

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

Гхазалі Марія Ахмедівна

УДК 599.426: 591.431.4

ОДОНТОМЕТРИЧНА МІНЛИВІСТЬ НІЧНИЦЬ,
MYOTIS (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ФАУНИ УКРАЇНИ:
ЕВОЛЮЦІЙНІ, ФУНКЦІОНАЛЬНІ, ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ

03.00.08 – зоологія

Автореферат дисертації
на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук



Київ – 2010

Дисертацією є рукопис

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

Науковий керівник:

кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник
Дзеверін Ігор Ігорович,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
с. н. с. відділу еволюційно-генетичних основ систематики

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор
Ковтун Михайло Фотієвич,
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,
завідувач відділу еволюційної морфології хребетних

кандидат біологічних наук
Гольдін Павло Євгенович,
Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського,
старший викладач кафедри зоології

Захист відбудеться «_____» вересня 2010 р. о ____ 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

Автореферат розісланий «_____» серпня 2010 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради



О. І. Лісіцина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Еволюція фізіологічних, морфологічних та поведінкових особливостей кажанів, як і інших тварин, тісно пов'язана з певними умовами середовища. Найбільш помітні адаптивні зміни у кажанів – це зміни на рівні поведінки, особливо стосовно вибору здобичі та сховища. Паралельно змінюється будова жувального апарату та структура ехолокаційних сигналів (Freeman, 1979; 1981; 1998; 2000; Pedersen, 1993, 1998; Swartz et al., 2003). При цьому ті частини органів, які стають непотрібними і втрачають своє функціональне навантаження, поступово зникають. Зубний апарат є одним з найважливіших органів у тварини. Будова зубів, напрямки їх розвитку – все це є віддзеркаленням пристосувань тварини до своєї екологічної, зокрема трофічної ніші.

Виявлення морфологічних особливостей зубного апарату важливе для передбачення розподілу харчових ресурсів між видами, що в свою чергу дає можливість визначити рівень конкуренції між ними. Знання про ці особливості також важливі для відтворення еволюційної історії видів, оскільки зуби найкраще зберігаються у викопному стані. Відомості щодо раціону вимерлих видів необхідні для палеоекологічних реконструкцій. Але безпосередні визначення палеораціону є часто недоступними або обмеженими. Очевидно, що будова нижньої щелепи та зубів, а також жувальних м'язів є індикаторами певного типу харчування. Оскільки форму та масу щелепних м'язів-аддукторів викопних тварин неможливо визначити (хіба що дуже приблизно), необхідними є біомеханічні дослідження. Крім того, зуби добре зберігаються в пелетках хижих птахів, тому необхідними є також розробка способів ідентифікації фрагментів черепів. Це особливо важливо у зв'язку з необхідністю поповнення колекцій та обмеженою можливістю вилучати тварин з природи.

Представники роду нічниць мають як примітивні, так і просунуті риси в будові черепа та зубного апарату, які, можливо, пов'язані з трофічними адаптаціями тварин (Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985, 1987; Simmons, Geisler, 1998). Більшість нічниць живляться комахами. Здебільшого види спеціалізовані на полюванні певних груп комах, які відрізняються за розмірами та твердістю хітинового покриву. Таким чином, нічниця можуть бути модельним об'єктом для дослідження трансформації зубної системи в процесі адаптації до різних раціонів, зокрема редуційних процесів, які важливі для покращення ефективності жувального апарату. Крім того, дослідження морфофункціональних особливостей в будові зубного апарату та черепа для європейських нічниць досі не були проведені.

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).

Мета і завдання дослідження. Метою даної роботи є виявити ті еволюційні, екологічні та морфогенетичні чинники, котрі формують індивідуальну мінливість та міжвидові відмінності нічних за одонтометричними ознаками.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- 1) кількісно охарактеризувати індивідуальну та групову мінливість нічних фауни України за одонтометричними ознаками;
- 2) оцінити можливість ідентифікації видів за розмірами зубів та розробити відповідні критерії;
- 3) охарактеризувати особливості формотворчих процесів, які викликають відмінності в розмірах та формі зубів у різних видів;
- 4) дослідити особливості функціонування зубного апарату і визначити, як саме пов'язані трофічні пристосування з морфометричними характеристиками черепа та зубів нічних;
- 5) оцінити темпи дивергенції ознак черепа та зубів у близьких видів нічних.

Об'єкт дослідження – мінливість зубного апарату кажанів.

Предмет дослідження – нічні (*Myotis*) фауни України.

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

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше проведено морфофункціональну характеристику зубного апарату нічних фауни України. Представлено морфометричний опис зубного апарату нічних. Вперше у нічних виявлено рідкісні індивідуальні аномалії зубів (додаткові горбики та корені на нижньому лівому іклі у *M. blythii*; вроджена відсутність верхнього правого ікла у *M. dasycneme*). Вперше розроблено формули для визначення видів нічних за промірами окремих зубів. Уточнено дані стосовно поширення нічних на території України. Вперше одержано оцінки темпів дивергенції *M. blythii* та *M. myotis* за одонтометричними ознаками.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані результати можуть бути використані для подальших досліджень з виявлення зв'язків між формою, розмірами та функцією жувального апарату тварин. Розроблені ідентифікаційні формули можуть бути використані для створення ключів з визначення кісткових фрагментів рукокрилих в пелетках хижих птахів або в палеонтологічних матеріалах. Отримані дані можна використовувати в університетських курсах зоології, теорії еволюції, екології, математичних методів у біології як приклад використання статистичних підходів у виявленні закономірностей мінливості, еволюції та способу життя тварин.

Особистий внесок здобувача. Особисто здобувачем розроблено схему промірів та здійснено морфометричну обробку черепа та зубів нічних. Особисто або при активній участі здобувача зібрано 29 особин семи видів нічних та вперше опрацьовано 25 особин нічних. Повністю самостійно проведено статистичну обробку даних.

Апробація результатів дисертації. Основні положення роботи були представлені на дев'яти наукових конференціях: Урочисте зібрання з нагоди 10-річчя Українського теріологічного товариства (Київ, 24 квітня 2002 р.), Дні науки Національного університету «Киево-Могилянська Академія» (Київ, 26-30 січня 2004 р.), Міжнародний симпозиум з вивчення рукокрилих (Польща, Миколайки, 23-27 серпня 2004 р.), 10-й Європейський симпозиум з вивчення рукокрилих (Ірландія, Галвей, 21-26 серпня 2005 р.), Міжнародна нарада «Теріофауна Росії та суміжних країн» (Росія, Москва, 31 січня – 2 лютого 2007 р.), Конференція «Сучасні проблеми біологічної еволюції до 100-річчя Державного Дарвінівського музею» (Росія, Москва, 17-20 вересня 2007 р.), 11-й Європейський симпозиум з вивчення рукокрилих (Румунія, Клуж-Напока, 18-22 серпня 2008 р.), Конференція молодих дослідників-зоологів (Київ, 8-9 квітня 2009 р.), Міжнародна наукова конференція «Сучасні погляди на еволюцію органічного світу» (Київ, 18-20 листопада 2009 р.); на науковому семінарі кафедри екології Національного університету «Киево-Могилянська Академія» (22 березня 2007 р.); на засіданнях відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (27 січня, 5 травня та 17 травня 2010 р.).

Публікації. Результати дисертаційного дослідження викладено в 18-ти публікаціях. Серед них 6 наукових статей, надрукованих у спеціалізованих виданнях, що рекомендовані як фахові в переліку ВАК України, та іноземних виданнях; 8 тез доповідей, 2 замітки та 2 популярні статті.

Структура й об'єм роботи. Робота складається з вступу, 9 розділів, висновків, списку літератури та 5 додатків. Перший та другий розділи є оглядом літератури. Робота викладена на 189 сторінках, з яких 148 сторінок основного тексту. Рисунок займають 20 сторінок, таблиці – 30 сторінок, додатки – 14 сторінок. Список літератури складається з 252 джерел, серед них 68 російською та українською, 165 англійською, 11 французькою, 6 німецькою та 2 іспанською мовами.

Подяки. Безмежно вдячна науковому керівнику І.І. Дзевєрину, моїй сім'ї та друзям за підтримку та стимулювання моєї роботи над дисертацією. Висловлюю щире подяку директорам та співробітникам зоологічних музеїв, які дозволили працювати з колекціями рукокрилих: Ж.В. Розорі, Є.М. Писанцю, О.Л. Россолімо, І.Я. Павлінову, С.І. Золотухиній, Л.С. Шевченко, С.В. Крускопу, Л. Садовничій, О. Дроботун, В. Радченку. Також дякую моїм колегам О.В. Годлевській, Н.С. Атамась та В.В. Негоді за допомогу в збиранні матеріалу. Також, я вдячна моїм колегам-співробітникам за підтримку та зауваження до доповіді – С.В. Межжеріну, О.І. Жалай, Н.С. Заводніковій, І.І. Козиненко, С.В. Кокодню, О.І. Лашковій, С.Ю. Морозову-Леонову, Л.І. Павленко, О.В. Ростовській, М.Ю. Русіну, В.М. Титарю, Л.В. Федоренку та В.Б. Шувалікову. Консультували та допомагали в пошуку літератури – Т. Постава, М. Річучі, П. Бенда, В. Росіна, Є.І. Кожуріна, І.В. Загороднюк, О. Шпак, А. Влащенко, К. Цицуліна, Ю. Баханек та багато інших.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Розділ 1. Характеристика роду *Myotis*. Представники роду нічниць досить добре досліджені (Огнев, 1928; Кузякин, 1950; Абеленцев та ін., 1956; Стрелков, 1963; Horáček et al., 2000; Рахматуліна, 2005). В розділі проведено аналіз проблем виникнення та філогенетичних зв'язків родини гладконосих (*Vespertilionidae*) за літературними даними (Sigé, 1974; Simmons, Geisler, 1998; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004; Teeling et al. 2005; та ін.). Серед близько 50 родів гладконосих кажанів, рід нічниць (*Myotis*) є найбільш численним. Майже сто видів нічниць об'єднано в одну підродину *Myotinae* за морфологічними, кариологічними та молекулярними даними. Час їх появи датовано приблизно олігоценом за палеонтологічними даними та початком або серединою міоцену за молекулярними оцінками (Sigé, Menu, 1992; Sigé, 1995; Horáček, 2001; Gunnell, Simmons, 2005; Teeling et al., 2005). За цей час рід мало змінився морфологічно. Будову черепа та зубної системи нічниць докладно описано (Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985, 1987; Godawa Stormark, 1998; Росина, 2002). Для нічниць характерна повна предкова зубна формула (38 зубів), основними тенденціями в еволюції їх зубного апарату є редукція малих премолярів та третіх молярів (Slaughter, 1970). Загалом, для рукокрилих найбільш вагомими є пристосування до польоту, що супроводжується перетворенням кінцівок, зменшенням маси скелета, яке відбувається, зокрема, за рахунок укорочення нижньої щелепи і рострума, витоншення кісток черепа та пов'язаної з цим ранньої облітерації черепних швів, зменшення розмірів піднебіння, олігомеризації зубів (Ковтун, Лихотоп, 1997; Simmons, Geisler, 1998), та вдосконалення ехолокації, що виражається у перетворенні ростральної частини черепа та слухового апарату (Novacek, 1991; Pedersen, 1998).

За будовою черепа, зубів, кінцівок, крилової перетинки нічниць поділяють на декілька підродів (Tate, 1941; Findley, 1972; Menu, 1988), ці класифікації добре узгоджуються між собою (Дзеверин, 1998) та цілком можуть бути відображенням конвергентної чи паралельної еволюції нічниць (Дзеверин, 1994, 1998; Павлинов и др., 1995), що було доведено молекулярними методами (Ruedi, Mayer, 2001; Fenton, Bogdanowicz, 2002). В Україні рід *Myotis* представлений дев'ятьма видами, для кожного проаналізовані філогенетичні зв'язки (Стрелков, 1972, 1983; Arlettaz, Ruedi et al., 1997; Benda, Tsytsulina, 2000; Mayer, Helvesen, 2001; Kawai et al., 2003; Stadelmann et al., 2007; Bogdanowicz et al., 2009) та трофічні особливості (Абеленцев та ін., 1956; Курсков, 1981; Bauerova, 1978, 1986; Bauerova, Cervený, 1986; Taake, 1992; Wolz, 1993; Крочко, 1993; Beck 1995; Arlettaz, 1996; Zahn et al., 2006). Всі види нічниць фауни України живляться комахами. Вираженої спеціалізації на певних видах комах у них немає, проте наявна спеціалізація за розмірами та твердістю покривів здобичі.

Розділ 2. Функціональні характеристики черепа та зубного апарату. В розділі наведено дані з будови та функціонування жувального апарату нічниць (Kallen, Gans, 1972; Herrel et al., 2008), розглянуто біомеханічні особливості нижньої щелепи. В спеціальних дослідженнях співвідношення між будовою черепа та

трофічних спеціалізацій рукокрилих (Freeman, 1979; 1981; 1995; 2000; Dumont, 1999; Dumont et al., 2005) відзначено, що тварини з масивними щелепами, високими черепними гребенями, високими короноїдними відростками та з невеликою кількістю добре розвинених зубів краще здатні подрібнювати комах з твердими покривами. Особливості живлення також віддзеркалені в будові та розмірах зубів (Slaughter, 1970; Evans, Sanson, 1998; Evans, 2003). Тип раціону ссавців можна передбачити і за співвідношеннями розмірів послідовно розташованих зубів, що показано при дослідженні каскадної регуляції в одонтогенезі молярів гризунів (Kavanagh et al., 2007) та при морфометричному аналізі зубів інших ссавців (Polly, 2007). В роботі К. Каванаг та ін. висловлено припущення, що розміри кожного зуба залежать від активуючого впливу мезенхіми та інгібуючого впливу попереднього зуба (Kavanagh et al., 2007). Загалом, будова таких серіально-гомологічних органів як зуби визначається своїм положенням в морфогенетичному градієнті (Van Valen, 1970).

Розділ 3. Матеріали та методи. В роботі використані колекції зоологічних музеїв Національного науково-природничого музею НАН України, Національного університету ім. Тараса Шевченка та Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова (177 особин 9-х видів). Крім того, остеологічний матеріал був люб'язно наданий моїми колегами (33 особини трьох видів) та зібраний власноруч (29 особин 7-х видів). Збір проведено без вилучення тварин з популяції – були підібрані лише мертві кажани та їх кісткові рештки. Загалом, досліджено 239 особин 9-х видів (табл. 1). У зв'язку з невизначеністю таксономічного статусу деяких нічниць, матеріал поділено на операційні таксономічні одиниці (ОТО). Вибірка з невідомою видовою належністю, позначена як ?*M. myotis* (тобто *M. blythii* або *M. myotis*), виділена як окрема ОТО.

Таблиця 1.

Кількісна характеристика матеріалу: М – самці, F – самиці, U – стать невідома

| № | Вид | Регіон | М | F | U | Усього |
|----|-----------------------|-----------------------------|-----------|------------|-----------|------------|
| 1 | <i>M. myotis</i> | Україна, Чехія | 15 | 15 | 0 | 30 |
| 2 | <i>M. blythii</i> | Україна (Крим) | 9 | 43 | 16 | 68 |
| 3 | <i>M. blythii</i> | Україна (Закарпаття) | 22 | 1 | 0 | 23 |
| 4 | <i>M. blythii</i> | Кавказ | 3 | 8 | 2 | 13 |
| 5 | <i>M. nattereri</i> | Україна, Азербайджан, Росія | 0 | 0 | 3 | 3 |
| 6 | <i>M. bechsteinii</i> | Україна | 2 | 0 | 0 | 2 |
| 7 | <i>M. daubentonii</i> | Україна, Росія | 5 | 13 | 12 | 30 |
| 8 | <i>M. mystacinus</i> | Україна | 3 | 7 | 3 | 13 |
| 9 | <i>M. dasycneme</i> | Україна, Росія | 2 | 4 | 7 | 13 |
| 10 | <i>M. emarginatus</i> | Україна | 2 | 10 | 0 | 12 |
| 11 | <i>M. emarginatus</i> | Середня Азія | 0 | 4 | 0 | 4 |
| 12 | <i>M. brandtii</i> | Україна | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 13 | ? <i>M. myotis</i> | Україна | 2 | 0 | 24 | 26 |
| | <i>Усього</i> | | 66 | 105 | 60 | 239 |

Морфометричні залежності, які були виявлені у нічниць, порівняно з літературними даними інших видів рукокрилих. Найкраще ці дані представлені в палеонтологічній літературі (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). Загалом, зібрано відомості про 40 ОТО, що представляють 14 родів з 7-ми родин (Archaeonycterididae, Nassianycterididae, Palaeochiropterygidae, Hipossideridae, Emballonuridae, Vespertilionidae та Miniopteridae) рукокрилих.

В роботі використано 173 проміри. З кожного боку тіла знято 9 черепних та 63 зубних основних промірів та 19 додаткових черепних, з них штангенциркулем – 25, інші – під бінокляром МБС-10 з мікрометром (збільшення 2х, окуляр 8х). На черепі проміряні: конділобазальна довжина (1), довжина верхнього (2) та нижнього (7) зубних рядів, мастоїдна ширина (3), довжина проміжку, який займають верхні (4) та нижні (9) малі премоляри, довжина діастеми між верхніми іклом та другим різцем (5), загальна довжина нижньої щелепи (6), висота короноїдного відростка (8). Додаткові проміри знято з черепів *M. blythii* та *M. myotis* для дослідження функціональних відмінностей та еволюції розмірів та форми черепа та нижньої щелепи: найбільша довжина черепа (10), вилична ширина (11), найменша ширина міжорбітальної ділянки (12), довжина виличної дуги (13), висота в потиличній області (14), післязубна довжина гілки нижньої щелепи (15), відстані між зчленівним та кутовим відростком (16), між короноїдним та зчленівним відростком (17), між короноїдним та кутовим відростком (18), відстані між іклом та зчленівним (19), короноїдним (20) та кутовим (21) відростками, ширина між зчленівними (22), кутовими (23) та короноїдними (24) відростками, ширина нижньої щелепи на рівні великих премолярів (25) та третіх молярів (26), висота (27) та ширина (28) тіла нижньої щелепи на рівні першого моляра. На кожній щелепі поміряно довжину (*le*), ширину (*br*) та висоту коронки всіх зубів; на нижніх молярах поміряно ширину тригоніда (*Trgd*) і талоніда (*Tald*), висота тригоніда поміряна за протоконідом і талоніда – за гіпоконідом. Для діагностики було проглянуто 12 дискретних характеристик зубів. У зв'язку з різним ступенем збереження остеологічного матеріалу кількість виконаних промірів на кожному черепі різна. Номенклатура зубів подана за схемою, що наведена у А. Меню та Ж. Б. Поплара (Menu, Popelard, 1987). Схема промірів зубів відповідає тій, що описана в роботах Б. Сіже та Р. Циглера (Sigé, 1968; Ziegler, 2000). Для оцінки відмінностей в формі та закономірностях розвитку черепа та зубів розраховано 56 індексів як відношення або добуток лінійних промірів. Розраховані краніометричні індекси, зубні індекси, площі всіх зубів (як добуток ($le \cdot br$), для нижніх молярів – як добуток ($le \cdot (Trgd + Tald)/2$)), сума площ зубів кожного типу зубів на нижній та верхній щелепі та відносні площі зубів.

Відносний вік тварин приблизно оцінено за ступенем стертості верхніх іклів шляхом побудови інтервального ряду з класовим інтервалом 10% від максимальної висоти ікла. Для гостровоухої нічниці відзначено, що в перші п'ять років висота зубів

зменшується на третину чи вдвічі (Рахматуліна, 2005). Якщо припустити, що стирання відбувається з однаковою швидкістю, то за один рік висота зубів зменшується на 6-10%, тоді в першій та другий вікові класи *M. blythii* та *M. myotis* потрапляють особини віком до 3 років.

Статистичний аналіз проведено за стандартними методами (Кендалл, Стьюарт, 1976; Лакин, 1980; Афіфи, Эйзен, 1982; Little, Rubin, 1987; Клекка, 1989; Hammer, Harper, 2006). Для гомологічних структур правої та лівої сторін черепа оцінено флуктуючу асиметрію. Поправка на похибку вимірювання при оцінці флуктуючої асиметрії визначена за спеціальними методиками (Palmer, Strobeck, 1986; Hallgrímsson, 1998). Темпи дивергенції ознак виміряні за методом М. Лінча (Lynch, 1990; Dzeverin, 2008).

Розділ 4. Загальна характеристика вибірки. У розділі розглянуто загальні аспекти мінливості зубного апарату нічниць. Перш за все подана характеристика вікової структури вибірки за ступенем відмінностей висот верхніх іклів у різних видів нічниць. Ріст черепа більшості рукокрилих припиняється до другого року життя, але у *M. myotis* череп продовжує формуватися протягом трьох років (Benda, 1994), що підтверджено в моєму дослідженні – особини *M. myotis* віком до 3-х років (1-2 вікові класи) мають вірогідно менші проміри (1), (3) та (5). Отже, з віком форма та розміри черепа змінюються, тоді як коронки зубів формуються всередині альвеол: вони прорізаються вже повністю сформованими (Butler, 1956; Карлсон, 1983). Таким чином, вікова структура вибірки має значення лише для дослідження краніометричної мінливості видів, аналіз одонтометричної мінливості можна проводити на всіх без винятку особинах.

Відмінності в промірах зубів та черепа між самцями та самками *M. daubentonii*, *M. blythii*, *M. myotis* незначні, що цілком очікувано для гладконосих кажанів (Williams, Findley, 1979; Дзеверин, 1995 а, б). Отже, в подальшому можна аналізувати вибірки кожного виду без поділу за статтю.

Зубні ознаки формують декілька кореляційних плеяд (Берг, 1964) – в просторі головних компонент окремо розташовуються проміри різців, проміри молярів, а проміри іклів та премолярів займають проміжне положення між першими двома групами. В цілому це віддзеркалює особливості морфогенезу зубів, які описані в роботі М. МакКоллум та П. Шарпа (McCollum, Sharpe, 2001): на моляри діють одні морфогени, на різці – інші, а розвиток іклів та премолярів залежить від обох цих факторів, саме тому в просторі головних компонент проміри іклів й премолярів розташувалися посередині між промірами різців та молярів.

Розділ 5. Ідентифікація близьких видів нічниць. Розділ присвячений методам розрізнення видів за розмірами зубів. Найбільше ці методи корисні при ідентифікації сильно пошкоджених черепів. *M. myotis* та *M. blythii* не відрізняються за виглядом та розташуванням дискретних ознак коронки, тому розрізнення можливе лише за розмірами зубів. Географічна мінливість *M. blythii* перевірена для трьох регіональних груп (рис. 1). Під час дискримінантного аналізу регіональних груп всі кримські тварини були віднесені до тестової вибірки. В результаті, їх

ідентифікацію проведено за формулами, які створені для розрізнення тварин з Закарпаття та Кавказу. Таким чином, визначено ступінь схожості тварин різних регіональних груп. Цей аналіз показав, що за одонтометричними ознаками кримські *M. blythii* займають проміжне положення між двома підвидами – крупнішими *M. blythii omari* (Кавказ та Передня Азія) та меншими *M. blythii oxugnathus* (Європа).

Дискримінантний аналіз для ідентифікації видів проведено між *M. myotis* та кримськими і закарпатськими *M. blythii*. Ці види добре відрізняються за промірами функціонально навантажених зубів – іклів, великих премолярів та молярів. Інша пара близьких видів – *M. daubentonii* та *M. mystacinus* – добре відрізняються за будовою верхніх першого різця, великого премоляра та молярів, в нижньому зубному ряді вони відрізняються за будовою різців та ікла (Godawa Stormark, 1998; Росина, 2002). За розмірами зубів ця пара найкраще класифікована за рудиментарними малими премолярами. Отже, класифікація обох груп видів досить успішна, але за різними типами зубів.

В результаті класифікації кісткових решток за промірами зубів доведено наявність *M. blythii* в печері Буковинка, Чернівецька область, де тварини формують змішану колонію з *M. myotis*.

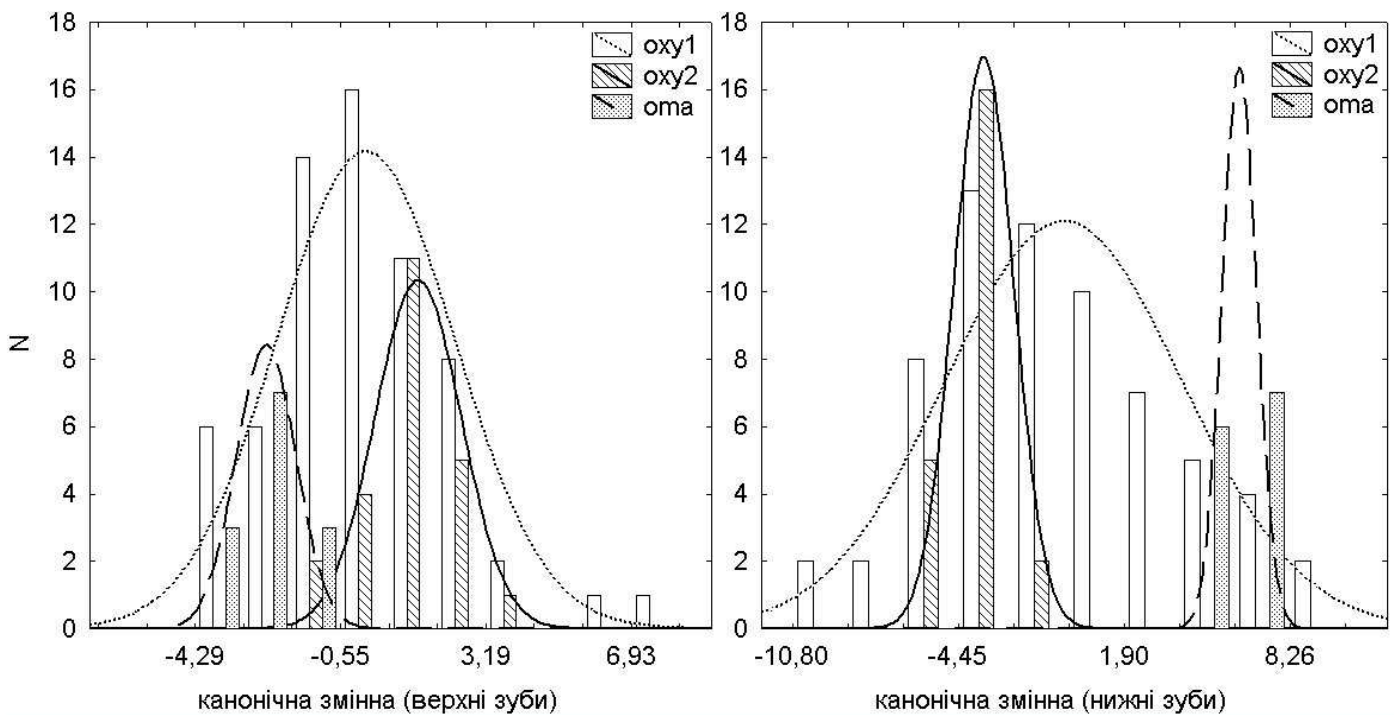


Рис. 1. Гістограми значень канонічних змінних, одержаних при дискримінантному аналізі регіональних груп *M. blythii* за промірами верхніх та нижніх зубів (апроксимація нормальним розподілом): *oxu1* – кримські, *oxu2* – закарпатські та *oma* – кавказькі *M. blythii*

Розділ 6. Аномалії в будові зубів та нижніх щелеп нічниць. У розділі описано помічені відхилення від нормальної будови зубів та нижньої щелепи. Розглянуто випадки олігодонтії, полідонтії, аномалій будови коронки зуба, травматичних пошкоджень нижньої щелепи та зубів. Загалом, частота вияву аномалій розвитку зубів знаходиться в межах частоти вияву аномалій інших рукокрилих та ссавців (3,8%) (Ramirez-Pulido, Müdespacher, 1987; Wołoszyn, 1992; Verstraete et al., 1996; Kawada et al., 2006 та ін.). Ці аномалії виявлено у 4-х видів: *M. dasycneme*, *M. blythii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*. Будова черепа та нижньої щелепи в усіх цих випадках була нормальною.

Зважаючи на форму, розміри та розташування додаткових верхніх малих премолярів у однієї особини *M. blythii*, найбільш вірогідно, що ця аномалія не є атавістичним виявом першого премоляра, а скоріше є результатом цілковитого роздвоєння зачатку третього премоляра. Рідкісні для ссавців аномалії функціонально навантажених зубів виявлені в іклах двох особин – відсутність правого ікла на верхній щелепі *M. dasycneme* та додаткові горбики та корені лівого нижнього ікла *M. blythii*.

Розділ 7. Кореляційні залежності в зубному апараті нічниць. Розділ присвячений виявленню різноманітних залежностей між розмірами зубів. Перш за все проаналізовано відмінності в значеннях гомологічних ознак на лівій та правій сторонах тіла. Виявлено, що підвищення мінливості у рудиментів добре узгоджується з підвищенням ступеня флюктуючої асиметрії (рис. 2). Проте коефіцієнт варіації не завжди пов'язаний зі збільшенням асиметрії: проміри ширини та довжини третього премоляра асиметричні, але їх мінливість знаходиться в межах мінливості інших зубів. Це може бути пов'язано з просторовими обмеженнями під час морфогенезу зуба.

Також проаналізовано співвідношення розмірів послідовно розташованих зубів (різців, іклів, премолярів та молярів). Закономірності, які виявлені для сучасних нічниць, порівняні з тими, що їх спостерігають у викопних рукокрилих.

Загалом, досліджені нічници мають різні співвідношення площ зубів. У всіх нічниць верхні другі різці завжди більші від перших, нижні різці збільшуються послідовно від першого до третього. Найменші відмінності в розмірах різців – у *M. mystacinus*, найбільші – у *M. myotis*. Абсолютні розміри нижніх різців змінюються найповільніше серед усіх нижніх зубів зі збільшенням розмірів нічниць.

В ряду молярів помітні відхилення від послідовної зміни розмірів зубів. На верхній щелепі другий моляр вірогідно більший від першого у всіх видів, на нижній – лише у *M. blythii* та *M. myotis* (рис. 3). Серед цих зубів найкраще виражена тенденція до збільшення відносної площі других молярів зі збільшенням загальних розмірів нічниць (кут нахилу лінії регресії $m/2$ – максимальний, рис. 4). За моделлю лінійної регресії домінування другого нижнього моляру починається при довжині нижньої щелепи близько 10,77 мм (рис. 4).

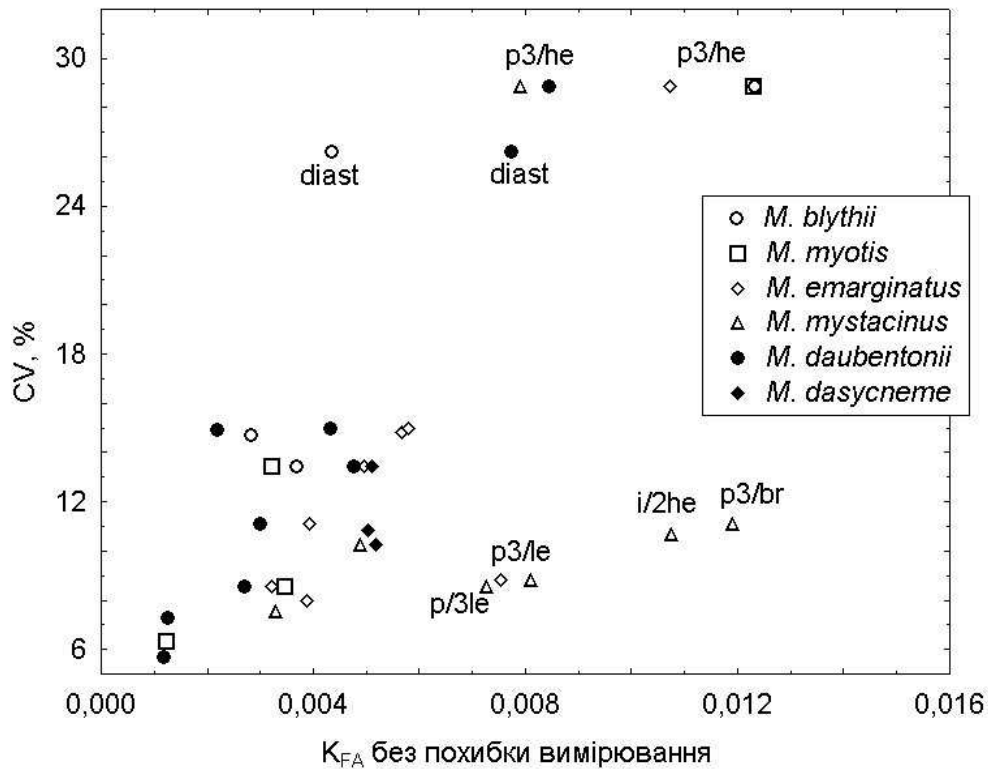


Рис. 2. Зв'язок між коефіцієнтом флуктуючої асиметрії K_{FA} (без впливу похибки вимірювання) та коефіцієнтом варіації CV

За моделлю К. Каванаг та ін. можна розрахувати розмір кожного зуба в певному класі зубів (Kavanagh et al., 2007). Для передбачення розмірів іклів та премолярів було враховано дію двох морфогенетичних градієнтів в цьому класі зубів (відповідно до гіпотези М. МакКоллум та П. Шарпа (McCollum, Sharpe, 2001) та результатів аналізу головних компонент). Теоретично внутрішні зуби (малі премоляри) повинні мати однакові розміри. Насправді у рукокрилих відбувається редукція премолярів та їх втрата.

При дослідженні нічниць та інших родів гладконосих кажанів виявлено, що зміна пропорцій нижніх малих премолярів відбувається послідовно аж до повного зникнення нижнього р/3 при частці р/2 від суми площ с/1 та р/4 ($p2/cp4lw$) близько 16% (рис. 5). Обидві пари зубів – малі премоляри та ікло й великий премоляр – збільшуються паралельно зі збільшенням довжини нижньої щелепи (рис. 4). Порівняння відносних розмірів малих премолярів у сучасних та викопних нічниць дозволяє стверджувати, що ступінь редукції третього премоляра мало залежить від розмірів тварин та краще пояснюється дестабілізацією та дезінтеграцією морфогенезу рудиментарних структур в процесі еволюції групи під дією випадкових факторів (Dzeverin, 2007).

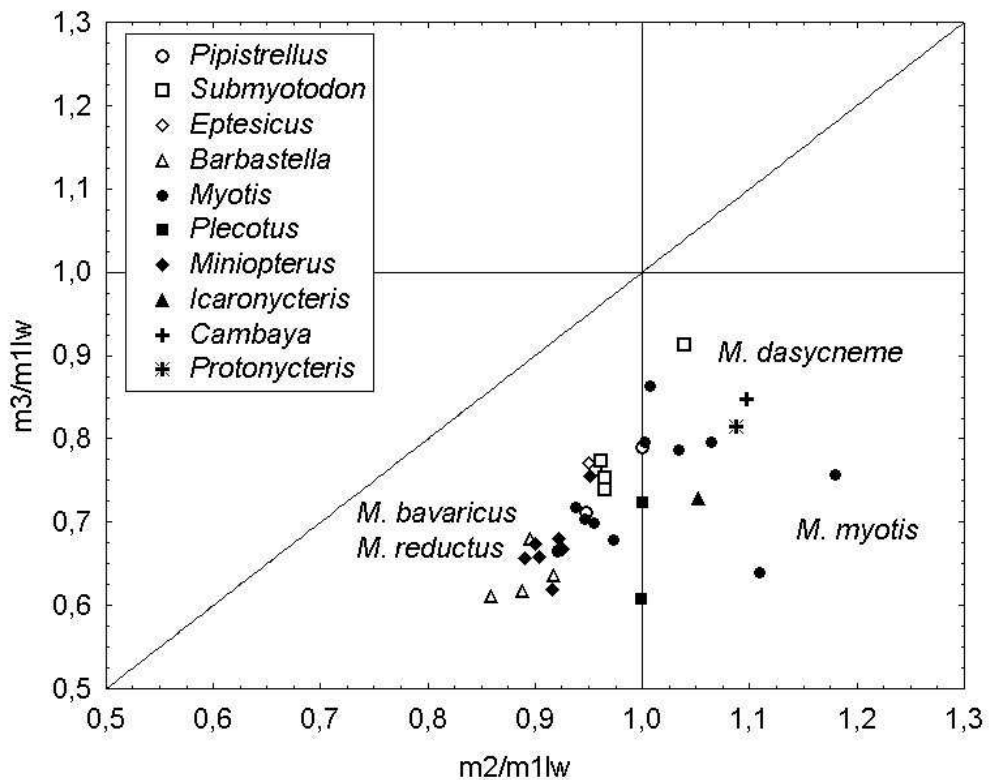
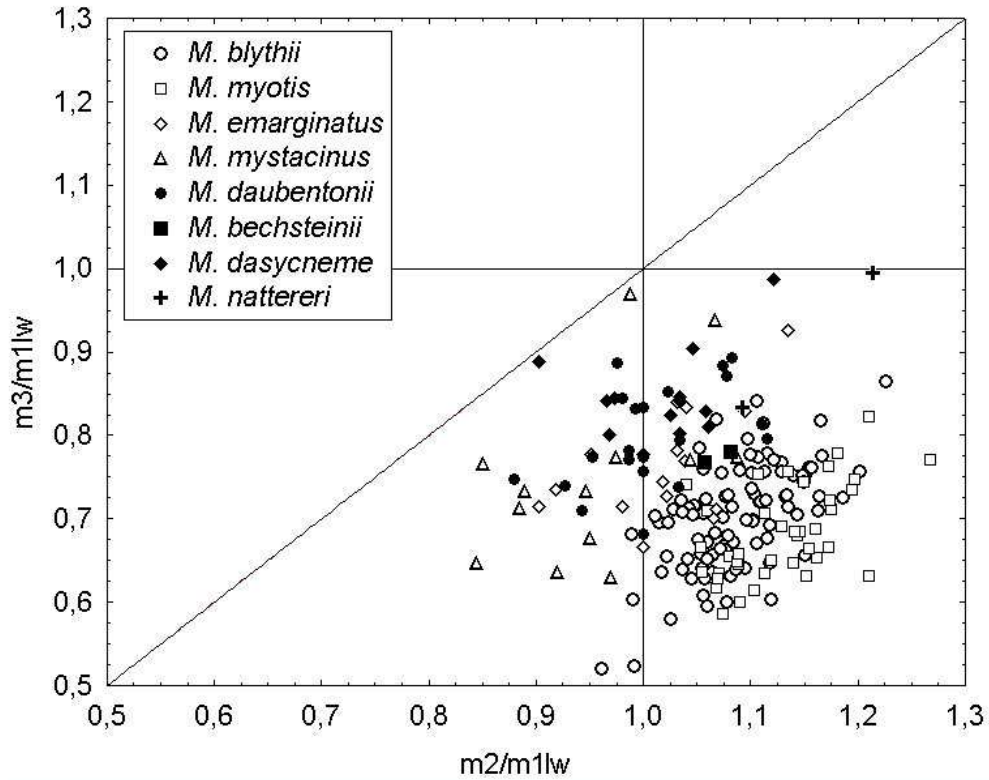


Рис. 3. Відносні розміри нижніх молярів: $m2/m1lw$ та $m3/m1lw$ – відношення площі другого та третього нижніх молярів до площі першого моляра

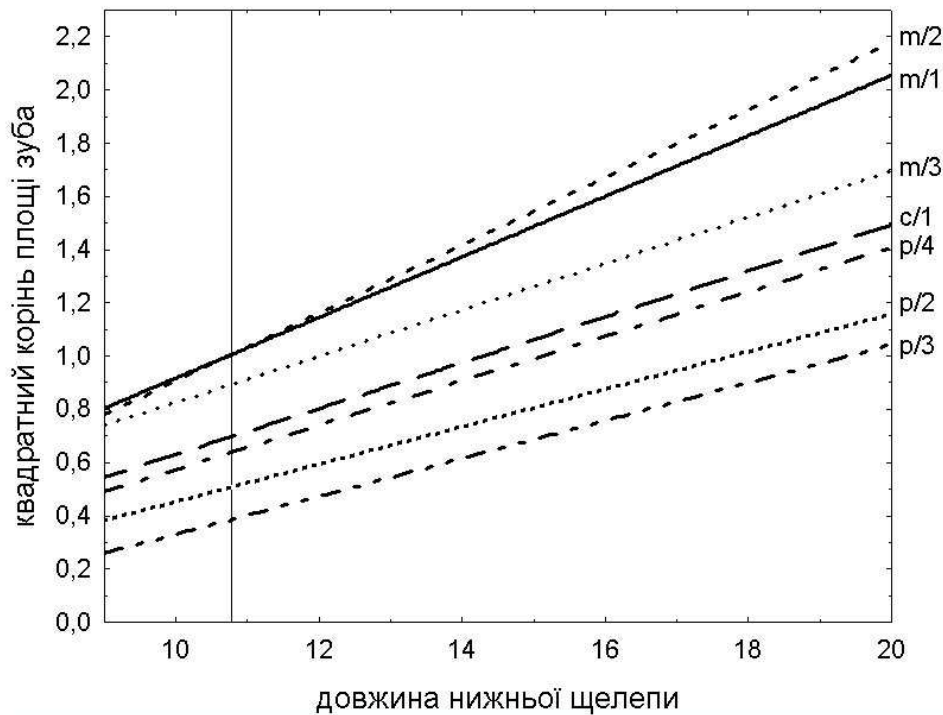


Рис. 4. Залежність розмірів нижніх зубів від розміру тіла тварин (загальної довжини нижньої щелепи): вертикальна лінія проведена для довжини щелепи 10,77 мм

Розділ 8. Функціональні особливості черепа та зубів. У досліджених видів нічних зі збільшенням твердості покривів здобичі пов'язані збільшення загальних розмірів тіла, зубів та відносної висоти короноїдного відростку. Зі збільшенням розмірів здобичі пов'язане збільшення площі іклів, що дозволяє збільшити відносну висоту верхніх іклів для посилення їх проникної здатності. Ці дані підтверджують дослідження П. Фріман, проведені на інших родах рукокрилих (Freeman, 1979, 1981, 1998, 2000). Проте виявлені тенденції до звуження черепа та невеликому видовженню зубних рядів зі зростанням твердості раціону у нічних не відповідають гіпотезі П. Фріман. Можливо, у нічних зростання сили жувальних м'язів відбувається за рахунок подовження м'язових волокон, тоді як у інших кажанів із відносно вкороченим черепом м'язова сила зберігається та покращується при збільшенні фізіологічного поперечника м'яза та пов'язаного з цим збільшенням відносної ширини черепа. В зубному апараті в міру зростання твердості раціону відносна площа другого моляру збільшується, а третього, навпаки, зменшується. Зв'язку між редукцією малих премоларів та твердістю раціону нічних не виявлено.

Порівняння двох близьких філогенетично видів, *M. myotis* та *M. blythii*, показало, що за розмірами та формою черепа та нижньої щелепи *M. myotis* пристосована до подрібнення комах з твердішими покривами. Крім збільшення загальних розмірів тіла, що призводить до збільшення м'язової сили, *M. myotis* має також кращу механічну ефективність жувального апарату (відношення промірів (8)/(6) та (15)/(6) вірогідно більші у цього виду, $p < 0,001$).

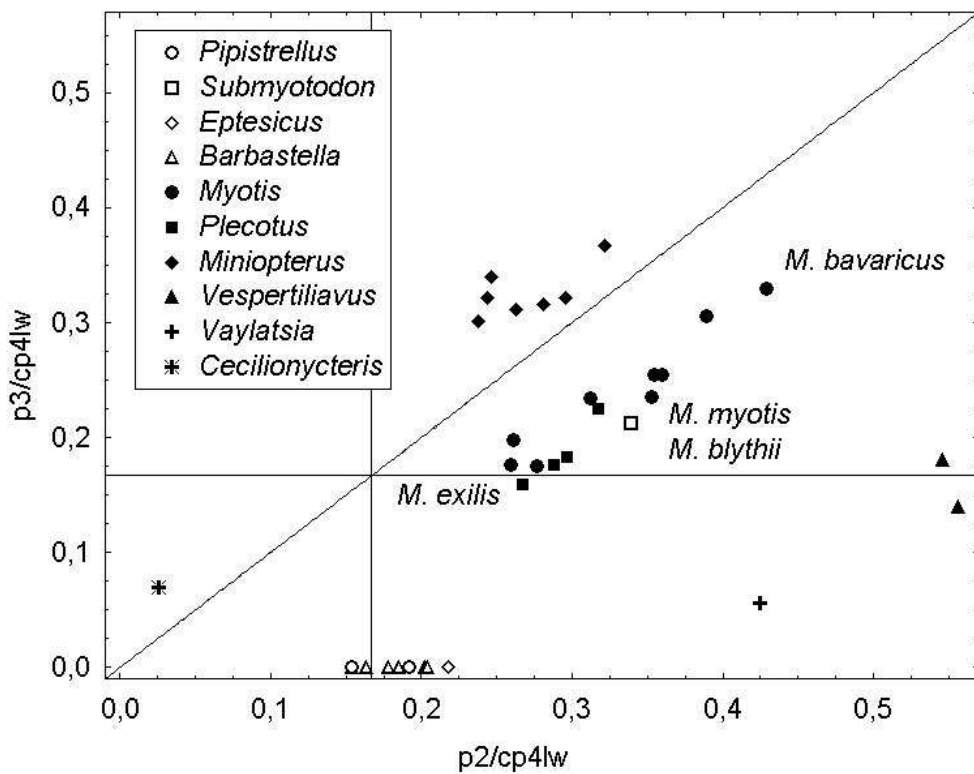
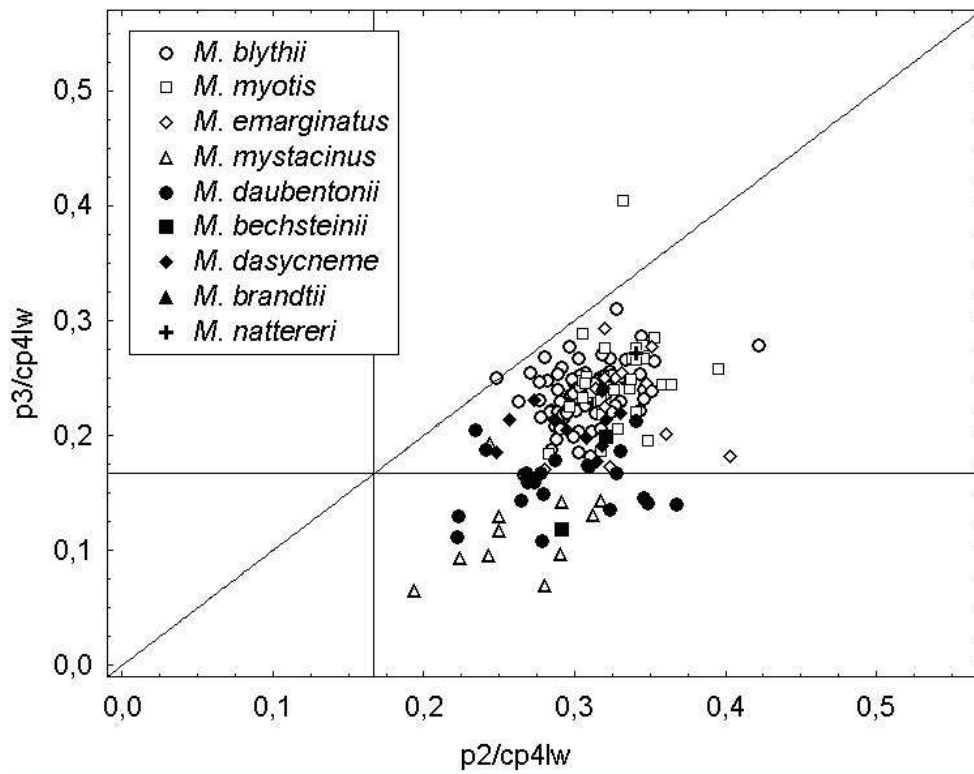


Рис. 5. Відносні площі нижніх малих премолярів: $p2/cp4lw$ та $p3/cp4lw$ – відношення площі другого та третього нижніх премолярів до суми площ ікла та четвертого премоляра

Розділ 9. Еволюція ознак черепа та зубів *M. myotis* та *M. blythii*. Еволюція зубного апарату та пов'язаних з ним промірів черепа проаналізована у близьких видів – *M. myotis* та *M. blythii*. Нульовою гіпотезою при дослідженні темпів дивергенції за методом М. Лінча (Lynch, 1990) є припущення про те, що відмінності між видами сформувалися виключно за рахунок випадкових факторів – мутацій та генетичного дрейфу. В цьому випадку для скелетних структур ссавців очікується, що приріст міжгрупової дисперсії відносно внутрішньогрупової за одне покоління буде знаходитися в межах 10^{-2} – 10^{-4} .

В результаті дослідження було виявлено, що темпи дивергенції *M. myotis* та *M. blythii* за всіма ознаками нижчі від теоретично очікуваних для випадкових процесів, тому скоріше за все дивергенція видів уповільнена дією стабілізуючого добору, що характерно для багатьох ссавців. Уповільнення темпів дивергенції можливе також за рахунок міжвидової гібридизації в зоні симпатрії *M. myotis* та *M. blythii*. Про можливість такої гібридизації свідчать результати досліджень П. Берт'є та ін. (Berthier et al., 2006) та В. Богдановича та ін. (Bogdanowicz et al., 2009).

ВИСНОВКИ

В дисертаційній роботі проаналізовано мінливість зубного апарату на прикладі представників роду нічниць (*Myotis*) фауни України. Показано, що морфометричні особливості зубного апарату та черепа пов'язані з особливостями раціону досліджених видів. Усі вони живляться комахами; трофічна спеціалізація виявляється у стратегіях полювання та здатності вживати здобич з покриттями різного ступеню твердості.

1. Відмінності в розмірах та пропорціях черепа та зубів нічниць загалом узгоджені зі спеціалізацією тварин до різної твердості покриттів здобичі. Зокрема, нічниця, які пристосовані до подрібнення комах з твердими покриттями, мають великі загальні розміри, відносно більші розміри таких ознак, як висота короноїдних відростків, довжина зубних рядів, площа других молярів, висота іклів та менші відносні площі третіх молярів.
2. Співвідношення розмірів іклів та премолярів в зубному ряді нічниць загалом може бути пояснене дією мінімум двох морфогенетичних градієнтів, тоді як співвідношення розмірів різців та молярів можна пояснити дією одного градієнту. Окремі відхилення реальних співвідношень площ молярів від даної схеми пов'язані зі збільшенням розмірів других молярів та можуть бути пояснені збільшенням розмірів тіла в еволюції деяких груп нічниць.
3. Рудиментарні зуби (верхні треті премоляри) характеризуються підвищеним рівнем асиметрії та мінливості. Зв'язок між розміром малих премолярів та твердістю раціону нічниць відсутній.
4. Індивідуальні аномалії зубів виявлено в 9-ти особин 4-х видів (3,8% від загальної кількості досліджених особин). Найпоширенішою серед аномалій є цілковита втрата верхніх третіх премолярів.

5. Розраховані темпи дивергенції одонтометричних ознак близьких видів нічних (*M. myotis* та *M. blythii*) виявилися меншими від очікуваних у разі дивергенції, спричиненої дією суто випадкових причин. Це можна пояснити тим, що дивергенція цих видів була уповільнена дією стабілізуючого добору.
6. Морфологічно схожі види нічних можуть бути надійно ідентифіковані як за промірами окремих зубів, так і за сукупністю промірів декількох зубів. *M. myotis* та *M. blythii* добре розрізняються за промірами функціонально навантажених зубів (іклів, великих премолярів та молярів). *M. daubentonii* та *M. mystacinus* краще розрізняються за розмірами малих премолярів.
7. За аналізом загальної одонтометричної мінливості кримська популяція *M. blythii* посідає проміжне положення між двома підвидами – *M. b. omari* та *M. b. oxugnathus*, хоча всі *M. blythii* з території України належать, відповідно до традиційної класифікації, до підвиду *M. b. oxugnathus*.
8. Розроблені дискримінантні функції дозволили ідентифікувати *M. blythii* в Чернівецькій області та виявити в печері Буковинка змішану колонію *M. myotis* та *M. blythii*.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ

1. Гхазали М. А. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічної великої, *Myotis myotis*, та нічної гостровухої, *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. Дзеве́рин // Plecotus et al. – 2004. – № 7. – С. 7-17. (особистий внесок – 75%, вимірювання, статобробка, обговорення, 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. Дзеве́рин // Plecotus et al. – 2007. – № 10. – Р. 3-13. (особистий внесок – 50%, вимірювання, статобробка, обговорення)
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. (особистий внесок – 25%, участь у зборі матеріалу, обговорення)
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. (особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 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. (*особистий внесок – 50%*)

АНОТАЦІЯ

Гхазалі М.А. Одонтометрична мінливість нічниць, *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 нічниць (*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 покриттів 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 флуктуючої 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 нічниць за промірами зубів і уточнені дані щодо поширення нічниць 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, флуктуюча 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 флуктуирующей 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.