

## Пустынные ушаны (*Plecotus*, Vespertilionidae) Центральной Азии: результаты краниометрии

И.В. Курдюкова<sup>1</sup>, С.В. Крусков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет, Институт биологии и химии; Ул. Кибальчича, 6-1, Москва 129164

<sup>2</sup>Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; ул. Большая Никитская, 6, Москва 125009; [kruskop@zmmu.msu.ru](mailto:kruskop@zmmu.msu.ru)

В фауне Монголии показано обитание 4 видов ушанов, два из которых в своем распространении связаны с экстрааридными территориями. Эти две формы были предварительно отождествлены с *Plecotus kozlovi* и *P. turkmenicus*. Эти две расы очень близки морфологически. При этом митохондриальная ДНК разделяет их очень существенно, делая *P. kozlovi* сестринской линией к сибирскому *P. ognevi*. В настоящей работе мы провели анализ морфометрии черепов этих пустынных ушанов на основании 22 черепных промеров. Было показано, что по краниометрии эти ушаны практически неотличимы друг от друга. При этом они надежно отличаются от двух других азиатских видов: *P. ognevi* и *P. strelkovi*. Более того, монгольская выборка, относимая к *P. turkmenicus*, демонстрирует определенные отличия от представителей того же вида из Средней Азии. Эти результаты позволяют усомниться, с одной стороны, в таксономической идентичности «туркменских» ушанов из разных географических регионов, с другой – в видовом уровне различий двух пустынных форм фауны Монголии. Решение этого вопроса требует комплексного подхода с использованием ядерных генных маркеров.

Ключевые слова: ушаны, систематика, морфометрия, Монголия, *Plecotus*

### ВВЕДЕНИЕ

Ушаны Старого Света (*Plecotus* s. str.) – один из родов рукокрылых, состав которого подвергся с началом применения молекулярных методов в систематике наибольшему пересмотру: число признаваемых видов возросло от двух материковых (плюс – двух островных изолятов; Павлинов, Россолимо 1987; Стрелков 1988; Коорман 1994) до девятнадцати (Spitzenberger et al. 2006) всего за несколько лет. Это побудило П. Стрелкова, соавтора последней работы, писать о кризисе политипической концепции вида именно на примере ушанов (Стрелков 2006). Однако, с развитием как молекулярных, так и интегративных подходов в систематике млекопитающих и, в частности, рукокрылых стало понятно, что уровень различий по митохондриальным генным маркерам, будучи хорошим индикатором таксономических проблем, может далеко не отражать реальных родственных связей внутри рода (Крусков 2016). В ряде случаев можно предполагать, что формирование современного видового разнообразия и таксономических границ сопровождалось у некоторых рукокрылых сохранением предкового митохондриального

полиморфизма или ретикулярными процессами (включая межвидовую гибридизацию: напр., Artyushin et al. 2009).

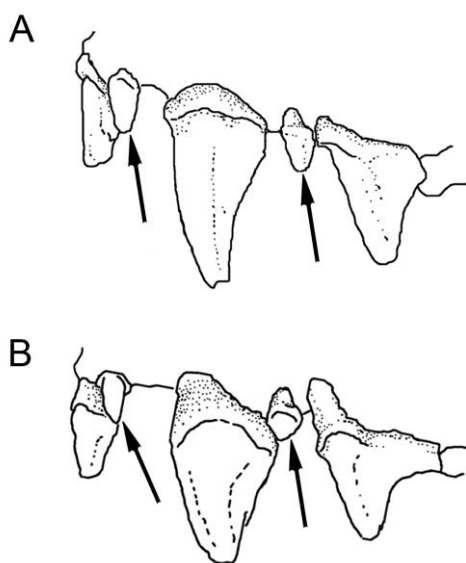
На территории Монгольской народной республики известно обитание четырех форм ушанов (Dolch et al. 2007; Datzmann et al. 2012), чьи различия по митохондриальной ДНК достигают видового уровня, принимаемого для этого рода (Spitzenberger et al. 2006). Один из них – сибирский ушан (*P. ognevi* Kishida, 1927), вид, широко распространенный в лесной и лесостепной зонах Сибири и Дальнего Востока (Крускоп 2012) и не встречаемый в аридных регионах. Горно-азиатский ушан (*P. strelkovi* Spitzenberger, 2006) найден всего в одной точке на самом западе страны (Dolch et al. 2007). Две других формы, напротив, связанные в своем распространении с полупустынями и пустынями, были когда-то проассоциированы с номинальными таксонами *P. kozlovi* Bobrinskoj, 1926 и *P. turkmenicus* Strelkov, 1988. Ушан Козлова описан из северо-западного Китая (Цайдам, Цинхай), и к этой форме традиционно относили крупных светлоокрашенных ушанов из Гоби (Ellerman, Morrison-Scott 1966). Туркменский ушан был описан из пустынь западного Туркменистана (Стрелков 1988) и, будучи возведенным в ранг вида, считался эндемиком этой территории (Spitzenberger et al. 2006). Однако найденный в Монголии гаплотип, сильно отличный от такового *P. kozlovi*, был проассоциирован именно с туркменским видом (Datzmann et al. 2012). Сборы российской-монгольской экспедиции, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ, включают пустынных ушанов, относящихся к обеим гаплогруппам (это показано данными генного баркодинга: <http://www.boldsystems.org/>).

Уровень различий в митохондриальной ДНК между *P. kozlovi* и *P. turkmenicus*, показанный в работе Spitzenberger et al. (2006) вполне согласуется с нашими предварительными данными. Он не только весьма велик, но и помещает эти формы в разные части кладограммы: в то время как *P. turkmenicus* занимает базальное положение в кладе «бурых» ушанов, *P. kozlovi* оказывается крайне близок к *P. ognevi* (дистанция между ними не превышает различий внутри *P. auritus* s.str.). При этом оба пустынных ушана крайне сходны между собой по размерам и внешней морфологии (заметно отличаясь при этом от того же *P. ognevi*). Качественные признаки, по которым предлагали различать ушанов Козлова и туркменского, у монгольских экземпляров соответствуют генетической идентификации особей. Однако уровень этих различий может быть интерпретирован и как межвидовой, и как межпопуляционный в пределах одного вида. Таким образом можно предполагать, что ситуация с таксономическим статусом двух пустынных ушанов по крайней мере не однозначна. Примечательно, что в упомянутой работе Spitzenberger et al. (2006) сравнение пропорций черепа *P. kozlovi* и *P. turkmenicus* проведено с их ближайшими – по данным мтДНК – родственниками, но не друг с другом.

В рамках изучения вопроса взаимоотношения этих форм мы провели сравнение морфометрии их черепов.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В рамках комплексного изучения родственных взаимоотношений центральноазиатских кожанов, мы провели исследование морфометрии черепа доступных нам экземпляров.



**Рис. 1.** Относительные пропорции верхних малых предкоренных зубов и наружных резцов, характерные для *P. kozlovi* (A) и *P. turkmenicus* (B). Прорисовка по экземплярам из южной Монголии.

**Fig. 1.** Comparative proportions of the upper small premolars and outer incisors, characteristic for *P. kozlovi* (A) and *P. turkmenicus* (B). Traces based on the specimens from southern Mongolia.

Материалом исследования послужили сборы российско-монгольской экспедиции, а также другие экземпляры ушанов из Средней и Центральной Азии и Сибири, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ (ЗММУ) и Зоологическом институте РАН (ЗИН). Принадлежность пустынных кожанов к той или иной форме из сборов российско-монгольской экспедиции частично была определена генетически, а не вовлеченные в предварительный генетический анализ зверьки – по формальным признакам зубной системы. У *P. kozlovi* малый предкоренной зуб заметно выше краев цингулюмов соответствующего клыка и большого предкоренного,

наружный резец заметно выше цингулума соответствующего внутреннего резца; у *P. turkmenicus* малый предкоренной ниже цингулума клыка, а наружный резец – примерно на уровне цингулума внутреннего или лишь слегка за него выступает (рис. 1). Для сравнения были взяты экземпляры *P. ognevi* из различных частей ареала (Сибирь, Монголия, Приморье, Сахалин) и *P. strelkovi* из Средней Азии (Киргизстан, Таджикистан; включая типовой экземпляр ZISP 62183). Кроме того, в анализ была включена типовая серия *P. turkmenicus* из Туркменистана (голотип ZISP 51383 и девять паратипов) и пять паратипов *P. kozlovi*. Всего в работе было использовано 79 экземпляров (взрослые животные обоих полов с очищенными черепами).

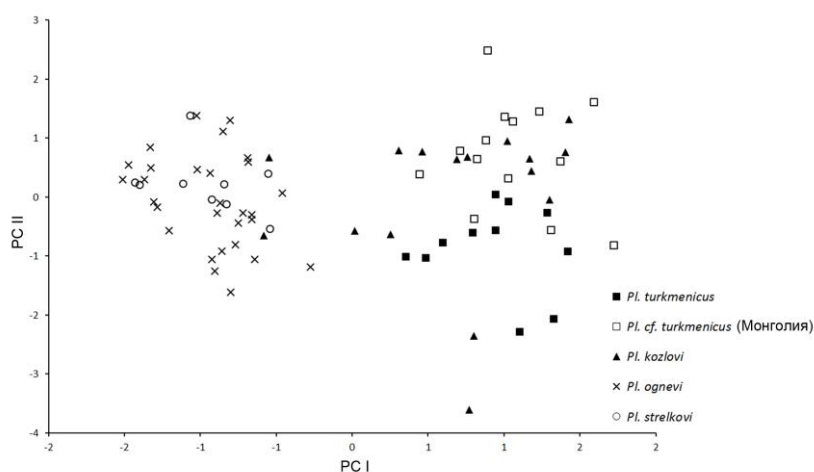
С каждого черепа под бинокляром при помощи электронного штангенциркуля или окуляр-микрометра было снято 24 промера: 1 – наибольшая длина черепа, 2.1 – высота затылочной части черепа, 2.2 – высота черепа со слуховыми барабанами, 3 – кондило-канинная длина, 4 – кондило-базальная длина, 5 – роstralная длина (от альвеолы I<sup>2</sup> до подглазничного отверстия), 6 – роstralная ширина, 7 – ширина заглазничного сужения, 8 – ширина между внутренними краями клыков, 9 – ширина нёба позади M<sup>3</sup>, 10 – ширина основания черепа между слуховыми барабанами, 11 – расстояние между внешними краями слуховых барабанов, 12 – длина мозговой части черепа, 13 – расстояние между вершинами надглазничных выступов (между концами надглазничных гребней), 14 – расстояние от альвеолы M<sup>3</sup> до переднего края сочленовной ямки, 15 – длина челюсти от альвеолы i<sub>1</sub> до углового отростка, 16 – высота нижней челюсти (до вершины венечного отростка), 17 – расстояние между венечным и сочленовным отростками, 18 – расстояние между сочленовным и угловым отростками, 19 – расстояние между угловым и венечным отростками, 20 – длина симфиза нижней челюсти (от заднего края до альвеол i<sub>1</sub>), 21 – высота зубной ветви нижней челюсти под m<sub>3</sub>, 22 – глубина сочленовно-угловой выемки, 23 – расстояние между внутренними краями сочленовных ямок черепа.

Полученные численные значения были проанализированы при помощи пакета программ STATISTICA для Windows v.7.0 (StatSoft, Inc., 2004) методами Факторного (Главные Компоненты) и Дискриминантного анализов. Последующее построение графиков осуществлено при помощи программы Excel.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краниометрические данные по азиатским ушанам сравнительно плохо факторизуются (первый фактор берет на себя лишь около 40% общей дисперсии; рассчитанные в ходе анализа пять факторов даже совместно не покрывают 70%) что свидетельствует о высоком сходстве в пропорциях черепа и зубов между отдельными видами. Первый фактор скорелли-

рован с Общими размерами черепа и расстоянием между угловым и венечным отростками (продольным размером восходящей ветви челюсти), второй – с длиной нижнечелюстного симфиза. Результаты анализа методом Главных Компонент демонстрируют, что комплекс пустынных ушанов хорошо отличается от двух других азиатских видов, *P. ognevi* и *P. strelkovi*. В пространстве первых двух Компонент, пустынные ушаны образуют хорошо очерченное облако, практически не имеющее пересечений с кластерами двух других видов (рис. 2), за исключением двух экземпляров *P. kozlovi* (один из которых генетически датирован). При этом, между двумя монгольскими пустынными формами и «типичным» *P. turkmenicus* из Средней Азии существует широкое перекрытие, сохраняющееся по значениям всех факторов. Более того, именно между выборками, формально относимыми к *P. turkmenicus*, оно меньше, чем между двумя монгольскими ушанами.



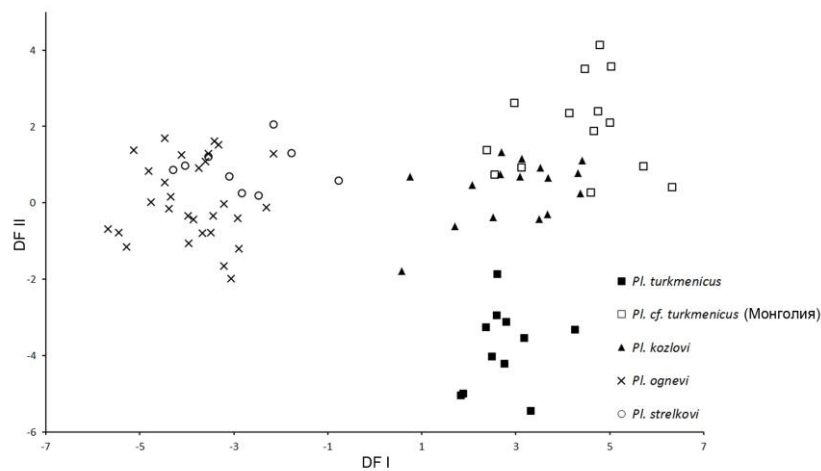
**Рис. 2.** Распределение 79 экземпляров азиатских ушанов в пространстве первых двух главных компонент, вычисленных на основе 24 черепных и зубных признаков.

**Fig. 2.** Distribution of 79 Asian long-eared bats in the space of the first two Principal Components, calculated on the basis of 24 cranial and dental features.

Для дискриминантного анализа общий пул данных был разделен на пять обучающих выборок: «*P. turkmenicus* s.str.», «*P. cf. turkmenicus* (Монголия)», «*P. kozlovi*», «*P. ognevi*» и «*P. strelkovi*».

Как и в случае дискриминантных функций, первые две канонические переменные отчетливо отделяют пустынных ушанов от *P. ognevi* и *P. strelkovi* (рис. 3). Не показанная на графике третья каноническая перемен-

ная разделяет последние два вида. И вновь мы наблюдаем широкое перекрытие между выборками монгольских пустынных ушанов. Показательно, что в этом варианте анализа практически исчезает перекрытие между ними и «настоящим» туркменским ушаном, но не между двумя монгольскими формами. По результатам анализа, все выборки достоверно отличаются друг от друга ( $p < 0.0001$ ), за исключением двух пустынных форм из Монголии (таб. 1). Среди *P. ognevi*, *P. strelkovi* и среднеазиатских *P. turkmenicus* не оказалось экземпляров, которые бы анализ обозначил как неверно определенные (с большей вероятностью относящиеся не к «своей» выборке); наибольшее число таких экземпляров (3 из 16) среди ушанов Козлова.



**Рис. 3.** Распределение 79 экземпляров азиатских ушанов в пространстве первых двух канонических переменных, вычисленных в ходе Дискриминантного анализа на основе 22 черепных и зубных признаков.

**Fig. 3.** Distribution of 79 Asian long-eared bats in the space of the first two Canonical Scores, calculated by the Discriminant Function Analysis on the basis of 22 cranial and dental features.

Для окончательных выводов о таксономическом статусе и видовых границах пустынных ушанов необходимы исследования ядерных генных маркеров. Однако полученные морфометрические данные позволяют выдвигать некоторые предположения.

*Plecotus cf. turkmenicus* с территории Монголии, по-видимому, не идентичен «настоящему» туркменскому ушану. Степень этой «неидентичности» может быть установлена, вероятно, только генетически, что в настоящее время затруднено отсутствием пригодных для выделения

ДНК сборов из Средней Азии. Однако наши данные определенно показывают, что сама проблема существует и требует решения.

С другой стороны, результаты морфометрии – в отличие от митохондриальной ДНК – заставляют усомниться в обособленности *P. kozlovi* и *P. cf. turkmenicus*, по крайней мере – на уровне видов. И уж во всяком случае, уровень морфологических различий между ними явно не соответствует представлению о неродственных эволюционных линиях, сходных лишь конвергентно.

**Таб. 1.** Значения квадратов дистанций Махаланобиса и достоверность различий (p-критерий) между пятью выборками азиатских ушанов, рассчитанные в ходе Дискриминантного анализа 24 черепных признаков.

**Fig. 2.** Squared Mahalanodis distances and p-level of difference between five samples of Asian long-eared bats, calculated in Discriminant Function analysis of 24 cranial measurements.

	«cf. turkmenicus»	«turkmenicus»	«kozlovi»	«ognevi»	«strelkovi»
«cf. turkmenicus»		0.00000	0.017144	0.000000	0.000000
«turkmenicus»	34.99849		0.000018	0.000000	0.000000
«kozlovi»	9.75636	20.70424		0.000000	0.000000
«ognevi»	72.09426	56.50623	51.29998		0.000037
«strelkovi»	65.38023	57.48603	47.98950	18.99462	

Тот факт, что отличия *P. kozlovi* от *P. ognevi* по митохондриальным маркерам (Spitzenberger et al. 2006; ориг.) находятся в пределах внутривидовых, хоть и превышают известную изменчивость внутри самого *P. ognevi*, позволяет предположить сценарий древней гибридизации. Возможно, единый вид, адаптированный к жизни в пустынных условиях, некогда разделился на отдельные популяции. Одна из этих популяций могла контактировать с непосредственным предком современного *P. ognevi*, гибридизируя с ним и заимствовав его митохондриальную ДНК (аналогично тому, как это произошло у позднего кожана в Европе; Artyushin et al. 2009). В современности популяции пустынных ушанов, испытавшие и не испытавшие в прошлом гибридизацию, вторично контактируют на юго-западе Монголии. В результате мы наблюдаем парпатрично распространенные формы, обладающие незначительными (хоть и устойчивыми) отличиями в морфологии и крайне значительными – в последовательностях митохондриальной ДНК.

Этот сценарий – гипотетический. Однако он конкретизирует проблемы, связанные с таксономией и номенклатурой пустынных ушанов Азии. Если наше предположение окажется верным, название *turkmenicus* Strelkov, 1988 окажется частичным синонимом *kozlovi* Bobrinskoj, 1926.

Учитывая морфометрические различия (пусть и небольшие) *P. turkmenicus* s.str. и *P. cf. turkmenicus*, в этом случае речь может идти о двух подвидовых формах, одна из которых – монгольская – вероятно, пока не имеет названия.

В заключение можно сказать, даже до получения данных анализа ядерной ДНК, что в случае с азиатскими ушанами мы имеем дело с таксономической ситуацией, не предполагающей простого решения и не согласующейся с тезисом об окончательном кризисе политипической концепции вида.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем благодарность В.С. Лебедеву и И.В. Артюшину за усилия по сбору материала в ходе полевых экспедиционных работ и помощь в его обработке, а также А.В. Абрамову и О.В. Макаровой (ЗИН РАН) за предоставление типового материала по *P. turkmenicus*, *P. kozlovi* и *P. strelkovi*. Исследование выполняется при поддержке гранта РФФИ 17-04-00689А и в соответствии с государственной темой научно-исследовательской работы Зоологического музея МГУ (АААА-А16-116021660077-3).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Крусков С.В. 2016. Проблема вида и видовых границ у рукокрылых (Chiroptera; Mammalia). – В кн.: Павлинов И.Я. (сост.) Аспекты биоразнообразия. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, том 54. Москва, КМК: 161-190. [Kruskov S.V. Species problem and species delimitation in bats (Chiroptera; Mammalia). – In: Pavlinov I.Ya. (ed.) Aspects of biodiversity. Archives of Zoological Museum of MSU. Vol.54. Moscow, KMK Sci.Press. (In Russian with English summary)]
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР. Москва, Изд-во МГУ. 190 с. [Pavlinov I.Ya., Rossolimo O.L. Systematic of mammals of the USSR. Moscow, Moscow University. (In Russian)]
- Стрелков П.П. 1988. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*P. austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1. – Зоологический журнал **67(1)**: 90-101. [Strelkov P.P. Brown (*Plecotus auritus*) and gray (*P. austriacus*) long-eared bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the USSR. Comm. 1. – Zoologicheskyy Zhurnal **67(1)** (In Russian)]
- Стрелков П.П. 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода *Plecotus*. – *Plecotus et al.* **9**: 3-7. [Strelkov P.P. The crisis of the polytypic species concept as illustrated by the genus *Plecotus*. – *Plecotus et al.* **9** (In Russian)]
- Artyushin I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Kruskov S.V. 2009. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat. – *Zootaxa* **2262**: 40–52.



- Datzman T., Dolch D., Batsaikhan N., Kiefer A., Helbig-Bonitz M., Zöphel U., Stubbe M., Mayer F. 2012. Cryptic diversity in Mongolian vespertilionid bats (Vespertilionidae, Chiroptera, Mammalia). Results of the Mongolian-German biological expeditions since 1962, No. 299. – *Acta Chiropterologica* **14**: 243–264.
- Dolch D., Batsaikhan N., Thiele K., Burger F., Scheffler I., Kiefer A., Mayer F., Samjaa R., Stubbe M., Krall L., Steinhauser D. 2007. Contributions to the Chiroptera of Mongolia with first evidences on species communities and ecological niches. – *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei (Halle/Saale)* **10**: 407–458.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. 1966. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946 (2nd ed.). Brit. Mus. (Nat. Hist.). 810 p.
- Koopman K.F. 1994. Chiroptera: systematics. Handbook of zoology, vol. 8, Mammalia, Pt. 60. New York, Walter de Gruyter. 217 p.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. – *Zoologica Scripta* **35**(3): 187-230.

#### SUMMARY

Kurdyukova I.V., Kruskop S.V. 2017. Desert long-eared bats (*Plecotus*, Vespertilionidae) of the Central Asia: results from craniometry. – *Plecotus et al.* **20**: 68–76.

The use of molecular methods completely changed the understanding of the genus *Plecotus*: up to 19 putative species were suggested instead of 2–4 accepted previously. There are four species of long-eared bats reported from Mongolia, and distribution of two of them is strictly connected with extra-arid territories. Those two forms were provisionally associated with names *Plecotus kozlovi* and *P. turkmenicus*. These races are very similar morphologically, distinguishing by only minor dental peculiarities. Meantime they are clearly separated by mitochondrial DNA markers, which make *P. kozlovi* a sister lineage to Siberian *P. ognevi*.

In the present study we analyzed skull morphometry of these desert long-eared bats on the basis of 24 cranial and dental measurements. It was shown that the two Mongolian desert race almost indistinguishable by skull morphometry. Meantime they are clearly separated from the two other Asiatic species: *P. ognevi* and *P. strelkovi*. Furthermore, Mongolian sample associated with *P. turkmenicus* demonstrates certain difference from the Turkestan members of the presumably same species. These results allow us to doubt, on the one hand, in the taxonomic identity of the "Turkmenian" long-eared bats from the two different geographic regions. On the other hand, the species level of the two desert races from Mongolia also becomes doubtful. This subject requires further integrative approach with the use of nuclear gene markers.

Key words: long-eared bats, taxonomy, morphometry, Mongolia, *Plecotus*