

П. П. СТРЕЛКОВ

[P. P. STRELKOV]

**Остроухие ночницы; распространение, географическая  
— изменчивость, отличия от больших ночниц*****Myotis blythi* (Tomes, 1857): Distribution, Geographical Variability  
and Differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797)**

[С 6 табл. и 4 рис.]

Three hundred fifty specimens of *Myotis blythi* from the whole geographical range of the species were studied. It was found that while geographical variability is slight, pelage coloration, changes in body size, and proportions of facial part of the skull, as well as degree of  $P^2$  reduction allows distinguishing of five geographical forms: (1) european — *M. b. oxygnatus*, (2) Asia Minor — *M. b. omari*, (3) Himalayan — *M. b. blythi*, (4) eastern — *M. b. ancilla*, and (5) Altajan, which would be possible to be described as new subspecies if additional material will collected. Morphological differences among these various forms are significant when larger series are examined. The larger *M. b. omari* of Asia Minor have dimensions similar to those of *M. m. myotis* with a zone of overlapping. Where the two species overlap geographically they show parallel trend of dimensional variability and thus there is a true difference between them in particular localities. *M. b. omari* is distributed over Crete, Malta, Sardinia and perhaps Corsica. The author suggests that these populations are relict, having previously been continuous with that of Southern Europe when these island were connected with the continent.

## I. ВВЕДЕНИЕ

Остроухие ночницы *Myotis blythi* (Tomes, 1857) описаны более ста лет назад, однако истинный объем этого вида стал понятен лишь в последние десятилетия. В Европе остроухие ночницы известны с 1885 г. под названием *Myotis oxygnathus* (Monticelli, 1885) (тип из Италии), однако по существу их видовая самостоятельность была доказана Миллером (Miller, 1912) четко показавшим на западноевропейском материале различия между остроухими ночницами и очень близкими большими ночницами *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). Однако многие авторы и после этого продолжали рассматривать остроухих ночниц как подвид больших

ночниц, в особенности за пределами Европы. Ввиду трудности определения и незнания географической изменчивости эти виды иногда смешивают и в настоящее время, что породило много путаницы в специальной литературе.

Кузякин (1935) показал, что на территории юга и юго-востока СССР больших ночниц нет, а встречаются только остроухие ночницы, причем Кавказ и Среднюю Азию заселяет крупная светлоокрашенная форма, первоначально описанная из северного Ирана как подвид европейской большой ночницы *M. myotis omari* (Thomas, 1906). Этот же автор (Кузякин, 1950) высказал предположение, что и другие описанные ранее азиатские формы крупных ночниц составляют с остроухими (а не с большими ночницами) один вид. К сходному выводу в отношении североиндийской *M. blythi* [= *M. dobsoni* (Trouessart, 1878), *M. murinoides* (Dobson, 1873) пришли Эллерман и Моррисон-Скотт (Ellerman & Morrison-Scott, 1951), закрепившие за остроухими ночницами по правилам приоритета последнее видовое название, а за европейской формой — *M. b. oxygnathus*. Харрисон и Лунс (Harrison & Lewis, 1961) подтвердили, что иранские формы *M. m. omari* и *M. m. risorius* Cheesman, 1921 в действительности относятся к виду *M. blythi*, причем вторая форма может быть сведена в синоним первой.

По мере уточнения диагностики было выяснено, что именно остроухие ночницы (а не большие ночницы, как полагали ранее) населяют средиземноморское побережье Африки (Strinati, 1953; Deleuil & Lable 1954; Aellen & Strinati, 1970). Пока не проведено основательной ревизии дальневосточных крупных ночниц, однако по имеющимся материалам мы, как и Кузякин (1950), рассматриваем *M. myotis ancilla* (Thomas, 1910), описанную из центрального Китая, как крайнюю восточную форму остроухой ночницы.

Таким образом, из 12 описанных ранее форм крупных евразийских ночниц подрода *Myotis* (Tate, 1941) к широко понимаемому виду *M. blythi* относится не менее семи. Остроухих ночниц следует считать центральным, самым широко распространенным и процветающим видом крупных ночниц, ареал которого простирается через весь континент Евразии от северной Африки до Китая включительно. Распространение же больших ночниц ограничено Европой, причем на значительной территории ареалы *M. myotis* и *M. blythi* перекрываются.

В задачу настоящей работы входило исследовать географическую изменчивость остроухих ночниц, определить реальность описанных ранее форм, уточнить их область распространения и на основе этих данных попытаться выяснить взаимоотношения остроухих ночниц с большими ночницами.

## II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования была использована обширная коллекция Зоологического института АН СССР, в значительной степени собранная нами лично, а также коллекции Зоологического музея Московского университета и Института зоологии АН Молдавской ССР. 12 экземпляров ночниц были получены для обработки из зоологических музеев Флоренции и Мюнхена.

Всего было обработано более 350 экз. *M. blythi* и около 60 экз. *M. myotis*, собранных преимущественно на территории СССР. Полученный нами материал хорошо представляет область распространения остроухих ночниц за исключением Казахстана. Каждый естественный регион представлен серий в среднем из 20 взрослых особей, в большинстве случаев самок. С зарубежных территорий мы располагали хорошей серией остроухих ночниц из северного Ирана (Горган, сборы А. Н. Кириченко) и небольшими сериями животных обоих видов из юго-восточной и южной Европы (в основ-

ном сборы В. Е. Мартино с сотрудниками) и лишь единичными экземплярами из других мест. Поэтому мы вынуждены широко пользоваться литературными данными. Невозможность лично обработать весь материал сильно ограничивает возможность сопоставлений. По нашему мнению, все измерения должны делаться одними руками, иначе может нарушиться их стандартность и, соответственно, уверенность в полученных результатах. Наибольшее внимание было уделено изучению окраски, особенностей зубной системы и черепа и размеров животных.

Для изучения размерной изменчивости у каждой особи снималось 14 промеров черепа и 5 промеров тела; последние снимались только с экземпляров, консервированных в спирте. Измерения размеров зубов производились под бинокулярной лупой с помощью окулярмикрометра. Окраска исследовалась только у сравнительно свежих экземпляров, пролежавших в коллекции не более пяти лет.

Карты распространения *M. blythi* (Рис. 1) составлена на основании мест находок коллекционных экземпляров Зоологического института АН СССР и Московского университета а также обширной фаунистической литературы, только небольшая часть которой цитируется ниже.

### III. ОСТРОУХИЕ НОЧНИЦЫ, *MYOTIS BLYTHI* (T O M E S, 1857)

#### 1. Распространение и особенности образа жизни

Распространение остроухих ночниц показано на картосхеме (рис. 1). Пока недостаточно ясно распространение вида в восточной части ареала: в северо-западном и центральном Китае нам известно только 3, далеко отстоящие друг от друга находки: Алашань, южная оконечность Большого Хингана (колл. ЗИН АН СССР) и юго-западное Шеньси (T h o m a s, 1910). Не уточнена и южная граница их распространения: по старым данным они встречаются в северо-западных районах Индии (Пенджаб, Раджпутан, северо-западные Гималаи).

Область распространения остроухих ночниц примерно ограничена с юга 30° с.ш., с севера — 50° с.ш.; самая северная находка колонии этого вида (51°30') сделана на Алтае (Стрелков, 1968). Климатически область распространения вида весьма неоднородна: животные обитают в умеренном климате центральной Европы, суровых, резко континентальных условиях южной Сибири, влажных субтропических морских побережьях и на границах аридных областей. К северу они нигде не выходят за пределы изотермы июля в 20°; минимальные зимние температуры вряд ли могут иметь значение в жизни вида, так как зиму животные проводят в спячке.

Явно остроухие ночницы избегают сплошных пустынь и обширных степных пространств. В целом область их распространения почти повсеместно совпадает с горным и предгорными районами. Одако местами они многочисленны и на равнинах (Молдавия, Средне-Дунайская низменность); в Венгрии, например, их считают типичными обитателями культурного ландшафта (T o r a l, 1956). По данным Лозана (1969), в равнинной Молдавии остроухие ночницы встречаются преимущественно по долинам рек, где имеются высокие, а подчас и обрывистые берега. По-видимому, правильнее говорить, что они связаны с неровным, пересеченным рельефом, будь то склоны гор или холмов, выходы скал и береговые обрывы. Именно в таких условиях чаще всего встречаются пещеры и гроты, естественные убежища этих летучих мышей.

Помимо естественных пещер, остроухие ночницы охотно селятся в старых штольнях, подземных ходах, а местами — на чердаках старых зданий, под куполами церквей и мечетей. Однако в целом для вида более типично селиться в подземных убе-

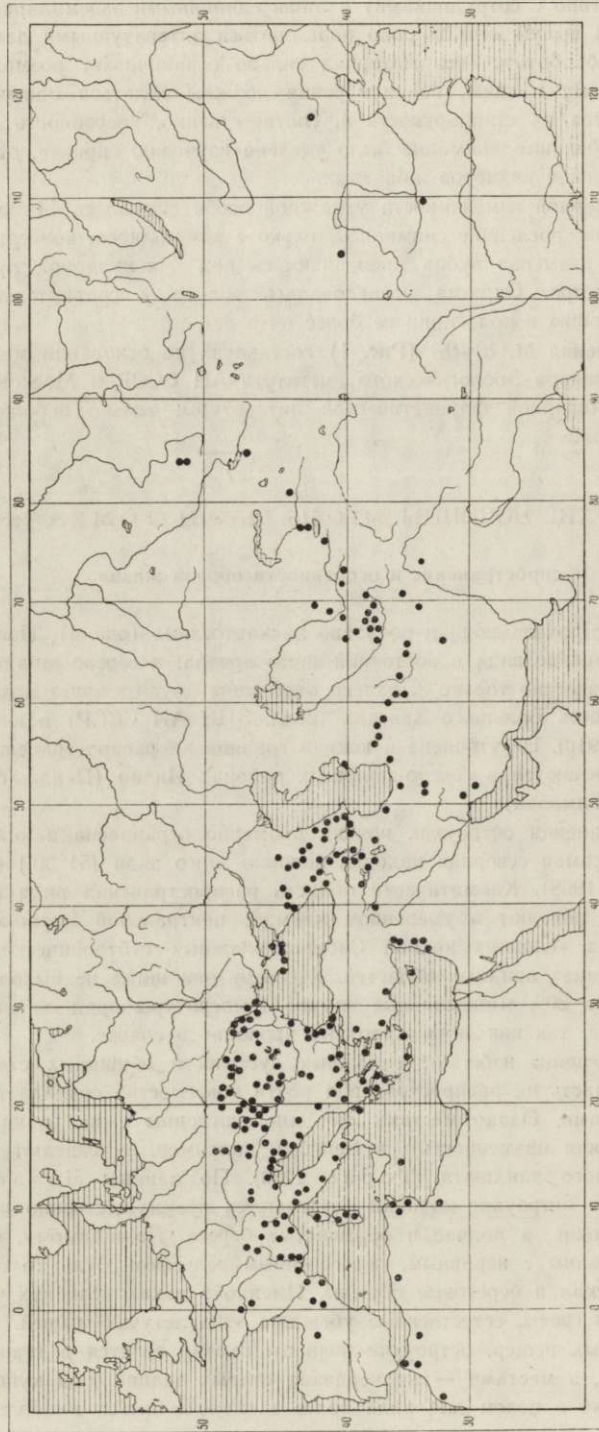


Рис. 1. Картограмма остроухих ночниц (*Myotis blythi*). Оригинал.

жищах, зимняя же спячка протекает исключительно в пещерах и глубоких штольнях. По-видимому, эти животные нуждаются в регулярном водоёме: все известные нам колонии расположены вблизи водоёмов.

В летне-весеннее время самки остроухих ночниц собираются большими колониями численностью до нескольких тысяч особей для вывода молодняка. В колониях всегда присутствует некоторое количество неполовозрелых и холостных самок, а нередко и взрослых самцов, однако последние чаще держатся отдельно, собираясь в небольшие группы. Время массовых родов по наблюдениям в Закарпатской Украине, в Крыму и Средней Азии обычно приходится на последние дни мая — начало июня. По наблюдениям Дмитриевой (Сосновцевой), (1961) в Крыму, самостоятельные летать детеныши начинают в возрасте 30—35 дней, в 45 дней у них заканчивается смена молочных зубов, а в возрасте 50 дней молодые перестают кормиться молоком и полностью переходят к самостоятельной жизни.

Зимуют обычно большими скоплениями из особей обоего пола при температуре от 3° до 12—15°С. Сезонные миграции остроухих ночниц серьезно исследовались лишь в Венгрии (Торал, 1956, 1962), где средняя протяженность перемещений окольцованных особей составляет 60—70 км, а максимальная — 160 км.

## 2. Географическая изменчивость

### 2.1. Окраска

Географическая изменчивость окраски выражена незначительно. На свежем материале у животных из южной Европы, Закарпатской Украины и Молдавии спина, перепонки и ушные раковины окрашены несколько темнее, чем у животных более восточных популяций, у которых в окраске преобладают блекло-рыжеватые тона. У остроухих ночниц из Крыма, Кавказа, Алтая и даже Средней Азии четких различий в окраске нет: градиент их настолько мал, что улавливается лишь на сериях шкурки. Интересно, что у большинства других видов рукокрылых посветление окраски наблюдается лишь в пределах Средней Азии, Центральной Азии и Казахстана и обычно объясняется совместным действием низкой влажности и высокой температуры, свойственных аридным зонам. Остроухие ночницы ведут себя подобно, кожановидным нетопырям, *Pipistrellus savii* (Bonaparte, 1897), виду со сходным ареалом распространения, у которых темноокрашенная западная форма замещается светлоокрашенной восточной уже начиная с Крыма и Кавказа.

### 2.2. Пропорции черепа и относительные размеры зубов

Заметных различий по этим признакам у разных популяций остроухих ночниц обнаружено не было. Отметим только, что черепа животных из восточной части Средней Азии (Гиссаро-Алай, Тянь-Шань) и Алтая отличаются от западных популяций несколько более укороченной и широкой лицевой частью. В среднем индексе длины лицевой части ( $I^2-M^1$ ) к ее ширине ( $C^1-C^1$ ) у алтайских и гиссаро-алайских ночниц 0.76—0.77 соответственно, у ирано-кавказских и европейских форм — 0.72 и 0.73. Строение зубов исследованных животных очень сходно, незначительные различия найдены лишь в относительных размерах малых переднекоренных зубов ( $P^1$  и  $P^2$ ). По высоте коронки  $P^2$  имеет наименьшие относительно  $P^1$  размеры на Алтае и Гиссаро-Алае (индекс 0.54 и 0.62 соответственно), в то время как у ирано-кавказских и европейских популяций относительные размеры  $P^2$  больше (средний индекс от 0.68 до 0.77).

Число особей, у которых P<sup>2</sup> располагается на средней линии зубного ряда оказалось наибольшим (75%) на Балканском полуострове и в Закарпатской Украине, у всех более восточных популяций этот показатель мало меняется (40–50%); соответственно число особей с P<sup>2</sup>, сильно вытесненными внутрь от средней линии зубного ряда, наименьшее у западных популяций, в то время как в восточных они составляют 40–60%.

### 2.3. Размеры тела и черепа

Измерения показали, что размеры черепов самцов и самок различаются мало: они или равны или у самцов длина черепа на 0.1–0.3 мм больше. Величина тела, в особенности предплечья, заметно больше у самок. Явление это известно и у других видов летучих мышей и связано, вероятно, с тем, что беременные самки испытывают в полете большую нагрузку на крыло.

Таблица 1

Размеры черепа (*Myotis blythi*) из Крыма, хранившихся в спирту и в сухом виде а также субфоссильных черепов из Крымских пещер.

Промеры	Спиртовая коллекция		Сухая коллекция		Субфоссильные черепа из пещер Карабни-Яны	
	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$
Общая длина	19	21.7 ± 0.094	21	21.4 ± 0.118	17	21.2 ± 0.104
Кондилобазальная длина	20	20.7 ± 0.072	21	20.4 ± 0.094	18	20.1 ± 0.060
Высота	20	9.2 ± 0.041	18	9.1 ± 0.683	—	—
Скуловая ширина	19	14.0 ± 0.082	20	13.7 ± 0.071	15	13.8 ± 0.062
Межглазничный промежуток	18	5.2 ± 0.031	21	5.1 ± 0.024	22	5.1 ± 0.029
Ширина мозговой капсулы	20	9.7 ± 0.056	21	9.6 ± 0.046	16	9.6 ± 0.032
Длина верхнего зубного ряда	21	9.0 ± 0.038	21	8.8 ± 0.039	24	8.7 ± 0.037
Длина нижнего зубного ряда	21	9.6 ± 0.047	21	9.4 ± 0.043	5	9.5 —
Длина нижней челюсти	21	16.4 ± 0.061	21	16.5 ± 0.072	4	16.2 —
Ширина лицевой части (C—C)	20	5.7 ± 0.051	20	5.6 ± 0.037	22	5.6 ± 0.034
Длина лицевой части (I <sup>2</sup> —M <sup>1</sup> )	20	7.8 ± 0.045	19	7.7 ± 0.040	22	7.6 ± 0.051

В ходе работы выяснилось, что имеются небольшие но достоверные различия в размерах черепа у коллекционных материалов, сохранявшихся долгое время в спирту и в сухом виде (Табл. 1). Хотя эти различия невелики, порядка 2–3%, их приходится учитывать при сравнении наших данных, полученных в основном при работе со спиртовыми коллекциями. Так как размеры хранившихся в сухом виде черепов лучше совпадают с таковыми у субфоссильных материалов, их целесообразнее рассматривать как стандартные.

Все основные оригинальные материалы представлены в Табл. 2. Из них следует, что размеры остроухих ночниц не остаются постоянными, хотя общая амплитуда средних величин не превышает 5%. Наиболее четко географическая изменчивость в размерах заметна на цифрах, характеризующих длину черепа. Так как размеры черепа меняются более или менее пропорционально, Рис. 2 дает хорошее представление об общем характере размерной изменчивости остроухих ночниц почти на всем протяжении их ареала.

Направление изменчивости выражено не четко: в Европе идет увеличение размеров животных с запада на восток и юго-восток, в западной Азии величина зверьков достигает максимума, в восточной половине Средней Азии размеры их уменьшаются, а далее к востоку опять возрастают. В юго-восточной Европе наблюдается очень постепенное возрастание величины животных, характерное для клинального типа изменчивости. Напротив, граница распространения крупных и мелких форм в Средней Азии прослеживается четко и переходной зоны (по крайней мере на территории СССР) между ними нет. Непосредственно связать изменение размеров животных с факторами среды (сухость и влажность климата, интенсивность солнечной радиации, температура, высота над уровнем моря и т.д.) не удастся.

### 3. Обсуждение

Представленные выше материалы показывают, что географическая изменчивость у остроухих ночниц выражена незначительно, несмотря на обширную и разнообразную по природным условиям область распространения вида, а также тесную связь его с пещерами. Последнее обстоятельство заслуживает особого внимания. Сравнительная редкость подходящих пещер и неравномерность их размещения, привязанность к ним животных, имеющих тенденцию из года в год занимать свои традиционные убежища, а также выраженный колониальный образ жизни остроухих ночниц казалось бы создают условия, которые должны способствовать пространственной изоляции отдельных колоний и популяций и создавать предпосылки для морфологической неоднородности вида.

С другой стороны, жизнь в пещерах сама по себе существенно нивелирует климатические различия в среде обитания, обеспечивает животным возможность достаточно однообразного образа жизни в разных природных условиях и не требует поэтому заметных адаптивных перестроек. Так, слабую изменчивость окраски остроухих ночниц можно объяснить тем, что большую часть суток они проводят во влажных и прохладных пещерах. Как правило, колонии остроухих ночниц держатся в пещерах компактной массой, иногда в несколько слоёв. Внутри такого скопления всегда влажно и жарко, мех животных сырой и слипшийся. Своеобразный, насыщенный влагой и аммиаком микроклимат колонии мало меняется в зависимости от места нахождения пещеры.

По-видимому, некоторые особенности биологии пещерных видов летучих мышей также препятствуют возникновению изоляции между отдельными колониями и популяциями. Это широкая возможность миграций, регулярная сезонная смена убежищ, несовпадение состава летних и зимних колоний, растянутость сезона спаривания с осени до весны и преимущественно раздельная жизнь зверьков разного пола, которые объединяются друг с другом в то время, когда нарушается четко выраженная локальность в размещении летних колоний.

В рассматриваемом случае стенобионтность вида в выборе убежищ не приводит к четкой дифференциации географических форм. Сходный пример слабо выраженной географической изменчивости дают, по-видимому, длиннокрылые, *Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1819), хотя область распространения этого пещерного вида захватывает большую часть субтропической, тропической и, отчасти, умеренной зоны Восточного полушария.

Оценивая таксономический статус описанных ранее подвидов остроухих ночниц Кузьякин (1950) указывает, что «морфологически перечисленные формы так близки, что вероятно не могут быть выделены даже в качестве географических форм». Действительно, о морфологической разнокачественности вида свидетельствуют лишь незначи-

Таблица 2  
Размеры черепа и тела остроухих ночниц (*Myotis blythii*)

Промеры	Болгария Югославия			Закарпатская Украина			Молдавия			Крым			Северный Кавказ		
	сухая колл. ♂♀			спиртовая и сухая колл. ♂♂			сухая колл. ♀♀			спиртовая колл. ♀♀			сухая колл. ♂♀		
	n	$\bar{X}$	$\pm S$	n	$\bar{X}$	$\pm S$	n	$\bar{X}$	$\pm S$	n	$\bar{X}$	$\pm S$	n	$\bar{X}$	$\pm S$
Общая длина	15	21.3	$\pm 0.130$	23	21.9	$\pm 0.044$	26	21.6	$\pm 0.076$	19	21.7	$\pm 0.094$	15	22.1	$\pm 0.126$
Кондилобазальная длина	15	20.3	$\pm 0.123$	23	20.9	$\pm 0.083$	26	20.5	$\pm 0.081$	20	20.7	$\pm 0.072$	15	21.1	$\pm 0.120$
Высота	14	8.9	$\pm 0.082$	23	9.3	$\pm 0.050$	15	9.2	$\pm 0.039$	20	9.2	$\pm 0.041$	10	9.1	$\pm 0.326$
Скуловая ширина	12	13.5	$\pm 0.087$	22	14.2	$\pm 0.057$	14	14.0	$\pm 0.049$	10	14.0	$\pm 0.082$	12	14.0	$\pm 0.096$
Межглазничный промежуток	15	5.2	$\pm 0.046$	23	5.3	$\pm 0.039$	27	5.3	$\pm 0.020$	18	5.2	$\pm 0.031$	16	5.3	$\pm 0.033$
Ширина мозговой капсулы	15	9.7	$\pm 0.069$	23	9.9	$\pm 0.039$	26	9.8	$\pm 0.035$	20	9.7	$\pm 0.056$	16	9.7	$\pm 0.060$
Длина верхнего зубного ряда	15	8.7	$\pm 0.052$	23	9.1	$\pm 0.033$	29	8.9	$\pm 0.028$	21	9.0	$\pm 0.038$	15	9.2	$\pm 0.049$
Длина нижнего зубного ряда	15	9.4	$\pm 0.052$	23	9.7	$\pm 0.033$	29	9.5	$\pm 0.042$	21	9.6	$\pm 0.047$	15	9.8	$\pm 0.059$
Длина нижней челюсти	15	16.2	$\pm 0.077$	23	16.7	$\pm 0.050$	28	16.4	$\pm 0.071$	21	16.4	$\pm 0.061$	15	16.8	$\pm 0.080$
Ширина лицевой части (С-С)	13	5.5	$\pm 0.052$	23	5.7	$\pm 0.055$	26	5.6	$\pm 0.036$	20	5.7	$\pm 0.051$	16	5.6	$\pm 0.047$
Длина лицевой части (I <sup>2</sup> -M <sup>1</sup> )	13	7.5	$\pm 0.087$	22	7.8	$\pm 0.034$	17	7.8	$\pm 0.042$	20	7.8	$\pm 0.046$	15	8.1	$\pm 0.066$
Длина тела	—	—	—	—	—	—	10	67.7	—	21	65.0	$\pm 0.496$	—	—	—
Длина хвоста	—	—	—	—	—	—	10	57.7	—	21	57.0	$\pm 0.854$	—	—	—
Длина уха	—	—	—	—	—	—	10	23.0	—	21	23.8	$\pm 0.195$	—	—	—
Длина преддверья	—	—	—	—	—	—	17	58.6	$\pm 0.348$	21	58.2	$\pm 0.330$	12	61.1	$\pm 0.563$



	Закавказье		Северный Иран (окр. Горгана)		Копет — Даг		Гиссаро Алай, западный Тяньшань		Северо-западный Алтай	
	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$
Общая длина	21	22.3 ± 0.105	20	22.2 ± 0.074	21	22.2 ± 0.080	21	21.3 ± 0.079	22	21.7 ± 0.062
Кондилобазальная длина	21	21.3 ± 0.106	20	21.2 ± 0.071	22	21.2 ± 0.058	22	20.3 ± 0.072	19	20.8 ± 0.071
Высота	10	9.4 ± 0.072	18	9.3 ± 0.042	21	9.3 ± 0.035	20	9.0 ± 0.052	21	9.1 ± 0.046
Скуловая ширина	18	14.2 ± 0.075	19	14.3 ± 0.075	19	14.1 ± 0.064	20	13.8 ± 0.077	18	14.2 ± 0.061
Межглазничный промежуток	22	5.4 ± 0.036	21	5.3 ± 0.024	20	5.2 ± 0.030	23	5.1 ± 0.024	21	5.2 ± 0.018
Ширина мозговой капсулы	22	10.0 ± 0.048	20	9.8 ± 0.031	21	9.8 ± 0.043	23	9.6 ± 0.046	21	9.8 ± 0.029
Длина верхнего зубного ряда	22	9.3 ± 0.035	21	9.3 ± 0.029	20	9.2 ± 0.034	24	8.8 ± 0.076	21	9.0 ± 0.042
Длина нижнего зубного ряда	23	10.1 ± 0.034	21	10.1 ± 0.035	20	10.0 ± 0.038	24	9.5 ± 0.047	21	9.7 ± 0.042
Длина нижней челюсти	23	17.1 ± 0.085	21	17.1 ± 0.068	20	16.9 ± 0.060	24	16.2 ± 0.054	21	16.8 ± 0.055
Ширина лицевой части (С-С)	22	5.9 ± 0.050	21	6.0 ± 0.056	20	5.9 ± 0.036	24	5.8 ± 0.037	21	5.9 ± 0.043
Длина лицевой части (I <sup>2</sup> -M <sup>1</sup> )	20	8.1 ± 0.034	21	8.2 ± 0.041	20	8.2 ± 0.044	24	7.8 ± 0.037	21	7.8 ± 0.057
Длина тела	20	67.9 ± 0.642	10	71.2 ± 0.585	23	67.1 ± 0.063	24	65.5 ± 0.722	22	70.4 ± 0.979
Длина хвоста	20	59.5 ± 0.678	21	59.1 ± 0.544	24	59.4 ± 0.052	24	58.5 ± 0.542	22	59.1 ± 0.718
Длина уха	16	23.4 ± 0.208	14	23.5 ± 0.358	24	23.6 ± 0.200	24	22.7 ± 0.171	21	23.1 ± 0.240
Длина предплечья	21	61.4 ± 0.345	22	60.2 ± 0.276	24	59.7 ± 0.327	24	58.8 ± 0.025	22	59.2 ± 0.218

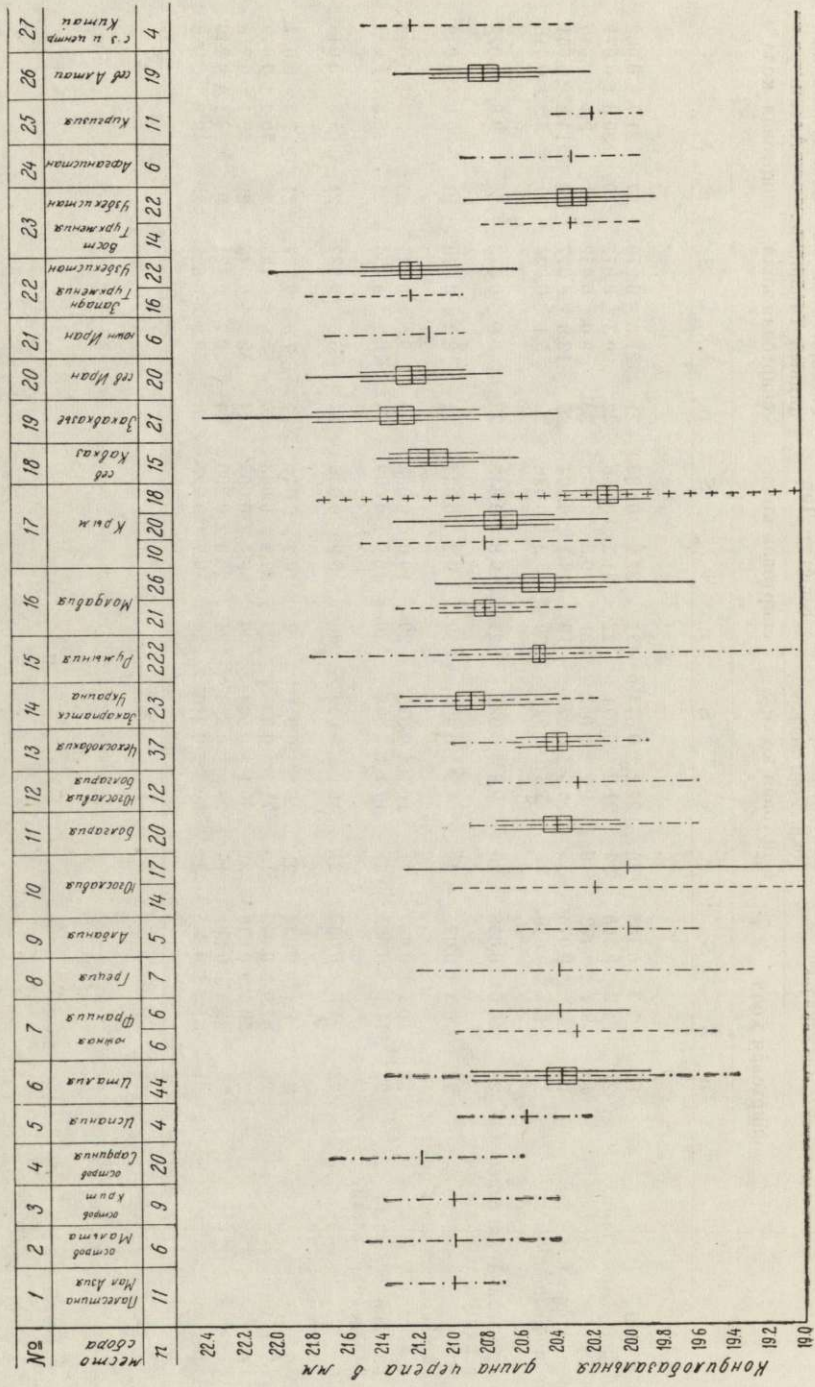


Рис. 2

тельные различия в абсолютных размерах и пропорциях черепа животных, которые носят статистический характер и выявляются только при сопоставлении достаточно больших совокупностей. Однако игнорировать их нет оснований. Являясь удобными индикаторами, эти различия могут быть скоррелированы с иными, более существенными физиологическими, морфологическими и экологическими особенностями, которые пока не выявлены. Кроме того, выделенные на основании их географические формы приурочены к определенным естественным регионам, что указывает на не случайный характер явления.

Мы считаем возможным выделить не менее четырех (возможно и пять) географических форм остроухих ночниц, которые описаны ниже и идентифицированы с выделенными ранее подвидами. Так как типичных *M. b. blythi* из северной Индии в наших материалах нет, а в литературе отсутствует их детальное описание, мы были вынуждены сравнивать выделенные ниже формы с хорошо изученной *M. b. oxygnathus*, а не номинальной формой.

### 3.1. Европейская остроухая ночница *M. b. oxygnathus* (Monticelli, 1885)

Окраска спины сравнительно темная, буровато-серая, у восточной границы распространения окраска светлеет. Размеры мелкие и средние (Табл. 2). Отношение длины лицевой части черепа к ее ширине в среднем равно 0.72—0.73; длина лицевой части равна или превышает расстояние между наружными гранями  $M^1$ ; ширина мозговой капсулы превышает длины верхнего зубного ряда в среднем на 0.8 мм. Среднее отношение высоты коронки  $P^2$  к  $P^1$  у разных популяций колеблется от 0.68 до 0.77. Область распространения: континентальная Европа от Испании до Крыма.

Наиболее мелкие размеры отличают остроухих ночниц западной и южной Европы, в юго-восточной Европе величина зверьков заметно возрастает (Рис. 2). Следует однако отметить, что увеличение размеров ночниц в восточной Европе географически совпадает с «местом стыковки» наших оригинальных материалов с почерпнутыми из литературы данными, поэтому нельзя полностью исключать возможность артефакта. Реальность указанной закономерности подтверждается тем, что размеры животных из Молдавии хорошо совпадают с таковыми, полученными на основании измерения большой серии животных из соседних районов Румынии (Valenciuc & Ion, 1967).

На востоке область распространения европейских остроухих ночниц отделена от ареала кавказско-иранских популяций широкой полосой степей, которая должна представлять для этих животных серьезную экологическую преграду. Южно-крымскую популяцию в известной мере можно рассматривать как островную, так как северная

Рис. 2. Географическая изменчивость кондиллобазальной длины черепа остроухих ночниц (*Myotis blythi*). Вертикальные линии показывают пределы изменчивости, поперечные штрихи — среднее арифметическое. Для больших серий вычислены ошибки средних (прямоугольники) и доверительные интервалы (двойные вертикальные линии) — — — ♀♀, — — — — — ♂♂, — · — · — · ♀♀ + ♂♂, ++++ субфосильные формы. График построен на основании следующих данных: 12, 14, 16—20, 22—23, 25—26 — ориг. 1 — Harrison (1964), ориг. 2—4 — см. табл. 4; 5 — Miller (1912), Bauer (1956), Harrison (1958); 6 — Miller (1912), Motta (1959); 7 — König & König (1961); 8 — Miller (1912), Lanca (1957); 9—11, 13 — Hanák (1964); 15 — Valenciuc & Ion (1967); 21 — Harrison & Lewis (1961); Harrison (1962); 24 — Zimmerman (1956), Aellen 1959); 27 — ориг., Thomas (1910).

часть полуострова и южноукраинские степи не заселены ими, а контакты с северо-кавказской популяцией возможны только через Керченский пролив.

Размеры черепов крымских остроухих ночниц из нашей спиртовой коллекции несомненно больше таковых, полученных при обработке сухой коллекции из Молдавии (Табл. 2). Однако черепа крымских животных из сухой коллекции и, особенно, субфоссильные материалы из крымских пещер (Табл. 1) оказались меньшей величины и примерно совпадают с размерами черепов мелких остроухих ночниц с Балканского полуострова. Ввиду хорошо известной общности фауны горного Крыма и Балкан этот факт может свидетельствовать о близком родстве этих популяций. Хотя крымские *M. blythi* окрашены светлее, чем зверьки из более западных частей ареала, отнести их к ирано-кавказской форме (Абеленцев и др., 1956) нет оснований. Постепенное возрастание размеров животных на востоке ареала позволяет считать популяции юго-восточной Европы переходными между европейской и переднеазиатской формами остроухих ночниц.

Следует отметить, что среди *M. b. oxygnathus* половой диморфизм в размерах черепа выражен, по-видимому, более четко, чем у восточных форм. Из разных частей Европы имеются сведения об отдельных крупных самцах, значительно превышающих среднюю величину, характерную для европейской формы и практически трудноотличимых от крупных переднеазиатских остроухих ночниц.

### 3.2. Переднеазиатская остроухая ночница, *M. b. omari* (Thomas, 1906)

Окраска спины светлее, чем у предыдущей формы, благодаря преобладанию рыжевато-палевых тонов. Размеры крупные (Табл. 2). Отношение длины лицевой части черепа к ее ширине в среднем равно 0.72—0.73; длина лицевой части в среднем превышает расстояние между наружными гранями  $M^1$ ; ширина мозговой капсулы превышает длину верхнего зубного ряда в среднем на 0.5 мм. Отношение высоты коронки  $P^2$  к  $P^1$  в среднем 0.66. От *M. b. oxygnathus* отличается крупными размерами, более светлой окраской и относительно меньшей шириной мозговой капсулы. Область распространения: Кавказ и Закавказье, западная Туркмения, Иран, Малая Азия, Сирия, Либан, Израиль, острова Крит, Мальта, Сардиния, Корсика, вероятно Кипр и прилегающие к побережью Турции греческие острова. Судя по измерениям отдельных особей (Miller, 1912; Strinati, 1953; Aellen & Strinati, 1970) эта же форма заселяет средиземноморское побережье северной Африки.

Сравнительно небольшими размерами отличаются переднеазиатские остроухие ночницы с северного Кавказа, лишь незначительно превышающие в размерах соседние восточно-европейские популяции, а также животные из южного Ирана и юго-восточного побережья Средиземного моря (Harrison & Lewis, 1961; Harrison, 1965). Наибольшей величины они достигают в Закавказье, северном Иране, а также на острове Сардиния (Рис. 2). Было бы чрезвычайно интересно детально проанализировать популяции остроухих ночниц из Малой Азии и северной Африки, однако соответствующих данных мы не нашли.

### 3.3. Гималайская остроухая ночница *M. b. blythi* (Tomes, 1857).

Окраска как у предыдущей формы, размеры мелкие (Табл. 2). Отношение длины лицевой части черепа к ее ширине в среднем равно 0.76; длина лицевой части в среднем меньше расстояния между наружными гранями  $M^1$ ; ширина мозговой капсулы превышает длину верхнего зубного ряда в среднем на 0.8 мм. Отношение высоты коронки  $P^2$  к  $P^1$  в среднем 0.62. От *M. b. oxygnathus* отличается более светлой окраской, укороченной лицевой частью черепа и относительно большей редукцией  $P^2$ . От предыдущей формы четко отличается меньшими размерами.

Соответствующие этому описанию остроухие ночницы на территории СССР распространены в юго-восточной Туркмении, Узбекистане, Таджикистане, Киргизии и, вероятно, южном Казахстане. Совершенно идентичные по размеру животные обитают в Афганистане (Allen, 1959; Zimmermann, 1956).

Область распространения этой формы связана с горными системами Памиро-Алая, Тянь-Шаня и Гиндукуша. Естественно предполагать, что она должна встречаться также и в северо-западных Гималаях, откуда описана номинальная форма *M. b. blythi*. Окончательно вопрос об идентичности среднеазиатских и северо-индийских остроухих ночниц может быть решен лишь при непосредственном сличении нашего материала с типом<sup>1)</sup>.

#### 3.4. Алтайская остроухая ночница

Окраска светлая, размеры средние (Табл. 2). Отношение длины лицевой части черепа к ее ширине в среднем равно 0.77; длина лицевой части в среднем меньше расстояния между наружными гранями  $M^1$ ; ширина мозговой капсулы превышает длину верхнего зубного ряда в среднем на 0.8 мм. Отношение высоты коронки  $P^2$  к  $P^1$  в среднем равно 0.54. По сравнению с *M. b. oxygnathus* имеют более светлую окраску, укороченную лицевую часть черепа и относительно более редуцированные  $P^2$ . От предыдущей формы хорошо отличаются большой величиной а также большей в среднем редукцией  $P^2$ , степень отличия от восточной остроухой ночницы невыяснена. Распространение неясно: к востоку от Тянь-Шаня на территории СССР и вблизи его границ остроухие ночницы найдены лишь в Зайсанской котловине (Тигильцев, 1966), Кульдже и северо-западных предгорьях Алтая. Материалом для описания послужила серия взрослых самок, собранная нами в Чарышском районе Алтайского края (Стрелков, 1968). Окончательно вопрос о самостоятельности этой формы может быть решен лишь при получении дополнительного материала из Центральной Азии.

#### 3.5. Восточная остроухая ночница *M. b. ancilla* (Thomas, 1910)

Описание, основанное на статистической обработке серийного материала (как у предыдущих форм) представлено быть не может. Распространение неясно. Два самца, добытые близ южной оконечности Большого Хингана (коллекция ЗИН АН СССР, сборы Путята) по размерам черепа не отличаются от типового экземпляра из Шень-си (Thomas, 1910). Размеры их несколько крупнее, чем у алтайских остроухих ночниц и «зрительно» они отличаются от последних. Окончательно вопрос о самостоятельности этих двух форм может быть решен лишь при получении дополнительного материала.

Ввиду незначительности различий между пятью выделенными выше формами остроухих ночниц, их таксономический ранг можно трактовать различно. Мы полагаем, что на фоне малой склонности к географической изменчивости, свойственной рассматриваемому виду, эти формы можно считать подвидами, хотя степень их дифференцировки различна.

Наиболее четко отграничены от соседних популяций гималайские остроухие ночницы из Гиссаро-Алая и Тянь-Шаня. Европейская и передне-азиатская формы дифференцированы слабо и постепенно переходят друг в друга, будучи связаны в юго-

<sup>1)</sup> К выводу о тождественности и североиндийских остроухих ночниц независимо пришел Топал (Топал, личное сообщение), имевший возможность ознакомиться в музее Калькутты со сборами Добсона.

восточной Европе переходной зоной. По формальным правилам (правило 75%) и в практической работе их удается без труда отличать лишь при сравнении географически удаленных популяций с наиболее выраженными признаками каждой формы. Исключение составляют средиземноморские островные популяции, которые четко отличаются от европейской материковой формы с близкорасположенных Балканского и Аппенинского полуостровов.

Перечисленные выше формы *M. blythi* можно разделить на две большие группы. Остроухих ночниц из восточной половины ареала (Гиссаро-алай, Тянь-Шань и Алтай) объединяет относительно более широкая лицевая часть черепа и несколько большая

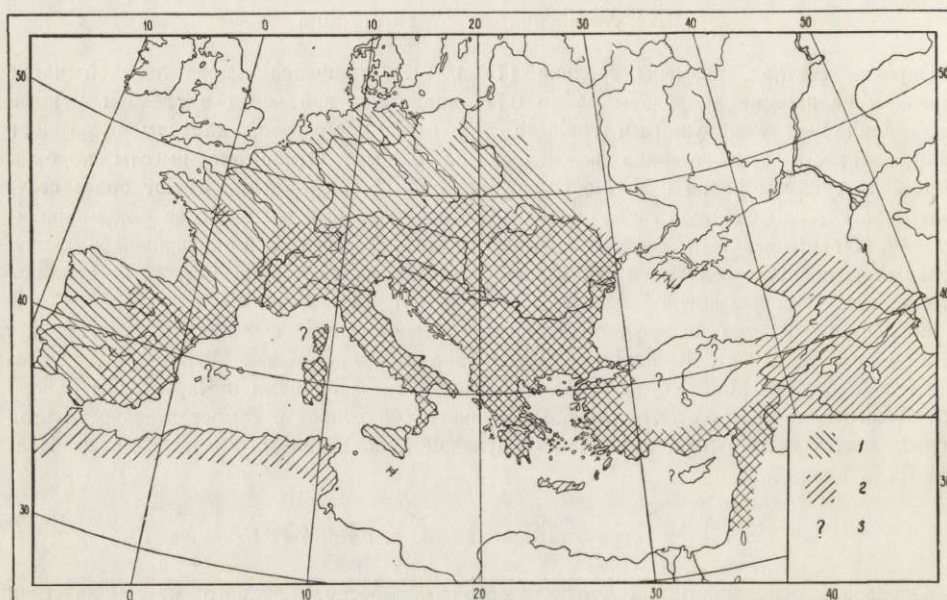


Рис. 3. Картограмма распространения остроухих ночниц (*Myotis blythi*) — 2 и больших ночниц (*Myotis myotis*) — 1 в области их совместного обитания. Запятаи обозначают что видовая принадлежность не ясна. По Brink (1957), дополнено и исправлено.

редукция  $P^2$ . По этим признакам они стоят ближе друг к другу, чем к двум западным формам, населяющим Европу и Переднюю Азию. На тесную связь последних мы указывали выше.

#### IV. РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ОСТРОУХИМИ И БОЛЬШИМИ НОЧНИЦАМИ

Остроухие и большие ночницы — два очень близких вида, биологические различия и родственные взаимоотношения между которыми пока не ясны. Область распространения остроухих ночниц в значительной степени перекрывает небольшой ареал больших ночниц. Будучи эндемиками Европы, последние проникают в Азию лишь по юго-восточному побережью Средиземного моря, однако на север продвигаются значительно дальше остроухих ночниц, достигая побережий Северного и Балтийского морей (Рис 3). Соотношение ареалов остроухих и больших ночниц напоминает та-

ковое у двух близких видов ушанов — *P. austriacus* (Linnaeus, 1798), *P. auritus* (Fischer, 1829) на территории Европы, но перекрывание ареалов у последних выражено в еще большей степени.

Различия в стациональном размещении остроухих и больших ночниц не ясны; нередко оба вида находят в одном убежище. Создается впечатление, что в юго-восточной Европе, где встречаются оба вида, большие ночницы тяготеют к горным районам (юго-восточная граница их распространения совпадает с переходом от горных областей к равнинам), в то время как остроухие ночницы многочисленнее больших на равнинах (Среднедунайская низменность, Молдавия). К северу же от области совместного обитания большие ночницы явно не показывают тесной связи с горным ландшафтом, заселяя низменное северное побережье Европы.

Остроухие и большие ночницы морфологически настолько сходны, что их разграничение до настоящего времени представляет известные трудности. Долгое время считалось, что остроухие ночницы отличаются от больших лишь меньшими размерами. Топал (Topal, 1956) установил, что эти виды имеют также незначительные

Таблица 3  
Размеры черепа и предплечья восточных остроухих ночниц  
(*M. b. ancilla*) (3 ♂♂)

Признаки	Южная оконечность Большого Хингана		Шэньси Thomas 1970
Общая длина черепа	22.3	22.4	22.2
Кондилобазальная длина	21.5	21.5	—
Высота	9.4	9.3	—
Скуловая ширина	—	14.5	—
Межглазничный промежуток	5.2	5.2	—
Ширина мозговой капсулы	10.1	10.3	—
Верхний зубной ряд	9.3	9.2	9.2
Нижний зубной ряд	10.0	10.0	—
Длина нижней челюсти	17.0	17.1	—
Ширина лицевой части	6.0	5.8	—
Длина лицевой части	8.2	8.0	—
Предплечье	58.0	59.0	—

различия в форме *os penis*. Детальное биометрическое исследование (Topal & Tuskađi, 1963) показало, что черепа больших ночниц и европейских остроухих ночниц отличаются не только линейными размерами, но также пропорциями, а по строению зубной системы остроухие ночницы более примитивны. Относительно последнего вывода отметим, что наши материалы из других частей ареала остроухих ночниц в ряде случаев не согласуются с выводами венгерских исследователей, работавших только с европейской формой.

Различия в пропорциях черепа остроухих и больших ночниц хорошо выявляются на массовом материале и без сложного математического аппарата, путем вычисления индексов. В среднем черепа остроухих ночниц отличаются от черепов больших ночниц относительно большей шириной мозговой капсулы и межглазничного промежутка, укороченной лицевой частью, уже расставленными скуловыми дугами и, благодаря слабо развитому сагиттальному гребню, относительно меньшей высотой черепа. Ввиду большой индивидуальной изменчивости только немногие из этих показателей могут быть использованы в целях диагностики.

Практическое определение остроухих и больших ночниц основано на небольших различиях в абсолютной величине черепа (кондилобазальная длина, верхний зубной ряд), выявленных еще Миллером (Miller, 1912) на материале из западной Европы. Сопоставление размеров черепа крупных переднеазиатских *M. b. omari* с размерами черепа больших ночниц показало, что по большинству принятых в диагностике признаков четкого «разрыва» в величине между ними нет (табл. 3). Из ста экземпляров исследованных нами остроухих ночниц из Закавказья, Копет-Дага и северного Ирана особо крупные особи (преимущественно самцы), близкие по размерам большим ночницам, встречались в следующем количестве:

Кондилобазальная длина	21.8 мм — 8%
Скуловая ширина	14.6 мм — 7%
Верхний зубной ряд	9.6 мм — 7%
Нижний зубной ряд	10.3 мм — 7%
Длина нижней челюсти	17.5 мм — 8%

Во избежании ошибок при определении рассматриваемых видов, следует использовать несколько признаков и оценивать материал по их совокупности, учитывая

Таблица 4

Пределы изменчивости используемых в диагностике размеров черепа и тела остроухих и больших ночниц

Признаки	<i>Myotis blythi</i>		<i>Myotis myotis</i>
	Закарпатская Украина, Молдавия, Крым, Болгария, Югославия	Кавказ, Закавказье, Копет-Даг, Северный Иран	Западная Украина, Болгария, Югославия
Общая длина черепа	20.5—22.5	21.5—23.6	23.5—25.0
Кондилобазальная длина черепа	19.6—21.7	20.4—22.4	22.2—23.6
Ширина мозговой капсулы	9.2—10.2	9.4—10.6	9.6—10.5
Скуловая ширина	13.0—14.8	13.4—14.9	14.5—15.5
Длина верхнего зубного ряда (С-М <sup>3</sup> )	8.4— 9.5	8.9— 9.9	9.7—10.7
Длина нижнего зубного ряда (С-М <sub>2</sub> )	9.0—10.1	9.6—10.7	10.3—11.5
Длина нижней челюсти	15.5—17.2	16.2—17.8	17.9—18.7
Длина уха	21.0—25.0	20.3—26.0	24.0—31.5
Длина предплечья	52.2—61.5	55.1—64.5	57.5—65.5
Число исследованных особей	180	100	50

также место добычи животного. Выше предлагается таблица для определения взрослых особей остроухих и больших ночниц для всей территории СССР и, вероятно, сопредельных районов.

I (2). К западу от Кавказа и к востоку от реки Аму-Дарья кондилобазальная длина черепа не более 21.7 мм, длина верхнего зубного ряда не более 9.5 мм, длина нижней челюсти не более 17.3 мм; в центральной части ареала (Кавказ-Копет-



-Дар) кондилобазальная длина черепа до 22.4 мм, длина верхнего зубного ряда до 9.9 мм, длина нижней челюсти до 17.9 мм. Ширина мозговой капсулы обычно превышает длину верхнего зубного ряда на 0.3—1.2 мм и уступает длине нижней челюсти не более, чем на 7.7 мм . . . . . *M. blythi*

2 (I). Кондилобазальная длина черепа не менее 22.2 мм, длина верхнего зубного ряда не менее 9.7 мм, длина нижней челюсти не менее 17.9 мм. Ширина мозговой капсулы примерно равна ( $\mp 0.4$  мм) длине верхнего зубного ряда и уступает длине нижней челюсти не менее, чем на 7.7 мм . . . . . *M. myotis*.

Таблица 5  
Размеры черепа и тела больших ночниц (*Myotis myotis*)

Признаки	Закарпатская Украина				Югославия Болгария,	
	♀ ♀		♂ ♂		♀ ♂	
	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$	n	$\bar{X} \pm S$
Общая длина черепа	19	23.9 ± 0.016	16	24.1 ± 0.114	14	23.9 ± 0.073
Кондилобазальная длина	16	22.9 ± 0.174	16	23.0 ± 0.096	14	22.6 ± 0.073
Высота	16	10.7 ± 0.063	13	10.2 ± 0.111	14	10.0 ± 0.057
Скуловая ширина	17	15.4 ± 0.061	14	15.3 ± 0.066	11	15.1 ± 0.120
Межглазничный промежуток	19	5.3 ± 0.045	16	5.3 ± 0.043	14	5.2 ± 0.049
Ширина мозговой капсулы	19	10.2 ± 0.045	16	10.2 ± 0.042	14	10.0 ± 0.057
Верхний зубной ряд	21	10.1 ± 0.040	17	10.2 ± 0.060	14	10.0 ± 0.049
Нижний зубной ряд	19	10.8 ± 0.050	17	11.0 ± 0.062	14	10.8 ± 0.073
Длина нижней челюсти	18	18.3 ± 0.069	17	18.3 ± 0.069	14	18.2 ± 0.073
Ширина лицевой части (С—С)	22	6.2 ± 0.047	17	6.2 ± 0.030	14	6.0 ± 0.024
Длина лицевой части (I—M <sup>1</sup> )	18	8.7 ± 0.073	16	8.8 ± 0.044	14	8.5 ± 0.049
Длина тела	18	72.2 ± 0.867	14	70.3 ± 1.304	—	—
Длина хвоста	15	54.5 ± 0.809	14	54.8 ± 0.897	—	—
Длина уха	24	26.7 ± 0.351	20	26.2 ± 0.250	—	—
Длина предплечья	24	63.2 ± 0.260	20	61.0 ± 0.427	—	—

Важно отметить, что у остроухих и больших ночниц направление размерной изменчивости по-видимому совпадает, что может свидетельствовать либо о равном воздействии на оба вида тех же факторов среды, либо о взаимовлиянии этих видов друг на друга. В основной области перекрытия ареалов (южная Европа) обитает сравнительно мелкая европейская форма *M. b. oxygnathus*; увеличение размеров остроухих ночниц в юго-восточной Европе приурочено к восточной границе ареала больших ночниц, да и размеры последних из Закарпатской Украины (табл. 5) значительно больше таковых с Балканского полуострова и из западной Европы. Там, где большие ночницы проникают в область распространения крупной переднеазиатской формы *M. b. otari* (Средиземноморское побережье Арабии, Малая Азия) они также представлены крупным подвидом *M. m. macrocephalicus* (Kahmann & Caglari, 1960; Harrison & Lewis, 1961; Corbet & Morris, 1967). Таким образом, имеется как бы тенденция к сохранению определенных различий в размерах между животными этих видов в области их совместного обитания.

Судя по литературным данным (Kahmann & Goerner, 1956; Brink, 1957) исключение составляют острова Средиземного моря (Крит, Мальта, Сардиния, Корсика), где встречаются оба вида, причем остроухие ночницы достигают столь большой величины, что Мотта (Motta, 1959) большинство добытых здесь животных относит к группе «*intermedia*», занимающей по размерам промежуточное положение между большими и остроухими ночницами. Явление это столь интересно, что все доступные нам данные с указанных островов вынесены в Табл. 6 и на Рис. 4.

Имеющиеся материалы убеждают нас в том, что на Крите и Мальте обитают только остроухие ночницы, представленные здесь не мелкой европейской, а крупной переднеазиатской формой *M. b. omari*. Размеры и общие пропорции черепа мальтийских и критских животных близки к таковым у кавказско-иранских популяций; у последних лишь несколько уже расставлены скуловые дуги. Достоверных сведений о находках на этих островах больших ночниц нет.

В Сардинии и на Корсике дело обстоит сложнее. Все 7 черепов животных в Сардинии, которые нам лично удалось исследовать, несомненно принадлежат остроухим ночницам типа *M. b. omari*. Они очень сходны с черепами мальтийских и критских остроухих ночниц относительно широко расставленными скуловыми дугами, но незначительно крупнее последних (Табл. 4). В пределы изменчивости этой формы укладываются и все те экземпляры ночниц, которые Мотта (Motta, 1959) включил в группу «*intermedia*», а также все сардинские экземпляры остроухих ночниц, измеренные Миллером (Miller, 1912). Четыре добытых в Сардинии особи Миллер и Мотта отнесли к большим ночницам; судя по приведенным размерам сомневаться в их определении нет оснований. Видовую принадлежность сборов Каамана и Герне (Kahmann & Goerner, 1956) на основании приведенных ими данных установить трудно. Таким образом, в Сардинии обитают оба вида крупных ночниц, причем в сборах численно преобладает остроухая ночница. С таким заключением не увязываются утверждения некоторых авторов (Frick & Felten, 1952; Kahmann & Goerner, 1956) о массовом распространении на острове именно больших ночниц, однако мы не исключаем возможности ошибок определения ввиду крупных размеров обитающих здесь *M. b. omari*.

На Корсике сведений об остроухих ночницах почти нет. Имеются сведения, что черепа их один раз находили в погадках сов (Raynaud & Heim de Balsac, 1940), одна особь обнаружена в колонии больших ночниц (Beaucornu, 1965). Больших ночниц здесь находил Стринати (Strinati, 1954, по Kahmann & Goerner, 1956), измерения трех особей имеются у Мотта (1959). Kahmann & Goerner (1956) добытых ими животных считают большими ночницами и указывают, что они многочисленны на острове, хотя встречаются тут реже, чем в Сардинии. Три исследованных нами черепа с Корсики из сборов последних авторов мы не можем с полной уверенностью отнести к тому или другому виду: размеры их лежат у нижней границы изменчивости европейских больших ночниц и верхней границы изменчивости переднеазиатских остроухих ночниц (Табл. 6). По положению соответствующих точек на скаттердиаграммах (Рис. 4) и общему зрительному впечатлению этих особей следует считать большими ночницами. Отметим, что размеры черепа (особенно кондилобазальной длины) этих и других известных коллекционных экземпляров больших ночниц с Корсики, уступают таковым с материка. Крупные, типичные для континентальной Европы большие ночницы встречаются из средиземноморских островов в Сицилии (Табл. 6).

Из-за отсутствия материала мы лишены возможности обсуждать интереснейший вопрос о статусе больших ночниц на Корсике и в Сардинии. Однако сам факт отличия островных форм крупных ночниц от популяций континентальной Европы

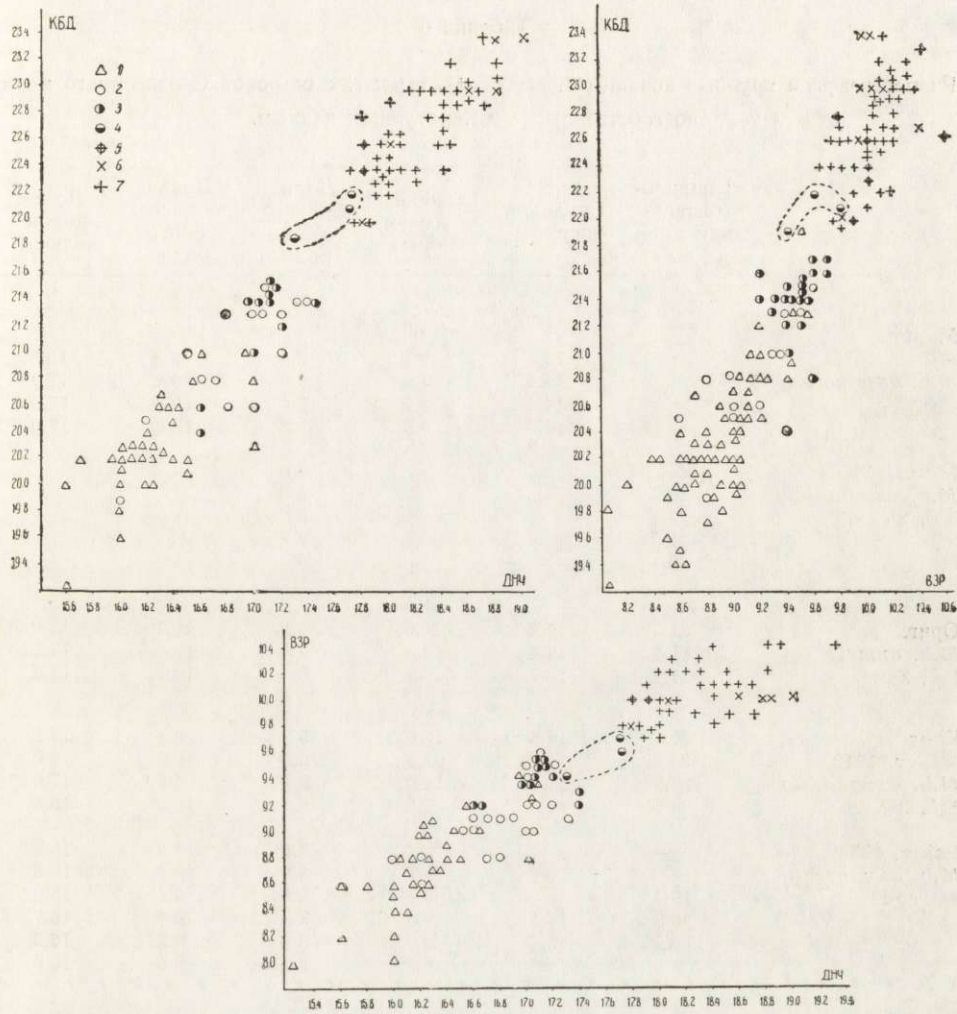


Рис. 4. Корреляция между размерами частей черепа у остроухих и больших ночниц в области их совместного обитания. *Myotis blythi*: 1 — южная половина континентальной Европы, 2 — острова Крит и Мальта, 3 — острова Сардиния и Корсика. *Myotis myotis*: 5 — острова Сардиния и Корсика, 6 — остров Сицилия, 7 — южная и центральная часть континентальной Европы. Промежуточные по размерам между *M. blythi* и *M. myotis* особи с острова Корсика — 4. КБД — кондильобразная длина, ВЗР — верхний зубной ряд, ДНЧ — длина нижней челюсти.

представляет значительный интерес. Так как экологические условия на островах и близком материке сходны, это явление можно объяснить лишь историческими причинами. По палеогеографическим данным, отделение Корсики и Сардинии от материка произошло на рубеже плиоцена, однако в периоды максимальных плейстоценовых регрессий Средиземного моря ширина проливов могла резко сокращаться. Для ле-

Таблица 6

Размеры черепа крупных ночниц (*M. blythi*, *M. myotis*) с островов Средиземного моря по собственным и литературным данным.

	Кондило- базаль- ная дли- на	Скуловая ширина	Ширина мозговой капсулы	Длина верхнего зубного ряда	Длина нижнего зубного ряда	Длина нижней челюсти
	1	2	3	4	5	6
Мальта						
Miller, 1912		13.4	9.2	8.8	9.8	16.2
<i>M.b. oxygnathus</i>		14.4	9.6	9.0	9.8	17.0
1♂, 3♀		14.4	9.6	9.0	10.0	17.0
		14.0	9.8	9.2	10.0	17.0
Motta, 1959	—			9.0		
<i>M.b. oxygnathus</i>	20.5			9.0		
3♂, 2♀	—			9.0		
	21.0			9.3		
	20.4			9.4		
Ориг.	21.3	14.4	10.0	9.5	10.1	17.0
<i>M.b. omari</i>	21.5	14.4	9.8	9.6	10.3	17.1
1♂, 2♀	21.3	13.7	9.7	9.4	10.1	17.0
Крит	21.0	14.8	10.0	9.2	10.4	17.2
Miller, 1912	20.6	14.2	9.8	9.2	10.0	16.8
<i>M.b. oxygnathus</i>	20.6	14.8	10.0	9.0	9.8	17.0
1♂, 3♀	20.8	14.0	9.8	9.0	10.0	16.6
Pohle, 1953	—	—	—	9.1	9.9	16.7
<i>M.b. oxygnathus</i>	—	—	9.7	8.8	9.6	16.8
6♀ sad?	19.9	—	9.5	8.8	9.3	16.0
	20.8	14.1	9.6	8.8	9.4	16.7
	20.5	13.6	9.6	8.6	9.2	16.2
	—	14.0	9.7	9.1	9.8	16.9
Ориг.	21.4	14.7	10.0	9.2	9.8	17.4
<i>M.b. omari</i>	21.4	14.4	10.0	9.1	9.8	17.3
5♂	21.0	14.3	9.9	9.0	9.7	16.5
	21.3	—	9.8	9.1	9.8	16.8
	21.3	15.0	9.8	9.5	10.2	17.2
Сардиния	21.2	14.2	10.0	9.4	10.4	17.2
Miller, 1912	21.0	14.6	10.0	9.4	10.4	17.0
<i>M.b. oxygnathus</i>	20.4	—	9.8	9.2	10.0	16.6
2♂, ♀, 3?	21.4	—	9.8	9.4	10.4	17.0
	20.6	—	9.8	9.2	10.0	16.0
<i>M. myotis</i>	22.6	15.2	10.2	10.0	10.6	17.8
2♀	22.4	15.0	10.0	10.0	10.6	17.8
Kahmann, 1956	21.7					
<i>M. myotis</i>	21.5					
♂ 2♀	22.0					

	1	2	3	4	5	6
Motta, 1959	—			9.1		
<i>M.b. oxygnathus</i>	21.3			9.3		
2 ♀						
<i>M. »intermedia«</i>	—			9.6		
3 ♂ 3 ♀ 1 ?	21.7			9.6		
	20.8			9.6		
	21.4			9.5		
	21.5			9.4		
	21.6			9.7		
	21.2			9.5		
<i>M. myotis</i>	22.0			9.9		
2 ♀	22.3			10.0		
Ориг.	21.5	14.8	9.6	9.5	10.2	17.1
<i>M. blythi omari</i>	21.4	—	9.5	9.4	10.1	17.0
1 ♂ 5 ♀	21.4	14.3	9.7	9.5	10.1	17.1
	21.5	14.8	9.8	9.5	10.1	17.1
	21.5	14.6	10.0	9.5	10.2	17.1
	21.4	14.8	9.8	9.3	10.5	17.4
Корсика	21.9					
Kahmann, 1956	21.8					
<i>M. myotis</i>	22.1					
7 ♀	22.3					
	22.0					
	21.9					
	22.2					
Motta, 1959	—			9.8		
<i>M. myotis</i>	21.8			9.8		
♂ ♀	—			10.0		
Beaucournu, 1965	21.7	14.7			9.6 ?	
<i>M.b. oxygnathus</i>						
♀						
Ориг.	22.2	14.8	10.0	9.6	10.3	17.7
<i>M. myotis</i> (?)	22.1	14.7	9.8	9.8	10.4	17.7
3 ♀	21.9	14.7	9.5	9.4	10.3	17.3
Сицилия	23.4	15.0	10.2	10.0	11.0	18.8
Miller, 1912	23.0	15.4	10.2	10.0	11.0	18.6
<i>M. myotis</i>	23.0	15.4	10.2	10.0	11.0	18.8
3?, 3 ♀	22.0	14.6	9.8	9.8	10.4	17.8
	22.6	—	10.2	10.0	10.6	18.0
	23.4	15.8	10.2	10.0	11.0	19.0
Motta, 1959	22.7			10.4		
<i>M. myotis</i>						
♂						
Klemmer &	23.9					
Krampitz, 1954	24.0					
<i>M. myotis</i>						
2 ♂						

Примечание. Измерение нами черепов с Крита, Мальты и Сардинии (9 экс), обработанных ранее Мотта (1959), показало, что его данные по кондиллобазальной длине на 0.3—0.5 мм завышены по сравнению с полученными нами цифрами. В связи с этим данные этого автора, уменьшены в таблице на 0.4 мм.

тучих мышей водная преграда порядка 80 км (современная ширина Корсиканского пролива с островам Эльба посередине) не может считаться абсолютно непреодолимой, однако она вполне достаточна для возникновения изолированной островной популяции. В еще большей степени это относится к другим рассматривавшимся островам (за исключением Сицилии, отделенной от Аппенинского полуострова узким, сравнительно недавно возникшим Мессинским проливом). В связи с этим можно ожидать, что здесь сохранились реликтовые популяции летучих мышей, изолированные от материковых с плейстоценового времени.

Распространение на средиземноморских островах крупной остроухой ночницы типа переднеазиатской *M. b. omari* может свидетельствовать, что эту форму следует рассматривать как первичную для южной Европы, современных же *M. b. oxygnathus* — как сменившую ее на материке более молодую форму плейстоценового возраста. Отсутствие больших ночниц на Крите и Мальте, а также в северной Африке указывает, что этот вид появился в бассейне Средиземного моря позднее остроухих ночниц, уже после возникновения островной изоляции и полного нарушения связей Европы с Африкой. Характер ареала больших ночниц, а также их сравнительная холодоустойчивость (вероятно, и влаголюбивость), позволяют предположить, что *M. myotis* — автохтонный для Европы вид, который формировался в условиях холодного климата четвертичного периода, неблагоприятного для теплолюбивых остроухих ночниц, и берет свое начало от оттесненных к югу и изолированных популяций животных типа крупных *M. b. omari*. Малая степень морфологических отличий *M. blythi* и *M. myotis* также свидетельствует о недавнем расхождении этих видов. Современная европейская форма *M. b. oxygnathus* формировалась под влиянием новых условий существования в Европе и присутствия здесь уже расселившихся больших ночниц; симпатричность их ареалов в этом случае оказывается вторичной.

Все сказанное выше — лишь одна из возможных гипотез, которую должны подтвердить или опровергнуть дальнейшие интенсивные исследования остроухих и больших ночниц в бассейне Средиземного моря, а также палеонтологические материалы. Последних, к сожалению, мало. Исследования в районе Карпат показали, что в плейстоцене и раннем голоцене костные останки остроухих и больших ночниц встречаются весьма редко по сравнению с мелкими представителями *Myotis*, *Plecotus*, *Barbastella*. На основании изучения субфоссильных материалов Топал (Торал, 1959) полагает, что в послечетвертичное время в пещерах Карпат первыми появились большие ночницы, а уже затем — остроухие ночницы, и процветание этих видов приходится на современную эпоху.

В районе Карпат наиболее ранние находки остроухих ночниц датируются средним плейстоценом (миндель-рисс), больших ночниц — верхним плейстоценом (рисс-вюрм) (Janossy, 1962, 1964). В Румынии оба вида обнаружены в плейстоцене, а остроухие ночницы, по утверждению авторов (Dumitrescu, Tanasachi & Orghidan, 1962, 1963). Также и в дочетвертичных отложениях. В СССР единичные фрагменты *M. blythi* обнаружены в верхнеплейстоценовых и раннеголоценовых захоронениях Молдавии.

## V. ВЫВОДЫ

1. Географическая изменчивость остроухих ночниц (*M. blythi*) выражена слабо. Животные в западной части ареала окрашены темнее, чем восточной, к востоку от Крыма градиент цветовых различий незначительный и улавливается лишь на больших сериях шкур. Имеются небольшие, но достоверные различия в размерах тела

и черепа животных, также незначительные различия в пропорциях черепа, особенно в относительных размерах его лицевой части.

2. На основании указанных различий в пределах ареала вида можно выделить следующие географические формы: европейскую *M. b. oxygnathus*, переднеазиатскую *M. b. omari*, гималайскую (номинальную) *M. b. blythi*, восточную *M. b. ancilla* и, по мере накопления материалов, возможно придется выделить особую алтайскую форму.

3. Размеры крупных переднеазиатских остроухих ночниц *M. b. omari*, смыкаются с размерами больших ночниц (*M. myotis*). Однако в области совместного обитания у этих видов выражено сходное направление размерной изменчивости, поэтому в каждом данном месте различия в величине остроухих и больших ночниц вполне реальны. Указанная закономерность не прослеживается в Сардинии и на Корсике: наряду с крупными остроухими ночницами типа *M. b. omari* там обитают сравнительно мелкие *M. m. myotis*, а на Корсике встречаются промежуточные по размеру животные.

4. Можно предполагать, что на островах Средиземного моря сохранились реликтовые формы крупных ночниц, распространенные в южной Европе до отделения островов от материка. Обитание переднеазиатской остроухой ночницы *M. b. omari* на Мальте, Крите, Сардинии и Корсике может свидетельствовать о том, что эту форму следует рассматривать как первичную для южной Европы, а современных *M. b. oxygnathus* — как более молодую, сменившую ее в плейстоцене. Отсутствие *M. myotis* на Мальте, Крите и в северной Африке указывает, что они появились в бассейне Средиземного моря позднее *M. blythi*. Характер ареала этого вида и его сравнительная холодоустойчивость позволяют предположить, что *M. myotis* — автохтонный для Европы молодой вид, который формировался в условиях холодного климата четвертичного периода.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Абеленцев В. И., Підоплічко І. Г., Попов Б. М., 1956: Фауна України, I, Ссавці, вып. I: 5—446. Изд. Наук Укр. Р.С.Р., Киев.
2. Дмитриева (Сосновцева) В. П., 1961: Летняя жизнь остроухих ночниц (*Myotis oxygnathus*) в Крыму: 1—50. Студенческая курсовая работа, хранится на кафедре зоологии Ленинградского университета.
3. Кузякин А. П., 1935: Новые данные по систематике и географическому распространению летучих мышей (*Chiroptera*) СССР. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., нов. серия, 14, 7—8: 428—438.
4. Кузякин А. П., 1950: Летучие мыши. Сов. наука: 3—424. Москва.
5. Лозан М. Н., 1969: Остроухая ночница (*Myotis blythi*) в Молдавии. Сб. «Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии» вып. 4: 69—84. Изд. Картя Молдовеняскэ. Кишинев.
6. Стрелков П. П., 1968: Остроухие ночницы на Алтае. Природа 2: 59—61. Москва.
7. Тагильцев А. А., 1966: Остроухая ночница *Myotis oxygnathus* в Зайсанской котловине. Сб. «Материалы седьмой научно-практической конференции института и конференции врачей областей северного Казахстана», 85—87: изд. Казахстан, Алма-Ата.
8. Aellen V., 1959: Contribution a l'etude de la d'Afganistan. 9. Chiropteres. Rev. suisse zool. 66, 3: 353—386.
9. Aellen V. & Strinati P., 1970: Chauves-souris cavernicoles de Tunisie. Mammalia, 34, 2: 228—236.

10. Bauer K., 1956: Zur Kenntnis der Fledermausfauna Spaniens. Bonn. zool. Beitr., 7, 4: 296—320.
11. Beaucornu J. C., 1965: Captures de *Myotis blythi exygnathus* (Monticelli, 1885) (*Chiroptera, Vespertilionidae*) en Anjou et en Touraine, confirmation de sa presence en Corse. Mammalia, 29, 1: 54—60.
12. Brink F. H. van den, 1957: Die Säugetiere Europas. Verl. P. Parey: 1—225, Hamburg—Berlin.
13. Caglar M., 1965: Chiropterenfauna der Türkei. Istanbul Univ. fen facult. mecmuasi, B, 30, 3—4: 125—134.
14. Corbet G. B. & Morris P. A., 1967: A collection of recent and subfossil mammals from southern Turkey (Asia Minor) including the dormouse *Myomimus personatus*. J. Natur. Hist., 1, 4: 561—569.
15. Deleuil R. & Lable A., 1954—1955: Contribution a l'etude des chauves-souris de Tunisie. Bull. Soc. Sci. Natur. Tunisie, 8, 1/2: 39—55.
16. Dumitrescu M., Tanasachi I. & Orghidan T., 1962 (1963): Raspindirea chiropterelor in R.P. Romina. Lucrarile Inst. speol., 1—2: 509—575.
17. Ellerman J. R. & Morrison-Scott T. C. S., 1957: Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. Brit. Mus. Nat. Hist.: 1—810. London.
18. Frick H. & Felten H., 1952: Ökologische Beobachtungen an Sardischen Fledermäuse. Zool. Jb. (Syst.), 81: 175—189.
19. Hanák V., 1964: Zur Kenntnis der Fledermäusefauna Albaniens. Vest. Českoslov. spolec. Zool., 28, 1: 68—88.
20. Harrison D. L. 1968: Notes on a collection of Bats (*Microchiroptera*) from the Iberian Peninsula. Bonn. zool. Beitr., 9, 1: 1—10.
21. Harrison D. L., 1963: Report on a collection of Bats (*Microchiroptera*) from N. W. Iran. Ztschr. Säugetierkunde, 28, 5: 301—308.
22. Harrison D. L., 1965: The mammals of Arabia. Ernest Benn Limited, 1: 1—192. London.
23. Harrison D. L. & Lewis R. E., 1961: The large mouse-eared Bats of the Middle East, with description of a new subspecies. J. Mammal., 42, 3: 372—380.
24. Janossy D., 1962: Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (N.O.-Ungarn, Bükk-Gebirge). Ann. Hist.-natur. Mus. Nat. Hungarica, 54: 115—176.
25. Janossy D., 1964: Letztinterglaciale Vertebraten-Fauna aus der kalman Lambrecht-Höhle (Bükk-Gebirge, N.O.-Ungarn). II. Acta Zool. 10: 139—197.
26. Kahmann H., 1959: Beitrag zur Kenntnis der Fledermäusefauna auf der Insel Kreta. Säugetierkundl., Mitt., 7, 4: 153—157.
27. Kahmann H. & Caglar M., 1960: Beiträge zur Säugetierkunde der Türkei. 1. Fledermäuse aus Landschaft Hatay. Istanbul Univ. fen facult. mecmuasi, B, 25, 1—2: 2—21.
28. Kahmann H. & Georner P., 1956: Les chiropteres de Corse. Mammalia 20, 4: 333—389.
29. König C. & König J., 1961: Zur Ökologie und Systematik südfranzösischer Fledermäuse. Bonn. zool. Beitr., 12: 189—230.
30. Klemmer K. & Krampitz H., 1954: Zur Kenntnis der Säugetierfauna Siziliens. Senck. biol., Frankfurt, 35: 121—135.
31. Lanza B., 1957: Sur alcuni chiropteri della Penisola Balkanica. Mon. Zool. Ital., Florenz, 65, 3/4: 1—6.
32. Lanza B., 1959: *Chiroptera*. [In: »Fauna d'Italia«. Toschi A. & Lanza B. 4. Mammalia. Generalia-Insectivora]: 1—488. Bologna.



33. Pohle H., 1953: Über Fledertiere von Kreta. Z. Säugetierk., 17, 1: 14—21.
34. Raynaud A. & Heim de Balsac, 1940: Contribution a l'etude des Micro-mammifores de la Corse et description d'une nouvelle espece de Crocidura insulaire: Crocidura corsicana. Bull. Soc. Zool., France, 1, 64: 216—232.
35. Strinati P., 1953: Deuxieme notes sur les chauves-souris du Maroc. Mammalia, 17: 189—193.
36. Tate G. H. H., 1941: Notes on *Vespertilionine* bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. Bull. Amer. Mus. N. H. 78, 8: 537—565.
37. Thomas O., 1910: A collection of small mammals from China. Abst. Proc. zool. Sc. London: 636.
38. Topal G., 1956: The movements of Bats in Hungary. Ann. Histor.-Nat. Mus. Nat. Hungarici, 7: 477—498.
39. Topal G., 1958: Morphological studies on the *os penis* of bats in the Carpathian Basin. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungarici, 5 (ser. nova, 9): 331—342.
40. Topal G., 1959: Die subfossile Fledermausfauna der Felsnische von Istalloskö. Vertebr. Hungarica, 1, 2: 215—225.
41. Topal G., 1962: Some experiences and results of bat banding in Hungary. Symposium theriologicum: 339—344. Brno.
42. Topal G. & Tuskadi K., 1963: Data for craniometric investigation of *Myotis myotis* Bork. and *Myotis oxygnathus* Montic. in Hungary. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungarici, 55: 543—547.
43. Valenciu N. & Ion I., 1967: Studii de biometriie a unei populatii de *Myotis oxygnathus* Mont. din aestera de la Rarau (Cimpulung Moldova). Ann. Stiint. Univ. »Al. I. Cuza«, II, 8, 1: 95—100.
44. Zimmermann K., 1956: Fledermäuse aus Afghanistan. Z. Säugetierkunde, 21: 195—196.

Accepted, July 25, 1972.

Institute of Zoology,  
Academy of Sciences of the USSR,  
Leningrad V-164  
Universitetskaja nab. 1.

---

Piotr P. STRELKOV

MYOTIS BLYTHI TOMES, 1857 — ROZPRZESTRZENIENIE, ZMIENNOŚĆ  
GEOGRAFICZNA ORAZ ZRÓŻNICOWANIE WZGLĘDEM  
MYOTIS MYOTIS (BORKHAUSEN, 1797)

Streszczenie

Celem pracy było zbadanie zmienności geograficznej *M. blythi* w obrębie jego obszernego arealu geograficznego (Ryc. 1), ustalenie realności istnienia wcześniej opisanych podgatunków oraz określenie na tej podstawie powiązań opisywanego gatunku z bliskim mu *Myotis myotis*.

Zbadano 350 okazów pochodzących z różnych regionów areалу gatunku. Wykazano, że zmienność geograficzna tego gatunku jest niewielka. Na podstawie różnic w rozmiarach ciała i czaszki (Tabela 2, Ryc. 2) — proporcji twarzoczaszki, stopnia redukcji  $P^2$  i ubarwienia wydzielono następujące formy geograficzne: europejską (*M. b. oxygnathus*), małoazjatycką (*M. b. omari*), himalajską (*M. b. blythi*), wschodnią (*M. b. ancilla*), a w miarę wzrostu ilości materiałów z Centralnej Azji możliwe stanie się wyodrębnienie oddzielnej formy altajskiej. Różnice pomiędzy nimi mają charakter statystyczny i są dobrze widoczne przy zestawieniu serii materiałów. Trzy formy wschodnie są sobie bliższe w porównaniu do dwu form zachodnich. Te ostatnie są słabo zróżnicowane pomiędzy sobą i dodatkowo połączone strefą przejściową w Europie południowo-wschodniej.

Areál *M. myotis* nakrywa się z arealem europejskiej, a także częściowo małoazjatyckiej formy *M. blythi* (Ryc. 3). Zakresy wymiarów dużych *M. b. omari* są podobne do wymiarów *M. m. myotis*. Między oboma formami istnieją wzajemne zachodzenia wymiarów (Tabela 4, 5). Jednakże na terenach zachodzenia arealów *M. blythi* i *M. myotis* istnieją zbieżne kierunki zmienności wymiarów, dlatego też w określonym miejscu występowania różnice w wielkości osobników tych gatunków są realne. Wskazana prawidłowość nie daje się stwierdzić na Sardynii i Korsyce, bowiem obok dużych *M. b. omari* spotyka się tam względnie małe *M. m. myotis* (Tabela 6, Ryc. 4).

Przypuszcza się, że na wyspach morza Śródziemnego zachowały się reliktywne formy wielkichnocków, które zamieszkiwały Europę południową od czasu rozdzielenia wysp od kontynentu. Obecność na Malcie, Krecie, Sardynii i Korsyce *M. blythi* typu zachodnioazjatyckiej formy *M. b. omari* może świadczyć o tym, że tę formę należy uznać jako pierwotną dla południowej Europy a współczesne *M. b. oxygnathus* uznać za podgatunek młodszy. Brak na Malcie, Krecie i w północnej Afryce *M. myotis* oraz charakter areálu tego gatunku i jego względna adaptacja do chłodu pozwala ją przypuszczać, że jest on gatunkiem młodym, autochtonicznym dla Europy, który wyodrębnił się w warunkach chłodnego klimatu czwartorzędu. Mały stopień zróżnicowania morfologicznego pomiędzy *M. blythi* i *M. myotis* także jest dowodem o niedawnym rozdzieleniu się tych form.