

УДК 599.426:575.82

ОЦІНКА ШВИДКОСТІ ДИВЕРГЕНТНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ ВЕРХНІХ ЗУБІВ У БЛИЗЬКИХ ВИДІВ НІЧНИЦЬ *MYOTIS BLYTHII* ТА *M. MYOTIS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

М. А. Гхазалі, І. І. Дзеверін

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна
E-mail: ghazali.maria@gmail.com; dzeverin@izan.kiev.ua

Отримано 26 серпня 2009

Прийнято 8 червня 2010

Оценка скорости дивергентной эволюции верхних зубов у близких видов ночниц *Myotis blythii* и *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). Гхазали М. А., Дзеверин И. И. — Большая и остроухая ночницы (*Myotis blythii* Tomes, 1857 и *M. myotis* Borkhausen, 1797) — близкородственные виды, которые разошлись около миллиона лет назад. За этот период практически не изменились размеры рудиментарных структур зубного ряда (третьего премоляра и третьего моляра), а также доля площадей жевательных поверхностей первого и второго моляров от суммарной площади всех исследованных зубов. Эволюция других структур происходила с разной скоростью. При помощи метода Линча было обнаружено, что реальные темпы эволюции исследованных структур меньше ожидаемых для признаков, которые формировались под влиянием только случайных факторов (мутаций и генетического дрейфа). Таким образом, основным фактором в эволюции двух видов был стабилизирующий отбор.

Ключевые слова: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis myotis myotis*, зубы, площади зубов, дивергенция, стабилизирующий отбор.

Estimation of Divergence Rates for Upper Teeth in Closely Related Species *Myotis blythii* and *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). Ghazali M. A., Dzeverin I. I. — Greater and lesser mouse-eared bats (*Myotis blythii* Tomes, 1857, *M. myotis* Borkhausen, 1797) are closely related species that diverged about one million years ago. Size of the vestigial structures of the toothrow (the third premolar and the third molar) and the proportion of the first and second molar areas from the total area of the studied teeth have not practically changed during that time. Other structures evolved with different rates. Using the Lynch's method we prove that real rates of evolution are lesser than expected for the traits which were formed under the influence of solely random factors (mutations and random drift). Apparently, the stabilizing selection, was the principal factor of the evolution of the two species was stabilizing selection.

Key words: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis myotis myotis*, teeth, teeth area, divergence, stabilizing selection.

Вступ

Серед європейських нічниць велика нічниця, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), та гостровуха нічниця, *Myotis blythii* (Tomes, 1857), займають особливе положення. Представники цих видів належать до найкрупніших серед нічниць. Крім того, це близькоспорідненні види, еволюційні шляхи яких розійшлися близько мільйона років тому (Ruedi, Mayer, 2001; дещо іншу оцінку див.: Bogdanowicz et al., 2009). За стратегією полювання обидва види є збирачами крупних комах з різноманітних субстратів: у раціоні *M. blythii* переважають прямокрилі, у раціоні *M. myotis* — твердокрилі (Arlettaz, 1996). Відповідно відрізняються екотопи, в яких найчастіше відбувається полювання: *M. blythii* здебільшого полює на лучно-степових ділянках, пасовищах та на луках з щільною травою, *M. myotis* — на більш оголених біотопах, садах, лісах та свіжовикошених луках (Arlettaz, 1996). Варіаційні ряди морфометричних ознак обох видів значно перекриваються, але ідентифікація все ж можлива як за зовнішніми промірами, так і за промірами черепа й зубів (Arlettaz, 1997; Benda, 1996; Ghazali, 2009; Menu, Popelard, 1987). За

характеристиками черепа, які відображають жувальну функцію, гостровуха та велика нічниці також добре відрізняються (Гхазалі, 2004). Спостерігаються відмінності не лише в розмірах кісток, але й у формі черепа. У гостровухої нічниці череп відносно ширший та вищий, а рostrum більш вкорочений (Evin et al., 2008). Відповідно до тенденцій в розвитку зубного апарату рукокрилих (за: Slaughter, 1970), велика нічниці може розглядатися як більш спеціалізований вид, у неї більше виражені редукційні процеси в розмірах малих премолярів та третього моляра (Дзевєрін, 2001; Росина, 2002).

За усталеною класифікацією європейські популяції гостровухої та великої нічниці належать до підвидів *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885) і *Myotis myotis myotis* (Borkhausen, 1797) відповідно (Стрелков, 1972; Horáček et al., 2000).

Дивергенція споріднених видів може бути спричинена як спрямованими, так і випадковими процесами (Felsenstein, 1988). Один із шляхів визначення конкретних співвідношень цих складових у еволюції певних груп — порівняння реальних темпів еволюції з очікуваними теоретичними (Turelli et al., 1988; Lynch, 1990). Вимірювання темпів дивергенції проведено за методом Лінча (Lynch, 1990). Мірою швидкості дивергенції є середній приріст міжгрупової дисперсії відносно внутрішньогрупової за одне покоління:

$$D = V_B / (V_W \cdot t),$$

де V_B — міжгрупова дисперсія двох видів (або інших груп) спільного походження, V_W — внутрішньогрупова дисперсія, t — подвоєна кількість поколінь з моменту відокремлення двох видів від спільного предка. За нульову гіпотезу приймається твердження, що міжгрупові відмінності, які спостерігаються, є наслідком випадкових процесів, тобто мутацій та генетичного дрейфу. Тоді очікувані темпи дивергенції мають для скелетних ознак ссавців такі значення: $10^{-4} \leq D \leq 10^{-2}$. Ця оцінка ґрунтується на прямих вимірюваннях темпів зростання дисперсії скелетних структур ссавців за рахунок нових мутацій, що відбувається протягом одного покоління (Turelli et al., 1988; Lynch, 1988, 1990). Такі самі темпи дивергенції можуть бути спричинені дією добору, напрямок якого довільно змінюється, проте випадковий розкид даних був би у цьому випадку значно більшим, ніж за дії виключно генетичного дрейфу та мутацій (Polly, 2004). Якщо $D > 10^{-2}$, то можна припускати, що домінуючим фактором еволюції був рушійний добір. В іншому випадку, якщо $D < 10^{-4}$, можна припускати, що дивергенція була уповільнена дією стабілізуючого добору (Lynch, 1990).

Матеріал і методи

Досліджено вибірки східноєвропейських популяцій двох видів нічниці: усього 105 екз., зокрема 30 екз. *M. myotis* (із Закарпаття та Прикарпаття України) та 75 екз. *M. blythii* (із Закарпаття України)

Таблиця 1. Список промірів та індексів черепа та верхніх зубів

Table 1. List of the measurements and indices of the skull and upper teeth

№	Проміри та індекси	№	Проміри та індекси
1	кондилобазальна довжина черепа	23	відносна редукція P3 за довжиною: (9)/(7)
2	мастоїдна ширина черепа	24	відносна редукція P3 за шириною: (10)/(8)
3	довжина зубного ряду (від ікла)	25	відносна редукція M3 за довжиною: (17)/(15)
4	довжина проміжку, який займають малі премоляри	26	відносна редукція M3 за шириною: (18)/(16)
5	довжина діастеми між іклом та різцем	27	площа С: (5)·(6)
6	довжина С	28	площа P2: (7)·(8)
7	ширина С	29	площа P3: (9)·(10)
8	довжина P2	30	площа P4: (11)·(12)
9	ширина P2	31	площа M1: (13)·(14)
10	довжина P3	32	площа M2: (15)·(16)
11	ширина P3	33	площа M3: (17)·(18)
12	довжина P4	34	сума площ молярів: (30)+ (31)+ (32)
13	ширина P4	35	сума площ зубів від С до M3: (26)+ (27)+ (28)+ (29)+ (34)
14	довжина M1	36	відносна площа С1: (27)/(35)
15	ширина M1	37	відносна площа P2: (28)/(35)
16	довжина M2	38	відносна площа P3: (29)/(35)
17	ширина M2	39	відносна площа P4: (30)/(35)
18	довжина M3	40	відносна площа M1: (31)/(35)
19	ширина M3	41	відносна площа M2: (32)/(35)
20	відносна ширина черепа: (1)/(2)	42	відносна площа M3: (33)/(35)
21	відносна довжина зубного ряду: (1)/(3)		
22	показник зміщення малих премолярів: [(7)+(9)]/(4)		

та Криму). Колекції люб'язно надані для аналізу Зоологічним музеєм при Київському національному університеті ім. Тараса Шевченка, Зоологічним музеєм при Національному науково-природничому музеї НАН України (Київ) та Зоологічним музеєм Московського державного університету.

Усі проміри подано в міліметрах, вимірювання зубів виконано відповідно до стандартних методик (Sigé, 1968). У роботі розглянуто лише правосторонні проміри. Довжину зубів вимірювали паралельно лабіальному боку, ширину — перпендикулярно довжині, при вимірюванні довжини та ширини молярів зуби розташовували у функціональному положенні — паракон та метакон направлені вертикально вгору. Проміри зубів знято за допомогою МБС-1 (окуляр х8, збільшення х2), проміри черепа — штангенциркулем з точністю до 0,02 мм. Всього в роботі досліджено 19 промірів черепа та зубів та 16 індексів (табл. 1). Формули, за якими було розраховано індекси, наведені в таблиці 1. Відносні величини були застосовані для виявлення інтенсивності редукційних процесів у розмірах малих премолярів та третього моляра, для оцінки змін у формі черепа, а також для характеристики відмінностей у жувальній функції тварин.

Первинні дані були лог-трансформовані за формулою: $X' = \lg(X + 1)$. Додавання одиниці до значень всіх промірів не впливає на кінцевий результат, але необхідне для того щоб не втрачати важливу інформацію про аномальну відсутність P3 у одній особини великої нічници (№ S-74649, колекція Зоомузею МДУ). Усі індекси розраховано на основі первинних метричних даних, а потім лог-трансформовано за вищенаведеною формулою.

Компоненти дисперсії (V_B та V_W) та статистика Лінча (D) розраховано за стандартною методикою Лінча (Lynch, 1990). Тривалість життя покоління оцінено на основі наявних демографічних даних (Hogásek, 1985) в 4,4 роки (Гхазали, Дзевєрін, 2007; Dzevegin, 2008). Тобто сучасні популяції гостровухої та великої нічници відділяє від спільного предка приблизно $t = 2 \cdot 10^6 / 4,4 \approx 4,5 \cdot 10^5$ поколінь.

Середні значення (M) та коефіцієнти варіації (Q) кількісних ознак розраховано на первинних даних. Для перевірки гіпотез про одержані оцінки темпів дивергенції застосовано три критерії: коефіцієнт кореляції Спірмена (R_S), критерій Стьюдента (u) та критерій Манна-Уїтні (U). Розраховано ступені свободи (K) та рівні значущості (p). Рівні значущості непараметричних статистик одержано шляхом трансформації їх у змінні з розподілом Стьюдента.

Результати

Для всіх ознак одержано значення статистики Лінча з порядком 10^{-5} – 10^{-9} . Ці значення менші від очікуваних для ознак, динаміку яких зумовлено виключно мутаціями та генетичним дрейфом (табл. 2). Середнє значення статистики Лінча для промірів черепа та верхніх зубів складає $8,71 \cdot 10^{-6}$. Основні діагностичні черепні проміри (№ 1, 2 та 3, табл. 1) в середньому еволюціонують вірогідно швидше ніж зубні ознаки (№ 6–19), за тестом Манна-Уїтні: $U = 2$, $p = 0,017$, середнє значення черепних промірів — $2,15 \cdot 10^{-5}$ та зубних — $7,19 \cdot 10^{-6}$. Діагностичні зубні проміри (довжина та ширина M2) наближаються за значеннями D до величин, отриманих для черепних промірів.

Невисокі темпи еволюції спостерігаються у промірах черепа та верхніх зубів з високою мінливістю та низьким рівнем міжвидових відмінностей (рис. 1, 2), це підтверджує негативна кореляція показників D та V_W ($R_S = -0,791$, $K = 19$, $p < 0,001$), та позитивна — між D та V_B ($R_S = 0,863$, $K = 19$, $p < 0,001$). Загалом всі проміри можна розділити на дві групи за характером мінливості (рис. 3): проміри з високими значеннями V_W та низькими V_B (проміри № 4, 5, 10, 11), та проміри, у яких внутрішньовидова мінливість низька, а міжгрупова — змінюється у широких межах. Таким чином, порівнянно високі темпи еволюції спостерігаються у випадках одночасно низької мінливості ознаки всередині кожного виду та значних міжвидових відмінностей (порівн. Загороднюк, 2004).

Гостровуха та велика нічниця добре відрізняються за промірами черепа (табл. 2). За всіма трьома ознаками череп *M. myotis* приблизно на 10% більший ніж *M. blythii*. При аналізі змін в формі черепа підтверджується тенденція до відносного зменшення ширини та збільшення довжини зубних рядів у великій нічници (№ 20, 21) (рис. 4).

Від'ємні значення дивергенції отримано для трьох ознак: довжини діастеми (№ 5), ширини P3 (№ 11) та відносної редукції M3 за шириною (№ 26). Цей математичний артефакт спричинено тим, що оцінки відмінностей між видами виявилися меншими за оцінки внутрішньовидової мінливості цих ознак. Виходячи з

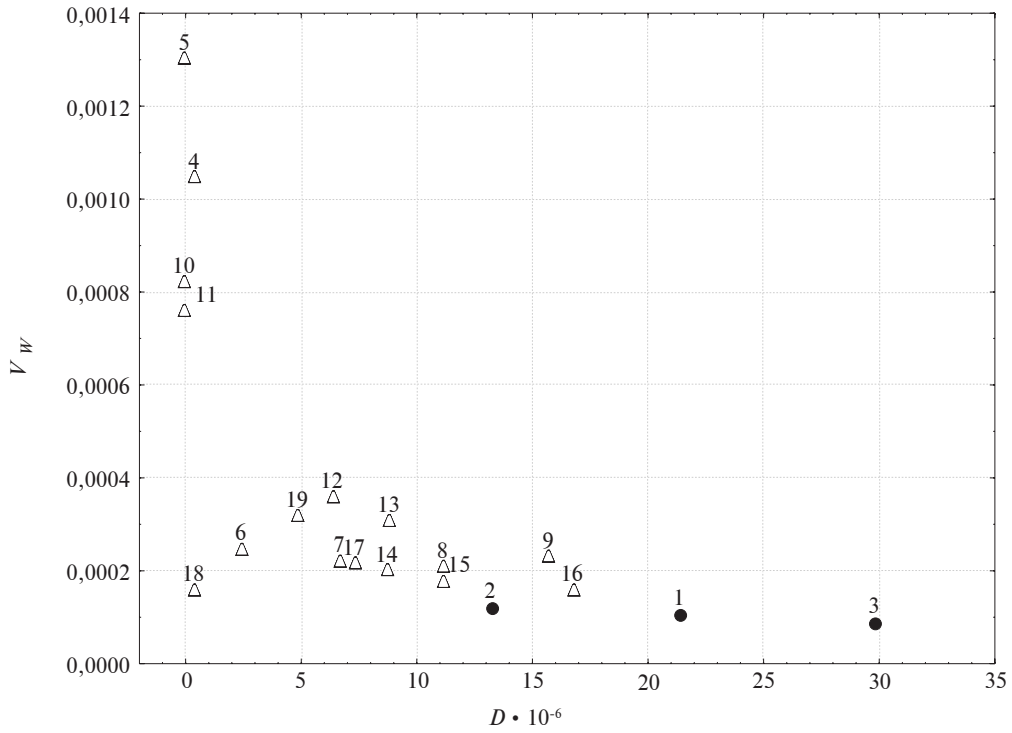


Рис. 1. Залежність між темпами дивергенції та внутрішньовидовою дисперсією промірів черепа та верхніх зубів.

Fig. 1. Dependence between rates of divergence and intraspecific variance of measurements of skull and upper teeth.

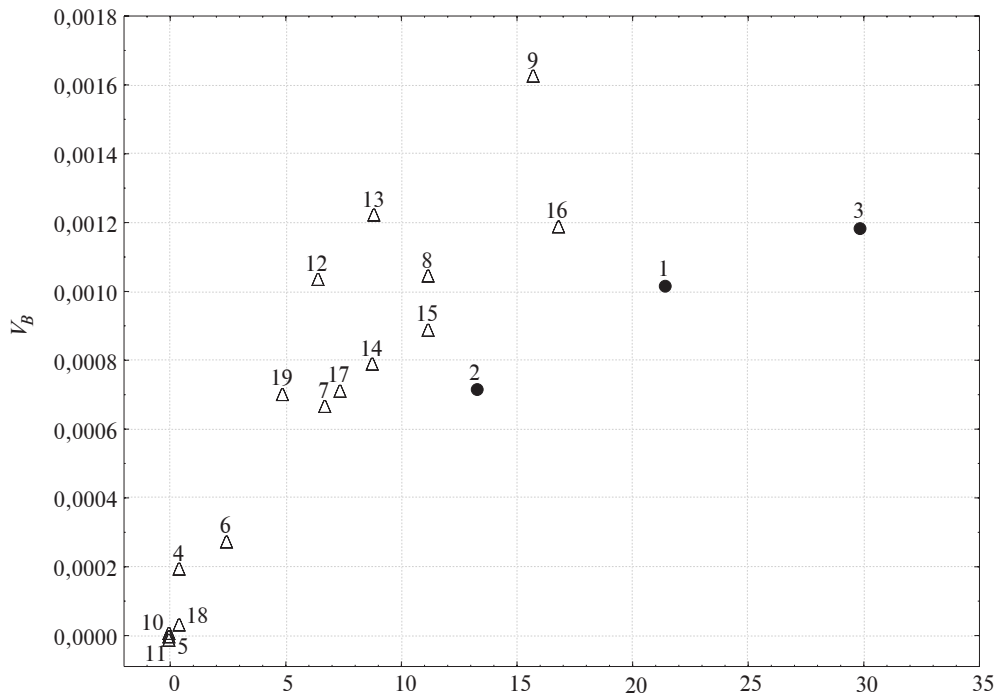


Рис. 2. Залежність між темпами дивергенції та міжвидовою дисперсією промірів черепа та верхніх зубів.

Fig. 2. Dependence between rates of divergence and interspecific variance of measurements of skull and upper teeth.

Таблиця 2. Оцінка мінливості нічниць та швидкості їхньої дивергенції за промірами черепа, верхніх зубів та індексів. Міжвидові відмінності визначені за критерієм Стюдента: u — нормоване відхилення, p — рівень значущості

Table 2. Estimation of the variability of the mouse-eared bats and rates of their divergence by the measurements of skull, upper teeth and indices. Interspecific differences are calculated with the Student's test: u — Student's statistics, p — level of significance

№	V_B	V_W	D	<i>M. blythii</i>		<i>M. myotis</i>		u	p
				Q, %	M	Q, %	M		
1	1,02E-03	1,06E-04	2,14E-05	2,48	20,36	2,37	22,71	-20,288	<0,001
2	7,17E-04	1,21E-04	1,32E-05	2,88	9,92	2,44	10,92	-16,185	<0,001
3	1,19E-03	8,84E-05	2,98E-05	2,54	8,87	2,14	10,05	-22,059	<0,001
4	1,90E-04	1,04E-03	4,04E-07	15,46	1,01	12,43	1,11	-2,941	0,004
5	-6,37E-06	1,30E-03	-1,09E-08	26,02	0,45	27,07	0,48	-0,920	0,360
6	2,69E-04	2,45E-04	2,44E-06	5,32	1,52	6,81	1,66	-6,890	<0,001
7	6,62E-04	2,20E-04	6,69E-06	6,14	1,25	5,80	1,45	-11,278	<0,001
8	1,04E-03	2,07E-04	1,12E-05	7,62	0,77	6,29	0,97	-15,236	<0,001
9	1,62E-03	2,29E-04	1,57E-05	7,25	0,83	8,03	1,09	-17,175	<0,001
10	3,28E-06	8,20E-04	8,90E-09	8,80	0,65	22,46	0,69	-1,598	0,113
11	-1,66E-05	7,58E-04	-4,86E-08	10,27	0,63	21,75	0,63	0,021	0,983
12	1,03E-03	3,59E-04	6,40E-06	7,83	1,44	5,63	1,71	-11,472	<0,001
13	1,22E-03	3,05E-04	8,86E-06	7,70	1,19	5,78	1,45	-13,578	<0,001
14	7,86E-04	1,99E-04	8,78E-06	4,97	2,17	3,96	2,47	-13,299	<0,001
15	8,86E-04	1,76E-04	1,12E-05	4,64	1,76	4,98	2,04	-14,329	<0,001
16	1,19E-03	1,57E-04	1,68E-05	4,22	2,11	4,14	2,48	-18,244	<0,001
17	7,09E-04	2,14E-04	7,37E-06	4,83	2,12	5,18	2,40	-11,963	<0,001
18	2,96E-05	1,57E-04	4,20E-07	6,12	0,99	4,84	1,03	-2,967	0,004
19	7,00E-04	3,17E-04	4,91E-06	5,95	1,99	6,48	2,26	-9,697	<0,001
20	1,62E-06	1,08E-05	3,34E-07	2,31	0,49	2,34	0,48	2,628	0,010
21	3,06E-06	4,97E-06	1,37E-06	1,77	0,43	1,56	0,44	-4,639	<0,001
22	2,57E-05	1,94E-03	2,94E-08	17,54	1,46	16,93	1,52	-1,231	0,221
23	6,15E-04	9,62E-04	1,42E-06	10,46	0,85	21,47	0,71	5,774	<0,001
24	1,12E-03	7,39E-04	3,38E-06	9,25	0,75	22,93	0,58	8,834	<0,001
25	1,32E-04	7,49E-05	3,93E-06	6,70	0,47	5,50	0,42	8,534	<0,001
26	-1,28E-06	5,85E-05	-4,84E-08	3,55	0,94	3,79	0,94	-0,310	0,757
27	2,30E-03	7,72E-04	6,62E-06	9,26	1,92	9,97	2,41	-11,145	<0,001
28	4,73E-03	4,61E-04	2,28E-05	11,61	0,65	11,40	1,06	-21,137	<0,001
29	3,34E-05	7,64E-04	9,71E-08	16,23	0,41	27,40	0,45	-1,970	0,052
30	5,93E-03	8,23E-04	1,60E-05	10,33	1,71	9,47	2,48	-18,294	<0,001
31	4,96E-03	6,36E-04	1,73E-05	7,29	3,81	6,94	5,05	-18,442	<0,001
32	5,43E-03	6,79E-04	1,78E-05	6,99	4,48	7,95	5,97	-18,711	<0,001
33	1,17E-03	7,77E-04	3,36E-06	9,67	1,98	9,39	2,33	-8,094	<0,001
34	5,47E-03	6,76E-04	1,80E-05	6,51	10,27	6,84	13,35	-18,169	<0,001
35	6,97E-03	4,97E-04	3,12E-05	5,33	11,57	5,93	15,51	-24,124	<0,001
36	6,26E-06	2,67E-05	5,20E-07	7,79	0,166	10,03	0,156	3,147	0,002
37	1,37E-05	8,52E-06	3,58E-06	10,96	0,056	13,13	0,069	-8,033	<0,001
38	3,93E-06	7,22E-06	1,21E-06	15,12	0,036	28,12	0,029	4,730	<0,001
39	9,06E-06	2,77E-05	7,26E-07	9,55	0,148	8,43	0,160	-3,738	<0,001
40	-1,33E-06	4,88E-05	-6,04E-08	6,05	0,327	7,48	0,327	0,050	0,960
41	-2,28E-06	9,37E-05	-5,41E-08	7,94	0,388	8,14	0,387	0,207	0,836
42	2,84E-05	4,11E-05	1,54E-06	10,98	0,172	8,80	0,151	5,277	<0,001

цього, можна вважати, що ступінь дивергенції нічниць за ними наближається до нуля. Відносні величини рудиментарних структур, P3 (№ 23, 24) та довжини M3 (№ 25), еволюціонують так само, як інші зубні ознаки, оцінки швидкості мають значення порядку величин 10^{-6} . Розміри діастеми, довжина та ширина P3, відносна ширина M3 великої та гостровухої нічниць практично однакові (табл. 2, рис. 4), за іншими промірами зубів виявлено вірогідні відмінності. Також вірогідно більшим у великої нічниці виявився проміжок, який займають малі премоляри (№ 4), але за показником зміщення малих премолярів (№ 22) досліджені види не мають вірогідних відмінностей.

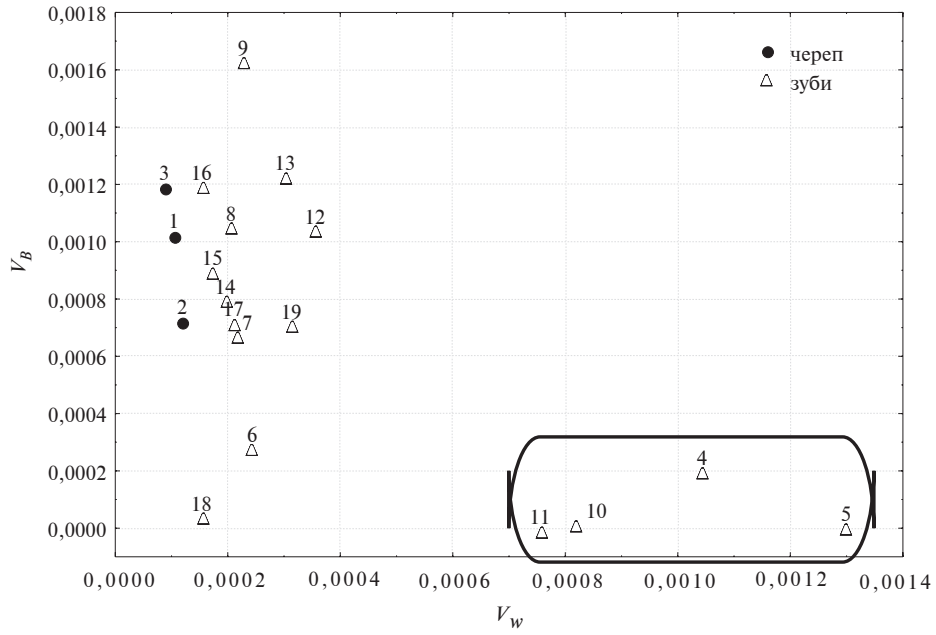


Рис. 3. Залежність між внутрішньо- та міжгруповою дисперсією промірів черепа та верхніх зубів.
 Fig. 3. Dependence between intra- and interspecific variance of measurements of skull and upper teeth.

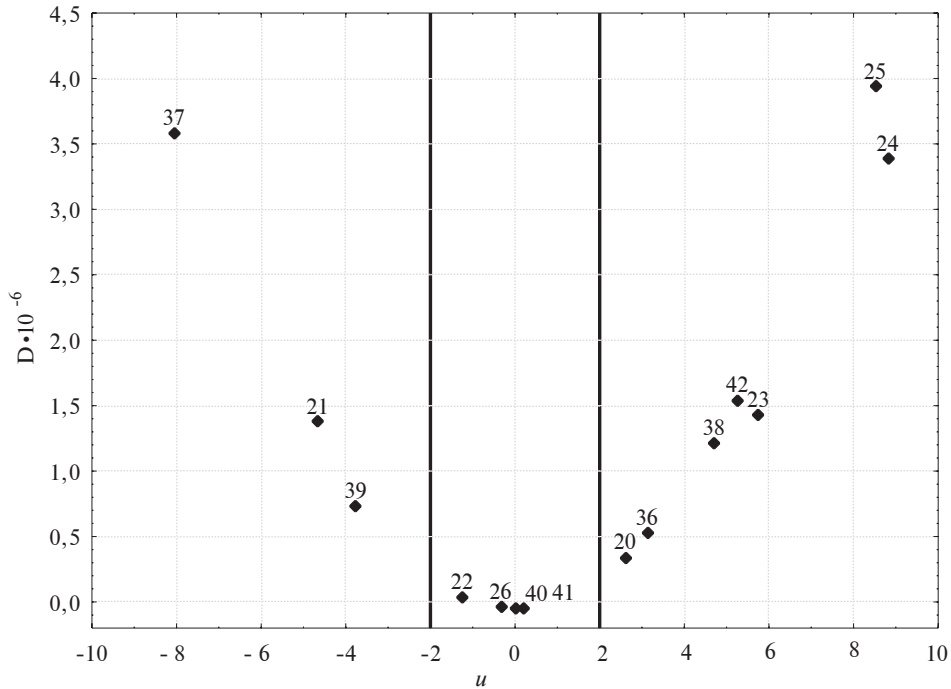


Рис. 4. Залежність між темпами дивергенції та міжгруповими відмінностями нічниць. Вертикальними лініями виділено приблизний діапазон значень u , при яких відмінності між видами не вірогідні. Ліворуч (при $u < -2$) значення індексів більші у *M. myotis*, праворуч ($u > 2$) — у *M. blythii*.
 Fig. 4. Dependence between rates of divergence and interspecific differences of mouse-eared bats. Unsignificant differences are roughly delimited with the vertical lines. To the left (for $u < -2$) values of indices are greater in *M. myotis*, to the right ($u > 2$) — in *M. blythii*.

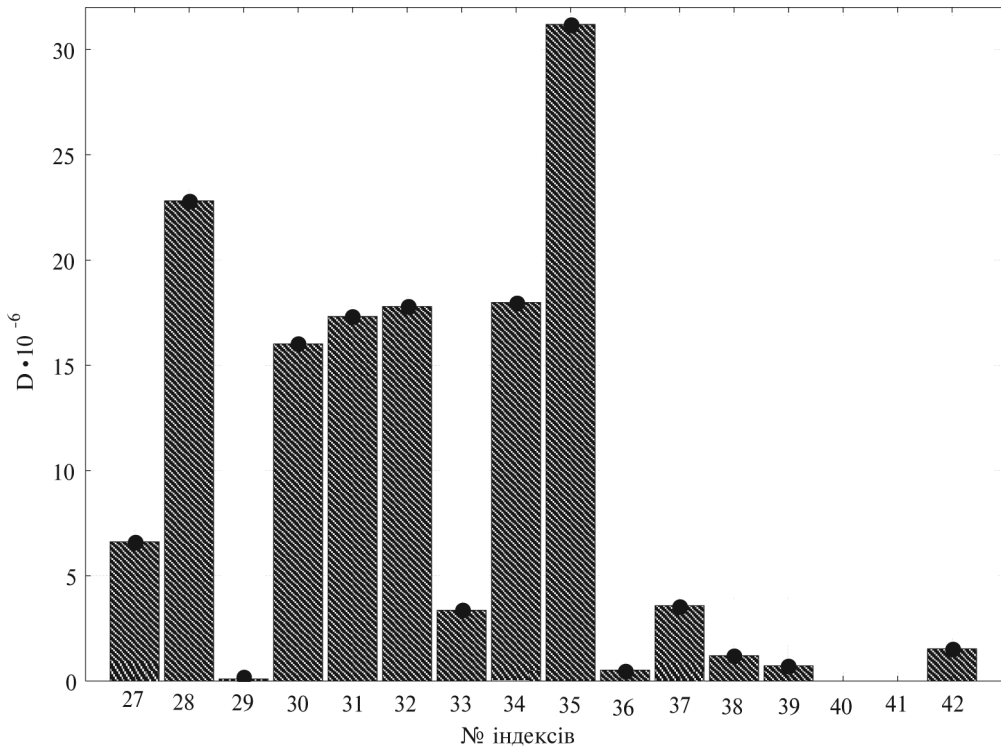


Рис. 5. Темпи дивергенції абсолютних та відносних площ зубів.

Fig. 5. Rates of divergence of the absolute and relative areas of teeth.

Темпи еволюції площ жувальних поверхонь зубів також відрізняються: найменші швидкості змін спостерігаються у площі Р3 (№ 29), площі С та М3 (№ 27, 33) знаходяться в межах, що характерні для зубних промірів, а швидкості еволюції площ М1, М2 та Р2 знаходяться на рівні черепних промірів (рис. 5). Відносні площі зубів змінюються повільніше (№ 36–42). При цьому невелике збільшення відносних розмірів відбувається лише у Р2 та Р4, відносні площі М1 та М2 залишаються незмінними, а відносні площі С, Р3 та М3 менші у великій нічниці порівняно з гостровою.

Обговорення

Відповідно до представлених вище результатів, еволюція великої та гострової нічниці відбувалася під впливом стабілізуючого добору. В цілому темпи дивергенції цих двох видів відповідають темпам дивергенції, які характерні для плейстоценових ссавців (Lynch, 1990).

Через широку географічну мінливість серед гострових нічниць виділено декілька окремих підвидів (Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995; Hořáček et al., 2000; Дзеверин, Стрелков, 2008). Нещодавно було висловлено припущення, що *M. blythii* s. l. — це насправді два окремі види: *M. oxugnathus* і *M. blythii* s. str. (Simmons, 2005). За результатами аналізу послідовностей мітохондріальної ДНК європейські *M. b. oxugnathus* виявилися більш схожими з *M. myotis*, ніж з середньоазійськими представниками *M. blythii* (Ruedi, Mayer, 2001), тоді як за результатами аналізу алозимних даних і послідовностей ядерної ДНК усі досліджені *M. blythii* s. l. потрапляють до однієї групи, а *M. myotis* — до іншої (Arlettaz et al., 1997; Stadelmann et al., 2007). Не виключено, що зростання відмінностей під час дивергенції гострової та великої нічниць було уповільнено міжвидовою гібридизацією в зонах симпатрії (Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009).

Предковими для досліджуваних нічних вважають тварин, подібних до сучасних гостровухих нічних (Arletta et al., 1997). Припускається (Arletta et al., 1997), що в результаті плейстоценового зледеніння Європи єдина популяція предкового виду була розділена на дві субпопуляції: та з них, яка залишилась в Середземномор'ї, дала початок великим нічним, інша — східна — була змушена відступити на південь, до степової зони Євразії. Таким чином гостровуха нічна сформувалась у східних більш степових умовах (Arletta et al., 1997). Відповідно до нових умов формувалися їхні трофічні спеціалізації.

Велика нічна має більш масивний череп, у неї краще розвинуті сагітальний гребінь та короноїдний відросток, що свідчить про більш інтенсивну роботу жувального апарату (Benda, 1996; Гхазалі, 2004). Ріст черепа обох нічних не пропорційний (Torál, Tusnádi, 1963), у обох видів для довжини зубного ряду характерна негативна алометрия відносно конділобазальної довжини черепа: довжина зубного ряду збільшується повільніше, ніж довжина черепа у обох видів. У філогенетичному розвитку маємо зворотну тенденцію: велика нічна має вірогідно більші відносні довжини зубних рядів, ніж у гостровухої нічної, тобто довжина зубного ряду має позитивну алометрію.

Темпи дивергенції діагностичних промірів черепа та нижньої щелепи загалом узгоджені і оцінюються величинами з порядком 10^{-5} (Гхазалі, Дзевєрін, 2007). Еволюційні трансформації в ознаках верхніх та нижніх зубів здебільшого теж узгоджені, їхній порядок не перевищує 10^{-6} . Але в промірах малих премолярів спостерігаються деякі відмінності: на нижній щелепі темпи дивергенції наближаються до середнього для всіх промірів нижньої щелепи значення, а на верхній щелепі — близькі до нуля.

Так само відмінні темпи дивергенції третіх молярів — талонід нижнього третього моляра практично не змінюється в процесі еволюції, а на верхній щелепі відбуваються збільшення як довжини, так і ширини цього зуба. Редукція найкраще виявляється при порівнянні відносних величин — у великої нічної зменшуються або залишаються без змін відносні ширини та довжини обох рудиментів (P3 та M3).

Отже, шляхи еволюції P3 та M3 відрізняються. Довжина проміжку, який займають малі премоляри, залишається сталою, так само як і розміри P3, але розміри P2 збільшуються, через що у великої нічної зміщення P3 з лінії зубного ряду більш виражене. У M3 зменшується лише довжина, що виражається у зникненні останніх горбиків (метаконів), але за шириною цей зуб збільшується пропорційно до збільшення сусіднього зуба.

Основними тенденціями в еволюції рукокрилих, які живляться комахами, є зменшення кількості премолярів та пов'язане з цим зростання площ молярів (Slaughter, 1970; Freeman, 1998). Для нічних характерними є зменшення розмірів малих премолярів та зміщення їх з лінії зубного ряду, але збереження повної для рукокрилих зубної формули у 38 зубів. У *M. myotis* зі збільшенням загальної площі жувальних поверхонь частка площ M1 та M2 практично не змінюється. З функціональної точки зору будь-яке збільшення розмірів зубів призводить до зміни сил, що прикладаються до здобичі (Evans, Sanson, 1998). Площі ікол, з допомогою яких кажани схоплюють та утримують здобич, еволюціонують порівнянно повільно, при цьому спостерігається тенденція до зменшення їхньої частки в загальній площі зубів. Але у сусідніх зубів — P2 та P4 — темпи дивергенції набагато більші, як за абсолютними так і за відносними розмірами. Можливо, це пов'язано з тим, що вони слугують додатковими точками для схоплення здобичі.

Отже, інтенсифікація жувальної функції в еволюції великої нічної відбувається не лише за рахунок збільшення абсолютних розмірів зубів і черепа, але й у результаті зміни морфологічних залежностей жувального апарату.

Висловлюємо ширю подяку співробітникам Зоологічного музею Національного науково-природознавчого музею НАН України, Зоологічного музею Київського Університету ім. Тараса

Шевченка та Зоологічного музею Московського державного університету, які надали можливість працювати з колекціями рукокрилих. Також вдячні всім, хто допоміг у пошуку та надіслав репринти статей: П. Бенді, В. Богдановичу, А. Евен, Є. І. Кожуриній, М. Махолану, В. В. Росіній, М. Рюеді, М.-Д. Саваж, Б. Сіже та багатьом іншим. Окрему подяку висловлюємо рецензенту, чії поради значно покращили текст статті.

- Ghazali M. A.* Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічниць великої, *Myotis myotis*, та нічниць гостровухої, *Myotis blythii* // Вестн. зоології. — 2004. — **38**, № 2. — С. 27–32.
- Ghazali M. A., Dzeverin I. I.* Механизмы дивергенции остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*): оценка по мандибулярным признакам // *Plecotus et al.* — 2007. — **10**. — С. 3–13.
- Dzeverin I. I.* Краниометрическая изменчивость остроухих ночниц *Myotis blythii* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) // Зоол. журн. — 1995. — **74**, вып. 7. — С. 82–95.
- Dzeverin I. I.* Связь редукции верхних вторых предкоренных зубов с размерами черепа у ночниц, *Myotis* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) // Вестн. зоології. — 2001. — **35**, № 6. — С. 53–62.
- Dzeverin I. I., Стрелков П. П.* Таксономический статус остроухих ночниц (*Myotis blythii*, *Chiroptera*, *Vespertilionidae*) с Алтая // Зоол. журн. — 2008. — **87**, вып. 8. — С. 973–982.
- Загороднюк І.* Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. — 2004. — **38**. — С. 21–42.
- Росина В. В.* Одонтология ночниц (*Myotis*) Палеарктики // *Plecotus et al.* — 2002. — **5**. — С. 11–27.
- Стрелков П. П.* Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // *Acta Theriologica*. — 1972. — **17**, fasc. 28. — С. 355–380.
- Arlettaz R.* Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // *Animal Behaviour*. — 1996. — **51**. — P. 1–11.
- Arlettaz R., Ruedi M., Ibáñez C. et al.* A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence // *J. Zool. (Lond.)*. — 1997. — **242**, N 1. — P. 45–62.
- Benda P.* K použitelnosti některých kranálních kritérií pro určování netopýra velkého (*Myotis myotis*) a netopýra východního (*Myotis blythii*) // *Lynx (Praha)*. S. N. — 1996. — **27**. — S. 5–12.
- Berthier P., Excoffier L., Ruedi M.* Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // *Proc. Royal Soc. B*. — 2006. — **273**. — P. 3101–3109.
- Bogdanowicz W., Van Den Bussche R. A., Gajewska M. et al.* Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus // *Acta Chiropterologica*. — 2009. — **11**, 2. — P. 289–305.
- Dzeverin I.* The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) // *J. Mammal. Evol.* — 2008. — **15**, N 2. — P. 123–142.
- Evans A. R., Sanson G. D.* The effect of tooth shape on the breakdown of insects // *J. Zool., Lond.* — 1998. — **246**. — P. 391–400.
- Evin A., Baylac M., Ruedi M. et al.* Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (*Chiroptera*: *Vespertilionidae*): a geometric morphometric appraisal // *Biol. J. Linn. Soc.* — 2008. — **95**. — P. 529–538.
- Felsenstein J.* Phylogenies and quantitative characters // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1988. — **19**. — P. 445–471.
- Freeman P. W.* Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats // *Bat Biology and Conservation* / Eds T. H. Kunz, P. A. Racey. — Washington, DC : Smithsonian Institution Press, 1998 — P. 140–156.
- Ghazali M. A.* Identification of *Myotis blythii* and *Myotis myotis* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) from Eastern Europe based on the measurements of lower teeth // Вестник зоології. — 2009. — **43**, № 5. — С. 403–408.
- Horáček I.* Population ecology of *Myotis myotis* in central Bohemia // *Acta Universitatis Carolinae — Biologica* 1981. — 1985. — **8**. — P. 161–267.
- Horáček I., Hanák V., Gaisler J.* Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // *Proc. 8th EBRs*, V. 1. — Kraków Chiropterological Information Center, 2000. — P. 11–157.
- Lynch M.* The rate of polygenic mutation // *Genet. Res. (Cambridge)* — 1988. — **51**. — P. 137–148.
- Lynch M.* The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation // *The American Naturalist*. — 1990. — **136**, N 6. — P. 727–741.
- Menu H., Popelard J.-B.* Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des vespertilioninés de l'ouest européen // *Le Rhinolophe*. — 1987. — **4**. — P. 1–89.
- Polly P. D.* On the simulation of the evolution of morphological shape: multivariate shape under selection and drift // *Palaeontologia Electronica*. — 2004. — **7.2.7A** — 28 p. — Available at: http://paleo-electronica.org/paleo/2004_2/evo/issue2_04.htm
- Ruedi M., Mayer F.* Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (*Vespertilionidae*) suggests deterministic ecomorphological convergences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2001. — **21**. — P. 436–448.
- Sigé B.* Les chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I. étude systématique. // *Paläzoologie*. — 1968. — **1**, fasc. 3. — P. 65–133.

- Simmons N. B.* Order Chiroptera // Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference / Eds. D. E. Wilson, D. M. Reeder. — Baltimore : Johns Hopkins University Press, 2005. — P. 312–529.
- Slaughter B. H.* Evolutionary trends of chiropteran dentitions // About bats / Eds B. H. Slaughter, D. W. Walton. — Dallas : Southern Methodist Univ. Press, 1970. — P. 51–83.
- Stadelmann B., Lin L.-K., Kunz T. H., Ruedi M.* Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2007. — **43**. — P. 32–48.
- Topál G., Tusnádi G.* Data for craniometric investigation of *Myotis myotis* Borkh. and *Myotis oxygnathus* Montic. in Hungary (Mammalia) // Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. — 1963. — **55**. — P. 543–549.
- Turelli M., Gillespie J. H., Lande R.* Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution // Evolution. — 1988. — **42**, N 5. — P. 1085–1089.