

УДК 599.426:575.82

Механизмы дивергенции остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам

М.А. Гхазали, И.И. Дзеве́рин

Определены масштабы дивергенции мандибулярных, в том числе одонтометрических, признаков большой ночницы, *Myotis myotis*, и остроухой ночницы, *M. blythii*, из восточноевропейских популяций (Карпаты, Крым). Реальные различия двух видов по мандибулярным признакам оказались значительно ниже, чем теоретические оценки, основанные на предположении, что дивергенция этих близких видов была вызвана исключительно случайными процессами – мутациями, генетическим дрейфом или отбором с часто и произвольно изменяющимся направлением. По-видимому, одонтометрические признаки изученных видов ночниц в течение длительного времени поддерживаются в основном стабилизирующим отбором.

Ключевые слова: *Myotis blythii oxugnathus*, *Myotis myotis myotis*, нижняя челюсть, зубы, дивергенция, стабилизирующий отбор.

ВВЕДЕНИЕ

Остроухая ночница *Myotis blythii* (Tomes, 1857) и большая ночница *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) – филогенетически близкие и морфологически сходные, трудноразличимые виды (Стрелков 1972; Arlettaz 1996; Arlettaz et al. 1991, 1993, 1997; Benda 1994; Benda, Horáček 1994-1995, 1995; Гхазали 2004). Большая ночница крупнее, чем остроухая ночница, однако по большинству метрических признаков наблюдается значительная трансгрессия. Поэтому идентификация этих видов основана на многомерных статистических методах.

По степени молекулярной дивергенции можно предположить, что оба вида произошли от общего предка примерно 1 млн лет назад (Ruedi, Mayer 2001). По палеонтологическим данным время расхождения этих видов датируется плейстоценом (Arlettaz et al. 1997). Цель настоящей работы – выяснить, какие именно эволюционные механизмы могли сформировать различия между остроухой и большой ночницей по мандибулярным и, прежде всего, одонтометрическим признакам.

Зубная система во многом является отображением пищевых приспособлений животных. Например, для удержания и умерщвления крупной добычи необходимы острые большие клыки. Для употребления твердой пищи – вы-

сокий венечный отросток, массивные челюсти, большие жевательные поверхности моляров (Freeman 1998).

Морфогенез зубной системы и черепа различен. Прорезавшиеся постоянные зубы больше не растут, а с возрастом только уменьшаются по высоте (стираются), при этом у моляров стачивается рельеф коронки. Череп развивается более длительное время. Рост черепа в длину у остроухой ночницы завершается в течение первого года жизни, у большой ночницы растягивается на 2–3 года, хотя по поперечным промерам рост черепа у обоих видов сходен (Benda 1994). Сложности при определении этих видов заключаются в том, что *M. myotis* с не полностью сформировавшимся черепом могут напоминать взрослых *M. blythii*. Таким образом, пока череп продолжает расти, зубы уже окончательно сформированы и позволяют точнее определять межгрупповые различия.

Динамику количественных признаков в популяции определяют в основном естественный отбор и случайный генетический дрейф. Гипотезы о соотношении влияния этих факторов можно проверить, сравнивая реальные темпы эволюции с ожидаемыми теоретически. В настоящей работе темпы дивергенции были измерены по методу Линча (Lynch 1990). Этот исследователь предложил использовать в качестве показателя степени дивергенции двух видов (или иных таксонов) прирост межгрупповой дисперсии относительно внутригрупповой за одно поколение: $D = V_B / (V_W \cdot t)$, где V_B – межгрупповая дисперсия двух видов общего происхождения, V_W – внутригрупповая дисперсия и t – удвоенное число поколений с момента их отделения от общего предка.

В качестве нулевой гипотезы принимается предположение, что наблюдаемые межгрупповые различия сформированы случайными процессами, то есть мутациями и генетическим дрейфом или отбором с произвольно изменяющимся направлением. Тогда D находится в пределах от 10^{-4} до 10^{-2} . Эта оценка основана на прямых измерениях увеличения дисперсии скелетных структур млекопитающих за счет новых мутаций, происходящих в течение одного поколения (Turelli et al. 1988; Lynch 1990). Если $D > 10^{-2}$, то следует предположить, что доминирующим фактором эволюции был движущий отбор. Если же $D < 10^{-4}$, то можно полагать, что дивергенция была замедлена действием стабилизирующего отбора.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы выборки из восточноевропейских популяций рассматриваемых ночниц. *M. blythii* представлена сборами из Карадага (Крым, 47 особей) и Закарпатской области (22 особи): 28 самцов (преимущественно из Закарпатья) и 41 самка (большинство из Карадага). Особи *M. myotis* представлены сборами из западных регионов Украины (4 из Львовской и Тернопольской областей, 20 из Закарпатья), среди них 13 самцов и 11 самок. Остроухих ночниц, обитающих в этих регионах, относят к подвиду *M. b. oxygnathus*

(Monticelli, 1885), а больших ночниц – к подвиду *M. m. myotis* (Borkhausen, 1797). Всего в работе исследовано 93 черепа взрослых ночниц: 69 *M. blythii* и 24 *M. myotis*. Обе выборки были достаточно гомогенными, и анализ для каждого вида проводился по всей совокупности особей.

С правой стороны каждого черепа было снято по 17 зубных и 14 нижнечелюстных промеров (табл. 1). Промеры зубов выполнялись по стандартным методикам (Sigé 1968). Все промеры трансформированы в десятичные логарифмы.

Оценки V_W и V_B , необходимые для расчета степени дивергенции, были рассчитаны по стандартной методике дисперсионного анализа (Аффифи, Эйзен 1982; Lynch 1990) по формулам $V_W = MS_R$ и $V_B = (1/n_0)(MS_F - MS_R)$, где V_W – несмещенная оценка внутригрупповой дисперсии, V_B – несмещенная оценка межгрупповой дисперсии, MS_F и MS_R – соответственно факториальный и остаточный средний квадрат в модели однофакторного одномерного дисперсионного анализа межвидовых различий, n_0 – коэффициент, определяемый объемами выборок изучаемых видов.

Если сравнение идет по двум видам, то

$$MS_F = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} (M_1 - M_2)^2, \quad MS_R = \frac{(N_1 - 1)S_1^2 + (N_2 - 1)S_2^2}{N_1 + N_2 - 2}, \quad n_0 = N_1 + N_2 - \frac{N_1^2 + N_2^2}{N_1 + N_2},$$

где N_1 и N_2 – объемы выборок двух видов; M_1 , M_2 и S_1 , S_2 – средние значения и стандартные отклонения выборок (Аффифи, Эйзен 1982; Lynch 1990). В качестве показателя общей изменчивости был использован коэффициент вариации $Q = (S/M) \cdot 100\%$.

Для определения средней продолжительности поколения были использованы данные о численности и участии в размножении самок разного возраста в летних колониях одной из популяций *M. myotis* (Hogáček 1985). Средний возраст рожающих самок равен в этой популяции 4.4 года; это значение было принято нами в качестве приблизительной оценки средней продолжительности поколения. То есть современные популяции остроухой и большой ночниц разделяет примерно $t = 2 \cdot (10^6 / 4.4) \approx 4.44 \cdot 10^5$ поколений.

Для проверки гипотезы мы использовали коэффициент корреляции Спирмана (R_s). Уровни значимости p были определены путем трансформации значений этого коэффициента в величины Z , имеющие распределение Стьюдента с K степенями свободы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Измеренные темпы дивергенции приведены в табл. 2. Значения статистики Линча оказались порядка $10^{-5} - 10^{-7}$, то есть меньше (для многих признаков – на порядки меньше) теоретически ожидаемых для дивергенции, вызванной исключительно мутациями и генетическим дрейфом.

В то же время полученные значения примерно одного порядка у разных признаков – челюстных и зубных (табл. 2). Вероятно, эволюционные изме-

нения происходили более или менее сбалансированно у всего комплекса признаков нижней челюсти.

Таблица 1. Список промеров нижней челюсти и нижних зубов.

Table 1. A list of jaw and lower tooth measurements.

№	Промеры / Measurements
1	длина нижней челюсти / length of mandible
2	длина зубного ряда / lower toothrow
3	расстояние между угловыми отростками / width across angular processes
4	суставными отростками / width across condyloid processes
5	венечными отростками / width across coronoid processes
6	угловым и суставным отростками / angular-condyloid distance
7	угловым и венечным отростками / angular-coronoid distance
8	суставным и венечным отростками / condyloid-coronoid distance
9	высота венечного отростка / hight of coronoid process
10	расстояние от С до углового отростка / C-angular distance
11	от С до суставного отростка / C-condyloid distance
12	от С до венечного отростка / C-coronoid distance
13	расстояние между P_4 / width across P_4
14	расстояние между M_3 / width across M_3
15	длина С / length of С
16	ширина С / width of С
17	длина P_2 / length of P_2
18	ширина P_2 / width of P_2
19	длина P_3 / length of P_3
20	ширина P_3 / width of P_3
21	длина P_4 / length of P_4
22	ширина P_4 / width of P_4
23	длина M_1 / length of M_1
24	ширина тригонида M_1 / trigonid width of M_1
25	ширина талонида M_1 / talonid width of M_1
26	длина M_2 / length of M_2
27	ширина тригонида M_2 / trigonid width of M_2
28	ширина талонида M_2 / talonid width of M_2
29	длина M_3 / length of M_3
30	ширина тригонида M_3 / trigonid width of M_3
31	ширина талонида M_3 / talonid width of M_3
32	отношение талонид/тригонид M_3 / talonid-trigonid ratio of M_3

Таблица 2. Статистические оценки изменчивости мандибулярных признаков *M. myotis* и *M. blythii*. Нумерация промеров как в табл. 1.

Table 2. Statistical estimates for variation of mandibular characters in *M. myotis* and *M. blythii*. Measurement numbers are as in Table 1.

№	V_B	V_W	D	Q, %	
				<i>M. blythii</i>	<i>M. myotis</i>
1	$1.06 \cdot 10^{-3}$	$1.46 \cdot 10^{-4}$	$1.60 \cdot 10^{-5}$	2.75	2.70
2	$1.42 \cdot 10^{-3}$	$1.42 \cdot 10^{-4}$	$2.19 \cdot 10^{-5}$	2.80	2.69
3	$1.21 \cdot 10^{-3}$	$8.42 \cdot 10^{-4}$	$3.16 \cdot 10^{-6}$	5.61	7.70
4	$8.03 \cdot 10^{-3}$	$4.61 \cdot 10^{-4}$	$3.83 \cdot 10^{-6}$	2.80	6.42
5	$4.63 \cdot 10^{-3}$	$3.18 \cdot 10^{-4}$	$3.21 \cdot 10^{-6}$	2.92	5.10
6	$1.17 \cdot 10^{-3}$	$3.49 \cdot 10^{-4}$	$7.39 \cdot 10^{-6}$	4.54	4.06
7	$1.17 \cdot 10^{-3}$	$4.01 \cdot 10^{-4}$	$6.40 \cdot 10^{-6}$	4.84	4.05
8	$9.25 \cdot 10^{-4}$	$3.87 \cdot 10^{-4}$	$5.26 \cdot 10^{-6}$	5.05	3.89
9	$1.84 \cdot 10^{-3}$	$1.46 \cdot 10^{-4}$	$2.76 \cdot 10^{-5}$	2.48	3.29
10	$9.30 \cdot 10^{-4}$	$1.91 \cdot 10^{-4}$	$1.07 \cdot 10^{-5}$	3.33	2.92
11	$1.10 \cdot 10^{-3}$	$1.56 \cdot 10^{-4}$	$1.56 \cdot 10^{-5}$	2.49	3.07
12	$1.63 \cdot 10^{-3}$	$3.14 \cdot 10^{-4}$	$1.14 \cdot 10^{-5}$	3.61	4.33
13	$1.85 \cdot 10^{-4}$	$1.38 \cdot 10^{-3}$	$2.95 \cdot 10^{-7}$	6.72	10.22
14	$-4.51 \cdot 10^{-5}$	$1.43 \cdot 10^{-3}$	$-6.94 \cdot 10^{-8}$	5.67	11.61
15	$1.07 \cdot 10^{-3}$	$1.42 \cdot 10^{-3}$	$1.66 \cdot 10^{-6}$	8.43	8.29
16	$8.74 \cdot 10^{-4}$	$3.81 \cdot 10^{-4}$	$5.05 \cdot 10^{-6}$	4.66	4.00
17	$2.82 \cdot 10^{-3}$	$7.75 \cdot 10^{-4}$	$8.00 \cdot 10^{-6}$	6.51	5.91
18	$3.21 \cdot 10^{-3}$	$7.94 \cdot 10^{-4}$	$8.88 \cdot 10^{-6}$	6.74	5.41
19	$1.20 \cdot 10^{-3}$	$1.39 \cdot 10^{-3}$	$1.90 \cdot 10^{-6}$	8.37	8.56
20	$4.46 \cdot 10^{-3}$	$7.42 \cdot 10^{-4}$	$1.32 \cdot 10^{-5}$	6.02	6.94
21	$3.60 \cdot 10^{-3}$	$6.87 \cdot 10^{-4}$	$1.15 \cdot 10^{-5}$	6.12	4.12
22	$3.79 \cdot 10^{-3}$	$6.92 \cdot 10^{-4}$	$1.21 \cdot 10^{-5}$	6.42	4.81
23	$9.51 \cdot 10^{-4}$	$2.68 \cdot 10^{-4}$	$7.82 \cdot 10^{-6}$	3.89	3.29
24	$2.38 \cdot 10^{-3}$	$1.04 \cdot 10^{-3}$	$5.05 \cdot 10^{-6}$	7.61	7.36
25	$1.65 \cdot 10^{-3}$	$5.74 \cdot 10^{-4}$	$6.31 \cdot 10^{-6}$	5.40	6.30
26	$1.48 \cdot 10^{-3}$	$2.12 \cdot 10^{-4}$	$1.53 \cdot 10^{-5}$	3.54	2.81
27	$2.29 \cdot 10^{-3}$	$9.19 \cdot 10^{-4}$	$5.49 \cdot 10^{-6}$	6.71	8.15
28	$1.74 \cdot 10^{-3}$	$4.72 \cdot 10^{-4}$	$8.13 \cdot 10^{-6}$	4.66	6.11
29	$9.07 \cdot 10^{-4}$	$2.79 \cdot 10^{-4}$	$7.15 \cdot 10^{-6}$	3.41	4.89
30	$2.51 \cdot 10^{-3}$	$7.20 \cdot 10^{-4}$	$7.67 \cdot 10^{-6}$	5.69	7.63
31	$-3.49 \cdot 10^{-5}$	$1.67 \cdot 10^{-3}$	$-4.59 \cdot 10^{-8}$	9.60	8.96
32	$2.87 \cdot 10^{-3}$	$1.54 \cdot 10^{-3}$	$4.11 \cdot 10^{-6}$	8.73	9.88

Наименьшая скорость дивергенции наблюдается для расстояния между P_4 (№ 13 в табл. 1 и 2, значение порядка 10^{-7}). Для расстояния между третьими молярами и ширины талонида третьего моляра (№№ 14 и 31 в табл. 2) были получены отрицательные значения скорости дивергенции. Это артефакт, вызванный тем, что для данных признаков MS_R больше, чем MS_F (то есть разброс значений признака у особей одного вида больше, чем различие между видами). Можно предположить, что скорость дивергенции этих признаков близка к нулю; по-видимому, они практически не изменялись в ходе дивергенции остроухой и большой ночниц. Скорость эволюции отношения талонид/тригонид M_3 (№ 32), то есть показателя формы этого зуба, находится в общих пределах, порядка 10^{-6} .

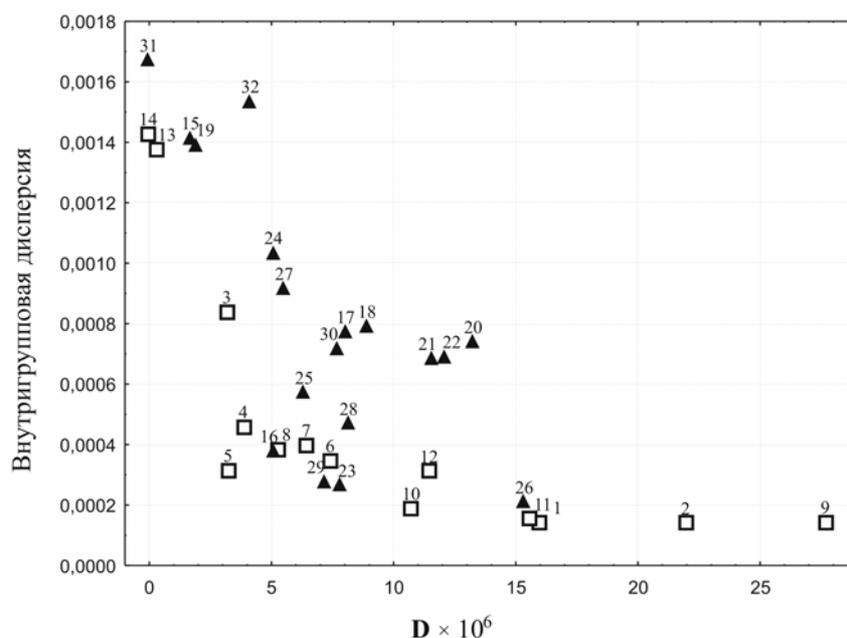


Рис. 1. Зависимость между коэффициентом Линча (D) и внутригрупповой дисперсией мандибулярных признаков *M. myotis* и *M. blythii*. Треугольники – зубные промеры, квадраты – челюстные промеры. Нумерация промеров как в табл. 1.

Fig. 1. Dependence between Lynch's statistics (D) and within-group variance for mandibular characters in *M. myotis* and *M. blythii*. Triangles indicate dental characters, and squares indicate jaw characters. Measurement numbers are as in Table 1.

Значения D и V_W связаны отрицательной корреляцией (рис. 1; $R_S = -0.71$, $Z = -5.48$; $K = 32$; $p < 0.0001$). Между D и V_B обнаружена небольшая положительная зависимость (рис. 2; $R_S = 0.51$, $Z = 3.29$; $K = 32$; $p < 0.003$). Зубные

признаки заметно отличаются по характеру изменчивости от челюстных. В основании групп находятся как челюстные, так и зубные признаки с низкой V_B , но высокой V_W . Таким образом, сюда попадают признаки с высокой внутривидовой изменчивостью. Более стабильные признаки (многие челюстные и № 26) имеют низкие V_B и V_W , поэтому они отделяются от более изменчивых зубных признаков (с высокими V_B и V_W). Корреляции между V_B и V_W не обнаружено ($R_S = 0.13$, $Z = 0.72$; $K = 32$; $p < 0.479$).

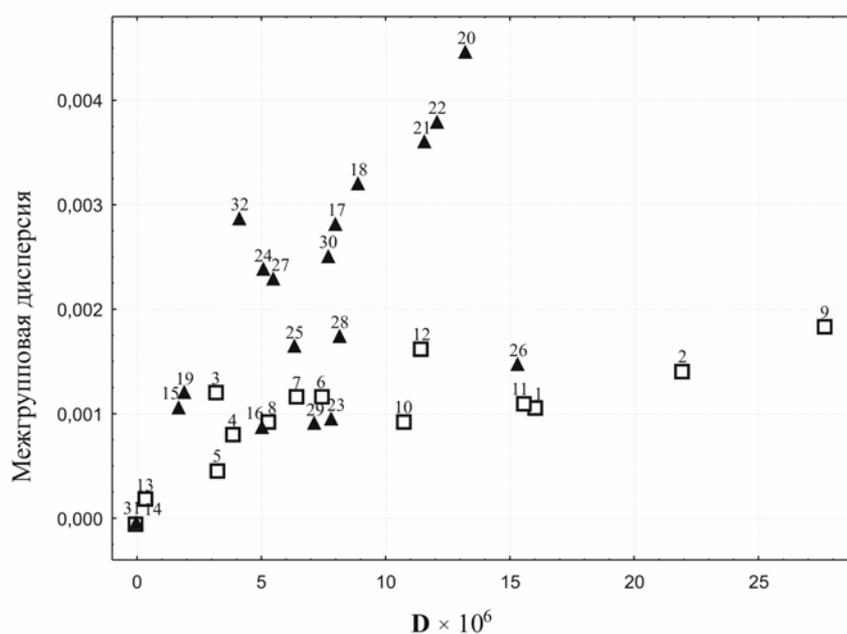


Рис. 2. Зависимость между коэффициентом Линча (D) и межгрупповой дисперсией мандибулярных признаков *M. myotis* и *M. blythii*. Обозначения как на рис. 1.

Fig. 2. Dependence between Lynch's statistics (D) and between-group variance for mandibular characters in *M. myotis* and *M. blythii*. The notation is as in Fig. 1.

По характеру соотношения меж- и внутривидовой изменчивости все изученные признаки можно разделить на две группы (рис. 3). Для большинства признаков V_B возрастает с возрастанием V_W , и отношение V_B/V_W мало увеличивается. Часть признаков (на рисунке обведены пунктирной линией: №№ 13, 14, 15, 19, 31) отличается, напротив, весьма значительными величинами V_W при невысоких значениях V_B . Эти промеры характеризуют структуры с явно пониженной функциональной нагрузкой. Внутригрупповая изменчивость у таких рудиментарных структур увеличена, а межгрупповые различия примерно такие же, как и у остальных признаков.

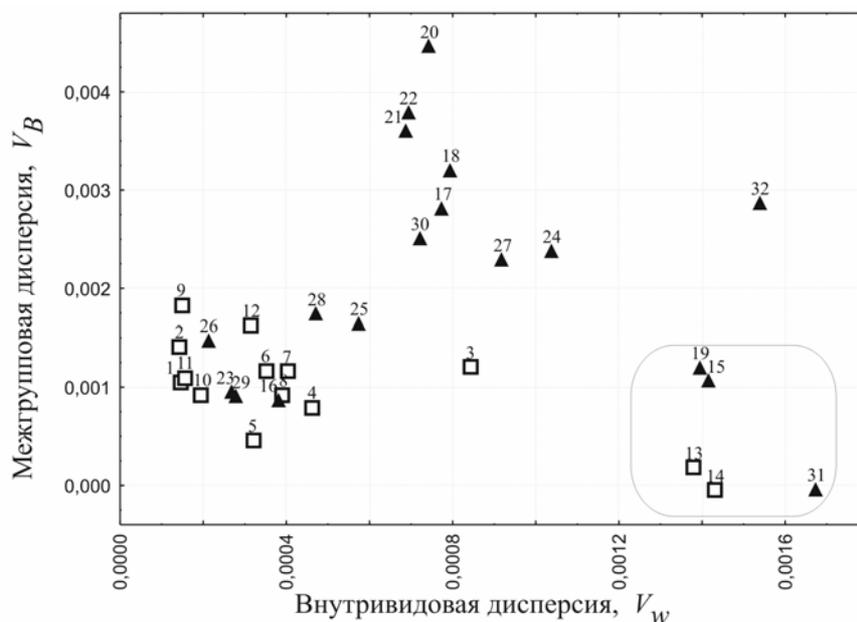


Рис. 3. Зависимость между внутри- и межгрупповой дисперсией мандибулярных признаков *M. myotis* и *M. blythii*. Группа рудиментарных структур выделена пунктирной линией. Обозначения – как на рис. 1.

Fig. 3. Dependence between within- and between-group variance for mandibular characters in *M. myotis* and *M. blythii*. A group of rudimentary structures is outlined with dotted line. The notation is as in Fig. 1.

Выявлена отрицательная корреляция между значениями D и коэффициентами вариации признаков (для *M. blythii* $R_s = -0.53$, $Z = -3.46$; $K = 32$; $p < 0.002$; для *M. myotis* $R_s = -0.76$, $Z = -6.42$; $K = 32$; $p < 0.0001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Масштабы дифференциации двух видов по мандибулярным признакам оказались значительно ниже теоретических оценок, исходящих из того, что дивергенция двух близких видов была вызвана генетическим дрейфом или даже движущим отбором. Поэтому мы предполагаем, что основным фактором, который способствовал установлению наблюдаемого уровня изменчивости, был стабилизирующий отбор. Это предположение подтверждается палеонтологическими данными, согласно которым уже в плиоцене существовали морфотипы настолько сходные с современными остроухими ночницами, что их можно отнести к одному с ними виду (Роров 2004).

В целом наши оценки соответствуют средним для млекопитающих плейстоцена (Lynch 1990). Уточнить количественную характеристику меха-

низмов эволюционного преобразования можно путем изучения зависимости между оценками темпов эволюции и временными интервалами, для которых эти оценки были получены (Gingerich 1993). Такой анализ может быть проведен, в частности, на палеонтологических данных.

Полученные в настоящей работе результаты отчасти зависят от точности оценки продолжительности поколения. Принятое нами значение может оказаться несколько смещенным, т.к. в исходных демографических данных отсутствовала информация о возрасте самцов и части яловых самок (Hořáček 1985). Кроме того, не исключено, что продолжительность поколения могла измениться в процессе эволюции и стать различной у разных видов и даже в разных популяциях одного вида. Оценки этого параметра у разных видов ночниц варьируют в широких пределах. Это может быть связано как с методами определения демографических характеристик, так и с реальными различиями видов. Например, у длинноухой ночницы (*M. bechsteinii*) продолжительность поколения приблизительно 2–3 года (Kerth et al. 2000), а у бурой ночницы (*M. lucifugus*) – 4.76 года (Humphrey, Cope 1976, цит. по Nerpell et al. 2000).

Ночницы начинают размножаться на первом или втором году жизни и далее размножаются, за редким исключением, ежегодно до 10 лет и более, то есть практически до конца жизни. Доля животных слишком старых, чтобы участвовать в размножении, невелика и едва ли существенно влияет на демографические показатели. Можно предполагать поэтому, что средняя продолжительность поколения будет несколько больше среднего возраста животных в популяции. У остроухой ночницы средний возраст составляет примерно 3.5 года (Рахматулина 1980), что хорошо согласуется с принятым нами значением продолжительности поколения. В целом, как представляется, это значение может быть использовано как первое приближение до получения более надежных оценок.

Некоторые молекулярно-генетические данные позволяют предполагать, что между остроухой и большой ночницами возможна (или была возможна в прошлом) межвидовая гибридизация (Berthier et al. 2006). Если данная гипотеза подтвердится, то фактором, замедляющим дивергенцию, окажется интрогрессия генов от одного вида к другому. Этот фактор может действовать наряду со стабилизирующим отбором, однако выяснение того, насколько реальны подобные процессы в популяциях остроухой и большой ночниц и насколько они влияют на их эволюционные изменения, – дело будущего.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны администрации и благодарят кураторов коллекций Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Зоологического музея Киевского национального университета им. Тараса Шевченко за предоставленный материал. Хотим поблагодарить также Е.И. Кожурину и П.Д. Полли за помощь в работе и ценные рекомендации, С.В. Крускопа за обсуждение настоящего сообще-

ния. И. Горачек, Р. Ланде, М. Махолан, Б. Сиже, П. Бенда, П. Бертье и С.С. Хеппел любезно предоставили отгиски статей, труднодоступных в Восточной Европе.

ЛИТЕРАТУРА

- Афифи А., Эйзен С. 1982. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. Пер. с англ. М., Мир, 488 с.
- Гіхазалі М.А. 2004. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жуваального апарата нічниць великої, *Myotis myotis*, та нічниць гостровухої, *Myotis blythii*. – Вестн. зоології **38(2)**: 27–32.
- Рахматуліна И.К. 1980. Материалы по экологии рукокрылых Азыхской пещеры. – В кн.: Рукокрылые (Chiroptera). М., Наука: 154–179.
- Стрелков П.П. 1972. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц. – Acta theriol. **17(28)**: 355–380.
- Arlettaz R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. – Animal Behaviour **51**: 1–11.
- Arlettaz R., Ruedi M., Hausser J. 1991. Field morphological identification of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae): a multivariate approach. – Myotis **29**: 7–16.
- Arlettaz R., Ruedi M., Hausser J. 1993. Ecologie trophique de deux espèces jumelles et sympatriques de chauve-souris: *Myotis myotis* et *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae). Premiers resultats. – Mammalia **57(4)**: 519–531.
- Arlettaz R. Ruedi M., Ibañez C., Palmeirim J., Hausser J. 1997. 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. **242(1)**: 45–62.
- Benda P. 1994. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: age variation and sexual dimorphism. – Folia Zoologica **43(4)**: 297–306.
- Benda P., Horáček I. 1994–1995. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. – Myotis **32-33**: 45–55.
- Benda P., Horáček I. 1995. Geographic variation in three species of *Myotis* (Mammalia: Chiroptera) in South of the Western Palearctics. – Acta Soc. Zool. Bohemicae **59(1-2)**: 17–39.
- Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. 2006. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. – Proceedings of the Royal Society B **273**: 3101–3109.
- Freeman P.W. 1998. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. – In: Kunz T.H., Racey P.A., (eds.): Bat Biology and Conservation. Washington, Smithsonian Institution Press: 140–156.
- Gingerich P.D. 1993. Quantification and comparison of evolutionary rates. – American Journal of Science **293-A**: 453–478.
- Heppell S.S., Caswell H., Crowder L.B. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. – Ecology **81(3)**: 654–665.
- Horáček I. 1985. Population ecology of *Myotis myotis* in central Bohemia. – Acta Universitatis Carolinae – Biologica 1981 **8**: 161–267.
- Kerth G., Mayer F., König B. 2000. Mitochondrial DNA (mtDNA) reveals that female Bechstein's bats live in closed societies. – Molecular Ecology **9**: 793–800.
- Lynch M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. – Am. Nat. **136(6)**: 727–741.

- Popov V.V. 2004. Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria). – *Geodiversitas* **26(3)**: 403–491.
- Ruedi M., Mayer F. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21(3)**: 436–448.
- Sigé B. 1968. Les chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I Étude systématique. – *Palæovertebrata* **1(3)**: 65–133.
- Turelli M., Gillespie J. H., Lande R. 1988. Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution. – *Evolution* **42(5)**: 1085–1089.

SUMMARY

Ghazali M.A., Dzeverin I.I. 2007. Mechanisms of divergence between the lesser (*Myotis blythii*) and greater (*Myotis myotis*) mouse-eared bats (Chiroptera, Vespertilionidae): assessment by mandibular characters. – *Plecotus et al.* **10**: 3–13.

The extent of divergence between sibling species of big mouse-eared bats *M. blythii* and *Myotis myotis* from the East European populations (the Carpathians, Crimea) has been determined by Lynch's method (1990). Right side mandibular measurements (Table 1) were taken from 69 *M. blythii* and 24 *M. myotis*, and then log-transformed prior to calculate Linch's coefficient $D = V_B / (V_W \cdot t)$, where V_B is between-group variance, V_W is within-group variance, and t is a double number of generations that separate the species from their common ancestor. On the base of demographic data (Horáček 1985) we accepted that longevity of generation in *M. myotis* was 4.4 year. Statistical estimates of variation in mandibular characters and real differences between species (Table 2) proved to be much lesser than the theoretical estimations based on the assumption, that the divergence of these two species has been caused exclusively by random processes (mutation, genetic drift or randomly varying selection). Apparently, the stabilizing selection was the principal factor that has been maintaining the odontometric characters of the studied *Myotis* species for a long time.

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

Адрес авторов:

Мария Ахмедовна ГХАЗАЛИ (mariaghazali@yahoo.com)
Игорь Игоревич ДЗЕВЕРИН (igor_dzeverin@yahoo.com)
Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев 01601, Украина

Authors' address:

Maria A. GHAZALI (mariaghazali@yahoo.com)
Igor I. DZEVERIN (igor_dzeverin@yahoo.com)
Schmalhausen Institute of Zoology, Nat. Acad. Sci. Ukraine
Bogdan Khmelnytsky Str. 15, Kiev 01601, Ukraine