

УДК 599.4:569.4

## НАЙДАВНІШІ ВІДОМІ РУКОКРИЛІ (CHIROPTERA): МІЖ ЕВОЛЮЦІЙНИМИ НОВАЦІЯМИ ТА СТАЗИСОМ

Дзеверін І. І.

*Найдавніші відомі рукокрилі (Chiroptera): між еволюційними новаціями та стазисом.* — І. І. Дзеверін. — У статті подано короткий огляд наявних палеонтологічних даних про найдавніших представників ряду рукокрилих (Chiroptera). Обговорюються темпи та механізми еволюції цієї групи тварин.

**Ключові слова:** Chiroptera, еоцен, еволюція, стазис.

**Адреса:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, вул. Богдана Хмельницького 15, 01601, Київ–30, Україна, e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua, igordzeverin@gmail.com

*Древнейшие известные рукокрылые (Chiroptera): между эволюционными новациями и стазисом.* — И. И. Дзеверин. — В статье представлен краткий обзор имеющихся палеонтологических данных о древнейших представителях отряда рукокрылых (Chiroptera). Обсуждаются темпы и механизмы эволюции этой группы животных.

**Ключевые слова:** Chiroptera, эоцен, эволюция, стазис.

**Адрес:** Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Богдана Хмельницкого 15, 01601, Киев–30, Украина, e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua, igordzeverin@gmail.com

*The earliest known bats (Chiroptera): between the emergence and stasis.* — I. Dzeverin. — The paleontological data about the earliest known bats (Chiroptera) are briefly reviewed. Rates and mechanisms of bat evolution are discussed.

**Keywords:** Chiroptera, Eocene, evolution, stasis.

**Address:** Schmalhausen Institute of Zoology, Bogdan Khmelnytskyi str. 15, 01601, Kiev, Ukraine, e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua, igordzeverin@gmail.com

### Вступ

Рукокрилі, або кажани (Chiroptera), зберігаються в палеонтологічному літописі значно гірше, ніж інші ссавці. Знахідок викопних кажанів порівняно мало. Переважно це зуби та уламки щелеп. Взагалі невідомі найдавніші рукокрилі та перехідні форми від наземних ссавців до рукокрилих. Тому всі гіпотези про походження кажанів ґрунтуються на екстраполяції тієї інформації, яку ми маємо про сучасних та нечисленних відомих вимерлих кажанів. Неминуче ці гіпотези досить спекулятивні. Будь-яка нова знахідка може помітно змінити наше розуміння ранньої історії кажанів.

Протягом тривалого часу дослідники вважали, що перехідною стадією від наземної (точніше, деревної) локомоції до силового польоту було планерування, і, відповідно, уявляли гіпотетичного предка кажанів як тварину, схожу з летягою або шерстокрильцем. Низка авторів дотримується цього погляду й дотепер, проте численні факти (негомологічність крилової перетинки летяги та рукокрилих, унікальне розташування задніх кінцівок у рукокрилих тощо) змушують поставити цю точку зору під сумнів [6–8, 11]. Можливо, предком кажанів стала тварина, спеціалізована не до планерування, а до парашутування [11].

Огляд наявних на сьогодні знахідок найдавніших і найпримітивніших кажанів, а також оцінки тривалості еволюційного формування цієї групи ссавців представлено у цій статті.

### Викопні кажани раннього та середнього еоцену

Найдавніші вірогідні знахідки рукокрилих описано з відкладів раннього еоцену. Крім того, з палеоценових відкладів описано зуби, котрі могли належати рукокрилим (Russell et al., 1973, цит. за: [10]). За будовою вони схожі з зубами примітивних крейдяних евтеріїв та палеогенових сорикоморфних комахоїдних [10].

Однак, загалом будова трибосфенічних зубів у примітивних евтеріїв досить одноманітна, і класифікувати їх за окремими зубами дуже складно. Зокрема, зубна система крейдяного північноамериканського евтерія *Cimolestes*, імовірно, відповідає загальному примітивному для евтеріїв типу [10, с. 11, 14]. Порівняно незначні еволюційні трансформації потрібні були б для того, щоб перетворити зуби цієї архаїчної форми на зуби примітивних рукокрилих [10, с. 27], приматів [10, с. 31], креодонтів або хижих [10, с. 44]. Диламбодонтні зуби рукокрилих дуже схожі з диламбодонтними зубами багатьох інших ссавців, зокрема, кротових (Talpidae), землерийкових (Soricidae) та тупайєвих (Tu-

raiidae) [25]. Тому всі палеоценові знахідки зубів рукокрилих досить сумнівні: приналежність їх саме рукокрилим не доведено в жодному з випадків [25].

Найпримітивнішого з наразі відомих кажанів недавно було описано під назвою *Onychonycteris finneyi* з формації Грін Рівер (США, Вайомінг, ранній еоцен, васачський ярус, приблизний вік – 52,5 млн років) [40, 42, 12].

Розміри *Onychonycteris* порівняно крупні (довжина тіла приблизно 53 мм). Череп типової для рукокрилих будови, слухові барабани дуже дрібні (схоже, *Onychonycteris* була нездатна до ехолокації), зубна формула –  $\frac{2 - 1 - 3 - 3}{3 - 1 - 3 - 3} = 38$ .

Зубна система трибосфенічна, верхні моляри диламбодонтні: як і більшість кажанів, *Onychonycteris* була ентомофагом.

Від інших кажанів, як сучасних, так і вимерлих, ця тварина відрізняється непропорційно довгими задніми та непропорційно короткими передніми кінцівками, а також наявністю кігтів на всіх пальцях передньої кінцівки. Обидві особливості – безперечно, примітивні ознаки. Співвідношення довжин передньої та задньої кінцівки в *Onychonycteris* проміжне між характерним для звичайних рукокрилих і для ссавців, нездатних до польоту. Але кістки п'ястку та фаланги пальців передньої кінцівки в *Onychonycteris* значно видовжені, так само, як у звичайних кажанів. Серед сучасних кажанів такі ж широкі й короткі крила мають лише мишоховости (Rhinoromatidae).

Задні кінцівки несли шпори, що свідчить про наявність добре розвинутого уропатагіума. Безсумнівно, *Onychonycteris* була здатна до справжнього силового польоту, ймовірно, повільного, але маневреного. Політ мишоховостів складається з етапів пурхання та планування. Мабуть, так само літала й *Onychonycteris*. Багато часу, вона, мабуть, проводила на деревах, рухалася, чіпляючись кігтями передніх та задніх кінцівок за нерівності кори та гілок. Детальне дослідження цієї надзвичайно цікавої форми, безперечно, ще попереду.

Найбільш відомим серед архаїчних рукокрилих еоцену є *Icaronycteris index*. Унікально повний скелет цієї форми зберігся в мергелях формації Грін Рівер у Вайомінгу (США, ранній еоцен, васачський ярус, приблизний вік – 52,5 млн років), там само, де й *Onychonycteris*, і був докладно досліджений науковцями [29, 35, 34, 10, 39, 25; і багато інших]. Пізніше було знайдено ще декілька екземплярів цього виду. Схожу форму з Європи було описано як *I. menui*. Але її рештки нечисленні, неповні й недостатньо досліджені, тому цей діагноз є попереднім.

Розміром та загальними пропорціями тіла *Icaronycteris* нагадувала сучасних крупних нічниць (наприклад, велику нічницю (*Myotis myotis*)), мала цілком сформовані крила. Передпліччя порівняно короткі: літала *Icaronycteris*, мабуть, повільно. Кігті були на 1-му та 2-му пальцях крила. Задні кінцівки були повернуті так само, як і в інших кажанів.

Хвіст був довгим та вільним від перетинки. Задні кінцівки типового екземпляра притягнуті до тіла: отже, уропатагіум був недорозвинутий або його взагалі не було. У *Icaronycteris* не було також і шпори, котру мала, з одного боку, *Onychonycteris*, а з іншого, – численні більш просунуті кажани. Можливо, це – артефакт збереження [40]. Зубна формула –  $\frac{2 - 1 - 3 - 3}{3 - 1 - 3 - 3} = 38$ . Трибосфе-

нічні моляри нагадували моляри тупай та примітивних крейдяних евертіїв. P<sup>3</sup> без ознак редукції, з трьома коренями. Премаксила поєднана швом з максилою (як у сучасних криланів).

Завитка в *Icaronycteris* (так само, як і в *Onychonycteris*) порівняно некрупна, її розміри проміжні між розмірами, характерними для кажанів, здатних та нездатних до ехолокації. Проте *Icaronycteris*, на відміну від *Onychonycteris*, мала деякі ознаки, наявність яких може свідчити про здатність до ехолокації, а саме – збільшений округлий виріст молоточка й стилігоїд з розширеним лопатеподібним краніальним кінцем [34, 39, 40]. Достеменно функція цих структур невідома, спостерігаються вони в кажанів та комахоїдних. Дослідники припускають, що *Icaronycteris*, на відміну від *Onychonycteris*, була здатна до ехолокації, хоча, можливо, й примітивнішою, ніж у сучасних кажанів. Імовірно, *Icaronycteris* не могла відстежувати комах під час польоту [34, 39].

Комплекс ознак, властивий *Icaronycteris*, справедливо вважають найпримітивнішим серед наявних у відомих видів кажанів (окрім, звичайно, *Onychonycteris*). Проте ця примітивність полягає не стільки в збереженні в *Icaronycteris* унікальних особливостей, котрі були втрачені кажанами під час подальшої еволюції, скільки в тому, що в будові цього виду поєднано ознаки, які в більш просунутих кажанів одночасно не зустрічаються: шов між максилою та премаксилою та кіготь на 2-му пальці крила – як у криланів, відсутність шпори – як у Rhinoromatidae та Myzopodidae, P<sup>3</sup> з трьома коренями – як у Natalidae, тощо. Як приклад унікально примітивної ознаки в *Icaronycteris* часто наводять груднину, яка в типового екземпляра складалася з кількох незрослих кісток і не мала кіля. Проте в інших екземплярів цього виду груднина суцільна, як і в інших кажанів [39]. Типовий екземпляр був порівняно молодим в момент смерті, й, імовірно, кістки груднини в нього не встигли повністю зроститися; таке відставання в розвитку спостерігається іноді і в сучасних кажанів [39].

За способом життя *Icaronycteris*, швидше за все, нагадувала сучасних нічниць із групи Leuconoe: повільно літала над водою, ловила комах, можливо, інших водних безхребетних, чи, навіть, дрібних риб. Клімат у Вайомінгу в еоцені був субтропічним, вологим. У формації Грін Рівер збереглася дуже різноманітна фауна: риби, черепахи, крокодили, змії, птахи, ссавці [35]. Там певно було багато їжі для такого ентомофага, як *Icaronycteris*.

Декілька близьких до *Icaronycteris* видів описано з еоценових відкладів Європи. Ці види об'єднано в роді *Archaeonycteris* (з європейських відкладів описано 3 види: *A. trigonodon*, *A. pollex* і *A. brailloni*), *Palaeochiropteryx* (2 види: *P. tupaiodon* і *P. spiegelii*), *Hassianycteris* (4 види: *H. messelensis*, *H. magna*, *H. revillodi* і *H. joeli*) [39]. До роду *Archaeonycteris* попередньо віднесено також надзвичайно стародавнього кажана з відкладів, близьких за віком до межі палеоцену та еоцену (приблизно 55,5 млн років тому). Цю форму нещодавно описано під назвою *A. praecursor* [45]. Здається, це – найдавніша з відомих на сьогодні викопних форм кажанів. З еоценових відкладів Англії нещодавно описано найпізніший за геологічним віком вид цього ж роду – *A. relictus* [27].

Досить докладно описано багатовидове угруповання кажанів із сланців Месселя (Німеччина). Приблизний вік цих відкладів – 47 млн років [12]. У еоцені там було озеро, куди впадали річки з прилеглих гір. На дні озера утворилися анаеробні умови, поховання трупів тварин відбувалося там до дезінтеграції. Тому в мессельських відкладах збереглися рештки багатьох видів [35, 5]. Еоценову мессельську фауну було відтворено, до речі, в одній із серій відомого науково-популярного фільму “Walking with the Beasts”, який було показано свого часу і по українському телебаченню. Знахідки рукокрилих у Месселі досить численні; надають рідкісну для палеонтологів можливість досліджувати індивідуальну мінливість і онтогенез тварин.

Серед мессельських кажанів *Archaeonycteris* – найпримітивніша форма (хоча й менш примітивна, ніж *Icaronycteris*), *Hassianycteris* і *Palaeochiropteryx* – більш просунуті. Втім, загалом, усі ці форми були дуже схожими і за морфологією, і за способом життя.

Премакіла сполучається з максилою за допомогою шва у *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* і *Palaeochiropteryx* так само, як і у *Icaronycteris*. У *Archaeonycteris* і *Palaeochiropteryx* найповніша відома в кажанів зубна формула (як у *Onychonycteris* та *Icaronycteris*), у *H. magna* – така ж само, але  $P^2$  – значно редуковані, в той час, як у *H. messelensis*  $P^2$  втрачені.

У кажанів спостерігається три варіанти форми жувальної поверхні  $M_1$  і  $M_2$  [32, 30]: (1) посткристид на  $M_1$  і  $M_2$  складається з двох частин, перша поєднує гіпоконід з гіпоконулідом, друга поєднує гіпоконулід з ентоконідом – така форма жувальної поверхні властива мезозойським евтеріям і зберігається також у деяких архаїчних кажанів; стосовно кажанів її запропоновано називати *некротомодонтією* [37]; (2) посткристид поєднує гіпоконід з гіпоконулідом, не досягаючи ентоконіда – ця форма жувальної поверхні одержала назву *нікталодонтії*, вона властива багатьом сучасним та вимерлим рукокрилим; (3) посткристид поєднує гіпоконід з ентоконідом, гіпоконулід розташований окремо – ця форма жувальної поверхні одержала

назву *міотодонтії*, вона також дуже поширена. Усі три варіанти зустрічаються в мессельських кажанів. Нижні моляри в *Archaeonycteris* примітивної будови, в *Hassianycteris* нікталодонтні, в *Palaeochiropteryx* могли бути як ніктало-, так і міотодонтними (проте ніктало- та міотодонтні моляри ніколи не формувалися одночасно в одній особині; відома виключно міжіндивідуальна мінливість цієї ознаки).

Завитка в *Archaeonycteris* більша, ніж у *Icaronycteris*, а в *Hassianycteris* і *Palaeochiropteryx* – ще більша (майже такого ж розміру, як у сучасних гладконосних). Шпора відсутня в *Archaeonycteris*, але наявна в *Hassianycteris* і *Palaeochiropteryx*.

Екологічні особливості мессельських кажанів були реконструйовані на основі даних про розміри та пропорції крил [33, 26]. Зберігся також вміст кількох шлунків [12]. *Palaeochiropteryx* (розмах крил – 25 – 30 см) мав короткі крила, літав повільно у нижньому ярусі лісу, біля землі та рослин, полював дрібних комах (дрібні нічні метелики, волохокрильці). *Archaeonycteris* (32 – 37 см) мала короткі крила, літала нижче, в відкритих просторах між деревами, полювала комах (жуки) біля рослин, але, можливо, на відміну від *Palaeochiropteryx*, могла схопити комаху з субстрату, а не в повітрі. Нарешті, найкрупніша *Hassianycteris* (38 – 48 см) мала вузькі крила, літала швидко й високо, полювала комах (крупні жуки та метелики) на відкритому просторі біля озер і над деревами.

Ще одна архаїчна форма, *Tanzanycteris mannardi*, була описана з урочища Махенге (Танзанія, лютецій, приблизний вік – 46 млн років) [24]. Вона схожа з *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* і *Palaeochiropteryx*, але відрізняється значно більшою завиткою (розмір, як у сучасних *Hipposideridae* і явно більший, ніж у *Vespertilionidae*) і деякими іншими ознаками. Різноманітні кажани, досить схожі з мессельськими, були не так давно описані з ранньоеоценових відкладів Індії [41].

Різноманітність та широке (можливо, навіть космополітичне) поширення архаїчних кажанів вже в першій половині еоцену можна пояснити їх здатністю до силового польоту, що, безперечно, полегшує розселення в нові території [45]. Інший чинник, що, ймовірно, сприяв розселенню та диверсифікації архаїчних кажанів – це збільшення чисельності та біомаси комах під час палеоцен-еоценового термального максимуму: стабільно високих температур і тропічного чи субтропічного клімату на більшій частині території суходолу [45; пор.: 28, 17].

Раніше архаїчні форми (*Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, *Palaeochiropteryx*) часто об'єднували в єдину групу Eochiroptera (Van Valen, 1979, цит. за: [39]). У останні роки під впливом кладистичних підходів дослідники з обережністю ставляться до таксонів, котрі не мають синапоморфій і виділені на основі виключно симплезіоморфних ознак. Тому в сучасних класифікаціях архаїчних кажанів відокремлюють у окремі

родини і розглядають як сестринські групи по відношенню до основних таксонів сучасних кажанів. Разом з тим не викликає жодних сумнівів велика схожість примітивних кажанів між собою. Обговорюючи особливості будови подібних форм, слід враховувати, що ознаки, які в наш час стабільні на рівні роду чи родини, в предків могли відрізнятись в близьких видів, або, навіть, в різних особин одного виду. Під час еволюції могла відбуватися фіксація тих або інших варіантів як ознак нових таксонів [10, 4]. Мінливість мало спеціалізованих примітивних форм часто буває несподівано значною. Свого часу зуби представників однієї з подібних форм, *Henricosbornia lophodonta* (Notoungulata), були віднесені до 3 рядів, 4 родин, 8 родів та 16 видів [14].

Одночасно з «Eochiroptera» існувала низка видів, які, можливо, були близькоспоріднені з сучасними родинами рукокрилих. Їх рештки представлені окремими фрагментами та погано досліджені. *Tachypteron* з Месселя, можливо, споріднений з *Emballonuridae* [44]; *Ageina* з Франції та *Honrovits* з Вайомінгу – можливо, з *Natalidae* та *Vespertilionidae*.

Зокрема, *Honrovits tsuwape* був знайдений в тих самих васачських відкладах Вайомінгу, що й *Icaronycteris* та *Onychonycteris*. Збереглися лише щелепи та зуби, у яких поєднано вкрай примітивні та досить просунуті риси (детальний аналіз: [15]). З одного боку, в цього кажана дуже високий і загнутий назад короноїдний відросток нижньої щелепи (як у *Eulipotyphla*), примітивна зубна система, моляри нагадують моляри примітивних евертіїв. З іншого боку, зменшення  $C_1$ , відносне збільшення  $P^2$  і  $P_2$  за відносної редукції  $P^4$  і  $P_4$ , а надто  $P^3$  і  $P_3$ . Цією тенденцією до гомодонтності *Honrovits* нагадує примітивних веспертіліоїдних кажанів (*Vespertilionoidea*), наприклад, *Stehlinia* [36], хоча у них і не було такої значної редукції  $P^3$  і  $P_3$ . *Honrovits* – це досить своєрідна мозаїчна форма, можливо, близькоспоріднена зі спільними предками веспертіліоїдної групи рукокрилих. Рештки цієї форми, втім, надто фрагментарні, і тому вона мало досліджена. Близькоспорідненою формою, імовірно, є *Ageina* з еоцену Франції, але вона досліджена ще менше.

### Диверсифікація та стагис

Характерні риси будови скелетних структур найдавніших відомих кажанів свідчать про їх значну схожість із сучасними формами. Основні морфологічні ознаки кажанів-ентомофагів сформувалися вже в еоценових форм. 33 млн років тому, на початку олігоцену, вже існували, відповідно до молекулярних даних, принаймні 17 з 18 родин [22]. За палеонтологічними даними, так само, сучасні родини рукокрилих сформувалися до кінця еоцену [25]. Представлені вони були вже тоді часті сучасними родами (або, швидше, морфологічно схожими з ними формами). Подальша морфологічна еволюція кажанів виглядає надзвичайно повільною. По суті, еволюція скелета в рукокрилих була майже завершена, коли, наприклад, у приматів во-

на тільки почалася [10, с. 27]. Щоб переконалися в цьому, досить порівняти дивергенцію між *Onychonycteris* та сучасними кажанами, з одного боку, і, наприклад, між еоценовим приматом *Cantius* та різноманітними сучасними напівмавами та мавпами, до людини включно, з іншого боку.

Кожна з родин рукокрилих має унікальний набір станів ознак, деякі з котрих дослідники визнають примітивними, а деякі – просунутими. У порівнянні з примітивними евертіями та «Eochiroptera» всі родини рукокрилих перебувають приблизно на одному рівні просунутості. Криланів часто вважають найпримітивнішими з сучасних кажанів, проте їхні особливості свідчать швидше про спеціалізацію, ніж про реальну примітивність [8]. Очевидно, в предків сучасних родин відбувалася гетеробатмія, або мозаїчна еволюція: еволюційні лінії одержували просунутих станів ознак в різному порядку та з різною швидкістю.

Проте, під час подальшої еволюції в межах кожної з родин, як правило, не відбувалися зміни станів ознак з примітивних на більш просунуті. Зокрема, міотодонтність є просунутим станом ознаки порівняно з нікталодонтністю [32, 30], але ніктало- та міотодонтні форми були вже серед найдавніших рукокрилих (див. вище). Цілком аналогічно, кожній внутрішньородинній групі (підродина, триба, рід) властиве своє співвідношення примітивних та просунутих станів ознак. Ці співвідношення склалися під час формування цих груп (еоцен – міоцен). Пізніше зміни станів ознак з більш примітивних на більш просунуті, за нечисленними винятками, не відбувалися. Такими винятками є, можливо, поступова редукція  $P^3$  у деяких лініях *Myotis* і зворотний процес у *M. vivesi* [30, 31, 43, 19]. За відсутності чітких трендів поділ станів ознак на примітивні й просунуті стає, звичайно, дещо умовним.

Отже, рукокрилі мало змінилися за 40 млн років. Їхня історія, починаючи з еоцену, – це яскравий приклад еволюційного стагису. Водночас, на тлі консерватизму основних скелетних ознак відбувалася надзвичайно інтенсивна диверсифікація за деталями будови, внаслідок чого рукокрилі є за кількістю видів другим після гризунів рядом ссавців. Досить схожі процеси відбувалися і в еволюції птахів [9]. Загалом характер еволюційних перетворень в історії птахів та кажанів відповідає теоретичній схемі опанування нової адаптивної зони з подальшою диверсифікацією в межах цієї зони [13].

### Тривалість формування специфічних ознак рукокрилих

Хоча рештки рукокрилих відомі лише з еоценових та пізніших відкладів, немає сумнівів у тому, що еволюційна лінія, що вела до них, мала відокремитися від примітивних мезозойських евертіїв набагато раніше. Згідно з молекулярно-генетичними даними, рукокрилі належать разом з хижими, непарнокопитними, справжніми комахоїдними (*Eulipotyphla*), парнокопитними, китоподібними та деякими іншими до

численної та різноманітної клади Laurasiatheria. Останній спільний їх предок існував у крейдяному періоді, приблизно 85±5 млн років тому [18]. Вік спільного предка сучасних родин рукокрилих становить приблизно 64 млн років, згідно з результатами дослідження мітохондріальної ДНК [46], або приблизно 62 млн років згідно з результатами дослідження ядерної ДНК [22]. Спільний предок усіх кажанів, імовірно, існував дещо раніше, адже кладистична реконструкція показала, що деякі примітивні форми (зокрема, *Onychonycteris* та *Icaronycteris*) належать до таксонів, сестринських до сукупності всіх сучасних родин рукокрилих [25, 40]. Органи локомоції настільки схожі в усіх рукокрилих, що немає жодних підстав припускати, що вони могли формуватися кілька разів незалежно в різних еволюційних лініях [8, 38–40]. Краніометричні дані теж підтверджують монофілію рукокрилих [47, 38]. Отже, можна припускати, що спільний предок кажанів уже мав спеціалізовані органи локомоції й був здатний до силового польоту. З іншого боку, зрозуміло, немає підстав вважати здатність до польоту спільною предковою рисою примітивних Laurasiatheria.

## Висновки

Таким чином, верхню межу імовірної тривалості формування здатності до польоту можна визначити приблизно в 20 – 25 млн років, що пройшли між відокремленням предків кажанів серед Laurasia-

theria та часом, коли почалася адаптивна радіація справжніх кажанів. Ця оцінка добре узгоджується з оцінками тривалості інших масштабних еволюційних трансформацій. Наприклад, еволюційне перетворення цілком наземних Mesonychia на спеціалізованих китоподібних (Basilosauridae та Dorudontidae) тривало, за різними оцінками, приблизно 10 – 18 млн років [10, 16, 23].

Можливості більш-менш надійно оцінити нижню межу ймовірної тривалості (тобто найменший час, потрібний для масштабної еволюційної перебудови організму, необхідної для набуття здатності до силового польоту та інших унікальних властивостей рукокрилих) наразі немає. Темпи еволюційних трансформацій скелетних структур у рукокрилих можуть бути доволі високими [21], а іноді зменшуються, найімовірніше, через дію стабілізуючого добору [1, 20, 2]. До того ж, можна припускати, що перетворення наземних примітивних етеріїв на здатних до силового польоту пракажанів відбулося досить швидко завдяки еволюційним змінам у системах генної регуляції розвитку кінцівок та деяких інших структур (напр., [12]). Втім, порівняльні молекулярно-генетичні дані свідчать, що формування унікальних рис рукокрилих було зумовлено, щонайшвидше, скоординованою зміною як систем генної регуляції, так і структурних генів (огляд: [3]).

**Подяки.** Хочу подякувати М. А. Гхазалі за допомогу в роботі, обговорення рукопису та цінні рекомендації, М. Ф. Ковтуну, П. В. Пучкову, Б. Сіже та В. М. Титарю – за допомогу та консультації.

1. Гхазалі М.А., Дзевєрін І.І. Механізми дивергенції остроухой (*Myotis blythii*) и большой (*Myotis myotis*) ночниц (Chiroptera, Vespertilionidae): оценка по мандибулярным признакам // Plescotus et al. – 2007. – № 10. – С. 3–13.
2. Гхазалі М.А., Дзевєрін І.І. Оцінка швидкості дивергентної еволюції верхніх зубів у близьких видів нічних *Myotis blythii* та *M. myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Вестн. зоол. – 2010. – Т. 44, № 4. – С. 317–326.
3. Дзевєрін І.І. Генетичні та морфогенетичні трансформації на ранніх етапах еволюції рукокрилих: короткий огляд // Біологічні студії. – 2010. – Т. 4, № 3. – С. 167–174.
4. Дзевєрін І.І., Пучков П.В., Довгаль І.В. Эмпирические основы теории макроэволюции. – 2002. – <http://evolution.powernet.ru/polemics/base.html>.
5. Журавлев А.Ю. Тени зарытых предков // Природа. – 2009. – № 3. – С. 22–29.
6. Ковтун М.Ф. О природе жилкования летательной перепонки рукокрылых // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, вып. 2. – С. 207–217.
7. Ковтун М.Ф. К вопросу о возникновении межпальцевой перепонки в филогенезе рукокрылых (Chiroptera) // Вестник зоологии. – 1979. – № 6. – С. 74–77.
8. Ковтун М.Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. – К.: Наукова думка, 1984. – 304 с.
9. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. – Т. 2. – Пер. с англ. М.: Мир, 1993. – 280 с.
10. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. – Т. 3. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1993. – 312 с.
11. Панютин К.К. Происхождение полета рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). – М.: Наука, 1980. – С. 276–286.
12. Симмонс Н. Встать на крыло // В мире науки. – 2009. – № 3. – С. 50–59.
13. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. – Пер. с англ. – М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1948. – 359 с.
14. Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1983. – 256 с.
15. Beard K.C., Sigé B., Krishtalka L. A primitive vespertilionoid bat from the early Eocene of central Wyoming // C. R. Acad. Sci. Paris. Série II. – 1992. – Т. 314. – P. 735–741.
16. Bejder L., Hall B.K. Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss // Evolution and Development. – 2002. – V. 4, No. 6. – P. 445–458.
17. Currano E.D., Wilf P., Wing S.L., Labandeira C.C., Lovelock E.C., Royer D. L. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene thermal maximum // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2008. – V. 105, No. 6. – P. 1960–1964.
18. Douady C.J., Douzery E.J. P. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of “Insectivora” // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2003. – V. 28. – P. 285–296.
19. Dzeverin I.I. The regressive trend of complex phenotypic structures in neutral evolution // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 1. – С. 53–69.
20. Dzeverin I. The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) // J. Mammal. Evol. – 2008. – V. 15, No. 2. – P. 123–142.
21. Dzeverin I., Ghazali M. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) // Evol. Biol. – 2010. – V. 37, No. 2–3. – P. 100–112.
22. Eick G.N., Jacobs D.S., Matthee C.A. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical

- biogeography of extant bats (Chiroptera) // *Mol. Biol. Evol.* – 2005. – V. 22, No. 9. – P. 1869–1886.
23. *Gingerich P.D.* Land-to-sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals // *Paleobiology*. – 2003. – V. 29, No. 3. – P. 429–454.
  24. *Gunnell G.F., Jacobs B.F., Herendeen P.S., Head J.J., Kowalski E., Msuya C.P., Mizambwa F.A., Harrison T., Habersetzer J., Storch G.* Oldest placental mammal from sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania – Evidence for early evolution of sophisticated echolocation // *Palaeontologica Electronica*. – 2003. – V. 5, No. 3. – 10 p.
  25. *Gunnell G.F., Simmons N.B.* Fossil evidence and the origin of bats // *J. Mammal. Evol.* – 2005. – V. 12, No. 1/2. – P. 209–246.
  26. *Habersetzer J., Storch G.* Ecology and echolocation of the Eocene Messel bats // *European Bat Research 1987*. – Praha: Charles Univ. Press, 1989. – P. 213–233.
  27. *Harrison D. L., Hooker J.J.* Late Middle Eocene bats from the Creechbarrow Limestone Formation, Dorset, southern England with description of a new species of *Archaeonycteris* (Chiroptera: Archaeonycteridae) // *Acta Chiropterologica*. – 2010. – V. 12, No. 1. – P. 1–18.
  28. *Janis C.M.* Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1993. – V. 24. – P. 467–500.
  29. *Jepsen G.L.* Early Eocene bat from Wyoming // *Science*. – 1966. – V. 154, No. 3754. – P. 1333–1339.
  30. *Menu H.* Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 1-e partie: Étude des morphologies dentaires // *Palaeovertebrata*. – 1985. – V. 15, Fasc. 2. – P. 71–128.
  31. *Menu H.* Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilioninés. 2-e partie: Implications systematiques et phylogéniques // *Palaeovertebrata*. – 1987. V. 17, Fasc. 3. – P. 77–150 + 5 pl.
  32. *Menu H., Sigé B.* Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages // *C. R. Acad. Sci. Paris. Série D*. – 1971. – T. 272, No. 13. – P. 1735–1738.
  33. *Norberg U.M.* Ecological determinants of bat wing shape and echolocation call structure with implications for some fossil bats // *European Bat Research 1987*. – Praha: Charles Univ. Press, 1989. – P. 197–211.
  34. *Novacek M.J.* Auditory features and affinities of the Eocene bats *Icaronycteris* and *Palaeochiropteryx* (Microchiroptera, incertae sedis) // *American Museum Novitates*. – 1987. – No. 2877. – P. 1–18.
  35. *Savage R.J.G., Long M.R.* Mammal evolution: an illustrated guide. New York – Oxford: Facts on File Publications, 1986. – vi+259 p.
  36. *Sigé B.* Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du paléogène d'Europe // *Palaeovertebrata*. – 1974. – V. 6. – P. 253–272 + 5 fig.
  37. *Sigé B., Maitre E.* The primitive condition of lower molars among bats // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2007. – V. 27, Supplement to No. 3. – P. 146A.
  38. *Simmons N.B.* The case for chiropteran monophyly // *American Museum Novitates*. – 1994. – No. 3103. – P. 1–54.
  39. *Simmons N.B., Geisler J.H.* Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* – 1998. – V. 235. – P. 1–182.
  40. *Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J., Gunnell G.F.* Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // *Nature*. – 2008. – V. 451. – P. 818–822.
  41. *Smith T., Rana R.S., Missiaen P., Rose K.D., Sahni A., Singh H., Singh L.* High bat (Chiroptera) diversity in the Early Eocene of India // *Naturwissenschaften*. – 2007. – V. 94. – P. 1003–1009.
  42. *Speakman J.* A first for bats // *Nature*. – 2008. – V. 451. – P. 774–775.
  43. *Stadelmann B., Herrera L.G., Arroyo-Cabrales J., Flores-Martínez J. J., May B.P., Ruedi M.* Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) vivesi* // *Journal of Mammalogy*. – 2004. – V. 85, No. 1. – P. 133–139.
  44. *Storch G., Sigé B., Habersetzer J.* Tachypteron franzeni n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera) // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2002. – Bd. 76, H. 2. – P. 189–199.
  45. *Tabuse R., Antunes M., Sigé B.* A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe // *J. Vertebr. Paleont.* – 2009. – V. 29, No. 2. – P. 627–630.
  46. *Teeling E.C., Springer M.S., Madsen O., Bates P., O'Brien S.J., Murphy W.J.* A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record // *Science*. – 2005. – V. 307. – P. 580–584.
  47. *Wible J.R., Novacek M.J.* Cranial evidence for the monophyletic origin of bats // *American Museum Novitates*. – 1988. – No. 2911. – P. 1–19.

Отримано: 20 грудня 2010 р.

Прийнято до друку: 25 січня 2011 р.