

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Дзеверин Игорь Игоревич

УДК 599.426:[591.471.4+575.8]

**МЕХАНИЗМЫ ТРАНСФОРМАЦИИ СТРУКТУР ЧЕРЕПА
В ЭВОЛЮЦИИ НОЧНИЦ
И РОДСТВЕННЫХ ГРУПП ГЛАДКОНОСЫХ РУКОКРЫЛЫХ**



03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Киев – 2011

Диссертацией является рукопись

Работа выполнена в отделе эволюционно-генетических основ систематики
Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Рековец Леонид Иванович,
Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
главный научный сотрудник

доктор биологических наук, профессор
Волох Анатолий Михайлович,
Таврический государственный агротехнологический университет,
заведующий кафедрой экологии и охраны окружающей среды

доктор биологических наук
Токарский Виктор Арсентьевич,
Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина,
профессор кафедры зоологии и экологии животных

Защита состоится 7 февраля 2012 г. в 10 часов
на заседании специализированного ученого совета Д 26.153.01
Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
по адресу: 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
по адресу: 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15

Автореферат разослан 6 января 2012 г.

Ученый секретарь
специализированного ученого совета
кандидат биологических наук



О. И. Лисицина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Макроэволюционные процессы мы не наблюдаем непосредственно, поэтому исследования крупномасштабных эволюционных трансформаций основываются в первую очередь на опосредованных данных. С этим, как и с исключительной сложностью и разнообразием эволюционных процессов, связано то, что многие проблемы, сформулированные еще в XIX и в начале XX века, до сих пор остаются дискуссионными. Важное место занимает среди них проблема выяснения факторов, или механизмов эволюционных преобразований.

Многочисленные исследования, в частности количественные оценки показали, что эволюционные преобразования в природе чаще происходят со скоростью, которая намного меньше потенциально возможной [Gingerich, 1983, 2001; Расницын, 1987; Estes, Arnold, 2007; Futuyma, 2010]. По мнению некоторых авторов, эволюционный консерватизм может быть обусловлен существованием генетических, демографических или онтогенетических ограничений [напр., Alberch, 1980]. Другие исследователи считают его результатом адаптационных процессов, прежде всего стабилизирующего отбора [Charlesworth et al., 1982; Estes, Arnold, 2007]. Были предложены разнообразные методы, позволяющие различать онтогенетические и селекционные ограничения, но ни один из них не является безошибочным [Maynard Smith et al., 1985].

В то же время нуждаются в объяснении многие хорошо документированные примеры достаточно быстрых адаптивных трансформаций, которые происходят часто в ответ на антрополическое давление или климатические изменения [Bradshaw, Holzapfel, 2006; Hendry, Kinnison, 1999; Kinnison, Hendry, 2001; Hendry et al., 2008]. В процессе развития биологии должно сформироваться такое понимание природы организмов, популяций и таксонов, в рамках которого стали бы понятными и быстрые трансформации, и периоды длительного стазиса. Учитывая быструю деградацию экосистем в результате деятельности человека и непредвиденные трансформации растений и животных в новых условиях, такое понимание приобретает не только теоретическое, но и утилитарное значение [Stockwell et al., 2003].

Конечно, у разных существ могли действовать разные эволюционные механизмы, поэтому особенное значение приобретают исследования механизмов эволюционной трансформации в конкретных группах и филогенетических линиях. Рукокрылые (Chiroptera) – перспективный объект для подобных исследований, поскольку интенсивное видообразование сочеталось в их эволюции с исключительной консервативностью основных скелетных признаков [Кэрролл, 1993б; Gunnell, Simmons, 2005]. К тому же, рукокрылые вообще уникальны по своим морфологическим, физиологическим и экологическим свойствам, поскольку они – единственная группа млекопитающих, освоившая машущий полет. Их филогенетические взаимосвязи, как и зоогеографическая история, требуют несколько иных методов изучения, чем филогенетические взаимосвязи и зоогеографическая история других млекопитающих [Симпсон, 1983]. Поэтому стоит сравнить особенности протекания эволюции рукокрылых и других млекопитающих.

Гипотезы о механизмах эволюционных преобразований были в процессе моей работы сопоставлены со статистическими материалами об изменчивости краниометрических, в том числе одонтометрических признаков у представителей рода ночниц – *Myotis* Kaup, 1829. Полученные данные были соотнесены с данными о характерных особенностях эволюционных преобразований в других группах гладконосых рукокрылых – *Vespertilionidae* Gray, 1821 и млекопитающих в целом.

С какой скоростью и в каких направлениях структуры черепа гладконосых трансформируются в процессе эволюции? Были ли эволюционные трансформации у гладконосых рукокрылых адаптивными? Какие эволюционные механизмы определяют потерю старых и появление новых структур? Влияют ли на скорость и направленность эволюции структур черепа у гладконосых рукокрылых генетические и эпигенетические ограничения? Насколько факторы эволюции гладконосых рукокрылых сходны с факторами эволюции других групп млекопитающих? Попытку ответить на эти вопросы представляет собой реферируемое исследование.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Диссертация выполнена в рамках плановой темы № III-8-06 Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины „Эволюционно-генетические преобразования в некоторых модельных группах животных и видах, находящихся под угрозой исчезновения” (государственный регистрационный номер темы 0106U000379). В диссертацию были включены также некоторые результаты, полученные автором во время работы в Институте зоологии ранее.

Цель и задачи исследования. Целью работы было выяснить основные механизмы трансформации структур черепа в эволюции ночниц и родственных групп гладконосых рукокрылых. Для достижения цели были поставлены такие задачи:

- 1) оценить масштабы и темпы дивергенции структур черепа ночниц и родственных групп гладконосых рукокрылых на разных таксономических уровнях.
- 2) выяснить соотношение основных эволюционных факторов в детерминации темпов и направлений эволюции структур черепа ночниц и родственных групп гладконосых рукокрылых.
- 3) сравнить характерные черты эволюции ночниц и других гладконосых рукокрылых и млекопитающих в целом.

Объект исследования – эволюция рукокрылых.

Предмет исследования – механизмы эволюции ночниц и некоторых близких к ним групп гладконосых рукокрылых.

Методы исследования – морфометрия, статистическая обработка, визуализация и интерпретация морфометрической информации, моделирование.

Научная новизна полученных результатов. Впервые получены оценки темпов дивергенции ночниц фауны Палеарктики по размеру и форме черепа. Решен вопрос о причине исключительной консервативности основных скелетных признаков в эволюции рукокрылых: выяснено, что ограничения на эволюционные преобразования носят экологический и биомеханический, а не генетический или онтогенетический характер. Показано, что для понимания дивергенции исследованных видов нет необходимости привлекать механизмы сальтационной эволюции (прерывистое равновесие и т. п.) или номогенеза: обычными механизмами

синтетической теории эволюции (действием природного отбора в сочетании с генетическим дрейфом и случайными мутациями) можно вполне адекватно объяснить как быстрые дивергентные и конвергентные трансформации, так и стабильность основных черепных структур на значительных временных интервалах. Выяснено, что редукция элементов зубной системы у гладконосых рукокрылых вызвана преимущественно накоплением случайных мутаций в соответствии с гипотезой И. И. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982], а не отрицательным отбором; разработана математическая модель регрессивной эволюции. Обоснован подвидовой статус алтайской формы остроухой ночницы *Myotis blythii altaicus* Dzeverin et Strelkov 2008.

Практическое значение полученных результатов. Апробированные в ходе исследования статистические методы могут найти применение в исследовании широкого круга биологических явлений (эволюционные изменения популяций и таксонов, корреляция между факторами среды и признаками организмов и т.п.). Разработаны усовершенствования методов количественной оценки темпов эволюции: (1) алгоритмы, позволяющие трансформировать оценки темпов эволюции, полученные по методу Ф. Джинджерича [Gingerich, 1993] в оценки, полученные по методу М. Турелли с соавторами [Turelli et al., 1988] и М. Линча [Lynch, 1990], и наоборот; (2) методику коррекции на географическую и половую изменчивость при измерении темпов эволюции по методу М. Линча [Lynch, 1990].

Полученные данные и результаты были использованы автором во время преподавания курса „Статистический анализ для принятия решений в экологии” (магистерская программа „Экология и охрана природы” Национального университета „Киево-Могилянская Академия”, 2005 и 2008 гг.). Их можно использовать в университетских курсах теории эволюции, зоологии, экологии, математических методов в биологии как пример реконструкции эволюционных механизмов и привлечения статистических подходов к выявлению закономерностей эволюции, изменчивости и образа жизни животных. Информацию, приведенную в работе, можно использовать также для защиты научных знаний и научного метода в дискуссиях с апологетами антинаучных взглядов (современный креационизм и т. п.).

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием соискателя. Лично мной выполнены измерения черепов ночниц. Полностью самостоятельно проведены статистическая обработка и интерпретация данных о краниометрической изменчивости.

В процессе работы с одонтометрическими признаками ночниц я принимал участие в интерпретации результатов. В процессе работы с количественными признаками рыжей вечерницы и грызунов я принимал участие в статистической обработке и интерпретации результатов. Также я принимал участие в интерпретации данных о трофической специализации, полученных во время содержания рукокрылых разных видов в Киевском центре реабилитации рукокрылых.

Гипотеза о подвидовом статусе алтайской остроухой ночницы [Стрелков, 1972] была проверена мною совместно с автором гипотезы – П. П. Стрелковым. Гипотезы о географической вариации рыжей вечерницы были проверены совместно с П. П. Стрелковым и Н. И. Абрамсон.

Математические модели и модификации статистических методов были разработаны мною лично.

Апробация результатов диссертации. Основные положения работы были представлены на девяти международных и одной национальной научной конференции, в докладах на заседаниях Ученого совета Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, на научном семинаре Института зоологии, на заседаниях отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии, в лекциях, прочитанных для Студенческого биологического общества Национального университета „Киево-Могилянская Академия”, на научном семинаре кафедры экологии НаУКМА.

Публикации. Результаты диссертационного исследования изложены в 32-х публикациях. Среди них 21 научная статья, напечатанная в специализированных изданиях, рекомендованных как профессиональные в списке ВАК Украины, а также иностранных изданиях, 2 научно-популярные статьи и 9 тезисов. Среди изданий, в которых напечатаны результаты диссертации, – журналы „Evolutionary Biology” (импакт-фактор 2010 г. равен 2,736), „Journal of Mammalian Evolution” (импакт-фактор 2010 г. – 1,562), „Журнал общей биологии” (импакт-фактор 2010 г. – 0,351), „Зоологический журнал” (импакт-фактор 2010 г. – 0,265) и другие.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 4 глав, выводов и списка использованных литературных источников, содержит 21 таблицу и 32 рисунка. Работа изложена на 277 страницах, из них 211 страниц основного текста. Список использованных источников состоит из 508 названий (174 – на русском и украинском, 334 – на английском, французском, немецком, польском и чешском языках).

Благодарности. Хочу поблагодарить администрации и сотрудников Зоологического музея Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Зоологического института Российской академии наук, кафедры зоологии позвоночных и Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Института зоологии Академии наук Азербайджана, Национального научно-природоведческого музея НАН Украины за предоставленную мне возможность работать с коллекциями черепов рукокрылых. Также благодарен всем, кто помогал мне в поиске литературы или же прислал отписки статей или книги.

Я благодарен Н. С. Атамась, В. Ф. Безрукову, В. Богдановичу, С. В. Газаряну, Е. В. Годлевской, А. С. Голенко, И. В. Загороднюку, С. В. Крускопу, Р. Ланде, Р. Е. Майборде, Г. Марроигу, И. Я. Павлинову, К. К. Панютину, П. В. Пучкову, В. А. Топачевскому за обсуждение основных идей, положенных в основу работы, ценные комментарии и рекомендации. Дж. Вайбл, Д. Полли, Б. Халльгримссон и анонимные рецензенты рукописей моих статей приложили максимум усилий для того, чтобы моя работа соответствовала современным научным стандартам. Хочу поблагодарить также И. К. Рахматулину за помощь на начальном этапе исследования.

Математическая модель регрессивной эволюции была разработана мной на основе теории И. И. Шмальгаузена под влиянием некоторых концепций Б. М. Медникова и М. А. Шишкина. Мне посчастливилось обсуждать проблемы

современного эволюционизма и значение научного наследия И. И. Шмальгаузена с этими и многими другими исследователями. Особенно я благодарен О. И. Шмальгаузен и Н. П. Бордзиловской. В молодости мне посчастливилось испытать значительное воздействие идей Б. М. Медникова, несколько позже – идей Р. Ланде. Я обязан Б. М. Медникову пониманием теории естественного отбора и места, которое она занимает в биологии. Изучение количественно-генетического подхода к эволюции дало мне инструменты для теоретического анализа эволюционных явлений.

Я начинал работу над диссертационным исследованием в отделе эволюционной морфологии позвоночных Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины и благодарен за поддержку заведующему М. Ф. Ковтуну и сотрудникам отдела.

Основная часть исследования была выполнена в отделе эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии, и в течение всего времени работы для меня были очень важны помощь и поддержка со стороны заведующего С. В. Межжерина, а также всех сотрудников отдела. Хочу поблагодарить И. И. Козиненко и Н. С. Заводникову – за моральную поддержку и содействие моей работе, С. В. Межжерина, В. Б. Шуваликова, С. Ю. Морозова-Леонова – за обсуждение результатов и полезные замечания, В. М. Титаря – за многочисленные советы, предложения, обсуждение и помощь в переводе моих текстов на английский язык.

В течение многих лет, на всех этапах выполнения исследования, я всегда мог пользоваться помощью и советами П. П. Стрелкова и Е. И. Кожуриной. Без этой поддержки объем материала, использованный в работе, был бы намного меньше, а тематика работы – значительно уже. Пользуясь случаем, хотел бы высказать им свою благодарность.

Я благодарен М. А. Гхазали за неизменную многолетнюю помощь в работе, обсуждение результатов, ценные рекомендации и конструктивные предложения, без которых мне было бы намного сложнее справиться с задачами исследования.

И, самое главное, хочу поблагодарить свою семью, чье терпение, советы, помощь и поддержка сделали возможным выполнение этой работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы

В этой главе систематизированы имеющиеся в научной литературе данные об эволюции рукокрылых (Chiroptera) и современных методах исследования механизмов эволюции. По литературным данным охарактеризованы древнейшие представители рукокрылых [Beard et al., 1992; Gunnell et al., 2007; Gunnell, Simmons, 2005; Harrison, Hooker, 2010; Jepsen, 1966; Sigé, 1974; Simmons, Geisler, 1998; Simmons et al., 2008; Tabuce et al., 2009; Van Valen, 1979], некоторые предположения о происхождении этой группы [Ковтун, 1979а, 1979б, 1984; Панютин, 1980; Simmons, 1994; Speakman, 1999; Wible, Novacek, 1988], наиболее вероятные генетические и морфогенетические перестройки, благодаря которым древние рукокрылые могли приобрести способность к машущему полету и эхолокации [Cooper, Tabin, 2008; Cretokos et al., 2008; Honeycutt, 2008; Li G. et al., 2007, 2008;

Li Y. et al., 2010; Liu et al., 2010; Ray, Capocchi, 2008; Sears et al., 2006; Weatherbee et al., 2006]. Охарактеризовано место гладконосых летучих мышей (Vespertilionidae) в системе отряда рукокрылых [Eick et al., 2005; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Lack et al., 2010; Mein, Tupinier, 1977; Miller-Butterworth et al., 2007; Teeling et al., 2005], а также классические и современные представления о филогении, таксономии и трендах эволюции отдельных эволюционных линий этого семейства, распространение, морфологические и экологические особенности гладконосых на территории Палеарктики и т. п. [Абеленцев та ін., 1956; Абрамсон, 2007; Годлевская, 2006; Кожурина, 2009; Крускоп, 2002; Кузякин, 1950; Огнев, 1928; Павлинов и др., 1995; Рахматулина, 2005; Стрелков, 1963, 1988а, 1988б, 1997а, 1997б, 2006; Artyushin et al., 2009; Benda et al., 2006; Dietz et al., 2009; Hill, Harrison, 1987; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Hooper et al., 2006; Horáček et al., 2000; Jones K. E. et al., 2002, 2005; Klucz do oznaczania ssaków Polski, 1984; Lack et al., 2010; Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007; Menu, 1985, 1987; Miller, 1907; Petit et al., 1999; Petit, Mayer, 1999, 2000; Simmons, 2005; Slaughter, 1970; Spitzenberger et al., 2006; Tate, 1941а, 1941b, 1942; Volleth, Heller, 1994]. Детальнее описаны таксономия, эволюция и экология ночниц (*Myotis*) [Дзеверин, 1998; Росина, 2002; Стрелков, 1983; Стрелков, Бунтова, 1982; Benda, Tsytsulina, 2005; Borisenko et al., 2008; Findley, 1972; Godawa Stormark, 1996; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Horáček, Hanák, 1983-1984; Jones G. et al., 2006; Lack et al., 2010; Menu, 1985, 1987, 1988; Ruedi, Mayer, 2001; Sigé, Menu, 1992; Simmons, 2005; Stadelmann et al., 2004а, 2004b, 2007; Tate, 1941а; von Helversen et al., 2001; Ziegler, 2000, 2003], особенно тех видов, которые являются центральными объектами диссертационного исследования – *M. blythii* и *M. myotis* [Газарян, 2006; Гхазали, 2004, 2010; Дзеверин, 1995; Стрелков, 1972; Arlettaz, 1996; Arlettaz et al., 1991, 1993, 1997а, 1997б; Bachanek, Postawa, 2010; Benda, 1994, 1996, Benda, Horáček, 1994-1995, 1995; Benda et al., 2006, 2008; Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009; Castella et al., 2000, 2001; Evin et al., 2008; Ghazali, 2009; Harrison, Lewis, 1961; Плиорепуллу-Георгудакис, 1986; Menu, Popelard, 1987; Simmons, 2005; Торпал, 1971].

Темпы морфологической эволюции рукокрылых, в частности гладконосых, были низкими по сравнению с темпами эволюции других млекопитающих. Уже древнейшие эоценовые формы были очень похожи на современных рукокрылых по своему строению и, несомненно, образу жизни [Кэрролл, 1993б; Симмонс, 2009; Gunnell, Simmons, 2005; Jepsen, 1966; Simmons, Geisler, 1998; Simmons et al., 2008]. Статистические оценки, основанные на палеонтологических данных [Расницын, 1987; Van Valen, 1973], демонстрируют, что у рукокрылых продолжительность существования родов и видов была заметно больше, чем у других млекопитающих: в частности, средняя продолжительность существования видов рукокрылых составляла приблизительно 2,3 млн лет, видов насекомоядных и грызунов – 0,71 млн лет, видов приматов – 0,33 млн лет, видов млекопитающих в целом – 0,78 млн лет.

Представители вполне обычных современных родов (или, скорее, их морфологические аналоги) обнаружены в неожиданно древних геологических отложениях. *Rhinolophus*, *Hipposideros*, *Tadarida* известны в ископаемом состоянии, начиная с эоцена; *Myotis*, *Nyctalus*, *Megaderma* – с олигоцена; *Miniopterus*, *Plecotus*, *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Noctilio*, *Taphozous*, *Mormopterus* и много других

родов – с миоцена [Eiting, Gunnell, 2009]. В Европе, которая лучше всего изучена в палеонтологическом аспекте, среди олигоценых рукокрылых около 25% современных родов, среди миоценовых – около 50%, среди плиоценовых – примерно 90% [Gunnell, Simmons, 2005]. Таким образом, рукокрылые могут служить ярким примером эволюционного стазиса. А, с другой стороны, несоответствие между морфологическими [Tate, 1941a; Findley, 1972] и молекулярными [Ruedi, Mayer, 2001; Stadelmann et al., 2004b, 2007] классификациями ночниц указывает на возможность быстрых дивергенций и масштабных конвергенций между эволюционными линиями рода. Многочисленные примеры такого несоответствия выявлены и в других группах гладконосых [напр., Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007].

Краниометрические признаки в основном являются количественными (как вариант – пороговыми) и полигенно детерминированными. Поэтому для выяснения основных механизмов эволюции структур черепа у гладконосых рукокрылых были привлечены методы количественной генетики [Фолкнер, 1985; Felsenstein, 1988]. Математическая теория эволюционной динамики количественных полигенно детерминированных фенотипических признаков разработана достаточно обстоятельно [Bürger, Lande, 1994; Bürger et al., 1989; Felsenstein, 1988; Kimura, 1965; Lande, 1976, 1977b, 1979, 1980b, 1983; Lande, Arnold, 1983; Lynch, 1990; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988; Phillips, Arnold, 1989]. Предложены тесты, позволяющие проверять разнообразные предположения относительно протекания эволюционного процесса в природных популяциях. Такую проверку можно провести, в частности, путем измерения темпов дивергенции близкородственных видов [Gingerich, 1993; Lynch, 1990; Turelli et al., 1988].

В качестве обычной нулевой гипотезы в таких исследованиях принимается предположение о том, что наблюдаемые нами эволюционные процессы – это полностью случайные изменения, происходящие вследствие случайных мутаций и генетического дрейфа. Отклонение реальных процессов от прогнозов, рассчитанных на основе нейтралистского подхода, служит указанием на действие направленных эволюционных факторов; математический анализ таких отклонений часто позволяет сформулировать определенные предположения относительно природы, направления и интенсивности действия этих факторов [Lande, 1976, 1977b; Lynch, 1990; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988].

Проблему для этих подходов представляют, однако, распространенные в природе процессы регрессивной эволюции. К их числу относятся процессы рудиментации зубов у млекопитающих, в частности рукокрылых [Menu, 1985, 1987; Miller, 1907] и приматов [Зубов, Халдеева, 1989], редукции конечностей в многочисленных группах позвоночных животных [Lande, 1978], потеря зрения и депигментация покровов у пещерных рыб [Jeffery, 2001; Protas et al., 2006, 2007; Romero, 2001; Wilkens, 1984, 2007] и другие [обзор, напр., Lahti et al., 2009]. В некоторых случаях редукция могла быть результатом действия отрицательного отбора. И. И. Шмальгаузен объяснил эти процессы накоплением мутаций и дезинтеграцией органа или структуры в случае прекращения действия отбора, ранее поддерживавшего этот орган или структуру в стабильном состоянии [Шмальгаузен, 1937, 1982]. Однако в рамках стандартных подходов количественно-генетической

теории можно объяснить увеличение изменчивости органа, но не направленную редукцию вплоть до полного исчезновения. При этом именно процессы направленной редукции весьма распространены в природе. Возможность таких процессов требует объяснения с генетической точки зрения, и в диссертационной работе предпринята попытка дать такое объяснение.

Материал и методы

Основным материалом для исследования были коллекции черепов ночниц Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва, Россия), кафедры зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва, Россия), Зоологического музея Киевского национального университета им. Тараса Шевченко (Киев, Украина), Зоологического института Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия), Института зоологии Национальной академии наук Азербайджана (Баку, Азербайджан), Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины (Киев, Украина), экспериментальной базы „Черноголовка” Института проблем экологии и эволюции Российской академии наук (Московская обл., Россия).

Изучены 410 черепов ночниц, представляющих 13 операционных таксономических единиц (ОТЕ): *M. brandtii* (6 экз.), *M. emarginatus* (10 экз.), *M. dasycneme* (58 экз.), *M. capaccinii* (3 экз.), *M. daubentonii* (6 экз.), *M. bechsteinii* (2 экз.), *M. bombinus* (2 экз.), *M. nattereri* (5 экз.), *M. blythii altaicus* (11 экз.), *M. b. blythii* (96 экз.), *M. b. omari* (102 экз.), *M. b. oxygnathus* (76 экз.), *M. myotis* (33 экз.). Четыре подвида *M. blythii* были проанализированы как отдельные ОТЕ, поскольку таксономия вида выяснена не до конца. Для более детального исследования были взяты пять близкородственных ОТЕ: *M. myotis*, *M. blythii oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. nattereri* (312 экз., 17 региональных групп).

С каждого черепа были получены 15 поперечных промеров и по 12 продольных промеров с каждой стороны черепа в соответствии с методикой, разработанной автором ранее [Дзеверін, 1994]. Для каждого из признаков ошибка измерения была оценена по стандартной схеме [Лакин, 1990], апробированной в исследовании краниометрической изменчивости ночниц ранее [Дзеверін, 1994]. Признаки, точность измерения которых оказалась невысокой, были исключены из анализа темпов эволюции. Частично они были использованы в описании общей вариации ночниц. Всего в исследовании темпов дивергенции были использованы 27 признаков.

Были приняты предположения о филогении рода ночниц, основанные, прежде всего, на молекулярно-генетических реконструкциях [Ruedi, Mayer, 2001; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004, 2007; Jones et al., 2006; и др.] (рис. 1). *M. b. altaicus* не включена в схему филогенетических связей, потому что ее филогенетические связи с другими подвидами *M. blythii* на сегодня еще не изучены. Средняя продолжительность поколения у ночниц была оценена на основе демографических данных [Ногáчек, 1985] в 4,4 года.

Кроме основной выборки, были также изучены количественные данные, полученные на материалах из многочисленных музейных и лабораторных

коллекций и любезно предоставленные автору коллегами: одонтометрические признаки ночниц фауны Украины и сопредельных территорий, прежде всего *M. myotis* и *M. blythii* (239 экз., 63 признака, измерения выполнены М. А. Гхазали), краниометрические признаки рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*, Vespertilionidae, Chiroptera; 319 экз., 16 признаков, значительная часть материала собрана и все промеры выполнены П. П. Стрелковым), краниометрические признаки лесных мышей (*Sylvaemus*, Muridae, Rodentia) фауны Украины (четыре вида – *S. tauricus*, *S. sylvaticus*, *S. witherbyi* и *S. uralensis*; 430 экз, 17 признаков, измерения выполнены Е. И. Лашковой, видовая принадлежность большинства изученных особей была предварительно определена путем биохимического генного маркирования С. В. Межжериным), краниометрические признаки малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Rodentia, Sciuridae; 98 экз., 13 признаков, измерения выполнены Я. Навозенко), а также данные о питании рукокрылых во время содержания в Киевском центре реабилитации рукокрылых. В диссертации принята таксономия лесных мышей в соответствии с работами [Межжерин, 1997; Лашкова, 2003а, 2003б], филогения – по реконструкции [Michaux et al., 2002], продолжительность поколения принята равной в среднем одному году.

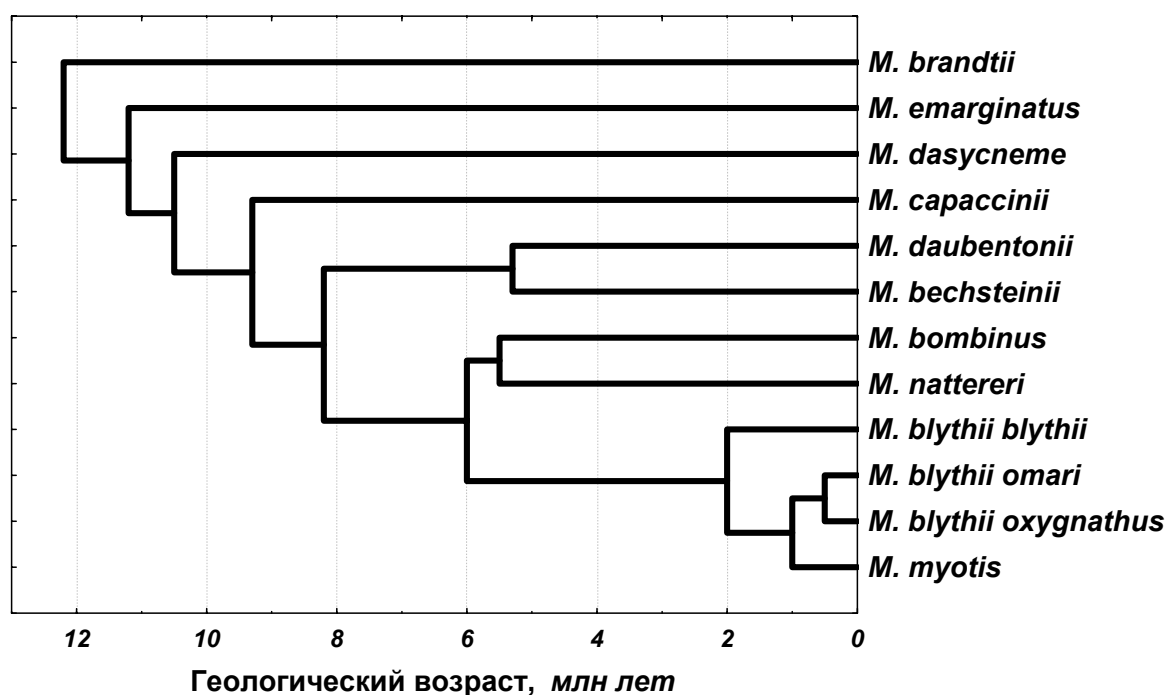


Рис. 1 Филогения изученных ОТЕ ночниц [по: Ruedi, Mayer, 2001; Hooper, Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004, 2007; Jones et al., 2006; с некоторыми изменениями]

Были использованы стандартные методы статистики (в частности, анализ главных компонент, дисперсионный анализ, неметрическое многомерное шкалирование) и теории вероятностей [Айвазян и др., 1989; Афифи, Эйзен, 1982; Гильдерман, 1991; Дерябин, 1983; Дэйвисон, 1988; Клекка, 1989; Лакин, 1990; Малви, 1970; Справочник по прикладной статистике, 1989, 1990; Hammer, Harper, 2006; Lande, 1977a; Manly, 1985].

Оценки темпов дивергенции были вычислены отдельно для каждой пары ОТЕ по лог-трансформированным значениям краниометрических признаков. Для отдельных признаков была использована статистика М. Линча (средний прирост межгрупповой дисперсии по отношению к внутригрупповой за одно поколение) [Lynch, 1990] со специально разработанной поправкой на внутривидовую изменчивость (см. далее). Если статистика Линча принимает значения от 10^{-4} до 10^{-2} , то можно предполагать, что дивергенция вызвана случайными процессами. В противном случае можно предполагать действие направленных процессов, ускоряющих (значения, превосходящие 10^{-2}) или замедляющих (значения, не превышающие 10^{-4}) дивергенцию. Такими процессами могут быть движущий отбор в первом случае или стабилизирующий отбор – во втором [Lynch, 1990]. Для комплексов скоррелированных признаков была использована статистическая оценка, равная отношению квадрата дистанции Махаланобиса к продолжительности дивергенции [Lerman, 1965; см. также: Fenster, Sorrihanus, 1991].

В процессе исследования эволюции формы черепа эффекты размера были устранены по методу Т. Барнаби [Burnaby, 1966; Rohlf, Bookstein, 1987]. При этом значения краниометрических признаков были преобразованы в показатели формы, которые далее были проанализированы как отдельный набор количественных признаков.

Факторы, определяющие изменчивость, были изучены на примере 27 признаков с наименьшей ошибкой измерения у пяти модельных ОТЕ (312 особей из 17 региональных групп). Были использованы иерархический дисперсионный анализ и разложение дисперсии на компоненты по методу Снедекора [Лакин, 1990]. Было обнаружено, что у модельных ОТЕ вклады таксономической принадлежности достаточно велики для всех признаков, вклады региональной принадлежности варьируют и в некоторых случаях также становятся существенными, вклады половых различий практически незаметны. Значительная часть дисперсии сформирована факторами неизвестной природы. Подобные соотношения компонент дисперсии выявлены также и у других объектов исследования (рыжая вечерница, малый суслик). Учет компонент дисперсии позволил скорректировать на географическую и половую изменчивость оценки межгрупповой и внутригрупповой дисперсии, необходимые для измерения темпов эволюции.

Для проверки гипотез о темпах эволюции был использован перестановочный тест, адаптированный для дистанционных матриц [Manly, 1985; Anderson, 2001], в качестве тестовой статистики – коэффициент корреляции Пирсона (r). Вероятности каждой из перестановок рассчитаны с учетом филогенетических связей ОТЕ [Lapointe, Garland, 2001; Harmon, Glor, 2010], в каждом анализе использованы 10^5 перестановок.

Результаты

Статистический анализ географической изменчивости остроухой ночницы (*M. blythii*) показал четкие различия как между подвидами (*M. b. oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. b. altaicus*), так и между региональными группами внутри подвидов. В работе предложены алгоритмы определения подвидовой принадлежности особей

M. blythii по краниометрическим признакам. Показано (рис. 2), что крымская остроухая ночница должна быть отнесена по значениям краниометрических признаков к подвиду *M. b. oxygnathus*, а не *M. b. omari*, как считали некоторые авторы. Продемонстрирован самостоятельный подвидовой статус алтайской остроухой ночницы *M. b. altaicus*. У этой своеобразной эндемичной формы обнаружен явно несколько иной тренд краниометрической изменчивости, чем у остальных изученных подвидов (рис. 3).

Распределение дистанций Махаланобиса между изученными ОТЕ ночниц в целом согласуется с современными представлениями о разнообразии в этом роде [Tate, 1941a; Findley, 1972; и другие авторы]. В частности, воспроизведено деление ночниц по строению черепа на три группы (“*Myotis*”, “*Selysius*” и “*Leuconoe*”). Ранее их рассматривали как подроды [Findley, 1972], в настоящее время – как экоморфы, каждая появлялась в эволюции ночниц многократно, и свои собственные “*Myotis*”, “*Selysius*” и “*Leuconoe*” найдутся во многих эволюционных линиях ночниц [Ruedi, Mayer, 2001]. Построенная схема хорошо согласуется с одномерной схемой, которая была предложена автором ранее [Дзевеин, 1998].

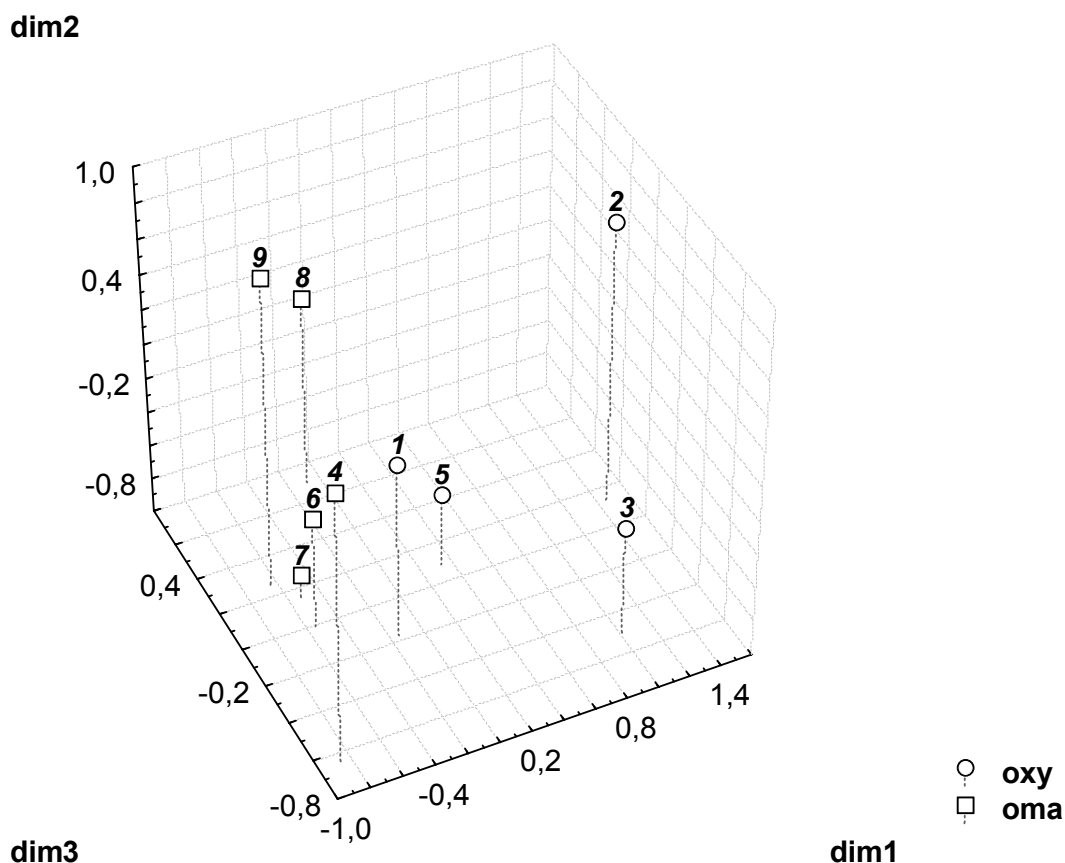


Рис. 2 Расположение региональных групп *M. blythii* из западной части ареала в трехмерном пространстве многомерного шкалирования: *oxy* – *M. b. oxygnathus*, *oma* – *M. b. omari*; 1 – Центральная Европа и Закарпатье, 2 – Молдавия, 3 – Балканский полуостров, 4 – остров Крит, 5 – Крымский полуостров, 6 – Северный Кавказ, 7 – Северо-западное Закавказье, 8 – Юго-восточное Закавказье, 9 – северный Иран и южный Туркменистан; dim1, dim2 и dim3 – измерения многомерного шкалирования.

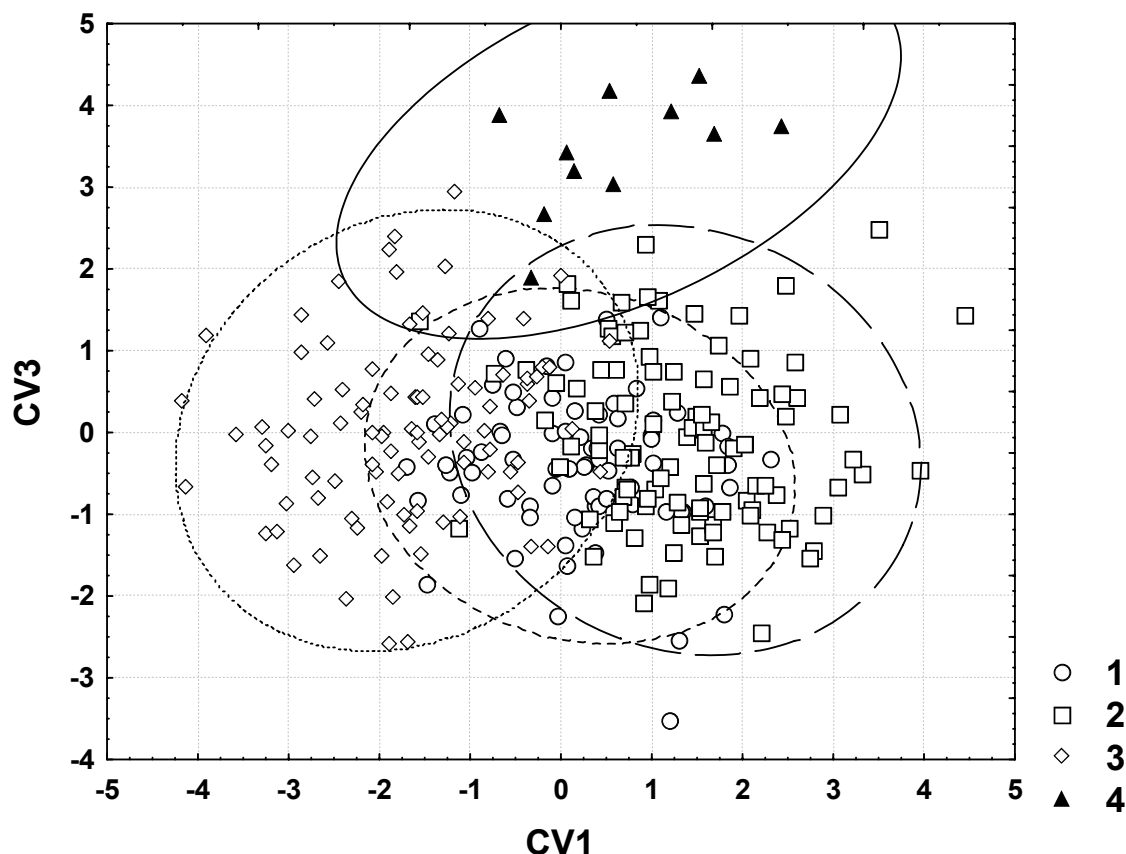


Рис. 3 Распределение изученных особей остроухой ночницы в пространстве 1-й (CV1) и 3-й (CV3) канонических переменных. 1 – *M. b. oxygnathus*, 2 – *M. b. omari*, 3 – *M. b. blythii*, 4 – *M. b. altaicus*. Обозначены 95%-е доверительные границы.

Судя по результатам измерения темпов дивергенции по отдельным признакам и главным компонентам в группе из пяти близкородственных ОТЕ (*M. myotis*, *M. b. oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, *M. nattereri*), в течение их эволюции доминировал стабилизирующий отбор: значения статистики Линча не превышают 10^{-4} (рис. 4). Обнаружен значительный разброс скоростей дивергенции. Морфологические изменения были сравнительно быстрыми во время дивергенции предков *M. nattereri* и общих предков *M. blythii* s. l. и *M. myotis* (статистика Линча принимает для разных краниометрических признаков значения от $5,4 \cdot 10^{-6}$ до $6,7 \cdot 10^{-5}$, то есть приближается к значению 10^{-4}) и более медленными позднее, во время дивергенции *M. myotis* и подвидов *M. blythii* s. l. (значения порядка 10^{-8} – 10^{-6} ; наибольшее значение равно $2,9 \cdot 10^{-5}$). Достоверная корреляция между оценкой скорости дивергенции и временным интервалом, на котором она была получена, не обнаружена ни у одного из признаков или главных компонент (например, для 1-й главной компоненты, на которую приходится более 80% общей дисперсии, $r = 0,82$; $p = 0,24$). Сравнение значений статистики Линча в разных парах ОТЕ продемонстрировало вполне сходные соотношения между темпами дивергенции по разным признакам. Очевидно, во время дивергенции разных пар ОТЕ в общем одни и те же признаки изменялись быстрее, чем другие.

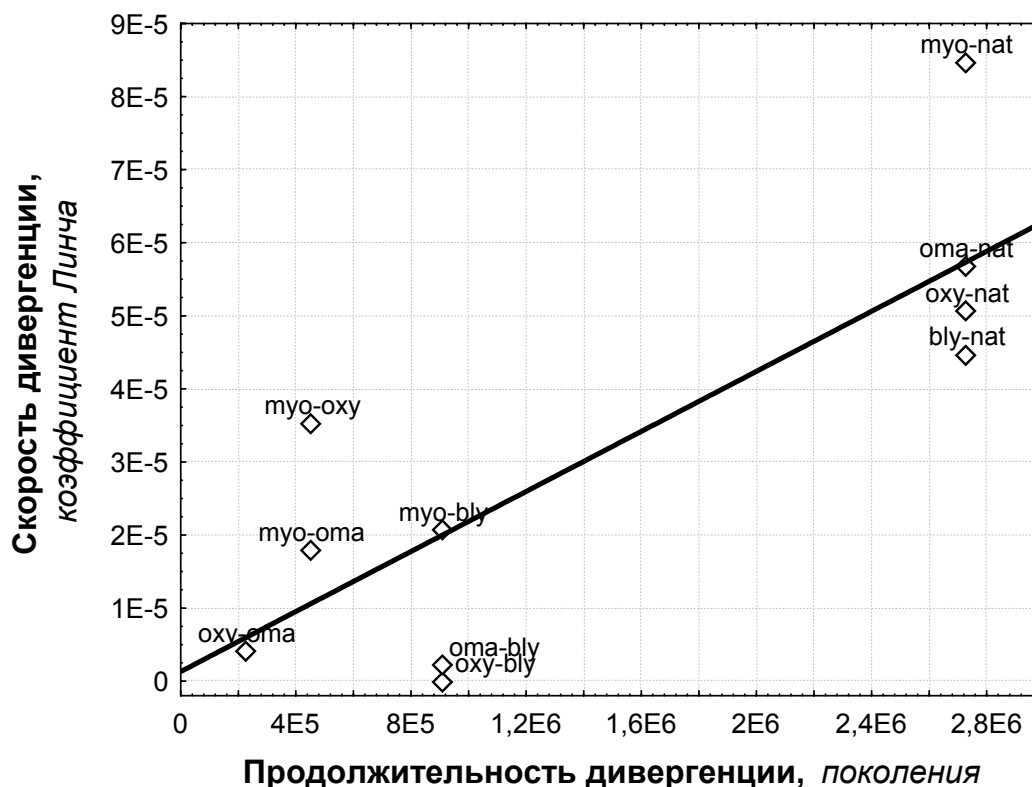


Рис. 4 Зависимость между продолжительностью дивергенции и оценкой скорости дивергенции по значениям 1-й главной компоненты у пяти ОТЕ ночниц. Обозначения ОТЕ: myo – *M. myotis*, oxy – *M. b. oxygnathus*, oma – *M. b. omari*, bly – *M. b. blythii*, nat – *M. nattereri*. Линия регрессии построена по методу наименьших квадратов.

Оценки темпов дивергенции были получены для 12 ОТЕ по совокупности краниометрических признаков (рис. 5), а также по показателям формы, вычисленными по методу Барнаби (рис. 6). Оценки скорости дивергенции по исходным данным (то есть, по лог-трансформированным краниометрическим признакам) варьируют между $3,2 \cdot 10^{-6}$ (дистанция между *M. b. oxygnathus* и *M. b. blythii*) и $3,1 \cdot 10^{-4}$ (дистанция между *M. bombinus* и *M. myotis*), среднее значение равно $8 \cdot 10^{-5}$. Наибольшие темпы были зарегистрированы для дивергенции между представителями группы *M. myotis* – *M. blythii* и другими ОТЕ. И наоборот, темпы дивергенции между подвидами *M. blythii* оказались неожиданно низкими, явно меньшими, чем темпы дивергенции между видами, дивергировавшими ранее. Для показателей формы оценки скорости дивергенции варьируют в диапазоне от $3,0 \cdot 10^{-6}$ (дистанция между *M. b. oxygnathus* и *M. b. blythii*) до $8,7 \cdot 10^{-5}$ (дистанция между *M. bombinus* и *M. myotis*), среднее значение равно $3 \cdot 10^{-5}$.

В целом оценки, полученные по совокупности признаков, оказались качественно сходными с теми, которые были получены с использованием статистики Линча. Значительный разброс оценок для разных пар видов показывает, что темпы эволюции были разными в разных эволюционных линиях. Темпы дивергенции по исходным данным оказались заметно бóльшими, чем темпы дивергенции по форме черепа. Достоверная корреляция между темпами дивергенции и временным интервалом не была обнаружена ни для исходных данных ($r = -0,18$; $p = 0,31$; рис. 5), ни для показателей формы черепа ($r = -0,23$; $p = 0,20$; рис. 6).

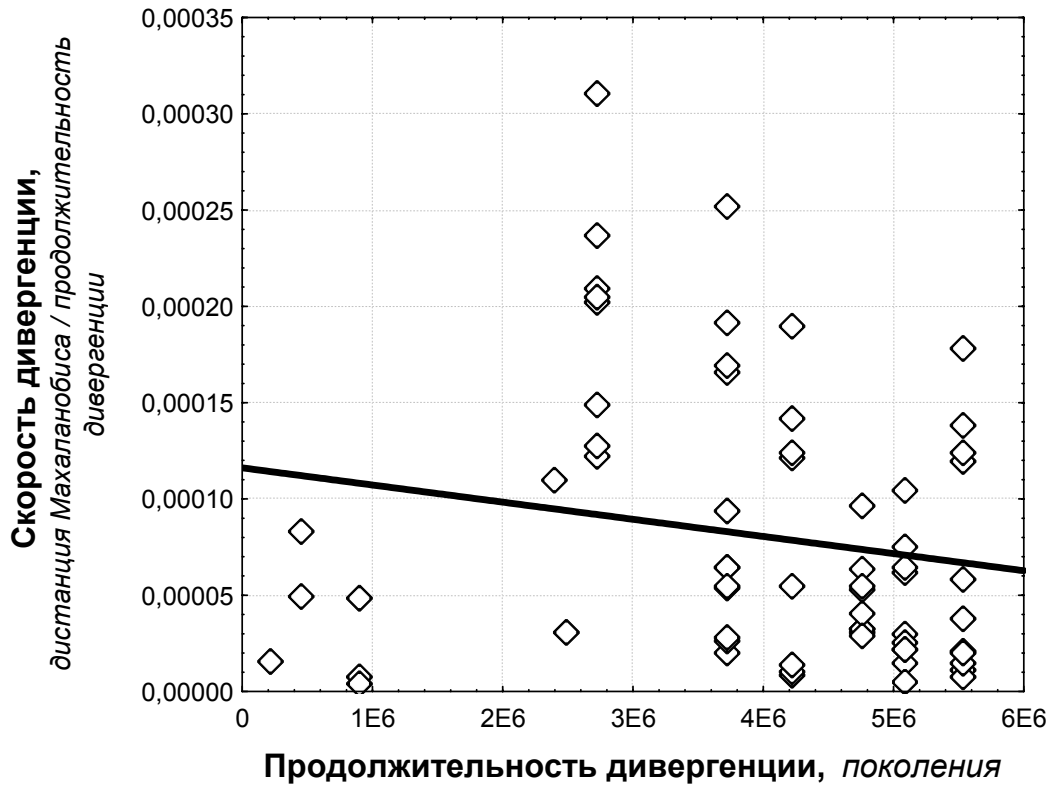


Рис. 5 Зависимость между продолжительностью дивергенции и оценкой скорости дивергенции по исходным данным у изученных ОТЕ ночниц. Линия регрессии построена по методу наименьших квадратов.

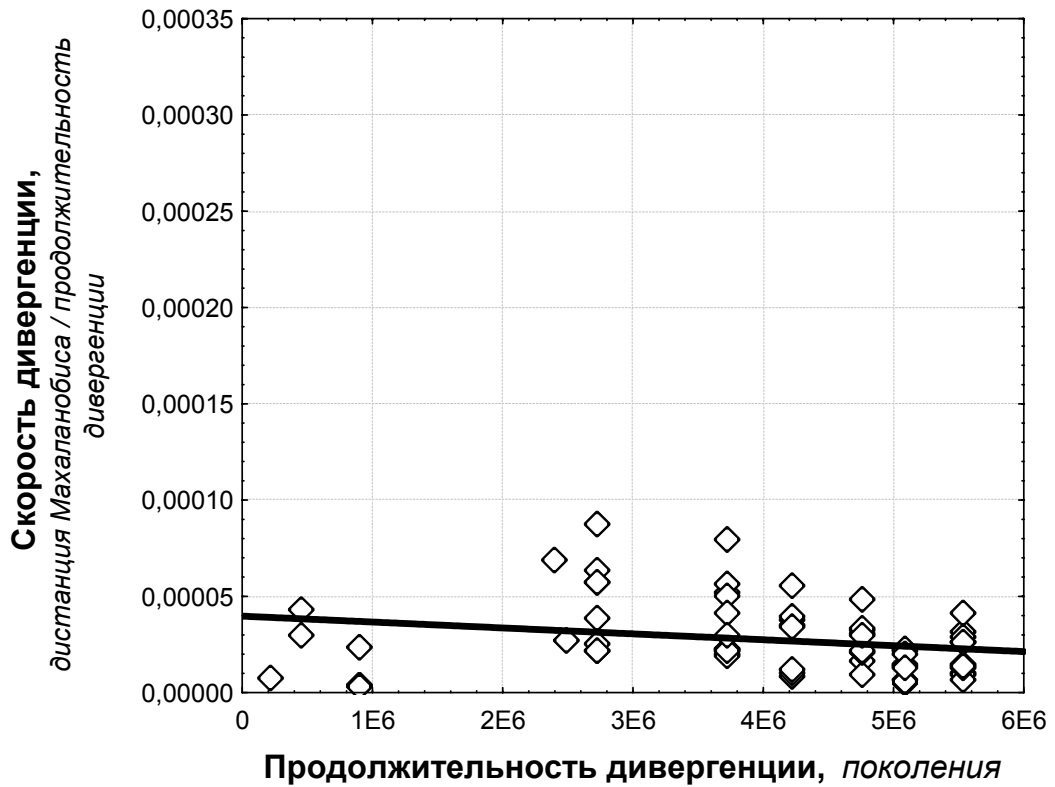


Рис. 6 Зависимость между продолжительностью дивергенции и оценкой скорости дивергенции по показателям формы у изученных ОТЕ ночниц. Линия регрессии построена по методу наименьших квадратов.

В диссертации предложена математическая модель регрессивной эволюции количественных признаков. Эта модель основана на концепции И. И. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982] и математическом аппарате генетики количественных признаков [Kimura, 1965; Lande, 1976, 1979; Фолконер, 1985; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988] с учетом индукции как онтогенетического механизма формирования органов и других сложных структур [Албертс и др., 1986, 1987; Белинцев, 1991; Рэфф, Кофмен, 1986; Хадорн, Венер, 1989; Шмальгаузен, 1982; Шубин, 2010].

Как известно, индукция происходит путем взаимодействия двух структур – индуктора и реагирующей ткани, которые должны быть согласованы по времени и месту взаимодействия. Формирование органа или другой сложной структуры в онтогенезе представлено в модели как пороговый признак (по терминологии работы [Фолконер, 1985]), обусловленный определенным латентным фактором, а именно степенью согласованности между реагентами. В простейшем и наиболее типичном случае этот фактор является просто интервалом времени между созреванием реагентов (поскольку изменения времени и продолжительности формирования тех или иных структур – это обычное фенотипическое проявление мутаций [Шмальгаузен, 1982; Корочкин, 2002]). Математически этот интервал был представлен как количественный признак с нормальным распределением (рис. 7). В модель был заложен принцип „всё или ничего” (то есть, процесс взаимодействия реагентов или осуществляется в полной мере, или не начинается вообще).



Рис. 7 Схема индукции определенной структуры. Пояснения в тексте.

На рис. 7 область I соответствует ситуации, когда первый реагент сформировался слишком рано или второй – слишком поздно, поэтому индукция не происходит. Область II соответствует ситуации, когда периоды созревания обоих реагентов совпадают, хотя бы частично, и, значит, индукция происходит. Наконец, область III охватывает случаи, когда первый реагент сформировался слишком

поздно или второй – слишком рано: индукция не происходит. Шкалы на рис. 7 условные. Обе реагирующие ткани сохраняют способность к взаимодействию в течение, соответственно, C_1 и C_2 единиц времени.

Если структура утратила адаптивное значение, однако не стала непосредственно вредной, то ее эволюционная динамика будет соответствовать модели нейтральной эволюции [Lande, 1976; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988]: вследствие случайных мутаций и генетического дрейфа дисперсия гипотетического количественного признака стабилизируется в популяции на некотором уровне (который определяется равновесием между уменьшением дисперсии вследствие генетического дрейфа и ее увеличением за счет новых мутаций), а популяционное среднее будет смещаться от начального значения в произвольном направлении. Сдержать это смещение мог бы стабилизирующий отбор, но на структуру, утратившую адаптивное значение, он не действует.

В группе таких популяций вследствие генетического дрейфа в ряду поколений популяционное среднее всё большей части популяций будет смещаться за пределы зоны, в которой возможна индукция (рис. 8). Соответственно, индукция будет происходить всё реже, и доля особей, у которых образуется моделируемая структура, будет уменьшаться. Существует достаточно высокая вероятность того, что на протяжении макроэволюционных временных интервалов эта структура будет утрачена во всех популяциях вида.

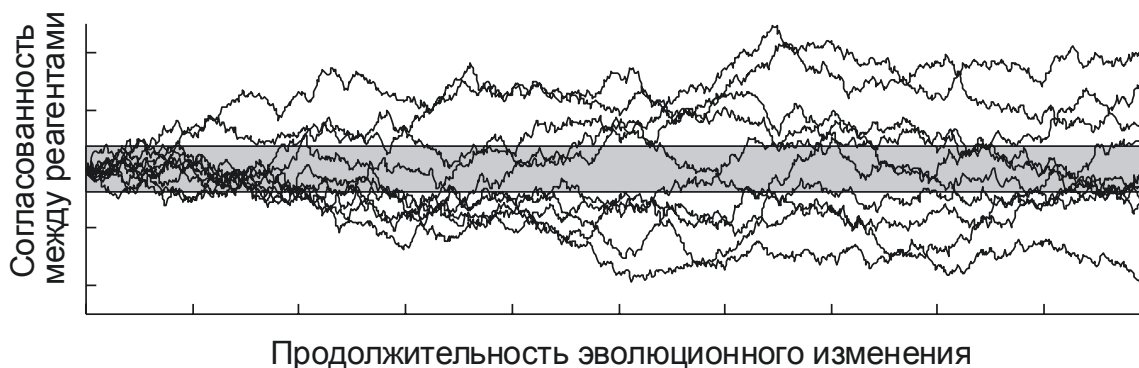


Рис. 8 Дрейф популяционных средних в условиях нейтральной эволюции при наличии описанного в работе порогового механизма в группе из десяти популяций, имеющих одинаковые исходные свойства. Шкалы условные. Зона, в которой происходит индукция, обозначена серым цветом.

Помимо этой простейшей схемы, в работе были рассмотрены некоторые более сложные модели (динамика порогового признака, обусловленного многочисленными индукциями; динамика количественного признака, закладка которого обусловлена индукцией). Результаты моделирования во всех случаях качественно сходны. Таким образом, уменьшение размера, упрощение строения и увеличение изменчивости в эволюции рудиментарных структур воспроизведено в рамках предложенной модели как результат распада корреляционных систем организма вследствие неконтролируемого накопления случайных мутаций в

соответствии с гипотезой И. И. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982]. Возможность восстановления утраченных когда-то структур (то есть, возможность появления атавизмов) также следует из модели. Исходя из данной модели, можно ожидать, что регрессивные тренды в эволюции родственных линий будут достаточно сходными, однако редукция органов или структур может происходить в разных линиях с разной скоростью. Приведенные в работе расчеты показывают, что процесс редукции потенциально является весьма быстрым, однако сохранение определенного функционального значения и генетическая корреляция с полезными структурами могут предотвратить окончательную потерю рудимента.

Следует подчеркнуть, что процесс регрессивной эволюции описан в реферируемой работе в терминах количественной генетики, однако это описание нуждалось в привлечении информации также об онтогенетических процессах (конкретно, о взаимодействии структур в процессе морфогенеза). Именно это и позволило дать математическое изложение гипотезы Шмальгаузена. Онтогенетический подход Шмальгаузена иногда рассматривают как альтернативу генетическому детерминизму синтетической теории эволюции, даже считают их логически несовместимыми. В противовес этому привлечение данных о характере онтогенетической детерминации к описанию эволюции сложных структур в терминах количественной генетики ведет к результатам, которые не только не противоречат концепции Шмальгаузена, но целиком согласуются с ней.

Обсуждение

Результаты описания географической вариации остроухой ночницы в общем согласуются с традиционной широкой трактовкой географической изменчивости этого вида [Стрелков, 1972; Venda et al., 2006; Horáček et al., 2000], в соответствии с которой в западной и центральной части видового ареала обитает как минимум три подвида: *M. b. blythii* (Гималаи, Средняя Азия, Казахстан), *M. b. omari* (острова Средиземного моря, Кавказ и Ближний Восток) и *M. b. oxygnathus* (южная и центральная Европа), каждый из которых характеризуется, в свою очередь, значительной географической изменчивостью. Между разными региональными группами наблюдается значительное перекрытие. К тому же, в южной и центральной Европе находится зона симпатрии *M. blythii* и *M. myotis*. Обособление этих близкородственных видов является результатом изоляции отдельных популяций предкового вида в рефугиях во время ледникового периода [Arlettaz et al., 1997a; Bogdanowicz et al., 2009]. Вполне вероятно, даже сейчас еще возможна гибридизация между ними [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009].

В главе 3 были приведены результаты, в соответствии с которыми крымская популяция по размерам и форме черепа должна быть отнесена к подвиду *M. b. oxygnathus*. Между тем, по одонтометричным признакам крымские остроухие ночницы занимают промежуточное положение между *M. b. oxygnathus* и *M. b. omari*, хотя и явно более сходны с первым подвидом [Гхазали, 2010]. Основные крымские популяции обитают в Крымских горах и на Керченском полуострове на расстоянии не более, чем 500 – 600 км от ближайших точек находок *M. b. oxygnathus* (Молдавия) и *M. b. omari* (Краснодарский край): такие расстояния явно не являются непреодолимыми для остроухих ночниц, а, значит, можно допускать возможность

контактов и обмена генами между упомянутыми группами [Гхазали, 2010]. Имеются данные, что в Крыму сохранилась реликтовая популяция остроухой ночницы, предки которой пережили в крымском рефугии ледниковый период, а после отступления ледников приняли участие в формировании подвидов *M. b. oxygnathus* на западе и *M. b. omari* на востоке [Bogdanowicz et al., 2009].

Морфологическое своеобразие алтайской остроухой ночницы (*M. b. altaicus*), охарактеризованное в главе 3, позволяет рассматривать этот подвид как пример тех своеобразных реликтовых форм, которые часто сохраняются на краях ареалов. Возможно, алтайская популяция представляет собой остаток отдельного вида крупных ночниц, и ее таксономический ранг после дополнительных исследований может быть повышен (проверка этого выходит за рамки темы реферируемого исследования). Подтвердить или опровергнуть это предположение можно было бы с помощью молекулярных методов. Вполне возможно, что и вообще *M. blythii* s. l. представляет собой комплекс из нескольких отдельных видов [Hogáček et al., 2000]. Трудности в оценке реального статуса географических форм остроухих ночниц могут служить указанием на медленный и постепенный характер видообразования в этой группе.

Вполне возможно, что особенности географической и иной вариации однотипны у разных видов палеарктических рукокрылых. Аналогичные характеристики обнаружены, в частности, у рыжей вечерницы (*N. noctula*), несмотря на отличие образа жизни и филогенетическую отдаленность от ночниц. У этого вида обнаружены ясно выраженные европейский и сибирско-среднеазиатский подвиды (соответственно, *N. n. cf. noctula* и *N. n. meklenburzevi*), а также своеобразные формы на краях ареала, явно отличающиеся от типичных представителей подвидов. Такая своеобразная форма рыжей вечерницы обитает на территории Швеции. К этому нужно добавить генетическую гетерогенность европейского подвида (что можно считать следствием ледникового периода) [Petit et al., 1999; Petit, Mayer, 2000; см. также обзор: Venda et al., 2006].

Фрагментация ареала вследствие ледникового периода, часто с образованием гибридных форм в зонах контактов, описана у многих видов европейских млекопитающих, в том числе и рукокрылых [Berthier et al., 2006; Artyushin et al., 2009; и другие]. Градиенты географической изменчивости видов и подвидов палеарктических рукокрылых также весьма сходны.

Обнаруженные в работе темпы дивергенции краниометрических признаков у ночниц из группы видов *M. myotis* – *M. blythii* – *M. nattereri* были настолько незначительны, что, основываясь на тесте Линча [Lynch, 1990], можно допускать, что стабилизирующий отбор был основным фактором, влиявшим на эти признаки в течение эволюции. Темпы дивергенции одонтометрических признаков в эволюции *M. blythii* и *M. myotis* были в среднем меньше, чем темпы дивергенции общечерепных показателей (статистика Линча у большинства этих признаков имеет значения порядка 10^{-5} – 10^{-10}) [Гхазали, 2010].

M. myotis и *M. blythii* настолько выделяются среди других ночниц крупными размерами, что их иногда включают в отдельный род [Menu, 1988]. Однако, полученные результаты показывают, что увеличение размера в процессе их эволюции могло быть обеспечено движущим отбором весьма умеренной

интенсивности. Если допустить постоянное действие движущего отбора такой интенсивности, чтобы статистика Линча была равна 10^{-2} , то, как показывают приведенные в работе расчеты, хватило бы 152 поколений (это примерно 670 лет) для того, чтобы сформировать существующие различия между *M. nattereri* и *M. myotis*. Между тем, это наименее интенсивный отбор, который можно зафиксировать с помощью теста Линча. И в природе, и в экспериментах исследователи неоднократно наблюдали значительно более интенсивный отбор [Gingerich, 2001; Estes, Arnold, 2007; и другие работы]. В принципе, отбор мог бы быть еще меньшей интенсивности, и, всё равно, дивергенция могла бы произойти геологически почти мгновенно.

Итак, реальные темпы дивергенции оказались меньшими, чем темпы, ожидаемые в том случае, если бы дивергенция была результатом действия только мутаций и генетического дрейфа. Поэтому вполне вероятно, что дивергенция была замедлена действием стабилизирующего отбора, а существующие различия между изученными видами могли быть сформированы в течение малого числа поколений движущим отбором невысокой интенсивности или генетическим дрейфом. Скрещивание между этими близкими формами на границах ареалов и в зонах симпатрии [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009] могло быть еще одним фактором, который замедлял их дивергенцию. Однако, во-первых, даже при отсутствии каких-либо изолирующих механизмов гибридизация не является достаточно эффективным фактором, чтобы помешать дивергенции [Lande, 1980c]. Во-вторых, судя по имеющимся данным [Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009], гибридизация остроухой и большой ночниц происходит достаточно редко. Понятно, что в геологическом прошлом гибридизация могла быть более интенсивной, чем сейчас.

Корреляция между временным интервалом и скоростью дивергенции не была выявлена ни в одной из изученных выборок. Это нетривиально, поскольку обычно оценка темпа эволюции уменьшается с увеличением временного интервала, на котором она была получена. Это продемонстрировано в работах Ф. Джинджерича [Gingerich, 1983, 1993, 1996, 2001; Clyde, Gingerich, 1994] и многих других авторов. Джинджерич объяснил эту зависимость тем, что обычно в эволюционных линиях направление трансформаций количественных признаков в течение продолжительного времени многократно меняется. Естественный отбор не имеет ни памяти, ни цели, ни тенденций. Он всегда адаптирует популяцию к сиюминутным условиям внешней среды. Например, размер тела животных в некоей линии мог в процессе эволюции увеличиться, потом уменьшиться, потом снова увеличиться (например, в ответ на климатические изменения в соответствии с правилом Бергмана), и так много раз. Эти изменения могут быть весьма значительными, но их наложение приведет к тому, что на крупномасштабной временной шкале мы увидим лишь незначительное изменение в ту или иную сторону. По характеру зависимости между темпом и интервалом можно определить основные эволюционные механизмы [напр., Gingerich, 1993; Polly, 2002, 2004]. Этот подход можно использовать и в исследовании дивергенции ночниц, однако использованные в реферируемом исследовании оценки темпов дивергенции иные, чем те, с которыми

работал Джинджерич. Поэтому для выяснения эволюционных трендов понадобился специальный анализ.

Согласно результатам количественной генетики, если в популяции, находящейся в состоянии равновесия между мутационным процессом и генетическим дрейфом (что вполне вероятно для широко распространенных видов с длительной историей), происходит нейтральная эволюция (то есть чисто случайные изменения от поколения к поколению), то межгрупповая дисперсия полигенно детерминированного фенотипического признака растёт пропорционально времени и, соответственно, средняя скорость увеличения межгрупповой дисперсии не изменяется [Lande, 1976; Lynch, Hill, 1986; Turelli et al., 1988; и другие авторы]. Поскольку внутригрупповая дисперсия в такой популяции не имеет систематического тренда и только флуктуирует вокруг некоего постоянного значения, то можно сделать вывод, что значение статистики Линча как средняя скорость увеличения межгрупповой дисперсии, измеренная в единицах внутригрупповой дисперсии [Lynch, 1990], в случае нейтральной эволюции также не изменяется или, по крайней мере, не имеет систематического тренда.

Распространение теоретических подходов количественной генетики на комплексы скоррелированных признаков [Lande, 1979] показало, что при условии адаптивной нейтральности и равновесия между мутационным процессом и генетическим дрейфом средняя скорость увеличения дистанции Махаланобиса не изменяется со временем. Таким образом, зависимость между скоростью дивергенции и временным интервалом одинакова для статистики Линча и статистики, основанной на дистанции Махаланобиса. Для статистики Джинджерича эта зависимость иная, но в работе предложены коррекционные алгоритмы, позволяющие трансформировать одну статистику в другую. Статистика Линча удобнее, потому что позволяет привлекать подходы дисперсионного анализа и теснее связана с концепциями количественной генетики, но не лишена и некоторых недостатков.

Таким образом, теоретический аппарат генетики количественных признаков позволил выяснить, как оценки скорости дивергенции зависят от временного интервала в условиях, когда преобладает тот или иной эволюционный механизм. В качестве нулевой гипотезы можно принять предположение, что дивергенция была полностью случайной, поэтому ее описывает математическая модель броуновского движения. В этом случае оценка скорости (статистика Линча или статистика, основанная на дистанции Махаланобиса) не зависит от временного интервала. Увеличение оценки скорости с увеличением временного интервала (положительная корреляция) указывает на действие направленных процессов, ускоряющих дивергенцию, например движущего отбора. Уменьшение оценки скорости с увеличением временного интервала (отрицательная корреляция) указывает на действие факторов, замедляющих дивергенцию, например стабилизирующего отбора.

Полученные в работе данные относительно дивергенции ОТЕ ночниц не противоречат нулевой гипотезе (глава 3). Значит, в эволюции ночниц происходили сравнительно быстрые и ненаправленные эволюционные преобразования, которые адекватно описывает математическая модель случайной дивергенции, а не модель

стазиса. Генетический дрейф – весьма вероятный механизм таких процессов. Можно допускать также определенное влияние флуктуирующего отбора. Даже близкородственные виды ночниц *M. blythii* и *M. myotis* отличаются экологическими предпочтениями [Стрелков, 1972; Arlettaz, 1996; Arlettaz et al., 1993; 1997a, 1997b; Bogdanowicz et al., 2009; Jones et al., 2011; Siemers et al., 2011], и отличия в краниометрических признаках этих видов соответствуют их экологическим отличиям [Гхазали, 2004, 2010]. Многократные формирования экологически и морфологически сходных видов в разных кладах в пределах рода ночниц [Ruedi, Mayer, 2001; Mayer, von Helversen, 2001; Mayer et al., 2007; Stadelmann et al., 2004b, 2007] также указывают на адаптивную природу дивергенции и конвергенции [Mayer, von Helversen, 2001; Ruedi, Mayer, 2001]. Таким образом, вполне возможно, что дивергенция ночниц была в значительной степени адаптивной, то есть происходила под контролем отбора.

Что же касается *M. myotis* и подвидов *M. blythii*, темпы дивергенции которых явно ниже средних для группы, то, как уже было отмечено, их дивергенция, возможно, была замедлена действием стабилизирующего отбора. Данных о внутривидовой дивергенции у ночниц недостаточно, и поэтому сейчас неизвестно, обычны низкие темпы для линий внутри вида или же они являются особенностью данной группы видов.

Обнаруженные у ночниц темпы дивергенции вполне совместимы с тем, что известно об эволюции других групп млекопитающих сравнимого возраста. У лесных мышей (*Sylvaemus*) дистанции Махаланобиса и оценки темпов дивергенции, полученные для пар видов, оказались примерно того же порядка ($10^{-7} - 10^{-5}$), что и выявленные у ночниц. Достоверная корреляция между продолжительностью и скоростью дивергенции не была обнаружена ($r = -0,87$; $p = 0,16$). У лесных мышей значительно большая численность популяций, более быстрая смена поколений, другой образ жизни, чем у рукокрылых, и, если придерживаться точки зрения о детерминации эволюции онтогенетическими или демографическими факторами, то нужно было бы ожидать совсем иного характера эволюционных преобразований, по крайней мере, значительно большей их скорости у лесных мышей. Сходные количественные характеристики эволюционных процессов получены и для некоторых других групп животных [Clyde, Gingerich, 1994; Estes, Arnold, 2007; Gingerich, 1983, 1993, 1996, 2001; Harmon et al., 2010; Hunt, 2006, 2007; Lande, 1976; Lemos et al., 2001; Lynch, 1990; Macholán, 2008; Mattila, Bokma, 2008; Piras et al., 2009; Polly, 2002, 2005; Turelli et al., 1988; Weaver et al., 2007; Wood et al., 2007; и другие авторы]. В эволюции большинства исследованных линий преобладали стазис или случайная дивергенция.

Из результатов исследования следует, что исключительный консерватизм организации скелетных признаков рукокрылых, отмеченный на длительных интервалах геологического времени, сочетается со сравнительно быстрой дивергенцией на более коротких временных интервалах. Рукокрылые способны эволюционировать со скоростью, сравнимой со скоростью эволюции других млекопитающих. То, что ночницы эволюционируют в основном путем случайного дрейфа, означает, очевидно, отсутствие конструктивных ограничений на быстрые эволюционные изменения. Похоже, на больших временных интервалах эволюцию

рукокрылых тормозят скорее экологические и биомеханические факторы, чем генетические или онтогенетические ограничения. Стабилизирующий и корреляционный отбор [Берг, 1964; Шмальгаузен, 1968, 1969, 1982; Lande, Arnold, 1983; Phillips, Arnold, 1989] являются более вероятными причинами стазиса в эволюции гладконосых рукокрылых. Дело не в том, что генетические или эпигенетические зависимости вообще не играют никакой роли в эволюции. Просто при необходимости отбор может преодолеть их [ср.: Schluter, 1996; McGuigan et al., 2005; Walsh, Blows, 2009; Marroig, Cheverud, 2005, 2010; Polly, 2005; Porto et al., 2009].

Исходя из приведенных в работе результатов, можно предполагать, что морфологическая эволюция гладконосых рукокрылых может быть вполне адекватно описана в терминах синтетической теории эволюции [Charlesworth et al., 1982; Lande, 1980a]. Нет необходимости привлекать механизмы сальтационной эволюции (прерывистое равновесие [Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975, 1982] и т. п.): диверсификацию изученных видов можно объяснить и без них. Тем более нет оснований предполагать, что количество наследственных вариаций существенно ограничено, и они следуют определенным направлениям, согласно теории номогенеза [Берг, 1977].

Стабильность основ организации свойственна и птицам [Кэрролл, 1993а]. Современные семейства птиц известны с эоцена или олигоцена, а роды – с миоцена, так же, как и у рукокрылых [Кэрролл, 1993а, 1993б; ср.: Dyke, van Tuinen, 2004]. Переход от одной адаптации к другой в пределах успешно освоенной адаптивной зоны – это общая тенденция в эволюции птиц и рукокрылых. В то же время, в большинстве групп наземных млекопитающих основы организации формировались постепенно: первые представители разных семейств и отрядов общего происхождения часто почти не отличаются один от другого, а характерные особенности этих таксонов образуются позднее, в течение длительной дивергентной эволюции [Кэрролл, 1993б]. Приспособление к машущему полету накладывает весьма жесткие ограничения на возможность эволюционных преобразований общего плана строения, не препятствуя, однако, диверсификации и специализации в рамках этого плана.

В целом характер эволюционных преобразований в истории птиц и рукокрылых соответствует теоретической схеме освоения новой адаптивной зоны с дальнейшей диверсификацией в пределах этой зоны [Симпсон, 1948; дальнейшее развитие см.: Hansen, 1997; Butler, King, 2004; Estes, Arnold, 2007]. Для более или менее специализированного вида достаточно трудно выйти за пределы успешно освоенной адаптивной зоны, и наиболее вероятным направлением его эволюции будет дальнейшая специализация [Шмальгаузен, 1983]. Иногда прогрессивная специализация не происходит. Многочисленные линии и клады гладконосых рукокрылых, судя по всему, сохраняют эволюционный потенциал и способность к освоению разнообразных ниш внутри адаптивной зоны. Род ночниц может, вероятно, быть примером такой клады, так же, как и некоторые другие таксоны рукокрылых. Мы видим тут, пользуясь терминами Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1969, 1983], алломорфоз, а не теломорфоз. Иногда в эволюции происходит расширение адаптивной зоны или, даже, выход некоторых линий за пределы зоны,

свойственной группе (например, в эволюции рукокрылых из семейств Phyllostomidae [Wetterer et al., 2000; Datzmann et al., 2010; Monteiro, Nogueira, 2010, 2011] и Mystacinidae [Hand et al., 2009]).

Среди лесных мышей линия, представленная современными *Sylvaemus*, мало изменилась по морфологии и образу жизни и находилась, по-видимому, под действием стабилизирующего отбора. В то же время параллельная линия, представленная родом *Stephanomys*, претерпела значительные морфологические изменения в связи с изменением адаптивной зоны – переходом к питанию травой, а позже вымерла вследствие климатических изменений в плейстоцене [Renaud et al., 2006].

Поскольку, судя по имеющимся данным и теоретическим обобщениям, эволюционная специализация является следствием активного соревнования за ограниченные жизненные средства [Шмальгаузен, 1969, 1983] и происходит в тех таксонах, в которых решающая роль принадлежит конкурентной борьбе за ресурсы в пределах адаптивной зоны [Марков, Наймарк, 1998], весьма вероятно, что межвидовая конкуренция незначительно повлияла на эволюцию ночниц или лесных мышей. Учитывая морфологическое сходство, симпатрию и симбиотопию многих видов ночниц и лесных мышей, также можно предполагать, что конкурентные отношения играли лишь второстепенную роль в формировании современных ареалов и морфологических особенностей видов.

Весьма часто у представителей близкородственных видов морфогенез основных органов и структур происходит по сходной схеме, но с разной интенсивностью или со смещением во времени. В итоге строение органа (или даже весь морфологический облик организма) у представителей одного из видов выглядит несколько недоразвитым или переразвитым в сравнении с таковыми у другого вида. В некоторых группах морфологические ряды одновозрастных особей близких видов весьма сходны с последовательными стадиями онтогенетических изменений каждого из организмов (в частности, у *Sylvaemus* [Загороднюк и др., 1997; Загороднюк, Кавун, 2000; Лашкова, 2003б] и *Myotis*). Такие различия могли возникать в эволюции вследствие гетерохроний [Alberch et al., 1979; и многие другие авторы]. Увеличение размера тела в эволюции *M. myotis*, вероятно, связано с продлением индивидуального роста, характерного для особей этого вида, в отличие от многих других рукокрылых, в том числе, и *M. blythii* [Benda, 1994; Benda, Horáček, 1994-1995]. Вполне аналогично, активный рост *S. tauricus* продолжается в течение всей жизни, а у других видов *Sylvaemus* замедляется на разных этапах [Лашкова, 2003б].

Сходство онтогенетических процессов и эволюционных изменений давно уже рассматривают как аргумент в поддержку предположения о единстве механизмов онтогенеза и эволюции [обзор: Назаров, 1984]. Едва ли, впрочем, сравнительные данные дают надежные основания для такого радикального отождествления. Далеко не всегда близкородственные виды отличаются именно размерами. Даже у разноразмерных видов межвидовые отличия по некоторым признакам не всегда соответствуют онтогенетическим стадиям: некоторые признаки одного организма могли изменяться путем недоразвития, а некоторые другие – путем переразвития (например, маленькие глаза и некоторые другие особенности *S. uralensis* являются

скорее „сенильными”, чем „ювенильными” признаками, несмотря на ее наименьшие в группе размеры [Лашкова, 2003б]). Наконец, в основе „филогенетического роста” (если он происходит путем продления индивидуального роста без изменения его закономерностей) лежит нарушение нормального формирования дефинитивных тканей: окостенение и приростание хрящей в эпифизах; таким образом, продление роста, то есть переразвитие, становится результатом задержки в окостенении эпифизов, то есть недоразвития [Шмальгаузен, 1983].

В работе проведено сравнение уровней изменчивости структур с различной функциональной нагрузкой на примере элементов зубной системы ночниц и некоторых других примерах [Симпсон, 1948; Kurtén, 1953; Быстров, 1957; Bader, Hall, 1960; Polly, 1998; Гхазали, 2010]. За некоторыми исключениями, уровень изменчивости структуры тем больше, чем меньше ее функциональная нагрузка. Соответствие между уровнем общей изменчивости и уровнем асимметрии структуры неоднозначное. Особенно высокие уровни изменчивости характерны для рудиментарных структур. Регрессивные тренды проиллюстрированы в работе на примере верхнего третьего предкоренного (P^3) ночниц. У ночниц сохранился до современности ранний этап редукции этого зуба (большинством других гладконосых этот зуб утрачен). Продемонстрирован весьма высокий уровень изменчивости этого зуба как у ископаемых [Ziegler, 2003], так и у современных ночниц.

У *M. myotis* P^3 значительно более редуцирован, чем у *M. blythii oxygnathus*, и в работе показано, что уровень изменчивости P^3 у первой ОТЕ выше, чем у второй. Коэффициенты вариации ширины и длины этого зуба не намного выше среднего уровня, в то же время коэффициент вариации высоты этого зуба достигает примерно 0,30 у *M. b. oxygnathus* и 0,35 у *M. myotis*, это примерно в три раза больше, чем для других одонтометрических признаков. Повышена изменчивость и некоторых других зубов: P_3 у *M. myotis* (но не *M. b. oxygnathus*), а также M_3 , I_1 и I_2 у обеих ОТЕ. Крайним выражением тенденции к редукции P^3 является полное отсутствие этого зуба на одной или на обеих сторонах челюсти (в изученной выборке *M. blythii* s. l. – у 1,4% особей).

В различных случаях процессы регрессивной эволюции могли быть вызваны как накоплением мутаций в соответствии с гипотезой Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1937, 1982], так и отрицательным отбором. Однако действие отбора, кроме всего прочего, уменьшает изменчивость. Поскольку у большинства рудиментов изменчивость значительно увеличена сравнительно с функционирующими гомологами, то можно предполагать, что более распространенным механизмом их редукции было накопление случайных мутаций, а не отбор. Сложные фенотипические структуры (в частности, структуры черепа) потенциально нестабильны в эволюционной перспективе и нуждаются в определенном контроле со стороны естественного отбора для того, чтобы сохраняться в неизменном виде.

Прямой или косвенный отбор может также и затормозить полную потерю рудиментарных структур. Это возможно, если такие структуры имеют некоторое функциональное значение или генетическую корреляцию с функционально значимыми признаками. В свое время О. В. Яблоков уже допускал, что практически

все рудименты несут определенную функциональную нагрузку, и действительно нефункциональными являются только атавизмы [Яблоков, 1966].

Предложенная в работе модель может быть использована не только для того, чтобы исследовать регрессивную эволюцию. Изменения в регуляции порогового механизма, сходного с описанным в работе, могли лежать в основе эволюции модификационной изменчивости, а также быстрых эволюционных преобразований, таких, например, как многократные преобразования морфотипа “Selysius” в “Leucopoe” и “Myotis” и обратно в эволюции ночниц [Ruedi, Mayer, 2001; и многие другие работы] или переход от никталодонтности к миотодонтности во многих эволюционных линиях гладконосых [Menu, Sigé, 1971; Menu, 1985]. Генотип может содержать скрытые программы разных вариантов морфогенеза одной и той же структуры, и некоторые из быстрых эволюционных преобразований могут быть результатами переключения развития с одной программы на другую [Медников, 1987а, 1987б; ср.: Шишкин, 1984, 1987, 1988]. Адаптивное значение подобных трансформаций иногда остается неясным. В частности, явной связи между характером питания и миото- или никталодонтностью не наблюдается. В то же время в разных линиях рукокрылых наблюдается достаточно четкая корреляция между размерами и количеством зубов и трофической специализацией [Freeman, 1988]. Высказанное предположение в принципе может быть проверено с помощью филогенетической смешанной модели [Lynch, 1991; Housworth et al., 2004].

Предложенная в работе схема регрессивной эволюции также может быть использована в исследовании эволюционных новаций. Если, в соответствии с гипотезой И. И. Шмальгаузена, случайное расхождение во времени приобретения компетентности реагентами может нарушить или, даже, остановить морфогенез сложной структуры, то логично предположить, что морфологические aberrации, возникающие вследствие вызванной мутациями случайной совместной экспрессии тех или иных наборов генов, могут становиться объектом дальнейшего действия отбора и материалом для формирования новых структур [ср.: Корочкин, 2002]. Согласно современным данным, орган или любая сложная структура появляется в онтогенезе благодаря экспрессии специфических генов, организованных в сети с общим механизмом регуляции, и появление принципиально новых структур можно объяснить объединением “старых” генов в новые сети [Wagner, Lynch, 2010].

ВЫВОДЫ

В диссертации показано, что стазис в эволюции рукокрылых и дивергенцию их видов можно объяснить действием обычных факторов синтетической теории эволюции (отбор, случайные мутации, генетический дрейф и т. п.) без привлечения каких-либо дополнительных механизмов.

1. Темпы трансформаций краниометрических признаков ночниц менялись в процессе эволюции, однако никогда не превышали определенный уровень, который мог быть обеспечен движущим отбором весьма умеренной интенсивности или генетическим дрейфом. Дивергенция некоторых эволюционных линий была существенно замедлена (вероятно, действием стабилизирующего отбора).

2. Дивергенция у ночниц происходила как по размеру, так и по форме черепа, однако форма изменялась в эволюции медленнее, чем размер черепа.

3. Наиболее типичной последовательностью событий в эволюции ночниц являются многократные переходы от одного комплекса признаков к другому и обратно с сохранением достигнутого уровня адаптированности и без явных систематических трендов (исключение – редукция зубных структур, наблюдаемая в большинстве эволюционных линий).

4. Основная причина редукции зубных структур у гладконосых рукокрылых – это накопление случайных мутаций, а не отрицательный отбор. Уменьшение размера, упрощение строения и увеличение изменчивости в эволюции этих и сходных рудиментарных структур воспроизведено в рамках предложенной в работе математической модели как результат индукционного механизма их формирования в онтогенезе.

5. Консерватизм основных скелетных структур в эволюции рукокрылых является результатом стабилизирующего и корреляционного отбора, а не конструктивных ограничений, свойственных организму рукокрылых (генетических, демографических или онтогенетических).

6. Темпы и общие характеристики эволюционных преобразований черепа рукокрылых принципиально не отличаются от темпов и механизмов эволюционных преобразований черепа других млекопитающих, несмотря на уникальные экологические, физиологические и демографические особенности рукокрылых.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Статьи, напечатанные в специализированных изданиях, рекомендованных как профессиональные в списке ВАК Украины, и иностранных изданиях

1. Дзеверин И. И. Выживание асимметричных особей в одной из популяций остроухой ночницы / И. И. Дзеверин // *Plecotus et al.* – 1998. – № 1. – С. 16-26.
2. Дзеверин І. І. Еволюційна нестабільність складних фенотипних структур / І. І. Дзеверин // *Доповіді Національної академії наук України.* – 2000. – № 4. – С. 188-192.
3. Лашкова Е. И. Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин // *Вестник зоологии.* – 2002. – Т. 36, № 3. – С. 25-33. *(личный вклад – 40%, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)*
4. Стрелков П. П. Географическая изменчивость краниометрических признаков у рыжей вечерницы, *Nyctalus noctula* (Chiroptera), в связи с особенностями ее образа жизни / П. П. Стрелков, Н. И. Абрамсон, И. И. Дзеверин // *Зоологический журнал.* – 2002. – Т. 81, № 7. – С. 850-863. *(личный вклад – 15%, участие в статистической обработке и обсуждении)*
5. Лашкова Е. И. Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин // *Вестник зоологии.* – 2004. – Т. 38, № 6. – С. 41-46. *(личный вклад – 50%, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)*
6. Гхазали М. А. Биометрическая характеристика редукции элементов зубной системы некоторых видов ночниц, *Myotis* (Vespertilionidae) / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // *Plecotus et al.* – 2004. – № 7. – С. 7-17. *(личный вклад – 25%, исходная идея, участие в обсуждении)*

7. Дзеверин И. И. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) / И. И. Дзеверин, Е. И. Лашкова // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 3. – С. 258-272. (личный вклад – 60%, исходная идея, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)
8. Лашкова Е. И. Идентификация видов лесных мышей фауны Украины по экстерьерным и черепным признакам методами многомерного анализа / Е. И. Лашкова, С. В. Межжерин, И. И. Дзеверин // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 39, № 3. – С. 23-28. (личный вклад – 20%, участие в статистической обработке и обсуждении)
9. Дзеверин И. И. Возможности и ограничения некоторых алгоритмов дискриминантного анализа в идентификации близких видов на примере лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) / И. И. Дзеверин, Е. И. Лашкова // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 1. – С. 63-69. (личный вклад – 60%, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)
10. Лашкова Е. И. Изменчивость нижней челюсти у лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины / Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин, С. В. Межжерин // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 359-366. (личный вклад – 40%, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)
11. Dzeverin I. I. The regressive trend of complex phenotypic structures in neutral evolution / I. I. Dzeverin // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 1. – Р. 53-69.
12. Голенко А. Особливості живлення та зимівлі кожана пізнього (*Eptesicus serotinus*) у лабораторних умовах протягом року / А. Голенко, І. Дзеверін, С. Мякушко // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка: Біологія. – 2007. – Вип. 49-50. – С. 22-25. (личный вклад – 30%, участие в обсуждении и написании текста)
13. Гхазали М. А. Механизмы дивергенции остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // Plecotus et al. – 2007. – № 10. – Р. 3-13. (личный вклад – 50%, исходная идея, участие в обсуждении и написании текста)
14. Dzeverin I. The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) / Igor Dzeverin // Journal of Mammalian Evolution. – 2008. – V. 15, No. 2. – Р. 123-142.
15. Дзеверин И. И. Таксономический статус остроухих ночниц (*Myotis blythii*, Chiroptera, Vespertilionidae) с Алтая / И. И. Дзеверин, П. П. Стрелков // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, № 8. – С. 973-982. (личный вклад – 50%, измерение, статистическая обработка, участие в обсуждении и написании текста)
16. Лашкова О. Географічна мінливість краніологічних ознак ховраха малого (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) фауни України / О. Лашкова, Н. Філіпчук, Я. Навозенко, І. Дзеверін // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 26. – С. 72-78. (личный вклад – 25%, участие в статистической обработке, обсуждении, написании текста)

17. Дзеверін І. І. Шлях до синтезу: дарвінізм, генетика і еволюційна концепція І. І. Шмальгаузена / І. І. Дзеверін // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. 2009. – Т. 7, № 2. – С. 305-321.
18. Гхазалі М. А. Оцінка швидкості дивергентної еволюції верхніх зубів у близьких видів нічниць *Myotis blythii* та *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) / М. А. Гхазалі, І. І. Дзеверін // Вестник зоологии. – 2010. – Т. 44, № 4. – С. 317-326. (личный вклад – 25%, участие в обсуждении и написании текста)
19. Dzeverin I. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // Evolutionary Biology. – 2010. – V. 37, No. 2-3. – P. 100-112. (личный вклад – 75%, измерение, статистическая обработка, участие в обсуждении и написании текста)
20. Дзеверін І. І. Генетичні та морфогенетичні трансформації на ранніх етапах еволюції рукокрилих: короткий огляд / І. І. Дзеверін // Біологічні студії. – 2010. – Т. 4, № 3. – С. 167-174.
21. Дзеверін І. І. Найдавніші відомі рукокрилі (Chiroptera): між еволюційними новаціями та стазисом / І. І. Дзеверін // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2011. – Вип. 30. – С. 58-63.

Научно-популярные статьи

22. Дзеверін І. І. Шмальгаузен та біологія його часу / Ігор Дзеверін // Біологія і хімія в школі. – 2000. – № 6. – С. 42-45.
23. Дзеверін І. Іван Іванович Шмальгаузен (до 120-річчя від дня народження) / І. Дзеверін // Хімія. Біологія. – 2004. – № 22. – С. 3-11.

Тезисы

24. Дзеверин И. И. Эволюционная концепция И. И. Шмальгаузена и развитие синтетической теории эволюции / И. И. Дзеверин // Наука та наукознавство. – 1998. – № 2. – С. 106.
25. Dzeverin I. I. The possible role of heterochronous transformations in the evolution of cranial structures of some Palearctic species of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) / I. I. Dzeverin // Plecotus et al. – 1999. – № 2. – С. 125-126.
26. Ghazali M. A. Lack of function involves the increasing of variation in elements of the teeth system of some mouse-eared bats, *Myotis* (Vespertilionidae) / M. A. Ghazali, I. I. Dzeverin // Programme and abstracts for 13th International Bat Research Conference: Poland, Mikołajki, 23-27 August 2004. – Warszawa: Museum and Institute of Zoology PAS, 2004. – P. 35. (личный вклад – 50%)
27. Dzeverin I. Regressive trends in evolution of some dental characters in Vespertilioninae (Microchiroptera) / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // Xth European Bat Research Symposium, Galway, Ireland: Programme, Abstracts. – Galway: National University of Ireland, 2005. – P. 31. (личный вклад – 75%)
28. Гхазали М. А. Дивергенция остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae) по мандибулярным признакам / Гхазали М. А., Дзеверин И. И. // Териофауна России и сопредельных стран (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. 31 января

- 2 февраля 2007 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 113. (личный вклад – 25%)
29. Дзеверин И. И. Механизмы эволюции рудиментов и атавизмов / Дзеверин И. И., Гхазали М. А. // Современные проблемы биологической эволюции: Материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея, 17-20 сентября 2007, Москва. – М.: Изд-во ГДМ, 2007. – С. 47-49. (личный вклад – 75%)
30. Дзеверин І. І. Дивергенція краніометричних ознак в еволюції гладконосих рукокрилих: темпи, масштаби та ймовірні механізми / Дзеверин І. І. // Современные взгляды на эволюцию органического мира: Программа и тезисы докладов международной научной конференции (18-20 ноября 2009 г., Киев, Украина). – Киев: Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, 2009. – С. 21.
31. Dzeverin I. Inferring the evolutionary factors from rates of phenotypic divergence in *Myotis* / Igor Dzeverin, Maria Ghazali // 15th IBRC – the Conference Manual: Programme, abstracts, list of participants. Volume of abstracts of the 15th International Bat Research Conference, held in Prague, 23 - 27 August 2010. – Lesnická Práce sro. – 2010. – P. 125-126. (личный вклад – 70%)
32. Гхазали М. А. Зубные аномалии у ночниц (*Myotis*) / М. А. Гхазали, И. И. Дзеверин // *Plecotus et al.* – 2010. – № 13. – С. 12-13. (личный вклад – 25%)

АННОТАЦИЯ

Дзеверин И. И. Механизмы трансформации структур черепа в эволюции ночниц и родственных групп гладконосых рукокрылых. – Рукопись. – Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев, 2011.

На выборке из 410-и экз. изучены внутривидовая изменчивость и межвидовые различия десяти видов рода *Myotis* по краниометрическим признакам, получены количественные оценки масштабов и темпов дивергенции, проведено сравнение характеристик эволюции в разных группах гладконосых рукокрылых и млекопитающих в целом. Темпы трансформации краниометрических признаков ночниц изменялись в ходе эволюции, но не превышали тот уровень, который мог быть обеспечен движущим отбором умеренной интенсивности или генетическим дрейфом. Консерватизм скелетных структур в эволюции рукокрылых является результатом действия стабилизирующего отбора, а не структурных ограничений. Регрессивные трансформации в эволюции изученных структур вызваны, скорее, накоплением мутаций, чем негативным отбором. Предложена математическая модель регрессивной эволюции, основанная на эволюционной концепции И. И. Шмальгаузена.

Ключевые слова: *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, череп, количественный признак, эволюция, дивергенция, стазис, естественный отбор, генетический дрейф, адаптация, гетерохрония, рудимент.

АНОТАЦІЯ

Дзеверін І. І. Механізми трансформації структур черепа в еволюції нічниць та споріднених груп гладконосих рукокрилих. – Рукопис. – Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2011.

На вибірці з 410-и екз. досліджено внутрішньовидову мінливість та міжвидові відмінності десяти видів роду *Myotis* за краніометричними ознаками, одержано кількісні оцінки масштабів та темпів дивергенції, проведено порівняння характеристик еволюції в різних групах гладконосих кажанів та ссавців загалом. Темпи трансформації краніометричних ознак зазнавали в нічниць змін під час еволюції, однак не перевищували певного рівня, що міг бути забезпечений рушійним добором помірної інтенсивності або генетичним дрейфом. Консерватизм скелетних структур в еволюції рукокрилих є наслідком дії стабілізуючого добору, а не структурних обмежень. Регресивні трансформації в еволюції досліджених структур швидше спричинено нагромадженням мутацій, ніж негативним добором. Запропоновано математичну модель регресивної еволюції, що ґрунтується на еволюційній концепції І. І. Шмальгаузена.

Ключові слова: *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, череп, кількісна ознака, еволюція, дивергенція, стазис, природний добір, генетичний дрейф, адаптація, гетерохронія, рудимент.

ABSTRACT

Dzeverin, I. I. Mechanisms affecting the evolutionary change of cranial structures in *Myotis* and related vespertilionid taxa. – Manuscript. – Thesis for obtaining the degree of Doctor of Sciences (Biology) in specialty 03.00.08 – zoology. – Kiev, 2011.

Multiple craniometric variation as well as evolutionary rates and patterns were studied in 10 extant Palearctic *Myotis* species (13 OTUs) on a total sample of 410 specimens. Several additional samples from various mammalian taxa were taken for comparison. Lynch's and Gingerich's approaches were combined to evaluate the univariate rates of divergence. Squared Mahalanobis distance was used as a multivariate measure for amount of divergence, and squared Mahalanobis distance weighted by time was used as a measure for the rate of divergence.

Rates of divergence were measured for 27 craniometric characters in 12 extant OTUs from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). The obtained estimates were found to be consistent with random walk hypothesis. Thus the divergence in *Myotis* could be guided by random drift and mutations. The high dispersion in rate estimates suggests also a possible input of randomly fluctuating selection. Size-adjusted data appeared to be lesser than the initial data, and it can be concluded that both size and shape were involved in divergence of *Myotis* species. The skeletal characters in bats are known to be extremely conservative during long-term evolution, however the possibility for random walk at short time interval implies that bat evolution is constrained rather ecologically and biomechanically than genetically or developmentally.

In five closely related OTUs namely *M. myotis*, *M. blythii oxygnathus*, *M. b. omari*, *M. b. blythii*, and *M. nattereri*, the estimates for evolutionary rates were found to be lower

than expected if the divergence had been produced solely by mutation and random drift. So, it can be concluded that stabilizing selection was the principal factor that maintained craniometric characters during the evolution of the studied species and prevented their greater diversification. Moreover, the rates of divergence between the ancestors of *M. nattereri* and the common ancestors of *M. blythii* and *M. myotis* apparently were higher than the rates of following divergence between *M. myotis*, *M. b. oxygnathus*, *M. b. omari* and *M. b. blythii*. All the observed differences between the studied OTUs could be established by random drift or directional selection of rather moderate intensity.

The multivariate analysis indicated that Crimean *M. blythii* are the specimens of *M. b. oxygnathus* and confirmed that the isolated population of *M. blythii* from Altai (the 13th studied OTU), which has been recently described as the subspecies *M. b. altaicus*, really differs from all the other known *Myotis* taxa.

The regressive transformations in skull evolution result from accumulation of random mutations more likely than from negative selection. A mathematical model for the regressive trend of complex structures in neutral evolution is developed. It is based on Schmalhausen's evolutionary concept. Evolutionary changes of characters formed in ontogeny by developmental induction are modeled for an infinite population and for replicate finite populations under a mutation – drift equilibrium. Induction occurs by interaction of reactants, which must therefore coincide in time intervals of their abilities to react. This mechanism is being damaged in evolution of useless structures by random mutations in genes that control simultaneous formations of reactants, whereas mutational effects on important structures are restrained by selection. The breakdown of induction mechanisms produces increased variability and degeneration in vestigial characters. Quantitative estimations are illustrated by data regarding regressive trends in some groups of mammals. Time spans sufficient for complete loss of vestigial organs obtained from the modelings are much smaller than the periods of macroevolutionary changes. Certain functional value and the genetic correlation with important structures are the most probable mechanisms that could prevent the rapid loss of vestigial structures.

Key words: *Myotis*, Vespertilionidae, Mammalia, skull, quantitative character, evolution, divergence, stasis, natural selection, genetic drift, adaptation, heterochrony, vestigial organ.