

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Юзефович Александр Павлович

**Систематика и границы таксонов листоносов
семейства Hipposideridae (Mammalia: Chiroptera;
Hipposideros Gray, 1831 и близкие роды)**

Специальность 1.5.12 Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2025

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

- Научный руководитель** – *Крусков Сергей Вадимович – кандидат биологических наук*
- Официальные оппоненты** – *Смирнов Дмитрий Григорьевич – доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ Пензенский государственный университет, кафедра зоологии и экологии, профессор*
- Политов Дмитрий Владиславович – доктор биологических наук, ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, лаборатория популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией*
- Матросова Вера Анатольевна – кандидат биологических наук, ФГБУН Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, лаборатория механизмов и контроля трансляции, научный сотрудник*

Защита диссертации состоится «31» марта 2025 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3343>

Автореферат разослан «___» _____ 20__ г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Рукокрылые (Chiroptera) – один из самых эволюционно успешных отрядов млекопитающих, уступающий по своему видовому богатству только грызунам. На сегодняшний день он объединяет немногим менее 1500 видов (Monadjem et al., 2019), относящихся к 21 семейству. Роль методов молекулярной филогенетики является ключевой в изучении систематики этой группы (Teeling et al., 2005; Hutcheon, Kirsch, 2006; Miller-Butterworth et al., 2007; Lack et al., 2010; Foley et al., 2015).

Листоносы Старого Света (Hipposideridae) – одно из самых крупных и древних семейств рукокрылых. В палеонтологической летописи оно известно со среднего эоцена (Legendre, 1982; Eiting, Gunnell, 2009; Smith et al., 2012) и объединяет более 110 современных видов, относящихся к 7 родам (Monadjem et al., 2019). Листоносы распространены в части субтропиков и практически во всех тропических, субэкваториальных и экваториальных климатических зонах Старого Света. Массовые колонии разнообразных по пищевым стратегиям видов этих летучих мышей играют большую роль в экосистемах тропических регионов (Taylor, 2019). Листоносы обладают нехарактерным для большинства рукокрылых сложным типом эхолокации, называемым постоянно-частотной эхолокацией (CF) (Kingston et al., 2001; Jones, Teeling, 2006). CF-эхолокация вместе со специализацией к охоте на разные группы насекомых легла в основу эволюционного успеха и разнообразия этой группы летучих мышей.

В систематике листоносов Старого Света по-прежнему остаётся много белых пятен. Это связано как с недоизученностью структуры наиболее крупного рода семейства – *Hipposideros* Gray, 1931 (в современном его понимании), так и с выявлением криптического разнообразия внутри его видовых комплексов. В наиболее полной морфологической ревизии рода, выполненной Д.Э. Хиллом (Hill, 1963), множество групп видов, отличающиеся размерами, пропорциями черепа, формой ушей и носовых листков, были разделены на три категории без какой-либо формализованной оценки иерархии между ними. А именно: мелкие листоносы, крупные листоносы и отдельная группа листоносов с сильно модифицированными носовыми листками и примитивным строением ушных раковин. Впоследствии молекулярно-генетические исследования подтвердили, что африканские крупные листоносы и листоносы с модифицированными носовыми листками относятся к отдельным родам – *Macronycteris* и *Doryrhina* (Foley et al., 2015; Foley et al., 2017). Монофилия остальных представителей рода *Hipposideros* подтверждается (Murray et al., 2012; Foley et al., 2017; Patterson et al., 2020) или опровергается (Amador et al., 2018; Chornelia, Hughes, 2022) современными работами, основанными на разных генетических данных. Таксономический статус крупных и мелких листоносов в современной системе рода остаётся дискуссионным (Monadjem, 2019).

В наиболее полных по числу исследованных видов работах, затрагивающих большинство азиатских представителей семейства (Murray et al., 2012; Chornelia, Hughes, 2022), филогенетические построения основаны на объединении ядерных и митохондриальных маркеров. При этом приводимое авторами объединение топологий полученных маркеров может вести к искажению результатов и негативно влиять на вклад маркеров ядерной ДНК (Fisher-Reid, Wiens, 2011). Работы, основанные на

множественном использовании ядерных генов (Foley et al., 2017; Patterson et al., 2020), сфокусированы на специфических африканских линиях и практически не уделяют внимания структуре собственно рода *Hipposideros*, особенно его азиатских представителей. Таким образом, филогенетическая структура рода остается малоизученной.

Целью настоящей работы является установление филогенетических связей и таксономическая ревизия азиатских представителей семейства Hipposideridae. В рамках этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Сопоставить филогенетические реконструкции, полученные по митохондриальным и ядерным маркерам.
2. Сопоставить выявленные генетические различия с морфологическими и акустическими особенностями исследованных форм.
3. Оценить времена дивергенции выявленных таксонов.
4. По молекулярным данным предложить филогенетическую гипотезу для рода *Hipposideros* и родственных групп листоносов.
5. На основании полученных филогенетических данных и предыдущих ревизий группы разработать систему надвидовых таксонов внутри семейства Hipposideridae.
6. На основании полученных филогенетических схем уточнить видовые границы, границы ареалов и номенклатуру наиболее широко распространённых в Юго-Восточной Азии видов и видовых комплексов рода *Hipposideros*.

Научная новизна работы

Настоящая работа представляет собой наиболее подробную ревизию азиатских представителей листоносов Старого Света с использованием мультигенного анализа. На основании оригинальных данных и анализа сложной истории изучения систематики семейства предложена новая система групп видов, часть из которых объединена в подрод в составе рода *Hipposideros*. Уточнён таксономический статус и распространение форм двух слабоизученных групп видов листоносов Индокитая. Выявлено не менее трёх форм видового ранга. Впервые обсуждаются многочисленные морфологические параллелизмы и признаки митохондриальной интрогрессии внутри данной группы летучих мышей.

Теоретическая и практическая значимость работы

Исследование вносит вклад в инвентаризацию фауны Юго-Восточной Азии, дополняет сведения о биоразнообразии и распространении одной из древнейших и слабо изученных групп летучих мышей. Полученные филогенетические данные могут быть использованы для дальнейшего изучения проблем видообразования, криптического разнообразия, биогеографии, эволюции морфологических признаков, вирусологических и паразитологических исследований. Уточнение систематики многих форм исследованной группы поможет уточнить их охранный статус и роль в уязвимых тропических сообществах.

Методология и методы исследования

Работа выполнена на основе мультилокусного молекулярно-генетического анализа экземпляров зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Выделение ДНК,

проведение ПЦР, подготовка к секвенированию, обработка данных проводились на базе кабинета молекулярных методов в зоологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Секвенирование ДНК выполнено в лабораториях ЗАО «Евроген» и эволюционной геномики МГУ им. М.В. Ломоносова. В работе обсуждаются морфометрический анализ, качественные морфологические и акустические признаки исследованных таксонов.

Положения, выносимые на защиту

1. Филогения рода *Hipposideros* лишь отчасти согласуется с традиционной системой групп видов внутри него, основанной на морфологических данных. Тем не менее, группы видов могут быть диагностированы по морфологии носовых листков.
2. Видовые комплексы, монофилия которых подержана данными ядерных генов, могут быть представлены неродственными митохондриальными линиями, вероятно вследствие ретикулярных процессов.

Личный вклад автора

Соискатель принимал личное непосредственное участие на всех этапах исследования: при планировании всех этапов работы, сборе материала в полевых условиях во Вьетнаме и Таиланде, сборе генетических, морфометрических (отчасти) и акустических данных, их обработке и филогенетическом анализе, обобщении и интерпретации полученных результатов, подготовке публикаций, статей и докладов. Диссертация включает рисунки и фотографии, сделанные автором.

Степень достоверности результатов

Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объёмом оригинальных и сравнительных данных. Подробное описание молекулярных методов и филогенетического анализа гарантируют воспроизводимость проведённого исследования. Полученные генетические данные, относящиеся к опубликованным статьям, находятся в открытых базах данных Genbank и BoldSystems. Использование современных методов анализа гарантирует корректность интерпретации результатов и сделанных выводов.

Апробация работы

Основные результаты работы были представлены на международной конференции по изучению рукокрылых: International bat research conference (IBRC) (Пхукет, Таиланд, 2019) в виде устного и стендового докладов. Часть результатов была представлена на XI Всероссийском Съезде Териологического Общества при РАН, 2022 и II всероссийской конференции «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию» (Санкт-Петербург, 27 июня 2023) (устные доклады). Результаты работы были также доложены на семинарах лаборатории териологии кафедры и на заседании кафедры зоологии позвоночных.

Публикации

По теме диссертации было опубликовано 5 статей в рецензируемых журналах, индексируемых в базах данных Web of Science, Scopus. Вклад автора в публикации отражен в списке публикаций на странице 23.

Структура и объём диссертации

Диссертация содержит следующие разделы: «Оглавление», «Введение», «Обзор литературы», «Материалы и методы», «Результаты», «Обсуждение», «Заключение», «Выводы», «Благодарности», «Список литературы», включающий 193 источника, 3 из которых опубликованы на русском языке, и «Приложения». Работа изложена на 178 страницах и включает 11 таблиц и 70 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность, сформулированы цель и задачи работы.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы приводится подробное описание современного разнообразия, распространения и особенностей биологии представителей семейства *Hipposideridae*. Перечислены морфологические особенности этой группы и отличия от близкородственных семейств рукокрылых, особенности экологии и охотничьих стратегий листоносов Старого Света. Наиболее подробно приведены сведения о таксономическом разнообразии и истории изучения систематики листоносов Старого Света. Дан обзор ревизий рода *Hipposideros* на основании морфологических, морфометрических, палеонтологических и генетических данных. Для азиатских групп видов *Hipposideros* подробно обсуждаются ситуации криптического разнообразия и спорного таксономического статуса широко распространённых видов и видовых комплексов.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Сбор материала

Материалом послужили пробы тканей 122 летучих мышей, относящимся к 22 видам листоносов Старого Света. Работа была сделана на основе коллекции Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Исследованные образцы были собраны лично автором во Вьетнаме и Таиланде (2019-2023 годы) и его коллегами во Вьетнаме (1990-2021), Таиланде (2020-2022), Мьянме (2019), Индонезии (2019), Эфиопии (2020) и Экваториальной Гвинее (2019). Оригинальные данные получены из 29 локалитетов из которых 20 относятся к Вьетнаму. Всего было получено 647 последовательностей двух митохондриальных и семи ядерных генов. Эта выборка была дополнена 371 последовательностями из генетических баз данных GenBank и проекта «BoldSystems» из работ (Teeling et al., 2000, Eickel et al., 2005, Stoffberger et al., 2010, Foley et al., 2015, Foley et al., 2017, Patterson et al., 2020)

3.2. Молекулярно-генетические методы

Выделение ДНК проводилось стандартным методом фенол-хлороформной депротеинизации (Sambrook, Russell, 2001). Выбор маркеров был обусловлен накопленными и опубликованными по ним данными для исследуемой группы. Митохондриальными маркерами послужили гены цитохром с-оксидазы (*COI*) и цитохрома b (*CytB*). Выбранные для анализа ядерные гены: экзонная часть гена компонента активации рекомбинации (*RAG2*) и 6 интронов – *ABHD11*, *ACO2*, *COPS*,

THY, *SORBS2*, *ROGD12*. Для амплификации и секвенирования были использованы праймеры из работ Matthee et al., 2001, Artyushin et al., 2009 и Igea et al., 2010. Для генов *COI*, *CytB* и *SORBS2* были разработаны оригинальные праймеры. Условия амплификации для каждого гена были подобраны в зависимости от параметров праймеров и длины амплифицируемых фрагментов.

3.3. Филогенетический анализ

Выравнивание последовательностей ДНК проводилось при помощи алгоритма Clustal (Sievers и др., 2011) и MAFFT (Katoh et al., 2018) и с ручной доработкой в программе Bioedit (Hall, 1999). Филогенетические реконструкции по отдельным генам и конкатенированным последовательностям ядерных генов методом ML строились в программе iqtree v1.6.9 (Nguyen и др., 2015). Для выбора моделей молекулярной эволюции использовался алгоритм ModelFinder в той же программе (Kalyaanamoorthy и др., 2017). Для объединения реконструкций по нескольким генам использовались методы MRP (Baum, 1992; Ragan, 1992), ASTRAL-III (Zhang et al., 2017; Rabiee et al., 2019). Байесов анализ проводился в программе MrBayes v3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Молекулярных датировки получены в BEAST (Drummond, Rambaut, 2007). Для оценки времён дивергенции использовалась модель «Random local clock» (Drummond, Suchard, 2010), с 4-мя датировками узлов времён дивергенции, взятыми из работы Foley et al., 2015.

3.4. Морфологические данные

Краниометрические морфологические данные, обсуждаемые в работе и опубликованные в статьях Yuzefovich et al. (2021, 2022), были получены от С.В. Крускопа, которым были обработаны коллекционные материалы из 9 музеев. Для морфометрического анализа было сделано 18 промеров черепа для листоносов из групп «larvatus» (206 экземпляров) и «bicolor» (102 экземпляра), а также исследована морфология бакулюмов этих групп. В работе обсуждаются качественные морфологические характеристики, исследованные на коллекционных экземплярах Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. В рамках исследования внешней морфологии, автором было идентифицировано более 2100 представителей 62 видов семейства Hipsosideridae на портале inaturalist.org.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Филогенетическая структура рода *Hipsosideros* по митохондриальным маркерам

Филогенетические реконструкции по митохондриальным генам *CytB* и *COI* не имеют значительных противоречий. Поддержки на узлах деревьев, полученные разными методами в большинстве случаев имеют сходные значения, а в единичных – взаимодополняют друг друга. Данные по гену *CytB* включают наибольшее количество видов рода *Hipsosideros* (рис. 1). Монофилия рода поддержана методом Байеса, а его базальная радиация не разрешена. Виды мелких африканских и азиатских листоносов образуют множество клад, узлы между которыми не имеют поддержек. К одной из них относится типовой вид рода – *H. speoris* из Индии. Его сестринское положение к отдельной ветви двух африканских мелких листоносов – *H. jonesi* и *H. marisae*, недостаточно поддержано ни одним из методов. Собственные ветви с неопределённой

топологией имеют мелкие эндемики Филиппин (*H. coronatus*) и Новой Гвинеи (*H. calcaratus*).

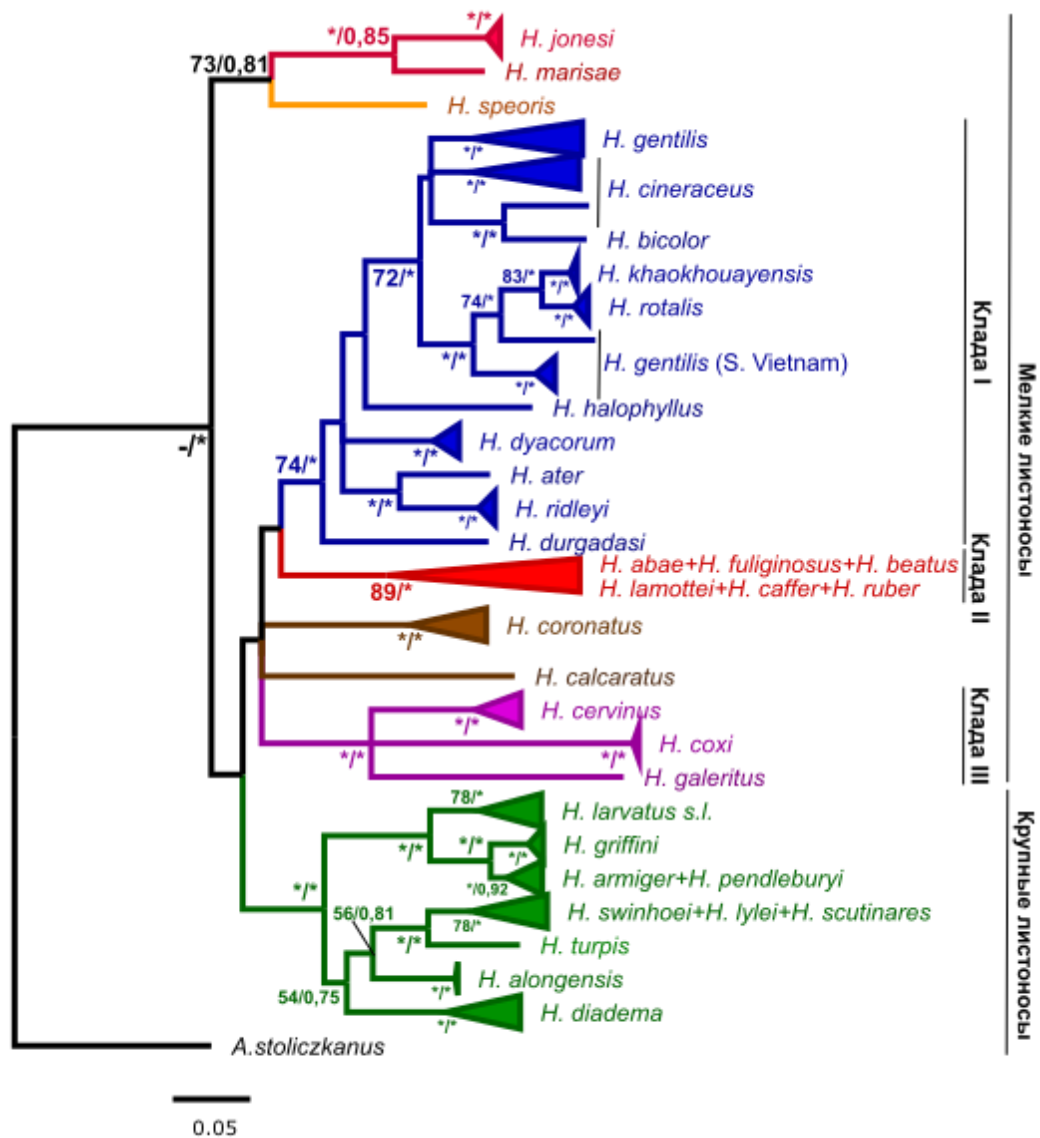


Рисунок 1. Филогенетические отношения листоносов рода *Hippiosideros* по митохондриальному гену *CytB*. В узлах представлены значения бутстреп-поддержки топологии, полученной ML-методом и апостериорная вероятность в методе Байеса (ML/BI; * – максимальное значение: для ML>90%, для байесовского метода >0.95).

Остальные группы мелких форм рода относятся к трём поддержанным кладам, филогенетические отношения которых не разрешены по митохондриальной ДНК. К кладе I относятся азиатские формы, отличающиеся крупными ушами и простым типом носового листка (виды *H. durgadasi*, *H. ridleyi*, *H. ater*, *H. dyacorum*, *H. gentilis*, *H. cineraceus*, *H. rotalis* и *H. khaokhouayensis*). Клада II включает исключительно африканские виды с более сложным строением носовых листков. Клада III объединяет азиатские виды мелких листоносов со сложными носовыми листками (*H. galeritus*, *H. cervinus*, *H. coxi*). Внутри клады I стоит отметить парафилию видов *H. gentilis* и *H. cineraceus*, подробно рассмотренную ниже.

На филогенетическом дереве по гену *CytB* монофилия крупных азиатских листоносов максимально поддержана. При этом базальная группа внутри клады не определена, а некоторые виды являются парафилетическими (напр. *H. armiger* и *H. swinhoei*). Положение видов *H. diadema* и *H. alongensis* не обладает достаточными поддержками. Подробная филогенетическая структура форм из комплекса *H. larvatus*, будет рассмотрена ниже.

4.2. Филогенетические отношения и структура рода *Hipposideros* по ядерным маркерам

Мультилокусный анализ семи ядерных генов, проведённый четырьмя методами, является наиболее информативным, однако включает меньшее количество видов. Большинство узлов дивергенции надвидового уровня поддержаны каждым из методов, а в единичных случаях поддержки от разных методов дополняли недостаточно разрешённую топологию (рис. 2). Каждый из включенных в анализ видов является монофилетическим по данным яДНК.

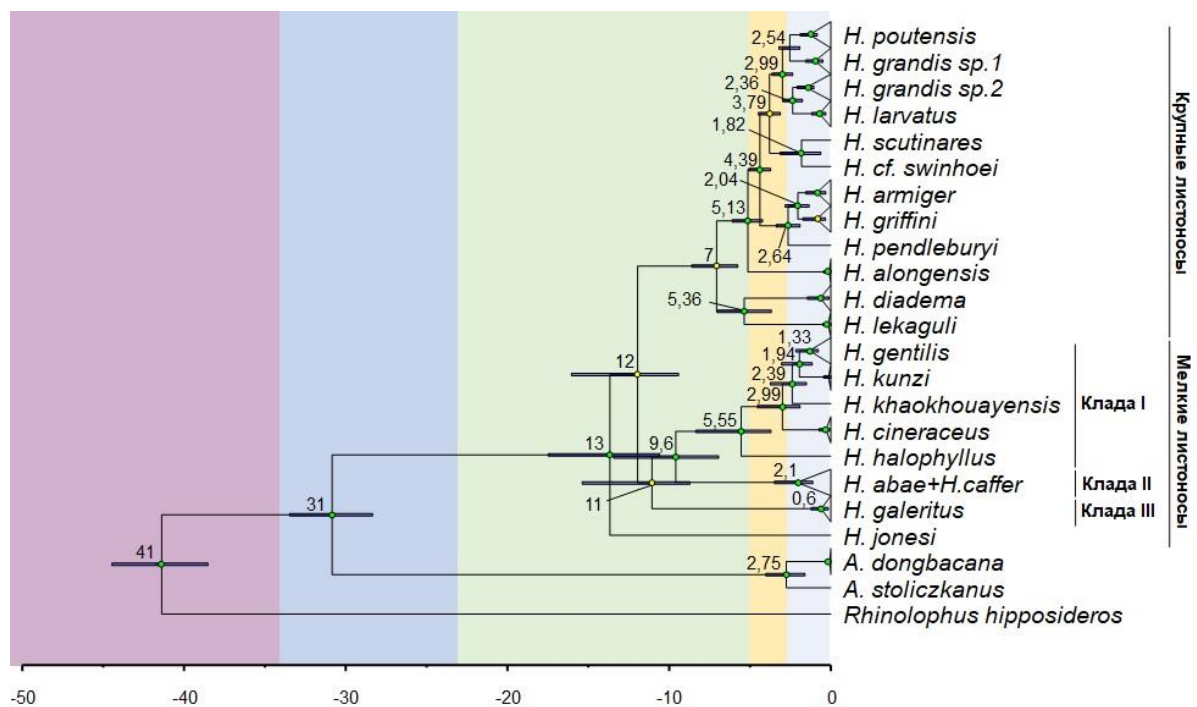


Рисунок 2. Филогенетические отношения представителей родов *Hipposideros* и *Aselliscus*, согласно объединённым топологиям семи ядерных генов, с молекулярными датировками (BEAST, random local clock) и геохронологическими периодами. Зелёным кружком обозначены узлы, поддержанные всеми методами анализа, жёлтыми – поддержанные частью методов анализа.

Впервые при помощи мультилокусного анализа сравнены два вида рода *Aselliscus*, распространённые в Индокитае. Их дивергенция более древняя, чем у близких видов рода *Hipposideros* и датируется 2,7 млн лет. Полученные результаты подтверждают монофилию рода *Hipposideros* и парафилию мелких листоносов внутри него. Африканский вид *H. jonesi* занимает поддержанное корневое положение к остальным представителям рода. Другие мелкие листоносы, включённые в анализ, образуют монофилетическую группу, включающую клады, соответствующие

митохондриальным кладам I, II и III. Монофилия каждой из клад имеет высокие поддержки, а узлы между ними разрешены. Стоит отметить, что морфологически сходные представители клад II и III, имеют независимое сестринское положение к кладе I.

Комбинированные методы мультилокусного анализа поддерживают монофилию и все узлы дивергенции крупных азиатских листоносов. Базальная радиация этой группы значительно более поздняя (7 млн лет), чем дивергенция родственных клад мелких листоносов (11—9 млн лет). Полученные данные подтверждают родство морфологически схожих крупных листоносов, отнесённых в одни группы видов: *H. diadema* и *H. lekaguli*; *H. armiger*, *H. griffini* и *H. pendleburyi*; *H. scutinares* и *H. cf. swinhoei*.

4.3. Криптическое разнообразие форм группы «larvatus» в Юго-Восточной Азии

Данные митохондриальной ДНК поддерживают парафилию представителей комплекса *H. larvatus* (рис. 3А). На филогенетических деревьях по генам *CytB* и *COI*, экземпляры из Ю.-З. Мьянмы образуют собственную ветвь, внешнюю к остальным представителям групп «larvatus» и «armiger». Кроме того, по гену *COI* существует вторая клада, объединяющая экземпляры из Центрального Индокитая, базальная ко всем перечисленным группам.

Остальные представители группы «larvatus» из островной и материковой Ю.-В. Азии монофилетичны. Среди них на деревьях по обоим генам поддержаны клады, соответствующие: Зондской суше, островам Северного и Центрального Вьетнама, материковому С. Вьетнаму и Ю. Китаю, С-В. Мьянме, а также материковому и островному Ю. Вьетнаму и Центральному Нагорью. Филогенетические отношения перечисленных клад были плохо разрешены по обоим генам. Стоит отметить, что по гену *CytB* экземпляры с островов Чам в Ц. Вьетнаме были идентичны формам с Хайнаня.

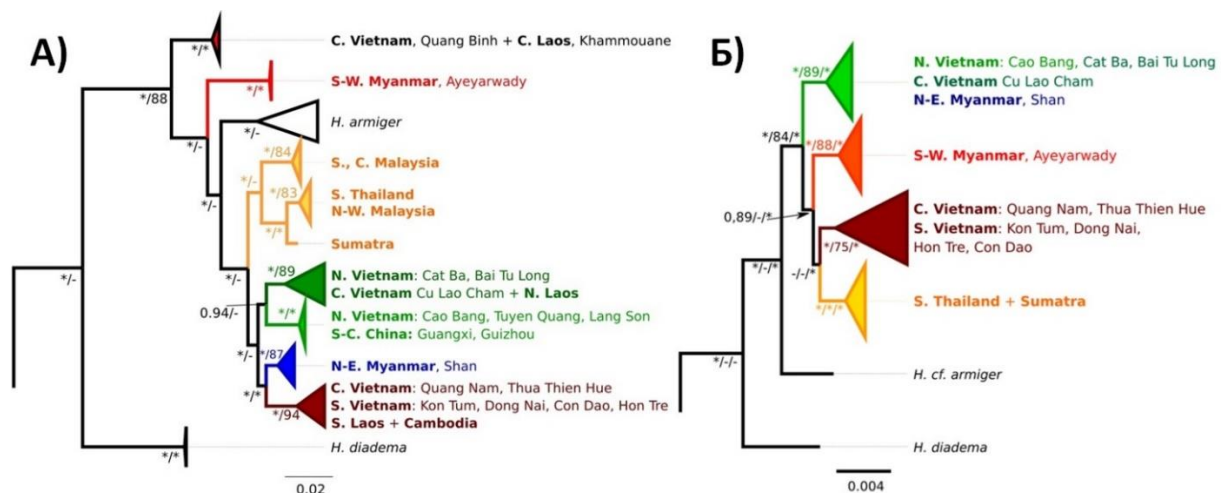


Рисунок 3. Филогенетические отношения представителей группы «larvatus»: А) Митохондриальный ген *COI*, поддержки Mr. Bayes ($* > 0,95$)/ML ($* > 95\%$); Б) Консенсусное дерево по 7 ядерным генам, поддержки: ML ($* > 95\%$) /MRP ($* = 100\%$) (из Yuzefovich et al., 2022).

По данным яДНК группа «larvatus» монофилетична и объединяет четыре клады, поддержанные большинством методов (рис. 2, 3Б). К собственным кладам относятся экземпляры из Зондской суши и Ю.-З. Мьянмы. Состав клады из Ю. Вьетнама и Ц.

Нагорья идентичен данным митохондриальной ДНК. Последняя клада объединяет экземпляры из С. Мьянмы и материкового и островного Северного и Центрального Вьетнама.

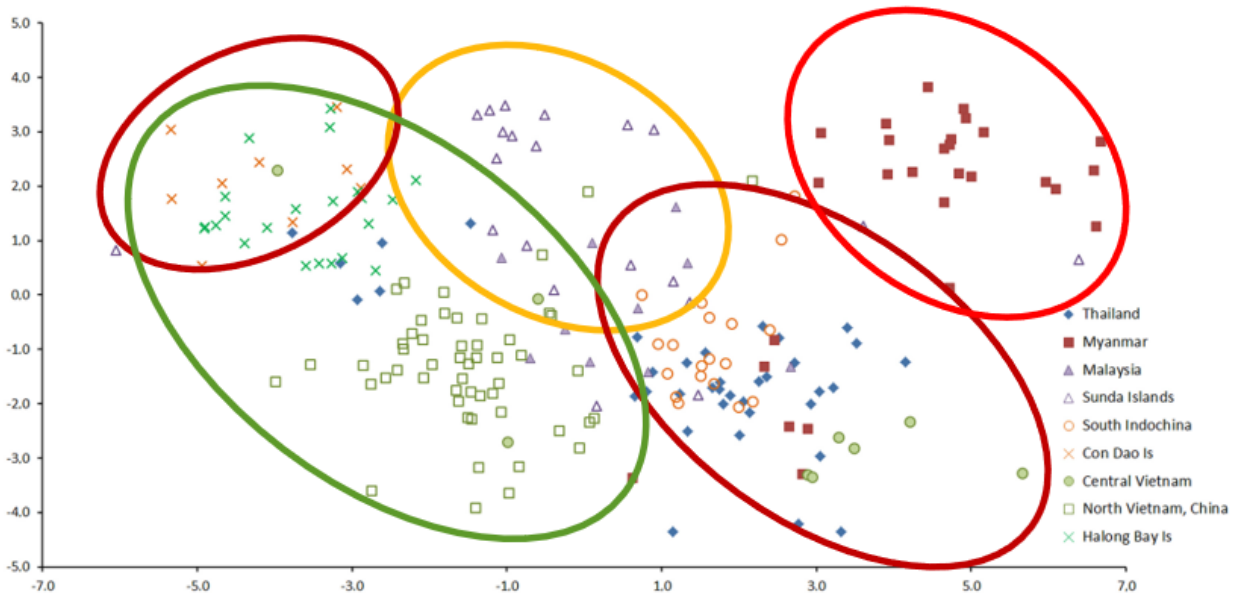


Рисунок 4. Анализ главных компонент по 18 черепным характеристикам для 206 представителей *H. larvatus* s. l. Цветными эллипсами очерчены экземпляры из локалитетов, соответствующих кладам из мультилокусного анализа ядерных генов (по Yuzefovich et al., 2022).

Краниометрические данные, полученные для представителей группы позволяют лучше разделить крупные и мелкие формы, значительно перекрывающиеся по размеру тела (рис. 4). Наиболее мелкие формы относятся к островам Северного и Южного Вьетнама, а также с ними объединяется экземпляр из карстовых районов Ц. Вьетнама. Ближе к ним расположен кластер северных материковых форм из Вьетнама и Китая. Остальные кластеры, объединяющие крупные формы в анализе главных компонент относятся к Малайзии, Мьянме, материковому Ю. Индокитаю и Ц. Нагорью. Наиболее крупные и обособленные из перечисленных форм – экземпляры из Ц. Нагорья и Мьянмы.

Полученные единичные записи сонограмм для особей из Ц. Нагорья, равнинного Южного Вьетнама не противоречат известным литературным данным (Thong et al., 2015; Son et al., 2016). Основная эхолокационная частота мелкой формы из и карстовых районов Ц. Вьетнама (пров. Куангбинь) соответствует 84–85 кГц. У наиболее крупных форм из Ц. Нагорья (пров. Зялай) эта характеристика соответствует 90–94 кГц, а у экземпляров из равнинных лесов Ю. Вьетнама (пров. Донгнай) – 92–97 кГц.

4.4. Криптическое разнообразие форм *H. gentilis*, *H. cineraceus* и *H. galeritus* во Вьетнаме

Согласно филогенетическим реконструкциям по генам *COI* и *CytB*, виды мелких азиатских листоносов из клады I – *H. gentilis* и *H. cineraceus* являются парафилетическими (рис. 1, 5). Вид *H. gentilis* при этом разделён на две поддерживаемые

клады, дистанции между которыми по гену *CytB* достигают значения близкого к уровню межвидовых различий (>9%). В первой кладе экземпляры из Ц. Нагорья и горного и равнинного Ю. Вьетнама имеют поддержанное сестринское положение к видам *H. khaokhouayensis* и *H. rotalis*. Вторая крупная клада объединяет представителей *H. gentilis* из северной половины Вьетнама, южного Китая и Лаоса. Среди них, экземпляры из островного С. Вьетнама объединяются с популяциями из Ю.-В. Китая, подтвержденные в работе Zhao et al., 2015 как подвид *H. gentilis sinensis* по морфометрическим данным. Экземпляры из Ц. Индокитая относятся к отдельной кладе, обособленной от остальных гаплотипов этого вида из Вьетнама.

По данным яДНК вид *H. gentilis* монофилетичен, а единственная поддержанная клада внутри него объединяет формы из равнинного Ю. Вьетнама. Время базальной радиации вьетнамских популяций более позднее, чем у близких видов листоносов и датируется 1,3 млн лет. Стоит отметить, что дискриминантный анализ краниометрических признаков лучше отделяет упомянутую равнинную форму.

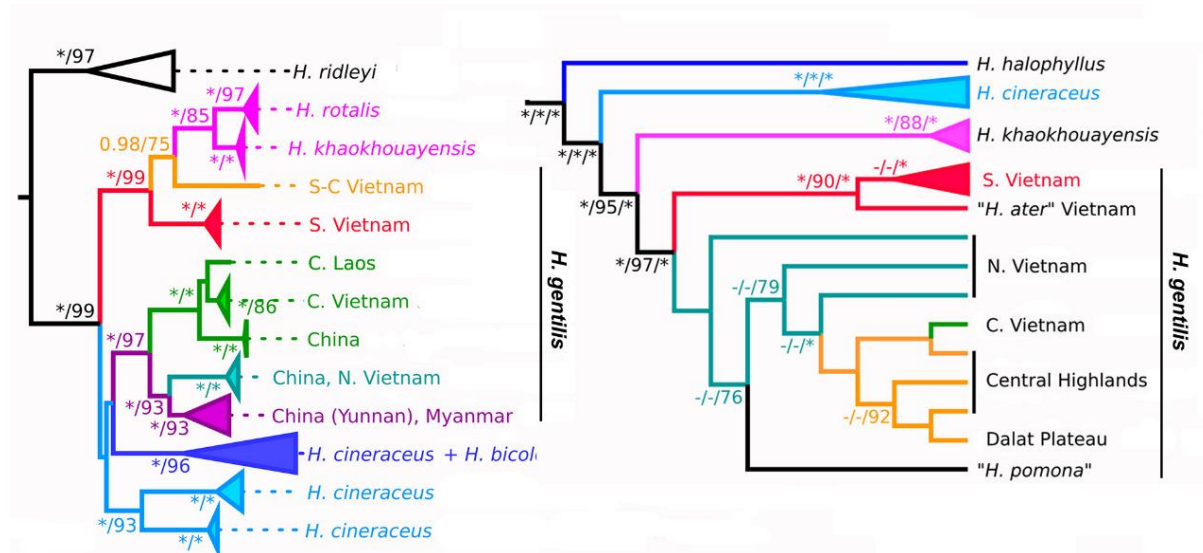


Рисунок 5. Филогенетические отношения мелких листоносов из клады I. Ген *CytB* (слева), поддержки: ML (*>95%)/Mr. Bayes (*>0,95); консенсусное дерево по ядерным генам (справа), поддержки: Mr. Bayes (*>0,95)/ML (*>95%)/MRP (*=100) (из Yuzefovich et al., 2021).

Для вида *H. gentilis* эхолокационные сигналы, записанные в горах Южного Вьетнама (Далатское плато, национальный парк Бидуп-Нуйба) характеризуются самыми низкими частотами (114–115 кГц). Этот результат подтверждается предыдущим исследованием хироптерофауны национального парка (Son et al., 2021).

Похожая ситуация по обоим митохондриальным и ядерным генам прослеживается у более мелкого листоноса *H. cineraceus*. По данным митохондриальной ДНК индокитайские формы этого вида относятся к двум глубоко дивергировавшим кладам, соответствующих южной и северной частям полуострова. Часть малайзийских представителей *H. cineraceus* образует единую кладу с видом *H. bicolor*. По гену *CytB* дистанции между представителями клад составляет 7–8%. По данным ядерных генов этот вид монофилетичен, а для экземпляров из Ц. и Ю. Вьетнама не было выявлено отличий по отдельным генам.

Эхолокационные сигналы, полученные для представителя *H. cineraceus* из Ц. Вьетнама, имеют основную частоту на 124 кГц, что значительно ниже, чем у равнинных популяций из Ю. Вьетнама (147–159 кГц) (Thong, 2015).

Проанализированные по ядерным генам формы *H. galeritus* из Ю. Вьетнама не имеют значимых различий. На супердереве, включавшем экземпляры из равнинного (пров. Донгнай) и горного (пров. Даклак) Вьетнама, монофилия вида максимально поддержана всеми методами. Время дивергенции между горной и равнинной формами составляет 0,6 млн лет.

Вид *H. galeritus* был впервые отмечен на горе Тадунг в провинции Дакнонг Ю. Вьетнама. Эхолокационные сигналы пойманного экземпляра имеют основную частоту равную 101 кГц, что незначительно отличается от литературных данных для популяций этого вида из Далатского плато (Son et al., 2021). Эхолокация представителей вида из равнинного Вьетнама (пров. Донгнай) отличается более высокой частотой – 110 кГц, что соответствует опубликованным данным (Thong et al., 2015).

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Подродовая структура рода *Hipposideros*

5.1.1. Подход к современной систематике рода

Полученные данные поддерживают гипотезу монофилии рода *Hipposideros* и противоречат результатам последней ревизии Rhinolophoidea, основанной на объединённых данных митохондриальной и яДНК (Chornelia, Hughes, 2022). При анализе подродовой систематики мы придерживаемся традиционной системы групп видов, внося в неё минимальные изменения, поскольку не для всех представителей групп существуют полные генетические данные. В качестве групп видов мы принимаем таксоны нестроного ранга, легко диагностируемые морфологически и проходящие критерий монофилии. В истории систематики рода переход от перегруженной синонимами системы подродов, границы которых сложно было интерпретировать по качественным морфологическим признакам, к менее строгим по рангу группам видов, оказался прогрессивным в середине XX века (Tate, 1941; Hill, 1963). С проведением ревизий с использованием генетических данных, система групп *Hipposideros* либо не обсуждалась, либо не претерпевала значительных изменений.

В проведённом анализе выделяемые группы видов, в части случаев соответствуют близкородственным видовым комплексам, хорошо отличающимся морфологически, но характеризующиеся поздним временем дивергенции. Однако в других случаях – это таксоны, время дивергенции и дистанции между которыми по гену *CytB* близки к межродовому уровню, что свидетельствует о потенциальном подродовом или даже родовом статусе (в случае разделения рода *Hipposideros* в последующих ревизиях) (рис. 6). Большинство видов внутри групп проходят критерий, разработанный в генетической концепции вида по дистанциям по гену *CytB* (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006). Однако при парафилетическом положении видов на деревьях по митохондриальной ДНК этот критерий не работает. Для этих случаев, при поддержанной монофилии по ядерным генам, в нашей ревизии используется критерий времени дивергенции исследованных видов. Согласно полученным и сравнительным данным, время дивергенции между близкими видами превосходит 2 млн лет.

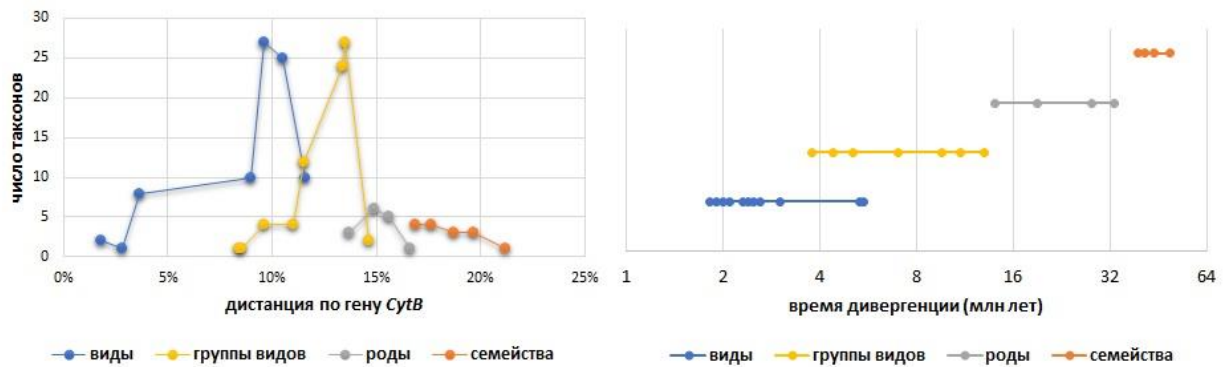


Рисунок 6. Характеристики таксонов семейства Hipposideridae и рода *Hipposideros*. Сравнительные данные, включающие другие семейства, взяты из работ Foley et al., 2015; 2018; Patterson et al., 2020.

5.1.2. Группы видов мелких листоносов

Мелкие листоносы, традиционно относящиеся к одной группе видов в составе рода *Hipposideros*, оказались парафилетичны. Согласно описанию Д.Э. Хилла, группа «bicolor» объединяет мелких листоносов с разнообразным сочетанием признаков специализации носовых листков, ушей и зубного ряда. Внутри группы он выделял подгруппы «galeritus» и «bicolor». В подгруппу «galeritus» объединялись формы с более специализированным укороченным зубным рядом, расширенным ростральным отделом черепа, более сложным строением носовых листков, но меньшими пропорциями ушей. Подгруппе «bicolor» соответствовал морфотип с наиболее примитивной формой носовых листков, неспециализированным зубным рядом и вытянутым черепом, а также крупными округлыми ушами. Виды, имеющие противоположные сочетания перечисленных признаков (*H. obscurus*, *H. dyacorum*, *H. doriae*) в этой системе интерпретировались, как переходные формы между подгруппами. Полученные филогенетические данные опровергают существование системы, построенной Д.Э. Хиллом. Дерево по гену *CytB* демонстрирует политомию двух африканских и нескольких азиатских клад, объединяющих виды мелких листоносов. Однако по данным яДНК группа «bicolor» оказывается парафилетической из-за базального положения африканского вида *H. jonesi*. Вид *H. marisae* близок к *H. jonesi* по последовательности гена *CytB*. Оба вида, а также морфологически сходный с ними *H. curtus* имеют строение ушей и носовых листков, наиболее сходное с азиатскими представителями «bicolor» s. str., однако отличаются развитой парой дополнительных листков и менее выраженной границей среднего и переднего листков. Все три узкоареальных эндемика Центральной Африки имеют разросшуюся и уплощённую межноздrevую септу – признак, встречающийся у некоторых более крупных видов «bicolor» s. str. Это сходство, по-видимому, есть следствие параллелизма. По полученным данным *H. jonesi* и *H. marisae* должны быть отнесены к отдельной группе с названием «jonesi». Их родство с *H. curtus* нуждается в подтверждении.

Для трёх клад мелких листоносов, родство которых было поддержано мультилокусным анализом ядерных генов, лишь отчасти прослеживается соответствие морфотипам «galeritus» и «bicolor». Подгруппа «galeritus» является парафилетической, поскольку её африканские и азиатские представители относятся к разнымкладам (клады II и III, соответственно), сестринским к азиатской кладе «bicolor» s. str. (клада I). Время

дивергенции между тремя кладами и дистанции между ними по гену *CytB* по своим значениям близки к межродовым. В связи с этим, из состава группы «bicolor», должны быть исключены представители азиатской группы «galeritus» и африканской – «caffer». Представители обеих групп сильно похожи морфологически, однако имеют мелкие отличия в строении носовых листков. В группе «caffer» задний листок значительно шире среднего и не имеет поддерживающих септ, а в группе «galeritus» задний листок имеет три развитые опорные септы. Важная диагностическая черта представителей групп – наличие развитых двух пар дополнительных листков, а единственное исключение – это более крупный вид *H. abae* из группы «caffer», имеющий три пары дополнительных листков. Полученные данные согласуются с результатами Foley et al., 2018 и в корне противоречат последней ревизии Chornelia, Hughes, 2022, согласно которой представители группы «caffer» объединяются с видами из африканских родов *Macronycteris* и *Doryrhina* в единую кладу. Внутри неё *Macronycteris* spp. имеют парафилетическое положение, что никак не обсуждается авторами, не приводящими значения поддержек полученной топологии. Это противоречие является важным свидетельством в пользу независимого анализа данных по ядерной и митохондриальной ДНК.

Монофилия азиатских листоносов из группы «bicolor» s. str. поддержана митохондриальными и ядерными данными. Представители группы имеют наиболее простой тип носового листка без развитых дополнительных пар и отличаются разнообразной по форме межноздревой септой. Согласно ревизии Murray et al., 2014 виды *H. dyacorum* и *H. doriae*, имеющие этот тип листков, однако отличающиеся более специализированным зубным рядом, характерным для «galeritus», должны относиться к подгруппе «bicolor».

Политомия клад мелких листоносов, демонстрируемая митохондриальными данными, позволяет сделать вывод о существовании как минимум двух азиатских групп видов, не имеющих близкого родства с остальными представителями рода и отличающихся от них сочетанием морфологических признаков. К монотипической группе, выделенной в ревизии Patterson et al., 2020, относится типовой вид рода – *H. speoris*. Этот мелкий вид распространён в Индии и имеет форму носовых листков, наиболее сходную с таковой у «galeritus», однако отличается развитыми тремя парами дополнительных листков.

Виды с наиболее примитивным типом носовых листков – *H. calcaratus* и *H. coronatus* не родственны остальным мелким листоносам. До объединения в группу «bicolor» (Hill, 1963) эти морфологически сходные виды были классифицированы в отдельную группу «calcaratus» (Tate, 1941). В ревизии Patterson et al., 2020 название «calcaratus» используется для подгруппы, объединяющей *H. calcaratus*, *H. coronatus* и представителей «galeritus», поскольку они относятся к азиатским кладам, не родственным «bicolor» s. str. Как и в случае с другими группами, ранее входившими в «bicolor», мы предлагаем вернуть таксономический статус группе «calcaratus», представители которой отличаются самым примитивным типом носовых листков: их задний листок не имеет развитых опорных септ, подкова не имеет медиальной вырезки и развитой межноздревой септы, а дополнительные пары листков отсутствуют. Принадлежность к группе видов *H. coronatus* и *H. maggietaaylorae*, описанных в

морфологических ревизиях как наиболее сходные с *H. calcaratus* (Smith, Hill, 1981), нуждается в подтверждении.

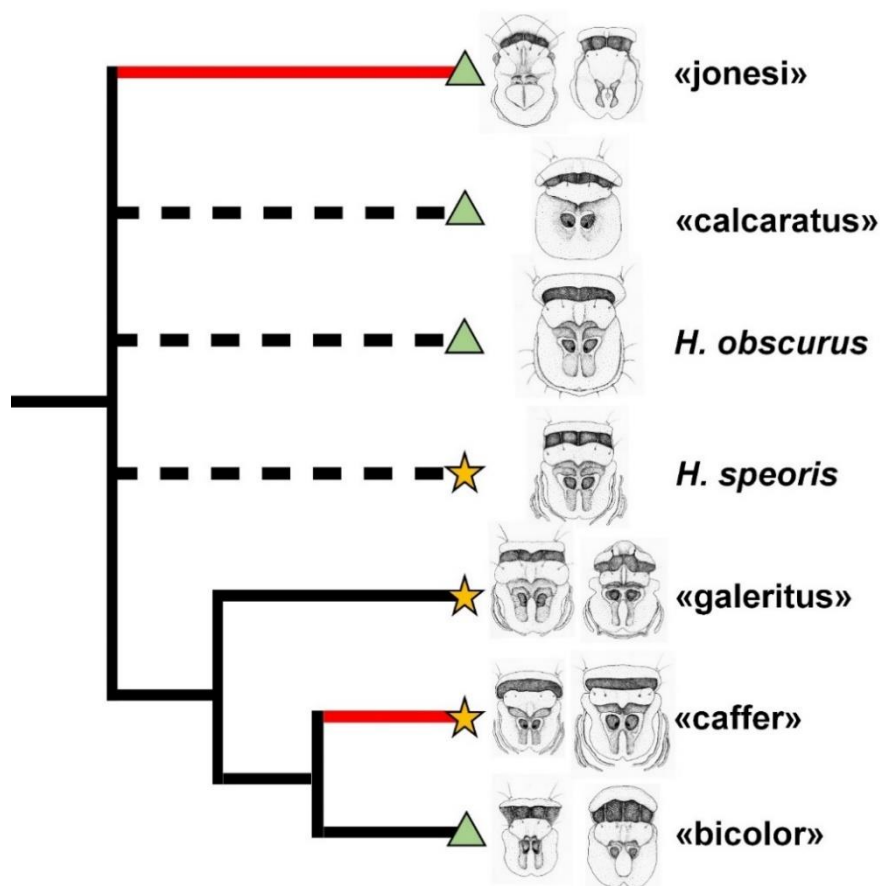


Рисунок 7 Разнообразие типов носовых листков мелких листоносов рода *Hipposideros*, соотнесённое с известными данными об их филогении: фигурами отмечены простой (зелёный треугольник) и сложный (жёлтая звезда) типы; закрашенными линиями отмечены ветви, для которых получена поддерживаемая ядерная топология; красным – африканские группы видов (рисунок автора).

Положение мелких видов *H. obscurus*, *H. boeadii* и *H. hypophyllus* недостаточно поддержано или противоречиво в предыдущих работах, а их сочетание морфологических признаков не позволяет строго классифицировать их в выделенные группы мелких листоносов. Поэтому в нашей системе рода они обозначены как *incertae sedis* (табл. 1).

Можно заключить, что эволюция групп видов мелких листоносов отражает адаптации к разным стратегиям охоты на мелких насекомых. Кормовое поведение, включающее пассивную локацию жертвы, собирательство и использование присад, характерно для групп «*jonesi*», «*calcaratus*» и «*bicolor*», которых объединяет простой тип носового листка, крупные уши с объёмными противокозелками и широкие крылья, нужные для маневренного полёта. Для групп «*speoris*», «*caffer*» и «*galeritus*» прослеживается адаптация к охоте в полёте и более сложный тип носовых листков для активного лоцирования жертвы. При этом специализация челюстей и зубного ряда может быть разной внутри групп, в зависимости от размера и типа добычи.

Таблица 1. Система рода *Hipposideros*, основанная на сопоставлении ранее опубликованных данных и данных этой работы ((?)) – положение в системе данного

таксона не было достаточно подтверждено молекулярными маркерами; зелёным отмечены изменения, внесённые в данной ревизии).

род *Hipposideros*

incertae sedis	группа "caffer"	подрод <i>Gloionycteris</i>
<i>H. boeadii</i>	<i>H. abae</i>	группа "diadema"
<i>H. obscurus</i>	<i>H. beatus</i>	<i>H. demissus</i>
<i>H. hypophyllus</i>	<i>H. caffer</i>	<i>H. diadema</i>
группа "jonesi"	<i>H. fuliginosus</i>	<i>H. dinops</i>
<i>H. curtus (?)</i>	<i>H. lamottei</i>	<i>H. inexpectatus (?)</i>
<i>H. jonesi</i>	<i>H. ruber</i>	<i>H. inornatus</i>
<i>H. marisae</i>	<i>H. tephros</i>	<i>H. lankadiva</i>
группа "megalotis"	группа "bicolor"	<i>H. lekaguli</i>
<i>H. megalotis (?)</i>	<i>H. antricola</i>	<i>H. pelingensis</i>
группа "speoris"	<i>H. ater</i>	группа "alongensis"
<i>H. speoris</i>	<i>H. bicolor</i>	<i>H. alongensis</i>
группа "calcaratus"	<i>H. cineraceus</i>	группа "swinhoei"
<i>H. calcaratus</i>	<i>H. doriae</i>	<i>H. lylei</i>
<i>H. coronatus (?)</i>	<i>H. durgadasi</i>	<i>H. scutinares</i>
<i>H. maggietylorae (?)</i>	<i>H. dyacorum</i>	<i>H. swinhoei</i>
группа "galeritus"	<i>H. einnaythu</i>	группа "armiger"
<i>H. breviceps (?)</i>	<i>H. fulvus</i>	<i>H. armiger</i>
<i>H. cervinus</i>	<i>H. gentilis</i>	<i>H. griffini</i>
<i>H. coxi</i>	<i>H. halophyllus</i>	<i>H. pendleburyi</i>
<i>H. crumeniferus (?)</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	<i>H. turpis (?)</i>
<i>H. galeritus</i>	<i>H. kingstonae</i>	группа "larvatus"
<i>H. papua (?)</i>	<i>H. kunzi</i>	<i>H. grandis sp. 1</i>
<i>H. pygmaeus</i>	<i>H. macrobullatus (?)</i>	<i>H. grandis sp. 2</i>
группа "muscinus" (?)	<i>H. nequam (?)</i>	<i>H. khasiana (?)</i>
<i>H. corynophyllus (?)</i>	<i>H. nicobarulae</i>	<i>H. larvatus</i>
<i>H. edwardshilli (?)</i>	<i>H. orbiculus</i>	<i>H. madurae (?)</i>
<i>H. muscinus (?)</i>	<i>H. pomona</i>	<i>H. poutensis</i>
<i>H. semoni (?)</i>	<i>H. ridleyi</i>	<i>H. sorenseni (?)</i>
<i>H. stenotis (?)</i>	<i>H. rotralis</i>	<i>H. sumbae (?)</i>
<i>H. wollastoni (?)</i>		

5.1.3. Группы видов крупных листоносов

Монофилия крупных азиатских листоносов поддержана и ядерными и митохондриальными данными. Однако, согласно последним, некоторые виды и выделенные по морфологическим признакам группы видов парафилетичны. Тем не менее, монофилия каждой из известных групп видов поддержана мультилокусным анализом ядерных генов, а их дивергенция более поздняя, чем у групп мелких листоносов. Можно заключить, что морфологически отличные представители разных групп крупных листоносов более близкородственны, чем мелкие листоносы, относимые ранее в единую группу «bicolor». Для отражения этой особенности в системе рода, виды крупных азиатских листоносов следует объединить в таксон более высокого ранга – подрод *Gloionycteris* Gray, 1866. Его представители характеризуются не только крупным

размером, но и наиболее крупными пропорциями челюстей и жевательных мышц, наиболее специализированным (укороченным) зубным рядом и наиболее сложными и разнообразными типами носовых листков.

Вид *H. alongensis* имеет сложную таксономическую историю, поскольку был описан, как наиболее крупный подвид *H. larvatus*, однако впоследствии отнесён к виду *H. turpis* в составе группы «armiger» (Topal, 1975). Строение носовых листков этого вида наиболее сходно с таковым у *H. larvatus*, однако имеет уникальную особенность: позади задних носовых листков вокруг лобной железы у взрослых самцов развиваются мясистые выросты, полностью отсутствующие у самок. Такой вариант полового диморфизма, по-видимому, является предковым по отношению к видам из групп «armiger» и «swinhoei», у которых мясистые выросты у самцов более крупные, а в слаборазвитом состоянии присутствуют и у самок (рис. 8). Эта гипотеза соответствует базальному положению *H. alongensis* по отношению к перечисленным группам, что поддерживается данными яДНК. Соответственно, вид должен быть отнесён к собственной монотипической группе в составе подрода *Gloionycteris*.

В группе «armiger» мультилокусный анализ поддерживает видовой статус *H. armiger*, *H. griffini*, *H. pendleburyi* – сильно перекрывающихся по размеру, однако отличающихся эхолокационными частотами видов (Thong et al., 2012a). Полученные данные подтверждают родство вида *H. lekaguli* с представителями группы «diadema», к которой он был отнесен из-за схожих краниальных особенностей (Thonglongya, Hill, 1974). Для вида характерен уникальный более специализированный тип носового листка, встречающийся также у *H. coxi* в группе «galeritus».

На морфологическое разнообразие групп видов наиболее крупных листоносов из материковой Ю.-В. Азии, по-видимому, повлиял половой отбор, приведший к ярко выраженному половому диморфизму. В результате него, представители групп «alongensis», «armiger» и «swinhoei» наиболее сильно отличаются признаками, связанными именно с половым диморфизмом: разросшимися мясистыми выростами, модификациями носовых листков и разной формой роstralного отдела черепа вследствие этого разрастания. Вид *H. alongensis* имеет узкий ареал, связанный с карстовыми местами обитания С. Индокитая, а распространение групп «armiger» и «swinhoei» ограничено материковой Восточной и Ю.-В. Азией. Для представителей последних характерно образование крупных совместных пещерных колоний, внутри которых для самцов *H. armiger* описано агрессивное территориальное поведение, включающее распознавание особей *H. swinhoei* (Quin et al., 2020). Из перечисленных фактов можно предположить, что действие полового отбора шло на локальные массовые колонии крупных листоносов сходного размерного класса, живущих в Северном Индокитае. В подтверждение этой гипотезы, в Северном Индокитае полностью отсутствуют представители группы «diadema», также крупнейшие по размеру среди *Gloionycteris*, однако не имеющие столь выраженного полового диморфизма носовых листков.

Базальное положение мелкой формы из Северного Индокитая позволяет сделать предположение о том, что группа «larvatus» происходит из этого региона и впоследствии расселилась в Южный Индокитай и на Зондскую сушу. На территории современного Северного Индокитая отсутствуют азиатские группы видов мелких листоносов рода

Hipposideros, обладающие сложным строением носовых листков («speoris» и «galeritus»), что могло быть причиной для перехода представителей *Gloionycteris* в мелкоразмерный класс.

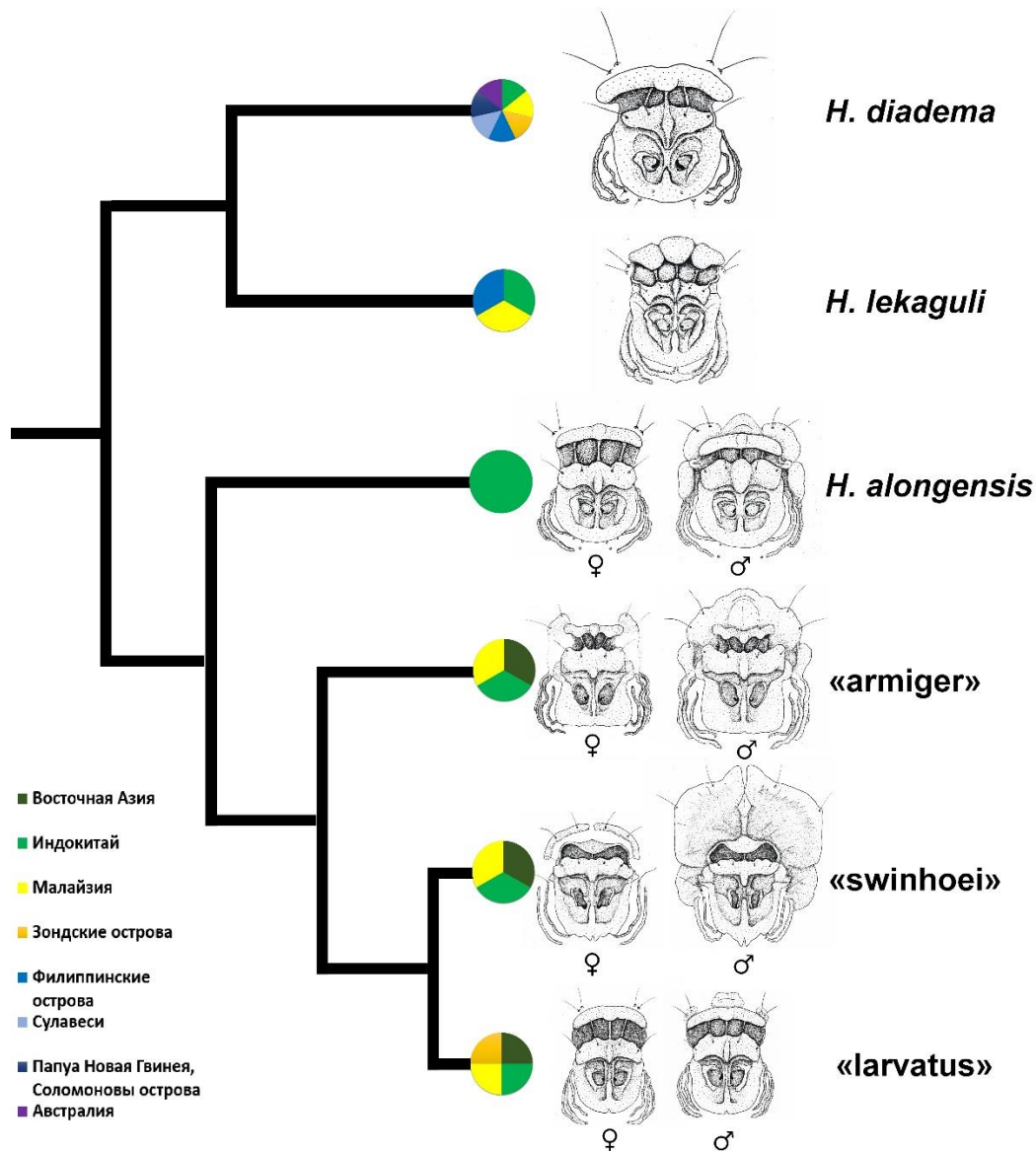


Рисунок 8. Все типы носовых листков крупных азиатских листоносов из рода *Hipposideros*, соотнесённые с полученными данными об их филогении. Цветом отмечено современное распространение обсуждаемых таксонов (рисунки автора).

5.2. Криптическое разнообразие

5.2.1. Группа «larvatus»

Мультилокусный анализ ядерных генов позволяет разделить представителей комплекса «larvatus» из материковой Юго-Восточной Азии на 4 вида, дивергенция которых датируется 2–2,5 млн лет. При этом, отличия исследованных форм по митохондриальным и морфометрическим данным лишь отчасти соответствуют полученной топологии и должны интерпретироваться как подкрепляющий аргумент. Собственно, *H. larvatus* описан с о. Ява, поэтому формы, обитающие к Югу от перешейка

Кра, мы относим к этому виду. Дополнительным доказательством является форма бакулюма экземпляра из Южного Таиланда, идентичная *H. larvatus* с Явы (Yuzefovich et al., 2022).

Более крупный вид, по описанию наиболее сходный с *H. grandis*, распространён в Южном Индокитае. Для него характерны мелкие пропорции бакулюма (Kruskop, 2015), более тёмная окраска и высокие эхолокационные частоты (90–99 кГц). Популяции этого вида из среднегорных лесов Ц. Нагорья имеют наиболее крупные размеры тела и более низкую эхолокационную частоту (90–94 кГц). Кроме того, к виду относятся одни из самых мелких представителей комплекса, обитающие на островах Кондао в Ю. Вьетнаме, описанные как отдельный подвид *H. g. consonensis* (Kruskop, 2015).

Крупная форма из Ю-З. Мьянмы относится к отдельному виду, однако какая из перечисленных форм представляет собой «настоящего» *H. grandis*, невозможно определить без сравнительного материала из типовой территории – Ц. Мьянмы. В этой ситуации мы оставляем открытую номенклатуру: *H. cf. grandis* sp. 1 (Ю-З. Мьянма) и *H. cf. grandis* sp. 2 (Ю. Вьетнам).

Молекулярные данные поддерживают смену ранга для формы *H. poutensis* с подвидового на видовой. Этот представитель комплекса описан с о. Хайнань и отличается относительно мелким размером и пропорциями черепа, более крупными пропорциями бакулюма (Kruskop, 2015) и более светлой окраской. Из анализа морфометрии и митохондриальных маркеров следует, что *H. poutensis* широко распространён в Северном Индокитае, однако южная граница его ареала остаётся не изученной. Генетические данные подтверждают обитание этого вида на островах Чам и в карстовых районах провинции Куангбинь в Ц. Вьетнаме. Впервые полученные записи эхолокации из Ц. Вьетнама и литературные сведения из Китая и С. Вьетнама (Thabah et al., 2006; Zhang et al., 2009; Furey et al., 2009a) позволяют заключить, что *H. poutensis* отличается более низкими частотами (80–90 кГц), чем у *H. cf. grandis* sp. 2. Таким образом, предположение о том, что для аллопатрических представителей «*larvatus*» эхолокационная частота не является важным таксономическим признаком (Thabah et al., 2006), опровергается в нашей работе.

5.2.2. Таксономический статус *H. gentilis*, *H. cineraceus* и *H. galeritus* во Вьетнаме

Из несоответствия топологий, полученных для митохондриальной и яДНК, можно предположить, что популяции *H. gentilis* из Ю. Вьетнама и Ц. Нагорья получили митохондриальную ДНК от общего предка *H. khaokhouayensis/rotalis*. В настоящее время эти популяции не имеют прямого контакта, а в зоне симпатрии *H. gentilis* и *H. khaokhouayensis* на островах Северного Вьетнама не было выявлено подобных следов интрогрессии. Из других возможных причин несоответствия между митохондриальными и ядерными данными можно предположить сохранение анцестрального полиморфизма, что, однако, менее вероятно. Проверка той или иной гипотезы требует большего количества материала, и использования дополнительных маркеров (например, микросателлитов).

Поддержанная монофилия вьетнамских популяций *H. gentilis* по ядерным маркерам и их позднее время дивергенции опровергает предположение, что они относятся к разным видам (Francis et al., 2010). Тем не менее, форма из равнинного

Южного Вьетнама, имеющая отличия по ядерным, митохондриальным и краниометрическим данным должна быть отнесена к отдельному подвиду.

Для широко распространённых во Вьетнаме мелких листоносов – *H. gentilis*, *H. galeritus* и *H. cineraceus*, были выявлены формы, значительно отличающиеся эхолокационными частотами. Однако полученные для них генетические данные не обнаруживают значительных отличий от представителей других популяций этих видов. Можно заключить, что горные системы Южного Вьетнама, сыгравшие важную роль в последовательном расселении, изоляции и видообразовании представителей других родов рукокрылых, не оказали значительного влияния на современное разнообразие видов *Hipposideros*. Генетические данные также подтверждают разное происхождение островной фауны Вьетнама: материковые и островные популяции Ю. Вьетнама наиболее близкородственны (Nguyen et al., 2022), а популяции островов из Ю.-Ц. Вьетнама генетически идентичны формам из Тонкинского залива.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные значительно углубляют и детализируют представления о систематике Hipposideridae и распространении видов этого семейства в материковой Юго-Восточной Азии. Несмотря на то, что мультилокусный анализ включал меньшее количество маркеров, чем в работах с большим массивом данных (напр., Patterson et al., 2020; Chornelia, Hughes, 2022), методы объединения топологий MRP и ASTRAL оказались достаточно эффективны в разрешении слабо поддержанной топологии по митохондриальным и отдельным ядерным генам. Полученные датировки времён дивергенции являются важным критерием для интерпретации филогении, ранга и границ таксонов Hipposideridae на её основе. Традиционная система групп видов рода *Hipposideros* лишь отчасти противоречила филогенетическим отношениям внутри рода, что позволяет не только упорядочить внутривидовую структуру, но и лучше интерпретировать морфологические параллелизмы и направления специализации внутри исследованных групп.

С другой стороны, часть выявленных форм, потенциально являющиеся не описанными таксонами, нуждаются в дальнейшем изучении на большем материале. К ним относятся *H. cf. grandis* из Мьянмы, *H. cf. swinhoi* из Южного Вьетнама, *H. cf. gentilis* из Южного и Центрального Вьетнама. В макросистеме семейства наиболее важным вопросом остаются родственные связи *H. speoris*, а также филогенетические отношения *An. ornatus*, *H. megalotis*, *H. boeadii*, *H. obscurus* и положение групп «calcaratus» и «muscinus».

ВЫВОДЫ

1. Наши данные подтверждают сестринское положение клады *Aselliscus/Coelops* относительно *Hipposideros*. Данные по ядерным генам подтверждают видовую самостоятельность *Aselliscus dongbacana*.

2. Род *Hipposideros* монофилетичен, однако морфологическая группа мелких листоносов в его составе парафилетична, а крупные азиатские листоносы образуют монофилетическую группу.

3. Род *Hipposideros* может быть разделён на группы видов, представляющие собой монофилетические группы по генетическим данным, обладающие набором диагностических морфологических признаков. Группы видов крупных листоносов, выделяемые по строению носовых листков, поддерживаются данными ядерной ДНК.

4. Время дивергенции групп видов относится к второй половине миоцена-началу плиоцена, а время дивергенции видов внутри групп – к позднему плиоцену-плейстоцену.

5. Характеристики эхолокационных сигналов служат важной диагностической чертой видов крупных листоносов, но демонстрируют внутривидовую изменчивость для видов мелких листоносов.

6. В систему рода *Hipposideros* внесены следующие таксономические уточнения:

а) Из состава группы «bicolor» исключены группы «jonesi», «calcaratus», «galeritus» и «caffer».

б) Группы видов крупных листоносов относятся к отдельному подроду *Gloionycteris*. В его составе вид *H. alongensis* по уникальному строению носовых листков и по данным яДНК отнесён к собственной группе видов. Вид *H. lekaguli* относится к группе «diadema»; в составе группы «armiger» статус *H. griffini* и *H. pendleburyi* поддержан анализом ядерных генов.

в) На территории материковой Юго-Восточной Азии обитают не менее четырех видов из группы «larvatus». Северный и, отчасти, Центральный Индокитай населяет мелкая форма *H. poutensis*. Крупные формы из Юго-Западной Мьянмы и Южного Вьетнама, морфологически сходные с *H. grandis*, относятся к двум разным видам.

г) Популяции *H. gentilis* из северного Вьетнама относятся к подвиду *H. g. sinensis*. Равнинная форма *H. gentilis* из Южного Вьетнама наиболее генетически обособлена от прочих популяций и должна быть выделена в отдельный подвид.

Благодарности

Выражаю огромную признательность моему научному руководителю – Сергею Вадимовичу Крускопу за неоценимую помощь на каждом из этапов работы. Благодарю Михаила Владимировича Калякина и Анну Андреевну Банникову за важные методические замечания и правки готового текста диссертации. Анне Андреевне выражаю искреннюю благодарность за поддержку, консультации и предоставленный доступ к возможностям лаборатории. Приношу особенную благодарность Илье Витальевичу Артюшину за многолетнее обучение, поддержку и помощь в биоинформатической части работы. Выражаю признательность Леониду Петровичу Корзуну и Николаю Андреевичу Пояркову за помощь и координацию работы во Вьетнаме. Благодарю руководство Российско-Вьетнамского Тропического Центра и лично Андрея Николаевича Кузнецова за организацию экспедиций и важные методические замечания при подготовке текста диссертации. Благодарю Татьяну Владимировну Неретину за предоставленную дополнительную возможность секвенирования.

Отдельно выражаю благодарность Нгуену Чунг Шону, Алексею Евгеньевичу Скопину, Денису Алексеевичу Васенькову и Марату Темирхановичу Макену за предоставленные образцы из Вьетнама, Мьянмы, Эфиопии и Экваториальной Гвинеи.

Также хочу поблагодарить своих близких друзей и коллег, помогавших мне и поддерживавших меня на разных этапах работы: Е.А. Солодову, В.О. Бурскую, В.А. Грицышина, В.С. Лебедева, Н.С. Севастьянова, П.В. Ющенко, С.С. Жукову, Д.В. Чеснокову, А.А. Новикова и Е.С. Соломатину.

Публикации по теме диссертации в журналах, индексируемых в Scopus, WoS, RSCI

Юзефович А. П., Артюшин И. В., Распопова А. А., Банникова А. А., Крускоп С. В. Опыт построения филогении листоносов рода *Hipposideros* по ядерным генным маркерам // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 493. – №. 1. – С. 417-422. DOI: 10.31857/S2686738920040253 (ПЕРЕВОДНАЯ ВЕРСИЯ **Yusefovich A.P.**, Artyushin I.V., Raspopova A.A., Bannikova A.A., Kruskoop S.V. An attempt to reconstruct the phylogeny of the *Hipposideros* leaf-nosed bats based on nuclear gene markers // Doklady Biological Sciences. – 2020. – Т. 493. – № 1. – С. 136-140. SJR: 0.223) 0,693 п.л./ 0,462 п.л. РИНЦ 1,32

Yuzefovich A. P., Artyushin I. V., Kruskoop S. V. Not the cryptic species: Diversity of *Hipposideros gentilis* (Chiroptera: Hipposideridae) in Indochina // Diversity. – 2021. – V. 13. – №. 5. – P. 218. DOI: <https://doi.org/10.3390/d13050218> 1,964 п.л./ 1,5 п.л. SJR: 0.585

Yuzefovich A. P., Artyushin I. V., Skopin A. E., Nguyen T.S., Kruskoop S. V. Taxonomic diversity of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in mainland Asia // Zootaxa. – 2022. – V. 5200. – №. 1. – P. 73-95. DOI: 10.11646/zootaxa.5200.1.6. 1,810 п.л./ 0,708 п.л. SJR: 0.513

Nguyen T.S., **Yuzefovich A. P.**, Kruskoop S. V. First documented bat records on the Hon Tre Island, Nha Trang Bay, Vietnam // Russian Journal of Theriology. – 2022. – V. 21. – P. 115-122. DOI: 10.15298/rusjtheriol.21.2.02 0,924 п.л./ 0,289 п.л. SJR: 0.169

Kruskoop S. V., **Yuzefovich A. P.**, Dang C. H., Zhukova S. S., Hoang T. T., Vuong T. T., Fukui D., M. Motokawa, H.T. Bui, Nguyen T.S. Surveys of bats (Mammalia, Chiroptera) in the Tay Con Linh Mountains, Vietnam // Russian Journal of Theriology. – 2024. – V. 23 (2) – P. 99-113. DOI: 10.15298/rusjtheriol.23.2.01 1,733 п.л./ 0,462 п.л. SJR: 0.169