

ПОЛІВИДИ КАЖАНІВ СХІДНОЇ ЄВРОПИ ТА ЇХ ДІАГНОСТИКА

Ігор Загороднюк

Інститут зоології ім. Івана Шмальгаузена НАН України (Київ)

Polyspecies of bats from the Eastern Europe and their diagnostics. Zagorodniuk I. Totals of taxonomic revision of the sibling and morphologically related species of bats and their essential morphological differences are summarized. Principal possibility of species morphological diagnostics and some regularities in their morphological differentiation are shown. In each case, established differences deal with the features, that are age-dependently. All of them are determined by heterochronies in the formation as well as in the level of development of initial type of each morphological feature.

Сучасні погляди на склад теріологічної фауни регіону суттєво відмінні від тих, що були прийняті впродовж останнього 50-річного періоду розвитку фауно-таксономічних досліджень. Основою усіх традиційних поглядів на склад теріофауни Європи стало зведення Елермана та Морісон-Скота, яким було завершено період стихійних перебудов та підрібнень таксономії ссавців (Ellerman, Morrison-Scott, 1951). Власне на цій основі були побудовані усі наявні теріологічні зведення, від мірила окремих регіонів (Татаринів, 1956) чи країн (Корнеєв, 1965 та ін.) до Палеарктики загалом (Кузякин, 1950; Громов и др., 1963; Corbet, 1978; тощо).

Політипні види кажанів у східноєвропейській фауні

Останніми роками накопичились численні нові дані щодо таксономічної диференціації політипних груп ссавців, певною мірою відбиті у сучасних таксономічних зведеннях (Wilson, Reeder, 1993 та ін.).

Таблиця 1. Полівиди кажанів Східної Європи (за Загороднюком, 1998)

Колишні види	Категорія	Складові полівидів
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	близькі види	<i>ferrumequinum</i> + " <i>euryale</i> "
<i>Myotis myotis</i>	близькі види	<i>myotis</i> + <i>blythi</i>
<i>Myotis mystacinus</i>	двійники	<i>mystacinus</i> + <i>brandti</i>
<i>Plecotus auritus</i>	близькі види	<i>auritus</i> + <i>austriacus</i>

Надвидові комплекси, що включають кілька видів-двійників та морфологічно близьких видів, виявлені серед найрізноманітніших таксономічних груп: їжаків та мідичь, сарн та ховрахів, мишей та нориць (Загороднюк, 1998). Загалом у східноєвропейській фауні таких груп 19, зокрема, чотири надвиди кажанів – підковиків, вуханів, вусатих та великих нічних (табл. 1). Всі вони відносяться більше до морфологічно близьких видів, аніж до видів-двійників і за наявності повноцінного морфологічного матеріалу можуть бути ідентифіковані на індивідуальному рівні.

Більшість "нових" видів є добре відомими для західноєвропейських фахівців, однак дотепер лише нічні великі включені у списки нашої фауни як пара морфологічно дуже близьких видів (Абеленцев, Попов, 1956; Крыжановский, Емельянов, 1985). Останнім роками певний прогрес досягнутий і в діагностиці інших груп східноєвропейських кажанів, зокрема, вусатих нічних, вуханів та підковиків (табл. 1).

Надвид *Rhinolophus ferrumequinum*

Надвид представлений у фауні Східної Європи двома морфологічно близькими видами – *Rhinolophus ferrumequinum* та *R. euryale*. Перший з них – характерний мешканець регіону, ареал другого лише краєм торкається південних теренів регіону. Диференційний діагноз групи "*ferrumequinum*" відносно єдиного у нашій фауні добре відокремленого суміжного виду *R. hipposideros*: КБ-довжина черепа перевищує 15 мм (15–21), довжина зубного ряду – більша від 6 мм (6,1–8,7). Верхній малий премоляр – туповерхівковий і розміщений ззовні зубного ряду; його висота досягає лише кількох відсотків довжини ікла.

Критерії гетерогенності. Питання про наявність "середніх" підковносів у фауні регіону підіймалось неодноразово і його історія, як і видові ареали, детально розглянуті у нещодавній ревізії групи (Zagorodniuk, 1998).

За цитогенетичними ознаками європейські види роду маломінливі ($2n=56-58$, Zima, 1982). У *R. hipposideros* – 56-хромосомний каріотип (має тільки пару крупних метацентриків, інші – ахроцентрики). Інші види мають $2n=58$, з яких тільки одна відносно дрібна пара – метацентрики, 1 пара точкових хромосом, статеві – 2-плечі (У – дрібний), на одному ахроцентрику – виразна прицентромерна констрикція, тобто види групи "*ferrumequinum*" мають немінливий анцестральний каріотип. За морфологічними ознаками всі види утворюють неперервний ряд, у якому *R. ferrumequinum* посідає крайове місце як сильно спеціалізований вид (крупні розміри, сильно виразні гребені на черепі, величезна ширина помітно перевищує мозкову, витіснений з зубного ряду і часто редукований верхній малий передкутній зуб тощо). Ознаки "середніх" підковносів, зокрема підковноса південного, є значною мірою проміжними між ознаками великого і малого підковноса, однак вони значно ближче до *R. ferrumequinum*. Розширений ключ до діагностики видів включає весь комплекс традиційних вимірних та одонтологічних ознак (Покин'єчерета, 1997; Zagorodnyuk, 1998):

Підковоніс великий (<i>R. ferrumequinum</i>)	Підковоніс південний (<i>R. euryale</i>)
Розміри тіла великі. Передпліччя більше 51 мм (51–60,5 мм).	Розміри тіла середні. Довжина передпліччя 43–51 мм.
Верхній виступ сидла заокруглений.	Верхній виступ сидла видовжений, з гострою вигнутою верхівкою.
КБ-довжина черепа перевищує 18 мм (18,5–20,5), довжина зубного ряду більша за 7,5 мм (7,7–8,7).	КБ-довжина черепа менша від 18 мм (15,2–17,0), довжина зубного ряду не більша за 7,5 м (6,1–7,5).
Верхні ікла та великий передкутній зімкнені, малий премоляр відсутній або лежить ззовні від лінії зубного ряду.	Верхні ікла та великий передкутній розділені напівредукованим малим премоляром, що лежить посередині лінії зубів.
Закарпаття, Крим	Карпати, Поділля, Крим.

Надвид *Myotis myotis*

Надвид представлений у фауні Східної Європи двома морфологічно близькими видами, які звичайно не відрізняють у польових умовах – *Myotis myotis* та *Myotis blythi* (*oxygnathus* auct.). Диференційний діагноз цієї групи від роду дрібних нічних визначається низкою надійних ознак, серед яких найефективнішими є відмінності груп у загальних розмірах тіла та черепа. *Myotis* (s. str.) – найбільші нічні нашої фауни: довжина передрам'я понад 52 мм (звичайно 55–65 мм), вуха відносно короткі, КБ-довжина черепа понад 19 мм, довжина верхнього зубного ряду понад 8 мм; сагітальний гребінь на черепі добре виразний.

Критерії гетерогенності. П. Стрелков (1963) вказує на неможливість діагностики видів за екстер'єрними ознаками і наводить обидва види крупних нічних (*myotis+oxygnathus*) єдиною тезою¹. У зведеннях з фауни України (Абеленцев, Попов, 1956; Корнеєв, 1965 тощо) визнають обидва види і наводять їх діагностику окремими тезами. У Криму та на Кавказі поширений тільки *Myotis blythi*, на Поділлі та у Карпатах поширена *M. myotis*, у Закарпатті наявні обидва види, що варто враховувати при діагностиці. Міжвидові відмінності пов'язані з загальними розмірами тварин. За П. Стрелковим (1963), фактично єдиними надійними ознаками є виміри черепа (у *blythi* – менші), якісні краніальні та одонтологічні ознаки відсутні. Б. Волошин (Woloszyn, 1991) відзначає певні відмінності у формі козелка.

Загалом велика нічниця нагадує дуже дорослу гостровуху зі збереженням головних пропорцій тіла і черепа. Корнеєв (1965) справедливо зазначає, що череп меншого виду (*blythi*) має вкорочений носовий відділ, мозкова капсула розширена і сплюснена зверху, натомість у *M. myotis* череп з видовженим рострумом, вузьким міжочним проміжком і помітно звуженою спереду мозковою капсулою. Онтогенетична складова є дуже характеристичною для всіх пар морфологічно близьких видів.

¹ Примітка П. Стрелкова (с. 146) така: "По одним внешним признакам без сравнительного материала точное определение этих видов почти невозможно".

Міжвидові відмінності такі:

Нічниця велика (*Myotis myotis*):

Розміри великі: загальна довжина тіла 70–79 мм. Довжина передрам'я 59–65 мм, висота вуха не менше 26 мм.

Вушниця зверху не звужена; зовнішня сторона вуха помітно випукла. Козелок широкий, рівномірно звужується догори, його верхівка заокруглена.

Забарвлення спини сіро-димчасто-буре з каштановим відтінком.

КБ-довжина черепа понад 22 (22–24) мм, довжина верхнього зубного ряду понад 9,6 мм (9,7–10,6).

Другий верхній малий передкутній (P³) менший від попереднього в 3–4 рази і сильно зсунутий з лінії зубного ряду.

Карпати загалом та Поділля.

Нічниця гостровуха (*Myotis blythi*):

Розміри менші: загальна довжина тіла 58–74 мм. Довжина передрам'я до 61 (53–61) мм, висота вуха 21–26 мм.

Вушниця звужена; зовнішня сторона вуха майже не випукла. Козелок тонкий, різко звужений догори, його верхівка загострена.

Забарвлення хутра на спині буро-каштанове з палевим відтінком.

КБ-довжина черепа менша від 22 мм (19–22), довжина верхнього зубного ряду не перевищує 9,7 мм (8,1–9,6).

Другий верхній малий передкутній (P³) менший від попереднього в 2 рази і тільки трохи зміщений з лінії зубного ряду.

Закарпаття, Причорномор'я, Крим.

Надвид *Myotis mystacinus auct.*

Надвид представлений у фауні Східної Європи двома близькими видами – *Myotis mystacinus* та *Myotis brandtii*. Диференційний діагноз полягає в тому, що це найдрібніші нічниці (у *Selysius* загалом FA < 42 мм; у вусатиків до 38 мм), на зовнішньому краю вушниць є неглибока виразна вирізка, крилова болоня прикріплена до задніх кінцівок біля основи зовнішнього пальця (оточує всю ступню), вуха відносно короткі тощо. Як і всі інші нічниці, мають прямий гострий козелок, вузькі широко поставлені вуха, одну грудну пару сосків, по два малих премоляри в обох щелепах. Довжина вуха 12–17 мм, козелок дуже темний, ступня коротка (близько 1/2 довжини гомілки), хутро з золотавим відтінком. Загалом надвид рідкісний: відомо лише 20 колекційних особин, що становлять лише 1,8 % загального обсягу колекцій кажанів з території України (Загороднюк, Ткач, 1996).

Критерії гетерогенності. Довгий час цей надвид розглядався як один політипічний вид² (Кузякин, 1950; Бобринский и др., 1965 та ін.). Цикл праць західних колег, опублікований впродовж 1958–1976 рр. (див. огляд: Стрелков, Бунтова, 1982) показав наявність стійких, хоча і дуже дрібних морфологічних відмінностей у вимірах черепа та розмірах і формі бакулуму (Torral, 1958; Hanak, 1965; Ruprecht, 1974 та ін.). Перше повідомлення про наявність двох видів на теренах Східної Європи датоване лише 1978 р. (Бунтова, Стрелков, 1978). У подальшому цими дослідниками опубліковано результати докладного порівняння двох видів з території кол. СРСР (Стрелков, Бунтова, 1982), згідно з якими види мають сталі відмінності за низкою дрібних морфологічних ознак. Каріотипічно види не відмінні (Zima, 1978; Zima, Kral, 1984).

Практично усі дослідники наголошують на подібності обох видів за зовнішнім виглядом та розмірами тіла, при цьому брандтову нічницю описують як трохи крупніший та темніше забарвлений вид (Woloszyn, 1991; Стрелков, Бунтова, 1982³). Докладне порівняння двох видів, проведене останніми авторами, показало сталі міжвидові відмінності у морфології та вимірах пеніса, бакулуму та передкутніх зубів. Тоді ж показано не дуже яскраві відмінності у вимірах тіла та черепа, однак, на протипагу попереднім дослідженням більш західних популяцій, відмінності у загальних розмірах черепа виявились несуттєвими, що можна пояснити географічною мінливістю аналізованих видів. Загалом Брантова нічниця має більші виміри, більш видовжений ростральний відділ, відносно нижчий череп, довшу нижню щелепу, довше передрам'я (Ruprecht, 1974; Бунтова, Стрелков, 1982).

² В. Абеленцев (1951) визначив одну з нестандартно забарвлених дрібних *Selysius* з рівнинного Закарпаття як *M. ikonnikovi*, що стало з часом загальновизнаним (Абеленцев, Попов, 1956; Крижановский, Емельянов, 1985 та ін.) і дало підстави занести цей далекосхідний вид групи *mystacinus* до "Червоної книги України" (1980). Згідно з детальним описом цієї знахідки її варто перевизначити як *Myotis mystacinus* (Zagorodniuk, 1998c).

³ Поважні автори докладної ревізії вусатиків підкреслюють, що ними «никаких явних зовнішніх отличий между исследуемыми видами не обнаружено» (с. 1228).

Нічниця вусата (*Myotis mystacinus*)

Розміри тіла найменші серед *Myotis* регіону, переддрам'я 31–37 мм.

Хутро відносно ясне, з бронзовим смагом.

Козелок гострий, з майже рівним заднім краєм. Вуха, прикладене до голови, не виступає за кінчик носа.

Шпора часто з невеликою подібною до епілеми складкою.

Пеніс рівномірно вузький, до 1 мм у діаметрі. Удова кістка у вигляді видовженого неправильного овалу, без розширення проксимальної частини і без проксимальної виїмки посередині; в середньому 0,7x0,3 мм.

Череп невеликий, відносно високий, з нерозвинутим ростральним відділом і короткою нижньою щелепою.

Другі малі премоляри (зверху і знизу – P³, P₃) сильно редуковані, їх коронки складають не більше 1/2 висоти попереднього зуба (P2). Згадані премоляри сидять у зубному ряду щільно, і значайно P2 витіснені назовні зубного ряду.

На великому передкутньому (P₄) гострий виступ на цингуломі звичайно відсутній або є у вигляді округлого горбка без вістря.

Загалом поширений на півдні регіону, від Карпат та Поділля до Криму та Східних обл.

Нічниця Брандта (*Myotis brandtii*):

Розміри тіла відносно більші, FA=33–38 мм.

Хутро темне, темно-каштанове до чорного.

Козелок туповерхівковий, з опуклим заднім краєм. Вуха, прикладене до голови, виступає за кінчик носа на 1–3 мм.

Шпора без епілемо-подібної складки.

Пеніс булотовидний, кінчик у діаметрі понад 1,4 мм (в середньому 2 мм). Бакулум грушовидної форми, з розширеною проксимальною частиною і проксимальною серединною виїмкою; в середньому 0,9x0,6 мм.

Череп відносно великий, низький, з відносно видовженою лицьовою частиною і довгою нижньою щелепою.

Другі малі премоляри (зверху і знизу – P³, P₃) нормально розвинуті, їх коронки складають від 2/3 до 3/4 висоти попереднього зуба (P2). Ці премоляри сидять у зубному ряду вільно, значайно P² не витіснений назовні зубного ряду.

На великому передкутньому (P₄) гострий виступ на цингуломі звичайно є, у вигляді високого гострого горбка, сурозмірного до P³.

Ареал більш північний, очікуються знахідки у Карпатах, на Волино-Поділлі та Поліссі.

Надвид *Plecotus auritus* (auct.)

Надвид представлений у фауні Східної Європи двома морфологічно близькими видами – *Plecotus auritus* та *P. austriacus*. Група дуже добре відокремлена від інших за всім комплексом екстер'єрних та краніальних ознак. Два наявні види є морфологічно дуже близькими, і більшість попередніх визначень відноситься не до *P. auritus*, а до обох відомих видів.

Визначення подається загалом за ключем К. Ковальського і А. Рупрехта (Kowalski, Ruprecht, 1984) з уточненнями згідно зі П. Стрелковим (1988).

Вухань сірий (*Plecotus austriacus*)

Горбки на передньо-верхньому краї повік невеликі, значно менші ока.

Відстань між горбками через лоб тварини складає 3–4 діаметра одного горбка.

Кінець морди позаду мочки носа не роздутий або слабо роздутий і вкритий рідким, коротким волоссям.

Хутро спини інтенсивно сіре, черево світло-сіре або білувате.

Пеніс булавоподібний.

КБ-довжина не менша від 15,8 мм (15,8–16,9).

Верхній малий передкутній становить до 10 % висота ікла.

Довжина мандибули перевищує 11,0 мм, а висота – понад 3,3 мм.

Кутовий відросток мандибули видовжений і нахилений вниз.

Вухань звичайний (*Plecotus auritus*)

На передньо-верхньому краї повік є великі, розміром з око, овальні горбки, вкриті вібрисами.

Відстань між горбками через лоб тварини рівна 1–1,5 діаметрам горбка.

Кінець морди позаду мочки носа роздутий і густо вкритий волоссям.

Хутро спини бурого забарвлення, черево жовтувате.

Кінчик пенісу загострений.

КБ-довжина звичайно до 15,8 мм (14,0–15,9).

Верхній малий передкутній становить близько 1/3 висота ікла.

Довжина нижньої щелепи менша від 11,0 мм, а висота її – менша від 3,2 мм.

Кутовий відросток мандибули короткий булавовидний.

Обговорення

Очевидно, що всі види мають достатні для їх ідентифікації морфологічні відмінності. В основному ці відмінності полягають у фіксації різних онтогенетичних стадій розвитку морфологічних структур в дифінітивному стані. Відповідно, практично всі відмінні ознаки мають онтогенетичну складову, і це необхідно враховувати при визначенні матеріалу та при використанні тих чи інших діагностично вагомих ознак (табл. 2).

Таблиця 2. Характер прояву діагностичних ознак у видів-двійників кажанів

Надвид (колишній вид)	Прояв ознак за онтогенетичною шкалою	
	juv	sen
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	<i>eurysale</i>	<i>ferrumequinum</i>
<i>Myotis myotis</i>	<i>blythi</i>	<i>myotis</i>
<i>Myotis mystacinus</i>	<i>mystacinus</i>	<i>brandti</i>
<i>Plecotus auritus</i>	<i>austriacus</i>	<i>auritus</i>

Література

1. *Абеленцев В. И.* О летучих мышах Закарпатской и других западных областей УССР // *Наук. зап. Київськ. держ. ун-ту.* – 1950. – **9**, вип. 6. – С. 59–74. – (Тр. зоол. музею, Т. 2).
2. *Абеленцев В. И., Попов Б. М.* Ряд рукокрилі, або кажани – Chiroptera / Фауна України. Славці. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – том I, вип. 1. – С. 229–446.
3. *Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. – Москва: Просвещение, 1965. – 383 с.
4. *Бунтова Е. Г., Стрелков П. П.* Распространение и ландшафтная приуроченность *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 и *Myotis brandti* Eversmann, 1845 (Chiroptera) // *Морфол., сист. и эвол. жив-х.* – Л-д: Зоол. ин-т АН СССР, 1978. – С. 50–54.
5. *Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др.* Млекопитающие фауны СССР. – Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1963. – часть I. – 640 с. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, вып. 82).
6. *Загороднюк І. В.* Політичні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // *Доповіді НАН України.* – 1998. – N 7. – С. 171–178.
7. *Загороднюк І., Ткач В.* Сучасний стан та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України // *Доп. НАН України.* – 1996. – N 5. – С. 136–142.
8. *Корнєєв О. П.* Визначник звірів УРСР. – Видання друге. – Київ: Рад. школа, 1965. – 236 с.
9. *Кузякин А. П.* Летучие мыши. – Москва: Высш. шк., 1950. – 444 с.
10. *Стрелков П. П.* Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. *Сообщ. 2* // *Зоол. журн.* – 1983. – **62**, вып. 2. – С. 259–270.
11. *Стрелков П. П.* Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. *Сообщение 1* // *Зоол. журн.* – 1988. – **67**, вып. 1. – С. 90–101.
12. *Стрелков П. П., Бунтова Е. Г.* Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. *Сообщение 1* // *Зоол. журн.* – 1982. – **61**, вып. 8. – С. 1227–1241.
13. *Татаринев К. А.* Звірі західних областей України. Екологія, значення, охорона. – Київ: вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
14. *Червона книга Української РСР.* – Київ: Наук. думка, 1980. – 504 с.
15. *Corbet G.B.* The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review. – London, Ithaca: Cornell Univ. Press, 1978. – 314 p.
16. *Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S.* Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. – Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. – 810 p.
17. *Hanak V.* Zur Systematik der Bartfledermaus *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 und des Vorkommen von *Myotis ikonnikov* Ognev, 1912 in Europa // *Vestn. Českoslov. spol. zool.* – 1965. – **29**, N 4. – S. 353–367.
18. *Pucek Z. (Red.).* Klucz do oznaczania ssakow Polski. – Warszawa: Panstw. Wydaw. Nauk., 1984. – 388 p.
19. *Ruprecht A.* The occurrence of *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) in Poland // *Acta Theriol.* – 1974. – **19**, N 6. – P. 81–90.
20. *Topal G.* Morphological studies on the os penis of bats in the Carpathian Basin // *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nation. Hungarici.* – 1958. – **50** (ser. nova), 9. – P. 331–342.
21. *Wilson D.E., Reeder D.-A. (eds.).* Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference (second edition). – Wasington, London: Smithsonian Inst. Press, 1993. – 1206 p.
22. *Zagorodniuk I.* Taxonomic and biogeographical study of the genus *Rhinolophus* from Eastern Europe // *Acta zool. cracov.* – Krakow, 1998. – 48. – in press.
23. *Zima J.* Chromosomal characteristics of Vespertilionidae from Czechoslovakia // *Acta Sci. Nat. Brno.* – 1978. – **12**, N 12. – 38 p.
24. *Zima J.* Karyotypy tri druhu vrapencu (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Rh. hipposideros*, *Rh. euri-ale*) z Československa // *Lynx (n. ser.).* – 1982. – **21**. – P. 121–124.
25. *Zima J., Kral B.* Karyotypes of European Mammals. I. // *Acta Sci. Nat. Brno.* – 1984. – **18**, N 7. – 52 p.