

УДК 599.426:599.471.4

## ФУНКЦІОНАЛЬНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ВІДМІННОСТЕЙ В БУДОВІ ЖУВАЛЬНОГО АПАРАТА НІЧНИЦІ ВЕЛИКОЇ, *MYOTIS MYOTIS*, ТА НІЧНИЦІ ГОСТРОВУХОЇ, *MYOTIS BLYTHII*

М. А. Гхазалі

Національний університет «Києво-Могилянська академія»,  
вул. Сковороди, 2, Київ, 04070 Україна

Одержано 8 травня 2002

**Функциональная интерпретация отличий в строении жевательного аппарата ночницы большой, *Myotis myotis*, и ночницы остроухой, *Myotis blythii*.** Гхазали М. А. — Проведены краниометрические промеры, по которым можно различить родственные виды гладконосых рукокрылых *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) и *Myotis blythii* (Tomes, 1857). Кроме стандартных проведены и некоторые специфические промеры: нижнечелюстные (высота венечного отростка, общая длина и длина послезубной ветви, высота и ширина тела челюсти) и зубные (высота, длина и ширина клыков, больших премоляров и моляров), которые определяют жевательную функцию черепа. Определены модуль верхних моляров (общая оценка размеров моляров), площади жевательных поверхностей, индекс массивности челюсти и степень открывания рта. Поскольку *M. myotis* больше специализируется на поедании жесткокрылых, а *M. blythii* предпочитает охотиться на прямокрылых и мелких двукрылых, можно предположить, что: 1) большие значения высоты венечного отростка, размеров клыков, а также модуля верхних моляров и площадей жевательных поверхностей определяются большей специализацией *M. myotis* на жесткокрылых; 2) индекс массивности челюсти и степень открывания рта не являются определяющими показателями в различении видов; 3) высота венечного отростка — важный функциональный признак, который может быть использован как весомый идентификационный промер.

Ключевые слова: *Myotis blythii*, *Myotis myotis*, череп, нижняя челюсть, рацион.

**Functional Interpretation of Differences in the Structure of Masticatory Apparatus of the Mouse-Eared Bat Species, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*.** Ghazali M. A. — Craniometric measurements, by which discrimination between similar vespertilionid bats *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) and *Myotis blythii* (Tomes, 1857) is possible, were examined. Additionally to the standard measurements, the specific ones were taken: mandibular (height of the coronoid process, total length and postdentary length of the mandible, height and breadth of the mandibular body) and dental (height, length and breadth of the canines, big premolars and molars). These measurements define mastication function of the skull. Besides, masticatory areas of the molars, the module of the upper molars (evaluation of the dental size), mandibular robustness index and gape index were analyzed. Whereas *M. myotis* is more specialized in Coleoptera, and *M. blythii* prefers Orthoptera and small Diptera, it could be supposed that: 1) bigger magnitudes of the height of the coronoid process, canine size, the module of the upper molars and the masticatory areas of the molars reflect specialization on the beetles; 2) mandibular robustness index and gape index are not significant for the species discrimination; 3) the height of the coronoid process is important functional trait that can be used as a weighty identification measurement.

Key words: *Myotis blythii*, *Myotis myotis*, skull, jaw, diet.

### Вступ

Велика нічниця, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), та гостровуха нічниця, *Myotis blythii* (Tomes, 1857), є досить схожими за морфологією; їхні ареали перекриваються на території західного палеарктичного регіону. Досліджено особливості харчування даних видів, співвідношення різних типів комах в їхньому раціоні (Arlettaz et al., 1991; 1997), з'ясовані питання поширення, географічної мінливості та еволюції великої та гостровухої нічниць (Стрелков, 1972). Автори доходять висновку, що раціон та стратегії полювання у них різні. Таким чином, шляхом розділення між собою наявних ресурсів нічниця можуть уникнути екологічного перекриття.

Виявлення морфологічних особливостей важливе для передбачення розподілу харчових ресурсів між видами, що, в свою чергу, дає можливість визначити рівень конкуренції між ними. Відмінності великої та гострої нічниць саме за функціональними ознаками, що мають значення для жування, раніше не були досліджені. Отже, метою роботи є дослідження функціональних особливостей жувального апарату через визначення морфологічних відмінностей цих видів.

### Матеріал та методи

Дослідження проводилось на черепах *M. myotis* та *M. blythii*. Матеріал надано Національним науково-природничим музеєм НАН України та Зоологічним музеєм Київського університету ім. Тараса Шевченка. В дослідженні використано 73 черепа, серед яких 36 визначені як *M. blythii*, а 37 — як *M. myotis*. Черепа *M. blythii* знайдено в Азербайджані (1), Узбекистані (2) та Вірменії (1); в Україні це Закарпатська обл. (13) та АР Крим (19). Черепа *M. myotis* представлено зборами лише в Україні: Закарпатська обл. (26), Тернопільська обл. (4), Львівська обл. (7).

Штангенциркулем (зі шкалою 0,1 мм) вимірювали такі ознаки: GLS — найбільша довжина черепа, CBL — конділобазальна довжина черепа, ZYG — вилична ширина, BORBMIN — найменша міжорбітальна ширина, HOCC — потилична висота, MAST — мастоїдна ширина, LZYG — довжина виличної дуги, CNDANG — зчленівно-кутова відстань, LRAM — післязубна довжина гілки нижньої щелепи, HCP — висота вінцевого відростка, LMDB — довжина нижньої щелепи, HMDV — висота тіла нижньої щелепи, VrMDB — ширина тіла нижньої щелепи за третім моляром. На кожній щелепі вимірюють довжину зуба, або мезіодистальний діаметр (Md), і висоти коронок (H) для ікол (C), великих премолярів (PM) та молярів (M1, M2 і M3); крім цього для всіх молярів вимірюють і ширину — вестибулолінгвальний діаметр (Vl). Для верхніх промірів додається закінчення UP, для нижніх — LOW. Всі довжини, висоти та діаметри вимірювались по правій стороні черепа.

Особливу увагу було приділено тим параметрам, що відображають функціональні особливості жувального апарату. Для загальної оцінки розмірів зуба визначали модуль коронки (наприклад,  $mM^1$  — модуль коронки для верхнього першого моляра) через середню різницю вестибулолінгвальних (Vl) та мезіодистальних (Md) діаметрів. Для міжгрупових порівнянь застосовано середній модуль (MOD) всіх верхніх молярів:

$$mM^1 = \frac{1}{2}(VlM^1 - MdM^1), \quad MOD = \frac{1}{3}(mM^1 + mM^2 + mM^3).$$

Крім цього, зверталася увага на площу жувальних поверхонь верхніх і нижніх молярів. Площина дорівнює добутку вестибулолінгвальних та мезіодистальних діаметрів певного зуба (наприклад, SQM1UP — площа жувальної поверхні для першого верхнього моляра і т. д.). Розраховано індекс масивності нижньої щелепи RBUST (Teaford, Ungar, 2000):

$$RBUST = \frac{VrMDB}{HMDV} \times 100.$$

Також визначено ступінь відкриття рота (GAPE):

$$GAPE = \frac{LZYG}{CNDANG},$$

де LZYG — відстань від нижньощелепного суглоба до місця початку жувального м'яза на виличній дузі, CNDANG — відстань від нижньощелепного суглоба до місця прикріплення цього м'яза (Barlow et al., 1997).

Статистична обробка даних проведена за допомогою пакета SPSS for Windows Release 10.0.7 Standard Version (SPSS Inc., 1989–1999, США). Одновимірний дисперсійний аналіз використано для визначення відмінностей між видами, дискримінантний аналіз — для визначення важливості кожної ознаки при ідентифікації за видом.

### Результати

За результатами дисперсійного аналізу (табл. 1), середні значення ознак черепа, крім BORBMIN, є достовірно різними між видами ( $p < 0,05$ ). Теоретично, чим ширше і вище череп, тим більшою є щелепна мускулатура, що відповідає більш сильному прикусу (Herrel et al., 2001). У *M. myotis* ці розміри є більшими, тому можна припустити, що і жувальна сила є більшою. Результати дискримінантного аналізу промірів черепа для визначення виду наведено в таблиці 2. Найбільш вагомими ознаками є HCP та CBL (рис. 1). Коефіцієнт канонічної кореляції ( $r_c$ ) склав 0,922. За допомогою коефіцієнтів канонічної функції для черепних промірів (табл. 2) правильно класифікується не менше 96,6% екземплярів. Слід зауважити, що у *M. myotis* середня висота вінцевого відростка більша

Таблиця 1. Дисперсійний аналіз видових відмінностей значень краніометричних промірів та індексів *M. blythii* та *M. myotis*Table 1. One-way analysis of variance on skull measures and indexes of *M. blythii* and *M. myotis*

Проміри черепа	Дисперсійний аналіз		<i>M. blythii</i>			<i>M. myotis</i>		
	df	F	N	M	SD	N	M	SD
GLS	1; 67	236,41**	36	21,6	0,53	33	23,9	0,67
CBL	1; 66	267,91**	36	20,5	0,49	32	22,7	0,61
ZYG	1; 62	121,69**	35	13,7	0,62	29	15,2	0,45
BORBMIN	1; 69	0,86	36	5,3	0,29	35	5,3	0,20
HOCC	1; 65	6,53*	36	6,4	0,39	31	6,6	0,38
MAST	1; 69	116,39**	36	10,0	0,33	35	10,9	0,43
LZYG	1; 69	254,69**	36	9,5	0,32	35	10,7	0,31
CNDANG	1; 66	58,32**	35	3,1	0,21	33	3,4	0,16
LRAM	1; 69	93,87**	36	5,6	0,25	35	6,3	0,32
HCP	1; 67	229,38**	35	5,3	0,19	34	6,2	0,28
LMDB	1; 68	227,32**	36	16,5	0,44	34	18,4	0,58
HMDB	1; 69	78,76**	36	2,3	0,20	35	2,7	0,19
BrMDB	1; 69	13,62**	36	1,2	0,08	35	1,3	0,11
GAPE	1; 66	0,21	35	3,1	0,22	33	3,1	0,12
RBUST	1; 69	16,53**	36	53,2	5,80	35	48,0	4,84
MOD	1; 67	46,65**	35	0,4	0,07	34	0,5	0,06
SQM1UP	1; 68	92,18**	36	4,4	0,60	34	5,9	0,71
SQM2UP	1; 69	103,07**	36	5,3	0,51	35	6,9	0,80
SQM3UP	1; 68	21,37**	35	2,5	0,36	35	2,9	0,26
SQM1LOW	1; 69	48,27**	36	2,5	0,26	35	2,9	0,32
SQM2LOW	1; 69	70,96**	36	2,4	0,27	35	3,0	0,37
SQM3LOW	1; 68	94,95**	36	1,8	0,24	34	2,6	0,44

Примітка. Значимість впливу фактора: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,001$ ) та описова статистика краніометричних промірів й індексів *M. blythii* та *M. myotis* (N — кількість особин, M — середнє значення, SD — стандартне відхилення, df — ступені свободи).

і дорівнює 6,2 мм, тоді як у *M. blythii* — майже 5,3 мм (результати дисперсійного аналізу та значення інших промірів наведено у таблиці 1).

При дослідженні онтологічних ознак виявлено відмінні середні багатьох зубних промірів. Дискримінантний аналіз проведено окремо для верхнього та нижнього зубного рядів для визначення найбільш вагомих зубних промірів (табл. 2). В результаті виявилось, що найбільше значення канонічних коефіцієнтів у верхньому зубному ряді мають VIM2UP, HM3UP, VIM3UP та інші, а в нижньому — MdM2LOW, MdM3LOW, MdM1LOW та інші, що є важливими для ідентифікації видів. Для верхнього зубного ряду  $r_c = 0,826$ , та не менше 87% випадків правильно класифікується; для нижнього зубного ряду спостерігаємо такі показники:  $r_c = 0,836$  та 90% екземплярів. За дисперсійним аналізом виявлено достовірні відмінності для ікол у промірах HCUP, MdCUP, MdCLOW ( $p < 0,05$ ), що є більшими у великої нічниці. Відносна оцінка розмірів зубів MOD ( $p < 0,001$ ) значно більша у великої нічниці. Площини жувальних поверхонь також більші у *M. myotis* (рис. 2;  $p < 0,001$ ).

Для *M. myotis* характерне менше значення RBUST, ніж для *M. blythii*. Відмінності у середніх достовірно існують ( $p < 0,001$ ), але їхня різниця невелика (5,2). За результатами дисперсійного аналізу середні значення GAPE не є значимо відмінним для видів. Але оскільки у *M. myotis* LMDB є більшою, ніж у *M. blythii*, то і відстань між кряями щелепи, або довжина дуги кола, буде більшою (рис. 3).

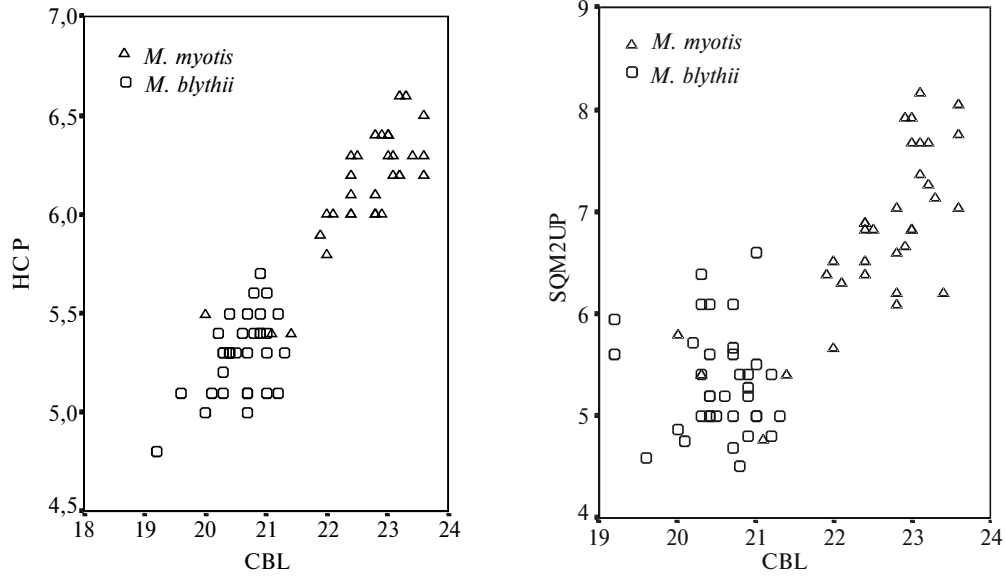


Рис. 1. Висота вінцевого відростка нижньої щелепи та конділобазальна довжина як вагомні дискримінаційні ознаки.

Fig. 1. Relationship between height of the coronoid process and condylobasal length as a good discriminant factors.

Рис. 2. Залежність жувальної поверхні верхнього другого моляра ( $M^2$ ) від конділобазальної довжини.

Fig. 2. Relationship between tooth area of  $M^2$  and condylobasal length.

Таблиця 2. Коефіцієнти канонічної функції, групові центроїди та межі поділу для ідентифікації за краніометричними та одонтологічними промірами

Table 2. Canonical discriminant function coefficients, functions at group centroids and boundaries for species identification by skull and teeth

Проміри черепа	Статистична оцінка	Проміри верхніх зубів	Статистична оцінка	Проміри нижніх зубів	Статистична оцінка
HCP	3,87	VIM2UP	3,18	MdM2LOW	5,15
CBL	0,75	HM3UP	2,56	MdM3LOW	2,60
LZYG	0,73	VIM3UP	1,62	MdM1LOW	1,99
LMDB	0,31	HM1UP	1,24	HPMLOW	1,56
MAST	0,02	VIM1UP	1,05	HM2LOW	1,34
GLS	-0,06	MdM1UP	0,97	VIM1LOW	0,92
HOCC	-0,11	MdPMUP	0,97	MdPMLOW	0,42
ZYG	-0,31	MdM3UP	0,79	VIM2LOW	0,20
BrMDB	-0,47	HM2UP	0,05	HM3LOW	-0,15
LRAM	-0,54	HCUP	-0,03	HM1LOW	-0,29
BORBMIN	-0,63	HPMUP	-0,27	HCLOW	-1,04
HMDB	-0,82	MdCUP	-0,61	VIM3LOW	-1,17
CNDANG	-1,43	MdM2UP	-1,29	MdCLOW	-2,25
Константа	-30,58	Константа	-19,06	Константа	-18,69
Центр групи <i>M. blythii</i>	-2,01	Центр групи <i>M. blythii</i>	-1,46	Центр групи <i>M. blythii</i>	-1,50
Центр групи <i>M. myotis</i>	2,73	Центр групи <i>M. myotis</i>	1,42	Центр групи <i>M. myotis</i>	1,50
Межа поділу	0,47	Межа поділу	-0,01	Межа поділу	0

## Обговорення

Виявлення значення морфологічних адаптацій неможливе без дослідження екологічних чинників існування виду. За харчовою спеціалізацією тварин досить важко розрізнити, тому, як правило, використовуються дані про жорсткість та розміри їжі. Характерними рисами переважання в раціоні комах з твердим покривом у великої нічниці є масивний череп і щелепа, добре розвинений сагітальний гребінь, широко розставлені виличні дуги; зуби досить великі, фонація здійснюється через рот. У гостровухої нічниці сагітальний гребінь не так добре розвинений, менші вилична ширина та розміри зубів. Для тварин, що спеціалізуються на м'якопокривних об'єктах, властиві інші ознаки: тендітний череп, довгі щелепи, велика кількість зубів, погано або взагалі не розвинені краніальні гребені (Freeman, 2000). Отже, велика та гостровуха нічниці займають проміжну позицію, оскільки поєднують в собі риси обох типів спеціалізації за жорсткістю.

У результаті дослідження встановлено значущі відмінності краніометричних та одонтологічних промірів. Виявлено, що висота вінцевого відростка є важливою ідентифікаційною та функціональною ознакою обох видів нічниць. НСР визначає ступінь розвитку скроневого м'яза. При збільшенні цієї висоти подовжується плече сили, що забезпечує більшу м'язеву силу. Кажани з відносно великим вінцевим відростком пристосовані до подрібнення твердопокривних комах, тоді як інші обмежуються менш жорсткою здобиччю (Bogdanowicz et al., 1999). Стійкість конструкції (здатність протидіяти силам, що виводять систему з рівноваги) в першу чергу визначається площиною, на яку діє сила, тобто товщиною тіла щелепи. Отже, чим більш жорсткою є їжа, тим більше жувальних рухів робить тварина і тим більш товстою стає її нижня щелепа, а RBUST, у свою чергу, також збільшується. Але оскільки відмінності між видами не дуже сильні, то індекс масивності щелепи не буде значно відрізнятися у них. Аналіз площин жувальних поверхонь показав, що у великої нічниці вони більші, але їхнє збільшення залежить від розмірів черепа (для другого верхнього моляра див. рис. 2).

Виміри зубів залежать від зовнішніх властивостей їжі, тобто від розмірів, жорсткості та форми здобичі. Деякі особливості форми зубів роду *Myotis* досліджувала Й. Годова Стормарк (Godawa Stormark, 1998), але суттєвих відмінностей між *M. blythii* та *M. myotis* не виявила. За нашими даними, середній модуль коронок молярів є більшим у великої нічниці, що вказує на пристосування до вживання більш твердої їжі. Крім того, розмірні характеристики верхніх ікол є більшими у *M. myotis*. Отже, можна припустити, що раціон великої нічниці має складатися з більш жорсткої їжі, оскільки висота та ширина ікол визначають здатність тварин до відкушування (Freeman, 2000).

За багатьма показниками жувальний апарат *M. myotis* пристосований до більш твердої їжі. Відомо, що раціон обох нічниць складається з великих лускокрилих, жуків та прямокрилих (для *M. myotis*), а *M. blythii*, крім того, поїдає дрібних двокрилих. За спостереженнями О. П. Кузякіна (Кузя-

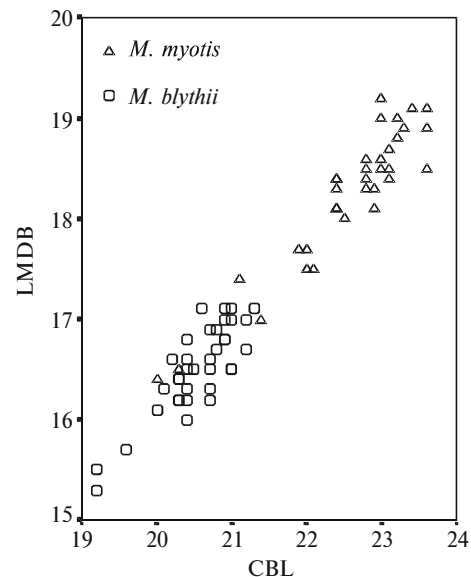


Рис. 3. Збільшення довжини нижньої щелепи залежно від конділобазальної довжини черепа.

Fig. 3. Mandibular length increasing depends on condylobasal length.

кин, 1950), *M. blythii* спритно відокремлює тверді хітинові утвори у пійманих великих жуків, вживаючи тільки м'які частини. Р. Арлетта із співавторами (Arlettaz et al., 1997) дослідили склад раціону *M. blythii* та *M. myotis* різних територій. В результаті виявилось, що великі нічниці Марокко, Сардинії та Корсики, як і європейські, надають перевагу середовищам із відкритим ґрунтом (парки, старі ліси, засушлива місцевість), де можна зустріти твердокрилих. Великі нічниці з Киргизстану, подібно до європейських гостровуких нічних, надають перевагу трав'янистим зонам з достатнім рівнем вологості (поле, пасовисько). За цими даними, в раціоні *M. blythii* переважають прямокрилі, мешканці відкритих ландшафтів.

Отримані результати добре узгоджуються з дослідженнями ехолокаційної системи. Ехолокаційна система працює переважно в режимі 80–50 кГц у *M. myotis*, для *M. blythii* характерне підвищення частоти до 100 кГц і вище, що дає можливість розпізнавати більш дрібну здобич (Патлякевич, 1980). Отже, ехолокаційна система теж пристосована до полювання на різноманітних за розмірами комах.

Для кращого розуміння адаптаційних процесів та точного опису функції м'язів необхідні подальші онтогенетичні, анатомічні та фізіологічні дослідження. Крім цього, слід докладно дослідити екологічні умови існування видів, що допоможе при аналізі отриманих результатів.

Висловлюю ширю подяку співробітникам Зоологічного музею Національного науково-природознавчого музею НАН України та Зоологічного музею Київського університету ім. Тараса Шевченка, які надали можливість працювати з колекціями рукокрилих; вдячна також І. І. Дзеверіну та І. В. Загороднюку за цінні рекомендації. Крім того, хочеться подякувати всім авторам, що надіслали репринти своїх статей: К. Е. Барлоу, В. Богдановичу, М. Рuedі, А. Б. Тейлор, П. В. Фріман та багатьом іншим.

- Кузякин А. П. Летучие мыши (Систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). — М. : Сов. наука, 1950. — 443 с.
- Патлякевич Н. Д. Локационные сигналы Vespertilionidae // Рукокрылые (Chiroptera). — М. : Наука, 1980. — С. 213–271.
- Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta Theriologica. — 1972. — 17, № 28. — P. 355–380.
- Arlettaz R., Ruedi M., Hausser J. Field morphological identification of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae): A multivariate approach // *Myotis*. — 1991. — 29. — P. 7–16.
- Arlettaz R., Ruedi M., Ibañez C. et al. 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.
- Barlow K. E., Jones G., Barrat E. M. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* — 1997. — N 264. — P. 1695–1700.
- Bogdanowicz W., Fenton M. B., Daleszczyk K. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats // *J. Zool., Lond.* — 1999. — 247. — P. 381–393.
- Freeman P. W. Macroevolution in Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny // *Evolutionary Ecology Research*. — 2000. — N 2. — P. 317–335.
- Godawa Stormark J. Phenetic analysis of Old World *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) based on dental characters // *Acta Theriologica*. — 1998. — 43, N 1. — P. 1–11.
- Herrel A., Grauw E. D., Lemos-Espinal J. A. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards // *J. Exp. Zool.* — 2001. — 290. — P. 101–107.
- Teaford M. F., Ungar P. S. Diet and the evolution of the earliest human ancestors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2000. — 97, N 25. — P. 13506–13511.