

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Гхазали Мария Ахмедовна

УДК 599.426: 591.431.4

ОДОНТОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НОЧНИЦ,  
*MYOTIS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ФАУНЫ  
УКРАИНЫ: ЭВОЛЮЦИОННЫЕ, ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ,  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

03.00.08 - зоология

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

*Гхазали*

Киев - 2010

Диссертацией является рукопись

(перевод с украинского)

Работа выполнена в отделе эволюционно-генетических основ систематики  
Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
**Дзеврин Игорь Игоревич,**  
Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины  
с. н. с. отдела эволюционно-генетических основ систематики

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор  
**Ковтун Михаил Фотиевич,**  
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
заведующий отделом эволюционной морфологии позвоночных

кандидат биологических наук  
**Гольдин Павел Евгеньевич,**  
Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского,  
старший преподаватель кафедры зоологии

Защита состоится «\_\_\_» сентября 2010 г. в \_\_\_ часов

на заседании специализированного ученого совета Д 26.153.01  
Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины  
По адресу: 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины

Автореферат разослан «\_\_\_» августа 2010 г.

Ученый секретарь  
специализированного ученого совета



О. И. Лисицына

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Эволюция физиологических, морфологических и поведенческих особенностей летучих мышей, как и других животных, тесно связана с определенными условиями среды. Наиболее заметные адаптивные изменения у летучих мышей – это изменения на уровне поведения, особенно это касается выбора добычи и убежища. Параллельно изменяется строение жевательного аппарата и структура эхолокационных сигналов (Freeman, 1979; 1981; 1998; 2000; Pedersen, 1993, 1998; Swartz et al., 2003). При этом те части органов, которые становятся ненужными и теряют свою функциональную нагрузку, постепенно исчезают. Зубной аппарат является одним из наиболее важных органов у животных. Строение зубов, направления их развития – все это является отражением приспособления животных к их экологической, в частности, трофической нише.

Выявление морфологических особенностей зубного аппарата важно для предсказания распределения пищевых ресурсов между видами, что в свою очередь дает возможность определить уровень конкуренции между ними. Знание этих особенностей также важно для воссоздания эволюционной истории видов, поскольку зубы лучше всего сохраняются в ископаемом состоянии. Сведения относительно рациона вымерших видов необходимы для палеоэкологических реконструкций. Но непосредственное определение палеорациона часто невозможно или затруднено. Очевидно, что строение нижней челюсти и зубов, а также жевательных мышц – это индикаторы определенного типа питания. Поскольку форму и массу челюстных мышц-аддукторов ископаемых животных невозможно определить (разве что очень приблизительно), необходимы биомеханические исследования. Кроме того, зубы хорошо сохраняются в погадках хищных птиц, поэтому необходима также разработка способов идентификации фрагментов черепов. Это особенно важно в связи с необходимостью пополнения коллекций и ограниченной возможностью изымать животных из природы.

Представители рода ночниц имеют как примитивные, так и продвинутые черты в строении черепа и зубного аппарата, которые, возможно, связаны с трофическими адаптациями животных (Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985, 1987; Simmons, Geisler, 1998). Большинство ночниц питаются насекомыми. Большой частью виды специализированы к охоте на определенные группы насекомых, которые отличаются размерами и твердостью хитинового покрова. Таким образом, ночницы могут быть модельным объектом для исследования трансформации зубной системы в процессе адаптации к разным рационам, в частности редуционных процессов, которые важны для улучшения эффективности жевательного аппарата. Кроме того, исследование морфофункциональных особенностей в строении зубного аппарата и черепа для европейских ночниц до сих пор не были проведены.

**Связь работы с научными программами, планами, темами.** Диссертация выполнена в рамках плановой темы № III-8-06 Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины «Эволюционно-генетические преобразования у некоторых модельных групп животных и видов, которые находятся под угрозой исчезновения» (государственный регистрационный номер темы 0106U000379).

**Цель и задачи исследования.** Целью данной работы является выявление тех эволюционных, экологических и морфогенетических факторов, которые формируют индивидуальную изменчивость и межвидовые отличия ночниц по одонтометрическим признакам.

Для достижения цели были поставлены такие задачи:

- 1) количественно охарактеризовать индивидуальную и групповую изменчивость ночниц фауны Украины по одонтометрическим признакам;
- 2) оценить возможность идентификации видов по размерам зубов и разработать соответствующие критерии;
- 3) охарактеризовать особенности формообразовательных процессов, определяющих отличия в размерах и форме зубов у разных видов;
- 4) исследовать особенности функционирования зубного аппарата и определить, как именно связаны трофические приспособления с морфометрическими характеристиками черепа и зубов ночниц;
- 5) оценить темпы дивергенции признаков черепа и зубов у близких видов ночниц.

*Объект исследования* – изменчивость зубного аппарата летучих мышей.

*Предмет исследования* – ночницы (*Myotis*) фауны Украины.

*Методы исследования* – морфометрия, статистическая обработка, визуализация и интерпретация морфометрической информации.

**Научная новизна полученных результатов.** Впервые проведена морфофункциональная характеристика зубного аппарата ночниц фауны Украины. Представлено морфометрическое описание зубного аппарата ночниц. Впервые у ночниц обнаружены редкие индивидуальные аномалии зубов (дополнительные бугорки и корни на нижнем левом клыке у *M. blythii*; врожденное отсутствие верхнего правого клыка у *M. dasycneme*). Впервые разработаны формулы для определения видов ночниц по промерам отдельных зубов. Уточнены данные относительно распространения ночниц на территории Украины. Впервые получены оценки темпов дивергенции *M. blythii* и *M. myotis* по одонтометрическим признакам.

**Практическое значение полученных результатов.** Полученные результаты могут быть использованы для дальнейших исследований по выявлению связей между формой, размерами и функцией жевательного аппарата животных. Разработанные идентификационные формулы могут быть использованы для создания ключей для определения костных фрагментов рукокрылых в погадках хищных птиц или в палеонтологических материалах. Полученные данные можно использовать в университетских курсах зоологии, теории эволюции, экологии, математических методов в биологии в качестве примера использования статистических подходов в выявлении закономерностей изменчивости, эволюции и образа жизни животных.

**Личный вклад соискателя.** Лично соискателем разработана схема промеров и осуществлена морфометрическая обработка черепа и зубов ночниц. Лично или при активном участии соискателя собраны 29 особей семи видов ночниц и впервые обработано 25 особей ночниц. Полностью самостоятельно проведена статистическая обработка данных.

**Апробация результатов диссертации.** Основные положения работы были представлены на девяти научных конференциях: Торжественное собрание по случаю 10-летия Украинского териологического общества (Киев, 24 апреля 2002 г.), Дни науки Национального университета «Киево-Могилянская Академия» (Киев, 26-30 января 2004 г.), Международный симпозиум по изучению рукокрылых (Польша, Миколайки, 23-27 августа 2004 г.), 10-й Европейский симпозиум по изучению рукокрылых (Ирландия, Галвей, 21-26 августа 2005 г.), Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (Россия, Москва, 31 января – 2 февраля 2007 г.), Конференция «Современные проблемы биологической эволюции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея» (Россия, Москва, 17-20 сентября 2007 г.), 11-й Европейский симпозиум по изучению рукокрылых (Румыния, Клуж-Напока, 18-22 августа 2008 г.), Конференция молодых исследователей-зоологов (Киев, 8-9 апреля 2009 г.), Международная научная конференция «Современные взгляды на эволюцию органического мира» (Киев, 18-20 ноября 2009 г.); на научном семинаре кафедры экологии Национального университета «Киево-Могилянская Академия» (22 марта 2007 г.); на заседаниях отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (27 января, 5 мая и 17 мая 2010 г.).

**Публикации.** Результаты диссертационного исследования изложены в 18-ти публикациях. Среди них 6 научных статей, напечатанных в специализированных изданиях, которые рекомендованы как специальные в перечне ВАК Украины, и в иностранных изданиях; 8 тезисов конференций, 2 заметки и 2 популярные статьи.

**Структура и объем работы.** Работа состоит из вступления, 9-ти глав, выводов, списка литературы и приложений. Первый и второй разделы являются обзором литературы. Работа изложена на 189 страницах, из которых 148 страниц основного текста. Рисунки занимают 20 страниц, таблицы – 30 страниц, приложения – 14 страниц. Список литературы состоит из 252 источников, среди них 68 на русском и украинском, 165 на английском, 11 на французском, 6 на немецком и 2 на испанском языках.

**Благодарности.** Бесконечно признательна научному руководителю И.И. Дзеверину, моей семье и друзьям за поддержку и стимулирование моей работы над диссертацией. Выражаю искреннюю благодарность директорам и сотрудникам зоологических музеев, которые разрешили работать с коллекциями рукокрылых: Ж.В. Розоре, Е.М. Писанцу, О.Л. Россолимо, И.Я. Павлинову, С.И. Золотухиной, Л.С. Шевченко, С.В. Крускопу, Л. Садовничей, Е. Дроботун, В. Радченко. Также благодарю моих коллег Е.В. Годлевскую, Н.С. Атамась и В.В. Негоду за помощь в сборе материала. Также, я признательна моим коллегам-сотрудникам за поддержку и замечания к докладу – С.В. Межжерину, Е.И. Жалай, Н.С. Заводниковой, И.И. Козиненко, С.В. Кокодию, Е.И. Лашковой, С.Ю. Морозову-Леонову, Л.И. Павленко, О.В. Ростовской, М.Ю. Русину, В.М. Титарю, Л.В. Федоренко и В.Б. Шуваликову. Консультировали и помогали в поиске литературы – Т. Постава, М. Ричучи, П. Бенда, В. Росина, Е.И. Кожурина, И.В. Загороднюк, О. Шпак, А. Влащенко, Е. Цыцулина, Ю. Баханек и многие другие.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Глава 1. Характеристика рода *Myotis*.** Представители рода ночниц достаточно хорошо исследованы (Огнев, 1928; Кузякин, 1950; Абеленцев и др., 1956; Стрелков, 1963; Horáček et al., 2000; Рахматулина, 2005). В главе проведен анализ проблем возникновения и филогенетических связей семейства гладконосых (*Vespertilionidae*) по литературным данным (Sigé, 1974; Simmons, Geisler, 1998; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004; Teeling et al. 2005; и др.). Среди около 50 родов гладконосых летучих мышей, род ночниц (*Myotis*) наиболее многочисленный. Почти сто видов ночниц объединены в одно подсемейство *Myotinae* по морфологическим, кариологическим и молекулярным данным. Время их появления датировано приблизительно олигоценом по палеонтологическим данным и началом или серединой миоцена по молекулярным оценкам (Sigé, Menu, 1992; Sigé, 1995; Horáček, 2001; Gunnell, Simmons, 2005; Teeling et al., 2005). За это время род мало изменился морфологически. Строение черепа и зубной системы ночниц подробно описаны (Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985, 1987; Godawa Stormark, 1998; Росина, 2002). Для ночниц характерна полная предковая зубная формула (38 зубов), основными тенденциями в эволюции их зубного аппарата является редукция малых премоляров и третьих моляров (Slaughter, 1970). В общем, для рукокрылых наиболее значимыми являются приспособления к полету, которые сопровождаются преобразованием конечностей, уменьшением массы скелета, которое происходит, в частности, за счет укорочения нижней челюсти и рострума, утончения костей черепа и связанной с этим ранней облитерацией черепных швов, уменьшения размеров нёба, олигомеризации зубов (Ковтун, Лихотоп, 1997; Simmons, Geisler, 1998), и усовершенствование эхолокации, что выражается в преобразовании роstralной части черепа и слухового аппарата (Novacek, 1991; Pedersen, 1998).

Исходя из строения черепа, зубов, конечностей, крыловой перепонки ночниц делят на несколько подродов (Tate, 1941; Findley, 1972; Menu, 1988), эти классификации хорошо согласованы между собой (Дзеве́рин, 1998) и вполне могут быть отражением конвергентной или параллельной эволюции ночниц (Дзеве́рин, 1994, 1998; Павлинов и др., 1995), что было доказано молекулярными методами (Ruedi, Mayer, 2001; Fenton, Bogdanowicz, 2002). В Украине род *Myotis* представлен девятью видами, для каждого проанализированы филогенетические связи (Стрелков, 1972, 1983; Arlettaz, Ruedi et al., 1997; Benda, Tsytsulina, 2000; Mayer, Helversen, 2001; Kawai et al., 2003; Stadelmann et al., 2007; Bogdanowicz et al., 2009) и трофические особенности (Абеленцев и др., 1956; Курсков, 1981; Bauerová, 1978, 1986; Bauerová, Červený, 1986; Taake, 1992; Wolz, 1993; Крочко, 1993; Beck 1995; Arlettaz, 1996; Zahn et al., 2006). Все виды ночниц фауны Украины питаются насекомыми. Выраженной специализации на определенных видах насекомых у них нет, тем не менее, имеется специализация по размерам и твердости покровов добычи.

**Глава 2. Функциональные характеристики черепа и зубного аппарата.** В главе приведены данные по строению и функционированию жевательного аппарата ночниц (Kallen, Gans, 1972; Herrel et al., 2008), рассмотрены биомеханические особенности нижней челюсти. В специальных исследованиях соотношений между строением черепа и трофическими специализациями рукокрылых (Freeman, 1979; 1981; 1995; 2000; Dumont,

1999; Dumont et al., 2005) отмечено, что животные с массивными челюстями, высокими черепными гребнями, высокими венечными отростками и с меньшим количеством хорошо развитых зубов лучше способны измельчать насекомых с твердыми покровами. Особенности питания также отражены в строении и размерах зубов (Slaughter, 1970; Evans, Sanson, 1998; Evans, 2003). Тип рациона млекопитающих можно предусмотреть и по соотношению размеров последовательно расположенных зубов, что было показано при исследовании каскадной регуляции в одонтогенезе моляров грызунов (Kavanagh et al., 2007) и при морфометрическом анализе зубов других млекопитающих (Polly, 2007). В работе К. Каванаг и др. высказано предположение, что размеры каждого зуба зависят от активирующего влияния мезенхимы и ингибирующего влияния предыдущего зуба (Kavanagh et al., 2007). В общем, строение таких сериально-гомологичных органов как зубы определяется своим положением в морфогенетическом градиенте (Van Valen, 1970).

**Глава 3. Материалы и методы.** В работе использованы коллекции зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Национального университета им. Тараса Шевченко и Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (177 особей 9-ти видов). Кроме того, остеологический материал был любезно предоставлен моими коллегами (33 особи трех видов) и собран собственноручно (29 особей 7-ми видов). Сбор проведен без изъятия животных из популяции – были подобраны лишь мертвые летучие мыши и их костные остатки. В общем, исследовано 239 особей 9-ти видов (табл. 1). В связи с неопределенностью таксономического статуса некоторых ночниц, материал разделен на операционные таксономические единицы (ОТЕ). Выборка с неизвестной видовой принадлежностью, обозначенная как ?*M. myotis* (т.е. *M. blythii* или *M. myotis*), выделена в качестве отдельной ОТЕ.

Таблица 1.

Количественная характеристика материала: М - самцы, F - самки, U - пол неизвестен

№	Вид	Регион	М	F	U	Всего
1	<i>M. myotis</i>	Украина, Чехия	15	15	0	30
2	<i>M. blythii</i>	Украина (Крым)	9	43	16	68
3	<i>M. blythii</i>	Украина (Закарпатье)	22	1	0	23
4	<i>M. blythii</i>	Кавказ	3	8	2	13
5	<i>M. nattereri</i>	Украина, Азербайджан, Россия	0	0	3	3
6	<i>M. bechsteinii</i>	Украина	2	0	0	2
7	<i>M. daubentonii</i>	Украина, Россия	5	13	12	30
8	<i>M. mystacinus</i>	Украина	3	7	3	13
9	<i>M. dasycneme</i>	Украина, Россия	2	4	7	13
10	<i>M. emarginatus</i>	Украина	2	10	0	12
11	<i>M. emarginatus</i>	Средняя Азия	0	4	0	4
12	<i>M. brandtii</i>	Украина	1	0	1	2
13	? <i>M. myotis</i>	Украина	2	0	24	26
	<b>Всего</b>		<b>66</b>	<b>105</b>	<b>60</b>	<b>239</b>

Морфометрические зависимости, которые были выявлены у ночниц, сопоставлены с литературными данными о других видах рукокрылых. Лучше всего эти данные представлены в палеонтологической литературе (Horáček, 2001; Horáček, Hanák, 1989; Jepsen, 1960; Popov, 2004; Rabeder, 1972; Sevilla Garcia, 1988; Sigé, 1988, 1995; Sigé, Russell, 1980; Smith et al., 2007; Wołoszyn, 1987; Ziegler, 2003). В общем, собраны сведения о 40 ОТЕ, представляющих 14 родов из 7-ми семейств (Archaeonycterididae, Nassianycterididae, Palaeochiropterygidae, Hipossideridae, Emballonuridae, Vespertilionidae и Miniopteridae) рукокрылых.

В работе использовано 173 промера. С каждой стороны тела снято 9 черепных и 63 зубных основных промера и 19 дополнительных черепных, из них штангенциркулем – 25, остальные – под биноклем МБС-10 с микрометром (увеличение 2х, окуляр 8х). На черепе измерены: кондилобазальная длина (1), длина верхнего (2) и нижнего (7) зубных рядов, мастоидная ширина (3), длина промежутка, который занимают верхние (4) и нижние (9) малые премоляры, длина диастемы между верхними клыком и вторым резцом (5), общая длина нижней челюсти (6), высота венечного отростка (8). Дополнительные промеры сняты с черепов *M. blythii* и *M. myotis* для исследования функциональных отличий и эволюции размеров и формы черепа и нижней челюсти: наибольшая длина черепа (10), скуловая ширина (11), наименьшая ширина межглазничного промежутка (12), длина скуловой дуги (13), высота затылочной области (14), постдентарная длина ветви нижней челюсти (15), расстояние между суставным и угловым отростками (16), между венечным и суставным отростками (17), между венечным и угловым отростками (18), расстояние между клыком и суставным (19), венечным (20) и угловым (21) отростками, ширина между суставными (22), угловыми (23) и венечными (24) отростками, ширина нижней челюсти на уровне больших премоляров (25) и третьих моляров (26), высота (27) и ширина (28) тела нижней челюсти на уровне первого моляра. На каждой челюсти измерена длина (*le*), ширина (*br*) и высота коронки всех зубов; на нижних молярах измерена ширина тригониды (*Trgd*) и талониды (*Tald*), высота тригониды измерена по протокониду и талониды – по гипокониду. Для диагностики были рассмотрены 12 дискретных характеристик зубов. В связи с разной степенью сохранности остеологического материала количество выполненных промеров на каждом черепе отличается. Номенклатура зубов приведена по схеме, примененной А. Меню и Ж. Б. Попларом (Menu, Popelard, 1987). Схема промеров зубов отвечает той, что описана в работах Б. Сиже и Р. Циглера (Sigé, 1968; Ziegler, 2000). Для оценки отличий в форме и закономерностях развития черепа и зубов рассчитаны 56 индексов, представляющих собой отношения или произведения линейных промеров. Рассчитаны краниометрические индексы, зубные индексы, площади всех зубов (как произведение ( $le \cdot br$ ), для нижних моляров – как произведение ( $le \cdot (Trgd + Tald)/2$ )), сумма площадей зубов каждого класса зубов на нижней и верхней челюсти и относительные площади зубов.

Относительный возраст животных приблизительно оценен по степени стертости верхних клыков путем построения интервального ряда с классовым интервалом 10% от максимальной высоты клыка. Для остроухой ночницы отмечено, что в первые пять лет высота зубов уменьшается на треть или вдвое (Рахматулина, 2005). Если предположить,



что стирание происходит с одинаковой скоростью, то за один год высота зубов уменьшается на 6-10%, тогда в первый и второй возрастные классы *M. blythii* и *M. myotis* попадают особи возрастом до 3 лет.

Статистический анализ проведен по стандартным методам (Кендалл, Стьюарт, 1976; Лакин, 1980; Афифи, Эйзен, 1982; Little, Rubin, 1987; Клекка, 1989; Hammer, Harper, 2006). Для гомологичных структур правой и левой сторон череп оценена флуктуирующая асимметрия. Поправка на погрешность измерения при оценке коэффициента асимметрии определена по специальным методикам (Palmer, Strobeck, 1986; Hallgrímsson, 1998). Темпы дивергенции признаков измерены по методу М. Линча (Lynch, 1990; Dzeverin, 2008).

**Глава 4. Общая характеристика выборки.** В разделе рассмотрены общие аспекты изменчивости зубного аппарата ночниц. Прежде всего, представлена характеристика возрастной структуры выборки по степени отличий высот верхних клыков у разных видов ночниц. Рост черепа большинства рукокрылых прекращается ко второму году жизни, но у *M. myotis* череп продолжает формироваться на протяжении трех лет (Benda, 1994), что подтверждено в моем исследовании – особи *M. myotis* возрастом до 3-х лет (1-2 возрастные классы) имеют достоверно меньшие промеры (1), (3) и (5). Итак, с возрастом форма и размеры черепа изменяются, тогда как коронки зубов формируются внутри альвеол: они прорезываются уже полностью сформировавшимися (Butler, 1956; Карлсон, 1983). Таким образом, возрастная структура выборки имеет значение лишь для исследования краниометрической изменчивости видов, анализ одонтометрической изменчивости можно проводить на всех без исключения особях.

Отличия между самцами и самками *M. daubentonii*, *M. blythii*, *M. myotis* незначительны, что вполне ожидаемо для гладконосых летучих мышей (Williams, Findley, 1979; Дзеверин, 1995 а, б). Таким образом, в дальнейшем можно анализировать выборки каждого вида без разделения по полу.

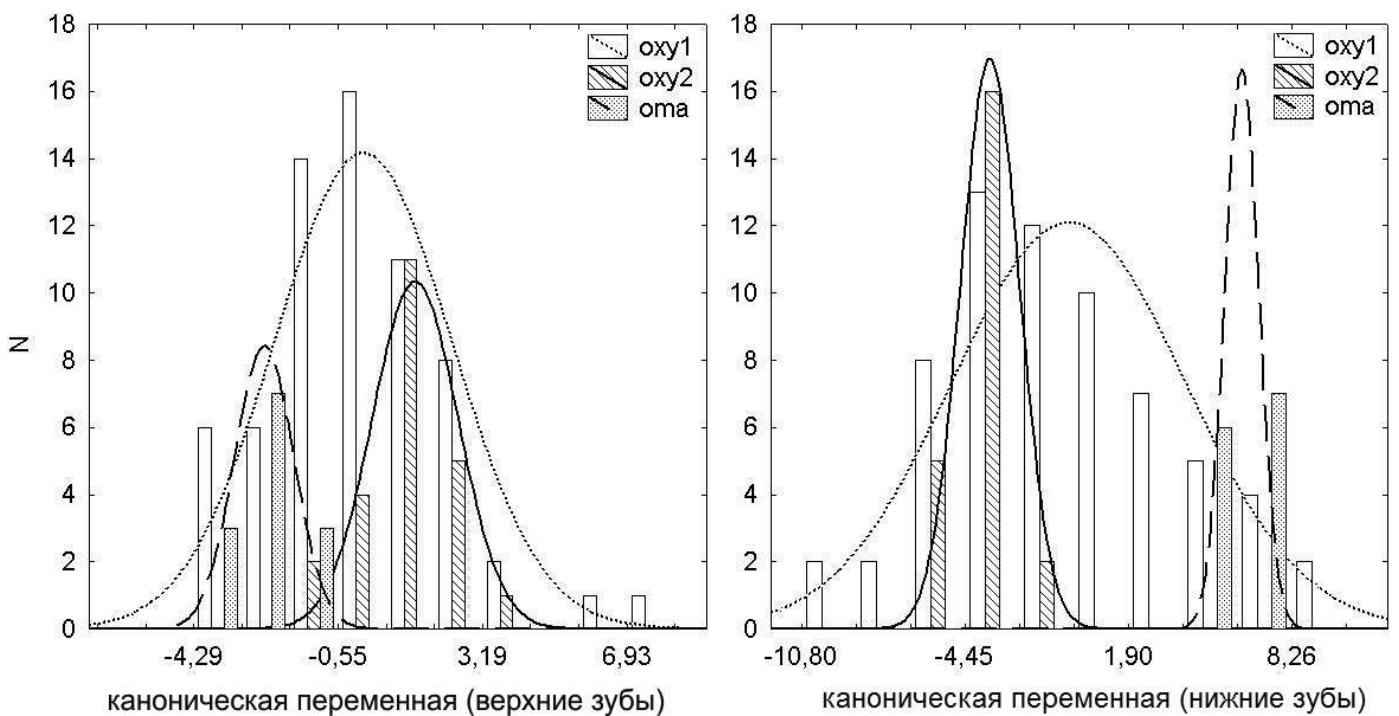
Зубные признаки формируют несколько корреляционных плеяд (Берг, 1964) – в пространстве главных компонент отдельно располагаются промеры резцов, промеры моляров, а промеры клыков и премоляров занимают промежуточное положение между первыми двумя группами. В целом это отражает особенности морфогенеза зубов, которые описаны в работе М. МакКоллум и П. Шарпе (McCollum, Sharpe, 2001): на моляры действуют одни морфогены, на резцы – другие, а развитие клыков и премоляров зависит от обоих этих факторов, именно поэтому в пространстве главных компонент промеры клыков и премоляров расположились посередине между промерами резцов и моляров.

**Глава 5. Идентификация близких видов ночниц.** Глава посвящена методам различения видов по размерам зубов. Больше всего эти методы полезны при идентификации сильно поврежденных черепов. *M. myotis* и *M. blythii* не отличаются по виду и расположению дискретных признаков коронки зуба, поэтому разграничение возможно только по размерам зубов. Географическая изменчивость *M. blythii* проверена для трех региональных групп (рис. 1). В ходе дискриминантного анализа региональных групп все крымские животные были отнесены к тестовой выборке. В результате, их идентификация проведена по формулам, которые созданы для различения животных из

Закарпатья и Кавказа. Таким образом, определена степень сходства животных разных региональных групп. Этот анализ показал, что по одонтометрическим признакам крымские *M. blythii* занимают промежуточное положение между двумя подвидами – более крупными *M. blythii omari* (Кавказ и Передняя Азия) и меньшими *M. blythii oxugnathus* (Европа).

Дискриминантный анализ для идентификации видов проведен между *M. myotis* и крымскими и закарпатскими *M. blythii*. Эти виды хорошо отличаются по промерам функционально нагруженных зубов – клыков, больших премоляров и моляров. Другая пара близких видов – *M. daubentonii* и *M. mystacinus* – хорошо отличаются по строению верхних первого резца, большого премоляра и моляров, в нижнем зубном ряду они отличаются по строению резцов и клыков (Godawa Stormark, 1998; Росина, 2002). По размерам зубов эта пара лучше всего классифицировалась по рудиментарным малым премолярам. Итак, классификация обеих групп видов достаточно успешна, но по разным типам зубов.

В результате классификации костных остатков по промерам зубов доказано присутствие *M. blythii* в пещере Буковинка, Черновицкая область, где животные формируют смешанную колонию с *M. myotis*.



**Рис. 1.** Гистограммы значений канонических переменных, полученные при дискриминантном анализе региональных групп *M. blythii* по промерам верхних и нижних зубов (аппроксимация нормальным распределением): oxu1 – крымские, oxu2 – закарпатские и oma – кавказские *M. blythii*

**Глава 6. Аномалии в строении зубов и нижних челюстей ночниц.** В главе описаны обнаруженные отклонения от нормального строения зубов и нижней челюсти. Рассмотрены случаи олигодонтии, полидонтии, аномалий строения коронки зуба, травматических повреждений нижней челюсти и зубов. В общем, частота проявления аномалий развития зубов находится в пределах частоты проявления аномалий других рукокрылых и млекопитающих (3,8%) (Ramirez-Pulido, Müdspacher, 1987; Wołoszyn, 1992; Verstraete et al., 1996; Kawada et al., 2006 и др.). Эти аномалии обнаружены у 4-х видов: *M. dasycneme*, *M. blythii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*. Строение черепа и нижней челюсти во всех этих случаях было нормальным.

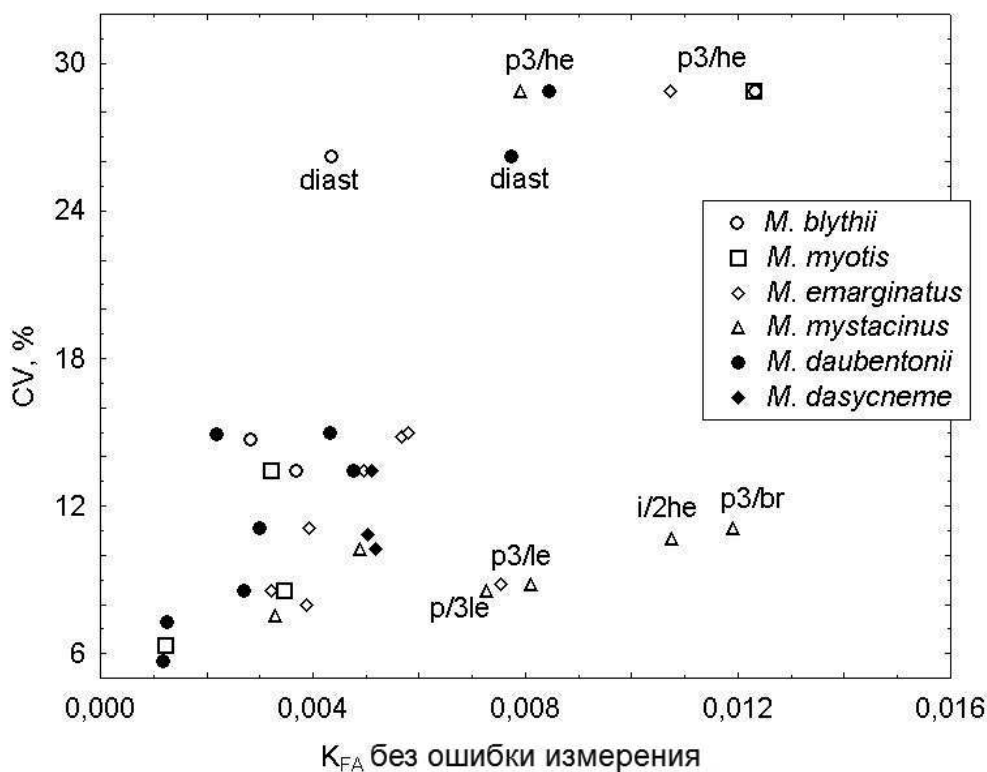
Учитывая форму, размер и расположение дополнительных верхних малых премоляров у одной особи *M. blythii*, эта аномалия едва ли является атавистическим проявлением первого премоляра, а скорее является результатом полного раздвоения зачатка третьего премоляра. Редкие для млекопитающих аномалии функционально значимых зубов выявлены в клыках двух особей – отсутствие правого клыка на верхней челюсти *M. dasycneme* и дополнительные бугорки и корни левого нижнего клыка у *M. blythii*.

**Глава 7. Корреляционные зависимости в зубном аппарате ночниц.** Глава посвящена определению разнообразных зависимостей между размерами зубов. Прежде всего, проанализированы отличия в значениях гомологичных признаков на левой и правой сторонах тела. Выявлено, что повышение изменчивости у рудиментов хорошо согласовывается с повышением степени флуктуирующей асимметрии (рис. 2). Тем не менее, коэффициент вариации не всегда связан с увеличением асимметрии: промеры ширины и длины третьего премоляра асимметричны, но их изменчивость находится в пределах изменчивости других зубов. Это может быть связано с пространственными ограничениями во время морфогенеза зуба.

Также проанализированы соотношения размеров последовательно расположенных зубов (резцов, клыков, премоляров и моляров). Закономерности, которые выявлены у современных ночниц, были сопоставлены с обнаруженными у ископаемых рукокрылых.

В общем, исследованные ночницы имеют разные соотношения площадей зубов. У всех ночниц верхние вторые резцы всегда больше первых, нижние резцы увеличиваются последовательно от первого до третьего. Наименьшие отличия в размерах резцов – у *M. mystacinus*, наибольшие – у *M. myotis*. Абсолютные размеры нижних резцов изменяются наиболее медленно среди всех нижних зубов с увеличением размеров ночниц.

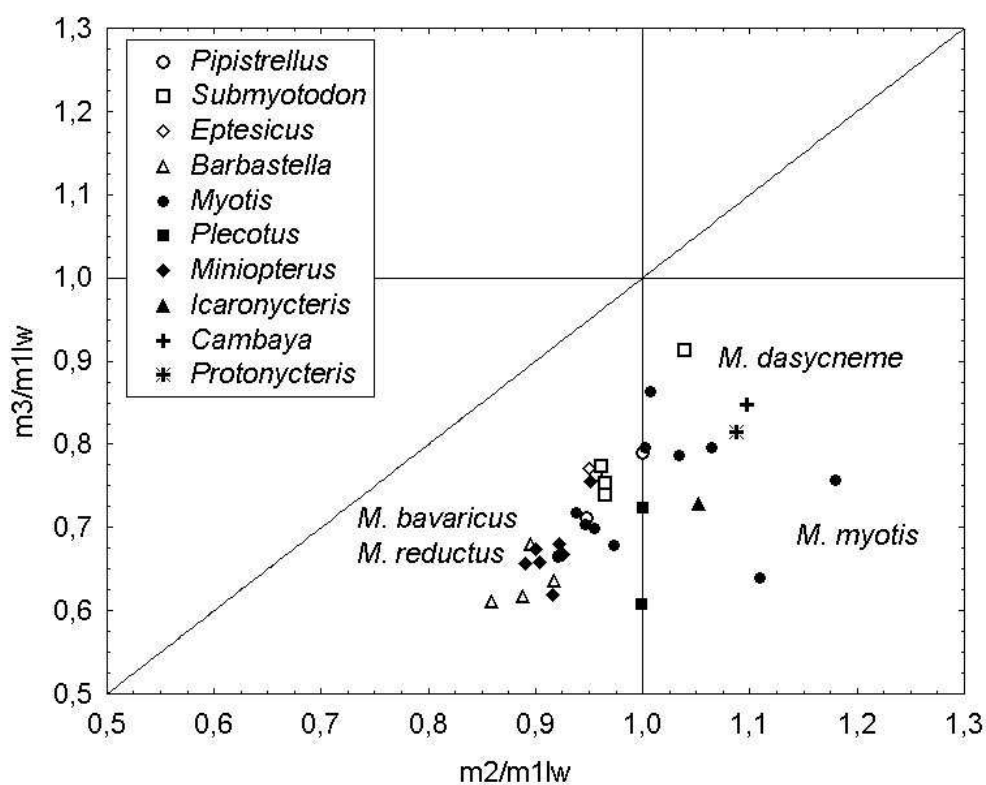
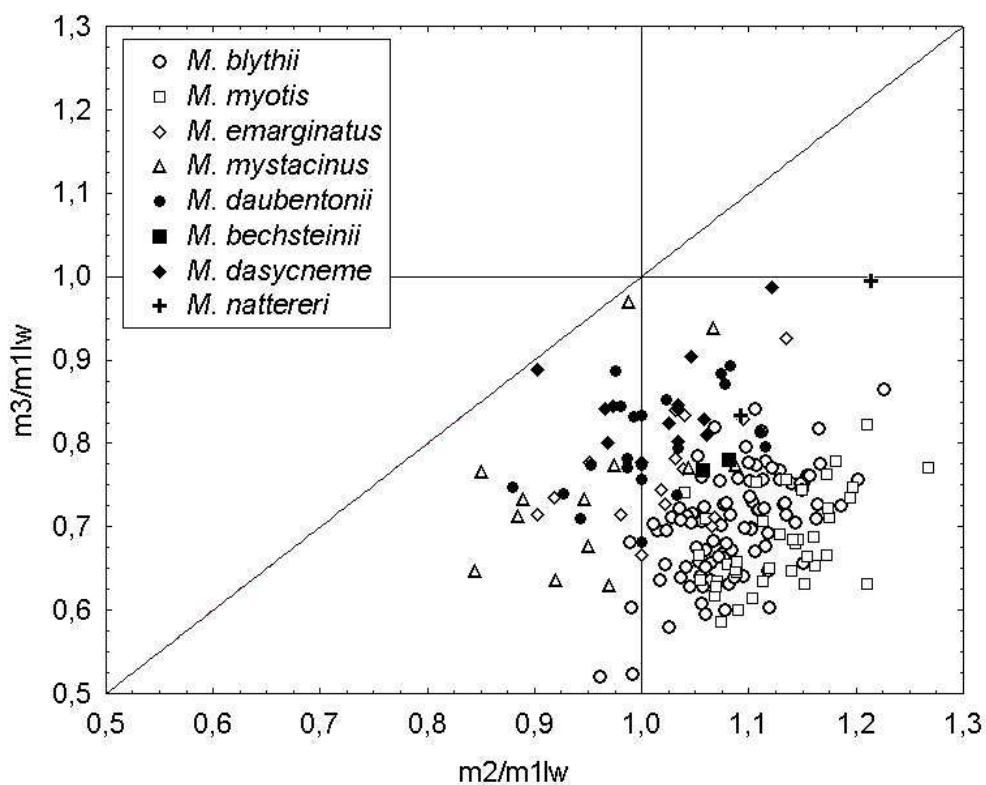
В ряду моляров заметны отклонения от последовательного изменения размеров зубов. На верхней челюсти второй моляр достоверно больше первого у всех видов, на нижней – только у *M. blythii* и *M. myotis* (рис. 3). Среди этих зубов лучше всего выражена тенденция к увеличению относительной площади вторых моляров с увеличением общих размеров ночниц (угол наклона линии регрессии  $m/2$  – максимальный, рис. 4). По модели линейной регрессии доминирование второго нижнего моляра начинается при длине нижней челюсти около 10,77 мм (рис. 4).



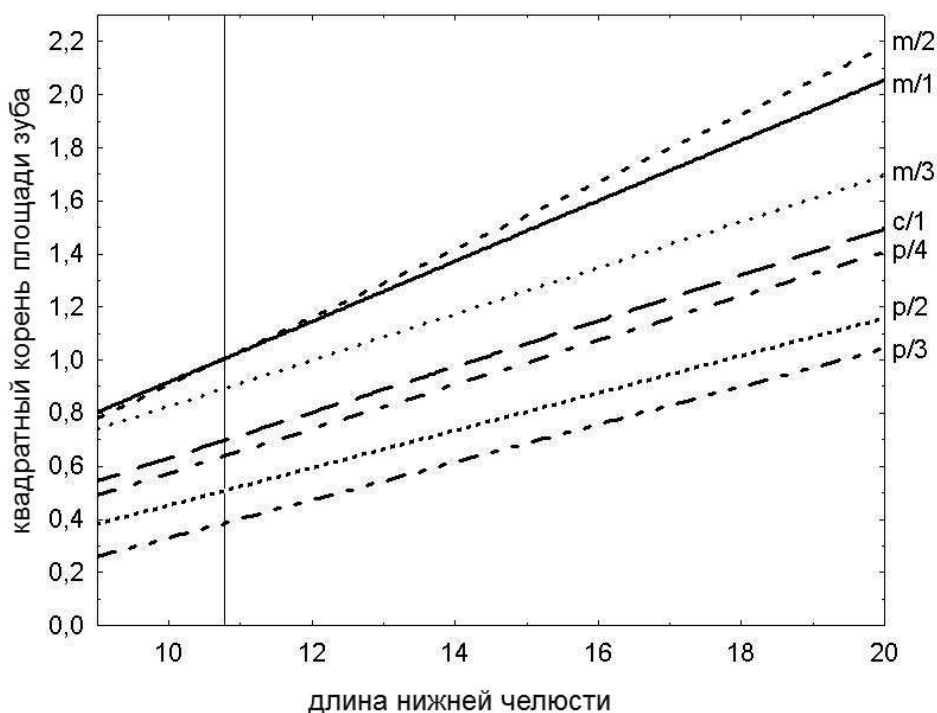
**Рис. 2.** Связь между коэффициентом флуктуирующей асимметрии  $K_{FA}$  (без влияния погрешности измерения) и коэффициентом вариации CV

По модели К. Каванага и др. можно рассчитать размер каждого зуба в определенном классе зубов (Kavanagh et al., 2007). Для предсказания размеров клыков и премоляров было учтено действие двух морфогенетических градиентов в этом классе зубов (согласно гипотезе М. МакКоллума и П. Шарпе (McCollum, Sharpe, 2001) и результатам анализа главных компонент). Теоретически внутренние зубы (малые премоляры) должны иметь одинаковые размеры. На самом деле у рукокрылых происходит редукция премоляров и их утрата.

При исследовании ночниц и других родов гладконосых летучих мышей обнаружено, что изменение пропорций нижних малых премоляров происходит последовательно вплоть до полного исчезновения нижнего р/3 при доле р/2 от суммы площадей с/1 и р/4 (р2/ср4lw) около 16% (рис. 5). Обе пары зубов – малые премоляры и клык и большой премоляр – увеличиваются параллельно с увеличением длины нижней челюсти (рис. 4). Сравнение относительных размеров малых премоляров у современных и ископаемых ночниц позволяет утверждать, что степень редукции третьего премоляра мало зависит от размеров животных и лучше объясняется дестабилизацией и дезинтеграцией морфогенеза рудиментарных структур в процессе эволюции группы под действием случайных факторов (Dzeverin, 2007).



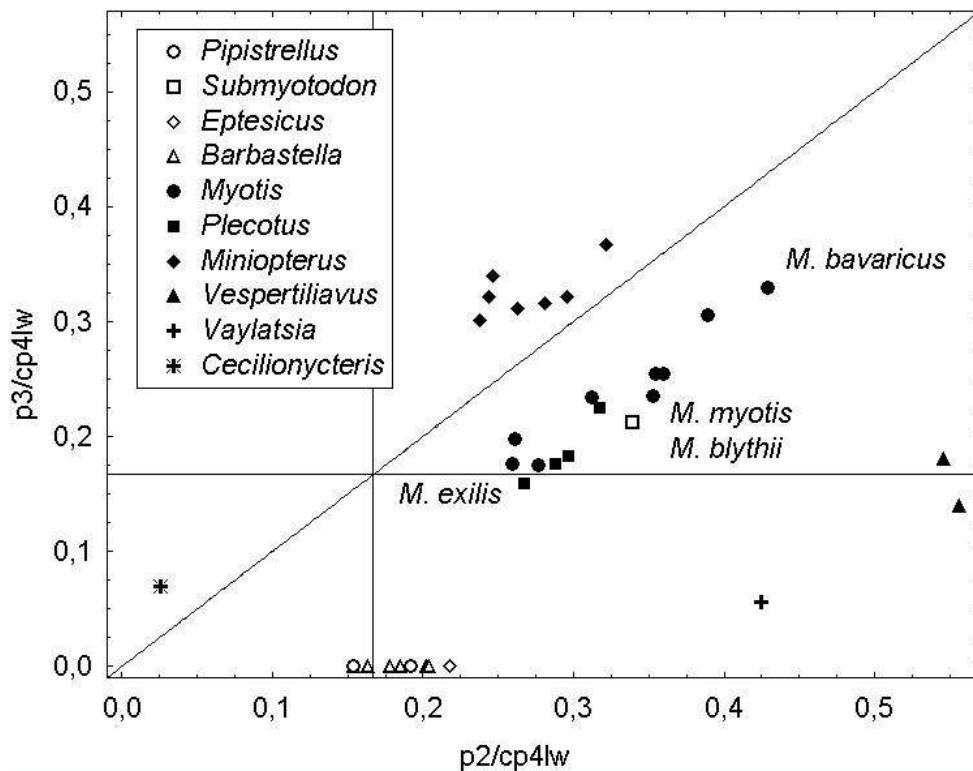
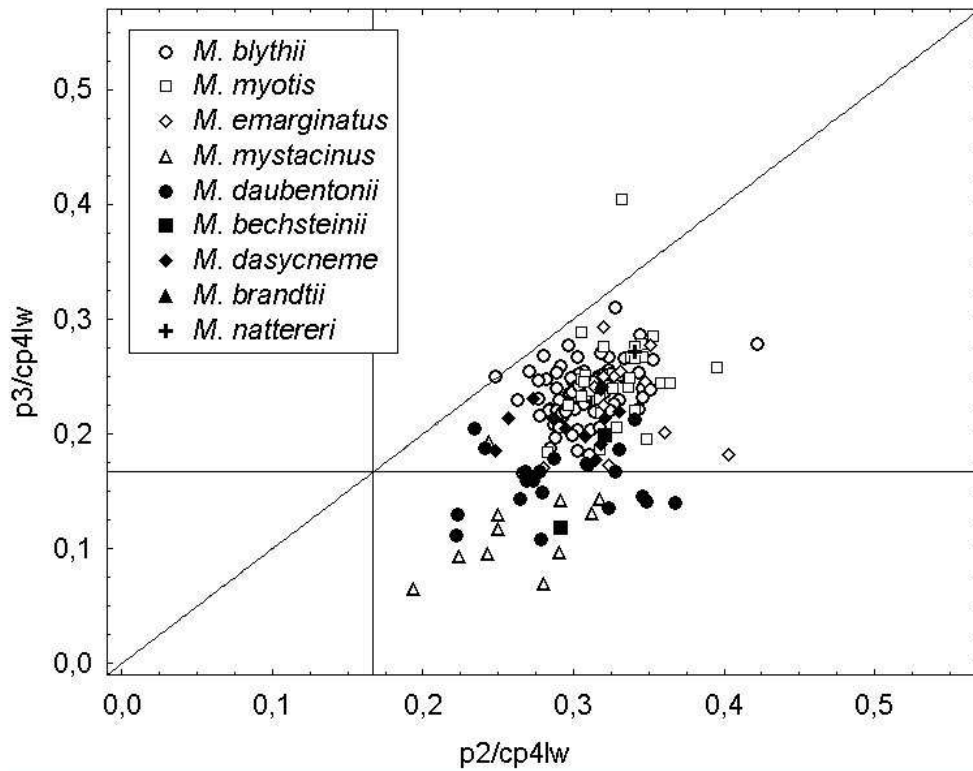
**Рис. 3.** Относительные размеры нижних моляров:  $m2/m1lw$  и  $m3/m1lw$  - отношение площади второго и третьего нижних моляров к площади первого моляра



**Рис. 4.** Зависимость размеров нижних зубов от размера тела животных (общей длины нижней челюсти): вертикальная линия проведена для длины челюсти 10,77 мм

**Глава 8. Функциональные особенности черепа и зубов.** У исследованных видов ночниц с увеличением твердости покровов добычи связаны увеличение общих размеров тела, зубов и относительной высоты венечного отростка. С увеличением размеров добычи связано увеличение площади клыков, что позволяет увеличить относительную высоту верхних клыков для усиления их проникающей способности. Эти данные подтверждают исследования П. Фриман, проведенные на других родах рукокрылых (Freeman, 1979, 1981, 1998, 2000). Тем не менее, обнаруженные тенденции к сужению черепа и некоторому удлинению зубных рядов по мере роста твердости рациона у ночниц не соответствуют гипотезе П. Фриман. Возможно, у ночниц увеличение силы жевательных мышц происходит за счет удлинения мышечных волокон, тогда как у других летучих мышей с относительно укороченным черепом мышечная сила сохраняется и улучшается при увеличении физиологического поперечника мышцы и связанного с этим увеличением относительной ширины черепа. В зубном аппарате по мере роста твердости рациона относительная площадь второго моляра увеличивается, а третьего, наоборот, уменьшается. Связь между редукцией малых премоляров и твердостью рациона ночниц не выявлена.

Сравнение двух близких филогенетически видов, *M. myotis* и *M. blythii*, показало, что по размерам и форме черепа и нижней челюсти *M. myotis* приспособлена к измельчению насекомых с более твердыми покровами. Кроме увеличения общих размеров тела, что приводит к увеличению мышечной силы, *M. myotis* имеет также лучшую механическую эффективность жевательного аппарата (отношение промеров (8)/(6) и (15)/(6) достоверно большие у этого вида,  $p < 0,001$ ).



**Рис. 5.** Относительные площади нижних малых премоляров:  $p2/cp4lw$  и  $p3/cp4lw$  - отношение площади второго и третьего нижних премоляров к сумме площадей клыка и четвертого премоляра

**Глава 9. Эволюция признаков черепа и зубов *M. myotis* и *M. blythii*.** Эволюция зубного аппарата и связанных с ним промеров черепа проанализирована у близких видов – *M. myotis* и *M. blythii*. Нулевой гипотезой при исследовании темпов дивергенции по методу М. Линча (Lynch, 1990) является предположение о том, что отличия между видами сформировались исключительно за счет случайных факторов – мутаций и генетического дрейфа. В этом случае для скелетных структур млекопитающих можно ожидать, что прирост межгрупповой дисперсии относительно внутригрупповой за одно поколение будет находиться в пределах  $10^{-2}$  –  $10^{-4}$ .

В результате исследования было выявлено, что темпы дивергенции *M. myotis* и *M. blythii* по всем признакам ниже теоретически ожидаемых для случайных процессов, поэтому, скорее всего, дивергенция видов была замедлена действием стабилизирующего отбора, что характерно для многих млекопитающих. Замедление темпов дивергенции возможно также за счет межвидовой гибридизации в зоне симпатрии *M. myotis* и *M. blythii*. О возможности такой гибридизации свидетельствуют результаты исследований П. Бертье и др. (Berthier et al., 2006) и В. Богдановича и др. (Bogdanowicz et al., 2009).

### ВЫВОДЫ

В диссертационной работе проанализирована изменчивость зубного аппарата на примере представителей рода ночниц (*Myotis*) фауны Украины. Показано, что морфометрические особенности зубного аппарата и черепа связаны с особенностями рациона исследованных видов. Все они питаются насекомыми; трофическая специализация проявляется в стратегиях охоты и способности поедать добычу с покровами разной степени твердости.

1. Отличия в размерах и пропорциях черепа и зубов ночниц, в общем, согласованы со специализацией животных к разной твердости покровов добычи. В частности, у ночниц, приспособленных к измельчению насекомых с твердыми покровами, большие общие размеры, относительно бóльшие размеры таких признаков, как высота венечных отростков, длина зубных рядов, площадь вторых моляров, высота клыков и меньшие относительные площади третьих моляров.
2. Соотношение размеров клыков и премоляров в зубном ряду ночниц в общих чертах может быть объяснено действием как минимум двух морфогенетических градиентов, тогда как соотношение размеров резцов и моляров можно объяснить действием одного градиента. Отдельные отклонения реальных соотношений площадей моляров от данной схемы связаны с увеличением размеров вторых моляров и могут быть объяснены увеличением размеров тела в эволюции некоторых групп ночниц.
3. Рудиментарные зубы (верхние третьи премоляры) характеризуются повышенным уровнем асимметрии и изменчивости. Связь между размером малых премоляров и твердостью рациона ночниц отсутствует.
4. Индивидуальные аномалии зубов обнаружены у 9-ти особей 4-х видов (3,8% от общего количества исследованных особей). Наиболее распространенной аномалией является полная утрата верхних третьих премоляров.



5. Рассчитанные темпы дивергенции одонтометрических признаков близких видов ночниц (*M. myotis* и *M. blythii*) оказались меньше ожидаемых в случае дивергенции, вызванной действием сугубо случайных причин. Это можно объяснить тем, что дивергенция этих видов была замедлена действием стабилизирующего отбора.
6. Морфологически сходные виды ночниц могут быть надежно идентифицированы как по промерам отдельных зубов, так и по совокупности промеров нескольких зубов. *M. myotis* и *M. blythii* хорошо различаются по промерам функционально значимых зубов (клыков, больших премоляров и моляров). *M. daubentonii* и *M. mystacinus* лучше различаются по промерам малых премоляров.
7. По анализу общей одонтометрической изменчивости крымская популяция *M. blythii* занимает промежуточное положение между двумя подвидами – *M. b. omari* и *M. b. oxugnathus*, хотя все *M. blythii* с территории Украины принадлежат, согласно традиционной классификации, к подвиду *M. b. oxugnathus*.
8. Разработанные дискриминантные функции позволили идентифицировать *M. blythii* в Черновицкой области и выявить в пещере Буковинка смешанную колонию *M. myotis* и *M. blythii*.

#### СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1. Гхазали М. А. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічниць великої, *Myotis myotis*, та нічниць гостровухой, *Myotis blythii* / М. А. Гхазали // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 38, № 2. – С. 39-44.
2. 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. (личный вклад – 75%, измерения, статобработка, обсуждение, текст)
3. 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. (личный вклад – 50%, измерения, статобработка, обсуждение)
4. Ghazali M. Extra upper premolars in *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) / M. Ghazali // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, № 5. – Р. 473-475.
5. Годлевская Е. В. Современное состояние троглофильных видов рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Крыма / Е. В. Годлевская, М. А. Гхазали, Т. Постава // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43, № 3. – С. 253-265. (личный вклад – 25%, участие в сборе материала, обсуждение)
6. Ghazali M. A. Identification of *Myotis blythii* and *Myotis myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe based on the measurements of lower teeth / M. A. Ghazali // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43, № 5. – С. 403-408.
7. 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. – 2004. – Р. 35. (личный вклад – 50%)

8. Dzeverin I. Regressive trends in evolution of some dental characters in Vespertilioninae (Microchiroptera) / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // Abstracts of 10th European Bat Research Symposium Ireland, Galway, 21-26 August, 2005. (личный вклад – 25%)
9. Godlevska L. Current status of bats in the Crimea (Southern Ukraine) / Lena Godlevska, Maria Ghazali, Tomasz Postawa, Zoltán Nagy, Yaroslav Petrushenko // Abstracts of 10th European Bat Research Symposium Ireland, Galway, 21-26 August, 2005. (личный вклад – 25%)
10. Гхазали М. А. Дивергенция остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae) по мандибулярным признакам / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // Териофауна России и сопредельных стран. Материалы международного совещания. – 2007. – С. 113. (личный вклад – 75%)
11. Дзеверин И. И. Механизмы эволюции рудиментов и атавизмов / И. И. Дзеверин, М. А. Гхазали // Материалы конференции Современные проблемы биологической эволюции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея, 17-20 сентября 2007, Москва. – С. 47-48. (личный вклад – 25%)
12. Годлевская Е. В. Новая находка вечерницы малой (Chiroptera) в Крыму / Е. В. Годлевская, М. А. Гхазали // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, № 2. – С. 166. (личный вклад – 40%)
13. Godlevska L. Current state of cave-dwelling bats of Podillya and Dniester River region (Ukraine) / Lena Godlevska, Volodymyr Tyshchenko, Mariya Ghazali // Abstracts of the XIth European Bat Research Symposium. – 2009. – P. 57. (личный вклад – 25%)
14. Гхазали М. А. Диференціація *Myotis blythii* та *M. myotis* за одонтометричними ознаками / М. А. Гхазали. // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів. – 2009 (м. Київ, Інститут зоології НАН України, 8–9.04 2009 р.). – Київ, 2009. – С. 15. (Зоологічний кур'єр, № 3.)
15. Гхазали М. А. Каскадные зависимости в зубном аппарате ночниц (*Myotis*, Vespertilionidae) / Гхазали М. А. // Современные взгляды на эволюцию органического мира. Программа и тезисы докладов международной научной конференции (18-20 ноября 2009 г., Киев, Украина). – К., 2009. – С. 19.
16. Годлевская Е. В. Новые находки рукокрылых (Chiroptera) на территории Донецкой области (Украина) : заметка / Е.В Годлевская, М. А. Гхазали // Вестник зоологии – 2009. – Т. 43, № 5. – С. 470. (личный вклад – 50%)
17. Гхазали М. Ехолокація кажанів / М. Гхазали // Хімія. Біологія. (Газета для вчителів біології). – 2004. – № 26. – С. 1-13.
18. Гхазали М. А. Вверх тормашками, или пещеры – для летучих мышей / Гхазали М. А., Петрушенко Я. В., Годлевская Е. В. // Свет. Журнал Украинской спелеологической Ассоциации. – 2005. – №1. – С. 42-45. (личный вклад – 50%)

## АНОТАЦІЯ

**Гхазалі М.А. Одонтометрична мінливість нічних, *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae), фауни України: еволюційні, функціональні, екологічні аспекти.** – Рукопис. – Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2010.

На вибірці з 239 екземплярів досліджена мінливість зубного апарата 9-ти видів нічних (*Myotis*) фауни України. Відмінності в розмірах і пропорціях зубів у цілому відображають спеціалізацію тварин до вживання в їжу комах з покриттями різного ступеня твердості. Зі збільшенням твердості покривів здобичі найкраще пов'язані збільшення загальних розмірів черепа й відносних розмірів короноїдного відростка й других молярів. Рудиментарні зуби характеризуються підвищеним рівнем мінливості; зв'язок між їхнім розміром і твердістю раціону не виявлено. Для гомологічних структур правої й лівої сторін черепа показаний досить тісний зв'язок флюктууючої асиметрії з рівнем їхньої мінливості. У 4-х видів виявлені вроджені аномалії в кількості й будові зубів, здебільшого вони стосуються рудиментарних верхніх третіх премолярів, але також описані два випадки рідкісних аномалій іклів. Розроблено методики ідентифікації видів нічних за промірами зубів і уточнені дані щодо поширення нічних на території України. Для двох близьких видів (*M. blythii* і *M. myotis*) отримані оцінки темпів дивергенції одонтометричних ознак у процесі їхньої еволюції; висловлене припущення, що дивергенція була вповільнена дією стабілізуючого добору.

**Ключові слова:** *Myotis*, зуби, дивергенція, трофічна спеціалізація, флюктууюча асиметрія, аномалії, ідентифікація видів, Україна.

## АННОТАЦИЯ

**Гхазали М.А. Одонтометрическая изменчивость ночниц, *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae), фауны Украины: эволюционные, функциональные, экологические аспекты.** – Рукопись. – Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев, 2010.

На выборке из 239 экземпляров изучена изменчивость зубного аппарата 9-ти видов ночниц (*Myotis*) фауны Украины. Отличия в размерах и пропорциях зубов в целом отражают специализацию животных к употреблению в пищу насекомых с покровами разной степени твердости. С увеличением твердости покровов добычи лучше всего связаны увеличение общих размеров черепа и относительных размеров венечного отростка и вторых моляров. Рудиментарные зубы характеризуются повышенным уровнем изменчивости; связь между их размером и твердостью рациона не выявлена. Для гомологических структур правой и левой сторон черепа показана достаточно тесная связь флюктуирующей асимметрии с уровнем их изменчивости. У 4-х видов обнаружены врожденные аномалии в количестве и строении зубов, большей частью они касаются рудиментарных верхних третьих премоляров, но также описаны два случая редких аномалий клыков. Разработаны методики идентификации видов ночниц по промерам зубов и уточнены данные относительно распространения ночниц на территории

Украины. Для двух близких видов (*M. blythii* и *M. myotis*) получены оценки темпов дивергенции одонтометрических признаков в процессе их эволюции; высказано предположение, что дивергенция была замедлена действием стабилизирующего отбора.

**Ключевые слова:** *Myotis*, зубы, дивергенция, трофическая специализация, флуктуирующая асимметрия, аномалии, идентификация видов, Украина.

## ABSTRACT

**Ghazali M.A. Odontometric variation in *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) from the Ukraine fauna: evolutionary, functional, ecological aspects.** – Manuscript. – Thesis submitted to Schmalhausen Institute of Zoology, Natl. Acad. Sci. Ukraine, for obtaining the degree of Candidate of Sciences (Biology) by speciality 03.00.08 – zoology. – Kiev, 2010.

Dental variation in 9 *Myotis* species from the Ukraine fauna was studied on a sample of 239 specimens: *M. myotis* (30 specimens), *M. blythii* (105 sp.), *M. nattereri* (3 sp.), *M. bechsteinii* (2sp.), *M. daubentonii* (30 sp.), *M. mystacinus* (13 sp.), *M. dasycneme* (13 sp.), *M. emarginatus* (16 sp.), *M. brandtii* (2 sp.) and 26 specimens of big *Myotis* were used as a test sample for discriminant analysis.

At most 173 variables were measured from one skull. From each side of the skull 9 cranial measurements and 63 teeth measurements were taken. The 19 additional variables were taken from the skulls of *M. myotis* and *M. blythii*.

Differences in sizes and shapes of teeth approximately correlate with specialization of *Myotis* species to prey items with exoskeleton of a different degree of hardness. The increase in general skull size and the relative sizes of processus coronoideus and the second molars were registered to be in intimately close connection with increase in prey hardness.

Relative sizes of *Myotis* molars roughly correspond to the expectations from Kavanagh et al. model of the developmental cascade system (Kavanagh et al., 2007). Also, this model was applied to find out interrelation of the other teeth sizes (incisors, canines and premolars). Relative sizes of the canines and premolars, in general, could be explained by action of at least two morphogenetic gradients, whereas relationships within incisors and molars types of teeth could be explained by input of one morphogenetic gradient. Some deviations of the actual relative areas of the molars from the theoretical expectation correlate with increase of the area of the second molar and can be explained by increase of the body size in the evolution of some groups of *Myotis*.

The vestigial teeth (upper third premolars) occur to be highly variable, their sizes do not correlate with prey hardness. For homologues of the right and left parts of a skull, close correlation between fluctuating asymmetry and a level of variability is shown.

Congenital malformations in teeth number and structure were found out in 4 species (*M. dasycneme*, *M. blythii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*), mostly they concern vestigial third premolars, however two cases of rare abnormalities in canines are described, too. Giving into account size and position of the additional upper premolars in one specimen of *M. blythii* it was supposed that they appear as a result of complete splitting of the third premolar primordium. The canine anomalies concern total absence of the right upper canine in one specimen of *M.*

*dasycneme* and additional cusps and roots of the left lower canine in one specimen of *M. blythii*.

Techniques for identification of morphologically similar species (*M. blythii* and *M. myotis*, *M. mystacinus* and *M. daubentonii*) using the measurements of single teeth and the sets of several teeth are developed. These techniques can be used for indentifying the species from highly damaged jaw fragments. Using these techniques, the data concerning the occurrence of *Myotis* species in the territory of Ukraine are specified: some cranial fragments that were found in the Bukovynka cave (Chernivtsi region) were identified as *M. blythii*, thus assuming that the cave is inhabited by mixed colony of *M. myotis* and *M. blythii*.

For two closely related species, *M. blythii* and *M. myotis*, the rates of divergence in odontometric characters were evaluated. These rates occur to be much lesser than random walk expectations, therefore it can be assumed that divergence was slowed down by stabilizing selection.

**Key words:** *Myotis*, teeth, divergence, trophic specialization, fluctuating asymmetry, abnormalities, species identification, Ukraine.