа.

Парадоксальним може видатися поєднання редукції  $P^3$  і витіснення  $Ix$  із середньої лінії зубних рядів із загальним збільшенням розмірів верхніх зубних рядів. Ця координація, очевидно, пов'язана зі збільшенням розмірів молярів, насамперед у крупніших *Myotis s. Findley*. Що ж до внеску передньої частини верхнього зубного ряду до загальної ємкості довжини, то, якщо розглядати окремо три основні групи нічниць, виділені Фіндлі, стає очевидною тенденція до збільшення довжини цієї частини зубного ряду в міру редукції  $P^3$ . Ця тенденція є однаково характерною і для *Myotis s. Findley* з їхніми відносно довгими щелепами, і для *Leucopoe* та *Selysius*, щелепи яких значно коротші. В побудованій схемі випадвають тільки три види: *M. emarginatus*, *M. mystacinus* і *M. bucharensis*. В їх еволюції, імовірно, діяла вторинна тенденція до збільшення передньої частини верхнього зубного ряду.

#### Б. Шляхи еволюції нічниць на території Палеарктики

На основі зіставлення даних про дивергенцію роду *Myotis* (ємкості SG) і про етапи еволюційної трансформації груп видів цього роду (ємкості FM3) в даному розділі висловлюється ряд гіпотез щодо можливих шляхів еволюції нічниць на території Палеарктики.

Дивергенція роду була, очевидно, пов'язана з формуванням різних адаптивних стратегій, які будувалися на пристосуванні до 1) збирання комах із субстратів (підрид *Myotis sensu Findley*); 2) пошуванні комах у повітрі в рісноманітних

біотопах (*Selysius*) та 3) ловлі комах у навколородних шарах повітря (*Leucopoe*). З цієї дивергенцією, очевидно, пов'язані відмінності краніометричних ознак, які описує зміїна S3. Частина видів, імовірно, вторинно змінила напрямок спеціалізації, а відтак підроди, що їх виділив Др.С.Фіндлі, в філогенетичному відношенні є найскоріше гетерогенними.

Підрід *Myotis* sensu Findley уявляється автору дисертаційної роботи збірною групою, яку об'єднує паралельно набута морфологічна й почасти екологічна схожість, а не опорідненість безпосередньо. Ця схожість є результатом паралельного розвитку та незалежного пристосування до субстратного збирання їжі, слід гадати, не менш, ніж 4-х груп: своєрідних нічниць, що еволюціонували в напрямку збільшення розмірів тіла (сучасні представники: *M.blythi* і *M.myotis*); якихось давніх форм, близьких до опільних предків нічниць (*M.bechsteini*); примітивних *Selysius* (нічниця в групі *Isotus*) і більш просунутих *Selysius* (сучасний палеарктичний представник - *M.emarginatus*).

При цьому непрямим свідченням філогенетичної близькості двох останніх груп до *Selysius* і *Leucopoe* є ряд морфологічних особливостей: схожість у побудові бажулку *M.pattereri* та *M.frater*, збереження рудиментарних протоконусів на верхніх молярах (Стрелков, 1983; Strelkov, 1989). Відсутність у *M.emarginatus* ряду рис спеціалізації (вішок на уropatarijумі тощо), більший ступінь редукції верхніх других малих премолярів, півня поява у викопному стані (Hogásek, Hanák, 1983-1984), тенденція до збільшення щелеп, відсутність педоморфних рис в організації дозволяють припустити, що цей вид не пов'язаний

ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України

тією спорідненістю з нічницями в групі *Isotus*. Скоріше, ці дві групи виникли в рівний час від рівних (хоча й близько-споріднених) предків.

Шляхи еволюції палеарктичних видів *Selysius* і *Leucopoe*, здебільшого невідомі, проте можна припустити, що обидва підроди пов'язані між собою близькою спорідненістю і рано відокремилися від загальних предків. У Палеарктиці *Selysius*, найімовірніше, еволюціонували як декілька паралельних ліній. Не виключено, що і в еволюції *Leucopoe* важливу роль відіграв паралелізм.

Усі висловлені вище міркування щодо філогенетичних перетворень видів та груп видів нічниць на території Палеарктики, зрозуміло, не більше, ніж гіпотеза. Разом із тим, як вдасться автору, запропонована схема філогенії нічниць (рис. 1) достатньо чітко систематизує відомі факти й може стати орієнтиром для наступних досліджень. Серйозну проблему становить украй складне й суперечливе співвідношення спорідненості й схожості в межах роду *Myotis*; осмислити це співвідношення можна тільки на основі аналізу еволюційних процесів і реконструкції філогенії цієї суперпрієноманітної групи рукокрилих.

#### В И С Н О В К И

1. Фенетична різноманітність 17-и палеарктичних видів нічниць, оцінювана на основі відмінностей у середньовидових значеннях краніометричних ознак, на 98% визначається відмінностями в розмірі черепа тварин. Відмінності в формі черепа досить невеликі й пов'язані з протилежністю тенденцій мінливості, по-перше, довжини черепа і його ширини та, по-друге,

класифікація Flindley, 1972	Menu, 1988	genus <i>Myotis</i>	genus <i>Leuconoe</i>			
			subgenus <i>Myotis</i>		subgenus <i>Selysius</i>	subgenus <i>Leuconoe</i>
			Bechsteini group	Nattereri group	Emarginatus group	Mystacinus & Muricola groups
						Capaccini group
						—

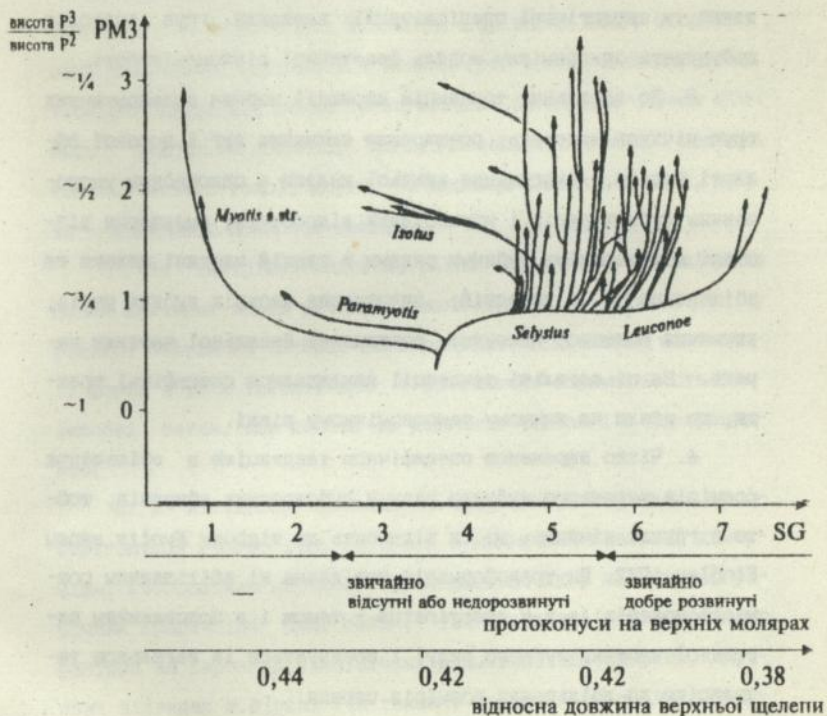


Рис. 1. Імовірні філогенетичні відношення  
палеарктичних груп нічних

мовкового і лицевого черепа.

2. Екологічна диференціація роду *Myotis* (пов'язана з формуванням груп нічниць: 1) пристосованих до збирання комах із субстратів, 2) полюючих комах у повітряному просторі і 3) пристосованих до ловлі комах у навколородних шарах повітря) лише почасти визначалася характером ранньої дивергенції нічниць; частина видів, імовірно, вторинно змінила напрямок спеціалізації. Угодиженість морфологічних змін у ході формування та екологічної спеціалізації названих груп дозволяє побудувати одновимірну модель фенетичної різноманітності.

3. До загальних тенденцій еволюції черепа палеарктичних груп нічниць належать: розширення виличних дуг і носової області черепа; видовження нижньої щелепи з одночасним укороченням зубних рядів і короноїдних відростків; зменшення відстані між верхніми зубними рядами в задній частині щелепи та збільшення - в передній; видовження верхніх зубних рядів; звуження мовкової капсули; розширення базальної частини черепа. На ці загальні тенденції накладалися специфічні тренди, що діяли на нижчому таксономічному рівні.

4. Чітко вираженою специфічною тенденцією є збільшення розмірів верхнього зубного ряду у субстратних збирачів, тобто в групах нічниць, що їх відносять до підроду *Myotis senilis* Findley, 1972. Ця трансформація пов'язана зі збільшенням розмірів молярів (а у *M. emarginatus* - також і з подовженням передньої частини зубного ряду) і пов'язана із загальною тенденцією до збільшення розмірів черепа.

5. Підрід *Myotis* (у розумінні Дж.С.Фінлі), очевидно, є збірною групою. Морфологічна й екологічна схожість її предо-

тавників в результаті паралельного розвитку та незалежного пристосування до субстратного збирання їжі, найкоріше, не менш, ніж 4-х груп: своєрідних нічних, що еволюціонували в напрямку збільшення розмірів тіла (сучасні представники: *M. blythi* і *M. myotis*); якихось давніх форм, близьких до опільних предків нічних (*M. bechsteini*); примітивних *Selysius* (нічні в групі *Isotus*) і більш просунутих *Selysius* (сучасний палеарктичний представник - *M. emarginatus*).

6. Краніометричні ознаки трьох вивчених у роботі видів (*M. blythi*, *M. dasycneme* і *M. myotis*) порівняно слабо скорельовані між собою. Виділяється кілька груп ознак, які корелюють тісніше. Перша пов'язана із загальними розмірами черепа нічних (загальна довжина, конділобазальна довжина, довжина нижньої щелепи тощо), друга - з шириною нижньої щелепи, третя - з шириною мозкової капсули.

7. На внутрішньовидовому рівні мінливість комплексів ознак вивчених видів нічних визначається відмінностями у розмірі черепа на 30-50%. Найвирівнішою тенденцією мінливості форми в усіх трьох видів є протилежна спрямованість мінливості ознак, пов'язаних із довжиною черепа і з його шириною.

8. У мінливості комплексів краніометричних ознак спостерігаються географічна варіація і невзначий статевий диморфізм. Географічна варіація проявляється як у чітких географічних градієнтах ряду ознак, так і у впливі географічного фактора на характер міжстатевих відмінностей. Зокрема, в різних підвидах *M. blythi* (а також у західних та східних популяціях підвиду *M. b. omari*) статевий диморфізм спостерігається

у варіації різних ознак.

9. Загальна дисперсія комплексу краніометричних ознак *M. blythi* принаймні на 2,1% визначається нестабільністю індивідуального розвитку. За всіх інших однакових умов більший ступінь стабільності онтогенезу характерний для особин із цілком оформленими дефінітивними пропорціями черепа, доліхоцефалією, розширенням базальною частиною мозкової капсули і виличними дугами, а також порівняно невеликою нижньою щелепою. Стабільність морфогенетичних процесів залежить від статевої належності особин (у самок вона є нижчою) і від навколишнього середовища (в деяких популяціях вона явно зменшена).

ДРУКОВАНІ РОБОТИ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті

1. Дзеверин И.И. Половой д. морфизм в значениях крапио-метрических признаков прудовых ночниц (Chiroptera) //Вестник зоологии. - 1995. - N 1. - С.62-66.

Тези та короткі повідомлення

1. Лашкова Е.И., Дзеверин И.И. Реализационная изменчивость: к истории изучения //Тезисы IV научной конференции молодых ученых зоологов и историков науки. Киев, апрель 1992. - Киев: ЦИПИН им.Г.М.Доброва АН Украины, 1992. - С.34-36.

2. Дзеверин И.И., Лашкова Е.И. Сравнительная оценка методов измерения реализационной изменчивости //Тезисы IV научной конференции молодых ученых зоологов и историков науки. Киев, апрель 1992. - Киев: ЦИПИН им.Г.М.Доброва АН Украины, 1992. - С.56-58.

3. Дзеверин И.И. Экогеографична варіація характеру статевого диморфізму деяких видів нічниць (MAMMALIA, CHIROPTERA, MYOTIS) //Актуальные проблемы эммологической гистологии. - Днепропетровск: Изд-во ДГМА, 1994. - С.56-58.

4. Dzeverin I. An unidimensional model of Palearctic Myotis species phenetic diversity //2nd European Congress of Mammalogy. Abstract book. - Sheddar: SP Press, 1995. - P.37.

44320

Дзевєрин М.И. Краниометрична варіабельність у вивислих  
 ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae, Myotis) в Палеарктиці.

Дисертація на соискание учёной степени кандидата біологі-  
 ческих наук по спеціальності 03.00.02 - зоологія. Ін-т зоо-  
 логії ім. І.І.Шмальгаузена НАН України, Київ, 1994.

Охарактеризована внутривидова изменчивость краниомет-  
 рических признаков трёх видов ночниц (*M.blythi*, *M.dasycneme*,  
*M.myotis*) и межвидовые различия 17-и палеарктических видов  
 этого рода. Дано количественное описание основных тенденций  
 изменчивости, географических градиентов, полового диморфиз-  
 ма, флуктуирующей асимметрии. Предложены реконструкции про-  
 цессов ранней дивергенции ночниц и дальнейшей эволюции пале-  
 арктических групп видов данного рода.

*Dzeverin, I.* Craniometric variation and evolution of  
*Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Palearctics.  
 Thesis for obtaining the degree of Candidate of Sciences  
 (Biol.). Speciality - 03.00.02 - zoology. Schmalhausen In-  
 stitute of Zoology, Natl. Acad. Sci. Ukraine, Kiev, 1994.

Intraspecific variation of craniometric traits in three  
*Myotis* species (*M.blythi*, *M.dasycneme*, *M.myotis*) is charac-  
 terized as well as interspecific differences in 17 Palear-  
 ctic species of this genus. General trends of variation, geo-  
 graphic gradients, sexual dimorphism, fluctuating asymmetry  
 are described quantitatively. Divergence patterns of ancient  
*Myotis* and phylogenetic trends of Palearctic species groups  
 are reconstructed.

Ключові слова:

*Myotis*, *Myotis blythi*, *Myotis dasycneme*, *Myotis myotis*,  
 череп, краниометрія, еволюція, мінливість, географічні  
 градієнти, статевий диморфізм, флуктуюча асиметрія.