

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

**Дзеверін Ігор Ігорович**

УДК 599.426:[591.471.4+575.8]

**МЕХАНІЗМИ ТРАНСФОРМАЦІЇ СТРУКТУР ЧЕРЕПА  
В ЕВОЛЮЦІЇ НІЧНИЦЬ  
ТА СПОРІДНЕНИХ ГРУП ГЛАДКОНОСИХ РУКОКРИЛИХ**



03.00.08 – зоологія

Автореферат дисертації  
на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Київ – 2011

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор  
**Рековець Леонід Іванович**,  
Національний науково-природничий музей НАН України,  
головний науковий співробітник

доктор біологічних наук, професор  
**Волох Анатолій Михайлович**,  
Таврійський державний агротехнологічний університет,  
завідувач кафедри екології та охорони навколишнього середовища

доктор біологічних наук  
**Токарський Віктор Арсентійович**,  
Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна,  
професор кафедри зоології та екології тварин

Захист відбудеться 7 лютого 2012 р. о 10 годині  
на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01  
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
за адресою: 01601, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці  
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
за адресою: 01601, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15

Автореферат розісланий 6 січня 2012 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради  
кандидат біологічних наук



О. І. Лісіцина

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Макроеволюційні процеси ми не спостерігаємо безпосередньо, тому дослідження крупномасштабних еволюційних трансформацій ґрунтуються переважно на опосередкованих даних. Із цим, так само як і з надзвичайною складністю й різноманітністю еволюційних процесів, пов'язано те, що численні проблеми, сформульовані ще в ХІХ та на початку ХХ століття, дотепер залишаються дискусійними. Чільне місце посідає серед них проблема з'ясування факторів, або механізмів еволюційних перетворень.

Численні дослідження, зокрема кількісні оцінки показали, що еволюційні перетворення в природі найчастіше відбуваються зі швидкістю, яка набагато менша за потенційно можливу [Gingerich, 1983, 2001; Расницын, 1987; Estes, Arnold, 2007; Futuyma, 2010]. На думку деяких авторів, еволюційний консерватизм може бути зумовлено існуванням генетичних, демографічних або онтогенетичних обмежень [напр., Alberch, 1980]. Інші дослідники вважають його наслідком адаптаційних процесів, передусім стабілізуючого добору [Charlesworth et al., 1982; Estes, Arnold, 2007]. Були запропоновані різноманітні методи, які дозволяють розрізняти онтогенетичні та селекційні обмеження, проте жоден з них не є безпомилковим [Maynard Smith et al., 1985].

Водночас потребують пояснення численні добре документовані приклади досить швидких адаптивних трансформацій, що відбуваються часто в відповідь на антропічний тиск чи кліматичні зміни [Bradshaw, Holzapfel, 2006; Hendry, Kinnison, 1999; Kinnison, Hendry, 2001; Hendry et al., 2008]. У процесі розвитку біології має сформуватися таке розуміння природи організмів, популяцій та таксонів, у межах якого стали б зрозумілими і швидкі трансформації, і періоди тривалого стазису. Враховуючи швидку деградацію екосистем унаслідок діяльності людини і непередбачувані трансформації рослин і тварин у нових умовах, таке розуміння одержує не тільки теоретичне, а й суто утилітарне значення [Stockwell et al., 2003].

Звичайно, у різних істот могли діяти різні еволюційні механізми, отже особливого значення набувають дослідження механізмів еволюційної трансформації в конкретних групах та філогенетичних лініях. Рукокрилі, або кажани (Chiroptera) є перспективним об'єктом для досліджень подібного роду, оскільки інтенсивне видоутворення поєднувалося в їх еволюції з надзвичайною консервативністю основних скелетних рис [Кэрролл, 1993б; Gunnell, Simmons, 2005]. До того ж, кажани взагалі унікальні за своїми морфологічними, фізіологічними та екологічними рисами, оскільки є єдиною групою ссавців, що опанувала силовий політ. Їхні філогенетичні взаємозв'язки, як і зоогеографічна історія, потребують дещо інших методів вивчення, ніж філогенетичні взаємозв'язки та зоогеографічна історія інших ссавців [Симпсон, 1983]. Тому варто порівняти особливості перебігу еволюції кажанів та інших ссавців.

Гіпотези про механізми еволюційних перетворень було в процесі моєї роботи зіставлено зі статистичними матеріалами про мінливість краніометричних, зокрема, одонтометричних ознак у представників роду нічниць – *Myotis* Каур, 1829. Одержані дані було порівняно з даними про характерні риси еволюційних

перетворень в інших групах гладконосих кажанів – Vespertilionidae Gray, 1821 та ссавців загалом.

З якою швидкістю і в яких напрямках структури черепа гладконосих рукокрилих трансформуються в процесі еволюції? Чи були еволюційні трансформації в гладконосих рукокрилих адаптивними? Які еволюційні механізми визначають втрату старих і появу нових структур? Чи впливають на швидкість та спрямування еволюції структур черепа в гладконосих рукокрилих генетичні та епігенетичні обмеження? Наскільки фактори еволюції гладконосих рукокрилих подібні до факторів еволюції інших груп ссавців? Спробу відповісти на ці запитання являє собою рефероване дослідження.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертація виконана в рамках планової теми № III-8-06 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України „Еволюційно-генетичні перетворення у деяких модельних груп тварин та видів, що знаходяться під загрозою зникнення” (державний реєстраційний номер теми 0106U000379). До дисертації було включено також деякі результати, одержані автором під час попередньої роботи в Інституті зоології.

**Мета й задачі дослідження.** Метою роботи є з'ясувати основні механізми трансформації структур черепа в еволюції нічних та споріднених груп гладконосих рукокрилих. Для досягнення мети було поставлено такі задачі:

1) оцінити масштаби та темпи дивергенції структур черепа нічних та споріднених груп гладконосих рукокрилих на різних таксономічних рівнях.

2) з'ясувати співвідношення основних еволюційних факторів у детермінації темпів та напрямків еволюції структур черепа нічних та споріднених груп гладконосих рукокрилих.

3) порівняти характерні риси еволюції нічних та інших гладконосих рукокрилих і ссавців загалом.

*Об'єкт дослідження* – еволюція рукокрилих.

*Предмет дослідження* – механізми еволюції нічних та деяких близьких до них груп гладконосих рукокрилих.

*Методи дослідження* – морфометрія, статистична обробка, візуалізація та інтерпретація морфометричної інформації, моделювання.

**Наукова новизна одержаних результатів.** Вперше одержано оцінки темпів дивергенції нічних фауни Палеарктики за розміром та формою черепа. Вирішено питання про причини надзвичайної консервативності основних скелетних ознак в еволюції кажанів: з'ясовано, що обмеження на еволюційні перетворення мають екологічний та біомеханічний, а не генетичний чи онтогенетичний характер. Показано, що для розуміння дивергенції досліджених видів немає потреби залучати механізми сальтаційної еволюції (уривчаста рівновага тощо) чи номогенезу: звичайними механізмами синтетичної теорії еволюції (дією природного добору в поєднанні з генетичним дрейфом та випадковими мутаціями) можна цілком адекватно пояснити як швидкі дивергентні та конвергентні трансформації, так і стабільність основних черепних структур на значних часових інтервалах. З'ясовано, що редукцію елементів зубної системи в гладконосих кажанів спричинено переважно нагромадженням випадкових мутацій відповідно до гіпотези І. І. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982], а не негативним добром; розроблено

математичну модель регресивної еволюції. Обґрунтовано підвидовий статус алтайської форми гостровухої нічниці *Myotis blythii altaicus* Dzeverin et Strelkov 2008.

**Практичне значення одержаних результатів.** Апробовані в ході дослідження статистичні методи можуть знайти застосування в дослідженні широкого кола біологічних явищ (еволюційні зміни популяцій та таксонів, кореляція між факторами середовища та ознаками організмів тощо). Розроблено вдосконалення до методів кількісної оцінки темпів еволюції: (1) алгоритми, що дозволяють перетворювати оцінки темпів еволюції, одержані за методом Ф. Джінджеріча [Gingerich, 1993], на оцінки, одержані за методами М. Туреллі зі співавторами [Turelli et al., 1988] та М. Лінча [Lynch, 1990], і навпаки; (2) методіку корекції на географічну та статеву мінливість при вимірюванні темпів еволюції за методом М. Лінча [Lynch, 1990].

Одержані дані та результати було застосовано автором під час викладання курсу „Статистичний аналіз для прийняття рішень у екології” (магістерська програма „Екологія та охорона природи” Національного університету „Києво-Могилянська Академія”, 2005 та 2008 рр.). Їх можна використовувати в університетських курсах теорії еволюції, зоології, екології, математичних методів у біології як приклад реконструкції еволюційних механізмів та залучення статистичних підходів до виявлення закономірностей еволюції, мінливості та способу життя тварин. Інформацію, наведену в роботі, можна застосовувати також для захисту наукових знань та наукового методу в дискусіях з апологетами антинаукових поглядів (сучасний креаціонізм тощо).

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. Особисто мною здійснено вимірювання черепів нічниць. Повністю самостійно проведено статистичну обробку та інтерпретацію даних щодо краніометричної мінливості.

У процесі роботи з одонтометричними ознаками нічниць я брав участь у інтерпретації результатів. У процесі роботи з кількісними ознаками рудої вечірниці та гризунів я брав участь у статистичній обробці та інтерпретації результатів. Також я брав участь у інтерпретації даних щодо трофічної спеціалізації, одержаних під час утримування кажанів різних видів у Київському центрі реабілітації рукокрилих.

Гіпотезу про підвидовий статус алтайської гостровухої нічниці [Стрелков, 1972] було перевірено мною спільно з автором гіпотези – П. П. Стрелковим. Гіпотези щодо географічної варіації рудої вечірниці було перевірено спільно з П. П. Стрелковим та Н. І. Абрамсон.

Математичні моделі та модифікації статистичних методів були розроблені мною особисто.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення роботи було представлено на дев'ятох міжнародних та одній національній науковій конференції, у доповідях на засіданнях Вченої ради Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, на науковому семінарі Інституту зоології, на засіданнях відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології, в лекціях, прочитаних для Студентського біологічного товариства Національного

університету „Києво-Могилянська Академія”, на науковому семінарі кафедри екології НаУКМА.

**Публікації.** Результати дисертаційного дослідження викладено в 32-х публікаціях. Серед них 21 наукова стаття, надрукована у спеціалізованих виданнях, що рекомендовані як фахові в переліку ВАК України, та іноземних виданнях, 2 науково-популярні статті та 9 тез. Серед видань, у яких надруковано результати дисертації, – журнали „Evolutionary Biology” (імпаکت-фактор 2010 р. дорівнює 2,736), „Journal of Mammalian Evolution” (імпакт-фактор 2010 р. – 1,562), „Журнал общей биологии” (імпакт-фактор 2010 р. – 0,351), „Зоологический журнал” (імпакт-фактор 2010 р. – 0,265) та інші.

**Структура та обсяг роботи.** Робота складається зі вступу, 4 розділів, висновків та списку використаних джерел, містить 21 таблицю та 32 рисунки. Роботу викладено на 277 сторінках, з яких 211 сторінок основного тексту. Список використаних джерел складається з 508 назв (174 – російською та українською, 334 – англійською, французькою, німецькою, польською та чеською мовами).

**Подяки.** Хочу подякувати адміністраціям та співробітникам Зоологічного музею Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, Зоологічного інституту Російської академії наук, кафедри зоології хребетних та Зоологічного музею Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова, Інституту зоології Академії наук Азербайджану, Національного науково-природничого музею НАН України за надану мені можливість працювати з колекціями черепів рукокрилих. Також вдячний усім, хто допомагав мені в пошуку літератури або надіслав видруки статей чи книжки.

Я вдячний Н. С. Атамась, В. Ф. Безрукову, В. Богдановичу, С. В. Газаряну, О. В. Годлевській, А. С. Голенко, І. В. Загороднюку, С. В. Крускопу, Р. Ланде, Р. Є. Майбороді, Г. Марроїгу, І. Я. Павлінову, К. К. Панютіну, П. В. Пучкову, В. О. Топачевському за обговорення основних ідей, покладених в основу роботи, цінні коментарі та рекомендації. Дж. Вайбл, Д. Поллі, Б. Халльгрімссон та анонімні рецензенти рукописів моїх статей доклали максимум зусиль для того, щоб моя робота відповідала сучасним науковим стандартам. Хочу подякувати також І. К. Рахматуліній за допомогу на початковому етапі дослідження.

Математичну модель регресивної еволюції було мною розроблено на основі теорії І. І. Шмальгаузена під впливом деяких концепцій Б. М. Медникова та М. О. Шишкіна. Мені пощастило обговорювати проблеми сучасного еволюціонізму і значення наукової спадщини І. І. Шмальгаузена із цими та багатьма іншими дослідниками. Особливо я вдячний О. І. Шмальгаузен і Н. П. Бордзиловській. У молодості мені пощастило зазнати значного впливу ідей Б. М. Медникова, дещо пізніше – ідей Р. Ланде. Я завдячую Б. М. Медникову розумінням теорії природного добору і місця, яке вона займає в біології. Вивчення кількісно-генетичного підходу до еволюції дало мені засоби для теоретичного аналізу еволюційних явищ.

Я починав роботу над дисертаційним дослідженням у відділі еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України і вдячний за підтримку завідувачу М. Ф. Ковтуну та працівникам відділу.

Основну частину дослідження було виконано в відділі еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології, і протягом усього часу роботи досить

важливими були для мене допомога та підтримка з боку завідувача С. В. Межжеріна, а також усіх співробітників відділу. Хочу подякувати І. І. Козиненку та Н. С. Заводніковій – за моральну підтримку та сприяння моїй роботі, С. В. Межжеріну, В. Б. Шувалікову, С. Ю. Морозову-Леонову – за обговорення результатів та корисні зауваження, В. М. Титарю – за численні поради, пропозиції, обговорення та допомогу в перекладанні моїх текстів на англійську мову.

Протягом багатьох років, на всіх етапах виконання дослідження, я завжди міг користуватися допомогою та порадами П. П. Стрелкова та Є. І. Кожуриної. Без цієї підтримки обсяг матеріалу, використаний у роботі, був би набагато меншим, а тематика роботи – значно вузкою. Користуючись нагодою, хотів би висловити їм свою вдячність.

Я вдячний М. А. Гхазалі за незмінну багаторічну допомогу в роботі, обговорення результатів, цінні рекомендації та конструктивні пропозиції, без яких мені набагато складніше було б впоратися з задачами дослідження.

І, найголовніше, хочу подякувати своїй сім'ї, чие терпіння, поради, допомога та підтримка вможливили виконання цієї роботи.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### Огляд літератури

У цьому розділі систематизовано наявні в науковій літературі дані щодо еволюції кажанів (Chiroptera) та сучасних методів дослідження механізмів еволюції. За літературними джерелами охарактеризовано найдавніших представників кажанів [Beard et al., 1992; Gunnell et al., 2007; Gunnell, Simmons, 2005; Harrison, Hooker, 2010; Jepsen, 1966; Sigé, 1974; Simmons, Geisler, 1998; Simmons et al., 2008; Tabuce et al., 2009; Van Valen, 1979], деякі припущення щодо походження цієї групи [Ковтун, 1979а, 1979б, 1984; Панютин, 1980; Simmons, 1994; Speakman, 1999; Wible, Novacek, 1988], найімовірніші генетичні та морфогенетичні перебудови, завдяки котрим прадавні кажани змогли набути здатності до силового польоту та ехолокації [Cooper, Tabin, 2008; Cretokos et al., 2008; Honeycutt, 2008; Li G. et al., 2007, 2008; Li Y. et al., 2010; Liu et al., 2010; Ray, Capocchi, 2008; Sears et al., 2006; Weatherbee et al., 2006]. Охарактеризовано місце гладконосих кажанів (Vespertilionidae) у системі ряду рукокрилих [Eick et al., 2005; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Lack et al., 2010; Mein, Tupinier, 1977; Miller-Butterworth et al., 2007; Teeling et al., 2005], а також класичні та сучасні уявлення про філогенію, таксономію та тренди еволюції окремих еволюційних ліній цієї родини, поширення, морфологічні та екологічні особливості гладконосих на території Палеарктики тощо [Абеленцев та ін., 1956; Абрамсон, 2007; Годлевская, 2006; Кожурина, 2009; Крускоп, 2002; Кузякин, 1950; Огнев, 1928; Павлинов и др., 1995; Рахматулина, 2005; Стрелков, 1963, 1988а, 1988б, 1997а, 1997б, 2006; Artyushin et al., 2009; Benda et al., 2006; Dietz et al., 2009; Hill, Harrison, 1987; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Hooper et al., 2006; Horáček et al., 2000; Jones K. E. et al., 2002, 2005; Klucz do oznaczenia ssaków Polski, 1984; Lack et al., 2010; Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007; Menu, 1985, 1987; Miller, 1907; Petit et al., 1999; Petit, Mayer, 1999, 2000; Simmons, 2005; Slaughter, 1970; Spitzenberger et al., 2006; Tate, 1941а, 1941б, 1942; Volleth, Heller, 1994]. Докладніше

описано таксономію, еволюцію та екологію нічниць (*Myotis*) [Дзеверин, 1998; Росина, 2002; Стрелков, 1983; Стрелков, Бунтова, 1982; Benda, Tsytsulina, 2005; Borisenko et al., 2008; Findley, 1972; Godawa Stormark, 1996; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Horáček, Hanák, 1983-1984; Jones G. et al., 2006; Lack et al., 2010; Menu, 1985, 1987, 1988; Ruedi, Mayer, 2001; Sigé, Menu, 1992; Simmons, 2005; Stadelmann et al., 2004a, 2004b, 2007; Tate, 1941a; von Helversen et al., 2001; Ziegler, 2000, 2003], а надто тих видів, що є центральними об'єктами дисертаційного дослідження – *M. blythii* та *M. myotis* [Газарян, 2006; Гхазалі, 2004, 2010; Дзеверин, 1995; Стрелков, 1972; Arlettaz, 1996; Arlettaz et al., 1991, 1993, 1997a, 1997b; Bachanek, Postawa, 2010; Benda, 1994, 1996, Benda, Horáček, 1994-1995, 1995; Benda et al., 2006, 2008; Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009; Castella et al., 2000, 2001; Evin et al., 2008; Ghazali, 2009; Harrison, Lewis, 1961; Плиоруполу-Георгудакі, 1986; Menu, Popelard, 1987; Simmons, 2005; Topál, 1971].

Темпи морфологічної еволюції кажанів, зокрема гладконосих, були низькими порівняно з темпами еволюції інших ссавців. Навіть найдавніші еоценові форми були досить схожими з сучасними рукокрилими своєю будовою та, безсумнівно, способом життя [Кэрролл, 1993б; Симмонс, 2009; Gunnell, Simmons, 2005; Jepsen, 1966; Simmons, Geisler, 1998; Simmons et al., 2008]. Статистичні оцінки за палеонтологічними даними [Расницын, 1987; Van Valen, 1973] свідчать, що в рукокрилих тривалість існування родів та видів була помітно більшою, ніж у інших ссавців: зокрема, середня тривалість існування видів кажанів становила приблизно 2,3 млн р., видів комахоїдних та гризунів – 0,71 млн р., видів приматів – 0,33 млн р., видів ссавців загалом – 0,78 млн р.

Представники цілком звичайних сучасних родів (чи, скоріше, їх морфологічні аналоги) знайдені в несподівано давніх геологічних відкладах. *Rhinolophus*, *Hipposideros*, *Tadarida* відомі в викопному стані, починаючи з еоцену; *Myotis*, *Nyctalus*, *Megaderma* – з олігоцену; *Miniopterus*, *Plecotus*, *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Noctilio*, *Taphozous*, *Mormopterus* і багато інших родів – з міоцену [Eiting, Gunnell, 2009]. У Європі, яка найкраще досліджена в палеонтологічному аспекті, серед олігоценових кажанів близько 25% сучасних родів, серед міоценових – близько 50%, серед пліоценових – приблизно 90% [Gunnell, Simmons, 2005]. Таким чином, рукокрилі є яскравим прикладом еволюційного стазису. А з іншого боку, невідповідність між морфологічними [Tate, 1941a; Findley, 1972] та молекулярними [Ruedi, Mayer, 2001; Stadelmann et al., 2004b, 2007] класифікаціями нічниць свідчить про можливість швидких дивергенцій та масштабних конвергенцій між еволюційними лініями роду. Численні приклади такої невідповідності виявлено і в інших групах гладконосих [напр., Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007].

Краніометричні ознаки переважно є кількісними (як варіант – пороговими) та полігенно детермінованими. Тому для з'ясування основних механізмів еволюції структур черепа в гладконосих рукокрилих були залучені методи кількісної генетики [Фолконер, 1985; Felsenstein, 1988]. Математичну теорію еволюційної динаміки кількісних полігенно детермінованих фенотипних ознак розроблено досить докладно [Bürger, Lande, 1994; Bürger et al., 1989; Felsenstein, 1988; Kimura, 1965; Lande, 1976, 1977b, 1979, 1980b, 1983; Lande, Arnold, 1983; Lynch, 1990; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988; Phillips, Arnold, 1989]. Запропоновано тести, що



дозволяють перевіряти різноманітні припущення щодо перебігу еволюційного процесу в природних популяціях. Таку перевірку можна здійснити, зокрема, шляхом вимірювання темпів дивергенції близькоспоріднених видів [Gingerich, 1993; Lynch, 1990; Turelli et al., 1988].

Звичайною нульовою гіпотезою є в таких дослідженнях припущення про те, що еволюційні процеси, які ми спостерігаємо, – це суто випадкові зміни, які відбуваються внаслідок випадкових мутацій та генетичного дрейфу. Відхилення реальних процесів од очікувань, розрахованих на основі нейтралістського підходу, свідчить про дію спрямованих еволюційних факторів; математичний аналіз таких відхилень часто дозволяє сформулювати певні припущення щодо природи, спрямування та інтенсивності дії цих факторів [Lande, 1976, 1977b; Lynch, 1990; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988].

Проблему для цих підходів становлять, втім, поширені в природі процеси регресивної еволюції. До них належать процеси рудиментації зубів у ссавців, зокрема рукокрилих [Menu, 1985, 1987; Miller, 1907] та приматів [Зубов, Халдеева, 1989], редукції кінцівок у численних групах хребетних тварин [Lande, 1978], втрата зору та депігментація покривів у печерних риб [Jeffery, 2001; Protas et al., 2006, 2007; Romero, 2001; Wilkens, 1984, 2007] та інші [огляд, напр., Lahti et al., 2009]. У деяких випадках редукція могла бути спричинена дією негативного добору. І. І. Шмальгаузен пояснив ці процеси нагромадженням мутацій та дезінтеграцією органа чи структури у випадку припинення дії добору, що раніше підтримував цей орган чи структуру в стабільному стані [Шмальгаузен, 1937, 1982]. Проте, в рамках стандартних підходів кількісно-генетичної теорії можна пояснити збільшення мінливості органа, але не спрямовану редукцію аж до цілковитої втрати. Водночас саме процеси спрямованої редукції досить поширені в природі. Можливість таких процесів потребує пояснення з генетичної точки зору, і в дисертаційній роботі здійснено спробу дати таке пояснення.

### Матеріал та методи

Основним матеріалом для дослідження були колекції черепів нічниць Зоологічного музею Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова (Москва, Росія), кафедри зоології хребетних Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова (Москва, Росія), Зоологічного музею Київського національного університету ім. Тараса Шевченка (Київ, Україна), Зоологічного інституту Російської академії наук (Санкт-Петербург, Росія), Інституту зоології Національної академії наук Азербайджану (Баку, Азербайджан), Національного науково-природничого музею Національної академії наук України (Київ, Україна), експериментальної бази „Черноголовка” Інституту проблем екології та еволюції Російської академії наук (Московська обл., Росія).

Досліджено 410 черепів нічниць з 13 операційних таксономічних одиниць (ОТО): *M. brandtii* (6 екз.), *M. emarginatus* (10 екз.), *M. dasycneme* (58 екз.), *M. capaccinii* (3 екз.), *M. daubentonii* (6 екз.), *M. bechsteinii* (2 екз.), *M. bombinus* (2 екз.), *M. nattereri* (5 екз.), *M. blythii altaicus* (11 екз.), *M. b. blythii* (96 екз.), *M. b. omari* (102 екз.), *M. b. oxygnathus* (76 екз.), *M. myotis* (33 екз.). Чотири підвиди *M. blythii* були проаналізовані як окремі ОТО, оскільки таксономію виду не до кінця з'ясовано. Для

більш детального дослідження було залучено п'ять близькоспоріднених ОТО: *M. myotis*, *M. blythii oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. nattereri* (312 екз., 17 регіональних груп).

З кожного черепа було одержано 15 поперечних промірів і по 12 поздовжніх промірів з кожної сторони черепа відповідно до методики, розробленої автором раніше [Дзеверін, 1994]. Похибку вимірювання кожної з ознак було оцінено за стандартною схемою [Лакин, 1990], яку було апробовано в дослідженні краніометричної мінливості нічниць раніше [Дзеверін, 1994]. Ознаки, точність вимірювання котрих виявилася невисокою, було вилучено з аналізу темпів еволюції. Частково їх було застосовано в описі загальної варіації нічниць. Загалом у дослідженні темпів дивергенції було використано 27 ознак.

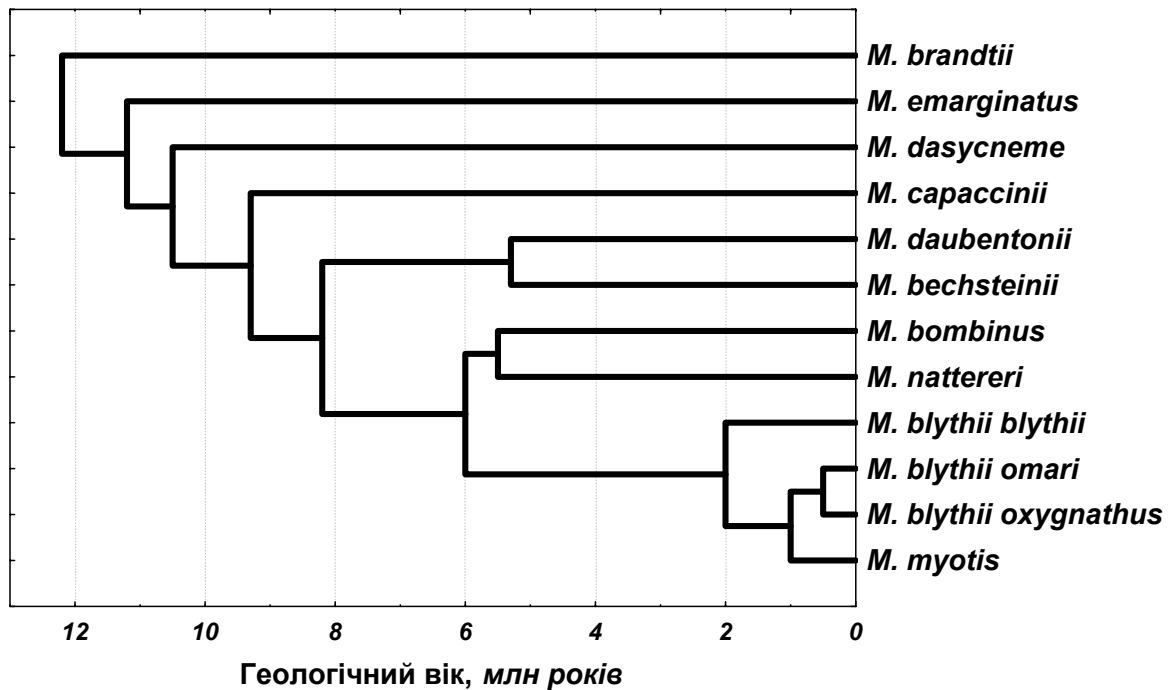
Були прийняті припущення про філогенію роду нічниць, що ґрунтуються передусім на молекулярно-генетичних реконструкціях [Ruedi, Mayer, 2001; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004, 2007; Jones et al., 2006; та ін.] (рис. 1). *M. b. altaicus* не включено до схеми філогенетичних зв'язків, бо її філогенетичні зв'язки з іншими підвидами *M. blythii* наразі ще не досліджено. Середню тривалість покоління в нічниць було оцінено на основі демографічних даних [Ногáček, 1985] як 4,4 року.

Окрім основної вибірки було досліджено також кількісні дані, одержані на матеріалах з численних музейних та лабораторних колекцій і люб'язно надані автору колегами: одонтометричні ознаки нічниць фауни України та суміжних територій, переважно *M. myotis* та *M. blythii* (239 екз., 63 ознаки, вимірювання зроблені М. А. Гхазалі), краніометричні ознаки рудої вечірниці (*Nyctalus noctula*, Vespertilionidae, Chiroptera; 319 екз., 16 ознак, значну частину цього матеріалу зібрано, й усі вимірювання зроблено П. П. Стрелковим), краніометричні ознаки лісових мишей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) фауни України (чотири види – *S. tauricus*, *S. sylvaticus*, *S. witherbyi* та *S. uralensis*; 430 екз., 17 ознак, вимірювання зроблені О. І. Лашковою, видову належність більшості досліджуваних особин було попередньо визначено шляхом біохімічного генного маркування С. В. Межжеріним), краніометричні ознаки малого ховраха (*Spermophilus pygmaeus* Rodentia, Sciuridae; 98 екз., 13 ознак, вимірювання зроблені Я. Навоженко), а також дані щодо живлення кажанів під час утримування в Київському центрі реабілітації рукокрилих. У дисертації прийнято таксономію лісових мишей згідно з роботами [Межжерин, 1997; Лашкова, 2003а, 2003б], філогенію – за реконструкцією [Michaux et al., 2002], тривалість покоління прийнято такою, що дорівнює в середньому одному року.

Були застосовані стандартні методи статистики (зокрема, аналіз головних компонент, дисперсійний аналіз, неметричне багатовимірне шкалювання) та теорії ймовірностей [Айвазян и др., 1989; Афифи, Эйзен, 1982; Гильдерман, 1991; Дерябин, 1983; Дэйвисон, 1988; Клекка, 1989; Лакин, 1990; Малви, 1970; Справочник по прикладной статистике, 1989, 1990; Hammer, Harper, 2006; Lande, 1977a; Manly, 1985].

Оцінки темпів дивергенції було розраховано окремо для кожної пари ОТО за лог-трансформованими значеннями краніометричних ознак. Для окремих ознак було застосовано статистику М. Лінча (середній приріст міжгрупової дисперсії по

відношенню до внутрішньогрупової за одне покоління) [Lynch, 1990] зі спеціально розробленою поправкою на внутрішньовидову мінливість (див. далі). Якщо статистика Лінча приймає значення від  $10^{-4}$  до  $10^{-2}$ , то можна припускати, що дивергенцію спричинено випадковими процесами. У протилежному випадку можна припускати дію спрямованих процесів, які прискорюють (значення, більші за  $10^{-2}$ ) або уповільнюють (значення, менші за  $10^{-4}$ ) дивергенцію. Такими процесами можуть бути рушійний добір у першому випадку або стабілізуючий добір – у другому [Lynch, 1990]. Для комплексів скорельованих ознак було застосовано статистичну оцінку, що дорівнює відношенню квадрата дистанції Махаланобіса до тривалості дивергенції [Lerman, 1965; див. також: Fenster, Sorrihanus, 1991].



**Рис. 1** Філогенія досліджених ОТО нічниць [за: Ruedi, Mayer, 2001; Hoofer, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004, 2007; Jones et al., 2006; з деякими змінами]

У процесі дослідження еволюції форми черепа ефекти розміру було усунуто за методом Т. Барнабі [Burnaby, 1966; Rohlf, Bookstein, 1987]. При цьому значення краніометричних ознак було перетворено на показники форми, які далі було проаналізовано як окремий набір кількісних ознак.

Чинники, що визначають мінливість, було досліджено на прикладі 27 ознак з найменшою похибкою вимірювання в п'яти модельних ОТО (312 особин з 17 регіональних груп). Було застосовано ієрархічний дисперсійний аналіз та розкладання дисперсії на компоненти за методом Снедекора [Лакин, 1990]. Було виявлено, що в модельних ОТО нічниць внески таксономічної належності досить значні для всіх ознак, внески регіональної належності варіюють і в деяких випадках теж стають істотними, внески статевих відмінностей практично непомітні. Значна частка дисперсії сформована чинниками невідомої природи. Подібні співвідношення часток дисперсії виявлено також і в інших об'єктів дослідження (руда вечірниця, малий ховрах). Урахування компонент дисперсії дозволило скоригувати на

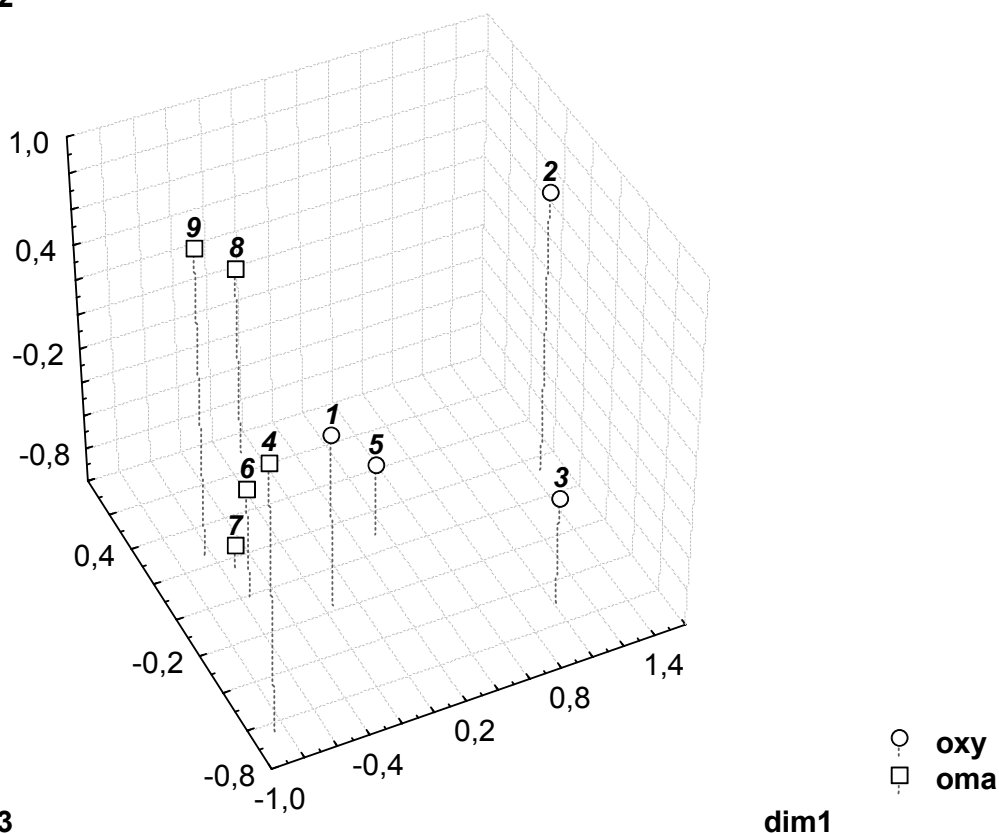
географічну та статеву мінливість оцінки міжгрупової та внутрішньогрупової дисперсії, необхідні для вимірювання темпів еволюції.

Для перевірки гіпотез про темпи еволюції було застосовано перестановочний тест, адаптований для дистанційних матриць [Manly, 1985; Anderson, 2001], як тестову статистику – коефіцієнт кореляції Пірсона ( $r$ ). Ймовірності кожної з перестановок розраховано з урахуванням філогенетичних зв'язків ОТО [Lapointe, Garland, 2001; Harmon, Glor, 2010], у кожному аналізі застосовано  $10^5$  перестановок.

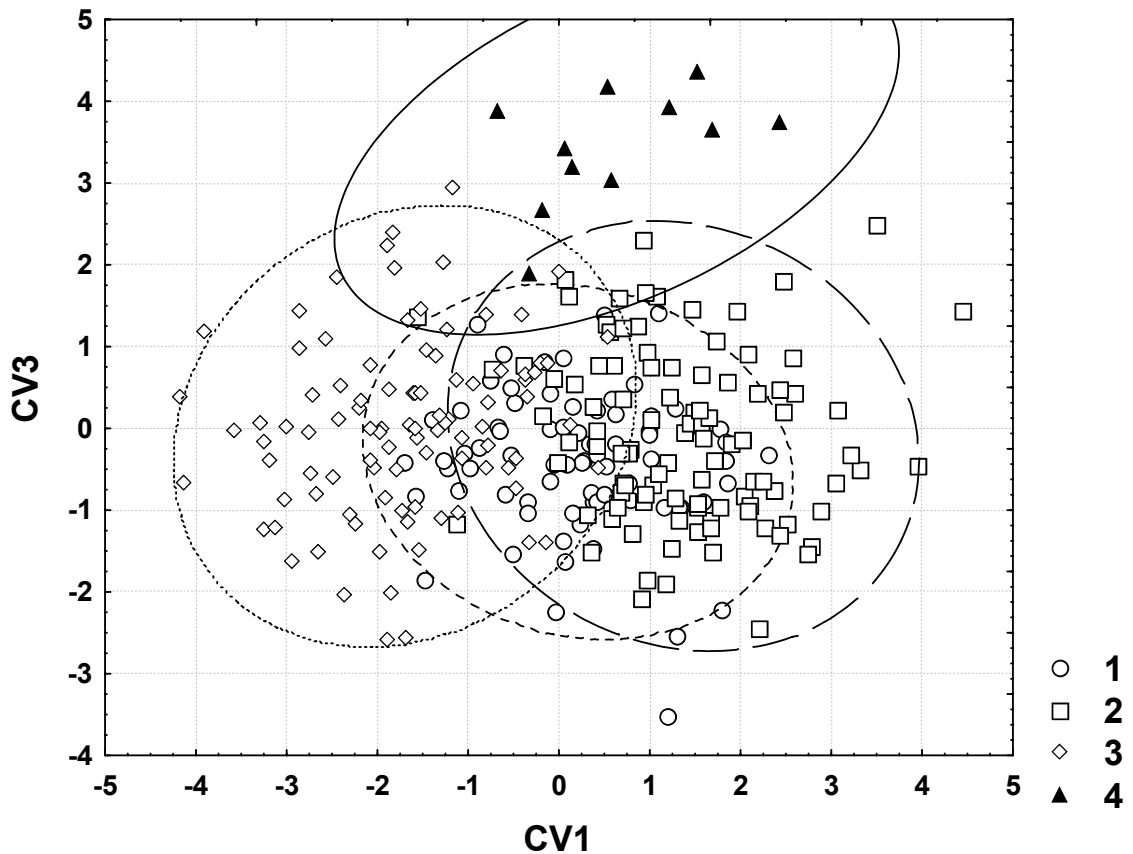
### Результати

Статистичний аналіз географічної мінливості гостривої нічниці (*M. blythii*) показав чіткі відмінності як між підвидами (*M. b. oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. b. altaicus*), так і між регіональними групами всередині підвидів. У роботі запропоновано алгоритми визначення підвидової належності особин *M. blythii* за краніометричними ознаками. Показано (рис. 2), що кримська гострива нічниця має бути віднесена за значеннями краніометричних ознак до підвиду *M. b. oxygnathus*, а не *M. b. omari*, як вважали деякі автори. Продемонстровано самостійний підвидовий статус алтайської гостривої нічниці *M. b. altaicus*. Ця своєрідна ендемічна форма явно має дещо інший тренд краніометричної мінливості, ніж решта досліджених підвидів (рис. 3).

dim2



**Рис. 2** Розташування регіональних груп *M. blythii* з західної частини ареалу в тривимірному просторі багатовимірного шкалювання: oxy – *M. b. oxygnathus*, oma – *M. b. omari*; 1 – Центральна Європа та Закарпаття, 2 – Молдавія, 3 – Балканський півострів, 4 – острів Крит, 5 – Кримський півострів, 6 – Північний Кавказ, 7 – Північно-західне Закавказзя, 8 – Південно-східне Закавказзя, 9 – північний Іран та південний Туркменістан; dim1, dim2 та dim3 – виміри багатовимірного шкалювання.

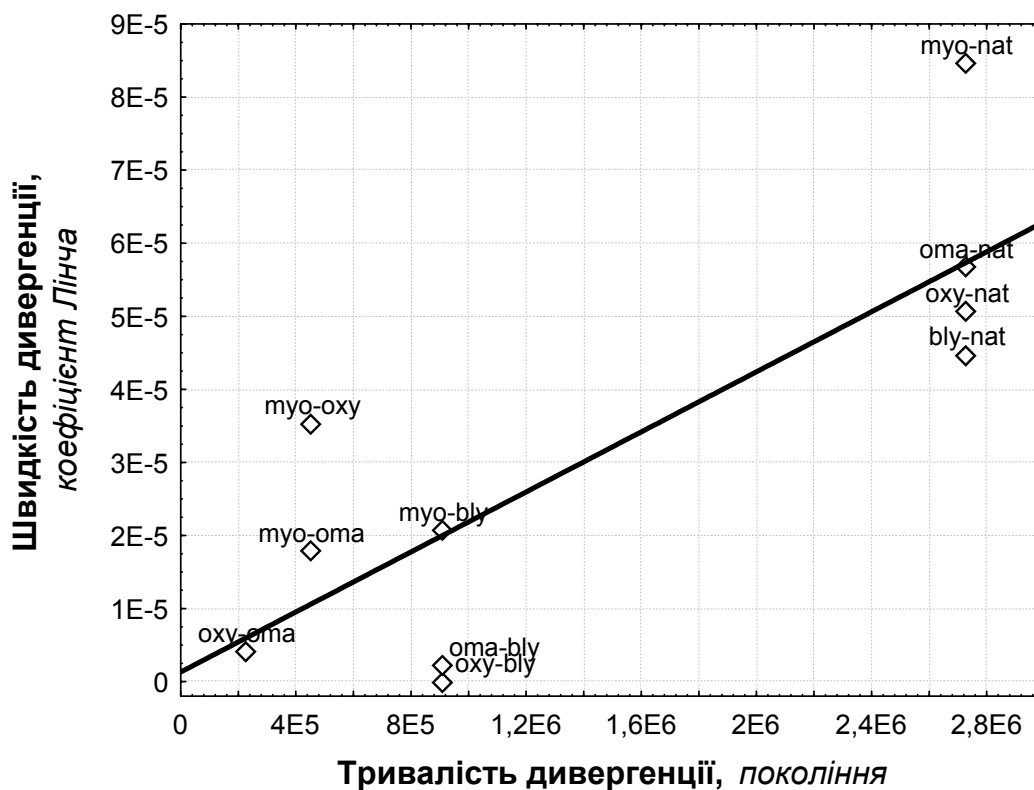


**Рис. 3** Розподіл досліджених особин гостровухої нічниці в просторі 1-ї (CV1) та 3-ї (CV3) канонічних змінних. 1 – *M. b. oxygnathus*, 2 – *M. b. omari*, 3 – *M. b. blythii*, 4 – *M. b. altaicus*. Позначено 95%-ві довірчі межі.

Розподіл дистанцій Махаланобіса між дослідженими ОТО нічниць загалом узгоджується з сучасними уявленнями про різноманіття в цьому роді [Tate, 1941a; Findley, 1972; та інші автори]. Зокрема відтворено поділ нічниць за будовою черепа на три групи (“*Myotis*”, “*Selysius*” та “*Leuconoe*”). Раніше їх розглядали як підроди [Findley, 1972], зараз – як екоморфи, кожна з’являлася в еволюції нічниць багаторазово, і свої власні “*Myotis*”, “*Selysius*” та “*Leuconoe*” знайдуться в багатьох еволюційних лініях нічниць [Ruedi, Mayer, 2001]. Побудована схема добре узгоджується з одновимірною схемою, що була запропонована автором раніше [Дзеверин, 1998].

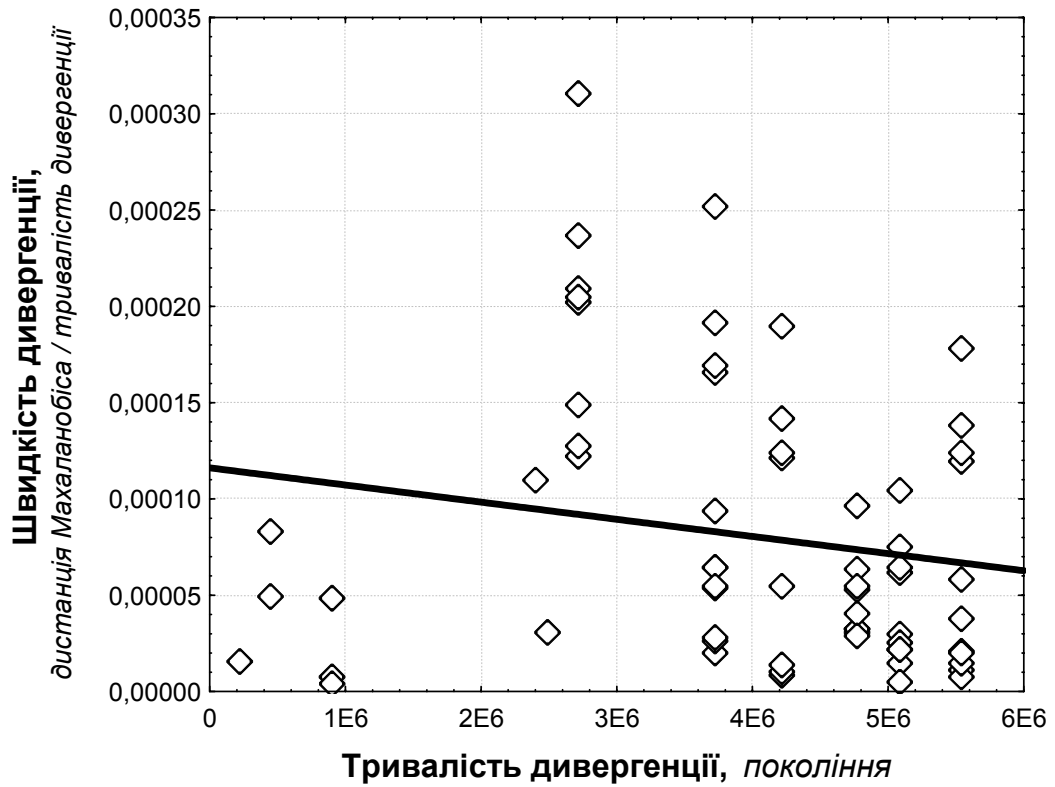
Результати вимірювання темпів дивергенції за окремими ознаками та головними компонентами в групі з п’яти близькоспоріднених ОТО (*M. myotis*, *M. b. oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. nattereri*) свідчать про домінування стабілізуючого добору під час їх еволюції: значення статистики Лінча виявилися меншими, ніж  $10^{-4}$  (рис. 4). Виявлено значний розкид швидкостей дивергенції. Морфологічні зміни були порівняно швидкими під час дивергенції предків *M. nattereri* та спільних предків *M. blythii* s. l. та *M. myotis* (статистика Лінча приймає для різних краніометричних ознак значення від  $5,4 \cdot 10^{-6}$  до  $6,7 \cdot 10^{-5}$ , тобто наближається до значення  $10^{-4}$ ) і повільнішими пізніше, під час дивергенції *M. myotis* та підвидів *M. blythii* s. l. (значення з порядком  $10^{-8}$  –  $10^{-6}$ ; найбільше значення

дорівнює  $2,9 \cdot 10^{-5}$ ). Вірогідної кореляції між оцінкою швидкості дивергенції та часовим інтервалом, на якому вона була одержана, не виявлено в жодній з ознак чи головних компонент (наприклад, для 1-ї головної компоненти, на яку припадає більше 80% загальної дисперсії,  $r = 0,82$ ;  $p = 0,24$ ). Порівняння значень статистики Лінча в різних парах ОТО продемонструвало досить подібні співвідношення між темпами дивергенції за різними ознаками. Очевидно, під час дивергенції різних пар ОТО загалом одні й ті ж самі ознаки змінювалися швидше, ніж інші.

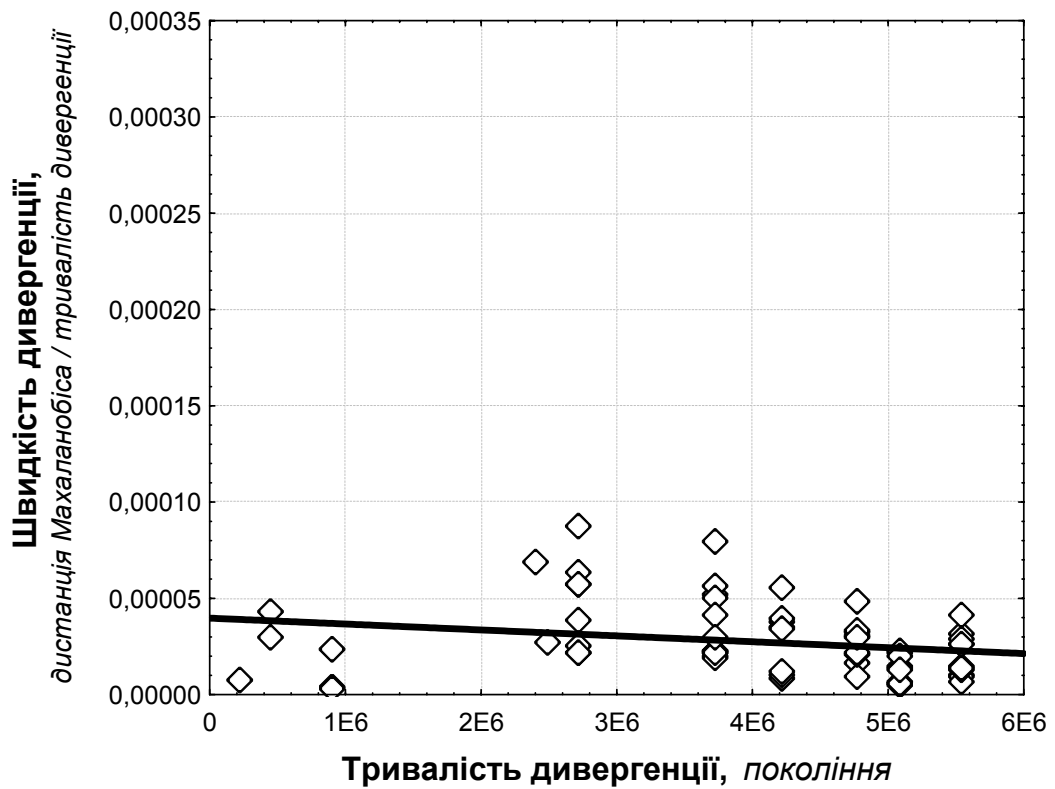


**Рис. 4** Залежність між тривалістю дивергенції та оцінкою швидкості дивергенції за значеннями 1-ї головної компоненти в п'яти ОТО нічних. Скорочення ОТО: myo – *M. myotis*, oxy – *M. b. oxygnathus*, oma – *M. b. omari*, bly – *M. b. blythii*, nat – *M. nattereri*. Лінію регресії розраховано за методом найменших квадратів.

Оцінки темпів дивергенції були одержані для 12 ОТО за сукупністю краніометричних ознак (рис. 5), а також за показниками форми, розрахованими за методом Барнабі (рис. 6). Оцінки швидкості дивергенції за початковими даними (тобто, за лог-трансформованими краніометричними ознаками) коливаються від  $3,2 \cdot 10^{-6}$  (відстань між *M. b. oxygnathus* і *M. b. blythii*) до  $3,1 \cdot 10^{-4}$  (відстань між *M. bombinus* і *M. myotis*), середнє значення дорівнює  $8 \cdot 10^{-5}$ . Найвищі темпи було зареєстровано для дивергенції між представниками групи *M. myotis* – *M. blythii* та іншими ОТО. І навпаки, темпи дивергенції між підвидами *M. blythii* виявилися несподівано низькими, явно нижчими, ніж темпи дивергенції між видами, що дивергували раніше. Для показників форми оцінки швидкості дивергенції варіюють у діапазоні від  $3,0 \cdot 10^{-6}$  (відстань між *M. b. oxygnathus* і *M. b. blythii*) до  $8,7 \cdot 10^{-5}$  (відстань між *M. bombinus* і *M. myotis*), середнє значення дорівнює  $3 \cdot 10^{-5}$ .



**Рис. 5** Залежність між тривалістю дивергенції та оцінкою швидкості дивергенції за початковими даними в досліджених ОТО нічниць. Лінію регресії розраховано за методом найменших квадратів.

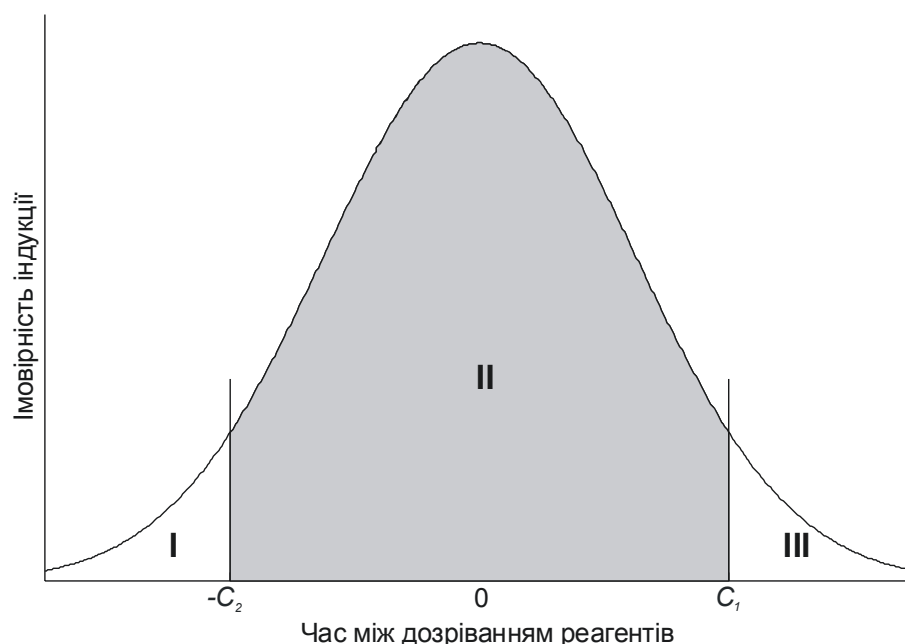


**Рис. 6** Залежність між тривалістю дивергенції та оцінкою швидкості дивергенції за показниками форми в досліджених ОТО нічниць. Лінію регресії розраховано за методом найменших квадратів.

Загалом оцінки, одержані за сукупністю ознак, виявилися якісно схожими з тими, що були одержані на основі застосування статистики Лінча. Значний розкид оцінок, одержаних для різних пар видів, свідчить про те, що темпи еволюції були різними в різних еволюційних лініях. Темпи дивергенції за початковими даними виявилися помітно вищими, ніж темпи дивергенції за формою черепа. Вірогідної кореляції між темпами дивергенції та часовим інтервалом не було виявлено ні для вихідних даних ( $r = -0,18$ ;  $p = 0,31$ ; рис. 5), ні для показників форми черепа ( $r = -0,23$ ;  $p = 0,20$ ; рис. 6).

У дисертації запропоновано математичну модель регресійної еволюції кількісних ознак. Ця модель ґрунтується на концепції І. І. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982] та математичному апараті генетики кількісних ознак [Kimura, 1965; Lande, 1976, 1979; Фолконер, 1985; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988] з урахуванням індукції як онтогенетичного механізму формування органів та інших складних структур [Албертс і др., 1986, 1987; Белинцев, 1991; Рэфф, Кофмен, 1986; Хадорн, Венер, 1989; Шмальгаузен, 1982; Шубин, 2010].

Як відомо, індукція відбувається шляхом взаємодії двох структур – індуктора та реагуючої тканини, котрі мають бути узгоджені за часом та місцем взаємодії. Формування органа чи іншої складної структури в онтогенезі представлено в моделі як порогову ознаку (за термінологією роботи [Фолконер, 1985]), обумовлену певним латентним фактором, а саме ступенем узгодженості між реагентами. У найпростішому й найтипівішому випадку цей фактор є просто інтервалом часу між дозріванням реагентів (оскільки зміни часу та тривалості формування тих або інших структур – це звичайний фенотипний вияв мутацій [Шмальгаузен, 1982; Корочкин, 2002]). Математично цей інтервал було представлено як кількісну ознаку з нормальним розподілом (рис. 7). У модель було закладено принцип „все або нічого” (тобто процес взаємодії реагентів або здійснюється повною мірою, або не починається взагалі).



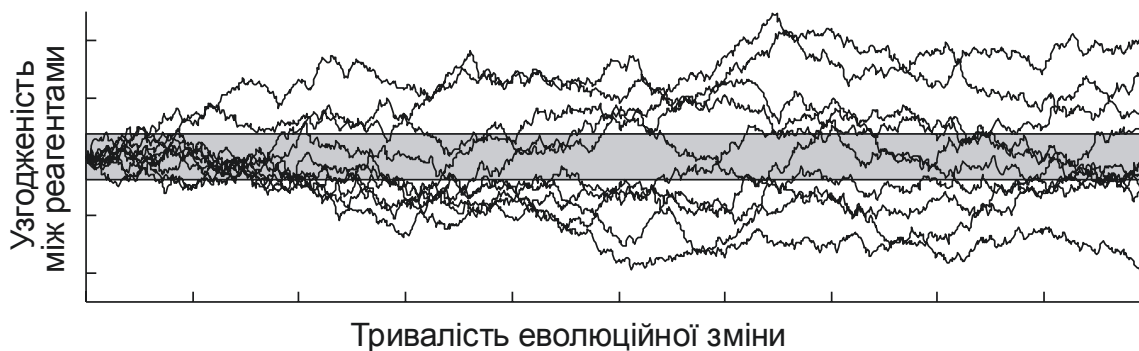
**Рис. 7** Схема індукції певної структури. Пояснення в тексті.



На рис. 7 ділянка I відповідає ситуації, коли перший реагент сформувався надто рано або другий – надто пізно, тому індукція не відбувається. Ділянка II відповідає ситуації, коли періоди дозрівання обох реагентів збігаються, хоча б частково, отже індукція відбувається. Нарешті, ділянка III охоплює випадки, коли перший реагент сформувався надто пізно або другий – надто рано: індукція не відбувається. Шкали на рис. 7 умовні. Обидві тканини-реагенти зберігають здатність до взаємодії протягом, відповідно,  $C_1$  та  $C_2$  одиниць часу.

Якщо структура втратила адаптивне значення, але не стала прямо шкідливою, то її еволюційна динаміка відповідатиме моделі нейтральної еволюції [Lande, 1976; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988]: внаслідок випадкових мутацій та генетичного дрейфу дисперсія гіпотетичної кількісної ознаки стабілізується в популяції на певному рівні (котрий визначається рівновагою між зменшенням дисперсії внаслідок генетичного дрейфу та її збільшенням за рахунок нових мутацій), а популяційне середнє зсуватиметься від початкового значення в довільному напрямку. Стримати цей зсув міг би стабілізуючий добір, але на структуру, що втратила адаптивне значення, він не діє.

У групі таких популяцій унаслідок генетичного дрейфу в ряду поколінь популяційне середнє дедалі більшої частини популяцій зсуватиметься за межі зони, де можлива індукція (рис. 8). Відповідно, індукція відбуватиметься дедалі рідше, й частка особин, які матимуть змодельовану структуру, зменшуватиметься. Існує досить велика ймовірність того, що протягом макроеволюційних проміжків часу ця структура буде втрачена в усіх популяціях виду.



**Рис. 8** Дрейф популяційних середніх в умовах нейтральної еволюції за наявності описаного в роботі порогового механізму в групі з десяти популяцій, що мають однакові початкові властивості. Шкали умовні. Зону, в якій відбувається індукція, позначено сірим кольором.

Окрім цієї найпростішої схеми, в роботі було розглянуто деякі складніші моделі (динаміка порогової ознаки, обумовленої численними індукціями; динаміка кількісної ознаки, закладення якої обумовлено індукцією). Результати моделювання в усіх випадках якісно схожі. Отже, зменшення розміру, спрощення будови та збільшення мінливості в еволюції рудиментарних структур відтворено в рамках запропонованої моделі як наслідок розпаду кореляційних систем організму через

неконтрольоване нагромадження випадкових мутацій відповідно до гіпотези І. І. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982]. Можливість відновлення втрачених колись структур (тобто можливість появи атавізмів) також впливає з моделі. Виходячи з даної моделі, можна очікувати, що регресивні тренди в еволюції споріднених ліній будуть досить подібними, проте редукція органів чи структур може відбуватися в різних лініях з різною швидкістю. Наведені в роботі розрахунки показують, що процес редукції потенційно є доволі швидким, проте збереження певного функціонального значення та генетична кореляція з корисними структурами можуть запобігти цілковитій втраті рудимента.

Слід підкреслити, що процес регресивної еволюції описано в реферованій роботі в термінах кількісної генетики, але цей опис потребував залучення інформації також про онтогенетичні процеси (конкретно, про взаємодію структур в процесі морфогенезу). Саме це і дозволило дати математичний виклад гіпотези Шмальгаузена. Онтогенетичний підхід Шмальгаузена іноді розглядають як альтернативу генетичному детермінізму синтетичної теорії еволюції, навіть вважають їх логічно несумісними. Натомість залучення даних про характер онтогенетичної детермінації до опису еволюції складних структур в термінах кількісної генетики веде до результатів, які не тільки не суперечать концепції Шмальгаузена, але цілком узгоджуються з нею.

### Обговорення

Результати опису географічної варіації гостровухої нічниці загалом узгоджуються з традиційним широким трактуванням географічної мінливості цього виду [Стрелков, 1972; Venda et al., 2006; Hořáček et al., 2000], відповідно до котрого в західній та центральній частині видового ареалу мешкає принаймні три підвиди: *M. b. blythii* (Гімалаї, Середня Азія, Казахстан), *M. b. omari* (острови Середземного моря, Кавказ та Близький Схід) та *M. b. oxygnathus* (південна та центральна Європа), кожен з яких характеризується, в свою чергу, значною географічною мінливістю. Між різними регіональними групами спостерігається значне перекивання. До того ж, у південній та центральній Європі існує зона симпатрії *M. blythii* та *M. myotis*. Відокремлення цих близькоспоріднених видів є наслідком ізоляції окремих популяцій предкового виду в рефугіях під час льодовикового періоду [Arlettaz et al., 1997a; Bogdanowicz et al., 2009]. Досить імовірно, навіть зараз ще можлива гібридизація між ними [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009].

У розділі 3 були наведені результати, згідно з якими кримська популяція за розмірами та формою черепа має бути віднесена до підвиду *M. b. oxygnathus*. Між тим, за одонтометричними ознаками кримські гостровухі нічниці займають проміжне положення між *M. b. oxygnathus* та *M. b. omari*, хоча й явно ближчі до першого підвиду [Гхазалі, 2010]. Основні кримські популяції мешкають в Кримських горах та на Керченському півострові на відстані не більш ніж 500 – 600 км від найближчих точок знахідок *M. b. oxygnathus* (Молдавія) та *M. b. omari* (Краснодарський край): такі відстані явно не є нездоланими для гостровухих нічних, а тому можна припускати можливість контактів та обміну генами між згаданими групами [Гхазалі, 2010]. Є дані, що в Криму збереглася реліктова популяція гостровухої нічниці, предки якої пережили в кримському рефугії

льодовиковий період, а після відступу льодовиків взяли участь у формуванні підвидів *M. b. oxugnathus* на заході та *M. b. omari* на сході [Bogdanowicz et al., 2009].

Морфологічна своєрідність алтайської гостровухої нічниці (*M. b. altaicus*), що її охарактеризовано в розділі 3, дозволяє розглядати цей підвид як приклад тих своєрідних реліктових форм, які часто зберігаються на краях ареалів. Можливо, алтайська популяція являє собою залишок окремого виду крупних нічних, і її таксономічний ранг після додаткових досліджень може бути підвищено (перевірка цього виходить за рамки теми реферованого дослідження). Підтвердити або спростувати це припущення можна було б за допомогою молекулярних методів. Цілком можливо, що і взагалі *M. blythii* s. l. являє собою комплекс із кількох окремих видів [Hořáček et al., 2000]. Труднощі в оцінці реального статусу географічних форм гостровухих нічних можуть свідчити про повільний та поступовий характер видоутворення в цій групі.

Досить імовірно, що особливості географічної та іншої варіації є одноманітними в різних видів палеарктичних кажанів. Цілком аналогічні характеристики виявлено, зокрема, в рудої вечірниці (*N. noctula*), попри відмінність способу життя та філогенетичну віддаленість од нічних. У цього виду виявлено чітко виражені європейський та сибірсько-середньоазійський підвиди (відповідно, *N. n. cf. noctula* та *N. n. meklenburzevi*), а також своєрідні форми на краях ареалу, що явно відрізняються од типових представників підвидів. Така своєрідна форма рудої вечірниці мешкає на території Швеції. До цього слід додати генетичну гетерогенність європейського підвиду (що можна розглядати як наслідок льодовикового періоду) [Petit et al., 1999; Petit, Mayer, 2000; див. також огляд: Venda et al., 2006].

Фрагментацію ареалу внаслідок льодовикового періоду, часто з утворенням гібридних форм в зонах контактів описано в багатьох видів європейських ссавців, зокрема й кажанів [Berthier et al., 2006; Artyushin et al., 2009; та інші]. Градієнти географічної мінливості видів та підвидів палеарктичних рукокрилих також досить схожі.

Виявлені в роботі темпи дивергенції краніометричних ознак у нічних з групи видів *M. myotis* – *M. blythii* – *M. nattereri* були настільки незначним, що, ґрунтуючись на тесті Лінча [Lynch, 1990], можна припускати, що стабілізуючий добір був основним чинником, який впливав на ці ознаки протягом еволюції. Темпи дивергенції одонтометричних ознак у еволюції *M. blythii* та *M. myotis* були в середньому меншими, ніж темпи дивергенції загальночерепних показників (статистика Лінча в більшості цих ознак має значення з порядком  $10^{-5}$  –  $10^{-10}$ ) [Гхазалі, 2010].

*M. myotis* та *M. blythii* настільки вирізняються серед нічних крупними розмірами, що їх іноді виділяють до окремого роду [Menu, 1988]. Проте, одержані результати свідчать, що збільшення розміру в процесі їхньої еволюції могло бути забезпечене рушійним добром досить помірної інтенсивності. Якщо припустити постійну дію рушійного добору такої інтенсивності, щоб статистика Лінча дорівнювала  $10^{-2}$ , то, як показують наведені в роботі розрахунки, вистачило б 152 поколінь (приблизно 670 років) для того, щоб сформувати наявні відмінності між *M. nattereri* та *M. myotis*. Між тим, це найменш інтенсивний добір, що може бути

зафіксований за допомогою тесту Лінча. І в природі, і в експериментах дослідники неодноразово спостерігали значно інтенсивніший добір [Gingerich, 2001; Estes, Arnold, 2007; та інші роботи]. У принципі, добір міг би бути ще меншої інтенсивності, і все одно дивергенція могла б відбутися геологічно майже миттєво.

Отже, реальні темпи дивергенції виявилися меншими, ніж темпи, очікувані в разі, якщо б дивергенцію було зумовлено дією виключно мутацій та генетичного дрейфу. Тому цілком імовірно, що дивергенцію було уповільнено дією стабілізуючого добору, а наявні відмінності між дослідженими видами могли бути сформовані протягом невеликої кількості поколінь рушійним добором невисокої інтенсивності або генетичним дрейфом. Схрещування між цими близькими формами на межах ареалів і в зонах симпатрії [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009] могло бути ще одним чинником, який уповільнював їх дивергенцію. Проте, по-перше, навіть за відсутності будь-яких ізолюючих механізмів гібридизація не є достатньо ефективним чинником, щоб перешкодити дивергенції [Lande, 1980c]. По-друге, судячи з наявних даних [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009], гібридизація островухої та великої нічниць трапляється досить рідко. Зрозуміло, в геологічному минулому гібридизація могла бути інтенсивнішою, ніж зараз.

Кореляцію між часовим інтервалом та швидкістю дивергенції не було виявлено в жодній з досліджених вибірок. Це нетривіально, бо зазвичай оцінка темпу еволюції зменшується зі збільшенням часового інтервалу, на якому її було одержано. Це продемонстровано в роботах Ф. Джінджеріча [Gingerich, 1983, 1993, 1996, 2001; Clyde, Gingerich, 1994] та багатьох інших авторів. Джінджеріч пояснив цю залежність тим, що зазвичай в еволюційних лініях спрямування трансформацій кількісних ознак протягом тривалого часу багаторазово змінюється. Природний добір не має ні пам'яті, ні мети, ні тенденцій. Він завжди адаптує популяцію до сьогохвилинних умов зовнішнього середовища. Наприклад, розмір тіла тварин у певній лінії міг під час еволюції збільшитися, потім зменшитися, потім знов зрости (скажімо, у відповідь на кліматичні зміни відповідно до правила Бергмана), і так багато разів. Ці зміни можуть бути доволі значними, але їх накладання призведе до того, що на крупномасштабній часовій шкалі ми побачимо лише незначну зміну в той чи інший бік. За характером залежності між темпом та інтервалом можна з'ясувати основні еволюційні механізми [напр., Gingerich, 1993; Polly, 2002, 2004]. Цей підхід можна використовувати і в дослідженні дивергенції нічниць, проте застосовані в реферованому дослідженні оцінки темпів дивергенції інші, ніж ті, з якими працював Джінджеріч. Тому для з'ясування еволюційних трендів знадобився спеціальний аналіз.

Згідно з результатами кількісної генетики, якщо в популяції, що перебуває в стані рівноваги між мутаційним процесом та генетичним дрейфом (що цілком імовірно для поширених видів з тривалою історією), відбувається нейтральна еволюція (тобто суто випадкові зміни від покоління до покоління), то міжгрупова дисперсія полігенно детермінованої фенотипної ознаки зростає пропорційно часу і, відповідно, середня швидкість зростання міжгрупової дисперсії не змінюється [Lande, 1976; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988; та інші автори]. Оскільки внутрішньогрупова дисперсія в такій популяції не має систематичного тренду й лише флукує навколо певного сталого значення, то можна зробити висновок, що

значення статистики Лінча як середня швидкість зростання міжгрупової дисперсії, виміряна в одиницях внутрішньогрупової дисперсії [Lynch, 1990], за умови нейтральної еволюції також не змінюється чи, принаймні, не має систематичного тренду.

Поширення теоретичних підходів кількісної генетики на комплекси скорельованих ознак [Lande, 1979] показало, що за умов адаптивної нейтральності та рівноваги між мутаційним процесом та генетичним дрейфом середня швидкість зростання дистанції Махаланобіса не змінюється з часом. Отже, залежність між швидкістю дивергенції та часовим інтервалом однакова для статистики Лінча і статистики, що ґрунтується на відстані Махаланобіса. Для статистики Джінджеріча ця залежність є інакшою, але в роботі запропоновано корекційні алгоритми, що дозволяють трансформувати одну статистику в іншу. Статистика Лінча зручніша, бо дозволяє залучати підходи дисперсійного аналізу і тісніше пов'язана з концепціями кількісної генетики, але не позбавлена і деяких недоліків.

Отже, теоретичний апарат генетики кількісних ознак дозволив з'ясувати, як залежать оцінки швидкості дивергенції від часового інтервалу в умовах, коли переважає той або інший еволюційний механізм. За нульову гіпотезу можна прийняти припущення, що дивергенція була суто випадковою, тож її описує математична модель броунівського руху. В цьому випадку оцінка швидкості (статистика Лінча чи статистика, що ґрунтується на дистанції Махаланобіса) не залежить від часового інтервалу. Збільшення оцінки швидкості зі збільшенням часового інтервалу (додатна кореляція) свідчить про дію спрямованих процесів, що прискорюють дивергенцію, наприклад рушійного добору. Зменшення оцінки швидкості зі збільшенням часового інтервалу (від'ємна кореляція) свідчить про дію чинників, що уповільнюють дивергенцію, наприклад стабілізуючого добору.

Одержані в роботі дані щодо дивергенції ОТО нічних не суперечать нульовій гіпотезі (розділ 3). Отже, в еволюції нічних відбувалися порівняно швидкі й неспрямовані еволюційні перетворення, що їх адекватно описує математична модель випадкової дивергенції, а не модель стазису. Генетичний дрейф – досить імовірний механізм таких процесів. Можна припускати також певний вплив флуктуючого добору. Навіть близькородні види нічних *M. blythii* та *M. myotis* відрізняються екологічними преференціями [Стрелков, 1972; Arlettaz, 1996; Arlettaz et al., 1993; 1997a, 1997b; Bogdanowicz et al., 2009; Jones et al., 2011; Siemers et al., 2011], і відмінності в краніометричних ознаках цих видів відповідають їх екологічним відмінностям [Гхазалі, 2004, 2010]. Багаторазові формування екологічно й морфологічно подібних видів у різних кладах у межах роду нічних [Ruedi, Mayer, 2001; Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007; Stadelmann et al., 2004b, 2007] так само вказують на адаптивну природу дивергенції та конвергенції [Mayer, von Helversen, 2001; Ruedi, Mayer, 2001]. Отже, цілком можливо, що дивергенція нічних була значною мірою адаптивною, тобто відбувалася під контролем добору.

Щодо *M. myotis* та підвидів *M. blythii*, темпи дивергенції котрих явно нижчі за середні для групи, то, як уже було зазначено, їх дивергенцію, можливо, було уповільнено дією стабілізуючого добору. Даних про внутрішньовидову дивергенцію у нічних бракує, і тому наразі невідомо, чи є низькі темпи звичайними для ліній всередині виду або вони є особливістю даної групи видів.

Виявлені у нічниць темпи дивергенції цілком сумісні з тим, що відомо про еволюцію інших груп ссавців порівнянного віку. У лісових мишей (*Sylvaemus*) дистанції Махаланобіса та оцінки темпів дивергенції, одержані для пар видів за порядком ( $10^{-7} - 10^{-5}$ ) близькі до тих, що було виявлено в нічниць. Вірогідної кореляції між тривалістю та швидкістю дивергенції не було виявлено ( $r = -0,87$ ;  $p = 0,16$ ). У лісових мишей значно більша чисельність популяцій, швидша зміна поколінь, інший спосіб життя, ніж у кажанів, і, якщо дотримуватися точки зору про детермінацію еволюції онтогенетичними або демографічними чинниками, то слід було б очікувати зовсім іншого характеру еволюційних перетворень, принаймні, значно більшої їх швидкості в лісових мишей. Схожі кількісні характеристики еволюційних процесів одержано і для деяких інших груп тварин [Clyde, Gingerich, 1994; Estes, Arnold, 2007; Gingerich, 1983, 1993, 1996, 2001; Harmon et al., 2010; Hunt, 2006, 2007; Lande, 1976; Lemos et al., 2001; Lynch, 1990; Macholán, 2008; Mattila, Vokma, 2008; Piras et al., 2009; Polly, 2002, 2005; Turelli et al., 1988; Weaver et al., 2007; Wood et al., 2007; та інші автори]. В еволюції більшості досліджених ліній переважали стазис або випадкова дивергенція.

Як видно з результатів дослідження, надзвичайний консерватизм організації скелетних ознак кажанів, зареєстрований на тривалих інтервалах геологічного часу, поєднується з порівняно швидкою дивергенцією на коротших часових інтервалах. Кажани здатні еволюціонувати зі швидкістю, порівнянною зі швидкістю еволюції інших ссавців. Те, що нічниць еволюціонують переважно шляхом випадкового дрейфу, свідчить, очевидно, про відсутність конструктивних обмежень на швидкі еволюційні зміни. Спадає на те, що на більших часових інтервалах еволюцію кажанів загальмовано швидше екологічними та біомеханічними чинниками, ніж генетичними чи онтогенетичними обмеженнями. Стабілізуючий та кореляційний добір [Берг, 1964; Шмальгаузен, 1968, 1969, 1982; Lande, Arnold, 1983; Phillips, Arnold, 1989] є більш імовірними причинами стазису в еволюції гладконосих кажанів. Йдеться не про те, що генетичні або епігенетичні залежності взагалі не відіграють ролі в еволюції. Просто за необхідності добір може їх здолати [пор.: Schluter, 1996; McGuigan et al., 2005; Walsh, Blows, 2009; Marroig, Cheverud, 2005, 2010; Polly, 2005; Porto et al., 2009].

Виходячи з наведених у роботі результатів, можна припускати, що морфологічна еволюція гладконосих кажанів може бути цілком адекватно описана в термінах синтетичної теорії еволюції [Charlesworth et al., 1982; Lande, 1980a]. Немає потреби залучати механізми сальтаційної еволюції (уривчаста рівновага [Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975, 1982] тощо): диверсифікацію досліджених видів можна пояснити й без них. Поготів немає підстав припускати, що кількість спадкових варіацій істотно обмежено, і вони йдуть за визначеними напрямками, відповідно до теорії номогенезу [Берг, 1977].

Сталість основ організації властива й птахам [Кэрролл, 1993а]. Сучасні родини птахів відомі з еоцену чи олігоцену, а роди – з міоцену, так само, як і для кажанів [Кэрролл, 1993а, 1993б; пор.: Dyke, van Tuinen, 2004]. Перехід від однієї адаптації до іншої в межах успішно опанованої адаптивної зони – це загальна тенденція в еволюції птахів та кажанів. Водночас, у більшості груп наземних ссавців основи організації формувалися поступово: перші представники різних родин та

рядів спільного походження часто майже не відрізняються один від одного, а характерні особливості цих таксонів утворюються пізніше, протягом тривалої дивергентної еволюції [Кэрролл, 1993б]. Пристосування до силового польоту накладає досить жорсткі обмеження на можливість еволюційних перетворень загального плану будови, не заважаючи, однак, диверсифікації та спеціалізації в межах цього плану.

Загалом характер еволюційних перетворень в історії птахів та кажанів відповідає теоретичній схемі опанування нової адаптивної зони з подальшою диверсифікацією в межах цієї зони [Симпсон, 1948; подальший розвиток див.: Hansen, 1997; Butler, King, 2004; Estes, Arnold, 2007]. Для більш-менш спеціалізованого виду досить важко вийти за межі успішно опанованої адаптивної зони, і найімовірнішим напрямком його еволюції буде подальша спеціалізація [Шмальгаузен, 1983]. Іноді прогресивна спеціалізація не відбувається. Численні лінії та кладі гладконосих кажанів, судячи з усього, зберігають еволюційний потенціал і здатність до опанування різноманітних ніш всередині адаптивної зони. Рід нічниць може, ймовірно, бути прикладом такої кладі, так само, як і деякі інші таксони кажанів. Ми бачимо тут, користуючись термінами Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1969, 1983], аломорфоз, а не теломорфоз. Іноді в еволюції відбувається розширення адаптивної зони чи, навіть, вихід деяких ліній за межі зони, властивої групі (наприклад, в еволюції кажанів з родин Phyllostomidae [Wetterer et al., 2000; Datzmann et al., 2010; Monteiro, Nogueira, 2010, 2011] та Mystacinidae [Hand et al., 2009]).

Серед лісових мишей лінія, представлена сучасними *Sylvaemus*, мало змінилася за морфологією та способом життя й перебувала, слід гадати, під впливом стабілізуючого добору. Водночас паралельна лінія, представлена родом *Stephanomys*, зазнала значних морфологічних змін у зв'язку зі зміною адаптивної зони – переходом до живлення травою, а потім вимерла внаслідок кліматичних змін у плейстоцені [Renaud et al., 2006].

Оскільки, судячи з наявних даних та теоретичних узагальнень, еволюційна спеціалізація є наслідком активного змагання за обмежені життєві засоби [Шмальгаузен, 1969, 1983] і відбувається в тих таксонах, у яких вирішальну роль відіграє конкурентна боротьба за ресурси в межах адаптивної зони [Марков, Наймарк, 1998], досить імовірно, що міжвидова конкуренція мало вплинула на еволюцію нічниць чи лісових мишей. Враховуючи морфологічну схожість, симпатрію та симбіотопію багатьох видів нічниць та лісових мишей, також можна припускати, що конкурентні взаємини відігравали лише другорядну роль у формуванні сучасних ареалів та морфологічних особливостей видів.

Досить часто в представників близькоспоріднених видів морфогенез основних органів та структур відбувається за схожою схемою, але з різною інтенсивністю або зі зсувом у часі. У підсумку будова органа (або навіть весь морфологічний вигляд організму) у представників одного з видів виглядає дещо недорозвиненим або перерозвиненим у порівнянні з такими в іншого виду. У деяких групах морфологічні ряди одновікових особин близьких видів досить подібні з послідовними стадіями онтогенетичних змін кожного з організмів (зокрема, в *Sylvaemus* [Загороднюк и др., 1997; Загороднюк, Кавун, 2000; Лашкова, 2003б] та *Myotis*). Такі відмінності могли

виникати в еволюції внаслідок гетерохроній [Alberch et al., 1979; та багато інших авторів]. Збільшення розміру тіла в еволюції *M. myotis*, ймовірно, пов'язано з подовженням індивідуального росту, характерного для особин цього виду, на відміну од багатьох інших рукокрилих, зокрема й *M. blythii* [Benda, 1994; Benda, Nogáček, 1994-1995]. Цілком аналогічно, активний ріст *S. tauricus* триває протягом усього життя, а в інших видів *Sylvaemus* сповільнюється на різних етапах [Лашкова, 2003б].

Подібність онтогенетичних процесів та еволюційних змін здавна розглядають як аргумент на підтримку припущення про єдність механізмів онтогенезу та еволюції [огляд: Назаров, 1984]. Навряд чи, втім, порівняльні дані дають вагомі підстави для такого радикального ототожнення. Далеко не завжди близькоспоріднені види відрізняються саме розмірами. Навіть у різнорозмірних видів міжвидові відмінності за деякими ознаками не завжди відповідають онтогенетичним стадіям: деякі ознаки одного організму могли змінюватися шляхом недорозвитку, а деякі інші – шляхом перерозвитку (наприклад, дрібні очі та деякі інші особливості *S. uralensis* є радше „сенільними”, а не „ювенільними” ознаками попри її найменші в групі розміри [Лашкова, 2003б]). Нарешті, в основі „філогенетичного росту” (якщо він відбувається шляхом продовження індивідуального росту без зміни його закономірностей) лежить порушення нормального формування дефінітивних тканин: скостеніння й приростання хрящів в епіфізах; отже, продовження росту, тобто перерозвиток, стає результатом затримки в скостенінні епіфізів, тобто недорозвитку [Шмальгаузен, 1983].

У роботі проведено порівняння рівнів мінливості структур з різним функціональним навантаженням на прикладі елементів зубної системи нічних та деяких інших прикладах [Симпсон, 1948; Kurtén, 1953; Быстров, 1957; Vader, Hall, 1960; Polly, 1998; Гхазалі, 2010]. За деякими винятками, рівень мінливості структури тим більший, чим меншим є її функціональне навантаження. Відповідність між рівнем загальної мінливості та рівнем асиметрії структури не є однозначною. Особливо високі рівні мінливості характерні для рудиментарних структур. Регресивні тренди проілюстровано в роботі на прикладі верхнього третього премоляра ( $P^3$ ) нічних. У нічних затримався до сучасності ранній етап редукції цього зуба (більшістю інших гладконосих цей зуб втрачено). Продемонстровано досить високий рівень мінливості цього зуба як у викопних [Ziegler, 2003], так і в сучасних нічних.

У *M. myotis*  $P^3$  зазнає значно більшої редукції, ніж у *M. blythii oxygnathus*, і в роботі показано, що рівень мінливості  $P^3$  в першій ОТО вищий, ніж у другій. Коефіцієнти варіації ширини та довжини цього зуба не набагато вищі за середній рівень, у той же час коефіцієнт варіації висоти цього зуба досягає близько 0,30 у *M. b. oxygnathus* та 0,35 у *M. myotis*, це десь утричі більше, ніж для інших одонтометричних ознак. Підвищено мінливість і деяких інших зубів:  $P_3$  у *M. myotis* (але не *M. b. oxygnathus*), а також  $M_3$ ,  $I_1$  та  $I_2$  в обох ОТО. Крайнім виразом тенденції до редукції  $P^3$  є цілковита відсутність цього зуба на одній чи на обох сторонах щелепи (у дослідженій вибірці *M. blythii* s. l. – у 1,4% особин).

У різних випадках процеси регресивної еволюції могли бути спричинені як нагромадженням мутацій відповідно до гіпотези Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937,



1982], так і негативним добором. Але дія добору, окрім усього іншого, зменшує мінливість. Оскільки в більшості рудиментів мінливість значно збільшена порівняно з функціонуючими гомологами, то можна припускати, що більш поширеним механізмом їх редукції було нагромадження випадкових мутацій, а не добір. Складні фенотипні структури (зокрема, структури черепа) потенційно нестабільні в еволюційній перспективі й потребують для збереження в сталому вигляді певного контролю з боку природного добору.

Прямий або непрямий добір може також і загальмувати цілковиту втрату рудиментарних структур. Це можливо, якщо такі структури мають певне функціональне значення або генетичну кореляцію з функціонально значущими ознаками. Свого часу О. В. Яблоков вже припускав, що практично всі рудименти мають певне функціональне навантаження, і справді нефункціональними є лише атавізми [Яблоков, 1966].

Запропонована в роботі модель може бути застосована не тільки для того, щоб досліджувати регресивну еволюцію. Зміни в регуляції порогового механізму, схожого з описаним у роботі, могли лежати в основі еволюції модифікаційної мінливості, а також швидких еволюційних перетворень, таких, наприклад, як багаторазові перетворення морфотипу “Selysius” на “Leucopoe” чи “Myotis” і назад у еволюції нічних [Ruedi, Mayer, 2001; та численні інші роботи] або перехід від нікталодонтності до міотодонтності в багатьох еволюційних лініях гладконосих [Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985]. Генотип може містити сховані програми різних варіантів морфогенезу однієї й тієї ж самої структури, і деякі з швидких еволюційних перетворень можуть бути результатами перемкнення розвитку з однієї програми на іншу [Медников, 1987а, 1987б; пор.: Шишкин, 1984, 1987, 1988]. Адаптивне значення подібних трансформацій іноді залишається незрозумілим. Зокрема, явного зв'язку між характером живлення і міото- чи нікталодонтністю не спостерігається. Водночас у різних лініях кажанів спостерігається досить чітка кореляція між розмірами та кількістю зубів і трофічною спеціалізацією [Freeman, 1988]. Висловлене припущення в принципі може бути перевірено за допомогою філогенетичної змішаної моделі [Lynch, 1991; Housworth et al., 2004].

Запропонована в роботі схема регресивної еволюції також може бути застосована в дослідженні еволюційних новацій. Якщо, відповідно до гіпотези І. І. Шмальгаузена, випадкове розходження в часі набуття компетентності реагентами може порушити чи, навіть, зупинити морфогенез складної структури, то логічно припустити, що морфологічні аберації, котрі виникають унаслідок спричиненої мутаціями випадкової спільної експресії тих або інших наборів генів, можуть ставати об'єктом подальшої дії добору і матеріалом для формування нових структур [пор.: Корочкин, 2002]. Згідно з сучасними даними, орган чи будь-яка складна структура з'являється в онтогенезі завдяки експресії специфічних генів, організованих у мережі зі спільним механізмом регуляції, і появу принципово нових структур можна пояснити об'єднанням певних генів у нові мережі [Wagner, Lynch, 2010].

## ВИСНОВКИ

У дисертації показано, що стазис в еволюції рукокрилих та дивергенцію їх видів можна пояснити дією звичайних чинників синтетичної теорії еволюції (добір, випадкові мутації, генетичний дрейф тощо) без залучення якихось додаткових механізмів.

1. Темпи трансформацій краниометричних ознак нічних зазнавали змін у процесі еволюції, проте ніколи не перевищували певного рівня, що міг бути забезпечений рушійним добром досить помірної інтенсивності або генетичним дрейфом. Дивергенцію деяких еволюційних ліній було істотно уповільнено (ймовірно, дією стабілізуючого добору).

2. Дивергенція в нічних відбувалася як за розміром, так і за формою черепа, однак форма змінювалася в еволюції повільніше, ніж розмір черепа.

3. Найтиповішою послідовністю подій в еволюції нічних є багаторазові переходи від одного комплексу ознак до іншого і назад зі збереженням здобутого рівня адаптованості й без явних систематичних трендів (виняток – редукція зубних структур, що спостерігається в більшості еволюційних ліній).

4. Основною причиною редукції зубних структур є в гладконосих рукокрилих нагромадження випадкових мутацій, а не негативний добір. Зменшення розміру, спрощення будови та збільшення мінливості в еволюції цих та подібних рудиментарних структур відтворено в рамках запропонованої в роботі математичної моделі як наслідок індукційного механізму їх формування в онтогенезі.

5. Консерватизм основних скелетних структур у еволюції рукокрилих є наслідком стабілізуючого та кореляційного добору, а не конструктивних обмежень, притаманних організму рукокрилих (генетичних, демографічних чи онтогенетичних).

6. Темпи та загальні характеристики еволюційних перетворень черепа рукокрилих принципово не відрізняються од темпів та механізмів еволюційних перетворень черепа інших ссавців попри унікальні екологічні, фізіологічні та демографічні особливості рукокрилих.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ

*Статті, надруковані у спеціалізованих виданнях, що рекомендовані як фахові в переліку ВАК України, та іноземних виданнях*

1. Дзеверин И. И. Выживание асимметричных особей в одной из популяций остроухой ночницы / И. И. Дзеверин // *Plecotus et al.* – 1998. – № 1. – С. 16-26.
2. Дзеверин І. І. Еволюційна нестабільність складних фенотипних структур / І. І. Дзеверин // *Доповіді Національної академії наук України.* – 2000. – № 4. – С. 188-192.
3. Лашкова Е. И. Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин // *Вестник зоологии.* – 2002. – Т. 36, № 3. – С. 25-33. (*особистий внесок – 40%, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту*)
4. Стрелков П. П. Географическая изменчивость краниометрических признаков у рыжей вечерницы, *Nyctalus noctula* (Chiroptera), в связи с особенностями ее

- образа жизни / П. П. Стрелков, Н. И. Абрамсон, И. И. Дзеверин // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 7. – С. 850-863. (*особистий внесок – 15%, участь у статистичній обробці та обговоренні*)
5. Лашкова Е. И. Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 38, № 6. – С. 41-46. (*особистий внесок – 50%, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту*)
  6. Гхазали М. А. Биометрическая характеристика редукции элементов зубной системы некоторых видов ночниц, *Myotis* (Vespertilionidae) / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // Plecotus et al. – 2004. – № 7. – С. 7-17. (*особистий внесок – 25%, початкова ідея, участь у обговоренні*)
  7. Дзеверин И. И. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) / И. И. Дзеверин, Е. И. Лашкова // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 3. – С. 258-272. (*особистий внесок – 60%, початкова ідея, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту*)
  8. Лашкова Е. И. Идентификация видов лесных мышей фауны Украины по экстерьерным и черепным признакам методами многомерного анализа / Е. И. Лашкова, С. В. Межжерин, И. И. Дзеверин // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 39, № 3. – С. 23-28. (*особистий внесок – 20%, участь у статистичній обробці та обговоренні*)
  9. Дзеверин И. И. Возможности и ограничения некоторых алгоритмов дискриминантного анализа в идентификации близких видов на примере лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) / И. И. Дзеверин, Е. И. Лашкова // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 1. – С. 63-69. (*особистий внесок – 60%, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту*)
  10. Лашкова Е. И. Изменчивость нижней челюсти у лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин, С. В. Межжерин // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 359-366. (*особистий внесок – 40%, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту*)
  11. Dzeverin I. I. The regressive trend of complex phenotypic structures in neutral evolution / I. I. Dzeverin // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 1. – Р. 53-69.
  12. Голенко А. Особливості живлення та зимівлі кожана пізнього (*Eptesicus serotinus*) у лабораторних умовах протягом року / А. Голенко, І. Дзеверін, С. Мякушко // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка: Біологія. – 2007. – Вип. 49-50. – С. 22-25. (*особистий внесок – 30%, участь у обговоренні та написанні тексту*)
  13. Гхазали М. А. Механизмы дивергенции остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // Plecotus et al. – 2007. – № 10. – Р. 3-13. (*особистий внесок – 50%, початкова ідея, участь у обговоренні та написанні тексту*)
  14. Dzeverin I. The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) / Igor Dzeverin // Journal of Mammalian Evolution. – 2008. – V. 15, No. 2. – Р. 123-142.

15. Дзеверин И. И. Таксономический статус остроухих ночниц (*Myotis blythii*, Chiroptera, Vespertilionidae) с Алтая / И. И. Дзеверин, П. П. Стрелков // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, № 8. – С. 973-982. (особистий внесок – 50%, вимірювання, статистична обробка, участь у обговоренні та написанні тексту)
16. Лашкова О. Географічна мінливість краніологічних ознак ховраха малого (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) фауни України / О. Лашкова, Н. Філіпчук, Я. Навоженко, І. Дзеверін // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 26. – С. 72-78. (особистий внесок – 25%, участь у статистичній обробці, обговоренні, написанні тексту)
17. Дзеверін І. І. Шлях до синтезу: дарвінізм, генетика і еволюційна концепція І. І. Шмальгаузена / І. І. Дзеверін // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. 2009. – Т. 7, № 2. – С. 305-321.
18. Гхазалі М. А. Оцінка швидкості дивергентної еволюції верхніх зубів у близьких видів нічних *Myotis blythii* та *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) / М. А. Гхазалі, І. І. Дзеверін // Вестник зоологии. – 2010. – Т. 44, № 4. – С. 317-326. (особистий внесок – 25%, участь у обговоренні та написанні тексту)
19. Dzeverin I. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // Evolutionary Biology. – 2010. – V. 37, No. 2-3. – P. 100-112. (особистий внесок – 75%, вимірювання, статистична обробка, участь у обговоренні та написанні тексту)
20. Дзеверін І. І. Генетичні та морфогенетичні трансформації на ранніх етапах еволюції рукокрилих: короткий огляд / І. І. Дзеверін // Біологічні студії. – 2010. – Т. 4, № 3. – С. 167-174.
21. Дзеверін І. І. Найдавніші відомі рукокрилі (Chiroptera): між еволюційними новаціями та стазисом / І. І. Дзеверін // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2011. – Вип. 30. – С. 58-63.

#### Науково-популярні статті

22. Дзеверін І. І. Шмальгаузен та біологія його часу / Ігор Дзеверін // Біологія і хімія в школі. – 2000. – № 6. – С. 42-45.
23. Дзеверін І. Іван Іванович Шмальгаузен (до 120-річчя від дня народження) / І. Дзеверін // Хімія. Біологія. – 2004. – № 22. – С. 3-11.

#### Тези

24. Дзеверин И. И. Эволюционная концепция И. И. Шмальгаузена и развитие синтетической теории эволюции / И. И. Дзеверин // Наука та наукознавство. – 1998. – № 2. – С. 106.
25. Dzeverin I. I. The possible role of heterochronous transformations in the evolution of cranial structures of some Palearctic species of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) / I. I. Dzeverin // Plecotus et al. – 1999. – № 2. – С. 125-126.
26. Ghazali M. A. Lack of function involves the increasing of variation in elements of the teeth system of some mouse-eared bats, *Myotis* (Vespertilionidae) / M. A. Ghazali, I. I. Dzeverin // Programme and abstracts for 13th International Bat Research Conference:

- Poland, Mikołajki, 23-27 August 2004. – Warszawa: Museum and Institute of Zoology PAS, 2004. – P. 35. (*особистий внесок – 50%*)
27. Dzeverin I. Regressive trends in evolution of some dental characters in Vespertilioninae (Microchiroptera) / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // Xth European Bat Research Symposium, Galway, Ireland: Programme, Abstracts. – Galway: National University of Ireland, 2005. – P. 31. (*особистий внесок – 75%*)
28. Гхазали М. А. Дивергенция остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae) по мандибулярным признакам / Гхазали М. А., Дзеверин И. И. // Териофауна России и сопредельных стран (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. 31 января – 2 февраля 2007 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 113. (*особистий внесок – 25%*)
29. Дзеверин И. И. Механизмы эволюции рудиментов и атавизмов / Дзеверин И. И., Гхазали М. А. // Современные проблемы биологической эволюции: Материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея, 17-20 сентября 2007, Москва. – М.: Изд-во ГДМ, 2007. – С. 47-49. (*особистий внесок – 75%*)
30. Дзеверин І. І. Дивергенція краніометричних ознак в еволюції гладконосих рукокрилих: темпи, масштаби та ймовірні механізми / Дзеверин І. І. // Современные взгляды на эволюцию органического мира: Программа и тезисы докладов международной научной конференции (18-20 ноября 2009 г., Киев, Украина). – Киев: Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, 2009. – С. 21.
31. Dzeverin I. Inferring the evolutionary factors from rates of phenotypic divergence in *Myotis* / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // 15th IBRC – the Conference Manual: Programme, abstracts, list of participants. Volume of abstracts of the 15th International Bat Research Conference, held in Prague, 23 - 27 August 2010. – Lesnická Práce sro. – 2010. – P. 125-126. (*особистий внесок – 70%*)
32. Гхазали М. А. Зубные аномалии у ночниц (*Myotis*) / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // *Plecotus et al.* – 2010. – № 13. – С. 12-13. (*особистий внесок – 25%*)

## АНОТАЦІЯ

**Дзеверин І. І. Механізми трансформації структур черепа в еволюції нічних та споріднених груп гладконосих рукокрилих.** – Рукопис. – Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2011.

На вибірці з 410-и екз. досліджено внутрішньовидову мінливість та міжвидові відмінності десяти видів роду *Myotis* за краніометричними ознаками, одержано кількісні оцінки масштабів та темпів дивергенції, проведено порівняння характеристик еволюції в різних групах гладконосих кажанів та ссавців загалом. Темпи трансформації краніометричних ознак зазнавали в нічних змін під час еволюції, однак не перевищували певного рівня, що міг бути забезпечений рушійним добром помірної інтенсивності або генетичним дрейфом. Консерватизм скелетних структур в еволюції рукокрилих є наслідком дії стабілізуючого добору, а не структурних обмежень. Регресивні трансформації в еволюції досліджених структур швидше спричинено нагромадженням мутацій, ніж негативним добром.

Запропоновано математичну модель регресивної еволюції, що ґрунтується на еволюційній концепції І. І. Шмальгаузена.

**Ключові слова:** *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, череп, кількісна ознака, еволюція, дивергенція, стазис, природний добір, генетичний дрейф, адаптація, гетерохронія, рудимент.

### АННОТАЦІЯ

**Дзевєрин І. І. Механізми трансформації структур черепа в еволюції ночниць і родственных груп гладконосых рукокрылых.** – Рукопись. – Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев, 2011.

На выборке из 410-и экз. изучены внутривидовая изменчивость и межвидовые различия десяти видов рода *Myotis* по краниометрическим признакам, получены количественные оценки масштабов и темпов дивергенции, проведено сравнение характеристик эволюции в разных группах гладконосых рукокрылых и млекопитающих в целом. Темпы трансформации краниометрических признаков ночниц изменялись в ходе эволюции, но не превышали тот уровень, который мог быть обеспечен движущим отбором умеренной интенсивности или генетическим дрейфом. Консерватизм скелетных структур в эволюции рукокрылых является результатом действия стабилизирующего отбора, а не структурных ограничений. Регрессивные трансформации в эволюции изученных структур вызваны, скорее, накоплением мутаций, чем негативным отбором. Предложена математическая модель регрессивной эволюции, основанная на эволюционной концепции И. И. Шмальгаузена.

**Ключевые слова:** *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, череп, количественный признак, эволюция, дивергенция, стазис, естественный отбор, генетический дрейф, адаптация, гетерохрония, рудимент.

### ABSTRACT

**Dzeverin, I. I. Mechanisms affecting the evolutionary change of cranial structures in *Myotis* and related vespertilionid taxa.** – Manuscript. – Thesis for obtaining the degree of Doctor of Sciences (Biology) in specialty 03.00.08 – zoology. – Kiev, 2011.

Multiple craniometric variation as well as evolutionary rates and patterns were studied in 10 extant Palearctic *Myotis* species (13 OTUs) on a total sample of 410 specimens. Several additional samples from various mammalian taxa were taken for comparison. Lynch's and Gingerich's approaches were combined to evaluate the univariate rates of divergence. Squared Mahalanobis distance was used as a multivariate measure for amount of divergence, and squared Mahalanobis distance weighted by time was used as a measure for the rate of divergence.

Rates of divergence were measured for 27 craniometric characters in 12 extant OTUs from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). The obtained estimates were found to be consistent with random walk hypothesis. Thus the divergence in *Myotis* could be guided by random drift and mutations. The high dispersion in rate estimates

suggests also a possible input of randomly fluctuating selection. Size-adjusted data appeared to be lesser than the initial data, and it can be concluded that both size and shape were involved in divergence of *Myotis* species. The skeletal characters in bats are known to be extremely conservative during long-term evolution, however the possibility for random walk at short time interval implies that bat evolution is constrained rather ecologically and biomechanically than genetically or developmentally.

In five closely related OTUs namely *M. myotis*, *M. blythii oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, and *M. nattereri*, the estimates for evolutionary rates were found to be lower than expected if the divergence had been produced solely by mutation and random drift. So, it can be concluded that stabilizing selection was the principal factor that maintained craniometric characters during the evolution of the studied species and prevented their greater diversification. Moreover, the rates of divergence between the ancestors of *M. nattereri* and the common ancestors of *M. blythii* and *M. myotis* apparently were higher than the rates of following divergence between *M. myotis*, *M. b. oxygnathus*, *M. b. omari* and *M. b. blythii*. All the observed differences between the studied OTUs could be established by random drift or directional selection of rather moderate intensity.

The multivariate analysis indicated that Crimean *M. blythii* are the specimens of *M. b. oxygnathus* and confirmed that the isolated population of *M. blythii* from Altai (the 13th studied OTU), which has been recently described as the subspecies *M. b. altaicus*, really differs from all the other known *Myotis* taxa.

The regressive transformations in skull evolution result from accumulation of random mutations more likely than from negative selection. A mathematical model for the regressive trend of complex structures in neutral evolution is developed. It is based on Schmalhausen's evolutionary concept. Evolutionary changes of characters formed in ontogeny by developmental induction are modeled for an infinite population and for replicate finite populations under a mutation – drift equilibrium. Induction occurs by interaction of reactants, which must therefore coincide in time intervals of their abilities to react. This mechanism is being damaged in evolution of useless structures by random mutations in genes that control simultaneous formations of reactants, whereas mutational effects on important structures are restrained by selection. The breakdown of induction mechanisms produces increased variability and degeneration in vestigial characters. Quantitative estimations are illustrated by data regarding regressive trends in some groups of mammals. Time spans sufficient for complete loss of vestigial organs obtained from the modelings are much smaller than the periods of macroevolutionary changes. Certain functional value and the genetic correlation with important structures are the most probable mechanisms that could prevent the rapid loss of vestigial structures.

**Key words:** *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, skull, quantitative character, evolution, divergence, stasis, natural selection, genetic drift, adaptation, heterochrony, vestigial organ.