

УДК 599.426

БИОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСТРОУХИХ НОЧНИЦ, *MYOTIS BLYTHII* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), КРЫМА: РАЗМЕРЫ И ФОРМА ЧЕРЕПА

И. И. Дзеверин, М. А. Гхазали

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: dzeverin@izan.kiev.ua; ghazali.maria@gmail.com

Получено 8 сентября 2010

Принято 10 ноября 2011

Биометрическая характеристика и таксономический статус остроухих ночниц, *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae), Крыма: размеры и форма черепа. Дзеверин И. И., Гхазали М. А. — Остроухих ночниц, *Myotis blythii* (Tomes, 1857), обитающих на территории Крыма, различные исследователи сближали с европейским подвидом *Myotis blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885) или с переднеазиатским подвидом *M. b. omari* Thomas, 1906. Многомерный анализ изменчивости 29 краниометрических признаков подтвердил принадлежность крымских остроухих ночниц к подвиду *M. b. oxygnathus*.

Ключевые слова: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis blythii omari*, череп, размер, форма, Крым.

Biometrics and Taxonomic Status of *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Crimea: Cranial Size and Shape. I. Dzeverin, M. Ghazali. — Crimean *Myotis blythii* (Tomes, 1857) were attributed by various researchers either to European subspecies, *Myotis blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885), or to the Middle East subspecies, *M. b. omari* Thomas, 1906. The multivariate analysis of variation based on 29 craniometric characters indicates that Crimean *Myotis blythii* are the specimens of *M. b. oxygnathus*.

Key words: *Myotis blythii oxygnathus*, *Myotis blythii omari*, skull, size, shape, Crimea.

Введение

Остроухая ночница, *Myotis blythii* (Tomes, 1857) — широко распространенный вид гладконосых рукокрылых. На территории Украины встречается в Закарпатье и Крыму (Стрелков, 1972; Годлевская, 2006). Имеются единичные находки остроухой ночницы также с территории Буковины и Приднестровья (Варгович, 1998; Гхазали, 2009; Годлевская, личн. сообщ.), где широко распространен близкий вид — большая ночница *M. myotis* (Варгович, 1998; Годлевская и др., 2005).

Закарпатские популяции относятся к подвиду *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885). На Северном Кавказе обитают остроухие ночницы, относящиеся к подвиду *M. b. omari* Thomas, 1906. Цель нашего сообщения — уточнить таксономический статус крымских остроухих ночниц. С. И. Огнев (1928), а также В. И. Абеленцев с соавторами (Абеленцев та ін., 1956) сближали крымских остроухих ночниц с азиатскими, а не европейскими популяциями данного вида, то есть, по современной классификации, с представителями подвида *M. b. omari*, а не *M. b. oxygnathus*. Валидным названием вида исследователи долгое время считали «*M. oxygnathus*», однако позднее была доказана (Torál, 1971; Стрелков, 1972) конспецифичность европейских и ближневосточных остроухих ночниц с гималайским и среднеазиатским видом *M. blythii*. А. П. Кузякин (1950) считал, что различия между остроухими ночницами разных регионов слишком малы, чтобы считать их даже разными подвидами. П. П. Стрелков (1972) отнес крымских остроухих ночниц к подвиду *M. b. oxygnathus*, а северокавказских — к подвиду *M. b. omari* (см. также Дзеверин, 1995; Horiček et al., 2000; Dzeverin, 2008; Дзеверин, Стрелков, 2008). По размерам черепа остроухие ночницы Северного Кавказа близки к представителям переднеазиатского подвида *M. b. omari*, а по окраске — к особям *M. b. oxygnathus* (Газарян, 2006). По данным Е. И. Кожуриной (2009) *M. b. oxygnathus* распространены на Северном

Кавказе от полуострова Абрау к востоку до Центрального Кавказа, а *M. b. omari* — предположительно, в юго-восточной части Дагестана к северу от Махачкалы.

Материал и методы

Музейные коллекции

Исследованы коллекции Зоологического музея и кафедры зоологии позвоночных Московского университета, Зоологического института РАН, Зоологического музея Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Института зоологии АН Азербайджана, Зоомузея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, экспериментальной базы «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции РАН.

Выборка

Изучены 178 черепов взрослых особей остроухих ночниц с полностью прорезавшимися зубами и заросшими черепными швами. Некоторые особи, возможно, являются полувзрослыми. Пол обозначен на музейных карточках для всех животных: всего исследовано 111 ♂ и 67 ♀. Вся совокупность остроухих ночниц была разделена на 9 региональных групп (Dzeverin, 2008; Дзеверин, Стрелков, 2008): 1 — Центральная Европа и Закарпатье, 39 экз.; 2 — Молдова, 4 экз.; 3 — Балканский п-ов, 8 экз.; 4 — остров Крит, 3 экз.; 5 — Крымский п-ов, 25 экз.; 6 — Северный Кавказ, 21 экз.; 7 — Северо-западное Закавказье, 11 экз.; 8 — юго-восточная часть Закавказья, 43 экз.; 9 — Северный Иран и Копетдаг в пределах Туркменистана, 24 экз. Мы следуем традиционному делению на подвиды (Стрелков, 1972; Hořáček et al., 2000), согласно которому первые три группы относятся к подвиду *M. b. oxugnathus*, а критская (4) и четыре последних (6–9) — к подвиду *M. b. omari*. Цель настоящего исследования: выяснить таксономическую принадлежность пятой группы.

Признаки

В работе использованы 8 поперечных и 11 парных (измеренных на правой и левой сторонах черепа) признаков: максимальное расстояние между венечными отростками нижней челюсти (CORB); максимальное расстояние между суставными отростками нижней челюсти (CONDB); максимальное расстояние между угловыми отростками нижней челюсти (ANGB); ширина мозговой капсулы (BRCB); скуловая ширина (ZYGB); минимальная ширина межглазничного промежутка (ORB); расстояние между суставными отростками чешуйчатых костей (SQB); ширина верхней челюсти на уровне третьих коренных (MOLB); общая длина нижней челюсти (DGMDL и SGMDL); длина нижнего ряда зубов (DMDT и SMDT); расстояние от клыка до вершины венечного отростка (DCORL и SCORL); расстояние от клыка до суставного отростка (DCONDL и SCONDL); расстояние от клыка до углового отростка (DANGL и SANGL); расстояние от вершины венечного отростка до наиболее отстоящей от срединной плоскости точки углового отростка (DMDH и SMDH); общая длина черепа (DGL и SGL); длина мозговой капсулы (DBRCL и SBRCL); кондильо базальная длина черепа (DCBL и SCBL); длина верхнего ряда зубов (DMXT1 и SMXT1); расстояние от клыка до третьего предкоренного, P⁴ (DMXT2 и SMXT2). Приставки D и S у названия парных промеров обозначают правую и левую сторону соответственно.

Погрешность значений этих признаков сравнительно невелика, поэтому они вполне могут быть использованы для анализа межгрупповых различий. Один и тот же промер, измеренный на правой и на левой сторонах черепа (например, DCBL и SCBL) мы рассматривали как два разных признака (Фолкнер, 1985). Все измерения были выполнены с помощью штангенциркуля и приведены в миллиметрах. Пропуски в данных вследствие повреждения черепов составили менее 1% общего количества измерений и были восполнены эмпирически по соседним структурам черепа или регрессионным методом.

Вклад половых различий в краниометрическую изменчивость остроухих ночниц невелик (кратко: Dzeverin, 2008; детальный анализ мы не приводим), поэтому изучаемые выборки не были разделены по полу.

Статистика

Применены стандартные методы описательной статистики и дискриминантного анализа (Айвазян и др., 1989; Дерябин, 1983; Лакин, 1990). Региональные различия оценивали по квадрату дистанций Махаланобиса (их уровни значимости определены путем аппроксимации распределения Фишера). Для сравнения частот ошибочных определений был использован двусторонний точный тест Фишера.

Визуализация системы попарных дистанций осуществлена посредством неметрического многомерного шкалирования (Айвазян и др., 1989; Дэйвисон, 1988). Была использована стандартная исходная конфигурация Гуттмана — Лингоса; итоговая конфигурация была получена итерационным методом. Количество размерностей было подобрано таким образом, чтобы стресс итоговой конфигурации был равен 0,05 или менее (Kruskal, Wish, 1978, цит. по: Дэйвисон, 1988).

Результаты

Базовые статистические характеристики остроухих ночниц из разных регионов приведены в таблице 1. Поскольку в доступной нам литературе не обнаружены данные по краниометрической изменчивости остроухих ночниц из Молдовы, Балканского п-ова, о-ва Крит и Северо-Западного Закавказья, приводим описательную статистику и для этих малочисленных выборок.

Различия между региональными группами оценены по совокупности краниометрических признаков (табл. 2). Почти все группы различаются на 5 %-ном уровне значимости, кроме критской выборки, отличие которой не достоверно ни в одной из сравниваемых пар. По-видимому, это вызвано малочисленностью этой выборки. Недостоверны парные дистанции также для остроухих ночниц из Молдовы и Закарпатья, Молдовы и Балканского п-ова, а также Северного Кавказа и Северо-Западного Закавказья.

Для наглядности размерность этой системы дистанций была уменьшена методом многомерного шкалирования. На первом этапе мы пытались уменьшить ее до двух переменных. Стресс полученной конфигурации был равен 0,08. Однако в моделях, где количество переменных равно двум или более, достаточное качество модели предполагает значения стресса меньшие или равные 0,05 (см. выше: Kruskal, Wish, 1978, цит. по: Дэйвисон, 1988). Поэтому, для того чтобы добиться адекватного представления данных, мы увеличили количество переменных до трех (табл. 3, рис. 1). Стресс этой конфигурации равен 0,026, что свидетельствует о вполне удовлетворительном качестве модели.

Региональные группы разных подвидов явно отличаются по значениям 1-й и 3-й переменных; 2-я переменная менее показательна. Судя по полученным результатам, крымская группа относится скорее к *M. b. oxygnathus*, чем к *M. b. omari*.

Для проверки этого предположения была применена стандартная методика дискриминантного анализа (описание методики — напр., Айвазян и др., 1989; пример использования — Крускоп, 2007). В анализ были включены все промеры, поэтому итоговые дискриминантные функции оказались очень громоздкими и мало пригодными для практического применения. Восемь региональных групп были использованы как обучающая выборка, причем предполагалось, что группы 1, 2 и 3 относятся к подвиду *M. b. oxygnathus*, а группы 4, 6, 7, 8 и 9 — к подвиду *M. b. omari*. После этого подвидовая принадлежность 25 особей из крымской выборки была проверена с помощью полученных алгоритмов определения подвидовой принадлежности. Независимо от методики проведения дискриминантного анализа большинство особей были отнесены к подвиду *M. b. oxygnathus* (рис. 2).

Частоту ошибочных определений можно рассчитать двумя методами — в зависимости от принятой априорной вероятности принадлежности особи к тому или иному подвиду (табл. 4). Если априорные вероятности рассчитывать согласно частоте особей соответствующих подвидов в объединенной выборке, то крымские представители остроухой ночницы в 64% случаев (16 особей из 25) классифицируются как *M. b. oxygnathus*. Частоты ошибочных определений для подвида и определений крымской выборки как *M. b. omari* практически не отличаются.

Если считать априорную вероятность принадлежности особи к тому или иному подвиду одинаковой, то 21 особь крымской выборки попадает в подвид *M. b. oxygnathus*, а 4 (или 16%) — в подвид *M. b. omari*. Частота ошибочных определений для *M. b. oxygnathus* — 9,8%. Сравнение этих частот не показало значимых различий (уровень значимости, определенный с помощью двустороннего точного теста Фишера, равен 0,47).

Таблица 1. Базовые статистические характеристики остроухих ноциц из разных регионов
 Table 1. Basic statistical estimates for *M. blythii* samples from different regions

Признак	1 N = 39		2 N = 4		3 N = 8		4 N = 3		5 N = 25		6 N = 21		7 N = 11		8 N = 43		9 N = 24	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
CORB	10,49	0,400	10,98	0,206	10,00	0,346	10,90	0,400	10,40	0,554	10,16	0,695	10,41	0,524	10,73	0,447	10,78	0,416
CONDB	10,89	0,371	11,18	0,330	10,35	0,177	11,23	0,208	10,90	0,372	11,31	0,698	11,29	0,439	11,03	0,546	10,95	0,518
ANGB	10,47	0,375	10,50	0,216	9,93	0,282	10,63	0,643	10,25	0,408	10,52	0,761	10,83	0,613	10,57	0,426	10,45	0,524
BCRB	9,74	0,218	9,83	0,263	9,50	0,169	10,00	0,200	9,67	0,219	9,72	0,293	9,58	0,340	9,88	0,203	9,70	0,288
ZYGB	13,89	0,624	13,93	0,330	13,41	0,309	14,53	0,493	13,53	0,669	13,94	0,468	13,55	0,250	14,17	0,348	14,20	0,308
ORB	5,33	0,151	5,28	0,096	5,14	0,092	5,33	0,153	5,13	0,191	5,32	0,202	5,29	0,158	5,33	0,166	5,33	0,194
SQB	9,21	0,379	9,33	0,330	9,09	0,323	9,67	0,306	8,64	0,397	9,07	0,446	9,14	0,577	8,96	0,478	9,53	0,338
MOLB	9,13	0,196	8,98	0,206	8,65	0,207	9,27	0,503	9,05	0,307	9,27	0,393	9,29	0,450	9,40	0,250	9,34	0,299
DGMDL	16,35	0,607	16,25	0,545	16,13	0,320	16,87	0,306	16,01	0,439	16,48	0,647	16,60	0,363	17,08	0,415	17,06	0,260
DMDT	9,73	0,297	9,65	0,173	9,31	0,236	9,93	0,231	9,49	0,232	9,89	0,378	9,85	0,266	9,88	0,282	10,05	0,254
DCORL	11,84	0,422	11,33	0,222	11,24	0,342	12,00	0,100	11,56	0,367	11,92	0,558	11,82	0,279	12,21	0,400	12,06	0,301
DCONDL	15,17	0,299	14,85	0,252	14,53	0,328	15,57	0,208	14,75	0,389	15,14	0,519	15,08	0,328	15,54	0,404	15,55	0,328
DANGL	15,72	0,306	15,73	0,377	15,20	0,334	16,07	0,379	15,44	0,494	15,78	0,624	15,89	0,375	16,23	0,416	16,26	0,292
DMDH	6,27	0,239	6,63	0,377	6,13	0,191	6,40	0,346	6,08	0,412	6,27	0,312	6,21	0,339	6,53	0,243	6,40	0,210
DGL	21,74	0,378	21,58	0,411	21,28	0,392	22,37	0,208	21,53	0,565	22,00	0,673	21,95	0,250	22,31	0,455	22,23	0,483
DBRCL	12,34	0,278	12,23	0,171	12,08	0,282	12,73	0,058	12,27	0,382	12,47	0,340	12,24	0,298	12,67	0,284	12,43	0,285
DCBL	20,74	0,375	20,33	0,793	19,96	0,350	21,23	0,289	20,42	0,507	20,94	0,645	20,86	0,246	21,23	0,416	21,18	0,356
DMXT1	9,11	0,180	8,93	0,263	8,73	0,225	9,33	0,252	8,82	0,354	9,21	0,328	9,13	0,210	9,27	0,238	9,37	0,192
DMXT2	4,17	0,159	4,28	0,171	4,06	0,177	4,37	0,115	4,02	0,185	4,24	0,258	4,25	0,186	4,36	0,194	4,38	0,208
SGMDL	16,37	0,577	16,25	0,412	16,06	0,207	17,07	0,208	15,99	0,503	16,47	0,654	16,55	0,455	17,02	0,455	17,09	0,298
SMDT	9,72	0,272	9,50	0,183	9,26	0,177	9,87	0,208	9,48	0,230	9,86	0,297	9,76	0,329	9,88	0,295	10,10	0,259
SCORL	11,84	0,335	11,48	0,263	11,29	0,290	12,03	0,058	11,58	0,304	11,85	0,521	11,77	0,283	12,12	0,410	12,21	0,340
SCONDL	15,05	0,257	14,78	0,189	14,61	0,304	15,57	0,153	14,72	0,356	15,17	0,434	14,97	0,280	15,52	0,383	15,58	0,304
SANGL	15,69	0,331	15,68	0,330	15,20	0,278	16,13	0,404	15,38	0,423	15,73	0,679	15,75	0,380	16,25	0,397	16,23	0,315
SMDH	6,28	0,255	6,45	0,370	6,10	0,200	6,50	0,361	6,05	0,411	6,20	0,468	6,14	0,347	6,50	0,239	6,40	0,212
SGL	21,77	0,398	21,60	0,497	21,25	0,411	22,40	0,100	21,53	0,508	21,99	0,651	21,96	0,356	22,34	0,466	22,26	0,455
SBRCL	12,36	0,293	12,55	0,100	12,26	0,233	12,60	0,265	12,26	0,394	12,54	0,401	12,29	0,356	12,65	0,311	12,54	0,280
SCBL	20,76	0,324	20,28	0,822	20,09	0,348	21,37	0,321	20,46	0,509	20,93	0,673	20,81	0,333	21,25	0,418	21,24	0,336
SMXT1	9,07	0,189	8,95	0,238	8,73	0,183	9,30	0,200	8,84	0,277	9,16	0,316	9,08	0,248	9,28	0,230	9,33	0,210
SMXT2	4,17	0,176	4,20	0,141	4,01	0,146	4,33	0,208	4,00	0,207	4,19	0,250	4,21	0,207	4,40	0,213	4,44	0,138

Обозначения: N — количество особей, M — среднее значение, SD — стандартное отклонение. Обозначения промеров и региональных групп (1—9) см. в разделе Материал и методы.

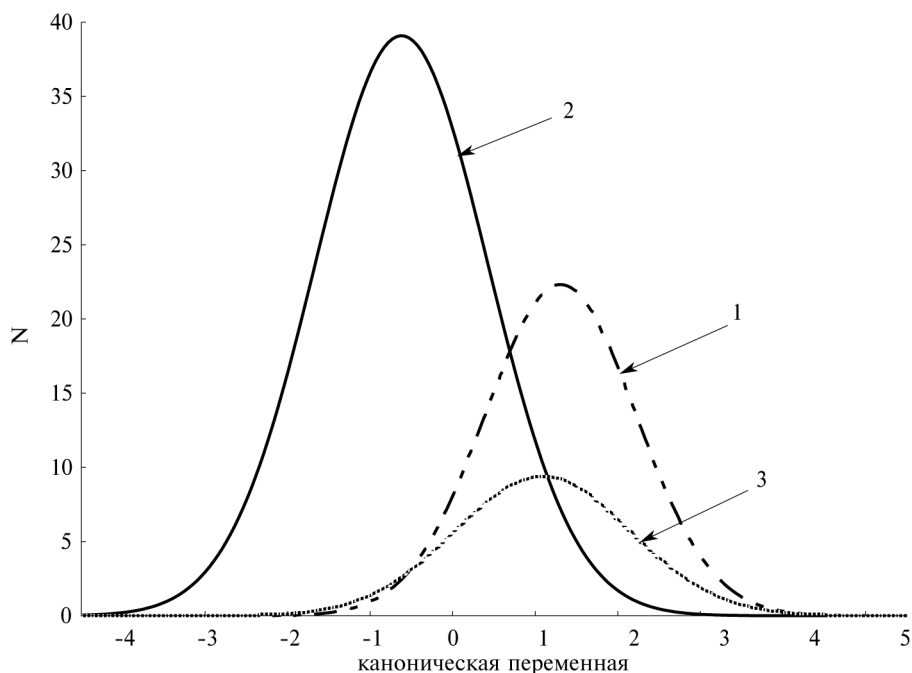


Рис. 2. Аппроксимация нормальным распределением значений канонической переменной при дискриминантном анализе подвидов *M. blythii*: 1 — *M. b. oxygnathus*, 2 — *M. b. omari*, 3 — тестируемая выборка из Крыма.

Fig. 2. Normal distribution fitting for values of the canonical variate obtained in the discriminant function analysis of *M. blythii* subspecies: 1 — *M. b. oxygnathus*, 2 — *M. b. omari*, 3 — the Crimean sample under testing.

Таблица 4. Результат дискриминантного анализа и проверки тестовой выборки: p — априорная вероятность принадлежности особи к подвиду

Table 4. Discriminant function analysis and the testing results: p is *a priori* probability for being the specimen of the certain subspecies

Группа	Результат дискриминантного анализа, особи		Количество правильно определенных особей, %
	<i>M. b. Oxygnathus</i>	<i>M. b. Omari</i>	
	$p = 0,33$	$p = 0,67$	
<i>M. b. oxygnathus</i>	33	18	64,7
<i>M. b. omari</i>	10	92	90,2
Всего	43	110	81,7
тест	16	9	64,0
	$p = 0,5$	$p = 0,5$	
<i>M. b. oxygnathus</i>	46	5	90,2
<i>M. b. omari</i>	18	84	82,4
Всего	64	89	85,0
тест	21	4	84,0

Обсуждение

По своим статистическим характеристикам крымская популяция должна быть отнесена к подвиду *M. b. oxygnathus*. Вместе с тем отдельные особи из крымской выборки сходны с представителями *M. b. omari*. Но их частота не превышает частоту ошибок среди *M. b. oxygnathus*, поэтому результаты классификации можно считать вполне успешными.

Между разными региональными группами наблюдается значительное перекрытие. Среди изученных региональных групп *M. b. oxygnathus* закарпатская и

крымская более сходна с *M. b. omari*, чем балканская и молдавская. На схеме (рис. 1) они занимают промежуточное положение между балканской и молдавской группами, с одной стороны, и *M. b. omari*, с другой. Несмотря на значительное сходство, два подвида остроухой ночницы могут быть четко разграничены по краниометрическим признакам методами многомерной статистики и вполне соответствуют формальным правилам, например, правилу 75%.

Вместе с тем статус подвидов остроухой ночницы явно нуждается в уточнении. Традиционно вид *Myotis blythii* рассматривают в таком составе (Стрелков, 1972; Hořáček et al., 2000): *M. b. oxygnathus* (Южная и Центральная Европа), *M. b. omari* (острова Средиземного моря, Кавказ и Ближний Восток), *M. b. blythii* (Гималаи, Средняя Азия, Казахстан), *M. b. ancilla* (Внутренняя Монголия и Шэньси в Китае). Иногда островные средиземноморские формы выделяют в отдельный подвид *M. b. lesviacus* (Piopoulou-Georgudaki, 1986); алтайская форма остроухой ночницы выделена в отдельный подвид *M. b. altaicus* (Дзеве́рин, Стрелков, 2008); доказана видовая самостоятельность североафриканской ночницы *M. punicus* (Castella et al., 2000; Ruedi, Mayer, 2001).

Как морфологические, так и молекулярные данные подтверждают близкое родство остроухой ночницы и большой ночницы *M. myotis*. Более того, анализ митохондриальной ДНК показал, что *M. b. oxygnathus* находится в более близком родстве с другим видом, большой ночницей — *Myotis myotis*, чем с *M. b. blythii* (Ruedi, Mayer, 2001). Судя по оценкам темпов дивергенции последовательностей митохондриальной ДНК, откалиброванным на основе палеонтологических данных, *M. b. oxygnathus* и *M. myotis* дивергировали от общего предка приблизительно 1 млн лет назад (Ruedi, Mayer, 2001). На основе анализа субфоссильных материалов время дивергенции этих двух форм было оценено в 560 000 лет (Gajewska, Bogdanowicz, 2006; Van Den Bussche et al., 2007; Bogdanowicz et al., 2009). Однако в цитируемых работах продолжительность поколения ночниц была принята равной двум годам. Учет демографических данных (Hořáček, 1985) позволяет предполагать, что продолжительность поколения у ночниц значительно большая и составляет в среднем 4,4 года (Дзеве́рин, Гхазали, 2007; Dzeverin, 2008). С учетом этой поправки оценка времени дивергенции по субфоссильным материалам (Gajewska, Bogdanowicz, 2006; Van Den Bussche et al., 2007; Bogdanowicz et al., 2009) составит 1,23 млн лет, что вполне согласуется с более ранней оценкой (Ruedi, Mayer, 2001).

По результатам анализа ядерной ДНК, подвиды *M. b. oxygnathus* и *M. b. blythii* связаны более близким родством одна с другой, чем с *M. myotis* (Arlettaz et al., 1997). Несовпадение результатов, возможно, связано с межвидовой гибридизацией *M. b. oxygnathus* и *M. myotis* (Berthier et al., 2006; Bogdanowicz et al., 2009).

Таким образом, по результатам анализа митохондриальной ДНК вид *Myotis blythii* s. l. оказался парафилетической группой. Для того чтобы избежать этого, Н. Б. Симмонс (Simmons, 2005) разделила эту группу на два, вероятно, монофилетических вида: *M. oxygnathus* и *M. blythii*. К первому виду, *M. oxygnathus* sensu Simmons, отнесены остроухие ночницы Средиземноморья от Испании до Италии и Греции, а также территорий от Болгарии на западе до Туркменистана, Киргизстана и Афганистана на востоке (то есть, если следовать традиционной классификации, всех *M. b. oxygnathus*, возможно, часть *M. b. omari* и северные популяции *M. b. blythii*). Ко второму виду, *M. blythii* sensu Simmons, отнесены остроухие ночницы Ближнего Востока от Турции и Израиля до Ирака и Ирана, северо-западной Индии и Гималаев, Алтая и восточной Азии (то есть большинство *M. b. omari*, южные популяции *M. b. blythii*, а также всех *M. b. altaicus* и *M. b. ancilla*). Как нам кажется, при построении классификации остроухих ночниц должны быть учтены также некоторые дополнительные факты. В частности,

по своим морфометрическим особенностям южные и северные *M. b. blythii* очень сходны между собой (Torál, 1971; Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995), алтайская остроухая ночница *M. b. altaicus* отличается от *M. b. omari* не менее, если не более, чем от *M. b. oxugnathus* (Стрелков, 1972; Дзеверин, 1995; Дзеверин, Стрелков, 2008), а восточная остроухая ночница *M. b. ancilla* отличается еще большим своеобразием (Стрелков, 1972; Дзеверин, Стрелков, 2008). Совокупность данных о географической изменчивости остроухих ночниц лучше согласуется с традиционным широким пониманием данного вида (Benda et al., 2006). Не исключено, что все названные географические формы являются в действительности самостоятельными, хотя и близкородственными видами (Hogáček et al., 2000; Дзеверин, Стрелков, 2008). Трудности в оценке реального статуса географических форм остроухих ночниц могут служить указанием на медленный и постепенный характер видообразования в этой группе.

Мы благодарны администрациям и сотрудникам зоологических музеев за возможность работать с коллекциями рукокрылых. Мы признательны В. Богдановичу, С. В. Газаряну, Е. В. Годлевской и Е. И. Кожуриной за обсуждение работы и ценные комментарии.

- Абеленцев В. I., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Загальна характеристика ссавців. Комахоїдні, кажани. — К. : Вид-во АН УРСР, 1956. — 448 с. — (Фауна України. Ссавці ; Т. 1, вип. 1).
- Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности : Справочное издание. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 608 с.
- Варгович Р. Зимівля кажанів в гіпсових печерах Буковини і Поділля // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — К., 1998. — С. 117–123.
- Газарян С. В. К вопросу о таксономическом статусе крупных ночниц Кавказа // Проблемы экологии горных территорий : Сборник научных трудов. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2006. — С. 25–31.
- Годлевская Е. В. Современное состояние рукокрылых фауны Украины в условиях антропогенной трансформации среды : Дис. ... канд. биол. наук / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. — Киев : Б. и., 2006. — 186 с.
- Годлевська О. В., Петрушенко Я. В., Тищенко В. М., Загороднюк І. В. Зимові скупчення кажанів (Chiroptera) у печерах Центрального Поділля (Україна) // Вестник зоології. — 2005. — 39, № 2. — С. 37–45.
- Гхазали М. А. Диференціація *Myotis blythii* та *M. myotis* за одонтометричними ознаками // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів (м. Київ, 8–9.04.2009). — Київ, 2009. — С. 15. — (Зоологічний кур'єр, № 3 — <http://www.izan.kiev.ua/KMDZ09-abstr.pdf>).
- Гхазали М. А., Дзеверин И. И. Механизмы дивергенции остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам // *Plecotus* et al. — 2007. — 10. — С. 3–13.
- Дерябин В. Е. Многомерная биометрия для антропологов. — М. : Изд-во Москов. ун-та, 1983. — 228 с.
- Дзеверин И. И. Краниометрическая изменчивость остроухих ночниц *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Зоол. журн. — 1995. — 74, вып. 7. — С. 82–95.
- Дзеверин И. И., Стрелков П. П. Таксономический статус остроухих ночниц (*Myotis blythii*, Chiroptera, Vespertilionidae) с Алтая // Зоол. журн. — 2008. — 87, вып. 8. — С. 973–982.
- Дэйвисон М. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных : Пер. с англ. — М. : Финансы и статистика, 1988. — 256 с.
- Кожурина Е. И. Конспект фауны рукокрылых России: систематика и распространение // *Plecotus* et al. — 2009. — 11–12. — С. 71–105.
- Крусков С. В. К распространению нетопырей комплекса *Pipistrellus pipistrellus/nyctalus* (Chiroptera, Vespertilionidae) в России // *Plecotus* et al. — 2007. — 10. — С. 36–46.
- Кузякин А. П. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). — М. : Сов. наука, 1950. — 444 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия : Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и летучие мыши. — М. ; Л. : Госиздат, 1928. — XVI+631 с.
- Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // *Acta Theriologica*. — 1972. — 17, fasc. 28. — С. 355–380.
- Фолкнер Д. С. Введение в генетику количественных признаков : Пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1985. — 487 с.

- Arlettaz R., Ruedi M., Ibáñez C., Palmeirim J., Hausser J.* A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence // *J. Zool. (Lond.)*. — 1997. — **242**, N 1. — P. 45–62.
- Benda P., Andreas M., Kock D. et al.* Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 4. Bat fauna of Syria: distribution, systematics, ecology // *Acta Soc. Zool. Bohem.* — 2006. — **70**. — P. 1–329.
- Berthier P., Excoffier L., Ruedi M.* Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // *Proc. Royal Soc. B.* — 2006. — **273**. — P. 3101–3109.
- Bogdanowicz W., Van Den Bussche R. A., Gajewska M. et al.* Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus // *Acta Chiropterologica*. — 2009. — **11**, N 2. — P. 289–305.
- Castella V., Ruedi M., Excoffier L. et al.* Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae)? // *Molecular Ecology*. — 2000. — **9**. — P. 1761–1772.
- Dzeverin I.* The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) // *J. Mammal. Evol.* — 2008. — **15**, N 2. — P. 123–142.
- Gajewska M., Bogdanowicz W.* Kopalny DNA czyli lekcja z przeszłości // *Kosmos: Problemy nauk biologicznych*. — 2006. — **55**, N 1. — S. 117–128.
- Hornáček I.* Population ecology of *Myotis myotis* in central Bohemia // *Acta Universitatis Carolinae — Biologica* 1981. — 1985. — **8**. — P. 161–267.
- Hornáček I., Hanák V., Gaisler J.* Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // *Proc. 8th EBRs*, V. 1. — Kraków : Chiropterological Information Center, 2000. — P. 11–157.
- Iliopoulou-Georgudaki J.* The relationship between climatic factors and forearm length of bats: evidence from the chiropterofauna of Lesvos island (Greece — East Aegean) // *Mammalia*. — 1986. — **50**, N 4. — P. 475–482.
- Ruedi M., Mayer F.* Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2001. — **21**. — P. 436–448.
- Simmons N. B.* Order Chiroptera // *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference* / Eds D. E. Wilson, D. M. Reeder. — Baltimore : Johns Hopkins University Press, 2005. — P. 312–529.
- Topál G.* The taxonomic position of *Myotis dobsoni* (Trouessart, 1879), and some statistical data to the sub-specific examination of *Myotis blythii* (Tomes, 1857) // *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* — 1971. — **63**. — P. 383–400.
- Van Den Bussche R., Bogdanowicz W., Gajewska M., Postawa T.* Ancient DNA sheds light on the history of mouse-eared bats (*Myotis*) in Europe // *J. Vertebrate Paleontology*. — 2007. — **27**, Suppl. N 3. — P. 161A.