

УДК 599.426 : 591.15-147.14

## СВЯЗЬ РЕДУКЦИИ ВЕРХНИХ ВТОРЫХ ПРЕДКОРЕННЫХ ЗУБОВ С РАЗМЕРАМИ ЧЕРЕПА У НОЧНИЦ, *MYOTIS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

И. И. Дзеверин

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 3 октября 2000

**Связь редукции верхних вторых предкоренных зубов с размерами черепа у ночниц, *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae).** Дзеверин И. И. — У палеарктических видов ночниц недоразвитие верхних вторых малых предкоренных ( $P^3$ ) выражено в разной степени. Использование многомерного корреляционного анализа обнаруживает достоверную связь между значениями краниометрических признаков и степенью рудиментации  $P^3$  ( $R^2=0,955$ ;  $p<0,28\%$ ). С большей степенью редукции  $P^3$  связаны шире расставленные скуловые дуги, расширенные носовая область и основание черепа, суженная мозговая капсула, удлинённая нижняя челюсть, укороченные нижние зубные ряды и венечные отростки, удлинённые верхние зубные ряды (за счёт увеличения размеров коренных зубов), а также роstrum, суженный в задней части и расширенный в передней.

Ключевые слова: *Myotis*, череп, верхние вторые предкоренные, краниометрия, корреляция, редукция.

**Skull Size Correlation with Under-development of Upper Second Premolars in Mouse-eared Bats, *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae).** Dzeverin I. I. — Under-development of upper second premolars ( $P^3$ -s) is expressed to a different extent in Palaearctic *Myotis* species. Application of multiple correlation analysis shows significant correlation between values of craniometric traits and the rudimentation level of  $P^3$ -s ( $R^2=0,955$ ;  $p<0,28\%$ ). Greatly reduced  $P^3$ -s correspond to widely placed zygomatic arches, widened nasal region and cranial base, narrowed braincase, lengthened mandible, shortened lower toothrows and coronal processes, lengthened upper toothrows (owing to the increasing molar size), rostrum narrowed at its anterior part and widened at posterior one.

Key words: *Myotis*, skull, second upper premolars, craniometrics, correlation, under-development.

Ночницы (*Myotis* Каур, 1829) — единственные представители современных гладконосых летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae), у которых сохранились верхние вторые малые предкоренные (согласно сравнительно-анатомической номенклатуре —  $P^3$ ). У большинства видов ночниц эти зубы несут явные черты рудиментации: размеры их уменьшены, а внутривидовая изменчивость очень велика (Кузьякин, 1950). Крайним выражением этой изменчивости является полное отсутствие данных зубов; это редкое отклонение наблюдалось и у палеарктических ночниц (Стрелков, 1963). У отдельных видов такая аномалия фиксируется как видовой признак. Таковы палеотропические *M. ridleyi* и *M. rosseti*, у которых комплекс признаков ночниц сочетается с зубной формулой, характерной для нетопырей (Hill, Torál, 1974), а также, возможно, *M. ozensis* из Японии (Wallin, 1969). В то же время, у отдельных особей других родов гладконосых эти зубы могут иногда формироваться как своеобразная аномалия (например, у *Barbastella*: Лихотоп, Паужа, 1998), возможно, атавистической природы.

По имеющимся данным, в эволюции летучих мышей происходила редукция ряда структур лицевого черепа, в частности укорочение неба и зубных рядов, уменьшение количества зубов и упрощение их строения (Freeman, 1988; Hill, Harrison, 1987; Menu, 1985, 1987; Smith, 1976; Wołoszyn, 1987). Утрата  $P^3$  большинством гладконосых представляет собой, по-видимому, следствие этих процессов. Сохранение этих зубов на разных стадиях редукции у ночниц предоставляет поэтому редкую возможность изучения ранних этапов рудиментации морфологической структуры.

Целесообразно исследовать, в частности, как соотносится степень редукции  $P^3$  с другими особенностями размеров и формы черепа. Настоящая работа представляет собой попытку изучить эти соотношения путем анализа статистической зависимости между степенью рудиментации  $P^3$  и значениями краниометрических признаков.

## Материал и методы

Материалом для исследования послужили музейные и лабораторные коллекции черепов ночниц Зоологического музея и кафедры зоологии позвоночных Московского университета, Зоологического музея Киевского университета, Зоологического института Российской АН, Института зоологии АН Азербайджана, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Некоторые черепа были переданы автору для обработки с экспериментальной базы «Черноголовка» ИПЭЭ РАН.

Для морфометрии были отобраны 467 черепов взрослых особей. Было изучено 17 видов (включая такие формы не вполне ясного таксономического уровня, как *M. macrodactylus* и *M. bucharensis*): большая ночница (*M. myotis*, 33 экз.), остроухая ночница (*M. blythii*, 285 экз.), длинноухая ночница (*M. bechsteinii*, 2 экз.), ночница Наттерера (*M. nattereri*, 5 экз.), амурская ночница (*M. bombinus*, 2 экз.), трехцветная ночница (*M. emarginatus*, 23 экз.), хонсийская ночница (*M. hosonoi*, 1 экз.), ночница Иконникова (*M. ikonnikovi*, 1 экз.), усатая ночница (*M. mystacinus*, 10 экз.), ночница Брандта (*M. brandtii*, 6 экз.), бухарская ночница (*M. bucharensis*, 1 экз.), длиннохвостая ночница (*M. frater*, 2 экз.), западная длиннопалая ночница (*M. capaccinii*, 4 экз.), восточная длиннопалая ночница (*M. macrodactylus*, 7 экз.), кашмирская ночница (*M. longipes*, 2 экз.), водяная ночница (*M. daubentonii*, 11 экз.), прудовая ночница (*M. dasycneme*, 72 экз.).

В работе использованы следующие краниометрические признаки: 1) расстояние между ветвями нижней челюсти у окончания зубного ряда (MDB1), 2) максимальное расстояние между венечными отростками нижней челюсти (MDB2), 3) максимальное расстояние между суставными отростками нижней челюсти (MDB3), 4) максимальное расстояние между угловыми отростками нижней челюсти (MDB4), 5) высота черепа в затылочной части (OCCH), 6) ширина мозговой капсулы (BRCB), 7) ширина черепа в районе соседних отростков (MASTB), 8) скуловая ширина (ZYGB), 9) минимальная ширина межглазничного промежутка (ORB1), 10) ширина межглазничного промежутка у основания верхнечелюстных костей (ORB2), 11) ширина большого затылочного отверстия (FMB), 12) расстояние между суставными отростками чешуйчатых костей (SQB), 13) ширина верхней челюсти на уровне третьих коренных (MOLB), 14) ширина верхней челюсти на уровне третьих предкоренных (PREMB), 15) ширина верхней челюсти на уровне клыков (CANB), 16) общая длина нижней челюсти (GMDL), 17) длина нижнего ряда зубов (MDL1), 18) расстояние от клыка до вершины венечного отростка (MDL2), 19) расстояние от клыка до суставного отростка (MDL3), 20) расстояние от клыка до углового отростка (MDL4), 21) расстояние от вершины венечного отростка до наиболее отстоящей от срединной плоскости точки углового отростка (MDH), 22) общая длина черепа (GL), 23) длина мозговой капсулы (BRCL), 24) кондилобазальная длина черепа (CBL), 25) расстояние от альвеол первого верхнего резца до передней точки глазничной впадины, у основания скуловой дуги (MAXL), 26) длина верхнего ряда зубов (MXT1), 27) расстояние от клыка до третьего предкоренного (MXT2). Признаки 16–27 были измерены по правой стороне черепа. Результаты всех измерений приводятся в миллиметрах.

Для статистического описания и анализа виды ночниц были представлены векторами оценок средневидовых значений краниометрических признаков. Эти оценки были получены в два этапа: на 1-м этапе были измерены средние значения каждого признака для особей одного пола; на 2-м — межполовые средние (Дзеврин, 1998). Краниометрические признаки ночниц, как правило, не особенно изменчивы (Дзеврин, 1995 а, 1998), и в первом приближении средневидовые оценки достаточно надежно характеризуют соответствующие виды. Для изучения свойств регрессионной модели, проявляющихся на внутривидовом уровне, были взяты более массовые выборки 3 видов — *M. myotis*, *M. blythii* и *M. dasycneme*.

По степени редукции  $P^3$  ночниц можно условно разделить на 4 группы:

1)  $P^3$  лишь незначительно (в 1–1,5 раза) уступают в размерах  $P^2$  и практически не отеснены от средней линии зубного ряда (*M. bechsteinii*, *M. ikonnikovi*, *M. hosonoi*, *M. capaccinii*, *M. macrodactylus*);

2)  $P^3$  значительно (примерно в 2 раза) меньше, чем  $P^2$ , и обычно заметно смещены внутрь от средней линии зубного ряда (*M. blythii*, *M. nattereri*, *M. bombinus*, *M. brandtii*, *M. longipes*, *M. daubentonii*, *M. dasycneme*);

3)  $P^3$  крайне редуцированы, уступают в размерах  $P^2$  не менее чем в 2,5–3 раза (у живых ночниц часто не видны, будучи скрыты в тканях мягкого неба), сильно смещены от средней линии зубного ряда (*M. myotis*, *M. emarginatus*, *M. mystacinus*, *M. frater*, *M. bucharensis*);

4)  $P^3$  полностью отсутствуют; у палеарктических видов (кроме, возможно, *M. ozensis*) такое состояние в норме не наблюдается.

Эта классификация в известном смысле является приблизительной: изменчивость размеров  $P^3$ , как и вообще рудиментов, повышена, и, по-видимому, в популяциях ночниц любого вида можно встретить особей, принадлежащих к любому из 4 классов. Таким образом, данная классификация фиксирует наиболее распространенные у видов состояния признака. Эта оговорка в особенности касается усатых ночниц, в европейских популяциях которых  $P^3$  редуцированы сравнительно слабо (большинство особей принадлежит к 2-му классу, будучи в этом отношении сходными с ночницами Брандта), а в центрально-азиатских — в очень большой степени, причем у 30% особей эти зубы вообще отсутствуют (3-й и 4-й классы) (Стрелков, 1983). Аналогичный, но не так отчетливо выраженный, градиент наблюдается и у остроухих ночниц (Стрелков, 1972).

В настоящей работе принадлежность вида к одной из 4 групп фиксировалась в качестве зависимой переменной. Эта переменная в тексте, рисунках и таблицах обозначена, как РМЗ. Уменьшение размеров Р<sup>3</sup> при переходе от группы к группе можно, в первом приближении, считать линейным. Естественно, применение такого метода исследования дает очень приблизительную картину реальных процессов эволюционной трансформации черепа. В перспективе было бы целесообразно провести точный количественный, а не только приблизительный анализ эволюционных трендов одонтометрических признаков — как самих по себе, так и в сопоставлении с трендами собственно краниометрических признаков.

В основу статистической обработки были положены стандартные методы корреляционного и регрессионного анализа (Дрейпер, Смит, 1986, 1987; Кендалл, Стюарт, 1973). Для каждого краниометрического признака были рассчитаны коэффициент простой корреляции с РМЗ ( $r$ ); доля вариации, объясняемая корреляциями с другими краниометрическими признаками ( $R^2$ ); коэффициент частной корреляции с РМЗ, если исключить влияние 26 остальных признаков ( $r_p$ ). В регрессионную модель переменная РМЗ была включена как зависимая, а средневидовые значения краниометрических признаков — как независимые переменные. Связь между реальными значениями изучаемых величин и значениями, прогнозируемыми регрессионной моделью, оценены коэффициентом множественной корреляции ( $R$ ) и долей объясненной вариации ( $R^2$ ). Переменные для включения в регрессионные модели выбраны посредством шаговой процедуры (метод включения).

Вычисления производились на ПЭВМ с помощью статистического пакета CSS/3 (StatSoft, Inc., 1991, США).

## Результаты

Ни один из краниометрических признаков не обнаружил достоверной корреляции с переменной РМЗ (табл. 1). Вместе с тем, положительность всех значений  $r$ , несмотря на их недостоверность по отдельности, едва ли случайна ( $p < 0,0000007\%$  по критерию знаков) и свидетельствует о том, что при прочих равных условиях палеарктические ночницы, у которых Р<sup>3</sup> редуцированы в

Таблица 1. Корреляции краниометрических признаков с переменной РМЗ (для 17 видов ночниц)  
Table 1. Craniometric characters correlations with РМЗ variable (for 17 *Myotis* species)

Признак	$r$	$R^2$	$r_p$
MDB1	0,243	0,986	-0,173
MDB2	0,304	0,995	-0,264
MDB3	0,244	0,994	0,759***
MDB4	0,251	0,989	-0,473
OCCH	0,242	0,980	0,047
BRCB	0,234	0,980	-0,899****
MASTB	0,248	0,988	-0,589*
ZYGB	0,289	0,998	0,542*
ORB1	0,311	0,970	0,005
ORB2	0,313	0,980	0,936****
FMB	0,208	0,894	0,843****
SQB	0,243	0,991	0,648**
MOLB	0,227	0,999	-0,913****
PREMB	0,236	0,990	0,181
CANB	0,164	0,990	0,738***
GMDL	0,308	0,996	0,953****
MDL1	0,260	0,998	-0,853****
MDL2	0,287	0,997	0,458
MDL3	0,239	0,996	-0,322
MDL4	0,266	0,999	-0,193
MDH	0,231	0,983	-0,835****
GL	0,208	0,997	-0,118
BRCL	0,240	0,994	0,195
CBL	0,249	0,996	-0,284
MAXL	0,184	0,984	-0,199
MXT1	0,238	0,998	0,809****
MXT2	0,226	0,981	0,271

\* Коэффициент корреляции достоверен на уровне  $p < 5\%$ .

\*\* Коэффициент корреляции достоверен на уровне  $p < 1\%$ .

\*\*\* Коэффициент корреляции достоверен на уровне  $p < 0,1\%$ .

\*\*\*\* Коэффициент корреляции достоверен на уровне  $p < 0,01\%$ .

большей степени, характеризуются несколько большими размерами черепа. Среди частных корреляций имеется ряд достоверных (табл. 1), что позволило изучить наблюдаемые связи более детально.

Более того, в принципе можно прогнозировать степень редукции  $P^3$ , основываясь на средневидовых значениях краниометрических признаков. Использование шаговой процедуры позволило построить подходящую регрессионную модель. В регрессионное уравнение были включены 10 признаков: ORB2, CANB, GMDL, MOLB, MDH, FMB, BRCB, MDL1, MXT1, SQB. Нет оснований предполагать, однако, что значения  $PM3$  в наибольшей степени связаны именно с этими признаками. Реально существующие функциональные и топографические зависимости в черепе могут быть выявлены лишь в ходе специальных исследований. Значения коэффициентов регрессии приведены в таблице 2. Несмотря на малый объем выборки, сомневаться в корректности модели нет оснований (табл. 3). Прогнозируемые значения  $PM3$  для 17 видов ночниц соответствуют реальным (табл. 4).

**Таблица 2. Коэффициенты уравнения линейной регрессии переменной  $PM3$  на краниометрические признаки**

**Table 2. Coefficients of linear regression equation of  $PM3$  variable on craniometric characters**

Признак	Коэффициент	Стандартная ошибка	p, %
ORB2	2,659	0,409	0,063
CANB	3,641	1,357	3,6
GMDL	3,339	0,434	0,025
MOLB	-8,147	1,483	0,15
MDH	-1,834	0,493	0,99
FMB	1,776	0,463	0,86
BRCB	-2,461	0,490	0,24
MDL1	-3,636	0,907	0,70
MXT1	4,135	1,226	1,5
SQB	1,315	0,631	8
Константа	1,029	8,301	91

**Таблица 3. Дисперсионный анализ модели регрессии переменной  $PM3$  на краниометрические признаки**

**Table 3. ANOVA test for model of regression of  $PM3$  variable on craniometric characters**

Дисперсия	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	Дисперсионное отношение	p, %
Объясненная	9,549	10	0,955	12,72	0,28
Остаточная	0,451	6	0,075		
Общая	10,000				

**Таблица 4. Прогнозируемые значения переменной  $PM3$**

**Table 4. Predicted  $PM3$  values**

Вид	Значение $PM3$		
	принятое	прогноз	остаток
<i>M. myotis</i>	3	3,017	-0,017
<i>M. blythii</i>	2	1,992	0,008
<i>M. bechsteini</i>	1	0,988	0,012
<i>M. nattereri</i>	2	1,874	0,126
<i>M. bombinus</i>	2	1,646	0,354
<i>M. emarginatus</i>	3	3,089	-0,089
<i>M. hosonoi</i>	1	0,906	0,094
<i>M. ikonnikovi</i>	1	1,141	-0,141
<i>M. mystacinus</i>	3	2,754	0,246
<i>M. brandtii</i>	2	2,222	-0,222
<i>M. bucharensis</i>	3	2,841	0,159
<i>M. frater</i>	3	3,043	-0,043
<i>M. capaccinii</i>	1	1,260	-0,260
<i>M. macrodactylus</i>	1	0,900	0,100
<i>M. longipes</i>	2	2,212	-0,212
<i>M. daubentonii</i>	2	2,005	-0,005
<i>M. dasyceneme</i>	2	2,110	-0,110

Анализ частных корреляций (табл. 1) и регрессионных коэффициентов (табл. 2) позволяют охарактеризовать связи между редукцией  $P^3$  и значениями краниометрических признаков. Большой редукции  $P^3$  соответствует (при прочих равных условиях) расширение скуловых дуг и носовой области черепа, удлинение нижней челюсти с одновременным укорочением зубных рядов и венечных отростков, уменьшение расстояния между верхними зубными рядами в задней части челюсти и увеличение — в передней, удлинение верхних зубных рядов, сужение мозговой капсулы, расширение основания черепа.

Среди обнаруженных корреляций обращает на себя внимание сочетание редукции  $P^3$  и вытеснения их со средней линии зубных рядов с общим увеличением размеров верхних зубных рядов. Эта зависимость кажется, на первый взгляд, неестественной и нуждается в специальном анализе. Скорее всего, она объясняется увеличением размеров коренных зубов (поскольку тенденция к увеличению МХТ2 недоверверна). Она, как явствует из рисунка 1, характерна не для всех видов: относительная длина верхнего зубного ряда (рассчитанная как отношение МХТ1 к СВЛ) сравнительно велика у представителей подрода *Myotis* (в понимании Дж. С. Финдли: Findley, 1972) и имеет в этой группе явную тенденцию к увеличению. Исключение тут, по-видимому, составляет амурская ночница, возможно, за счет присущих ей педоморфных особенностей (Dzeverin, 1999). У *Selysius* и *Leuconoe* относительная длина верхнего зубного ряда значительно меньше и даже несколько уменьшается по мере редукции  $P^3$ .

Вклад передней части верхнего зубного ряда в общее изменение его длины хорошо виден на рисунке 2, где по оси ординат отложены значения отношения

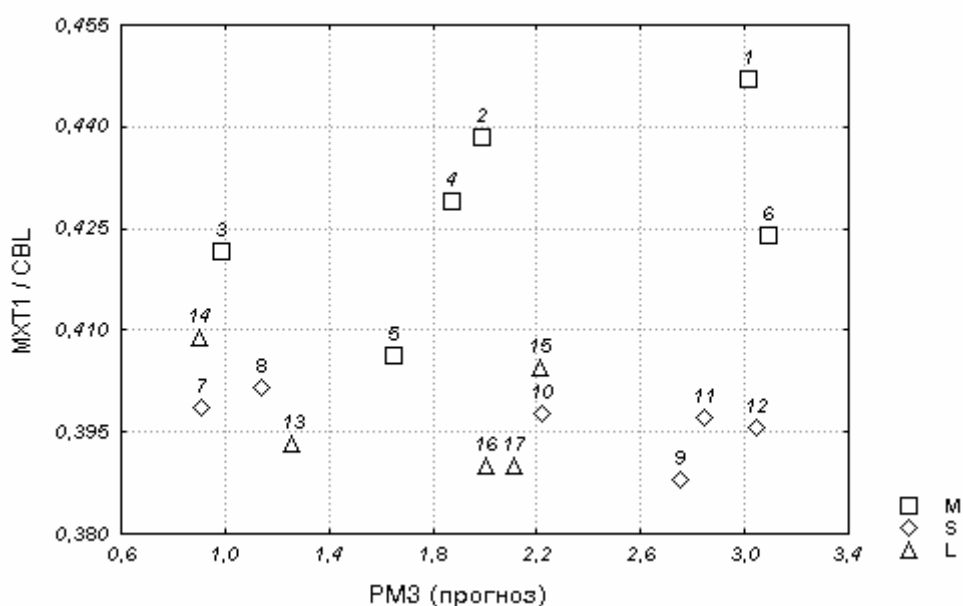


Рис. 1. Соотношение между прогнозируемым значением переменной  $PM3$  и относительной длиной верхнего ряда зубов: 1 — *M. myotis*; 2 — *M. blythii*; 3 — *M. bechsteinii*; 4 — *M. nattereri*; 5 — *M. bombinus*; 6 — *M. emarginatus*; 7 — *M. hosonoi*; 8 — *M. ikonnikovi*; 9 — *M. mystacinus*; 10 — *M. brandtii*; 11 — *M. bucharensis*; 12 — *M. frater*; 13 — *M. capaccinii*; 14 — *M. macrodactylus*; 15 — *M. longipes*; 16 — *M. daubentonii*; 17 — *M. dasynceme*. Подвиды: М — *Myotis*; S — *Selysius*; L — *Leuconoe* (по Findley, 1972).

Fig. 1. Connection of predicted  $PM3$  value with relative maxillary tooththrow length: 1 — *M. myotis*; 2 — *M. blythii*; 3 — *M. bechsteinii*; 4 — *M. nattereri*; 5 — *M. bombinus*; 6 — *M. emarginatus*; 7 — *M. hosonoi*; 8 — *M. ikonnikovi*; 9 — *M. mystacinus*; 10 — *M. brandtii*; 11 — *M. bucharensis*; 12 — *M. frater*; 13 — *M. capaccinii*; 14 — *M. macrodactylus*; 15 — *M. longipes*; 16 — *M. daubentonii*; 17 — *M. dasynceme*. Subgenera: M — *Myotis*; S — *Selysius*; L — *Leuconoe* (after Findley, 1972).

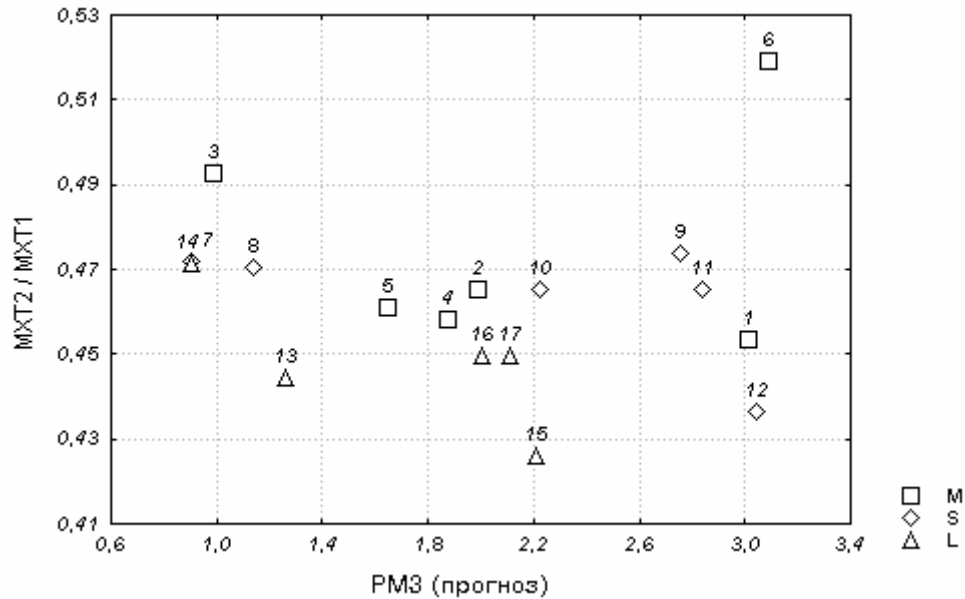


Рис. 2. Соотношение между прогнозируемым значением переменной PM3 и относительной длиной передней части верхнего ряда зубов: 1 — *M. myotis*; 2 — *M. blythii*; 3 — *M. bechsteini*; 4 — *M. nattereri*; 5 — *M. bombinus*; 6 — *M. emarginatus*; 7 — *M. hosonoi*; 8 — *M. ikonnikovi*; 9 — *M. mystacinus*; 10 — *M. brandtii*; 11 — *M. bucharensis*; 12 — *M. frater*; 13 — *M. capaccinii*; 14 — *M. macrodactylus*; 15 — *M. longipes*; 16 — *M. daubentonii*; 17 — *M. dasynceme*. Подроды: M — *Myotis*; S — *Selysius*; L — *Leuconoe* (по Findley, 1972).

Fig. 2. Connection of predicted PM3 value with relative length of maxillary toothrow anterior part: 1 — *M. myotis*; 2 — *M. blythii*; 3 — *M. bechsteini*; 4 — *M. nattereri*; 5 — *M. bombinus*; 6 — *M. emarginatus*; 7 — *M. hosonoi*; 8 — *M. ikonnikovi*; 9 — *M. mystacinus*; 10 — *M. brandtii*; 11 — *M. bucharensis*; 12 — *M. frater*; 13 — *M. capaccinii*; 14 — *M. macrodactylus*; 15 — *M. longipes*; 16 — *M. daubentonii*; 17 — *M. dasynceme*. Subgenera: M — *Myotis*; S — *Selysius*; L — *Leuconoe* (after Findley, 1972).

MXT2/MXT1, а по оси абсцисс — прогнозируемые значения PM3. Если рассматривать в отдельности 3 подрода, выделенных Финдли, то становится очевидной тенденция к уменьшению длины данной части зубного ряда по мере редукции P<sup>3</sup>. Эта тенденция одинаково характерна и для *Myotis* с их относительно длинными челюстями, и для *Leuconoe* и *Selysius*, челюсти которых значительно короче.

Из построенной схемы выпадают только 3 вида: *M. emarginatus*, *M. mystacinus* и *M. bucharensis*, значение отношения MXT2/MXT1 у которых (особенно у трехцветной ночницы) значительно больше, чем можно было бы ожидать, исходя из степени редукции P<sup>3</sup>. Не исключено, что такой характер межвидовых различий является результатом того, что в эволюции этих видов наложились одна на другую две противоположно направленные тенденции: к относительному уменьшению MXT2 и редукции P<sup>3</sup> (что было характерно, как уже отмечалось, для большинства эволюционных линий гладконосых), с одной стороны, и к вторичному увеличению MXT2 и, соответственно, удлинению верхних зубных рядов (что, безусловно, имело место в эволюции трехцветной и, весьма вероятно, также усатой и бухарской ночниц) — с другой. Именно сочетание двух противоположных тенденций могло определить те особенности общеродовых корреляционных трендов, которые охарактеризованы выше.

Можно сделать ряд предварительных предположений о причинах удлинения передней части черепа у 3 видов ночниц. Близким родством эти виды в рамках рода, по-видимому, не связаны (Tate, 1941; Findley, 1972), однако они сходны в

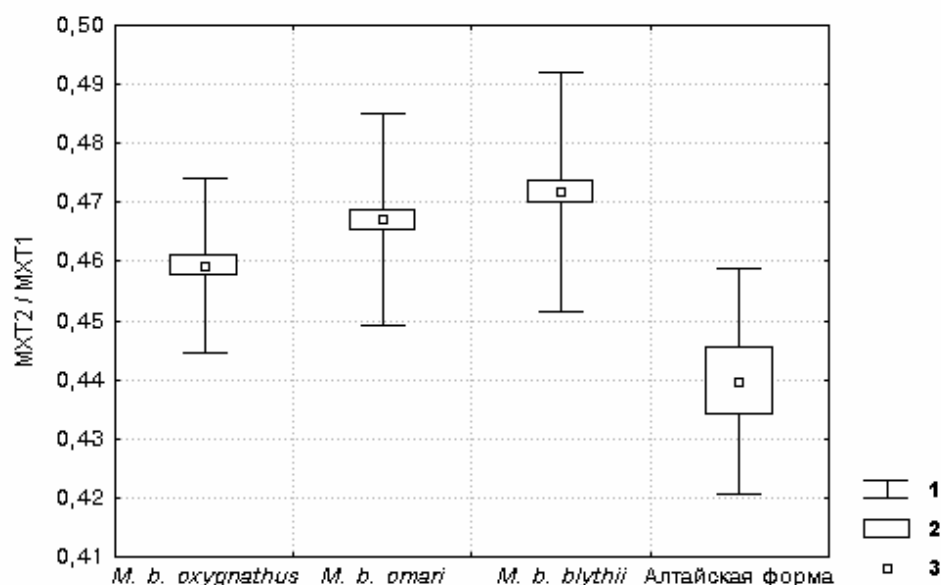


Рис. 3. Относительная длина передней части верхнего ряда зубов у разных подвидов остроухой ночницы: 1 — среднее значение  $\pm$  стандартное отклонение; 2 — среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка; 3 — среднее значение.

Fig. 3. Relative lengths of the anterior part of maxillar toothrow in different subspecies of *M. blythii*: 1 — mean value  $\pm$  standard deviation; 2 — mean value  $\pm$  standard error; 3 — mean value.

Таблица 5. Дисперсионный анализ достоверности различий в относительной длине передней части верхнего зубного ряда у разных подвидов остроухой ночницы

Table 5. ANOVA test for significance of difference in relative length of anterior part of maxillar toothrow in different subspecies of *M. blythii*

Дисперсия	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	Дисперсионное отношение	p, %
Объясненная	0,01429	3	0,004762	14,65	<0,0001
Остаточная	0,09133	281	0,000325		
Общая	0,10561				

экологическом отношении. Все три вида являются обитателями открытых пространств и лучше других ночниц (обычно тяготеющих к влажному климату) приспособлены к обитанию в аридных, даже полупустынных, местностях (северная Африка, Передняя Азия, Закавказье, центральная Азия). Поэтому можно предположить, что относительное удлинение передней части верхних зубных рядов каким-то образом является адаптацией к аридным условиям.

Это предположение согласуется с данными по остроухой ночнице, у подвидов которой с продвижением в засушливые области центральной Азии также наблюдаются тенденции к редукции  $P^3$  (Стрелков, 1972) и к относительному удлинению MXT2 (рис. 3, табл. 5; по данным из ст.: Дзевеин, 1995 а). Впрочем, если тенденция к редукции  $P^3$  достигает максимального выражения у алтайской остроухой ночницы (таксономический статус этой своеобразной формы неясен: Стрелков, 1972), то наибольшее значение отношения MXT2/MXT1 отмечено в среднеазиатских популяциях, относящихся к подвиду *M. blythii blythii*. У алтайских ночниц значения относительной длины передней части верхнего ряда зубов минимальны среди изученных популяций.

## Обсуждение

Обнаруженные зависимости между степенью редукции  $P^3$  и особенностями размеров и формы черепа ночниц характеризуют изучаемую совокупность в целом, а не виды по отдельности, и поэтому нуждаются в конкретизации. Высокая частная корреляция между краниометрическим признаком и  $PM3$  может свидетельствовать о реально существующей прямой или косвенной связи (например, об одинаково направленном изменении двух признаков в ходе эволюции таксона), однако в ряде случаев тенденция, характерная не для всего рода, а лишь для группы видов, столь сильна, что может обеспечить достоверную корреляцию даже если аналогичная тенденция отсутствует в других группах видов. Примером может служить удлинение верхней челюсти у представителей подрода *Myotis* в понимании Финдли (Findley, 1972) за счет увеличения задней (а у *M. emarginatus* — и передней) части зубного ряда. Отсутствие же такой корреляции может быть обусловлено как отсутствием связи между признаком и  $PM3$ , так и наличием в разных группах в рамках изучаемого таксона противоположно направленных трендов сопряженной изменчивости (что и наблюдалось в отношении МХТ2). Несомненно, что подобные тренды на разных таксономических уровнях могут существенно отличаться.

Наблюдаемые межвидовые различия являются, таким образом, результатом сочетания целого ряда тенденций эволюционного преобразования размера и пропорций, затронувших как лицевой, так и мозговой череп. Можно предполагать, в частности, что в эволюции ночниц происходило расширение скуловых дуг и основания черепа, в то время как мозговая капсула несколько сузилась. В данном случае не исключена координация с филогенетическими изменениями размеров и формы мозга.

Данные о редукции  $P^3$  и коррелированных изменениях черепа можно проинтерпретировать следующим образом. В ходе ранней дивергенции ночниц формировались группы, в которых экологическая специализация была связана с укорачиванием верхнего ряда зубов: *Myotis* в понимании Финдли (Findley, 1972) со сравнительно длинными верхними зубными рядами, *Selysius* с более короткими верхними зубными рядами и *Leuconoe* с еще более короткими верхними зубными рядами. При этом по комплексу краниометрических признаков два последних подрода ближе друг к другу, чем к *Myotis*. Вполне возможно, что эти группы являются сборными и на самом деле объединяют по несколько параллельных филогенетических линий (Дзеврин, 1995 б; Павлинов и др., 1995), однако обсуждение данной проблемы выходит за пределы настоящей работы, поскольку, так или иначе, в процессе дальнейшей эволюции во всех трех группах происходило уменьшение относительной длины передней части зубных рядов, которое у *Myotis* в понимании Дж. Тейта (Tate, 1941) и близких групп сочеталось с увеличением размеров коренных зубов. На эти общие тенденции наложилось вторичное удлинение передней части верхних зубных рядов у некоторых продвинутых в филогенетическом отношении видов.

Однако и в рамках данной интерпретации многие наблюдаемые у палеарктических ночниц корреляции труднообъяснимы. В первую очередь это касается тенденций эволюции нижней челюсти (у представителей подрода *Myotis* в понимании Финдли) и процесса удлинения передней части верхних зубных рядов (у *M. emarginatus*, *M. mystacinus* и *M. bucharensis*). Неясно, как тенденция к уменьшению нижней челюсти сочеталась в эволюции *Myotis* в понимании



Финдли с тенденцией к удлинению верхнего зубного ряда. Данная координация едва ли может быть исследована и проинтерпретирована без сравнительного анализа площади жевательной поверхности зубов, подобного тому, который провела в свое время П. Фримен (Freeman, 1988) для рукокрылых в целом.

Непонятно также функциональное значение перестроек передней части верхних зубных рядов у 3 видов ночниц, обитающих в аридных условиях, а также характер связи этих трансформаций с процессами упрощения зубной системы (редукция P<sup>3</sup>, протоконулюсов и т. п.), связанными, скорее всего, с адаптацией к питанию более жесткой пищей в условиях сухого климата (Стрелков, 1983). Далее, неясно, почему эта тенденция не проявляется у *M. longipes*, тоже живущей в аридной среде, да и вообще у ночниц с PM3<3. Впрочем, образ жизни даже усатой и трехцветной ночниц (не говоря уже о бухарской) изучены лишь в самых общих чертах, и уже это не позволяет строить сколько-нибудь надежные предположения об их адаптивных особенностях. Видимо, здесь необходим как экологический, так и биомеханический анализ трансформаций челюстей и зубных рядов.

- Дзеверин И. И. Краниометрическая изменчивость остроухих ночниц *Myotis blythi* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Зоол. журн. — 1995 а. — **74**, вып. 7. — С. 82–95.
- Дзеверин И. И. Краниометрическая изменчивость и эволюция ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae: *Myotis*) Палеарктики : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев : Ин-т зоологии НАН Украины, 1995 б. — 24 с.
- Дзеверин И. И. Одномерная схема фенетического разнообразия ночниц Палеарктики // Изв. Акад. наук. Сер. биол. — 1998. — № 2. — С. 258–265.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. — М. : Финансы и статистика, 1986. — Кн. 1. — 367 с.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. — М. : Финансы и статистика, 1987. — Кн. 2. — 352 с.
- Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи. — М. : Наука, 1973. — 900 с.
- Кузякин А. П. Летучие мыши (Систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). — М. : Сов. наука, 1950. — 444 с.
- Лихотоп Р. И., Паужа Д. А. Дополнительные зубы у *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) (Chiroptera, Vespertilionidae) // *Plecotus et al.* — 1998. — **1**. — С. 76–77.
- Павлинов И. Я., Борисенко А. В., Крускоп С. В., Яхонтов Е. Л. Млекопитающие Евразии. II. Non-Rodentia: систематико-географический справочник. — М. : Изд-во МГУ, 1995. — 336 с.
- Стрелков П. П. Отряд Chiroptera — Рукокрылые // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. — С. 122–218.
- Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // *Acta theriol.* — 1972. — **17**, fasc. 28. — S. 355–380.
- Стрелков П. П. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2 // Зоол. журн. — 1983. — **62**, вып. 2. — С. 259–270.
- Dzeverin I. I. The possible role of heterochronous transformations in the evolution of cranial structures of some Palearctic species of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Plecotus et al.* — 1999. — **2**. — P. 125–126.
- Findley J. S. Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis* // *System. Zool.* — 1972. — **21**, N 1. — P. 31–52.
- Freeman P. W. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations // *Biol. Journ. Linnaean Soc.* — 1988. — **33**. — P. 249–272.
- Hill J. E., Harrison D. L. The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera, Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus* and the descriptions of a new genus and subgenus // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* — 1987. — **52**, N 7. — P. 225–305.

- Hill J. E., Topál G.* The affinities of *Pipistrellus ridleyi* Thomas, 1898 and *Glischropus rosseti* Oey, 1951 (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* — 1973. — **24**, N 9. — P. 447–454.
- Menu H.* Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 1-e partie: Étude des morphologies dentaires // *Palæovertebrata*. — 1985. — **15**, fasc. 2. — P. 71–128.
- Menu H.* Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 2-e partie: Implications systematiques et phylogéniques // *Palæovertebrata*. — 1987. — **17**, fasc. 3. — P. 77–150.
- Smith J. D.* Chiropteran evolution // *Texas Technical University Museum special publications*. — 1976. — N 10. — P. 49–69.
- Tate G. H. H.* A review of the genus *Myotis* (Chiroptera) of Eurasia, with special reference to species occurring in the East Indies // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* — 1941. — **78**, Art. 8. — P. 537–565.
- Wallin L.* The Japanese bat fauna. A comparative study of chorology, species diversity, and ecological differentiation // *Zoologiska bidrag från Uppsala*. — 1969. — **37**, H. 3–4. — S. 223–440.
- Woloszyn B. W.* Pliocene and Pleistocene bats of Poland // *Acta Paleontol. Pol.* — 1987. — **32**, N 3–4. — P. 207–325.