

УДК 599.426:592/599:001.4

Поиск морфологических различий между генетически разнородными бурыми ушанами (*Plecotus auritus* s. lato, Vespertilionidae)

Т.М. Булкина, С.В. Крускоп

В свете недавнего, основанного преимущественно на молекулярных данных разделения ушанов на значительное число форм видового ранга обсуждаются морфологические различия двух из них, наиболее распространенных на территории России: западного *Plecotus auritus* s. str. и живущего к востоку от Енисея *P. ognevi*. Размеры черепа и зубов, как и внешние размеры восточной формы в среднем больше, чем западной. Но по всем измерениям между ними существует широкое перекрытие. Устойчивых качественных различий в строении черепа и зубов нам найти не удалось. Внешне восточные бурые ушаны обладают более узкими козелками и более длинным первым пальцем крыла (измеренного без когтя). Обыкновенный и сибирский бурые ушаны не демонстрируют единого паттерна изменчивости, что говорит в пользу их видовой обособленности.

Ключевые слова: ушаны, *Plecotus auritus*, *Plecotus ognevi*, систематика, скрытые виды, Россия.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время представления о системе рукокрылых, в том числе и происходящих из относительно неплохо исследованных регионов, претерпевают значительные изменения. В значительной степени это связано с массовым привлечением молекулярно-генетических данных. Результатом стало выявление целого ряда таксонов, как неизвестных прежде, так и ранее не принятых исследователями (Ibanez et al. 2006; Mayer et al. 2007; Mayer, Helversen 2001a). Анализируя литературу, можно заметить, что в ряде случаев молекулярно-генетические данные послужили прекрасным "проявителем" таксона, оставшегося по каким-то причинам незамеченным (Helversen et al. 2001; Spitzenberger et al. 2002), либо дополнительным аргументом в пользу статуса таксона, выделенного на основе морфологических и иных признаков (Hulva et al. 2004; Matveev et al. 2005; Mayer, Helversen 2001b).

Нельзя, однако, не отметить, что результатом определенных успехов применения молекулярных методов стала некоторая эйфория, приведшая к выделению ряда таксонов только на основе генетических различий (Mayer et al. 2007). В то же время на данный момент известны как виды млекопитающих, и в том числе рукокрылых, практически идентичные по структуре митохондриальной ДНК (Mayer, Helversen 2001a; Ruedi, Castella 2003), так и примеры глубоко дивергентных митохондриальных линий в пределах одного морфологического вида (Ruedi, устн. сообщ.). Сейчас уже становится понятным, что молекулярная генетика являет собой хороший набор инструментов для таксономических исследований, но отнюдь не панацеею, способную ответить на все возникающие вопросы. Из этого следует, что, принимая во внимание результаты молекулярных исследований, выводы из них следует по возможности тестировать иными методами, не забывая и классическую морфологию (Will, Rubinoff 2004).

Одной из групп, подвергшихся в последнее десятилетие значительному пересмотру, являются евразийские ушаны *Plecotus* s. str. (Kruskop, Lavrenchenko 2000; Spitzenberger et al. 2001; Kiefer et al. 2002; Kiefer, Veith 2002; Benda et al. 2004;), число форм видового ранга которых увеличилось от двух (Коорман 1994) до девятнадцати (Стрелков 2006; Spitzenberger et al. 2006). Если для большинства ушанов Европы и средиземноморского региона диагностические признаки более или менее ясны (Dietz, Helversen 2004; Tvrtkovic et al. 2005), то диагностика восточно-палеарктических форм не разработана и взаимоотношения этих форм продолжают вызывать вопросы.

В пределах азиатской части бывшего СССР наиболее актуальной представляется диагностика сибирского ушана *P. ognevi*. Другие формы, выделенные как самостоятельные виды с этой территории и парapatричные с сибирским ушаном, ранее традиционно включались в состав *P. austriacus* s. lato и, соответственно, обладают формальными диагностическими признаками серого ушана: коротким когтем первого пальца крыла, маленькими надглазничными бугорками, сравнительно длинными клыками и большими слуховыми барабанами (Стрелков 1988; Paz 1994). При этом два из этих видов – *P. turkmenicus* и *P. kozlovi* – крупные пустынные формы с характерной очень светлой окраской. По размеру и общему тону окраски с бурыми ушанами сходен только *P. strelkovi*. Сибирский же ушан до последнего времени рассматривался в составе *P. auritus*, причем на большей части своего ареала не обособлялся от него даже на подвидовом уровне. Это отчасти говорит о невнимательности многочисленных исследователей, однако в то же время свидетельствует о значительном сходстве обоих бурых ушанов и неочевидности различий между ними.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выявления морфологических различий между обыкновенным и сибирским бурыми ушанами были обработаны коллекционные материалы по роду *Plecotus*, хранящиеся в Зоологическом музее Московского университета (ЗММУ) и в Зоологическом институте РАН (ЗИН). Использованы только полностью выросшие зверьки, утратившие зоны роста в длинных костях крыла. Промерено 38 черепов *Plecotus auritus* из центральных и южных областей Европейской России, Поволжья, Предуралья и из Центральной Европы; 32 черепа *Plecotus ognevi* из Южной Сибири, Забайкалья, Приморья и с Сахалина; 18 черепов *Plecotus strelkovi* из Средней Азии. Для изучения внешней морфологии использовано по 23 экземпляра *P. auritus* и *P. ognevi*, пять *P. strelkovi* и семь *P. kozlovi*. Всего исследовано 88 черепов и около 50 зверьков, тотально зафиксированных в спирту.

С каждого черепа снято 17 промеров (табл. 1): наибольшая длина (TL), кондило-канинная длина (CCL), ширина заглазничного сжатия (POW), ширина мастоидной области (MW), ширина роstralной части между подглазничными отверстиями (RW), ширина между наружными краями верхних клыков (CC), ширина между наружными краями последних верхних коренных (M^3M^3), длина верхнего зубного ряда (CM^3), длина верхнего ряда молярiformных зубов (P^4M^3), длина основания коронки клыка (CL), высота коронки верхнего клыка (CH), длина коронки последнего верхнего коренного (M^3L), ширина коронки последнего верхнего коренного (M^3W), длина слуховых барабанов (ABL), ширина черепа между внешними краями затылочных мышечков (OPW), длина нижней челюсти до заднего края сочленовного отростка (MdL), длина нижнего зубного ряда (cm^3). Все черепные промеры делались при помощи электронного штангенциркуля под бинокляром с точностью до 0.01 мм. Дальнейшая обработка данных производилась методами пошагового дискриминантного анализа и анализа главных компонент в программе Statistica for Windows, построение графиков произведено в программе Excel for Windows XP.

На тотально фиксированных экземплярах измерены длина предплечья, длина уха и козелка, максимальная ширина козелка, длина первого пальца передней конечности без когтя, длина когтя первого пальца, продольный диаметр надглазничных бугорков и расстояние между ними.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Посредством дискриминантного анализа черепных промеров выявлены определенные, хотя и не дискретные различия между обсуждаемыми форма-

ми. На диаграмме (рис. 1) видно, что обыкновенный и сибирский бурый ушаны образуют два незначительно перекрывающихся "облака", разделенных в первую очередь по II дискриминантной функции, наиболее скоррелированной с P^4M^3 и MdL . Различия эти очевидно меньше, чем между каждой из этих форм и среднеазиатским *P. strelkovi*, относящимся к той же филогенетической линии и предположительно более близким к *P. ognevi*, чем к *P. auritus* (Spitzenberger et al. 2006). Квадрат дистанций Махаланобиса тоже показывает примерно вдвое большие различия ушана Стрелкова от обоих бурых ушанов, чем между последними (20.96 и 22.5; 10.0 между *P. auritus* и *P. ognevi*).

Таблица 1. Некоторые промеры черепа и зубов трех видов ушанов.

Table 1. Selected cranial and dental measurements of three long-eared bat species.

Промер	<i>Plecotus auritus</i> s. str. n=38				<i>Plecotus ognevi</i> n=32				<i>Plecotus strelkovi</i> n=18			
	min	max	M	SD	min	max	M	SD	min	max	M	SD
<i>TL</i>	15.60	16.90	16.23	0.33	16.34	17.67	16.82	0.30	15.86	17.30	16.65	0.43
<i>CCL</i>	13.87	15.22	14.42	0.30	14.62	15.79	15.07	0.24	13.92	15.43	14.75	0.48
<i>POW</i>	3.16	3.81	3.60	1.13	3.38	3.70	3.60	0.09	3.10	3.74	3.42	0.15
<i>MW</i>	8.32	9.17	8.85	0.18	8.31	9.46	0.03	0.24	8.33	9.65	8.95	0.34
<i>CC</i>	3.55	4.02	3.80	0.11	3.83	4.29	4.00	0.09	3.17	3.88	3.66	0.19
M^3M^3	5.70	6.39	6.16	0.16	5.96	6.83	6.35	0.18	5.32	9.37	6.29	0.85
CM^3	5.01	5.51	5.27	0.12	5.36	6.32	5.64	0.18	5.14	5.76	5.45	0.17
P^4M^3	3.65	4.04	3.87	0.09	3.95	4.32	4.14	0.09	3.82	4.43	4.05	0.17
<i>CL</i>	0.74	0.99	0.90	0.05	0.84	1.09	0.98	0.06	0.67	0.97	0.85	0.08
<i>CH</i>	1.35	1.93	1.65	0.11	1.43	1.95	1.73	0.11	1.60	1.93	1.79	0.08
M^3L	0.81	1.03	0.90	0.04	0.47	0.96	0.91	0.09	0.85	0.99	0.92	0.04
M^3W	1.50	1.68	1.61	0.05	1.02	1.81	1.65	0.14	1.46	1.68	1.58	0.06
<i>ABL</i>	3.75	4.34	3.96	0.15	3.88	4.37	4.09	0.11	3.92	4.74	4.33	0.10
<i>OPW</i>	4.14	5.13	4.76	0.22	3.90	5.95	4.96	0.32	4.37	5.31	4.76	0.29
<i>MdL</i>	9.59	10.90	10.32	0.27	10.03	11.60	10.97	0.29	10.16	11.17	10.65	0.33
cm^3	5.10	5.98	5.64	0.16	5.29	6.95	6.02	0.27	5.20	6.12	5.85	0.24
<i>RW</i>	4.04	4.55	4.35	0.12	4.14	4.79	4.39	0.15	4.00	4.64	4.37	0.18

Анализ главных компонент, что неудивительно, разделяет выборки несколько хуже, чем дискриминантный анализ, но степень их перекрывания оказывается вполне ожидаемой для близких видов (не изображено). Наилучшее разделение форм наблюдается в пространстве I и II главных компо-

нент. В отличие от предыдущего анализа основные различия между *P. auritus* и *P. ognevi* обнаруживаются по I главной компоненте (собственное число 6.792% от общей дисперсии 39.954; скоррелирована с *TL*, *CCL*, *MW*, P^4M^3 и *MdL*). Третья главная компонента (собственное число 10.176% от общей дисперсии 8.451; скоррелирована с *CL*) разделяет *P. ognevi* и *P. strelkovi*. Следует отметить, что анализ в целом демонстрирует сравнительно низкую структурированность морфопространства рассматриваемых форм; совокупный процент от общей дисперсии превышает 70% только у первых пяти главных компонент.

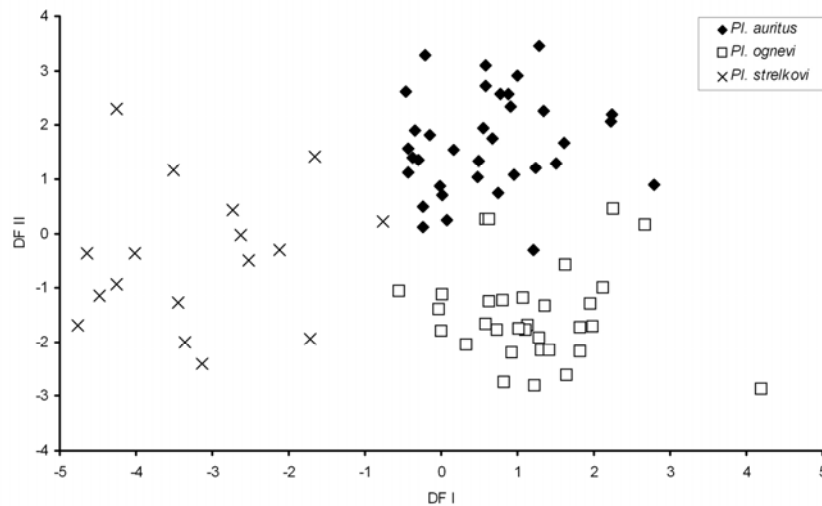


Рис. 1. Распределение трех видов ушанов в пространстве I и II дискриминантных функций, основанных на измерениях черепа и зубов. Первая функция положительно коррелирует с *CC*, *POW* и *CL* (коэффициенты корреляции 0.505, 0.331 и 0.396 соответственно), вторая – отрицательно с P^4M^3 , *CC*, *ABL* и *MdL* (-0.767, -0.388, -0.345 и -0.694).

Fig. 1. Distribution of three long-eared bat species in the space of the first two discriminant functions, based on the cranial and dental measurements. DF I positively correlates with *CC*, *POW* and *CL* (coefficients of correlation 0.505, 0.331 and 0.396, respectively), DF II – negatively with P^4M^3 , *CC*, *ABL* and *MdL* (-0.767, -0.388, -0.345 and -0.694).

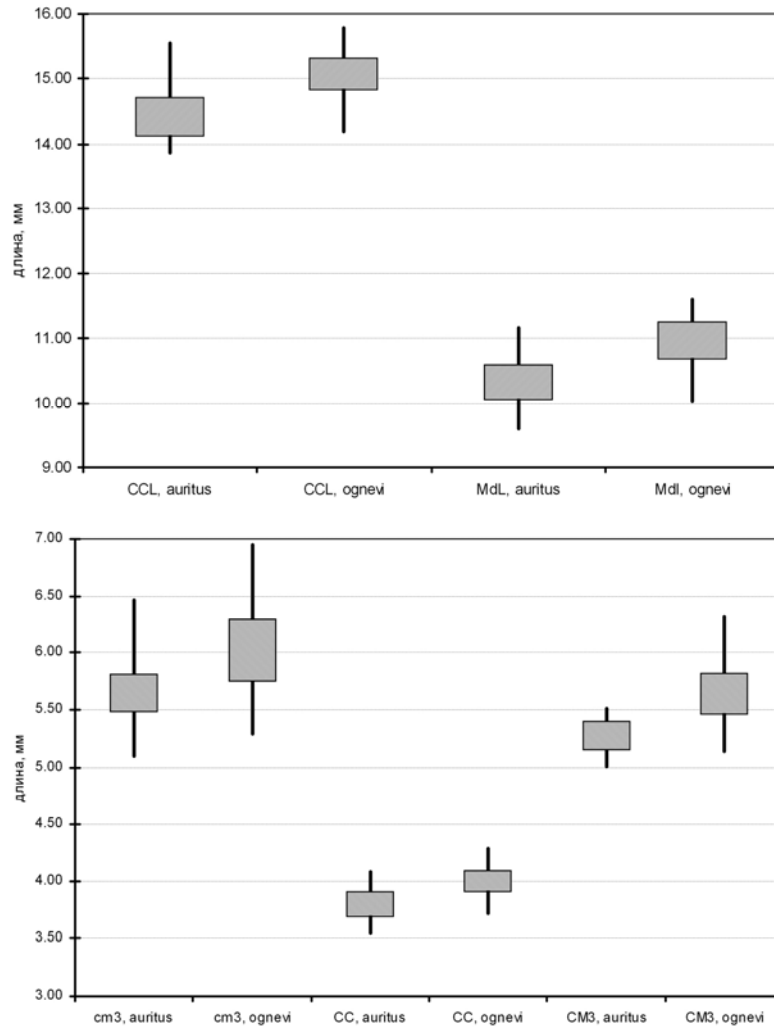


Рис. 2. Ящичные диаграммы (SD, min, max) некоторых измерений черепа двух видов бурых ушанов.

Fig. 2. Box plots (SD, min, max) for selected cranial measurements of two long-eared bat species.

Непосредственное сравнение черепных промеров показывает наличие перекрытия по каждому из них, хотя *P. ognevi* в среднем крупнее (рис. 2, табл. 1). Следует, впрочем, отметить, что в пределах стандартного отклонения (т.е. приблизительно 79% измеренных *P. auritus* и 78% *P. ognevi*) значения *CCL* не перекрываются; то же относится и к ряду других промеров, в частности, к *CC*, *MdL* и *CM*³. Учитывая, что отклонения в выборках есть в обе стороны от среднего, более 85% зверьков могут быть идентифицированы по промерам черепа.

Внешние промеры сибирского ушана тоже в среднем несколько больше, чем у бурого. Исключение составляет ширина козелка, которая у сибирского ушана в среднем меньше. Однако и по этому промеру, а также по его соотношению с длиной козелка существует значительное перекрытие, не позволяющее однозначно определять видовую принадлежность.

При поиске возможных внешних различий мы обратили внимание на признак, предложенный ранее для различения *P. auritus* и *P. austriacus* в широком смысле, – размер надглазничных бугорков (Стрелков 1988). Наше предположение, что у сибирского ушана эти бугорки меньше, чем у обыкновенного, отчасти подтвердилось. У последнего в среднем расстояние между бугорками составляет чуть более полутора длин каждого из них, тогда как у сибирского ушана – примерно две длины. Но значения этого соотношения широко перекрываются и резко отделяют обсуждаемые формы от *P. kozlovi* или *P. strelkovi*, прежде относимых к серому ушану.

Среди внешних промеров едва ли не самые надежные различия обнаружены по длине первого пальца крыла без когтя. У всех *P. auritus* она была меньше 7.5 мм (n=23), тогда как у большинства *P. ognevi* (20 из 23) – более 7.6 мм. Размеры же самого когтя оказались сходны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ф. Шпиценбергер с соавторами (Spitzenberger et al. 2006) пишут о различиях бурого и сибирского ушанов как вполне очевидных и приводят иллюстрацию хорошего разделения видовых выборок по крайней мере в пространстве дискриминантных функций. Мы же, как было сказано выше, не получили полного разобщения выборок *P. auritus* и *P. ognevi* ни по многомерным данным, ни по отдельным промерам. В цитируемой работе упоминается выраженный изгиб лобного профиля черепа сибирского ушана. Однако, хотя при сравнении черепов обеих форм этот признак заметен, он с трудом может быть формализован и, соответственно, его диагностическая ценность неоднозначна. Учитывая, что предположение о таксономическом

статусе *P. ognevi*, да и ряда других форм, было основано прежде всего на анализе сравнительно короткой последовательности митохондриальной ДНК, его видовой ранг в принципе мог бы быть поставлен под сомнение.

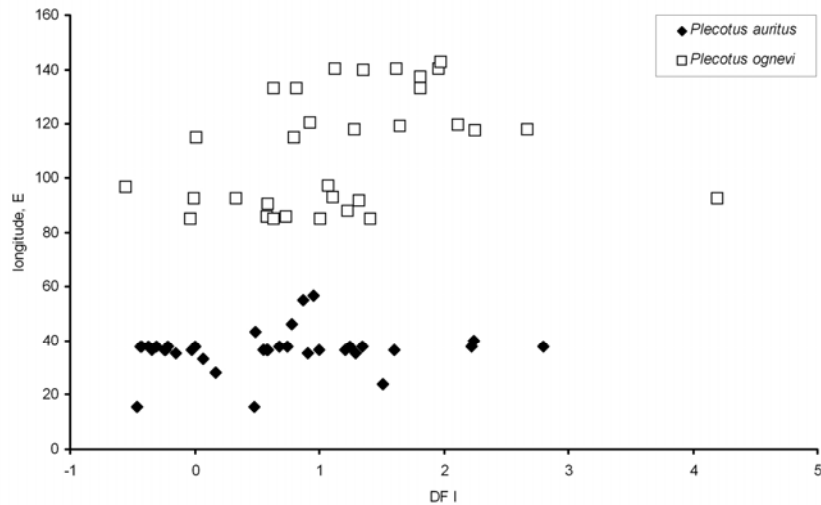


Рис. 3. Соотношения значений I дискриминантной функции, вычисленной на основе черепных промеров, и географической долготы.

Fig. 3. Relations between the values of I discriminant function based on cranial measurements and geographic longitude of the origin of the specimens.

В пользу высокого уровня обособленности сибирского ушана говорит отсутствие какой-либо закономерности в географической изменчивости. Сопоставление значений I дискриминантной функции с географической долготой (рис. 3) наглядно демонстрирует отсутствие клинальной изменчивости в направлении с запада на восток у обеих обсуждаемых форм. Коэффициенты корреляции I дискриминантной функции с географической долготой для *P. auritus* и *P. ognevi* 0.167 и 0.308 соответственно. Для II дискриминантной функции, по которой отличия между обсуждаемыми видами более выражены, эти коэффициенты вообще на порядок меньше. Для отдельных промеров черепа эта корреляция еще ниже: для *CCL* ее коэффициент 0.080 и 0.031.

Таким образом, можно согласиться с утверждением о видовой самостоятельности сибирского ушана. Хотя между этим видом и ушаном западной

Палеарктики существует большое морфологическое сходство и все промеры, как черепные, так и внешние, у исследованных видов перекрываются, более 80% коллекционных экземпляров может быть идентифицировано по отдельным промерам либо путем дискриминантного анализа при наличии обучающих выборок. Отличие *P. strelkovi* и *P. kozlovi* от обоих бурых ушанов гораздо очевиднее и не вызывает сомнений в их обособленности. То, что оба этих вида предположительно более близки к *P. ognevi*, чем все они к обыкновенному ушану (Spitzenberger et al. 2006), служит, с одной стороны, дополнительным серьезным аргументом в пользу видовой самостоятельности сибирского ушана, а с другой стороны – свидетельствует о необходимости новых молекулярно-генетических исследований с привлечением в первую очередь ядерных генов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность А.О. Аверьянову за разрешение обработать коллекционные материалы Зоологического института РАН, Г.И. Барановой – за помощь в обработке этой коллекции, А.А. Лисовскому – за помощь во время полевых работ и за дельные советы в ходе обработки материала, Н.Н. Спасской и О.Г. Нановой – за своевременную препаровку необходимых экземпляров. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 09-04-00283-а и 10-04-00683-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Стрелков П.П. 1988. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*P. austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1. – Зоол. журн. **67(1)**: 90–101.
- Стрелков П.П. 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода *Plecotus*. – *Plecotus et al.* **9**: 3–7.
- Benda P., Kiefer A., Hanak V., Veith M. 2004. Systematic status of African populations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). – *Folia Zoologica* **53**: 1–47.
- Dietz C., Helversen O. von. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic publication. 72 pp.
- Helversen O. von, Heller K.G., Mayer F., Volleth M., Gombokoto P. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. – *Naturwissenschaften* **88(5)**: 217–223.
- Hulva P., Horacek I., Strelkov P.P., Benda P. 2004. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32(3)**: 1023–1035.
- Ibanez C., Garcia-Mudarra J.L., Ruedi M., Stadelmann B., Juste J. 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. – *Acta Chiropterologica* **8(2)**: 227–297.

- Kiefer A., Mayer F., Kosuch J., Helversen O. von, Veith M. 2002. Conflicting molecular phylogenies of European long-eared bats (*Plecotus*) can be explained by cryptic diversity. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **25(3)**: 557–566.
- Kiefer A., Veith M. 2002. A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera: Vespertilionidae). – *Myotis* **39**: 5–16.
- Koopman K.F. 1994. Chiroptera: Systematics. 217 pp.
- Kruskop S.V., Lavrenchenko L.A. 2000. A new species of long-eared bat (*Plecotus*; Vespertilionidae, Mammalia) from Ethiopia. – *Myotis* **38**: 5–17.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera). – *Acta Chiropterologica* **7(1)**: 23–37.
- Mayer F., Dietz C., Kiefer A. 2007. Molecular species identification boosts bat diversity. – *Frontiers in Zoology* **4(4)**.
- Mayer F., Helversen O. von. 2001a. Cryptic diversity in European bats. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268(1478)**: 1825–1832.
- Mayer F., Helversen O.V. 2001b. Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe. – *Biological Journal of the Linnean Society* **74**: 365–374.
- Paz O. de. 1994. Systematic position of *Plecotus* (Geoffroy, 1818) from the Iberian peninsula (Mammalia: Chiroptera). – *Mammalia* **58(3)**: 423–432.
- Ruedi M., Castella V. 2003. Genetic consequences of the ice ages on nurseries of the bat *Myotis myotis*: a mitochondrial and nuclear survey. – *Molecular Ecology* **12(6)**: 1527–1540.
- Spitzenberger F., Haring E., Tvrtkovic N. 2002. *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. – *Natura Croatica* **11(1)**: 1–18.
- Spitzenberger F., Pialek J., Haring E. 2001. Systematics of the genus *Plecotus* (Mammalia, Vespertilionidae) in Austria based on morphometric and molecular investigations. – *Folia Zoologica* **50(3)**: 161–172.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. – *Zoologica Scripta* **35(3)**: 187–230.
- Tvrtkovic N., Pavlinic I., Haring E. 2005. Four species of long-eared bats (*Plecotus* Geoffroy, 1818; Mammalia, Vespertilionidae) in Croatia: field identification and distribution. – *Folia Zoologica* **54(1-2)**: 75–88.
- Will K., Rubinoff D. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. – *Cladistics* **20(1)**: 47–55.

SUMMARY

Bulkina T.M., Kruskop S.V. 2009. Search for morphological differences between genetically distinct brown long-eared bats (*Plecotus auritus* s. lato, Vespertilionidae). – *Plecotus et al.* **11-12**: 3–13.

In the light of recent separation of long-eared bats into large number of species-level forms based mainly on molecular data, morphological differences of two of them have been

investigated. These two are so-called brown long-eared bats: western *Plecotus auritus* s. str. and *P. ognevi* inhabiting territory east from Yenisei River.

We examined collections of long-eared bats held by Zoological Museum of Moscow State University and Zoological Institute of Russian Academy of Sciences.

Seventeen cranial and dental measurements were taken from each specimen (Table 1): total length of skull (*TL*), canilocanine length (*CCL*), width of postorbital constriction (*POW*), mastoid width (*MW*), width across cingula of upper canines (*CC*), width across upper third molars (M^3M^3), length of upper tooth-row (CM^3), length of upper molariform tooth-row (P^4M^3), length of cingulum of canine (*CL*), height of upper canine (*CH*), length of the third upper molar (M^3L), width of the third upper molar (M^3W), auditory bulla length (*ABL*), width across occipital processes (*OPW*), length of mandible (*MdL*), length of lower tooth-row (cm^3), rostral width between infraorbital foramina (*RW*).

Differences between two forms seem to be less obvious than it was stated previously. Skull and dental measurements as well as external characters in the eastern species are somewhat larger than in western one. However, there are overlaps in all the measurements between two forms. We also did not find stable and well-formalized differences in quantitative features of skull or teeth. Nevertheless, more than 80% of brown long-eared bats could be identified either by craniodental or by external measurements. Externally Siberian brown long-eared bats possess proportionally narrower tragi and longer thumb.

Key words: long-eared bats, *Plecotus auritus*, *Plecotus ognevi*, taxonomy, cryptic species, Russia.

Адреса авторов:

Татьяна Михайловна БУЛКИНА (humulus@mail.ru)
 Московский педагогический государственный университет
 Биолого-химический факультет
 ул. Кибальчича, 6, Москва 129366
 Сергей Вадимович КРУСКОП (kruskop@zmmu.msu.ru)
 Зоологический музей Московского государственного университета
 ул. Большая Никитская, 6, Москва 125009

Authors' addresses:

Tatiana M. BULKINA (humulus@mail.ru)
 Moscow Pedagogical State University, Faculty of Biology and Chemistry
 ul. Kibalchicha 6, Moscow 129366, Russia
 Sergei V. KRUSKOP (kruskop@zmmu.msu.ru)
 Zoological Museum of Moscow State University
 ul. Bolshaya Nikitskaya 6, Moscow 125009, Russia