

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. Ломоносова  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**Юзефович Александр Павлович**

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

1.5.12 Зоология

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
Сергей Вадимович Крускоп

Москва – 2025

## ОГЛАВЛЕНИЕ

1	ВВЕДЕНИЕ.....	6
1.1	Актуальность и степень разработанности темы исследования, цели и задачи исследования .....	6
1.2	Научная новизна работы .....	8
1.3	Объект и предмет исследования.....	8
1.4	Теоретическая и практическая значимость работы.....	9
1.5	Методология и методы исследования.....	9
1.6	Положения, выносимые на защиту .....	9
1.7	Личный вклад автора .....	10
1.8	Степень достоверности результатов .....	10
1.9	Апробация работы.....	10
1.10	Публикации на тему диссертации .....	11
1.11	Структура и объём диссертации .....	11
2	ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
2.1	Семейство Hipposideridae в современной систематике рукокрылых .....	12
2.1.1	Современные представления о систематике рукокрылых .....	12
2.1.2	Семейство Hipposideridae: происхождение и систематика .....	13
2.1.3	Современное распространение семейства Hipposideridae.....	14
2.1.4	Экологические особенности Hipposideridae .....	16
2.1.5	Постоянно-частотная эхолокация.....	17
2.1.6	Морфологические особенности .....	20
2.2	Особенности рода <i>Hipposideros</i> .....	26
2.2.1	Систематическое положение рода <i>Hipposideros</i> в составе листоносов Старого Света. 26	26
2.2.2	Распространение и места обитания рода <i>Hipposideros</i> .....	26
2.2.3	Экологические особенности рода <i>Hipposideros</i> .....	27
2.3	Систематика рода <i>Hipposideros</i> .....	28
2.3.1	Морфологическая систематика.....	28
2.3.2	Предковое разнообразие .....	32
2.3.3	Кладистика на основе морфометрии .....	34
2.3.4	Ревизии на основе молекулярных маркеров.....	36

2.4	Криптическое разнообразие <i>Hipposideros</i> в Юго-Восточной Азии.....	41
2.4.1	Группа «larvatus».....	41
2.4.2	Группа «armiger».....	44
2.4.3	Группа «swinhoei».....	45
2.4.4	Группа «diadema».....	46
2.4.5	Группа «bicolor».....	47
2.5	Листоносы Старого Света в фауне рукокрылых Вьетнама .....	50
2.5.1	Фауна рукокрылых Северного Вьетнама.....	51
2.5.2	Фауна рукокрылых Центрального Вьетнама.....	51
2.5.3	Фауна рукокрылых Южного Вьетнама.....	52
2.5.4	Специфика распространения представителей Hipposideridae во Вьетнаме .....	52
3	МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	55
3.1	Сбор материала.....	55
3.1.1	Исследованные образцы.....	55
3.1.2	Сравнительные генетические данные .....	56
3.1.3	Морфологические данные.....	58
3.2	Выделение ДНК.....	58
3.3	Амплификация и секвенирование ДНК .....	59
3.3.1	Праймеры.....	59
3.3.2	ПЦР и секвенирование.....	60
3.4	Анализ данных.....	61
3.4.1	Выравнивание последовательностей.....	61
3.4.2	Филогенетический анализ .....	61
4	РЕЗУЛЬТАТЫ.....	63
4.1	Филогенетические отношения <i>Hipposideros</i> и <i>Aselliscus</i> .....	63
4.1.1	Филогения рода <i>Hipposideros</i> по мт. маркерам.....	63
4.1.2	Филогения рода <i>Hipposideros</i> по ядерным маркерам .....	66
4.2	Структура филогенетических взаимоотношений «мелких» листоносов ...	67
4.2.1	Филогенетические отношения <i>H. gentilis</i> по мт. генам .....	67
4.2.2	Филогенетические отношения <i>H. cineraceus</i> по мт. генам .....	69
4.2.3	Филогенетические отношения азиатских круглоухих листоносов по ядерным генам .	69
4.2.4	Морфометрический анализ <i>H. gentilis</i> .....	71
4.2.5	Отличия форм <i>H. galeritus</i> по ядерным генам.....	73

4.3	Структура филогенетических взаимоотношений «крупных» листоносов	74
4.3.1	Филогения крупных листоносов по мт. генам	74
4.3.2	Филогения крупных листоносов по ядерным генам	74
4.3.3	Филогенетические отношения представителей группы «larvatus» по мт. генам	75
4.3.4	Филогенетические отношения представителей группы «larvatus» по ядерным генам	76
4.3.5	Филогенетические отношения <i>H. cf. larvatus</i> из Центрального Вьетнама	78
4.3.6	Морфометрический анализ <i>H. larvatus sensu lato</i>	79
4.4	Времена дивергенции <i>Hipposideros</i> и <i>Aselliscus</i>	80
4.5	Сравнение носовых листков крупных листоносов	82
4.5.1	Изменчивость носовых листков в группе «diadema»	82
4.5.2	Особенности носовых листков <i>H. alongensis</i>	83
4.5.3	Изменчивость носовых листков в группе «armiger»	85
4.5.4	Изменчивость носовых листков в группе «swinhoei»	86
4.6	Сравнение носовых листков мелких листоносов	87
4.6.1	Изменчивость носовых листков представителей клады I	87
4.6.2	Изменчивость носовых листков представителей клады II	88
4.6.3	Изменчивость носовых листков представителей клады III	90
4.6.4	Особенности носовых листков вида <i>H. speoris</i>	90
4.6.5	Особенности носовых листков видов <i>H. jonesi</i> , <i>H. marisae</i> и <i>H. curtus</i>	91
4.6.6	Особенности носовых листков видов <i>H. calcaratus</i> , <i>H. coronatus</i> и <i>H. maggietaaylorae</i>	92
4.6.7	Особенности носовых листков <i>H. obscurus</i>	92
4.7	Эхолокационные сигналы вьетнамских представителей <i>Hipposideridae</i>	93
5	ОБСУЖДЕНИЕ	95
5.1	Современная система <i>Hipposideridae</i>	95
5.2	Разнообразие <i>Aselliscus</i> и <i>Coelops</i> во Вьетнаме	97
5.3	Сколько групп видов внутри <i>Hipposideros</i> ?	98
5.3.1	Подход к современной систематике рода	98
5.3.2	Положение типового вида рода <i>Hipposideros</i>	100
5.3.3	Какие виды следует классифицировать, как <i>incertae sedis</i> ?	101
5.3.4	Группа «jonesi»	103
5.3.5	Группа «megalotis»	104
5.3.6	Группа «calcaratus»	106
5.3.7	Группа «bicolor» sensu lato: «bicolor», «caffer», «galeritus»	107



5.3.8	Группа « <i>muscinus</i> » .....	111
5.4	Таксономический статус крупных азиатских листоносов.....	112
5.4.1	Подрод <i>Gloionycteris</i> .....	112
5.4.2	Группа « <i>diadema</i> ».....	113
5.4.3	Группа « <i>armiger</i> ».....	114
5.4.4	Группа « <i>alongensis</i> ».....	116
5.4.5	Группа « <i>swinhoei</i> » .....	118
5.4.6	Возможная роль полового отбора в эволюции групп видов крупных листоносов, распространённых на территории Индокитая.....	120
5.5	Криптическое разнообразие группы « <i>larvatus</i> » .....	121
5.5.1	Количество видов группы « <i>larvatus</i> ».....	121
5.5.2	Мелкая форма из Северного Индокитая.....	122
5.5.3	Таксономическая принадлежность формы из Ц. Индокитая.....	123
5.5.4	Форма с Зондской суши.....	125
5.5.5	Крупная форма из Южного и Южно-Центрального Вьетнама .....	126
5.5.6	Крупная форма из Южной Мьянмы .....	128
5.6	Криптическое разнообразие <i>H. gentilis</i> .....	128
5.6.1	Конфликт топологий по ядерным и митохондриальным генам .....	128
5.6.2	Таксономический статус форм из Северного и Центрального Вьетнама .....	130
5.6.3	Статус <i>H. gentilis</i> из Южного Вьетнама.....	131
5.7	Криптические формы <i>H. cineraceus</i> .....	132
5.8	Криптические формы <i>H. galeritus</i> .....	133
5.9	Особенности горной и островной фауны Hipposideridae во Вьетнаме ....	134
6	ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	136
7	ВЫВОДЫ.....	137
8	БЛАГОДАРНОСТИ .....	139
9	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	140
10	ПРИЛОЖЕНИЯ.....	157
10.1	Данные по гену <i>CyTB</i> .....	157
10.2	Данные по <i>COI</i> .....	161
10.3	Данные по ядерным генам.....	164
10.4	Использованные образцы.....	172
10.5	Дистанции по гену <i>CytB</i> .....	175

# 1 ВВЕДЕНИЕ

## 1.1 Актуальность и степень разработанности темы исследования, цели и задачи 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 (Hutcheon, Kirsch, 2006; Teeling et al., 2005; 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, 1831 (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*.

## **1.2 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 в Индокитае. Выявлено не менее трёх форм видового ранга. Впервые обсуждаются многочисленные морфологические параллелизмы и признаки митохондриальной интрогрессии внутри данной группы летучих мышей.

## **1.3 Объект и предмет исследования**

Объектом исследования являются листоносы семейства Hipposideridae из родов *Hippisideros*, *Aselliscus* и *Coelops*. Предметом исследования является их таксономическая структура, диагностические отличия и филогения.

#### **1.4 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.

#### **1.5 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.

#### **1.6 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.

## **1.7 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.

## **1.8 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.

## **1.9 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 внутренних конференциях Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Центра, семинарах лаборатории териологии кафедры и на заседании кафедры зоологии позвоночных.

## 1.10 Публикации на тему диссертации

По теме диссертации было опубликовано 5 статей в рецензируемых журналах, индексируемых в базах данных Web of Science, Scopus (вклад автора указан в п.л.):

1. **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
2. **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
3. **Yuzefovich A. P.**, Artyushin I. V., Skopin A. E., Son N. T., 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
4. Nguyen S. T., **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
5. 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 & Son N.T. 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

## 1.11 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.

## 2 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 2.1 Семейство *Hipposideridae* в современной систематике рукокрылых

#### 2.1.1 Современные представления о систематике рукокрылых

Рукокрылые (*Chiroptera*) – один из самых эволюционно успешных отрядов млекопитающих, уступающий по своему видовому богатству только грызунам. На сегодняшний день он объединяет более 1400 видов (Monadjem et al., 2019), относящихся к 21 семейству. На основе современных методов молекулярной филогенетики систематики в корне пересмотрели традиционные представления как о положении отряда в системе плацентарных млекопитающих, так и структуру подотрядных таксонов внутри него.

Согласно молекулярным данным, рукокрылые, ранее включаемые в группу *Archonta*, являются родственниками *Ferungulata* в составе надотряда *Laurasiotheria* (Murphy et al., 2001). Сам отряд разделён на 2 подотряда и 5 надсемейств. Надсемейства *Vesperilionoidea*, *Noctilionoidea* и *Emballonuroidea* относятся к подотряду *Yangochiroptera*. Второй подотряд *Yinpterochiroptera* – объединяет подковоносообразных летучих мышей (*Rhinolophoidea*) и родственных им крыланообразных (*Pteropoidea*) (Hutcheon, Kirsch, 2006). Представители семейства щелемордов (*Nycteridae*), ранее традиционно рассматриваемого в составе *Rhinolophoidea*, оказались ближайшими родственниками мешкокрылых летучих мышей (*Emballonuridae*) (Teeling et al., 2005). Положение семейства мадагаскарских присосконогов (*Muzopodidae*) в этой системе на данный момент остаётся спорным (Hand et al., 2018). Кроме того, с помощью современных методов филогенетики были выделены несколько новых семейств. А именно: 2 рода были отделены от гладконосых летучих мышей (*Vespertilionidae*) в собственные семейства длиннокрылов (*Miniopteridae*) и железистокрылов (*Cistugidae*) (Lack et al., 2010; Miller-Butterworth et al., 2007). Анализ филогенетических отношений современных представителей листоносов Старого Света (*Hipposideridae*) и времён



дивергенции этого таксона позволил возвести подтрибу *Rhinonycterina* (Gray, 1866) в ранг отдельного семейства трезубценосов (*Rhinonycteridae*) (Foley et al., 2015).

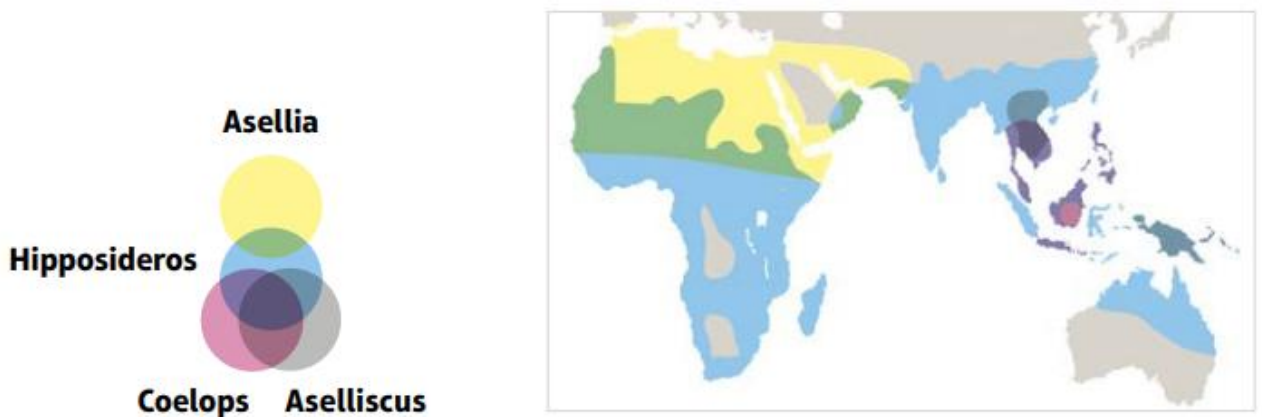
### 2.1.2 Семейство *Hipposideridae*: происхождение и систематика

Листоносы Старого Света, или ложные подковоносы (*Hipposideridae*) входят в состав надсемейства подковоносообразных летучих мышей (*Rhinolophoidea*). Традиционно это семейство считалось подсемейством подковоносовых (*Rhinolophidae*) из-за сходных морфологических и экологических черт. Однако палеонтологические данные свидетельствуют о более древней дивергенции обоих семейств, по крайней мере, среднеэоценовой (Eiting, Gunnell, 2009; Smith et al., 2012). Окончательно разделить их позволили молекулярные датировки узлов дивергенции, согласно которым подковоносы и предки листоносов Старого Света дивергировали около 42 миллионов лет назад, в среднем эоцене, что согласуется с данными палеонтологии (Foley et al., 2015). Данные кладистики, основанной на морфологии, поддерживают гипотезу азиатского происхождения семейства, несмотря на то что на территории Ориентального региона известны неогеновые находки листоносов (Bogdanowicz, Owen, 1998). Самые древние из предковых форм известны из позднего среднего эоцена Европы (Legendre, 1982). Однако в Африке и Аравии, а также в Австралии присутствуют находки, датируемые ранним и поздним олигоценом. Большое разнообразие миоценовых ископаемых родов известно из Риверсли с северо-востока Австралии (Hand, 1998a; Hand, 1998b; Hand, Archer, 2005; Hand, Godthelp, 1999). Сравнивая морфологические характеристики современных и ископаемых листоносов, палеонтологи предполагают, что радиация более примитивных форм (*Brachhipposideros–Rhinonycteris*) происходила на территории современной Австралии (Hand, Archer 2005; Hand, Kirsch, 1998). Авторы первых молекулярных датировок, в свою очередь, склоняются к африканскому происхождению *Hipposideridae* и *Rhinonycteridae* и их дальнейшему расселению по Евразии и Австралазии (Foley et al., 2015). Наиболее подробный биогеографический анализ, сделанный в работе Chornelia, Hughes, 2022 по генетическим данным от большинства представителей семейства, напротив,

подтверждает происхождение этой группы из Ориентального региона. Также, в отличие от подковоносов, листоносы не проникли в области умеренного климата и отсутствуют в Палеарктике (формально в палеарктический регион проникает в Западной Азии только род *Asellia* (Benda et al., 2012; Bray, Benda, 2016)).

Собственно семейство *Hipposideridae* в современном понимании включает 7 родов: *Asellia*, *Anthops*, *Aselliscus*, *Coelops*, *Macronycteris*, *Doryrhina* и *Hipposideros*. Монотипический род *Paracoelops*, описанный во Вьетнаме по единственному плохо заколлектированному образцу, был выделен ошибочно (Thong et al., 2012a). Ранее входившие в это семейство африканские рода: *Paratriaenops*, *Triaenops*, *Cloeotis* и австралийский *Rhinonycteris* на данный момент объединены в семейство трезубценосов или трилистоносов (*Rhinonycteridae*).

### 2.1.3 Современное распространение семейства *Hipposideridae*



**Рисунок 1.** Современное распространение семейства *Hipposideridae* (из Taylor, 2019)

Современные представители *Hipposideridae* распространены в небольшой части субтропических и практически во всех тропических, субэкваториальных и экваториальных климатических зонах Старого Света. Важно, что представители этого семейства, как и другие подковоносообразные, не склонны к дальним миграциям (Nowak, 1999), за исключением видов рода *Macronycteris* (Rakotoarivelo et al., 2015). От северной Ботсваны в Южной Африке (*Macronycteris vittatus*) их ареал простирается до центральной части Марокко и Алжира в западной части

континента (*Hipposideros tephros*). На востоке Африки семейство распространено вдоль всего побережья, вплоть до северных границ Египта (*Asellia tridens*). В северной Африке листоносы не освоили только северные части Марокко, Алжира, Туниса и северо-восточную часть Ливии. Два вида населяют Мадагаскар – это *M. commersonii* и *M. cryptovalorona*. Также эндемик из этого же рода обитает на острове Сан-Томе (*M. thomensis*) к западу от центральной части Африканского континента. На территории Ближнего Востока ареал семейства охватывает весь Аравийский полуостров и доходит до северной границы Ирака и юго-восточной части Ирана (*A. tridens*). *A. italosomalica* обитает на о. Сокотра. Восточнее листоносы встречаются в южном и центральном Афганистане, Пакистане, в северных частях Индии и по всему Индостану, на острове Шри-Ланка, Непале, Бутане, Бангладеш и Бирме. Северная граница их ареала в Юго-Восточной Азии простирается вдоль южного склона Тибетского Нагорья и далее, в Китае – от центральной части Сычуани, вдоль южной части провинций Шэньси и Хэнань, на восток до дельты реки Янцзы (*H. swinhoei*) и центральной части провинции Цзянсу (*H. armiger*). На острове Хайнань живут не менее 4 видов этого семейства. Два представителя обитают на Тайване – *H. a. terasensis* и *Coelops frithii formosanus*. Восточнее, на четырёх самых западных островах архипелага Рюкю – Йонагуни, Ириомотэ, Хатерума и Исигаки, располагается ареал эндемика Японии – *H. turpis*. Некоторые отдельные популяции и виды обитают на Андаманских (*H. ater*) и Никобарских островах (*H. nicobarulae*) (Douangboubpha et al., 2011). Листоносы распространены по всему Индокитаю, Малайзии и практически целиком занимают Зондский и Филиппинский архипелаги. В Новой Гвинее есть множество эндемичных представителей этого семейства (*H. muscinus*, *H. edwardshilli*, *H. wollastoni* и др.), а некоторыми видами заселены также о. Манус, Новая Ирландия, Новая Британия и ряд восточных от них Соломоновых островов (напр. *H. calcaratus*, *H. dinops*, *H. diadema*). На территории Австралии ареал семейства простирается по северной части континента от Западной Австралии до полуострова Кейп-Йорк в Квинсленде (Monadjem et al., 2019).

#### 2.1.4 Экологические особенности *Hipposideridae*

Листоносы Старого Света – узкоспециализированные насекомоядные летучие мыши. Размеры представителей семейства варьируют от наикрупнейших среди подковоносообразных форм – *M. gigas*, масса тела взрослого самца которого может превышать 200 грамм, до рекордно мелких размеров среди рукокрылых – *C. frithii*, взрослая особь которого может весить 3.5 грамма (Monadjem et al., 2019). Как правило, в различных семействах и родах насекомоядных летучих мышей переход в столь крупный размерный класс сопровождается «ситуативным хищничеством»: крупные летучие мыши включают в рацион мелких наземных позвоночных, других летучих мышей и воробьиных птиц. Примерами такого перехода являются представители подсемейства Phyllostominae среди листоносов Нового Света, гигантский щелеморд *Nycteris grandis*, среди *Antrozous pallidus*, *Ia io*, *Nyctalus lasiopterus* и *Nyctalus aviator* – среди гладконосых летучих мышей, а также крупные ложные вампиры – *Macroderma gigas* и *Lyroderma lyra* (Bell, 1982). Крупные листоносы Старого Света являются исключительно насекомоядными. Единственный подтверждённый случай поедания листоносами мелких позвоночных был зарегистрирован для восточно-австралийской популяции вида *H. diadema*, в помёте которого были найдены останки мелких птиц (Pavey, Burwell, 1997).

Представители разных размерных классов листоносов отличаются стратегиями охоты на различные группы насекомых. Преимущественно, они кормятся в воздухе и ловят добычу в полете (aerial hawkers), но есть виды, охотящиеся с присады (perch-hunters) или способные ловить добычу на субстрате (коре деревьев, листьях или в густых травяных зарослях; foliage gleaners) (Kruskop, 2013). Симпатрично обитающие листоносы сильно отличаются частотами эхолокационных сигналов, причём основные частоты крупных и мелких видов могут быть значительно выше, чем у других рукокрылых сходного размера (Kingston et al., 2001). Некоторые мелкие листоносы эхолоцируют на рекордно высоких частотах для рукокрылых. Например, частотные модуляции сигналов

тайваньского подвида *C. frithii formosanus* могут достигать 194 кГц (Ho et al., 2013), а основная частота листоноса *H. doriae* – 200 кГц (Francis, 2019).

### 2.1.5 Постоянно-частотная эхолокация

Для представителей близкородственных семейств: Hipposideridae, Rhinonycteridae и Rhinolophidae, характерно использование уникальной в отряде постоянно-частотной (CF или HDC) эхолокации (Jones, Teeling, 2006). Такие сигналы отличаются постоянной основной частотой (CF) на большей части звукового импульса, а их модуляции (FM) находятся в терминальных частях, в узком диапазоне частот. Значение основной частоты может различаться не только у разных видов, но и в пределах одной популяции. Например, для листоносов *H. larvatus* было показано, что животные из разных колоний меняют частотные характеристики издаваемых эхолокационных сигналов на более близкие друг к другу, при пересаживании их в одну пещеру (Chen et al., 2016).

Главная особенность такого типа эхолокации заключается в разделении частот испускаемого импульса и эха. Если испускаемый сигнал попадает на летящее насекомое, колебание крыльев жертвы вызывает частотные и амплитудные колебания в CF-компоненте отражённого сигнала. Амплитудный ответ при перпендикулярной ориентации крыла к падающей на него волне во время такого взаимодействия на 20 дБ выше, чем амплитуды эха, отражённого от тела насекомого. Синхронное движение крыльев также создаёт дополнительные спектры отклонений от постоянно-частотного эха. По ним, кроме простого детектирования ритмов ударов крыльев жертвы, охотник узнаёт также параметры крыльев: структуру и жёсткость, длину и размеры, а также угол наклона в пространстве. Кроме того, летучая мышь получает дополнительную информацию от эффекта Доплера в отражённом эхе, возникающего в результате её движения относительно фоновых объектов или жертвы. Таким образом, использующее CF-эхолокацию рукокрылое способно находить движущиеся объекты на фоне сложного зашумлённого пространства и точно оценивать их скорость

относительно собственной (Fenton et al., 2012; Koselj et al., 2011; Neuweiler G., 2003; Schoeppler et al., 2018).

Помимо представителей трёх упомянутых семейств постоянно-частотный тип эхолокации факультативно используют некоторые неотропические семейства рукокрылых. Например, сигналы подбородколиста *Pteronotus parnellii* из семейства Mormoopidae содержат столь же протяжённый CF-компонент, а механизмы детекции жертвы и доплеровской компенсации во многом схожи с таковыми у подковоносов (Schoeppler et al., 2018; Vater et al., 2003). Примечательно, что подбородколисты не имеют сложных структур носовых листков, а для испускания сигналов используют губы, обрамлённые объёмными хрящевыми лопастями (García-Luis et al., 2019).

Постоянно-частотный компонент у листоносов Старого Света не столь протяжённый, как у подковоносов (Thong, 2015). В отличие от них, листоносы испускают несколько коротких сигналов на один удар крыла, однако при этом имеют сходный механизм восприятия сдвига частот отражённого эха (доплеровской компенсации). Опыты на гималайских листоносах (*H. armiger*) доказали, что точность доплеровской компенсации у этого вида не уступает подковоносам и *P. parnellii* и не зависит от скорости полёта (Schoeppler et al., 2018). По-видимому, листоносы не имеют столь продвинутых механизмов распознавания характеристик жертвы, однако способны отличать порхающие цели от статичных (Emde, Schnitzler, 1986).

Среди других представителей рукокрылых аналогичные короткие CF-сигналы имеют некоторые подбородколисты (Mormoopidae) и зайцегубы (Noctilionidae), а также листоносы Нового Света из рода меченосов (*Lonchorhina*) (García-Luis et al., 2019). Для меченосов изобретение столь сложной эхолокации объясняется специализацией к активному преследованию насекомых в воздухе на низких высотах под лесным пологом. Такой тип охоты не характерен для насекомоядных видов этого семейства, большинство из которых собирает добычу

с поверхностей или пользуется зрением во время преследования. Стоит дополнить, что для подобной эхолокации меченосы имеют самые сложные по строению носовые листки среди всех представителей листоносов Нового Света (Gessinger et al., 2019).

Современные молекулярные исследования происхождения и генетических основ эхолокации также приходят к выводам об уникальной эволюции таксонов, пришедших к постоянно-частотному механизму. Для *Rhinolophidae*, *Rhinonycteridae*, *Hipposideridae* и *P. parnellii* наблюдается конвергентное сходство аминокислотных последовательностей *Tmc1* – важного трансмембранного белка волосковых клеток (Davies et al., 2012). Также часть этих таксонов объединяет сходство структуры другого подобного белка – *Prestin*, лежащего в основе сомато-электрической подвижности наружных волосковых клеток (ОНС's). Однако для большого подковоноса (*R. ferrumequinum*) и *P. parnellii* в последовательности гена, кодирующего этот белок, сходные замены обнаружены не были (Shen et al., 2011).

Кроме того, у видов с CF-эхолокацией есть доказательства сенсорного трейдоффа между зрением и слухом. В результате него при качественно новом уровне развития слуха и эхолокации происходит редукция зрительных сенсорных элементов. В то время как у других летучих мышей присутствует дихроматическое зрение (с выраженной чувствительностью к коротковолновому спектру, а также спектрам средней длины волны), у подковоносов и листоносов Старого Света такое зрение редуцировано. Объясняется это псевдогенизацией у представителей этих семейств *Sws1*-генов, отвечающих за выработку конопсина. Это также подтверждается иммуногистохимическими экспериментами, согласно которым у листоносов Старого Света отсутствует активация клеток зрительной коры на ультрафиолетовый спектр. Сходная псевдогенизация *Sws1* и редукция ультрафиолетового зрения также независимо происходиту пещерных крыланов из рода *Rousettus* (Xuan et al., 2012; Zhao et al., 2009). У подковоносов и листоносов Старого Света псевдогенизируется ген *Gja10*, отвечающий за основной белок щелевых контактов горизонтальных клеток сетчатки. А также для этих семейств и

*P. parnellii* становится псевдогеном *Rbp3*, кодирующий IRBP – важный интерорецептор связей клеток сетчатки (Shen et al., 2013; Teeling et al., 2016).

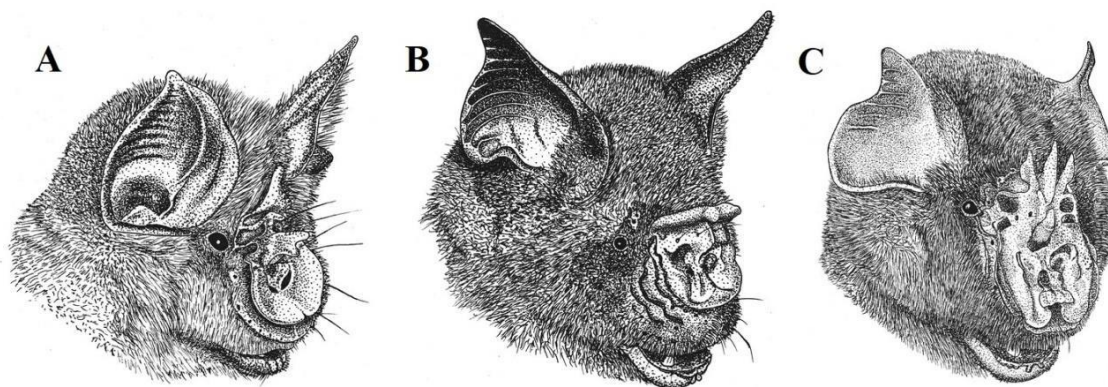
Можно заключить, что постоянно-частотная эхолокация лежит в основе пищевой специализации листоносов Старого Света и их ближайших родственников. Изобретение столь сложного механизма детекции жертвы привело к радикальным изменениям в зрительной и слуховой сенсорных системах этих летучих мышей. Однако более важно, что разнообразное строение сложного эхолокационного аппарата этих групп стало основой их классификации по морфологическим признакам.

### 2.1.6 Морфологические особенности

Семейства листоносов Старого Света, трезубеносов и подковоносов объединяет ряд морфологических особенностей, связанных с использованием постоянно-частотной эхолокации. Их черепа имеют резонирующие камеры в ростральной части и крупные барабанные кости. Разрастание полости носового прохода вместе с резонирующими камерами и структур носовых хрящей привело к значительной редукции и предчелюстных костей, не соединённых с верхнечелюстными и крепящихся узким основанием к костному нёбу. Улитка подковоносов отличается самой длинной базилярной мембраной среди рукокрылых (Teeling et al., 2016). На ней располагается слуховая ямка (*fovea*), особо чувствительная к незначительным сдвигам частот (до нескольких сотен герц), создаваемых эффектом Доплера. У листоносов эта слуховая ямка базилярной мембраны менее развита (Schoeppler et al., 2018).

Эхолокационные сигналы представители данных трёх семейств посылают через нос, в отличие от большинства летучих мышей. Для фокусировки испускаемого из ноздрей сигнала и формирования направленных постоянно-частотных пучков (*beam patterns*) их структуры ринариума преобразовались в разнообразные по форме подвижные носовые листки (рис. 2).

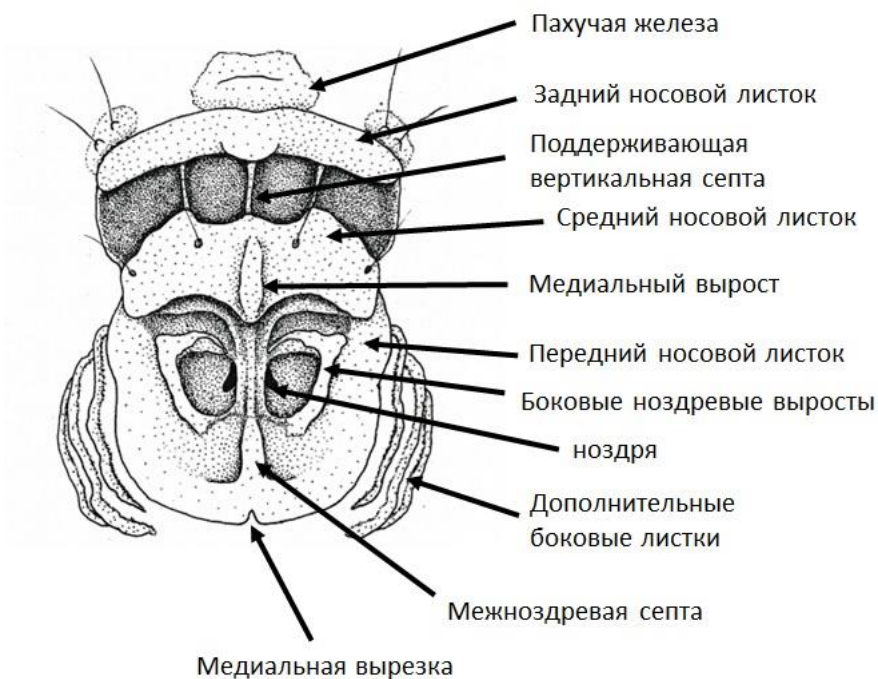




**Рисунок 2.** Сравнение носовых листков представителей семейств Rhinolophidae, Hipposideridae и Rhinonycteridae, представленных видами: А – *Rhinolophus euryale*; В – *Hipposideros diadema*; С – *Triaenops persicus*

Вокруг ноздрей формируется передний носовой листок, называемый также подковой. Латеральный край подковы способен изгибаться вовнутрь и вперёд, придавая ей более чашевидную форму. Наибольшая амплитуда таких сокращений у подковоносов была зафиксирована на всём протяжении постоянно-частотного компонента испускаемого импульса (Feng et al., 2012). Подкова листоносов имеет развитую межноздrevую септу, а по бокам от неё располагается одна или несколько пар дополнительных листков. Форма межноздrevой септы может сильно варьировать у разных видов: от очень узкой пластинки до разросшегося дисковидного выроста, полностью прикрывающего отверстия ноздрей. Средний носовой листок наиболее развит у подковоносов и имеет направленный вперёд сложный вырост, называемый седлом. Седло, как правило, образует широкую плоскость в своей нижней части и обладает вертикальной подвижностью. Форма этого выроста сильно варьирует у разных видов подковоносов и является важным диагностическим признаком. У трезубценосов присутствует гомологичный седлу, направленный вперёд и сужающийся к вершине вырост. У листоносов средний носовой листок не столь развит, а подобный вырост булавовидной формы на нём имеется только у представителей рода *Doryrhina* (Hill, 1963). Наибольшей изменчивостью обладает задний листок. У подковоносов эта структура образует остроконечный «ланцет», быстро наклоняющийся вперёд только на время

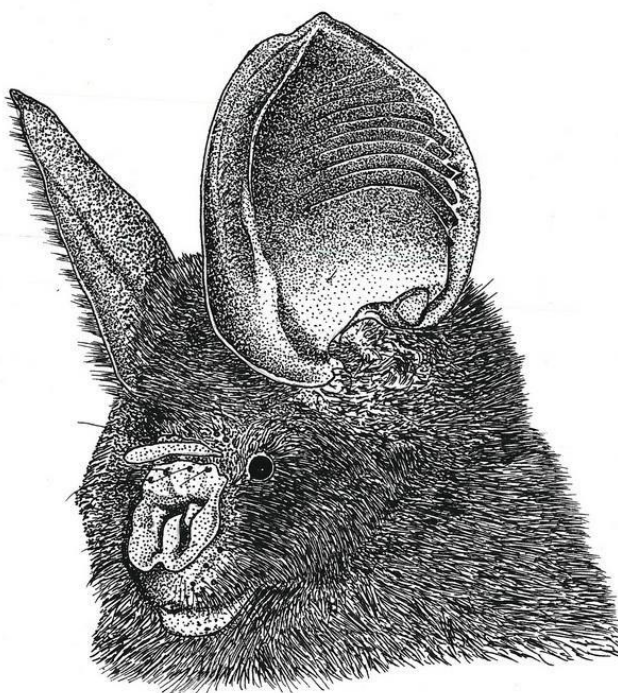
испускания ультразвукового сигнала (He et al., 2015). У трезубценосов носовой листок трёхвершинный, имеющий подобную «ланцету» подковоносам многоуровневую структуру в основании. Трезубцевидный задний листок также присутствует у листоносов родов *Asellia* и *Aselliscus*, хотя эти образования могут быть не гомологичны. Подвергается сомнению также гомология трезубцев у *Asellia* и членов *Rhinonycteridae*, несмотря на их внешнюю схожесть (Foley et al., 2015). У остальных листоносов Старого Света задний листок формирует гладкий или лопастной гребень с 1-3 поддерживающими септами в основании (Tate, 1941) (рис. 3). Этот носовой листок также имеет горизонтальную подвижность (Yang et al., 2018).



**Рисунок 3.** Элементы носовых листков типичного представителя рода *Hipposideros*

В отличие от формирования, например, черепа и предплечья, подкова и остальные носовые листки подковоносов и листоносов полностью заканчивают своё развитие внутриутробно. Видоспецифичные особенности носовых листков, такие, как количество дополнительных носовых листков у крупных листоносов, появляются на поздних стадиях эмбриогенеза (Wang et al., 2010), а издавать эхолокационные сигналы, сходные с родительскими, детёныш начинает уже

спустя два дня после рождения (Amichai et al., 2019). Для мелкого листоноса *H. gentilis* было показано, что по мере взросления, сигнал становится более специализированным: сокращается количество гармоник и продолжительность сигнала, растут основная частота и ширина полосы частотно-модулированного компонента (Jin et al., 2011).



**Рисунок 4.** Портрет мелкого листоноса *H. gentilis* из группы «bicolor».

Уши подковоносов, листоносов и трезубценосов не имеют козелков. Однако у этих подковоносообразных прослеживается разнообразная эволюция противокозелков: от плохо выраженных у представителей трезубценосов и у большинства родов листоносов, до более сложных у *Asellia* и большинства представителей *Hipposideros*, с явно выраженной складкой. Среди *Hipposideros* в группах «bicolor» и «calcaratus» эта складка становится отдельным карманом (Tate, 1941). У представителей *Rhinolophus* противокозелок не имеет складки, но также достигает большого размера, сильно выступая вперёд.

Разнообразные двигательные паттерны ушных раковин классифицируются на жёсткие и нежёсткие движения, обеспечиваемые сильно развитой и дифференцированной мускулатурой. Жёсткие движения являются поворотами уха в пространстве без изменения его формы. Нежёсткие движения, напротив, более сложные. Во время них ушная раковина деформируется, но может также и двигаться. Деформации классифицируют на закрывающие движения, придающие наружному уху более округлую объёмную форму и, противоположные им – открывающие. Предполагается, что именно нежёсткие движения способствуют улавливанию изменений пространственно-частотных характеристик направленного эхолокационного пучка, в то время как жёсткие движения необходимы для детекции изменений ориентации градиента его направленности (Yin et al., 2017). Также нежёсткие движения скоординированы с движениями носовых листков. При этом чёткая синхронизация прослеживается у закрывающих деформаций ушных раковин и сокращённого состояния подковы и среднего носового листка (Zhang et al., 2019). Однако, к каким именно частотным изменениям приводят подобные взаимодействия систем испускания и рецепции звука, продолжает оставаться загадкой (Yang et al., 2018). Стоит отметить, что нежёсткие движения ушных раковин и носовых листков крупных листоносов значительно более частые и могут обладать относительно большей амплитудой по сравнению с подобными паттернами у подковоносов (Müller et al., 2017).

Особенности черепа сильно варьируют у крупноразмерных и мелкоразмерных видов Hipposideridae. Резонирующие камеры ростральном отделе листоносов менее крупные, чем у подковоносов, при сходных пропорциях мозговой коробки и слуховых барабанов. Зубная формула:  $I\ 1/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 3/3$ , – отличается от таковой у подковоносов отсутствием среднего премоляра на нижней челюсти. Зубной ряд может значительно укорачиваться за счёт латерального вытеснения и редукции передних верхних премоляров и укорочения последних нижних моляров (с выраженной редукцией W-образной формы жевательной поверхности). Формы с укороченным зубным рядом имеют более

крупные пропорции клыков. У некоторых мелких представителей семейства задний край клыка имеет выраженный дополнительный зубец (напр. род *Coelops*). У крупных представителей семейства пропорции черепа свидетельствуют о наличии сильной челюстной мускулатуры: для них характерен развитый сагиттальный и боковые гребни, высокие венечные отростки и отогнутые широкие скуловые дуги. Для мелких листоносов более характерны противоположные состояния этих признаков.

Листоносы, трезубценосы и подковоносы отличаются от других рукокрылых особенностями своей локомоции. Возможно, для неподвижного положения головы во время эхолокации (Stoffberg et al., 2010) эти летучие мыши имеют жёсткое сплошное грудное кольцо, состоящее из сросшихся костей: рукоятки грудины, первой и, отчасти, второй пары рёбер, VII шейного и I грудного позвонка. Такое срастание ограничило движения передних конечностей, сделав этих представителей подковоносообразных неприспособленными к наземной локомоции. Главной функцией задних конечностей становится повисание: у листоносов и трезубценосов происходит полная редукция третьей фаланги стопы. Стопы этих летучих мышей содержат длинные шпоры, к которым крепится уropатагиум. Хвост способен отгибаться назад и всегда заключён в перепонку, не сильно заходя за её край у большинства видов. Исключением являются представители рода *Coelops* в составе *Hipposideridae*, у которых хвост отсутствует, а уropатагиум имеет на его месте глубокую U-образную вырезку между шпорами.

Перечисленные морфологические черты семейства листоносов Старого Света, в контексте их отличий от ближайших родственников (подковоносов и трезубценосов), являются основными для определения и систематики этой группы летучих мышей. Кроме того, упомянутые диагностические черты: размеры тела, специализация зубного ряда, строение носовых листков – сильно отличаются не только у представителей разных родов, но и внутри самого крупного рода семейства – *Hipposideros* (Tate, 1941). Систематика его форм и их таксономическая принадлежность является наиболее сложным вопросом изучения *Hipposideridae*.

## 2.2 Особенности рода *Hipposideros*

### 2.2.1 Систематическое положение рода *Hipposideros* в составе листоносов Старого Света

Большинство современных родов Hipposideridae имеет невысокое видовое разнообразие. Каждый из них объединяет не более 5 видов. Исключение из этого правила – собственно род *Hipposideros* Gray, 1831, являющийся одним из самых таксономически сложных родов млекопитающих. Среди всех подковоносообразных этот таксон по своему видовому богатству уступает лишь роду *Rhinolophus*. На данный момент *Hipposideros* объединяет не менее 75 видов (Patterson et al., 2020). Ближайшие родственники *Hipposideros* формируют сестринскую кладу из родов *Coelops* и *Aselliscus*, а его собственная подродовая структура во многом остаётся дискуссионной (Foley et al., 2015).

### 2.2.2 Распространение и места обитания рода *Hipposideros*

Распространение рода *Hipposideros* почти целиком совпадает с таковым у Hipposideridae. Из всего ареала семейства листоносы рода не обитают на о. Мадагаскар и в палеарктических частях Северной Африки и Передней Азии. Они освоили равнинные и горные леса, а также саванну (Taylor, 2019). Крупные северные виды (*H. armiger* и *H. swinhoei*) широко распространены в Восточной Азии и приспособлены к субтропическому климату с выраженным холодным сезоном (Liu, Karasov, 2011). Наиболее маневренные мелкие виды обследуют высокотравья среди аграрных ландшафтов. Листоносы распространены в карстовых массивах, где образуют многочисленные колонии (до нескольких тысяч особей) в пещерах, гротах и скальных расщелинах. Сосуществовать в таких колониях могут как разные виды листоносов, так и другие виды спелеофильных летучих мышей. Наряду с различными скальными убежищами, разные виды используют дупла деревьев и человеческие постройки (Monadjem et al., 2019).

### 2.2.3 Экологические особенности рода *Hipposideros*

Визуально листоносов рода *Hipposideros* можно условно разделить на «крупных» и «мелких». Каждая из этих категорий, помимо размеров как таковых, обладает определенным набором особенностей, и такое деление нередко становилось основой систематики рода. Более крупные листоносы обладают более быстрым, но менее маневренным полётом и преследуют жертву в воздухе на опушках или под пологом высокоствольного леса. Их крылья пропорционально более узкие и длинные, голова и челюсти пропорционально крупнее и массивнее, носовые листки хорошо развиты. Большинство мелких листоносов – это формы с маневренным полетом, занимающие в сообществе ниши глинеров или присадников (Pavey, Burwell, 2000). Мелкие листоносы обычно (хотя и не всегда) имеют менее развитые носовые листки, более крупные уши и широкие, более короткие крылья (Панютина, 2008). Для видов, охотящихся с присады, также предполагается более низкий уровень базального метаболизма, чем у крупных более активных хищников (Bonaccorso, McNab, 2003).

О жизненном цикле, социальной структуре и продолжительности жизни листоносов известно крайне мало. Самки рожают одного детёныша, который поднимается на крыло на 5 неделе постнатального развития. При этом подросток значительно легче взрослой особи (приблизительно 70% массы тела) и имеет почти взрослый размер предплечья (90% от длины предплечья взрослой особи). Предполагается, что такая особенность способствует большей маневренности во время обучения полёту (Jin et al., 2010; Lin et al., 2010). У видов с ярко выраженным половым диморфизмом зрелость у самок может наступать на год позже, чем у самцов (Cheng, Lee, 2002). Для массовых колоний *H. armiger* описана полигиния (Yang et al., 2011) и сложные территориальные сигналы самцов, гармоника которых имеют эхолокационный компонент (Quin et al., 2020; Sun et al., 2021, 2022). Для наиболее полно изученных крупных листоносов, содержавшихся в неволе, продолжительность жизни оценивают до 12 лет (Nowak, 1999; Wang et al., 2011). Виды, населяющие территории с выраженным холодным сезоном, способны



впадать в спячку или кратковременный торпор (Bernard, Meester, 1982; Liu, Karasov, 2012).

## 2.3 Систематика рода *Hipposideros*

### 2.3.1 Морфологическая систематика

Род *Hipposideros* был описан Д.Э. Греем в 1831 году. В него был включен ряд азиатских видов, относимых ранее к роду *Rhinolophus*, а типовым был обозначен *H. speoris*. Исходно слово *hipposideros* было использовано в качестве видового названия для малого подковоноса (*Vespertilio hipposideros* Bechstein, 1800 (= *Rhinolophus hipposideros*)), в младшую синонимику которого предлагалось также название *Phyllorhina minuta* (Leach, 1816). Д. Грей также использовал написание названия рода как *Hipposiderus*, однако этот вариант не устоялся при последующих ревизиях группы. Ж.Э. Добсон в своей ревизии использовал название *Phyllorhina* в качестве младшего синонима *Hipposideros* (Dobson, 1876).

Автор таксона разделил род *Hipposideros* на шесть групп видов, которым предлагал придать статус подродов: *Macronycteris*, *Gloionycteris*, *Rhinophylla*, *Speorifera*, *Chrysonycteris* и *Phyllorhina*, с типовыми видами: *H. gigas*, *H. armiger*, *H. labuanensis* (считается синонимом *H. cervinus*), *H. vulgaris* (на сегодняшний день считается объективным синонимом *H. larvatus*), *H. fulva* и *H. nobilis* (считается частичным синонимом *H. diadema*), соответственно (Gray, 1866).

В последующей ревизии Петерс, используя в качестве действительного название *Phyllorhina*, заметно расширил и дополнил систему рода (Peters, 1870). Он объединил *Speorifera* и *Rhinophylla* в один таксон и выделил дополнительно шесть подродов: *Doryrhina*, *Sideroderma*, *Ptychorhina*, *Cyclorhina*, *Thyreorhina* и *Syndesmotis* с типовыми видами *H. cyclops*, *H. fuliginosa*, *H. caffra*, *H. doriae*, *H. coronata*, *H. megalotis*, соответственно.

Первые подробные морфологические ревизии групп «diadema», «armiger», «commersonii» и «caffer» принадлежат Андерсену (Andersen, 1905; Andersen, 1906).



Его последующий последний опубликованный труд содержит лишь краткие описания видов, а именно представителей группы «bicolor» (Andersen, 1918).

К середине XX века, после проведенных экспедиций в Юго-Восточную Азию и Африку, была описана значительная часть разнообразия *Hipposideros*. Это дало возможность выявить основные тенденции в эволюции рода и создать более простую и логичную систему (Tate, 1941). Г. Тэйт пришёл к выводу, что увеличение количества латеральных носовых листков и наиболее заметные краниальные признаки, а именно: редукция переднего верхнего премоляра, упрощение заднего моляра, увеличение ростральной части черепа и упрощение верхних и нижних резцов варьирует не только на подродовом уровне, но и приводит к множеству параллелизмов внутри Hipposideridae. На основании сочетаний этих черт и географического распространения им было выделено 9 групп видов: «bicolor», «calcaratus», «commersonii», «pratti», «galeritus», «armiger», «diadema», «speoris», «muscinus», «megalotis» и «cyclops».

Примечательно, что Г. Тэйт отделял африканских крупных листоносов из группы «commersonii» от австрало-азиатских «diadema». Другие крупные индо-малайские представители оказались в составе групп «pratti» (*H. lylei*, *H. pratti*) и «armiger» (*H. armiger*, *H. debilis*, *H. swinhoei*, *H. terasensis*, *H. turpis* и *H. pendleburyi*). В значительной степени родственными он считал известную на тот момент из Индии, Юго-Восточной Азии и Австралии группу «bicolor» с группой «calcaratus» из Новой Гвинеи (*H. calcaratus*, *H. c. cupidus*) и Филиппин (*H. coronatus*). Западно-Африканский вид *H. megalotis* в этой ревизии не обсуждался. Группу «galeritus» автор считал отдельной от «bicolor» и разделял её на несколько производных также в зависимости от географического распространения. В собственно «galeritus», помимо *H. galeritus* из Малайзии и *H. cervinus*, описанного из северного Квинсленда, вошли морфологически сходные формы с Зондского архипелага, а также *H. brachyotis* и *H. aureus* из Индии. Африканская группа производных «galeritus» объединяла такие виды, как *H. caffer*, *H. centralis*, *H. tephros*, *H. beatus*, *H. fuliginosus*, *H. ruber* и *H. curtus*. В

отдельную группу производных были, в частности, отделены *H. dyacorum* с Борнео и филиппинский *H. pugmaeus*. Виды *H. coxi* (Борнео), *H. obscurus* (Филиппины) и *H. rapua* (Новая Гвинея) в системе Тэйта имели неопределённое положение среди «speoris»-«galeritus». Группа «speoris» объединила 3 вида. Это *H. larvatus*, объединяющий 8 подвидовых форм из Явы и Юго-Восточной Азии, *H. speoris*, разделённый на 7 подвидов живущих в Индии и на Цейлоне, и *H. abae* из Африки. Помимо *H. muscinus* в группу «muscinus» вошли *H. semoni*, *H. stenotis* и *H. wollastoni* из Австралии и Новой Гвинеи, в то время как в состав группы «cyclops» вошёл только номинативный африканский вид.

Наиболее полная морфологическая ревизия *Hipposideros* – работа Д. Хилла (Hill, 1963). В ней были проанализированы 43 вида листоносов, количество групп видов сократилось до 7, и была построена первая филогения рода, отражающая 3 направления эволюции: крупные и специализированные («diadema», «pratti», «armiger», «speoris»), средние по размеру группы, сильно отличающиеся выростами носовых листков («cyclops») и мелкие неспециализированные формы («megalotis», «bicolor»).

Для крупных листоносов характерен расширенный череп, сильное развитие верхних и медиальной пары нижних резцов (по-видимому, для большей окклюзии), а также сильное развитие дополнительных носовых листков и треугольные остроконечные уши. Родственными считались пары «diadema»+«speoris» и «pratti»+«armiger» – главным образом, по строению носовых листков. У первой группы они более простые, с тремя парами латеральных листков и без дополнительных выростов. Вторая клада отличается формированием у самцов за задним носовым листком мясистых выростов на месте фронтальных пахучих желёз. Многочисленные формы из группы «armiger» объединены в 2 вида: *H. armiger* и *H. turpis*. Африканские виды из группы «commersonii» в данной системе были включены в группу «diadema» скорее из-за экологической схожести их видов. Признаки, «commersonii» отмеченные Г. Тэйтом: не сдвинутые двулопастные верхние резцы, не столь увеличенная пара наружных нижних резцов

по сравнению с внутренней парой, сильное развитие фронтальной железы и более узкие уши с неразвитым противокозелком – Д. Хилл посчитал более примитивными внутри «diadema». Также для клады «commersonii» Хилл отмечает необычные верхние клыки. У них рифлёный передний край, а задняя поверхность имеет дополнительный зубчик, что уникально для всех крупных листоносов.



**Рисунок 5.** Портрет самца *H. lylei* из группы «swinhoei» («pratti» в системе Д. Хилла), демонстрирующего носовые листки

Группа «cyclops» в системе Д. Хилла объединяет африканских *H. cyclops* и *H. camerunensis* со всеми представителями группы «muscinus», выделенной Г. Тэйтом. Они отличаются расширенным черепом, маленькими верхними и не столь различными по размеру нижними резцами, сильно увеличенной улиткой. Внутри группы прослеживается различная степень редукции последнего верхнего моляра. Носовые листки у «cyclops» сложные: имеется булавовидный вырост на

среднем листке, а дополнительных латеральных листков у них две различающиеся пары. Уши у этих листоносов остроконечные, но узкие и длинные, со слабо развитыми противокозелками. У африканских видов также сильно укорочен хвост.

Мелкие листоносы интерпретируются Д.Э. Хиллом, как наиболее примитивные. Их отличают узкие пропорции черепа с удлинённым зубным рядом, слабо дифференцированные резцы. Носовые листки простые и неразвитые: часто отсутствуют или не развиты дополнительные листки (максимум их 1-2 пары), дополнительных структур на среднем и заднем листках нет. Уши могут быть как треугольной формы, так и круглой, имея больший размер и развитые противокозелки. Д. Хилл относит к мелким листоносам группы «bicolor» и «megalotis». Группа «bicolor» включала одноимённую подгруппу, и подгруппу «galeritus». Граница между подгруппами, по мнению Хилла, размыта, однако формы с морфотипом «galeritus» он считал более продвинутыми и специализированными, чем остальные «bicolor». В состав подгруппы «galeritus» вошли все виды и подвидовые формы, объединённые Г. Тэйтом и виды с более спорным, по его мнению, статусом: *H. coxi* и *H. rapua*. В «bicolor» s. str. были включены представители «calcaratus» и некоторые виды из группы «galeritus», в понимании Тэйта: *H. obscurus*, *H. sabanus* и *H. dyacorum*. Также среди «bicolor» s. str. появились и африканские виды, открытые позже ревизии Тэйта – *H. jonesi* и *H. marisae*.

### 2.3.2 Предковое разнообразие

Главная ревизия ископаемых форм рода *Hipposideros* представлена работой С. Лежандра (Legendre, 1982). Согласно его системе, предковые формы относятся к 3 под родам: *Pseudorhinolophus*, *Brachipposideros* и *Syndesmotis* с типовыми видами: *H. morloti* (Pictet, 1855), *H. collongensis* (Dépèret, 1892) и *H. megalotis* (Heuglin, 1962). После выявления австралийского предкового разнообразия *Hipposideridae sensu lato*, статус этих таксонов будет пересмотрен в ревизии семейства С. Хэнд и Д. Кирша. Род *Hipposideros*, согласно упомянутой ревизии, может быть парафилетическим (Hand, Archer, 2005; Hand, Kirsch, 1998).

Подрод *Pseudorhinolophus* объединяет не менее 7 видов, существование которых датируются промежутком от позднего эоцена до среднего миоцена (от 43 до 17 млн лет назад). Представители подрода обладают высоким венечным отростком, отсутствием на верхнем клыке дополнительного зубца, значительно редуцированным 3 моляром и тенденцией к редукции 2 премоляра на верхней челюсти. Такие черты сближают их с современными крупными листоносами, а именно: *H. diadema*, *H. armiger* и *M. commersonii*. В интерпретации Лежандра, *Pseudorhinolophus* может быть общим предком крупных представителей *Hipposideros* и современного рода *Asellia*, известного со среднего миоцена (Legendre, 1982). В связи с этим, *Pseudorhinolophus*, в современном понимании, представляет собой парафилетический таксон и возводится некоторыми авторами (напр. Hand, Archer, 2005) в ранг самостоятельного рода. Предковым этому роду палеонтологи предполагают наиболее древних листоносов, известных со среднего эоцена западной Европы – род *Paleophyllophora* (Ravel et al., 2014).

Формы, относимые к подроду *Brachipposideros* известны с конца олигоцена по средний Миоцен и распространены как в западной Европе и северной Африке, так в Азии и Австралии (Hand, Archer, 2005). Они отличаются низким венечным отростком, выраженным зубцом на лезвии верхнего клыка, наличием рудиментарного второго верхнего премоляра и наличием метакона на верхнем 3-м моляре. По мнению С. Лежандра, подрод объединяет формы, родственные мелким листоносам, например, – *H. caffer*. Происхождение *Brachipposideros* автор полагал скорее от представителей *Paleophyllophora* чем *Pseudorhinolophus*, однако доказательств этой гипотезы было недостаточно (Legendre, 1982). Несмотря на предположения Лежандра, таксон *Brachipposideros* в более новых работах приобрел родовой статус в составе подтрибы *Rhinonycterhina*. Австралийского *B. nooraleebus* считают сестринским к роду *Rhinonycteris*, также известного с миоцена (16 млн лет назад) (Eiting, Gunnell, 2009) и представленного в современной фауне Австралии (Hand, Kirsch, 1998). Кроме того, временные оценки расселения *Brachipposideros* по Австралии

(20–15 млн лет назад) совпадают с молекулярными датировками отделения *Rhinonictaris* от других видов трезубценосов (Foley et al., 2015).

Подрод *Syndesmotis* известен со среднего миоцена и представлен 2 видами – *H. vetus* и *H. megalotis*. Второй из них – единственный живой ископаемый *Hipposideros*, ареал которого простирается на территории Кении, Эфиопии, Эритреи, Джибути и Сомали, а также имеет небольшой участок в Саудовской Аравии (Monadjem, 2019). Находки предположительно предкового ему *H. vetus* включают средний миоцен Марокко и плиоцен южной Франции. Представители подрода отличаются низким и коротким венечным отростком, а также сильно отогнутым в сторону угловым отростком нижней челюсти. На верхней челюсти клыки с дополнительными вершинами, второй премоляр полностью редуцирован, а 3 моляр значительно редуцирован и не имеет метакона и метастилия. Данные признаки свидетельствуют о вероятном происхождении подрода от *Brachhipposideros* (Legendre, 1982). Среди современных форм, в частности из-за этих признаков, *H. megalotis* образует собственную морфологическую группу, по мнению Д. Хилла, также родственную мелким листоносам из группы «bicolor». Основное внешнее отличие этого вида – крупные, сросшиеся в основании лба, уши (Hill, 1963; Tate, 1941).

### 2.3.3 Кладистика на основе морфометрии

Попытка построить филогенетическую систему семейства на основании формализованных подходов была предпринята В. Богдановичем и Р. Оуэном. Филогенетический анализ представителей Hipposideridae в широком смысле, основанный на методах морфометрии, оказался не эффективным. Система групп, созданная Д.Э. Хиллом, была плохо поддержана, а род *Hipposideros* оказался парафилетическим (Bogdanowicz, Owen, 1998).

По результатам, полученным ML-методом, африканские представители группы «cyclops» (на данный момент *D. cyclops* и *D. camerunensis*), а также *H. corynophyllus* и *H. commersonii* (на данный момент *M. commersonii*) оказались

сестринскими к родам *Anthops* и *Coelops*. Остальные новогвинейские виды группы «*суслопс*» оказались монофилетичны. Многочисленные представители группы «*bicolor*» не формировали единой клады. Многие из них оказались в сестринской позиции к *Aselliscus stoliczkanus* и *Cloeotis persivali*. Отдельного упоминания заслуживает поддержанная монофилия клады африканских видов: *H. marisae*, *H. curtus*, *H. jonesi* и малазийского *H. ridleyi*. Последний обладает сходным строением носовых листков с *H. jonesi* (Hill, 1963). Сестринским к данной кладе оказался *H. megalotis*. Поддержана была также монофилия подгруппы «*galeritus*». Некоторые виды из «*bicolor*» имели неопределённое положение ко всем группам (*H. pygmaeus*, *H. papua*, *H. maggietaaylorae*) или занимали сестринское положение к роду *Asellia* (*H. obscurus*). Для крупных листоносов результат также оказался спорным. Группа «*speoris*» оказалась полифилетической: *H. speoris* и *H. abae* на полученной топологии располагались среди представителей «*bicolor*», а *H. larvatus* имел сестринское положение к сборной кладе из крупных листоносов и представителей *Anthops* и *Coelops*. Группа «*diadema*» была монофилетической, исключениями являлись только *H. commersonii* и *H. lekaguli*, который оказался внутри группы «*pratti*». Представители группы «*armiger*» не формировали собственной клады, однако, находились в сестринском положении к «*pratti*», как и предполагал Хилл. При удалении из анализа размерных параметров полученные клады оказались ещё более нестабильными, а поддержанные пары видов часто не имели никаких общих черт.

Консенсус, полученный парсимониальным методом, имел совершенно иную топологию. Согласно этим результатам, африканские и новогвинейские листоносы из группы «*суслопс*» образуют поддержанную кладу вместе с *H. lekaguli*. Однако в эту кладу не входят *H. muscinus* и *H. semoni*, для которых предполагается базальное положение ко всем представителям семейства. Также базальной кладой может быть *H. bicolor*+*H. fulvus*. *H. megalotis* на этой кладограмме также сестринский ко многим представителям группы «*bicolor*», в том числе к *H. marisae* и *H. ridleyi*. Однако *H. jonesi* и *H. curtus*, а также

*H. rugmaeus* формируют поддержанную кладу со всеми видами семейства, не относящимися к роду *Hipposideros*. Представители подгруппы «galeritus» на данном дереве не образуют собственной клады и смешаны с другими видами – индонезийским *H. dyacorum* и африканскими: *H. ruber*, *H. caffer*, *H. calcaratus* («bicolor») и *H. abae* («spergis»). Также поддержано родство групп «armiger» и «diadema», а *H. larvatus* образует кладу с *H. papua* и *H. obscurus*.

Авторы анализа соглашаются с предположением происхождения группы «megalotis» от мелких листоносов из группы «bicolor». Также их данные согласуются с гипотезой С. Лежандра о происхождении рода *Asellia* от крупных листоносов *Hipposideros* (что делает последний парафилетическим). Однако положение остальных родов семейства, в особенности, трибы *Rhinonycterina*, для Богдановича и Оуэна остаётся спорным. Полученные результаты также во многом отражают многочисленные морфологические параллелизмы как внутри рода *Hipposideros*, так и внутри семейства *Hipposideridae sensu lato*. Поэтому для более объективной информации о филогении этих таксонов были необходимы другие системы маркеров.

#### 2.3.4 Ревизии на основе молекулярных маркеров

Развитие молекулярных методов и использование молекулярных маркеров позволило как разрешить многие проблемы, так и выявить новые в систематике листоносов Старого Света.

По данным мультилокусного анализа ядерных генов сперва была доказана парафилия *Hipposideros* (Foley et al., 2015). После этого африканские листоносы из групп видов «commersonii» и «cyclops» были выделены в рода *Macronycteris* и *Doryrhina* соответственно (Foley et al., 2017). Таким образом, одно из направлений эволюции в системе Д. Хилла оказалось не относящимся к *Hipposideros s. str.*, а примитивные для *Hipposideros* морфологические черты группы «commersonii», представители которой оказались сестринскими к родам *Aselliscus* и *Coelops*, получили альтернативное обоснование.



Оценки времён дивергенции показали быструю базальную радиацию *Hipposideros s. str.* и, параллельно, *Rhinolophus* в период среднего миоцена (16–10 млн лет назад). Авторы объясняют эти процессы потеплением климата, повлиявшим на распространение влажных тропических лесов в этот период (Foley et al., 2015). То есть, несмотря на то что *Hipposideros s. l.* представлен в палеонтологической летописи с бартонского периода среднего эоцена (около 37 млн лет назад) (Eiting, Gunnell, 2009), современные представители рода отличаются сравнительно недавней скачкообразной эволюцией. Вероятно, вследствие этого базальные узлы внутри *Hipposideros s. str.* не были разрешены и подродовой статус крупных и мелких форм по-прежнему остался загадкой (Foley et al., 2015).

Вид *H. abae* из группы «speroris» в данных ревизиях был сестринским к африканскому *H. caffer* из подгруппы «galeritus» и оказался не родственным *H. larvatus*. Другой африканский вид – *H. jonesi* – имел неопределённое положение внутри *Hipposideros*. Как полученная топология соотносится с признанной системой групп, в данной ревизии не обсуждалось (Foley et al., 2017).

Наиболее полная ревизия видов фауны Юго-Восточной Азии была сделана по митохондриальному гену *ND2* и ядерному *RAG1* (Murray et al., 2012). Автор ревизии объединил последовательности, полученные по двум принципиально разным системам наследования, что не может быть методически верно для оценки истинной филогении рода. В результате большая часть исследованных видов, таких как *H. diadema*, *H. larvatus*, *H. armiger*, *H. pomona* (на сегодня считается *H. gentilis*), *H. bicolor*, *H. ater*, *H. cineraceus* и *H. galeritus*, оказалась парафилетическими, а филогенетические взаимоотношения в группе «bicolor» (7 клад неопределённого ранга) и внутри крупных листоносов оказались не разрешены.

С. Мюррей выделил 3 клады внутри *Hipposideros*: «B» и «C», соответствующие группам «bicolor» и «galeritus», и кладу «D», объединяющую крупных листоносов. Последнюю из них автор делит на 3 группы видов,

филогенетические отношения которых оказались неразрешёнными: это «diadema», «pratti» и «armiger» + «larvatus». Последнее объединение является следствием не поддержанной монофилии *H. larvatus* относительно *H. armiger* по этим данным. Для этих двух видов Мюрреем были рассмотрены формы из Лаоса, Малайзии и Борнео.

Монофилия группы «bicolor» s. l. не была поддержана, однако максимальные поддержки имели клады, соответствующие подгруппам «galeritus» и «bicolor» в системе Хилла. В «galeritus» входили *H. galeritus* и *H. cervinus* из Малайзии, Борнео и Лаоса. В составе «bicolor» s. str. не была определена базальная клада: неопределённое положение имели: *H. halophyllus*, *H. dyacorum* и *H. doriae*. Малазийский *H. ridleyi* оказался сестринским к *H. fulvus*, распространённому в Индии. Филиппинская форма *H. bicolor* оказалась родственной *H. ater* с о. Борнео, а другие две формы этого вида, различающиеся морфологически и акустически, оказались парафилетичны относительно малайского представителя *H. cineraceus*. Последний вид представлял собой полифилетический таксон: борнейские формы *H. cineraceus* были сестринскими к филиппинскому *H. ater*, а остальные представители из Мьянмы, Лаоса и Малайзии образовывали собственную кладу. Одна из лаосских форм *H. pomona* (ныне считается *H. gentilis*) была сестринской к близким видам *H. rotalis* и *H. khaokhouayensis* и не родственной остальным представителям этого вида из Китая, Мьянмы и Малайзии. Вид *H. khaokhouayensis*, как и *H. rotalis*, был описан из Лаоса (Guillén-Servent, Francis, 2006), однако позднее был обнаружен на острове Катъба в Тонкинском заливе (Abramov, Kruskop, 2012) и материковом Северном Вьетнаме (Thong, 2023b; Kruskop et al., 2023).

Примечательно, что С. Мюррей также включил в своё исследование вид *H. boeadii*, описанный из Сулавеси позднее основных морфологических ревизий рода (Bates et al., 2007), и не включённый ни в одну из известных групп. По его данным, этот вид образует собственную кладу неопределённого ранга внутри *Hipposideros*, объединяясь с филиппинским *H. obscurus*. Последний в системе Хилла относился к подгруппе «bicolor» и считался в некотором роде переходной

формой, не обладающей столь развитыми носовыми листками как у «*galeritus*», но схожий с ними по многим черепным признакам (Hill, 1963).

Многообразие африканских форм *Hipposideridae* s. str. было подробно рассмотрено в ревизии Паттерсона (Patterson et al., 2020). В этой работе был представлен как мультилокусный анализ ядерных генов, так и накопленные данные по митохондриальному гену *cytB*. По этим данным было выявлено криптическое разнообразие африканских представителей подгруппы «*galeritus*», в основном – видов *H. caffer* и *H. ruber*.

<b>Armiger group</b>	calcaratus subgroup	<i>H. macrobullatus</i>	<i>H. lankadiva</i>
<i>H. alongensis</i>	<i>H. calcaratus</i> <sup>c</sup>	<i>H. maggietylorae</i>	<i>H. lekaguli</i>
<i>H. armiger</i>	<i>H. cervinus</i> <sup>c</sup>	<i>H. nequam</i>	<i>H. pelingensis</i>
<i>H. griffini</i> <sup>a</sup>	<i>H. coxi</i> <sup>c</sup>	<i>H. obscurus</i>	<b>Larvatus group</b>
<i>H. pendelburyi</i> <sup>a</sup>	<i>H. galeritus</i> <sup>c</sup>	<i>H. orbiculus</i>	<i>H. grandis</i>
<i>H. turpis</i>	ruber subgroup	<i>H. papua</i>	“ <i>H. khasiana</i> ” <sup>a,g</sup>
<b>Bicolor group</b>	<i>H. abae</i> <sup>d</sup>	<i>H. pygmaeus</i>	<i>H. larvatus</i>
ater subgroup	<i>H. beatus</i> <sup>e</sup>	<b>Boeadii group</b>	<i>H. madunae</i>
<i>H. ater</i> <sup>b</sup>	<i>H. caffer</i> <sup>e</sup>	<i>H. boeadii</i>	<i>H. sorenseni</i>
<i>H. atrox</i> <sup>a</sup>	<i>H. fuliginosus</i> <sup>e</sup>	<b>Cyclops group</b> <sup>f</sup>	<i>H. sumbae</i>
<i>H. bicolor</i> <sup>b</sup>	<i>H. lamottei</i> <sup>e</sup>	<i>H. corynophyllus</i>	<b>Megalotis group</b>
<i>H. breviceps</i> <sup>b</sup>	<i>H. ruber</i> <sup>e</sup>	<i>H. edwardshilli</i>	<i>H. megalotis</i>
<i>H. cineraceus</i> <sup>b</sup>	<i>H. tephrus</i> <sup>a,e</sup>	<i>H. muscinus</i>	<b>Pratti group</b>
<i>H. coronatus</i> <sup>b</sup>	subgroup uncertain	<i>H. semoni</i>	<i>H. lylei</i>
<i>H. dyacorum</i> <sup>b</sup>	<i>H. cruminiiferus</i>	<i>H. stenotis</i>	<i>H. pratti</i>
<i>H. einnaythu</i> <sup>a,b</sup>	<i>H. curtus</i>	<i>H. wollastoni</i>	<i>H. scutinares</i>
<i>H. halophyllus</i> <sup>b</sup>	<i>H. doriae</i>	<b>Diadema group</b>	<b>Speoris group</b>
<i>H. khaokhouayensis</i> <sup>b</sup>	<i>H. durgadasi</i>	<i>H. demissus</i>	<i>H. jonesi</i> <sup>h</sup>
<i>H. nicobarulae</i> <sup>a,b</sup>	<i>H. fulvus</i>	<i>H. diadema</i>	<i>H. marisae</i> <sup>g</sup>
<i>H. pomona</i> <sup>b</sup>	<i>H. gentilis</i> <sup>a</sup>	<i>H. dinops</i>	<i>H. speoris</i>
<i>H. ridleyi</i> <sup>b</sup>	<i>H. hypophyllus</i>	<i>H. inexpectatus</i>	
<i>H. rotalis</i> <sup>b</sup>	<i>H. kunzi</i> <sup>a</sup>	<i>H. inornatus</i>	

**Рисунок 6.** Система групп видов рода *Hipposideros*, согласно The Handbook of Mammals of the World, модифицированная в ревизии Паттерсона (Patterson и др., 2020).

Свои результаты авторы трактуют, исходя из системы групп, представленной в переиздании The Handbook of Mammals of the World (HMW) (Monadjem et al., 2019), содержащей множество ошибок, а также часто необоснованно ссылаются на работу Мюррея. Согласно переизданию HMW, внутри «*bicolor*» есть подгруппа «*ater*», соответствующая «*bicolor*» s. str., подгруппа «*ruber*», включающая

африканских представителей «galeritus», подгруппа «calcaratus», объединяющая *H. calcaratus*, *H. coxi*, *H. cervinus* и *H. galeritus*, и «неизвестная подгруппа, включающая 15 видов» (рис. 6). Группа «cyclops» объединяет виды из этой группы, в понимании Д. Хилла, без учёта африканских форм, относящихся к роду *Doryrhina* (валидным для неё следует считать название «muscinus» из системы Тэйта). Вид *H. boeadii* образовывал отдельную группу. Остальные группы имели прежние названия, однако состав видов в них также часто был изменён.

В ревизии Паттерсона, по ядерным генам вид *H. obscurus* занимал сестринское положение к крупным листоносам. Остальные мелкие листоносы были монофилетичны, однако базальная группа внутри них не была определена. В неё могли входить как *H. coronatus*, формирующий собственную отдельную кладу, так и клада, соответствующая «galeritus» s. str. В последнюю также вошёл вид *H. pygmaeus*. Африканские представители «galeritus» оказались сестринскими к «bicolor» s. str.

Филогенетическое дерево семейства Hipposideridae, включающее наибольшее количество таксонов было построено в работе, посвящённой биогеографии современных подковоносообразных (Chornelia, Hughes, 2022). Авторы исследования провели анализ данных из работы Alvarez-Caretter et al., 2021, включающие геномы 72 видов млекопитающих, дополненные отдельными генами из баз данных Genbank и ENA. Полученная топология значительно противоречила результатам Foley et al., 2016 и Patterson et al., 2020. На ней все африканские представители семейства, за исключением *H. jonesi* оказались родственными, а род *Hipposideros* парафилетичен. Представители рода *Macronycteris* были парафилетичны к *Doryrhina cyclops* и африканским представителям группы «bicolor» (подгруппа «ruber» в системе Patterson et al., 2020). Базальное к азиатским представителям *Hipposideros* имел *H. coronatus*, а виды *Anthops ornatus* и *H. obscurus* оказались родственными и имели сестринское положение к крупным листоносам. Базально к ним находился *H. jonesi*. Вид *H. speoris* имел сестринское положение к представителям подгруппы «galeritus» (*H. galeritus*, *H. cervinus*,

*H. rugmaeus* и *H. coxi*). Наиболее грубое несоответствие известным данным имело положение *H. scutinares* внутри представителей группы «bicolor» и ветвь, объединяющая *H. calcaratus*, *H. fulvus* и *H. pelingensis*, имеющая сестринское положение к «bicolor» s. str. Подобный результат явно является следствием мисидентификации исследованных образцов. Внутри клады крупных азиатских листоносов присутствовало большинство видов. *H. larvatus* имел базальное положение к *H. armiger/H. griffini* и *H. pendleburyi*. Им противопоставлялась клада, включающая представителей группы «diadema» (включая *H. lekaguli*) и виды *H. turpis*, *H. alongensis*, *H. lylei* и "*H. pratti*".

## 2.4 Криптическое разнообразие *Hipposideros* в Юго-Восточной Азии

В данном разделе подробно рассматриваются таксономические проблемы внутри каждой из групп видов рода *Hipposideros*, распространённой в Юго-Восточной Азии.

### 2.4.1 Группа «larvatus»

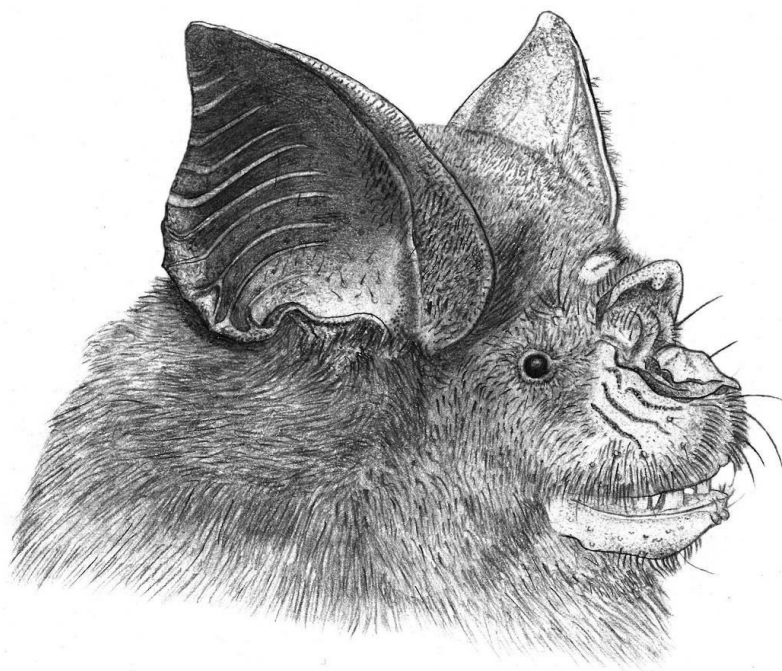
По мнению Д. Е. Хилла (Hill J.E., 1963), *H. larvatus* в составе группы «speoris» – ближайший родственник *H. speoris* и африканского *H. abae*. В последующих сводках *H. abae* обычно относили к африканским представителям группы «galeritus», в то время как положение типового для *Hipposideros H. speoris* в них остаётся спорным (Schmid et al., 1993; Schmid et al., 2005). В последней изданной сводке по мировой фауне млекопитающих, к группе «speoris» необоснованно отнесли африканские виды мелких листоносов – *H. jonesi* и *H. marisae* (Monadjem et al., 2019). Помимо широкого распространения в Индостане и на Шри-Ланке, *H. speoris* был обнаружен на территории южной Мьянмы (Dag et al., 2019). Авторы подробно описали бакулюм экземпляра, который оказался скорее схожим с аналогичной структурой у *H. galeritus* (Kruskor, 2014). Из-за столь противоречивых родственных связей внутри «speoris», комплекс форм, относящихся к *H. larvatus* на сегодняшний день рассматривают, как отдельную группу – «larvatus».

В современном понимании *H. larvatus* считается комплексом видов, распространенных от Северо-Восточной Индии до о. Хайнань на востоке и Зондских островов на юге (Corbet, Hill, 1992). Ранг многих морфологически дискретных форм, принадлежащих данному комплексу, остаётся неопределённым, а в некоторых случаях – меняется, в зависимости от трактовки предыдущих ревизий (Francis et al., 2010; Kitchener, Maryanto, 1993; Thabah et al., 2006). Исходно данный вид был разделён на 8 подвидов, самыми крупными, среди которых считались *H. larvatus alongensis* из Вьетнама и *H. larvatus grandis* из Бирмы (Мьянмы). Типовой экземпляр номинативного подвида (*H. larvatus larvatus*) принадлежит к наиболее мелкой форме, описанной с острова Ява.

Подробное исследование криптических форм с Зондского архипелага (Kitchener, Maryanto, 1993) позволило выделить в пределах комплекса несколько самостоятельных видов. Материал этого исследования включал один образец из Таиланда, интерпретированный авторами как *H. l. grandis* исключительно из представлений об ареале этой формы, при том, что сами авторы статьи признавали, что данный экземпляр не достигает размеров, указанных в литературе для формы *grandis*. Данный экземпляр по многим параметрам отличался от типичного *H. larvatus*, как и от прочих обсуждаемых в статье видов, в результате чего было высказано предположение о видовом ранге *H. grandis*, подхваченное последующими авторами (Simmons, 2005). Морфологический и морфометрический анализ материалов по группе «larvatus» из Индокитая (Kruskor, 2015) показал, что в Таиланде обитает, по всей видимости, две формы: крупная, сходная с экземплярами, относимыми к *H. grandis* из Мьянмы и Вьетнама, и мелкая, не ассоциируемая ни с каким номинальным таксоном.

Помимо *H. cf. larvatus* из Таиланда, к индокитайской фауне среди представителей группы «larvatus» относятся не менее 3 форм. Северная форма с островов Тонкинского залива, близкая по размерам к типичному *H. larvatus*, но отличающаяся от него по форме бакулюма, возможно, принадлежит к *H. (larvatus) routensis*, описанной с острова Хайнань. Южные формы из Индокитая

соответствуют описанию *H. grandis* из Мьянмы и широко распространены в равнинных лесах юга Вьетнама. Еще одна мелкая форма с острова Коншон в архипелаге Кондао по размерам сходна и с северной островной, и с типичным *H. larvatus*. Но по форме бакулюма и по последовательностям мтДНК была отнесена к *H. grandis* и описана как его островной подвид *H. grandis consonensis* (Kruskop, 2015).



**Рисунок 7.** Портрет *H. grandis* из комплекса «larvatus»

Таксономическая принадлежность *H. l. alongensis* также оказалась неверной, не смотря на схожесть с «larvatus» в строении носовых листков. Описание бакулюма данной формы показало её отличие от *H. larvatus* и породило гипотезу о принадлежности данной формы к группе «armiger» и конкретно к виду *H. turpis*, типичная форма которого обитает на юге Японских островов (Torai, 1975). Однако последние комплексные исследования с использованием как морфометрических, так и молекулярных методов показали, что ситуация несколько сложнее. На основании митохондриальных данных было показано, что *H. turpis* является парафилетическим таксоном, и его бывшие подвиды были возведены в ранг

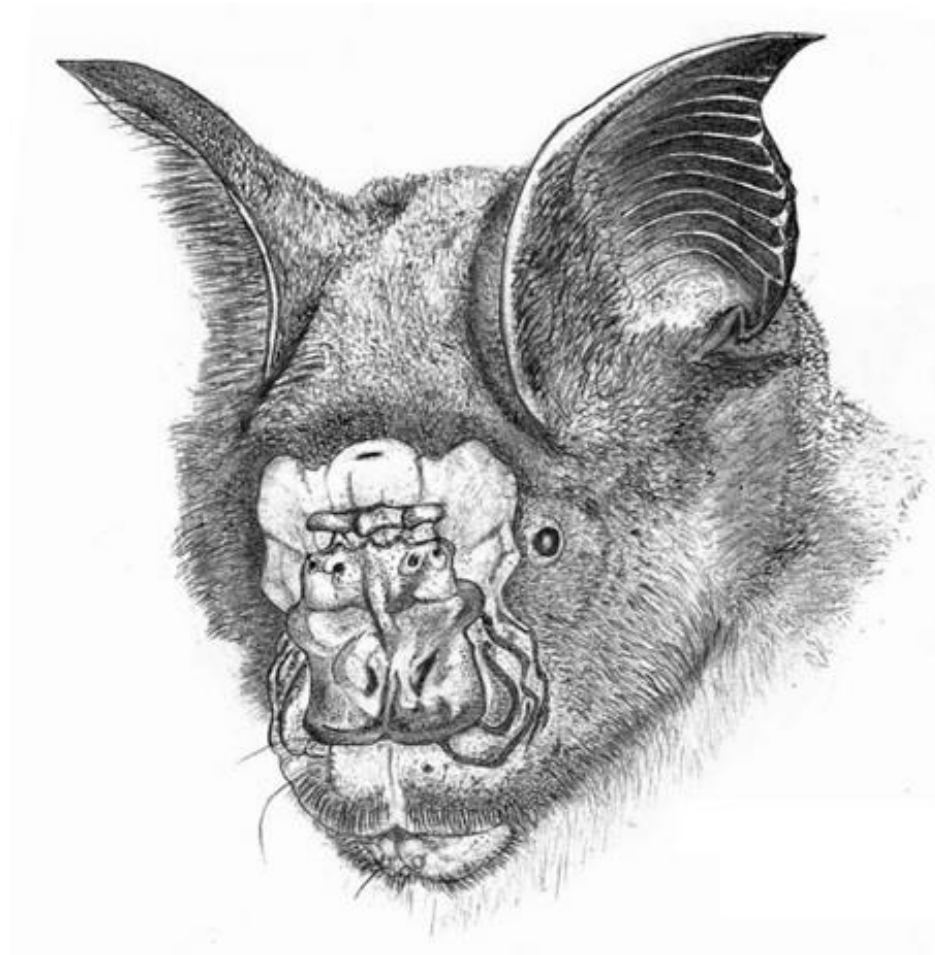
самостоятельных видов. Кроме того, непосредственно к группе «*armiger*» (Thong et al., 2012b). Положения данной системы нуждаются в проверке по ядерным маркерам, в частности, для оценок возможной интрогрессии ДНК между *H. pendleburyi* и *H. armiger*.

#### 2.4.2 Группа «*armiger*»

Спорная ситуация, связанная с подвидовой структурой, присуща также и группе «*armiger*», ближайшей к «*larvatus*», согласно молекулярным данным (Murray et al., 2012). Номинативный подвид *H. a. armiger* из непальских Гималаев и *H. a. debilis* из Малайзии, по мнению К. Андерсена, хорошо отличались по длине зубного ряда и ширине межглазничного сужения, что было оспорено Д. Хиллом (Andersen, 1905; Hill, 1963). Поэтому для обозначения малазийской формы используется название *H. armiger* s. l. Современные авторы обычно принимают четыре подвида *H. armiger*, таксономический статус которых остаётся спорным (Thong et al., 2012a). В частности, *H. a. terasensis* из Тайваня был описан как отдельный вид по морфологическим и эхолокационным характеристикам (Yoshiyuki, 1991), но данный факт был принят лишь немногими последующими авторами. *H. terasensis* имеет более грацильный череп по отношению к *H. armiger*. В работе, посвящённой филогеографии *H. armiger*, было показано, что по митохондриальной ДНК *H. terasensis* не отличается от восточнокитайских и хайнаньских форм этого вида (Lin et al., 2014).

Более мелкий вид этой группы – *H. griffini* описан с островов Тонкинского залива (Thong et al., 2012a), где он обитает симпатрично с *H. armiger*. Однако впоследствии было установлено, что этот эндемик Вьетнама распространён более широко. Его обитание было подтверждено в равнинном Южном Вьетнаме (Thong et al., 2012b) и Западной части Центрального Нагорья (Kruskor et al., 2017). Примечательно, что *H. griffini* описан в первую очередь по данным митохондриальной ДНК и отличию эхолокационных сигналов, поскольку размеры *H. armiger* и *H. griffini* сильно перекрываются.





**Рисунок 8.** Портрет самца *H. armiger* с ярко выраженными модификациями носовых листков около фронтальной железы

### 2.4.3 Группа «swinhoei»

Представления о родстве групп «armiger» и «pratti» и монофилии подрода *Gloionycteris* были опровергнуты молекулярными маркерами. Интерпретация изменчивости черепа форм этих видов, в частности, в ревизии Г. Тейта была ошибочной. Это связано с тем, что одна из первых описанных форм крупных азиатских листоносов – *Phyllorhina swinhoei* Peters, 1871 из юго-восточного Китая, включала в себя смешанную выборку из *H. armiger* и *H. pratti*. Последний также был обозначен, как голотип. В связи с этим, валидным названием для *H. pratti* и для всей группы является «swinhoei» (Kruskop, 2014). Согласно последней ревизии, группа объединяет 3 вида: *H. scutinares*, *H. lylei* и *H. swinhoei*, разделённых по морфологическим признакам и митохондриальной ДНК (Robinson et al., 2003). Различия между ними главным образом состоят в форме носовых листков и

размерах черепа. Подобно *H. lylei*, представители *H. scutinares* имеют парную вырезку на фронтальном крае подковы, но сильно отличаются формой среднего носового листка от обоих видов. Также *H. swinhoei* считается наиболее крупным среди видов этой группы. Находки *H. lylei* и *H. swinhoei* известны из севера Вьетнама, а *H. scutinares* является узкоареальным эндемиком, живущим в карстовых массивах Центрального Вьетнама и Лаоса. Впоследствии, в Южном Вьетнаме был обнаружен вид, идентифицированный, по форме носовых листков, как *H. swinhoei* (Kruskop, Vasenkov, 2016; Son et al., 2021). Таксономический статус экземпляров данной популяции, живущей более чем в 1100 км от известного ареала вида, нуждается в дальнейшем исследовании.

#### 2.4.4 Группа «*diadema*»

На данный момент *H. diadema* является одним из самых широко распространённых видов крупных листоносов. Его ареал простирается от Северной Австралии и Соломоновых островов на юго-востоке до Филиппинских островов и Центрального Индокитая на Северо-Западе. За редкими исключениями, представители группы видов «*diadema*» слабо отличаются от номинативного вида и распространены локально на Зондских островах Юго-восточной Азии. Узкоареальные островные виды *H. dinops*, *H. demissus*, *H. pelingensis* и *H. inexpectatus* обитают симпатрично с *H. diadema* и отличаются от этого вида размерами тела, пропорциями головы и длиной голени. Первые генетические данные полученные для *H. dinops*, *H. demissus* и *H. pelingensis*, объединяли их с *H. diadema*, делая последний вид парафилетическим (Lavery et al., 2014). Данная топология была получена за счёт объединения данных по митохондриальным и ядерным генам, и нуждалась в дальнейшей проверке. Полученные полногеномные данные для популяций *H. diadema*, *H. dinops* и *H. demissus* с Соломоновых островов перевернули представления о родстве этих видов (Lavery et al., 2024). Согласно ним *H. dinops* и *H. demissus*, являются крупной и мелкой экоморфой вида *H. diadema*, с которым они могут обитать симпатрично. Геномные данные свидетельствуют, что между экоморфами существует репродуктивная изоляция, несмотря на сходные

сроки периода размножения (Lavery et al., 2023). Кроме того, генетические данные свидетельствуют о независимом происхождении крупной формы «*H. dinops*» на островах Рендова и Гуадалканал. В результате исследования авторы не делают строгих таксономических выводов, и предлагают две гипотезы для обоснования быстрой эволюции размера *H. diadema*. Согласно первой гипотезе, независимое увеличение размера могло произойти в результате охоты на крупных насекомых, для обнаружения которых необходима низкочастотная эхолокация, характерная для более крупных летучих мышей. Согласно второй гипотезе, это явление может быть связано с изобретением ситуативного хищничества, для которого наиболее удобен более крупный размер тела.

Материковые представители группы «*diadema*» относятся к разным зоогеографическим регионам. Вид *H. lankadiva* широко распространён в Индии, на Шри-Ланке и северо-западе Индокитая (Bates et al., 2015; Khandal et al., 2023). Угрожаемый узкоареальный *H. inornatus* живёт в центральной части Северной Австралии. По морфологическим признакам оба вида в достаточной степени схожи с *H. diadema* в отличие *H. lekaguli*, распространённого в индокитайской и малайзийской части Таиланда. Согласно первоописанию, этот вид сильно отличается разросшимися элементами носовых листков, однако по черепным признакам относится к группе «*diadema*» (Thonglongya, Hill, 1974). В работе, посвящённой филогении листоносов Старого Света, *H. lekaguli* имеет сестринское положение к *H. diadema*, однако подробно обсуждается таксономия только африканских представителей семейства. Распространение вида также продолжает активно изучаться после обнаружения его популяций на Филиппинских островах (Heaney, 1995; Ducso et al., 2023).

#### 2.4.5 Группа «*bicolor*»

Наиболее запутанной таксономической историей обладают листоносы из группы «*bicolor*». Вид *Hipposideros bicolor* был описан известным голландским зоологом, Якобом Темминком (Temminck, 1834), без сохранённого голотипа и

точного локалитета. Через год автор таксона собрал выборку из 14 особей с островов Ява, Амбона и Тимор, но, как оказалось в дальнейшем, данная выборка была смешана с другим видом с Амбона (Hill, 1963). Зверьки с этого острова были описаны Петерсом под названием *Phyllorhina amboinensis* (Peters, 1870), а впоследствии включены в синонимику *H. ater*, описанного со Шри-Ланки. Краткое описание *H. bicolor*, сделанное Андерсеном, также, по мнению Хилла, относится скорее к *H. ater*.

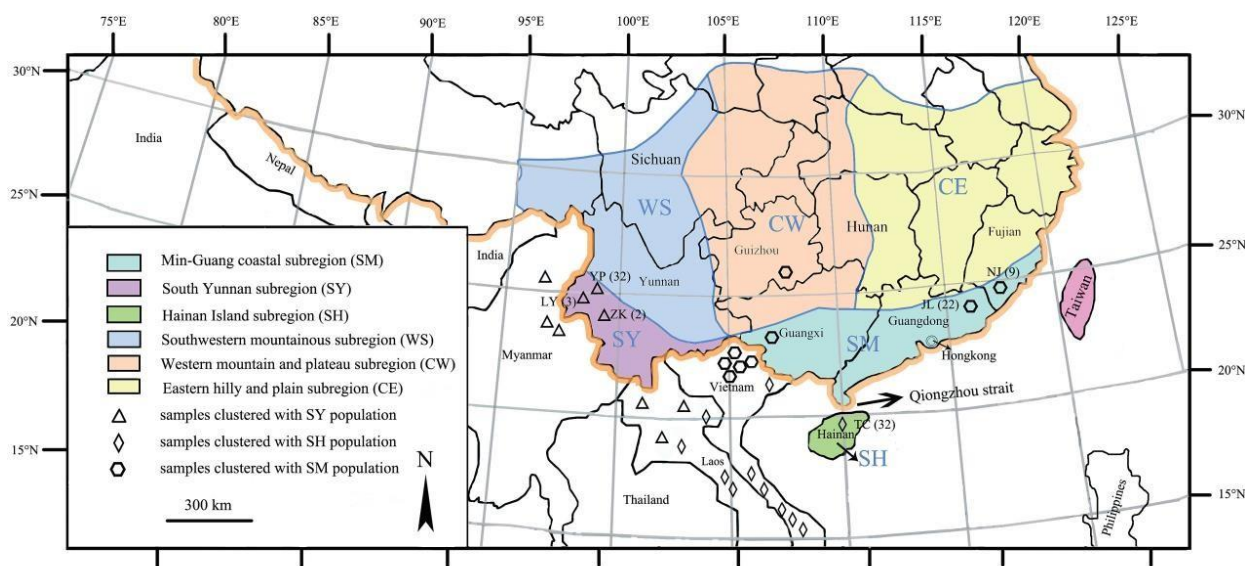
Андерсен выделял ещё два близких к *H. bicolor* вида: *H. pomona* из южной Индии и *H. gentilis* из Мьянмы (Andersen, 1918). В составе последнего вида было выделено 4 подвиговые формы, названные: *H. g. gentilis*, *H. g. sinensis*, *H. g. atrox* и *H. g. major*. Г. Тейт из числа экземпляров, собранных Темминком, выделил в качестве лектотипа *H. bicolor* экземпляр с северо-западной Явы (Tate, 1941). Также, Тейт предполагал возможную конспецифичность *H. gentilis* и индийского *H. fulvus*.

В результате ревизии Д. Хилла данная система была сильно упрощена, и все 5 форм: *H. pomona*, *H. gentilis*, *H. g. sinensis*, *H. g. atrox* и *H. g. major* – стали подвидами *H. bicolor* (Hill, 1963). Однако, позднее, автор выделил *H. pomona* в отдельный вид на основании отличий по размеру бакуллома, который сильно редуцирован у данной формы. К нему он отнес формы *H. gentilis* и *H. sinensis*, предполагая их подвиговой статус, а в составе *H. bicolor* оставил *H. atrox* и *H. major* (Hill et al., 1986). В последующих сводках многие авторы придерживались именно этой системы.

Позднее, на территории Малайзии были найдены две акустически отличающиеся и симпатрично живущие формы *H. bicolor*, условно названные «131кГц» и «142кГц» по основной частоте эхолокационных сигналов (Kingston et al., 2001). После нахождения у этих форм мелких морфологических отличий, а также достоверных генетических отличий, впервые выявленных в рамках программы генетических штрих-кодов (Francis et al., 2010), эти формы были возведены в ранг самостоятельных видов: *H. bicolor* s. str. и *H. atrox*, –

соответственно, для «131кГц» и «142кГц» (Douangboubpha et al., 2010). Также в этой работе были выявлены мелкие диагностические отличия *H. rotoma*, однако никаких выводов о распространении подвидовых форм данного вида не делалось. Согласно последнему исследованию данного комплекса видов, *H. bicolor* «142кГц» всё же морфологически отличается от типа подвида *H. bicolor atrox*. В связи с этим, для него было предложено новое видовое название – *H. kunzi* (Murray et al., 2018).

В результате исследования образцов *H. rotoma* из типовой территории, был пересмотрен таксономический статус форм этого вида. Экземпляры *H. rotoma* из изолированной популяции в Южной Индии имели крупный бакулум, чем значительно отличались от всех остальных индо-малайских представителей. В результате, за южноиндийской популяцией было сохранено название *H. rotoma*, а для остальных форм старшим валидным названием стал *H. gentilis*, описанный из Мьянмы (Srinivasulu, Srinivasulu, 2018).



**Рисунок 9.** Распространение китайских форм *H. rotoma* (на сегодня *H. gentilis*) по Zhao et al., 2015

Современное распространение подвидов *H. gentilis* плохо изучено. В Таиланде, к примеру, были найдены и *H. g. gentilis* и *H. g. sinensis* (Corbet, Hill, 1992). Исследование форм этого вида из Китая свидетельствует о том, что

*H. g. gentilis* живёт в южном Юннане (клада SY) и северном Лаосе (рис. 9). Клада SM из Мин Гуанга (Гуангси, Гуандонг и Южный Фуцзянь) принадлежит *H. g. sinensis*, также распространённый в Северном Вьетнаме. В работе делается вывод о собственном подвидовом статусе формы с острова Хайнань (клада SH), которая, по мнению авторов, может быть родственной популяциям из Центрального и Южного Индокитая (Zhao et al., 2015). Генетическое разнообразие популяций из южного Вьетнама остаётся неисследованным.

Говоря о систематике группы «bicolor» и в частности, *H. gentilis*, необходимо упомянуть об описании в 1947 году вьетнамского эндемика *Paracoelops megalotis* по единственному, сильно повреждённому голотипу (Dorst, 1947). До 2012 года этот монотипический род считали ближайшим к роду *Coelops*. Однако повторное сравнение типа этого вида остальными представителями семейства, показало несостоятельность данных представлений (Thong et al., 2012a). Образец оказался видом *H. gentilis* с извлечёнными из хвостовой перепонки хвостовыми позвонками. Примечательно, что таксон видовой группы «megalotis» является единственным названием, относящимся к *H. gentilis* и описанным с территории Вьетнама. Однако, будучи перемещённым в род *Hipposideros*, он оказывается младшим омонимом *H. megalotis* (Neuglin, 1862) и не может быть использован в качестве действительного названия для таксонов рода.

## 2.5 Листоносы Старого Света в фауне рукокрылых Вьетнама

Фауна рукокрылых Вьетнама насчитывает более 130 видов (<https://zmmu.msu.ru/bats/science/fauna/vietnam/taxlist.htm>), из которых 16 относятся к семейству Hipposideridae. Богатство биоразнообразия Вьетнама связано с уникальной географией этой страны. Находясь в субэкваториальном климатическом поясе, Вьетнам широко протяжён вдоль всего полуострова Индокитай, включая в свой состав всё его восточное побережье и множество горных хребтов, являющихся важными зоогеографическими мостами и границами (Kruskop, 2013).

### 2.5.1 Фауна рукокрылых Северного Вьетнама

Горные хребты, заходящие в Северный Вьетнам (напр., хребет Хоанлиенгшон), являются продолжением юго-восточных предгорий Цинхай-Тибетских плато. Располагающиеся на них высокогорные леса (выше 2000 м., например, в пров. Каобанг, Лаокай и Хазянг) включают элементы палеарктической фауны Китайско-Гималайской подобласти (напр. представители гладконосых: *Plecotus homochrous*, *Barbastella dargelingensis*, *Mirostrellus joffrei*) (Kruskor, Shchinov, 2010; Fukui et al, 2020; Görföl et al., 2020). К этому же комплексу могут быть отнесены узкоареальные эндемики северного Индокитая, например, *Murina chrysochaetes* (Eger, Lim, 2011). Равнинные леса, сохранившиеся в материковом (напр. пров. Тханьхоа) и островном (напр. пров. Хайфон) Северном Вьетнаме расположены в области карстовых массивов, что является важнейшим фактором для разнообразия фауны рукокрылых. Кроме того, важной для рукокрылых зоогеографической границей в Северном Вьетнаме является долина реки Красная (Хонгха), которая отделяет фауну Северного Индокитая от фауны Южного Китая.

### 2.5.2 Фауна рукокрылых Центрального Вьетнама

Вдоль Центрального Индокитая проходит хребет Чыонгшон, который в своей южной части переходит в Центральное Нагорье Вьетнама (Тайенгуен), состоящее из нескольких горных плато. Эта горная система является важнейшим зоогеографическим коридором для расселения элементов североиндокитайской и китайско-гималайской фаун и видообразования в изолированных участках горных лесов. Например, в Центральном Нагорье Вьетнама находятся самые южные популяции *Myotis rufoniger* и *Harpiola isodon* – видов, распространённых в Восточной Азии, *Mur. eleryi* и *Mur. fionae* – видов, распространённых в Северном Вьетнаме (Kruskor, 2017; Son et al., 2016). Из локальных эндемиков этой области можно привести в пример *M. ancricola*, *Mur. kontumensis*, *R. cf. francisi* (Son et al., 2015; Kruskor, 2017; Kruskor et al., 2018) и более широко распространённого в Центральном Вьетнаме – *Mur. beelzebub* (Csorba et al., 2011). Центральное Нагорье

(Без учёта Далатского плато) проходит через несколько провинций Вьетнама: Контум, Зялай, Куаннай, Куаннам. В основании хребта Чыонгшон на границе Центрального Вьетнама и Лаоса сохраняется большая площадь карстовых массивов, связанная со сложной системой подгорных крупных рек (пров. Куангбинь, национальный парк Фонгня-Кебанг). В этом месте находятся самые крупные пещеры в материковой Юго-Восточной Азии, а сохранившийся лесной массив включает множество эндемиков, среди которых есть и представители рукокрылых: например, *M. annamiticus* и *H. scutinares* (Kruskop, Tsytsulina, 2001; Thong et al., 2012; Thong et al., 2022).

### 2.5.3 Фауна рукокрылых Южного Вьетнама

В Южном Вьетнаме фауна равнинных лесов, находящихся по обе стороны дельты р. Меконг (важного зоогеографического барьера в Индокитае), помимо индо-малайских представителей (напр., эндемиков Южного Индокитая *M. rosseti* и *R. chaseni*), включает большое число видов, распространённых на Зондской суше (напр., *Tylonycteris malayana*, *M. ater*) (Thong, 2015). Отдельного упоминания заслуживает наиболее южная и изолированная часть Центрального Нагорья – Далатское плато (напр., пров. Дакнонг, Ламдог, Кханьхоа). Фауна Далатского плато уникальна. Во-первых, здесь проходит южная граница распространения северных видов, расселившихся на юг, или перемещающихся вдоль высокогорных Индокитайских лесов (напр. подковоносы из группы «philippinensis», *Mur. huttoni*, *Scotomanes ornatus*, *Nyctalus labiata*, *Sphaerias blanfordi*) (Son et al., 2021). Во-вторых, на Далатском плато живут эндемики, видообразование которых произошло после расселения с севера на юг и последующей долгой изоляции (напр. *Mur. harpioloides*, *M. phanluongi*) (Kruskop, Eger, 2008; Kruskop, 2013b).

### 2.5.4 Специфика распространения представителей *Hipposideridae* во Вьетнаме

Перечисленные особенности подчёркивают различия в формировании фаун Северного, Центрального и Южного Вьетнама. Несмотря на то, что листоносы Старого Света распространены в каждом из этих регионов, в лесах Индокитая их



разнообразии ограничено рядом факторов. В отличие от подковоносов, листоносы не заходят в зоны умеренного климата, а значит отсутствуют в высокогорных лесах. В среднегорных лесах эта группа представлена более пластичными и широко распространёнными видами, а известные эндемики среди листоносов Индокитая связаны с карстовыми массивами и небольшими высотами (Kruskop, 2013; Francis, 2019).

В Северном Вьетнаме эндемиком лесов, связанных с карстами, является вид *H. alongensis*, обитающий также в Тонкинском заливе (о. Катьба). Помимо него, для фауны карстовых массивов из северного Вьетнама более характерны виды крупных листоносов из группы «swinhoei» – *H. swinhoei* и *H. lylei* (Kruskop, 2013). Отдельного упоминания заслуживает вид *H. khaokhouayensis*, описанный из Центрального Лаоса, однако во Вьетнаме найденный исключительно в северных материковых и островных карстовых массивах (Abramov, Kruskop, 2012; Thong, 2023b). Аллювиальная долина реки Хонгха, по-видимому, лишённая укрытий для петрофильных видов, является границей близких видов рода *Aselliscus* – *A. stoliczkanus* и *A. dongbacana*. Последний был выделен в самостоятельный таксон в основном, на основании различий митохондриальной ДНК (Tu et al., 2015). В Центральном Вьетнаме, помимо широко распространённых видов, живёт эндемичный представитель группы «swinhoei» – *H. scutinares* (Robinson et al., 2003).

В Южном Вьетнаме проходят северные границы ареалов видов, более распространённых на Зондской суше – например, *H. diadema* и *H. galeritus*. Популяции последнего также присутствуют и на Далатском плато (Kruskop, 2013).

Широко распространённые мелкие виды *H. gentilis*, *H. cineraceus* и крупные листоносы из групп «larvatus» и «armiger» более характерны для низкогорных лесов в каждом из регионов. Отдельно стоит отметить широко распространённый в материковой Юго-Восточной Азии вид *Coelops frithii*, находки которого в каждом регионе единичны. Изолированные точки ареала этого вида находятся в Южном Вьетнаме (в равнинных лесах и на средних высотах Далатском плато), а также на

северных склонах Центрального Нагорья (пров. Куаннам) (Tu et al., 2019; Son et al., 2021).

Особый интерес в этой картине представляет происхождение островной фауны Северного, Центрального и Южного Вьетнама. Очевидно, что до недавней трансгрессии моря прибрежные острова Вьетнама были частью материковой суши и могли заселяться видами, сокращающими или, наоборот, расширяющими ареалы вслед за климатическими изменениями плейстоцена. Листоносы не склонны к миграциям и неохотно пересекают водные пространства, поэтому даже на лежащих недалеко от материка островах могли сохраняться популяции, принадлежащие к генеалогическим линиям, исчезнувшим на прилегающей части собственно материка.

### 3 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 3.1 Сбор материала

##### 3.1.1 Исследованные образцы

Работа основана на основе коллекции Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Исследованные образцы были собраны в период 1990 по 2023 года из 29 локалитетов Вьетнама, Таиланда, Мьянмы, Индонезии, Эфиопии и Экваториальной Гвинеи. Для сбора данных автор принял участие в 15 комплексных экспедициях Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Центра 2022-2023 годов в 11 ООПТ во Вьетнаме.



**Рисунок 10.** Места сборов использованных образцов из Юго-Восточной Азии

Автором было собрано 38 экземпляров, относящихся к 9 видам листоносов Старого Света. Для них были записаны сонограммы эхолокационных сигналов при помощи ультразвукового детектора Echo Meter touch 2.

Работа включает 122 экземпляра листоносов семейства Hipposideridae, относящихся к 22 видам:

*Aselliscus stoliczkanus* – 1, *A. dongbacana* – 2, *Coelops frithii* – 1, *H. larvatus* – 5, *H. cf. grandis* sp. 1 – 5, *H. cf. grandis* sp. 2 – 18, *H. cf. poutensis* – 24., *H. armiger* – 8, *H. cf. griffini* – 7, *H. cf. swinhoei* – 1, *H. scutinares* – 4, *H. alongensis* – 2, *H. diadema* – 2, *H. lekaguli* – 2, *H. gentilis* – 16, *H. cineraceus* – 7, *H. khaokhouayensis* – 2, *H. kunzi* – 2, *H. bicolor* – 1, *H. galeritus* – 8, *H. abae* – 2, *H. ruber centralis* – 1, *H. jonesi* – 1.

Для генетических исследований были использованы мышцы животных, фиксированные в 96% этаноле.

Были получены 647 последовательностей семи ядерных: *ABHD11* (460 п.о.), *ACOX2* (597 п.о.), *COPS7A* (744 п.о.), *RAG2* (1035 п.о.), *ROGDI* (509 п.о.), *SORBS2* (569 п.о.), *THY(TSHB)* (565 п.о.) и двух митохондриальных генов: *COI* (657 п.о.) и *CytB* (1137 п.о.).

Точные данные по каждому из исследованных образцов приведены в разделе «Приложения», (раздел **10.4** табл. 7)

### 3.1.2 Сравнительные генетические данные

Для дополнения материалов по ядерным генам, в работе были использованы последовательности из GenBank с номерами: DQ054805.1-DQ054816.1, DQ219421.1, DQ888671.1, DQ888672.1, EU434947.1, EU434948.1, EU434950.1, EU934467.1, EU934468.1, EU934477.1, EU934485.1, FJ347978.1, FJ347985.1, FJ347991.1, HQ343240.1, HQ343255.1, HQ343258.1, JF320687.1, JF320689.1, JN247006.1, JN247007.1, JN247009.1, JN247012.1, JN247026.1, JN247027.1, JN247028.1, JN247034.1, JN247040.1, JN247043.1, JN247045.1, JN247046.1, JQ327819.1-JQ327822.1, JQ915888.1, JQ915889.1, JX849199.1, KJ094477.1, KJ619513.1, KJ623703.1, KJ623705.1, KP336273.1, KP336274.1,

KR908659.1, KR908662.1, KX458067.1, KX467584.1, KY176014.1, KY552686.1, XM\_019639435.1.

Также для частных филогенетических реконструкций для генов *ROGDI*, *ACOX* и *COPS* были использованы последовательности от образцов FMNH-155554, FMNH-160359, FMNH-187140, FMNH-192789, FMNH-192935, FMNH-195085, FMNH-215440, FMNH-227406, FMNH-235856, FMNH-235857, KU-164028, KU-164029, KU-164242, KU-164243, KU-164245, KU-164542, KU-164543, KU-164544, KU-164712, KU-165040, KU-165041, KU-165226, KU-166444, LSUMZ-MT-4425, LSUMZ-MT-4477, LSUMZ-MT-4478, LSUMZ-MT-4481, LSUMZ-MT-4482, LSUMZ-MT-4488, LSUMZ-MT-4489, LSUMZ-MT-4495, LSUMZ-MT-4500, NMK-184861 из работы Patterson et al. 2020.

Последовательности использованных в работе ядерных генов были извлечены из генома *H. pendleburyi* (JAHQIX010000100.1) из работы Alvarez-Carettero et al., 2021.

Для анализа времён дивергенции представителей Hipposideridae в работе были использованы последовательности анализируемых генов *R. hipposideros*, который был выбран в качестве аутгруппы: KP176202.2, OP895275.1, OP895339.1, KP176008.1, FJ171204.1

Также использованы последовательности ядерных генов для видов: *A. stoliczkanus*, *H. diadema*, *H. lekaguli*, *H. armiger*, *H. larvatus*, *H. caffer*, *H. ruber*, *H. abae*, *H. galeritus*, *H. jonesi*, *H. gentilis*, *H. halophyllus*, *H. cf. ater*, *H. khaokhouayensis* из работ (Foley et al. 2015, Foley et al. 2017).

Имеющиеся данные по гену *CytB* были дополнены 140 последовательностями из Genbank, а по гену *COI* были взяты 187 последовательностей из базы данных проекта BOLD systems (Francis et al., 2010; Teeling et al. 2000, Eicket al. 2005, Stoffberget al. 2010; Zhao et al., 2015).

### 3.1.3 Морфологические данные

Краниометрические морфологические данные, обсуждаемые в работе, были получены от С.В. Крускопа, которым были обработаны коллекционные материалы Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, Института Экологии и Биологических ресурсов (Ханой, Вьетнам), Британского музея естественной истории (Лондон, Великобритания), Национального музея естественной истории (Париж, Франция), Королевского музея Онтарио (Онтарио, Канада), Венского музея естественной истории (Вена, Австрия), Берлинского зоологического музея (Берлин, Германия), Венгерского музея естественной истории (Будапешт, Венгрия) и Зоологической коллекции музея естественной истории Ли Конг Чиан (Сингапур). Для морфометрического анализа было сделано 18 промеров черепа для листоносов из групп «*larvatus*» (206 экземпляров) и «*bicolor*» (102 экземпляра), а также исследована морфология бакулюмов обсуждаемых групп. Результаты нашего анализа этих краниометрических данных опубликованы в статьях Yuzefovich et al. (2021; 2022).

На основе исследования коллекционного материала Зоологического музея МГУ автором были исследованы качественные морфологические характеристики носовых листков листоносов родов *Asellia*, *Aselliscus*, *Coelops* и *Hipposideros*.

Дополнительно, в рамках изучения внешней морфологии, автором были просмотрены многочисленные прижизненные фотографии представителей семейства, в том числе на портале [inaturalist.org](http://inaturalist.org) было просмотрено и идентифицировано более 1900 представителей 61 вида семейства *Hipposideridae*. Эта работа, вместе с исследованием коллекционных экземпляров, позволила сопоставить качественные внешние морфологические характеристики исследованных форм с известными литературными данными.

## 3.2 Выделение ДНК

Геномную ДНК выделялась из фиксированных этанолом грудных мышц летучих мышей. Использовался стандартный метод фенол-хлороформной

депротеинизации после лизиса гомогената тканей протеиназой К (Sambrook, Russell, 2001) с нашими модификациями. Небольшие кусочки ткани измельчались ножницами до гомогенного состояния в эппендорфе (1,5 мл). Лизис проводился в буфере STE (150 мМ NaCl, 15 мМ ЭДТА, 60 мМ tris HCl, pH=8,3) с добавлением SDS до 1 % и протеиназы К до концентрации 0,5 мг/мл. Образцы инкубировались 1 час при 50 °С и 1–5 дней при 37 °С. Лизис заканчивался при максимальной вязкости раствора и отсутствии в нём осадка. Также о конце лизиса судили по мере осветления раствора.

После инкубации образцы подвергались фенол-хлороформной депротеинизации сначала равным объемом смеси фенол/хлороформ 1:1, а затем таким же объёмом чистого хлороформа. Раствор встряхивали на миксере в течение 15 мин и центрифугировали при 10000 об./мин.

Для очистки от полисахаридов ДНК осаждали изопропанолом (Marmur, 1961). Для этого в ДНК добавлялось 3 М ацетат натрия до получения 0,3 М раствора (1/9 от объема ДНК) и равный объем охлаждённого до -20 °С изопропанола, пробирку несколько раз плавно переворачивали и охлаждали до -20 °С около 30 мин. ДНК отмывалось от остатков изопропанола и солей 70 % этанолом, перерастворяли в 1xTE (10 мМ трис<sup>-</sup>/HCl pH=7,6, 1 мМ ЭДТА) и хранили при -20 °С. Контроль качества ДНК и определение ее концентрации проводился с помощью аналитического электрофореза в 1% агарозном геле с добавлением раствора бромистого этидия 10 мг/мл из расчета 2,5 мкл на 50 мл раствораагарозы.

### **3.3 Амплификация и секвенирование ДНК**

#### *3.3.1 Праймеры*

Последовательности митохондриальных генов амплифицированы комбинациями праймеров: L\_cyt\_Rh, H\_cyt\_Rh – для гена цитохрома b и Rh\_COI\_F7, Rh\_COI\_R2 – для цитохром С оксидазы. Данные праймеры были разработаны специально для представителей Hipposideridae и Rhinolophidae.

Амплификация ядерных генов проводилась в тех же условиях, за исключением температуры отжига (данные о праймерах представлены в табл. 1) (Artyushin et al., 2009; Igea et al., 2010; Matthee et al., 2001).

**Таблица 1.** Праймеры, использованные в работе

название	последовательность	T отж.	Автор
THY_F	GGGTATGTAGTTCATCTTACTTC	60	Matthee et al. 2001
THY_R	GGCATCCTGGTATTTCTACAGTCTTG	60	Matthee et al. 2001
f63ept	GATTCCTGCTACCTTCCTCCTCTTC	60	Artyushin et al. 2009
r1122ept	GAGCAGCATGTAATCCAGTAGCCAGT	60	Artyushin et al. 2009
ABHD11-F1	CTGCTCACCAACCTGGTGGAGGT	60	Igea et al. 2010
ABHD11-R1	TTVGGCACRGTCTGCATCTGGGC	60	Igea et al. 2010
AC0X2-F1	CCTSGGCTCDGAGGAGCAGAT	60	Igea et al. 2010
AC0X2-R1	GGGCTGTGHAYCACAAACTCCT	60	Igea et al. 2010
COPS-F1	TACAGCATYGGRCGRGACATCCA	60	Igea et al. 2010
COPS-R1	TCACYTGCTCCTCRATGCKGACA	60	Igea et al. 2010
ROGDI2-F1	CTGATGGAYGCGYGTGATGCTGCA	60	Igea et al. 2010
ROGDI2-R1	CACGGTGAGGCASAGCTTGTGA	60	Igea et al. 2010
SORBS2_L730a	CCATCGAGTCTYTGCTGGAGGAAG	60	Оригинальные
SORBS2_R1300a	CCTTCTCTTTTCAGCCTTAATYTGCTCAC	60	Оригинальные
H_cyt_Rh	TAGAATTTTCAGCTTTGGGTGCT	59.4	Оригинальные
L_cyt_Rh	AAACCACGACCAATGACATGAAA	59.4	Оригинальные
Rh_COI_F7	CAATCTACTTCTCCC GCCGC	63	Оригинальные
Rh_COI_R2	GGGGTTCGATTTCCTTCTTCT	63	Оригинальные

### 3.3.2 ПЦР и секвенирование

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) для указанных маркерных последовательностей проводилась в 20 мкл раствора. Приготовление раствора смеси проводилось вручную, с использованием Taq-buff, 25 mM MgCl<sub>2</sub>, dNTP 2.5 mM, Taq-полимеразу фирмы Sileks (5 ед./мкл) в концентрации 0,2 мкл на пробу. В готовую смесь вносили праймеры в концентрации 4 пмоль/мкл. Реакция амплификации включала 35 циклов и осуществлялась при следующих условиях:

предварительная денатурация — 94 °С — 3 мин.;

денатурация (35 последовательных циклов): (а) денатурация — 94 °С в течение 30 сек.; (б) отжиг — 55 °С (для *СУТВ*) и 60 °С (для ядерных генов) — 1 мин.; (с) синтез — 72 °С — 1 мин.;



конечный синтез — 72 °С — 6 мин. Опыты выполнены на приборе My Cycler BioRAD. Контроль амплификации проводили в 1 % агарозном геле. Очистку продуктов ПЦР проводили с помощью набора Diatom DNA Clean-Up производства ООО «Лаборатория Изоген».

Автоматическое секвенирование проводилось на секвенаторе ABI PRISM 3500xl в ЗАО «Евроген» и в лаборатории эволюционной геномики МГУ имени М.В. Ломоносова.

### 3.4 Анализ данных

#### 3.4.1 Выравнивание последовательностей

Полученные в ходе данной работы и извлечённые из баз данных GeneBank и BOLD последовательности выравнивали с помощью пакета MAFFT v7.453 (Kato et al., 2018) с корректировкой вручную в программе BioEdit v7.1.3

#### 3.4.2 Филогенетический анализ

Филогенетические реконструкции по отдельным генам методом ML и конкатенированным последовательностям ядерных генов построены в программе iqtree v1.6.9 (Nguyen et al., 2015). Для выбора моделей молекулярной эволюции использован алгоритм ModelFinder в той же программе (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Для определения статистической достоверности полученных реконструкций использована бутстреп-процедура с 1000 репликациями. Для дендрограммы по гену *COI* с большим количеством терминальных узлов применяли метод ультрабыстрой аппроксимации бутстреп-поддержек (Minh et al., 2013). Для анализа филогении по гену *CytB* использовали разбиения на 2 партии (1+2 и 3 положения кодонов).

**Таблица 2.** Модели для анализа митохондриальных генов

ген	<i>COI</i>	<i>CytB</i> 1+2	<i>CytB</i> 3
модель	<b>GTR+G</b>	<b>GTR+F+R2</b>	<b>GTR+F+I+G4</b>

**Таблица 3.** Модели для частных деревьев по ядерным генам

ген	<i>ABHD11</i>	<i>ACOX2</i>	<i>COP57A</i>	<i>RAG2</i>	<i>ROGDI</i>	<i>SORBS2</i>	<i>THY</i>
модель	<b>HKY+F</b>	<b>K2P</b>	<b>K2P+I</b>	<b>HKY+F</b>	<b>HKY+F</b>	<b>K2P+I</b>	<b>HKY+F+I</b>

Для объединения деревьев по нескольким генам использованы методы MRP (Baum, 1992; Ragan, 1992) и ASTRAL-III (Zhang et al., 2017; Rabiee et al., 2019), реализованные в пакете phytools v0.6-99 (Schliep, 2011) для среды R v3.6.1. Статистические поддержки для MRP дерева определены с помощью стратифицированной бутстрэп-процедуры (stratified bootstrapping, (Burleigh et al., 2006)) по 100 реплик на каждый ген.

**Таблица 4.** Анализ конкатенированных последовательностей ядерных генов

ABHD11+ACOX2+COPS+ROGDI2	RAG2+SORBS2+THY
<b>HKY+G</b>	

Байесов анализ проводили в 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 датировками узлов времён дивергенции, взятые из Foley et al., 2015: Hipposideridae+Rhinolophidae, *Aselliscus*+*Hipposideros*, «armiger»+«larvatus», *H. halophyllus* + *H. gentilis*. Анализ запускался на 20 млн. поколений с выборкой в каждые 2000 поколений.

## 4 РЕЗУЛЬТАТЫ

### 4.1 Филогенетические отношения *Hipposideros* и *Aselliscus*

Анализ митохондриальных и ядерных маркеров, полученных для оригинального материала, позволяет существенно дополнить сведения о систематике семейства Hipposideridae. Топологии, рассчитанные каждым из методов, не имеют значительных противоречий, а полученные разными методами поддержки разрешают большее количество узлов дивергенции. Оригинальные данные по митохондриальным генам дополняют опубликованные данные по ДНК-баркодам и гену цитохрома b (Patterson et al., 2019). Полученные для *COI* и *CytB* топологии не вступают в противоречия. Частные деревья, полученные для каждого ядерного гена, менее информативны, а наибольшую эффективность показывает комбинирование метода конкатенированных последовательностей и объединения топологий (методы MRP и ASTRAL) (данные по каждому ядерному гену и дереву, полученному методом ASTRAL находятся в разделе **Приложения 10.3**, рис. 62-69, стр. 164-171).

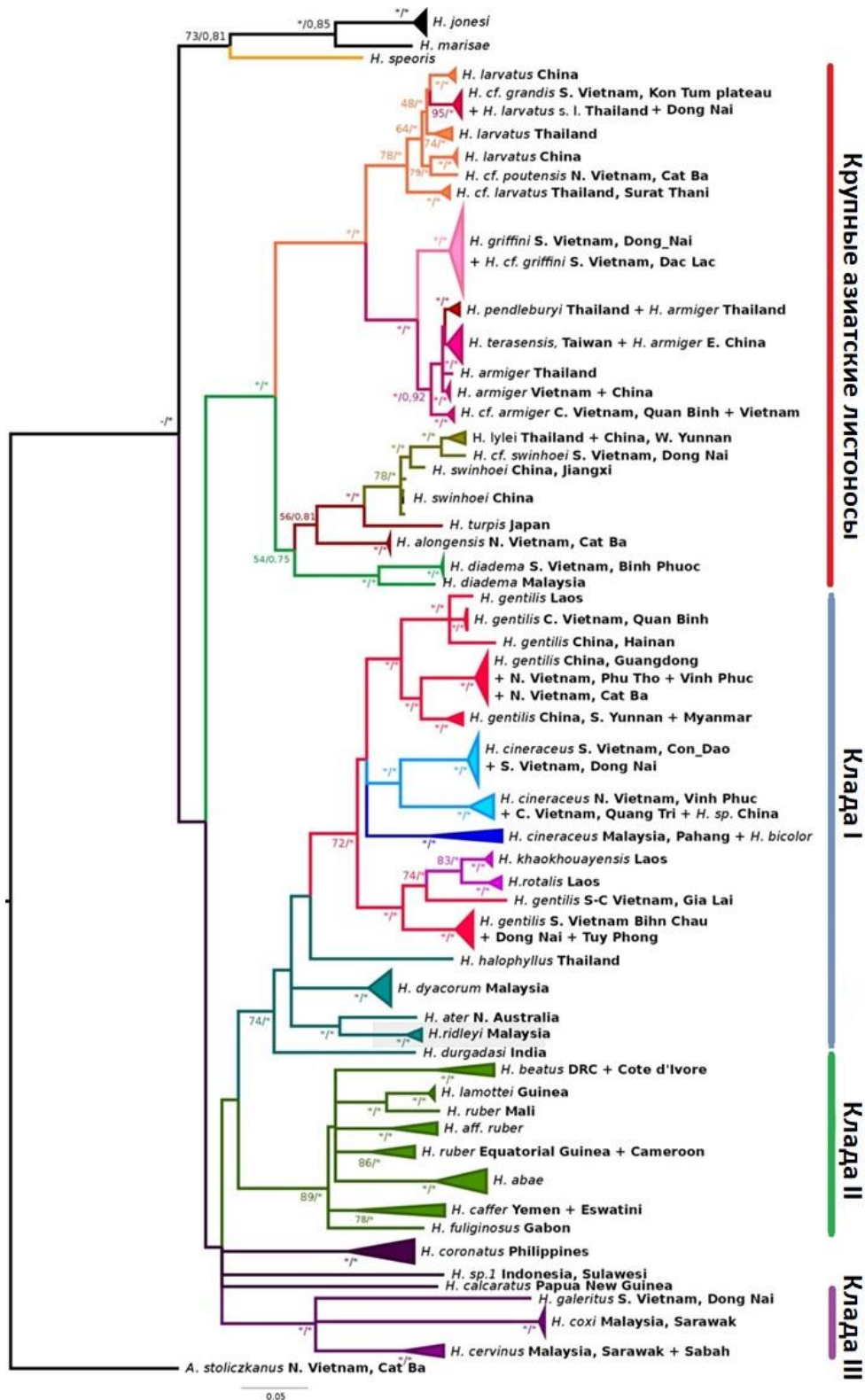
Новые данные по ядерным генам поддерживают родство наиболее близких к *Hipposideros* азиатских родов (род *Coelops* представлен только по гену *ABHD11*, рис. 63, стр. 165). Филогенетические отношения рода *Anthops* с остальными представителями семейства остаются недостаточно изученными: этот род крайне плохо представлен в научных коллекциях (и полностью отсутствует в российских), поэтому возможности получить для него новые генетические данные не было. Анализ конкатенированных последовательностей ядерных генов поддерживает разделение двух материковых видов рода *Aselliscus*. По полученным данным, дивергенция *A. stoliczcanus* и *A. dongbacana* произошла около 2.7 миллионов лет назад (рис. 21).

#### 4.1.1 Филогения рода *Hipposideros* по мт. маркерам

Филогения рода *Hipposideros* остаётся наиболее сложным вопросом в систематике семейства. Согласно топологии, полученной по генам *CytB* (рис. 11) и

*COI*, и включающей наибольшее количество видов, базальная радиация внутри рода отделяет кладу, включающую африканских круглоухих листоносов *H. jonesi* и *H. marisae*, сестринское положение к которым занимает типовой вид рода *Hipposideros* – *H. speoris*, не обладающее, впрочем, значимой поддержкой. Все остальные включенные в анализ виды формально образуют две крупные клады, которые условно можно обозначить как клады «мелких» и «крупных» листоносов. Эта базальная радиация, впрочем, не обладает достаточными поддержками, что отчасти связано с насыщением последовательностей митохондриальных генов заменами при таком уровне дивергенции.

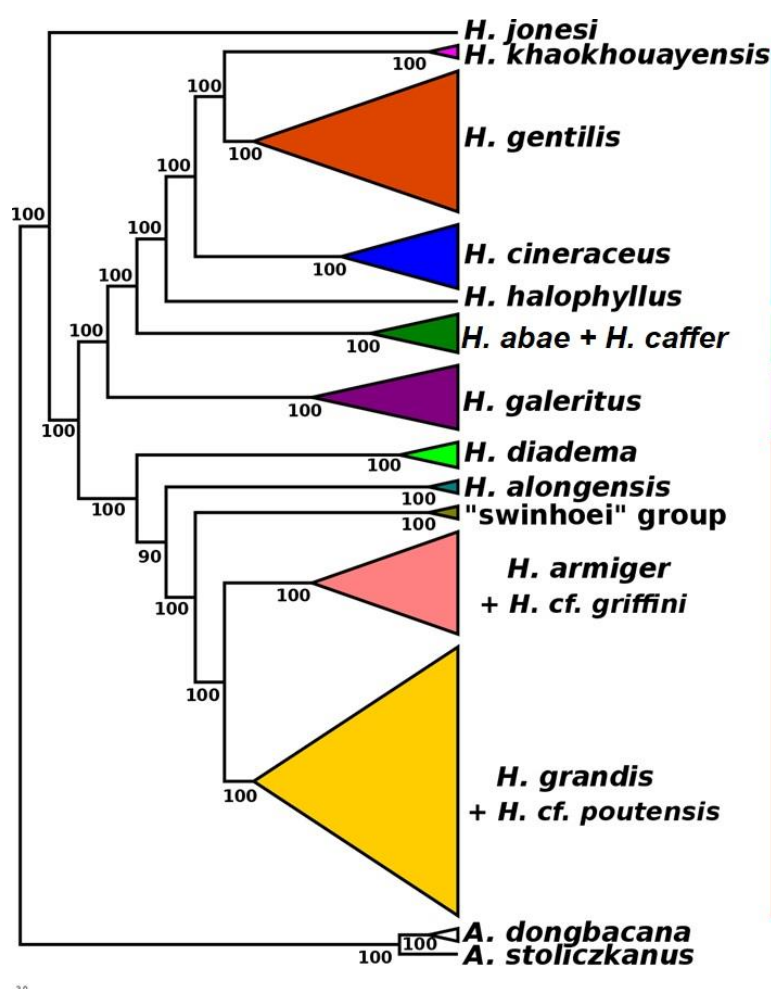
Филогенетические отношения внутри клады «мелких» листоносов также по большей части не разрешены. Собственные ветви образуют два представителя мелких листоносов – новогвинейский *H. calcaratus* и филиппинский *H. coronatus*. По данным *COI*, виды *H. calcaratus* и *H. speoris* образуют собственные клады и занимают сестринское положение к остальным мелким листоносам, с невысоким значением поддержек ускоренного бутстрепа (87 для *H. calcaratus* и 81 для *H. speoris*) (см. раздел **Приложения 10.2**, рис. 60, стр. 162). Остальные мелкие листоносы относятся к 3 крупным поддержанным кладам, узлы между которыми не обладают достаточным разрешением. Клада I объединяет азиатских круглоухих листоносов, относящихся к видам *H. durgadasi*, *H. ridleyi*, *H. ater*, *H. dyacorum*, *H. gentilis*, *H. cineraceus*, *H. roialis* и *H. khaokhouayensis*. Клада II включала исключительно африканские виды мелких листоносов со сложными носовыми листками: *H. caffer*, *H. beatus*, *H. lammotei*, *H. ruber*, *H. fuliginosus* и *H. abae*. Клада III объединяла мелких азиатских листоносов со сложными носовыми листками: *H. galeritus*, *H. cervinus* и *H. coxi*.



**Рисунок 11.** Филогенетические отношения листоносов рода *Hippiosideros* по мт. гену *CytB*. На каждом узле представлены значения: бутстреп-поддержка топологии, полученной ML-методом/апостериорная вероятность, метод Байеса (\* – максимальное значение: для ML >90, для байесовского метода >0.95)

Напротив, клада «крупных» листоносов на митохондриальных данных оказалась хорошо поддержана во всех вариантах анализа. Она, в свою очередь, разбивается на две субклады, одна из которых, также хорошо поддержанная, включает видовые комплексы *H. larvatus* и *H. armiger* (на митохондриальных данных *H. larvatus* парафилетичен к *H. armiger* – см. ниже). Вторая субклада объединяет *H. diadema*, *H. swinhoei*, *H. turpis* и родственные виды; поддержки этой субклады менее однозначны.

#### 4.1.2 Филогения рода *Hipposideros* по ядерным маркерам



**Рисунок 12.** Филогенетические отношения представителей рода *Hipposideros*, согласно объединенным топологиям семи ядерных генов методом MRP (по Yusefovich et al., 2020).

Мультилокусный анализ, проведённый методами Байеса и максимального правдоподобия для конкатенированных последовательностей 7 ядерных генов, а также методами MRP (рис. 12.) и ASTRAL (рис. 65), более информативен, однако

включает меньшее количество видов. Полученные результаты подтверждают парафилию мелких листоносов. Африканский круглоухий листонос *H. jonesi* занимает хорошо поддержанное корневое положение к остальным представителям *Hipposideros*. Остальные мелкие листоносы, включённые в анализ, образуют монофилетическую ветвь, включающую клады, соответствующие митохондриальным кладам I, II и III. Монофилия каждой из клад имеет высокие поддержки, а узлы между ними разрешены. Клада I, объединяющая виды *H. halophyllus*, *H. cineraceus*, *H. kunzi*, *H. gentilis* и *H. khaokhouayensis*, занимает сестринское положение к кладе II. Клада II объединяет африканские виды *H. abae*, *H. caffer* и *H. ruber*. Клада III в данном анализе включала единственный вид – *H. galeritus*, который занимает базальное положение среди всех «мелких» листоносов (соответственно, сестринское к I+II).

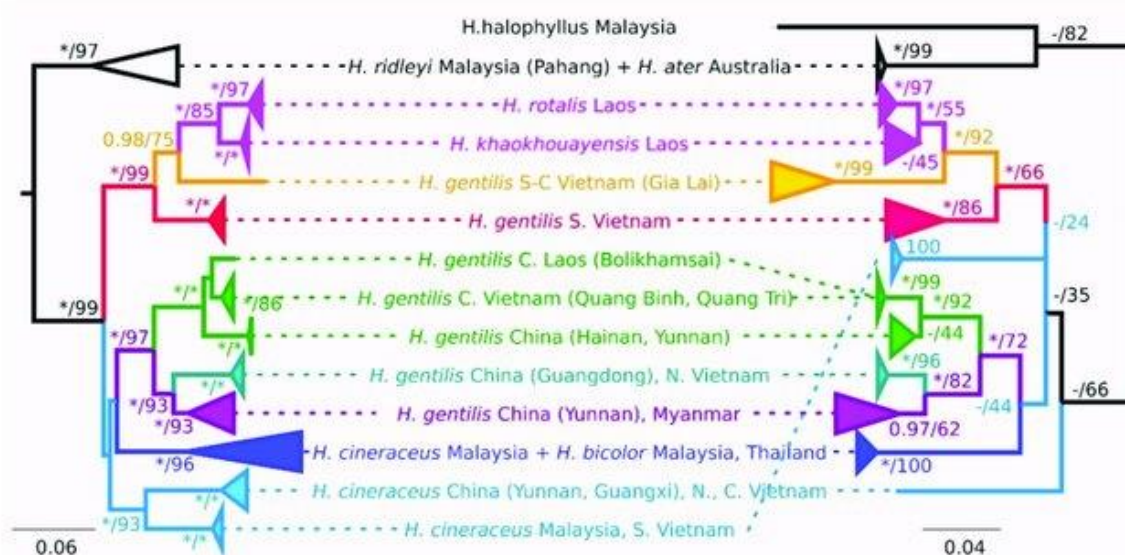
## 4.2 Структура филогенетических взаимоотношений «мелких» листоносов

Как было сказано выше, одна из базальных крупных клад, выявляемая во всех вариантах филогенетического анализа, объединяет «мелких» листоносов. Эта клад хорошо поддержана на ядерных данных, хотя и не имеет значимых поддержек на митохондриальных. Частные клады, входящие в ее состав, демонстрируют определенную несогласованность по митохондриальным и ядерным данным.

### 4.2.1 Филогенетические отношения *H. gentilis* по мт. генам

Согласно филогенетическим реконструкциям по генам *COI* и *CytB*, несколько видов мелких азиатских листоносов – *H. gentilis*, *H. cineraceus* и *H. galeritus* – оказываются парафилетическими таксонами (рис. 11, 63). Вид *H. gentilis* при этом разделён на две хорошо поддержанные клады, дистанции между которыми по гену *CytB* достигают значения уровня межвидовых различий (>9%) (дистанции приведены в разделе **Приложения 10.5**, Табл. 11, стр. 178). Первая из этих клад, в свою очередь, является парафилетической, объединяя популяции из горного и равнинного Южного Вьетнама с генетически близкими видами –

*H. khaokhouayensis* и *H. rotalis*. Сестринское положение к этим видам имеют представители *H. gentilis* из южной части Центрального Нагорья Вьетнама (провинция Зялай), а базально к ним расположена генетическая линия, объединившая популяции из равнинных лесов провинции Донгнай и частей побережья – Бариа-Вунгтау и Биньтхуан.



**Рисунок 13.** Филогенетические отношения листоносцов группы «bicolor» sensu stricto по мт генам *CytB* (слева) и *COI* (справа). На каждом узле представлены значения: бутстреп-поддержка топологии, полученной ML-методом/апостериорная вероятность, метод Байеса (\* – максимальное значение) (Yuzefovich et al., 2021).

Вторая крупная клада объединяет представителей *H. gentilis* из северной половины Вьетнама, южного Китая и Лаоса. Внутри неё гаплогруппа из Центрального Вьетнама (провинция Куангбинь) и Лаоса занимает сестринское положение к гаплотипам с Хайнаня (что соответствует кладе SH в работе Zhao et al., 2015) (рис. 9, стр. 49). Экземпляры из Северного Вьетнама (Тонкинский залив) на полученной топологии объединяются с китайскими формами вида из провинции Гуандун, соответствуя кладе SM из процитированной работы. Монофилия обеих линий, включавших центральновьетнамские и северовьетнамские гаплотипы, высоко поддержана. Гаплотипы из Юннаня и Мьянмы объединяются в единую кладу (SY), за исключением одного гаплотипа из Юннаня, принадлежащего к



лаосско-хайнаньской гаплогруппе. Выявленные филогенетические связи северных популяций *H. gentilis*, с одной стороны, заметно дополняют результаты Zhao et al., 2015, а с другой несколько противоречат им, вероятно, отражая возможное вторичное перекрывание в распространении гаплогрупп этого вида. Дистанции между южновьетнамскими равнинными формами и формами с Центрального Нагорья по гену *CytB* составляли 8,7%. Рекордное значение дистанции было между формами с Центрального Нагорья и из Лаоса – 10,2%.

#### 4.2.2 Филогенетические отношения *H. cineraceus* по мт. генам

Схожая ситуация по обоим митохондриальным генам прослеживается у карликового листоноса *H. cineraceus*. На полученных филогенетических реконструкциях представители этого вида из Индокитая относятся к двум глубоко дивергированным гаплогруппам, монофилия каждой из которых хорошо поддержана. Первая гаплогруппа включает гаплотипы из Центрального Вьетнама (провинция Куангбинь), которые на дереве по гену *CytB* объединяются с гаплотипами из материкового Северного Вьетнама и Южного Китая (провинции Юннань и Гуанси). Ко второй гаплогруппе относятся южновьетнамские экземпляры *H. cineraceus* из равнинных лесов провинции Донгнай, островов Кондао и представители этого вида из Малайзии. Дистанция между гаплогруппами этого вида из Центрального и Южного Вьетнама по *CytB* составляет 8%. По обоим митохондриальным генам *H. cineraceus* оказывается парафилетичен (с разным положением отдельных линий) относительно комплекса *H. gentilis*.

#### 4.2.3 Филогенетические отношения азиатских круглоухих листоносов по ядерным генам

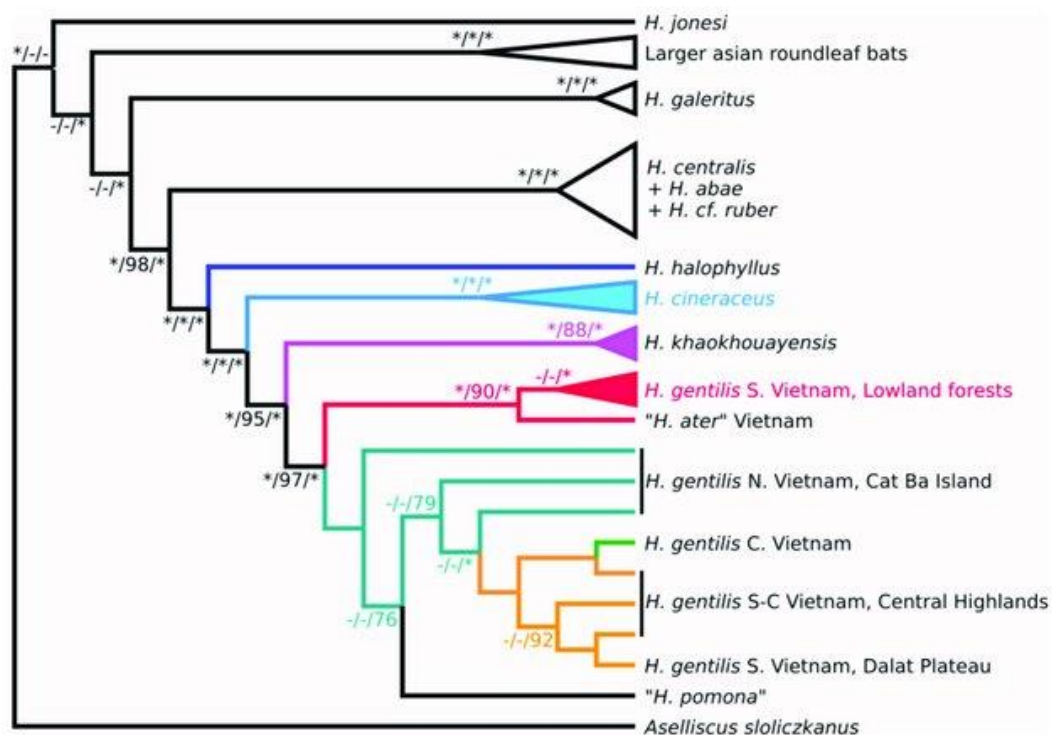
Филогенетические связи представителей *H. gentilis*, реконструированные при помощи ядерных маркеров, не демонстрируют столь сложной структуры. Индивидуальные гены имеют низкий филогенетический сигнал, и их анализ не был информативен. Топология, полученная для 3 из 7 генов (*RAG2*, *ROGDI*, *THY*) включает кладу соответствующую виду *H. gentilis*, однако только для гена *THY* её монофилия имеет значимую поддержку (87%). Остальные гены в достаточной

степени поддерживают лишь монофилию группы «bicolor» s. str. (соответствующую кладе I), на разных топологиях, включая виды *H. halophyllus*, *H. ridleyi*, *H. ater*, *H. cineraceus*, *H. khaokhouayensis*, *H. gentilis*, *H. bicolor* и *H. kunzi*. Согласно топологиям, полученным для генов *THY*, *ABHD11* и *ACO2*, равнинные формы *H. gentilis* из Южного Вьетнама (провинции Донгнай и Бариа-Вунгтау) относятся к собственной кладе вне зависимости от поддержки монофилии вида. Ввиду неполной матрицы полученных образцов для каждого гена и низкого полиморфизма, для обсуждаемой группы невозможно рассчитать суммарные дистанции по ядерным генам. Однако, полученные результаты свидетельствуют о малом количестве замен между линиями *H. gentilis* из разных частей Вьетнама. Стоит отметить, что полиморфные сайты в последовательностях ядерных генов этого вида и *H. cineraceus* часто были гетерозиготными.

В случае с мультилокусным анализом, наиболее информативным для полученных данных оказался метод MRP (рис. 14). На супердереве по 7 ядерным генам были разрешены все узлы между разными видами комплекса «bicolor» s. str. Монофилия видов *H. gentilis*, *H. cineraceus* и *H. khaokhouayensis* поддержана, а наиболее близкое положение к *H. gentilis* занимает *H. khaokhouayensis* (*H. rotalis*, предположительно наиболее близкородственный *H. khaokhouayensis*, в этом анализе отсутствует). Внутри *H. gentilis* обособлена клада, объединяющая популяции из Южного равнинного Вьетнама. Филогенетические отношения между остальными представителями вида недостаточно разрешены по полученным данным. Стоит отметить, что популяции из Центрального Нагорья объединены с экземплярами из Центрального и Северного Вьетнама, а также из Далатского плато Южного Вьетнама. Полученные результаты заметно расходятся с данными по митохондриальным генам. Ядерные данные поддерживают монофилию *H. gentilis* (в отличие от митохондриальных) и свидетельствуют о родстве линий из различных горных массивов юга и центра Вьетнама (принадлежащих к значительно дивергировавшим митохондриальным гаплогруппам), ставя в обособленное положение южную «равнинную» линию.

Включенные в анализ экземпляры *H. cineraceus* из Южного и Центрального

Вьетнама также имеют сравнительно низкие значения дистанций по ядерным маркерам. Монофилия вида максимально поддержана на супердереве по 7 ядерным генам. На частных деревьях по генам *ABHD11* и *ACO2*, экземпляр из Центрального Вьетнама (провинция Куангбинь) объединяется в единую поддержанную кладу с островными и материковыми равнинными формами из Южного Вьетнама. Полученные последовательности гена *ABHD11* идентичны у всех особей этого вида. Значения р-дистанции по гену *ACO2* отличается у представителей с островов Кондао от популяций из Донгная и Куангбиня (0,1% и 0,13%, соответственно).

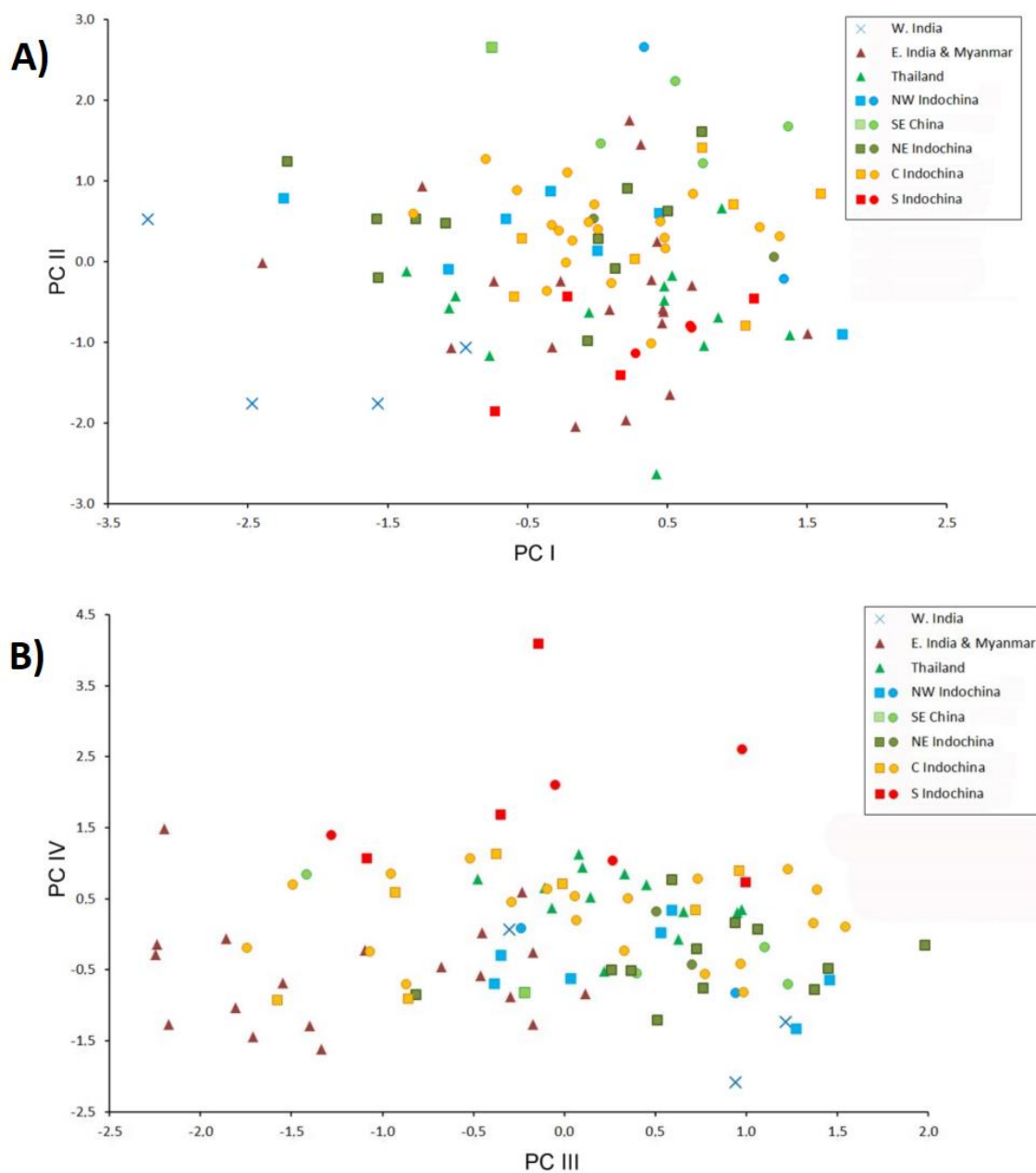


**Рисунок 14.** Филогенетические отношения представителей группы «bicolor», согласно объединенным топологиям семи ядерных генов методами MRP и конкатенирования последовательностей (На каждом узле представлены значения: апостериорная вероятность, метод Байеса/бутстреп-поддержка топологии, полученной ML-методом/ метод MRP) (из Yuzefovich et al., 2021).

#### 4.2.4 Морфометрический анализ *H. gentilis*

Морфометрические данные по 18 черепным и зубным промерам для 99 экземпляров *H. pomona sensu lato* демонстрируют сильное перекрытие этих характеристик для разных географических форм (Yuzefovich et al., 2021). Анализ

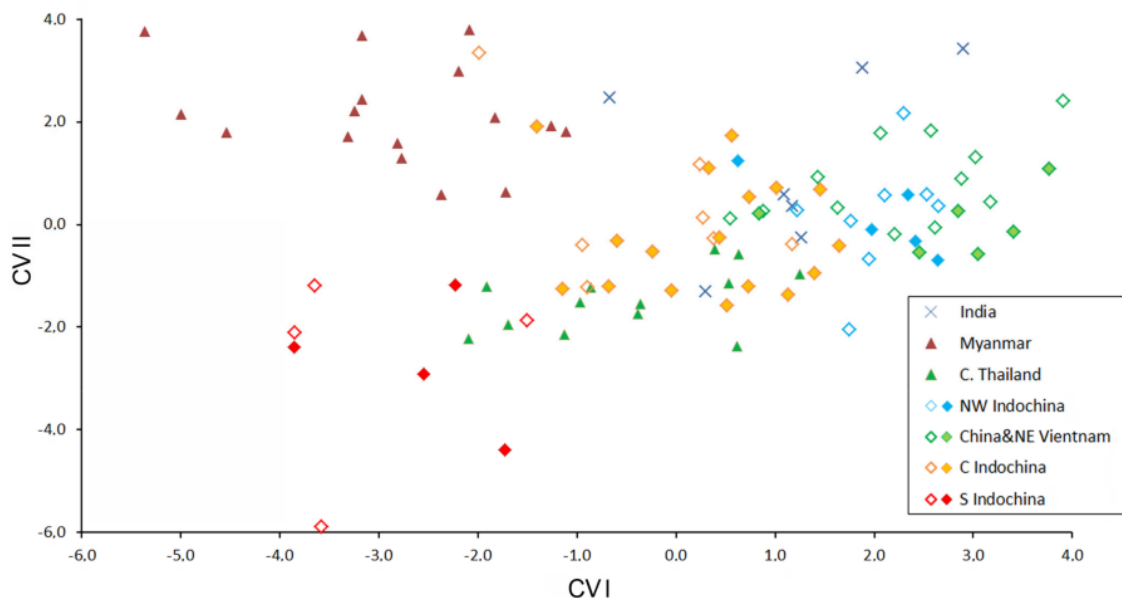
главных компонент подтверждает отличия *H. rotoma* s. str. из юго-западной Индии от индокитайских представителей *H. gentilis*. Представители этого вида из Южного Индокитая сильно отделяются от остальных по одному из факторов (фактор III, рис 15).



**Рисунок 15.** Анализ главных компонент по 18 черепным характеристикам для 99 представителей *H. rotoma* s. l. Кружками отмечены те экземпляры, для которых был получен хотя бы один митохондриальный ген. (А) – факторы I, II; (В) – факторы III, VI. (из Yuzefovich et al., 2021).

Дискриминантный анализ демонстрирует меньшие перекрытия между выборками. Согласно ему, экземпляры из Мьянмы и Южного Индокитая

отделяются от остальных форм. Выборка из Индии – напротив, имеет перекрывания с формами из Центрального Индокитая и Таиланда, а северные формы из Мьянмы, Китая и Вьетнама были более сгруппированы (рис 16).



**Рисунок 16.** Дискриминантный анализ по 18 черепным характеристикам для 99 представителей *H. rotoma* s. l. Закрашенными ромбами отмечены экземпляры, для которых был получен хотя бы один митохондриальный ген (из Yuzefovich et al., 2021).

#### 4.2.5 Отличия форм *H. galeritus* по ядерным генам

Проанализированные по ядерным генам формы *H. galeritus* из Южного Вьетнама не имеют значимых различий. На супердереве, включавшем экземпляры из Донгнай и с Далатского плато (провинция Даклак) монофилия вида максимально поддержана всеми методами. Проанализированные последовательности генов *ABHD11* и *ACOX2* экземпляров с островов Кондао и Далатского плато полностью идентичны. Последовательности гена *ROGDI*, полученные для наибольшего количества экземпляров из трех локалитетов (Донгнай, Даклак и Кондао) не имеют достоверных замен.

### 4.3 Структура филогенетических взаимоотношений «крупных» листоносов

#### 4.3.1 Филогения крупных листоносов по мт. генам

Монофилия крупных форм рода хорошо поддержана на филогенетических реконструкциях по митохондриальным генам. На дереве по гену *CytB* узлы, соответствующие каждой из морфологических групп крупных листоносов («*diadema*», «*swinhoei*», «*armiger*» и «*larvatus*») имели максимальные поддержки. Однако не все филогенетические отношения между группами видов крупных листоносов являются разрешенными. В частности, не определено положение базальной группы и положение эндемичного вида из Северного Вьетнама – *H. alongensis*. Внутри группы «*swinhoei*» номинативный вид является парафилетическим (к двум другим видам группы), а мелкая форма из Южного Вьетнама имеет сестринское положение к *H. lylei*. Как уже сказано выше, группы «*armiger*» и «*larvatus*» на митохондриальных данных объединены в поддержанную кладу. При этом *H. armiger* оказывается парафилетичным по гену *CytB*. Представители этого вида из Таиланда формируют общую хорошо поддержанную кладу с *H. pendleburyi*. Сестринское положение *H. griffini* к остальным представителям группы обладает максимальными поддержками. Стоит отметить, что уровень дивергенции внутри материковых *H. armiger* примерно сходен или даже более высок, чем в кладах, образованных тайваньским *H. a. terasensis* и *H. pendleburyi*.

#### 4.3.2 Филогения крупных листоносов по ядерным генам

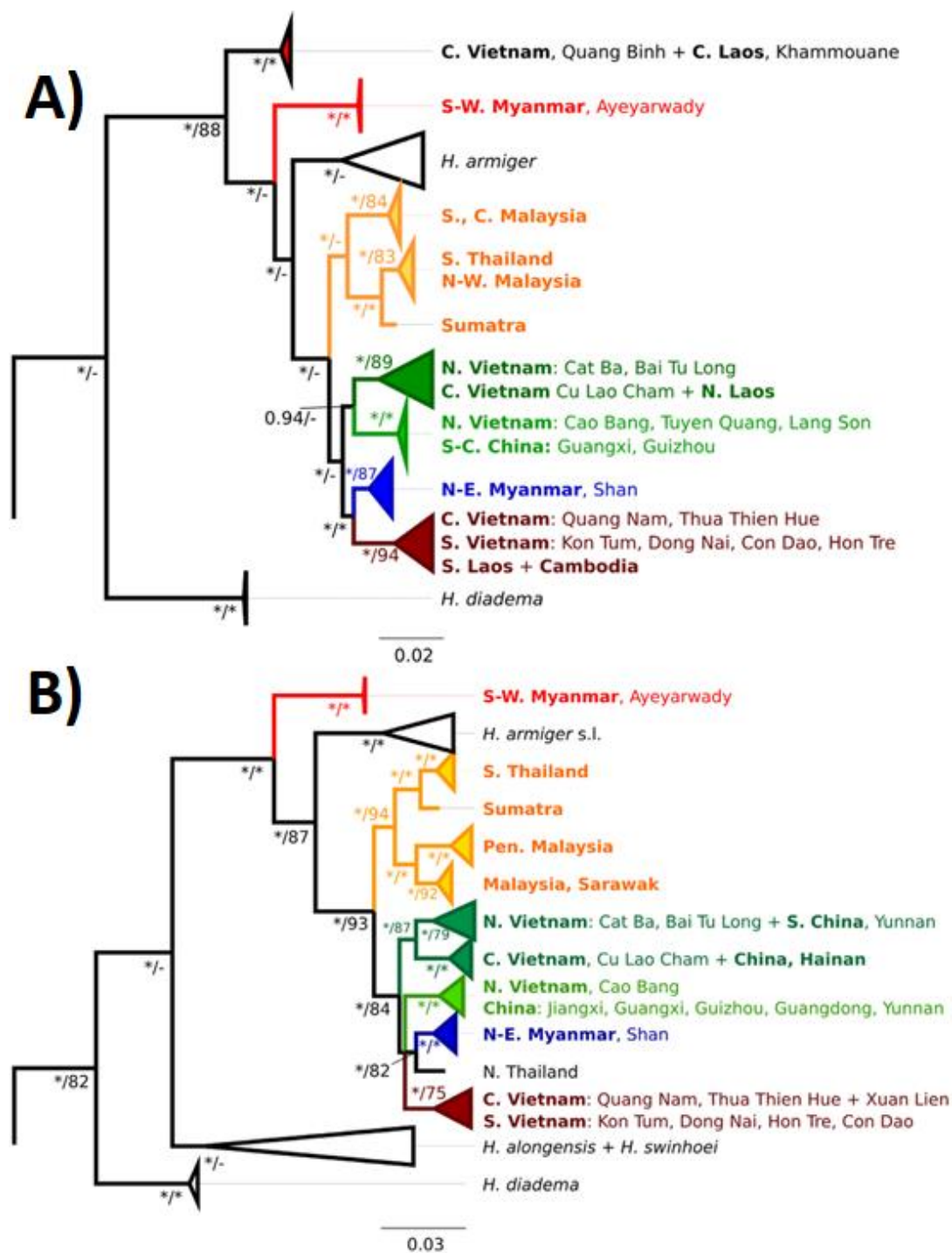
Мультилокусный анализ ядерных генов подтверждает монофилию крупных листоносов и позволяет разрешить филогенетические отношения между всеми группами видов. Согласно полученным данным, базальная клада объединяет виды *H. diadema* и *H. lekaguli*. Следующий узел ветвления отделяет *H. alongensis* от остальных видов. Виды *H. scutinares* и *H. swinhoei* относятся к собственной кладае, сестринской к группе «*larvatus*». Внутри группы «*armiger*», последней базальное положение к видам *H. armiger* и *H. griffini* имеет *H. pendleburyi*.

#### 4.3.3 Филогенетические отношения представителей группы «*larvatus*» по мт. генам

Митохондриальные маркеры поддерживают парафилию группы «*larvatus*». Клада из Юго-Восточной части Мьянмы на обеих полученных топологиях не родственна остальным представителям группы, и занимает сестринское положение к кладе, объединяющей комплекс «*armiger*» и остальных «*larvatus*» (рис 17 А, В). Кроме того, по гену *COI* существует вторая клада, объединяющая экземпляры из Центрального Индокитая и занимающая базальное положение ко всем перечисленным кладам.

Остальные формы *H. larvatus sensu lato* монофилетичны и формируют сестринскую кладу к комплексу «*armiger*». Среди них, особенно по гену *CytB*, поддержано разделение на Зондскую и Индокитайскую/южнокитайскую линии. «Зондская» линия включает гаплотипы из Южного Таиланда, Малайзии и Суматры, а также (по гену *CytB*) образцы с Борнео.

Митохондриальные данные по обоим генам эффективно взаимодополняют друг друга при анализе филогенетических отношений Индокитайских представителей *H. larvatus s. l.* Мелкие формы из Северного Вьетнама делятся на две хорошо поддержанные субклады. Материковые популяции наиболее близкородственны южнокитайским, объединяясь в первую субкладу. Вторую субкладу формируют гаплогруппы с островов Тонкинского залива, объединяясь с островными формами из Центрального Вьетнама (острова Чам). По гену *CytB* экземпляры с островов Чам образуют единый кластер с образцами с Хайнаня. Мелкая форма из Северо-Восточной Мьянмы обособлена от перечисленных северных популяций, а по *CytB* занимает сестринское положение к формам из Южного и Центрального Вьетнама. Последняя клада объединяет крупные формы из материкового Центрального и Южного Вьетнама, Южного Лаоса и Камбоджи, а также мелких листоносов с островов Кон Дао из Южного Вьетнама. По гену *CytB* в эту кладу также входят экземпляры из Суан Лиэня (южная часть Северного Вьетнама, провинция Тханьхоа).



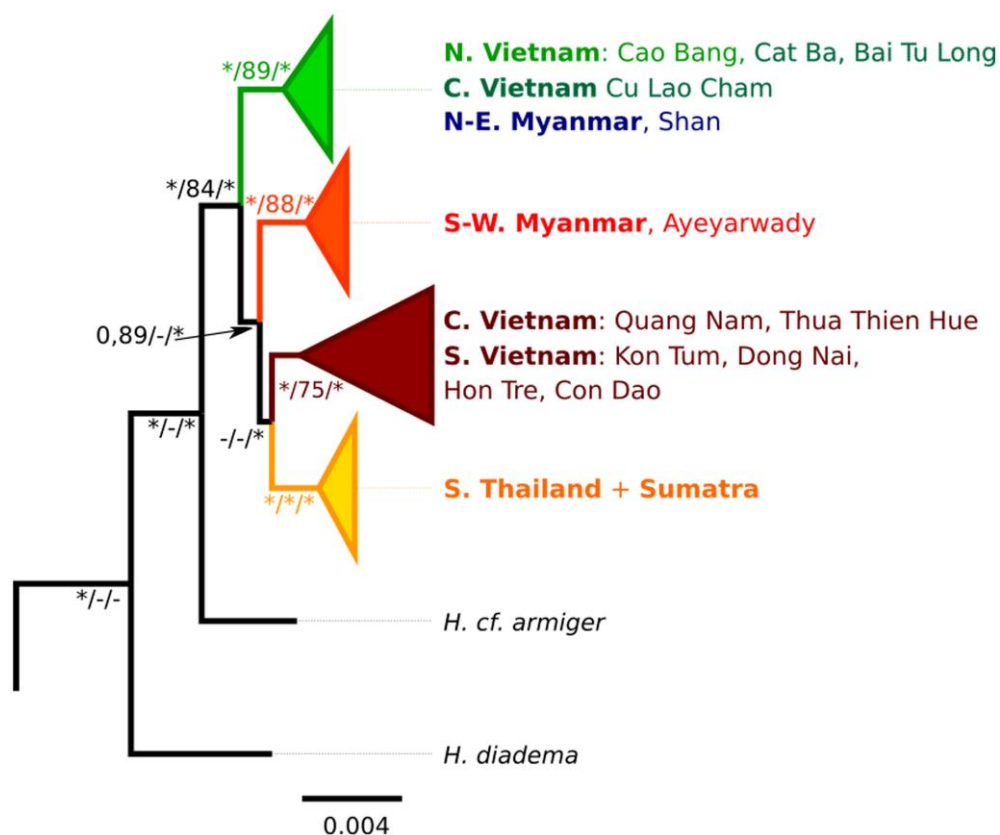
**Рисунок 17.** Филогенетические отношения листоносов группы «*larvatus*» по мт генам *COI* (A) и *CytB* (B). На каждом узле представлены значения: бутстреп-поддержка топологии, полученной ML-методом/апостериорная вероятность, метод Байеса (\* – максимальное значение: для ML >90, для байесовского метода >0.95) (из Yuzefovich et al., 2022).

#### 4.3.4 Филогенетические отношения представителей группы «*larvatus*» по ядерным генам

Несмотря на то, что данные по индивидуальным ядерным генам отражают низкий филогенетический сигнал, консенсусное дерево, полученное методами



ML/MB/MPR, имеет поддержанную топологию (рис. 18). Согласно ней, монофилия комплекса *H. larvatus s. l.* строго поддержана, а его представители разделяются на четыре хорошо поддержанные клады. Филогенетические отношения между кладами разрешены только методом MRP. Согласно нему, клада из Северного Индокитая имеет базальное положение, объединяя экземпляры из Северо-Восточной Мьянмы, островного и материкового Северного Вьетнама и островов Чам в Центральном Вьетнаме. В отличие от полученных данных по митохондриальной ДНК, клада из Юго-Западной Мьянмы находится внутри комплекса и имеет сестринское положение к Зондской и Южной Индокитайской кладам, также близким супердереву MRP. Зондская клада включает экземпляры из Южного Таиланда и с Суматры. Южная Индокитайская клада объединяет материковые формы с Центрального Нагорья (провинции Куангнам, Тхыатхьен-Хюэ и Контум), и равнинные формы материкового (провинция Донгнай) и островного (острова Кондао и Че) Южного Вьетнама.

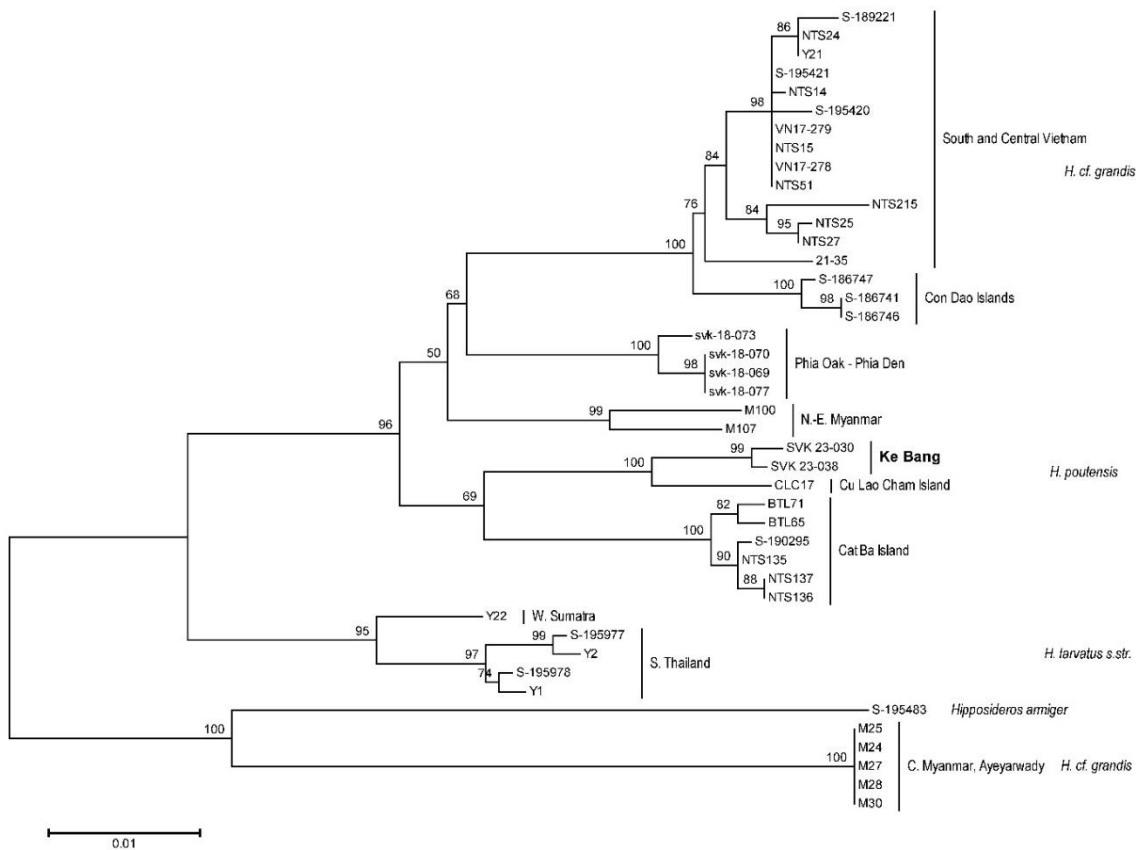


**Рисунок 18.** Филогенетические отношения представителей группы «larvatus», согласно объединенным топологиям семи ядерных генов методами MRP и конкатенирования

последовательностей (На каждом узле представлены значения: апостериорная вероятность, метод Байеса/бутстреп-поддержка топологии, полученной ML-методом/ метод MRP)(из Yuzefovich et al., 2022).

#### 4.3.5 Филогенетические отношения *H. cf. larvatus* из Центрального Вьетнама

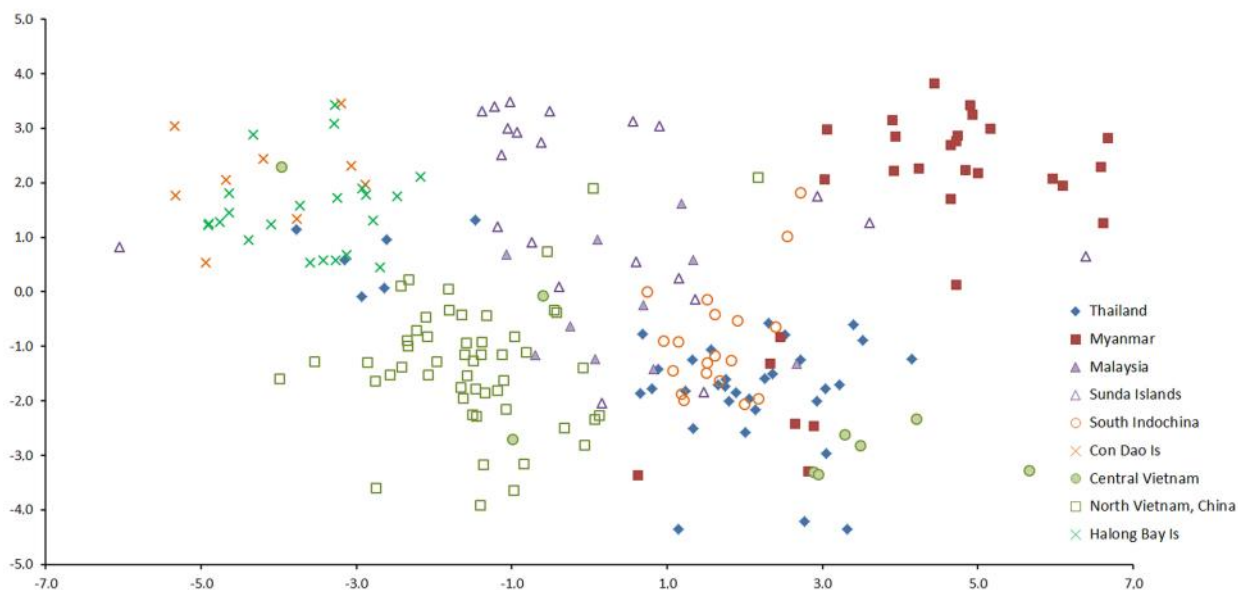
Форма из группы «larvatus», населяющая карстовые низкогорья Центрального Индокитая, представляет особый интерес, поскольку ее родственные связи с другими представителями комплекса противоречивы. Полученные нами результаты по ядерным генам противоречат более ранним данным ДНК-баркодинга, помещая мелкую форму из национального парка Фонгня-Кебанг (провинция Куангбинь) в северную Индокитайскую кладу. На филогенетической реконструкции по гену *CytB*, эта форма занимает сестринское положение к листоносам из популяции островов Чам в центральном Вьетнаме (рис. 19).



**Рисунок 19.** Филогенетические отношения представителей группы «larvatus», по гену *CytB* (поддержки bootstrap > 70).

#### 4.3.6 Морфометрический анализ *H. larvatus sensu lato*

Морфометрический анализ черепных признаков экземпляров листоносов из комплекса *H. larvatus s. l.* отражает различия в размерах выявленных форм. Результаты анализа главных компонент и дискриминантного анализа во многом сходны. Большинство образцов не разделяются в строгом соответствии с локалитетами, однако полученную выборку можно разделить на 5 слабо перекрывающихся кластеров (рис. 20). Наиболее изолированными являются экземпляры из Мьянмы и Зондских островов (в основном, с о. Ява). Наибольшие перекрывания имеет кластер, объединяющий более крупные формы из Южного Индокитая и Малайзии. Стоит отметить, что малайзийские экземпляры находятся на периферии кластера. Часть экземпляров из Мьянмы и Суматры также относятся к этой группе. На внешнем крае этого кластера находятся экземпляры из Центрального Нагорья Вьетнама. Северные формы разделяются на островные и материковые. Экземпляры из Тонкинского залива Северного Вьетнама кластеризуются с разнообразными мелкими формами, относящимися к материковому Таиланду, островам Кондао в Южном Вьетнаме, Центральному Вьетнаму (провинция Куангбинь) и острову Ява. Ближе к ним, однако, более обособленно находится большой кластер из Северного Вьетнама и Южного Китая. Близко к материковым формам располагается единственный экземпляр из Северо-Восточной Мьянмы. Можно заключить, что разные дискретные морфотипы видового комплекса живут во Вьетнаме, Таиланде, Мьянме и на о. Ява.



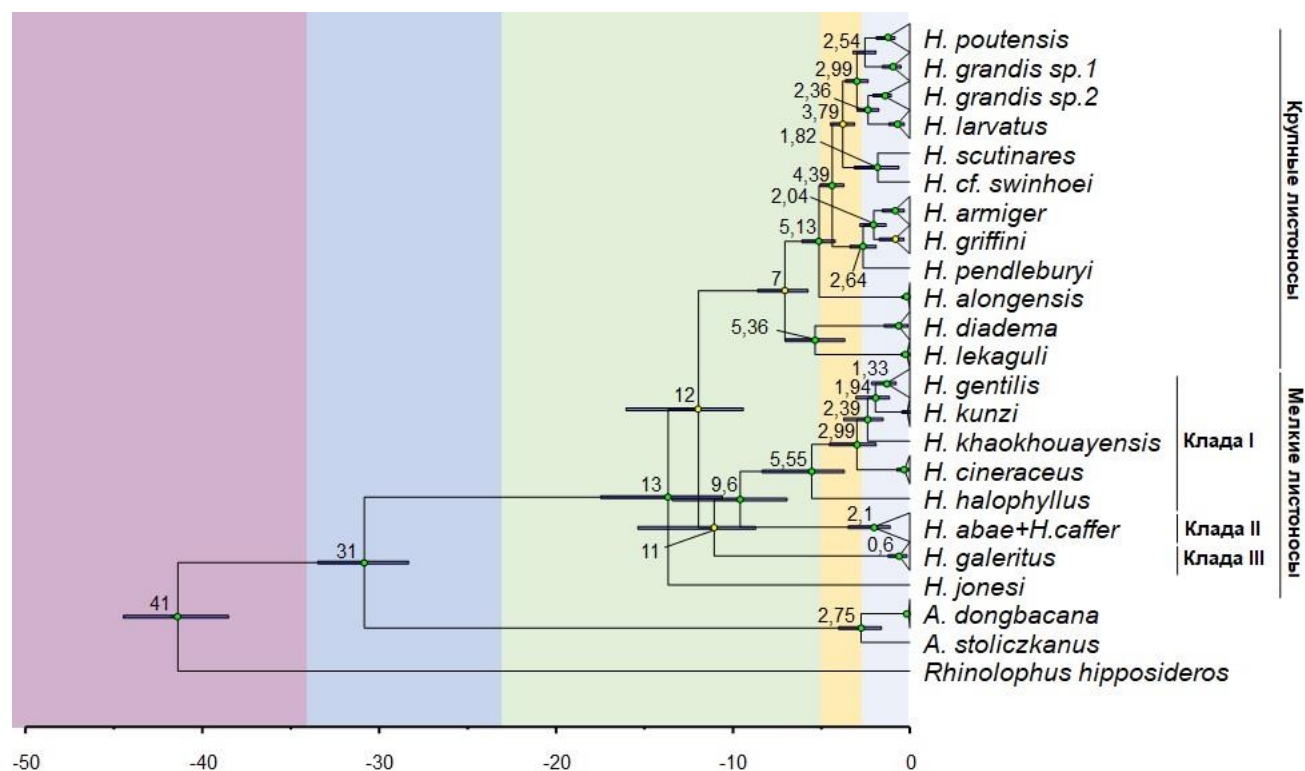
**Рисунок 20.** Анализ главных компонент по 18 черепным характеристикам для 206 представителей *H. larvatus* s. l. (из Yuzefovich et al., 2022).

#### 4.4 Времена дивергенции *Hipposideros* и *Aselliscus*

Супердерево для конкатерированных последовательностей 7 ядерных генов, включающее оценки времён дивергенции имеет поддержанную топологию, не сильно противоречащую остальным результатам по ядерным генам (рис. 21). Согласно полученным данным, радиация мелких и крупных форм рода *Hipposideros* датируется средним Миоценом. Выявленные датировки помогают соотнести времена дивергенции у близких видов родов *Aselliscus* и *Hipposideros*.

Среди крупных листоносов, наибольшее значение относится к видам *H. diadema* и *H. lekaguli* (около 5,3 млн. лет). Отделение вида *H. alongensis* от групп «swinhoei», «armiger» и «larvatus» произошло около 5 млн. лет назад. Внутри группы «armiger» базальное положение имеет *H. pendleburyi* (датировка – 2,64 млн.), а узел дивергенции *H. armiger* и *H. griffini* датируется 2 млн лет. Группа «swinhoei» на полученной реконструкции сестринская к группе «larvatus», что противоречит филогенетическим реконструкциям, полученным другими методами. Время дивергенции видов *H. scutinares* из Центрального Вьетнама и *H. cf. swinhoei* из Южного Вьетнама – около 1,8 млн. лет. Базальная радиация представителей группы «larvatus» произошла около 3 млн. лет назад. На

полученном дереве строго поддержана монофилия 4 описанных ранее клад этой группы. Согласно ей, узел между Зондской кладой и формами из Южного и Центрального Индокитая датируется 2,36 млн. лет, а отделение формы из Юго-Западной Мьянмы от северных форм видового комплекса произошло около 2,54 млн. лет.



**Рисунок 21.** Филогенетические отношения представителей родов *Hipposideros* и *Aselliscus*, согласно объединенным 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. Дерево с поддержками из анализа BEAST приведено в разделе **Приложения**, рис. 73.

Датировки базальной радиации форм мелких листоносов имеют высокие отклонения. Узлы дивергенции между близкими видами мелких азиатских листоносов соответствуют верхнему плиоцену-нижнему плейстоцену (по шкале ICS): 1,94 между *H. gentilis* и *H. kunzi*, 2,39 для сестринского к ним *H. khaokhouayensis*. Дивергенция *H. cineraceus* от общего предка перечисленных трёх видов произошла около 3 млн лет назад. Базальная радиация форм *H. gentilis* на полученной реконструкции датируется 1,33 млн. лет. Узел дивергенции горной и равнинной формы *H. galeritus* датируется 0,6 млн. лет.

## 4.5 Сравнение носовых листков крупных листоносов

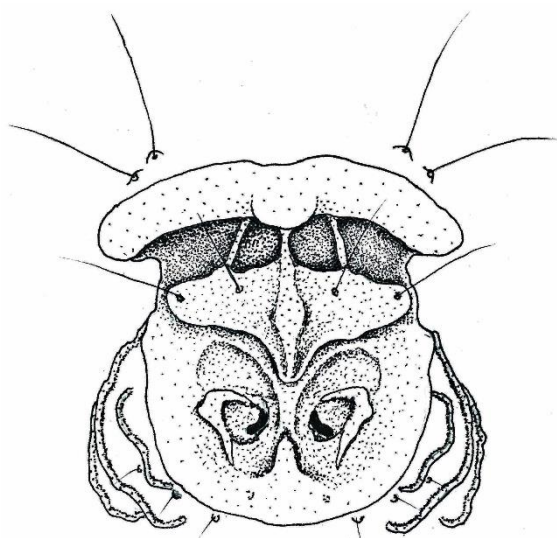
В этом разделе приводится подробное описание отличий носовых листков, являющихся наиболее яркой диагностической чертой для групп видов крупных листоносов. Структура носовых листков была исследована на коллекционных экземплярах зоологического музея МГУ и прижизненных фотографиях видов листоносов, идентифицированных автором на портале [inaturalist.org](http://inaturalist.org).

### 4.5.1 Изменчивость носовых листков в группе «*diadema*»

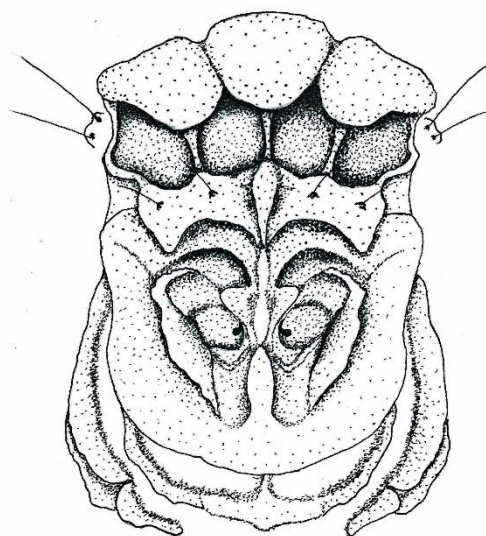
Представители *H. diadema* и *H. lekaguli* отличаются наибольшими пропорциями заднего носового листка. У *H. diadema* он имеет форму широкого валика со слабо заметным изгибом на средней линии. Эту структуру поддерживает одна вертикальная опорная септа, находящаяся на средней линии. Пара боковых септ, соединяющие валик с внешними краями среднего носового листка сильно наклонены и плохо заметны. Средний носовой листок этого вида значительно сужается к латеральным краям, а медиальная часть имеет направленный вперёд вырост. Подкова имеет округлую форму, расширенную у среднего носового листка. на подкове сильно выступают ноздревые выросты, располагающиеся на латеральных краях ноздревых впадин. По бокам от подковы располагаются 3 пары дополнительных листков одинакового размера. На некоторых фотографиях этого вида с Зондских островов наблюдается 4-ая едва заметная из-за мелкого размера пара дополнительных листков.

Более мелкий вид *H. lekaguli* имеет непропорционально разросшиеся носовые листки по сравнению с другими видами крупных листоносов. Наиболее сложным строением обладает задний носовой листок: он разделён на 3 объёмные доли, средняя из которых заметно приподнята над остальными. Такую форму поддерживают 2 септы на задней стороне листка, подходящие к медиальным границам боковых долей. Три вертикальные опорные септы, располагающиеся на внутренней передней части листка, подходят к середине каждой из долей. Средний носовой листок менее вытянут, чем у *H. diadema* и имеет угловатую форму на

боковых сторонах. Срединный вырост, идущий вдоль всей его медиальной оси более узкий и выступающий. Подкова и дополнительные пары листков этого вида пропорционально крупнее, чем у других крупных листоносов и в несокращённом состоянии полностью прикрывают переднюю часть морды при виде сверху. Выросты по бокам от ноздревых впадин наиболее крупные среди остальных представителей рода и значительно выступают над плоскостью подковы. Дополнительных пар листков 3, их первая пара смещена вперёд, срастаясь медиальными краями.



**Рисунок 22.** Структура носовых листков листоноса *H. diadema*



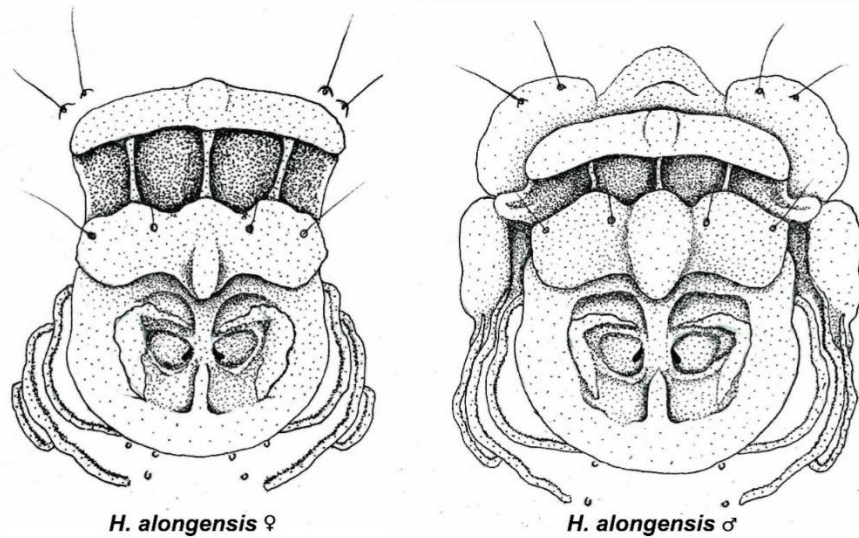
**Рисунок 23.** Структура носовых листков листоноса *H. lekaguli*

#### 4.5.2 Особенности носовых листков *H. alongensis*

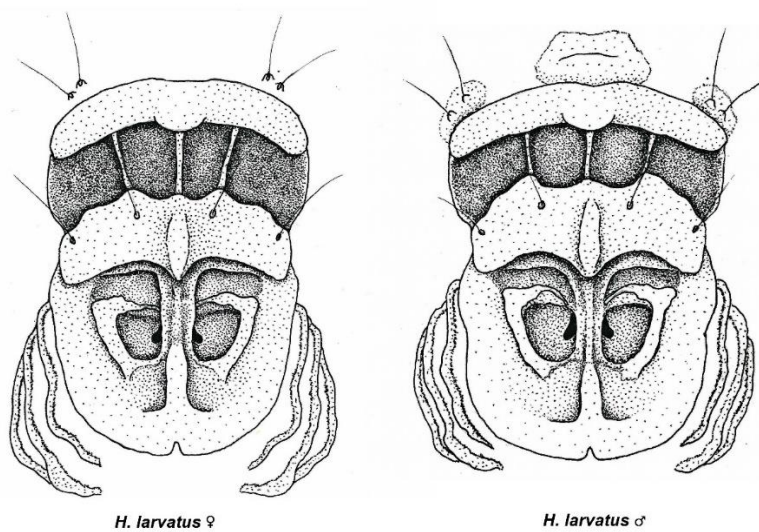
Носовые листки самок и молодых самцов *H. alongensis* (рис. 24) едва отличимы от этих структур у представителей группы «larvatus» (рис. 25) и имеют самое простое строение среди крупных листоносов. Задний носовой листок у этих видов имеет форму простого валика с небольшим утолщением на середине. Его поддерживают 3 вертикальные септы. Средний носовой листок имеет округлую с боков форму, а боковые септы отходят от него ближе к средней линии.



Медиальный вырост среднего носового листка более выражен у *H. alongensis* и практически отсутствует у представителей группы «larvatus». Подкова у этих видов имеет округлую форму, с небольшим расширением в задней части. На переднем крае у представителей «larvatus» присутствует едва заметная медиальная вырезка. Дополнительных листков 3 пары, не сильно отличающиеся по размеру.



**Рисунок 24.** Структура носовых листков самца и самки вида *H. alongensis*



**Рисунок 25** Структура носовых листков самца и самки листоносцов из группы «larvatus»



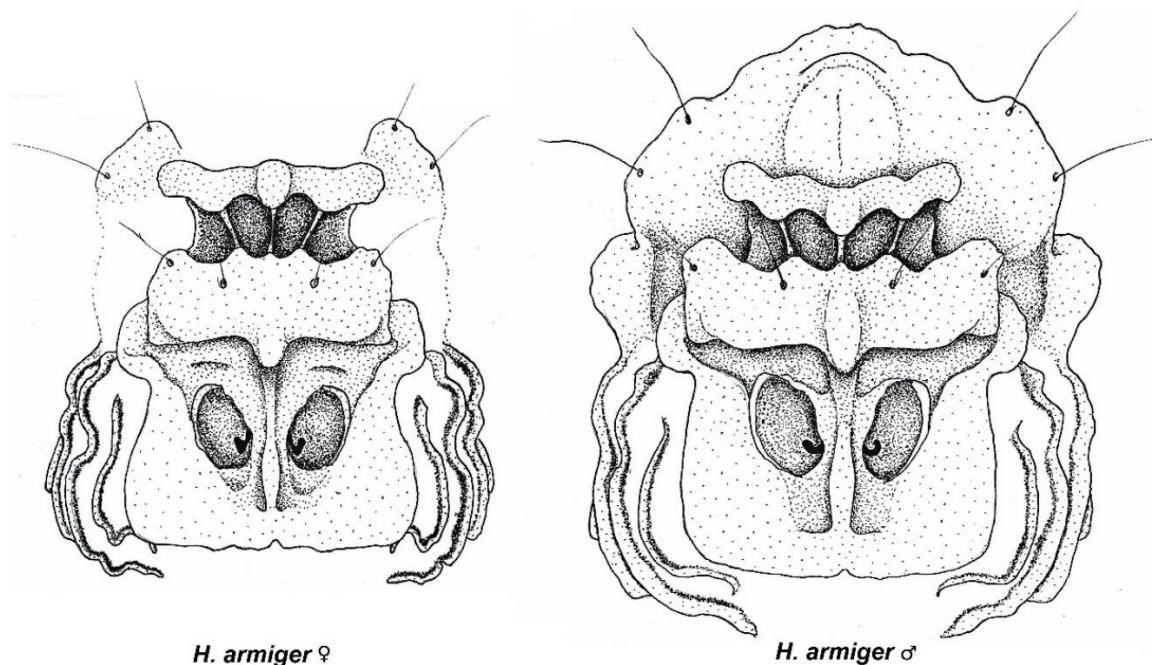
Взрослые самцы *H. alongensis* за носовыми листками имеют парные мясистые выросты, находящиеся по бокам от пахучей железы. Каждый из выростов разделён на верхнюю и боковую часть небольшой выемкой, соответствующей уровню глаза. Боковые выросты растут вдоль щёк, доходя до задних частей 3-й пары носовых листков. Представители группы «*armiger*» имеют сходные по форме мясистые выросты за эхолокационным аппаратом. У половозрелых самцов эта структура, объединяясь с каналом пахучей железы, выглядит более объёмной, чем у *H. alongensis*, и имеет аналогичную щель на уровне глаз. У самок боковые выросты не выражены, а верхние слабо развиты и отчасти покрыты шерстью.

#### 4.5.3 Изменчивость носовых листков в группе «*armiger*»

Задний носовой листок у видов *H. armiger*, *H. griffini*, *H. pendleburyi* и *H. turpis* отличается от остальных представителей крупных листоносов (рис. 26). Он имеет более узкую и изогнутую форму: слабо расширенные боковые и медиальная часть расположены на одном уровне, а соединяющие их части, изгибаются вниз в месте соединения с боковыми опорными септами. Средний носовой листок имеет прямоугольную форму, по ширине превосходя задний носовой листок. Три опорные септы отходят от его медиальной части. Срединный вырост довольно широкий и не обладающий строгой формой. Задние и передние части переднего носового листка сильно расширены, делая форму подковы близкой к квадратной. На её переднем крае имеется неглубокая медиальная вырезка. Дополнительных листков 4 пары, их форма более вытянутая и изогнутая, чем в других группах листоносов. Задние части 3-й пары носовых листков соединяются с областью боковых выростов. 4-ая пара дополнительных листков значительно менее развита, однако хорошо заметна у *H. armiger* и *H. griffini*.

Вид *H. pendleburyi*, помимо размера отличается более мелкой подковой и более простой формой дополнительных листков (они не имеют дополнительных изгибов). На части проанализированных фотографий портала [inaturalist.org](http://inaturalist.org) видно, что 4-ая пара дополнительных листков у этого вида может отсутствовать. Всего

автором было идентифицировано и подтверждено девять наблюдений этого вида. Вид *H. turpis* отличается от других представителей группы «armiger» исключительно отсутствием 4-ой пары дополнительных носовых листков.



**Рисунок 26.** Структура носовых листков самца и самки листоносов из группы «armiger»

#### 4.5.4 Изменчивость носовых листков в группе «swinhoei»

Представители группы «swinhoei» имеют самые разросшиеся структуры мясистых выростов и наиболее простые носовые листки (рис. 27). Парные верхние выросты у взрослых самцов *H. lylei*, *H. scutinares* и *H. swinhoei* сливаются в монолитный плоский «щит», между парными лопастями которого находится вытянутый канал пахучей железы. Боковые выросты, значительно меньшие по размеру, отделяются небольшой выемкой на уровне расположения глаза. Аналогично видам из группы «armiger», у самок верхние выросты парные и значительно редуцированы, боковые выросты самок и молодых самцов слиты со структурами носовых листков. Задний носовой листок вместо валика имеет не крупное расширение в медиальной части, к которому подходит 1 опорная септа. Средний носовой листок вытянутый в стороны, имеет на своих боковых краях дополнительные выросты и складки, сливающиеся с задним краем переднего

носового листка. Срединный вырост крупный и может быть разнообразной формы. Форма подковы разнообразная и менее широкая, чем у *H. armiger*. На её переднем крае хорошо выражена медиальная вырезка. У *H. swinhoei* широкая в основании подкова постепенно сужается к области единственной вырезки. Рассмотренные экземпляры *H. scutinares* имеют разнообразные пропорции медиальной и дополнительных парных вырезок на подкове. Дополнительных пар боковых листков две. Обе пары находятся спереди от боковых выростов и соединены с ними маленькой кожистой оторочкой.

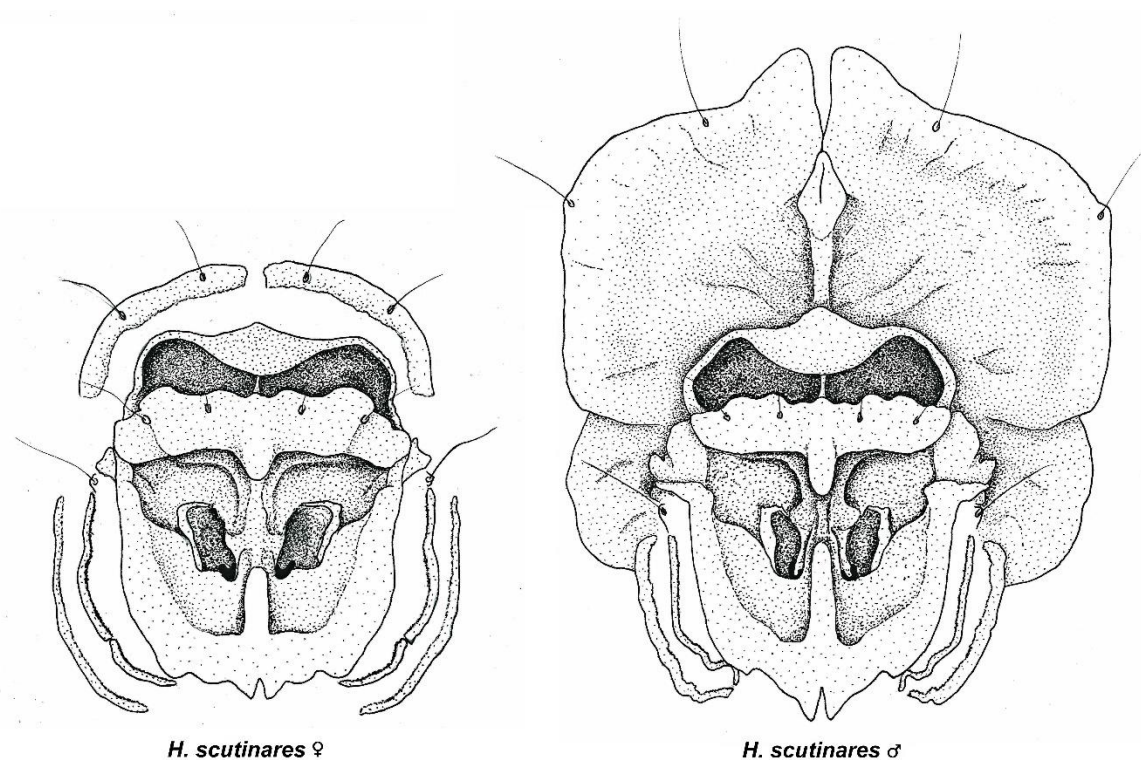


Рисунок 27. Структура носовых листков самца и самки листоносов из группы «swinhoei»

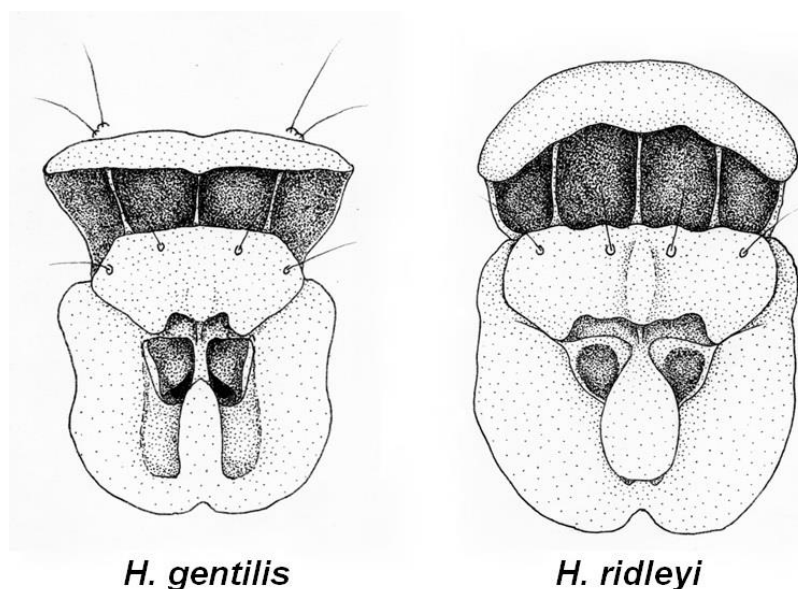
#### 4.6 Сравнение носовых листков мелких листоносов

В этом разделе подробно приведены подробные описания носовых листков видов мелких листоносов, относящихся к разным кладам в проведённом анализе.

##### 4.6.1 Изменчивость носовых листков представителей клады I

Представители мелких листоносов из группы «bicolor» s. str. (виды которой относятся к кладе I) отличаются наиболее простым типом носовых листков. Задний

листок у большинства видов имеет мелкий размер и форму простого валика. Исключениями являются виды с более крупными пропорциями ушей и носовых листков – *H. ridleyi* и *H. orbiculus*, у которых эта структура имеет более округлую и объёмную форму (рис. 28). Задний листок имеет 3 поддерживающие вертикальные септы, развитые у всех видов. Средний листок трапециевидной формы с выраженным сужением в нижней части, не имеет развитого срединного выроста. Подкова округлая и имеет развитую медиальную вырезку. Ноздревые впадины отличаются слабо развитыми боковыми выростами, не значительно выступающими над плоскостью подковы. Наиболее сильно внутри группы варьирует форма межноздревой септы: от наиболее суженной в средней части у *H. fulvus*, до раширенной дисковидной, прикрывающей собой ноздревые впадины у *H. ridleyi* и *H. orbiculus*. Значительно выраженное расширение септы встречается у видов *H. durgadasi*, *H. halophyllus*, *H. rotalis* и *H. khaokhouayensis*, а для большинства представителей «bicolor» s. str. эта структура не расширена. Дополнительные боковые листки у представителей клады отсутствуют.

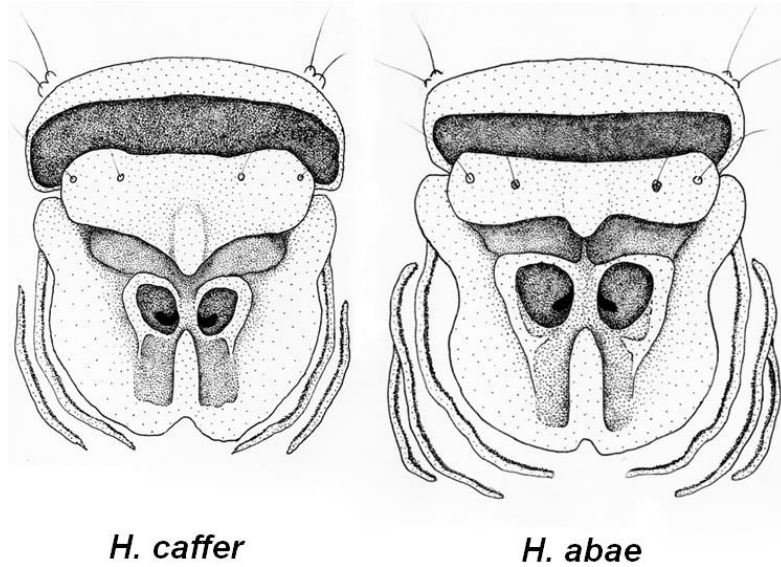


**Рисунок 28.** Носовые листки представителей клады I

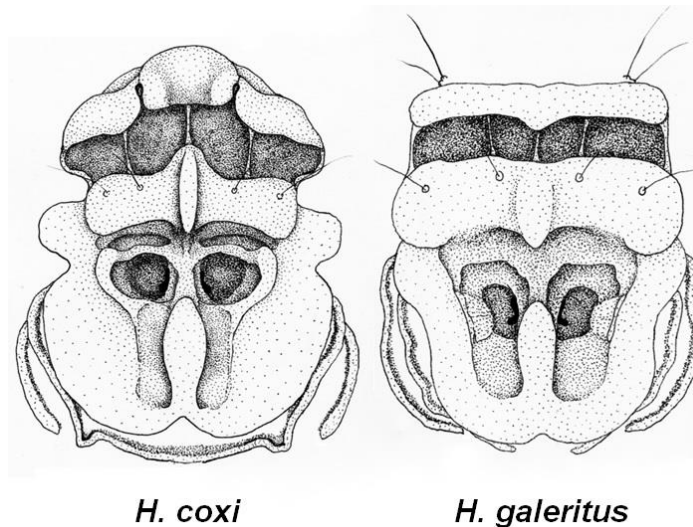
#### 4.6.2 Изменчивость носовых листков представителей клады II

Носовые листки мелких листоносов из клады II имеют более сложную структуру (рис. 29). Их задний листок отличается полным отсутствием

поддерживающих септ и имеет широкое основание. Средний листок менее широкий чем задний и имеет выраженное утолщение в нижней медиальной части. Округлая подкова имеет развитую медиальную вырезку и слабо выраженные боковые ноздревые выросты. Дополнительных листков у всех видов 2 развитые пары за исключением более крупного вида *H. abae*, имеющего развитую 3-ю пару.



**Рисунок 29.** Носовые листки представителей клады II



**Рисунок 30.** Носовые листки представителей клады III

#### 4.6.3 Изменчивость носовых листков представителей клады III

Мелкие листоносы, относящиеся к кладе III имеют форму носовых листков, наиболее сходную с таковой у представителей клады II: 2 развитых дополнительных листка, схожая по форме подкова и её области около ноздревых впадин (рис. 30). Отличие заключается в пропорциях заднего листка, не сильно расширенного по отношению к среднему носовому листку и несущего развитые 3 поддерживающие септы. Уникальная специализация носовых листков, схожая с *H. lekaguli* прослеживается у вида *H. coxi*. Этот вид имеет трёхлопастной задний листок и сильно разросшиеся подкову и переднюю пару дополнительных листков, срастающихся медиальными краями. Также *H. coxi* отличается сильно разросшимися боковыми ноздревыми выростами, срединным выростом среднего носового листка, и крупной межноздревой септой.

#### 4.6.4 Особенности носовых листков вида *H. speoris*

Для вида *H. speoris* характерен более сложный тип носовых листков, сходный с представителями группы «larvatus» и мелкими листоносами из клад II и III. Задний носовой листок этого вида незначительно превосходит по ширине средний листок и имеет 3 развитые опорные септы. Средний листок утолщён в медиальной части. Округлая подкова имеет развитые боковые ноздревые выросты и развитую медиальную вырезку. Дополнительных листков 3 пары.

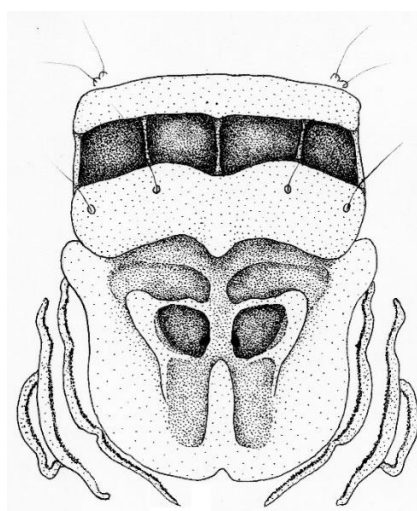
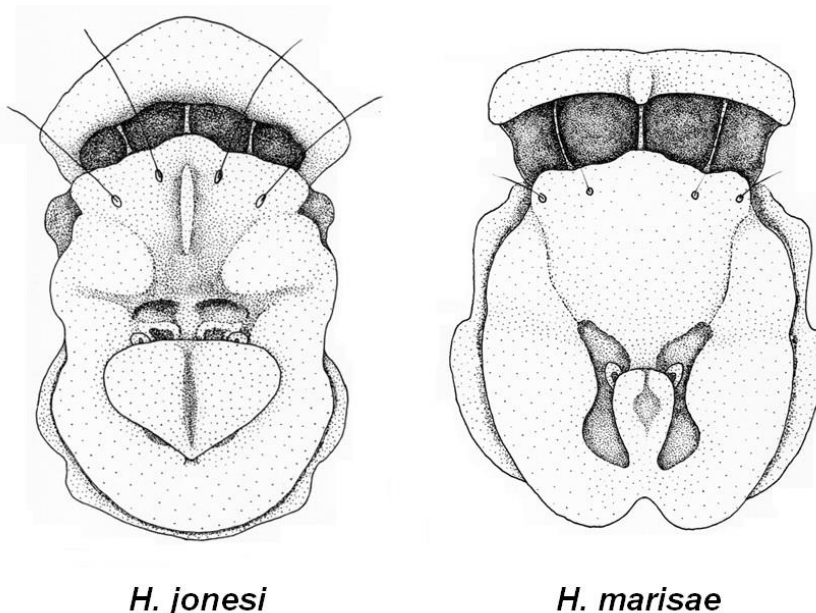


Рисунок 31. Структура носовых листков листоноса *H. speoris*

#### 4.6.5 Особенности носовых листков видов *H. jonesi*, *H. marisae* и *H. curtus*

Африканские круглоухие листоносы *H. jonesi*, *H. marisae* и *H. curtus* имеют тип носового листка, наиболее сходный с представителями клады I (рис. 32). Задний листок *H. marisae* и *H. curtus* слабо превосходит по ширине средний листок и имеет 3 поддерживающие септы. Средний листок узкий, не имеет выраженных выростов и, в отличие от остальных представителей рода, сращен с подковой в своей нижней части. Подкова отличается широкой межноздревой септой и не имеет выростов вокруг ноздревых впадин. У *H. marisae* и *H. curtus* подкова имеет глубокую медиальную вырезку. У каждого из 3-х видов развита пара дополнительных листков, отходящих от основания заднего листка. Носовой листок *H. jonesi* имеет более сложную форму: задний листок этого вида более крупный и широкий, средний листок имеет продольный срединный вырост, передний листок более вытянут и не имеет медиальной вырезки, а дополнительные листки сращены медиальными краями. Разросшаяся межноздревая септа у этого вида имеет плоскую, сердцевидную форму с неглубокой бороздой вдоль средней линии.

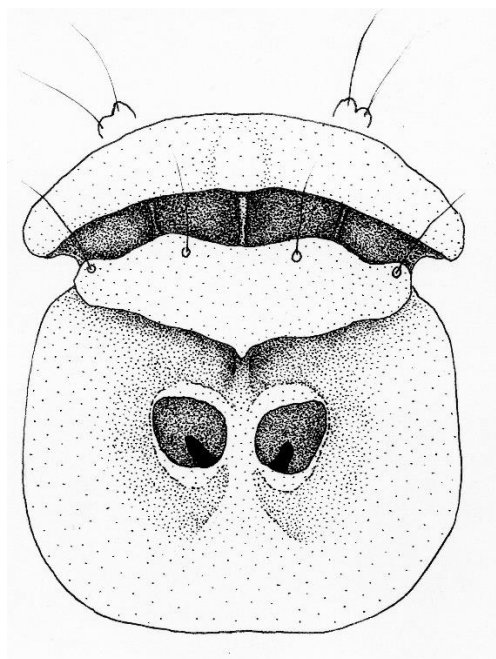


**Рисунок 32.** Носовые листки африканских круглоухих листоносов

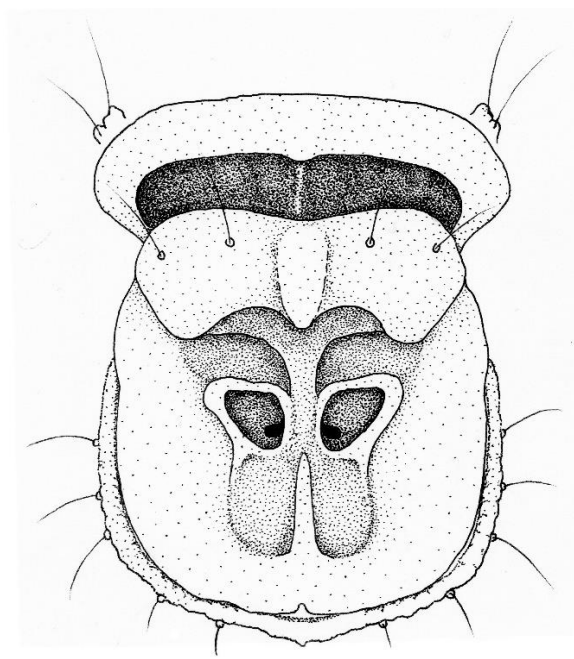


#### 4.6.6 Особенности носовых листков видов *H. calcaratus*, *H. coronatus* и *H. maggietaylorae*

Листоносы, относящиеся к видам *H. calcaratus*, *H. coronatus* и *H. maggietaylorae* имеет самый примитивный тип носовых листков. Поддерживающие септы заднего листка этих видов сильно редуцированы, а средний листок имеет вытянутые края и слабое утолщение в центральной части. Подкова отличается круглой формой без дополнительных вырезок. В области ноздревых впадин этих видов не развиты ни дополнительные выросты, ни межноздревая септа. *H. coronatus* отличается от *H. calcaratus* и *H. maggietaylorae* более крупными пропорциями подковы и заднего носового листка.



**Рисунок 33.** Структура носовых листков видов *H. calcaratus* и *H. coronatus*



**Рисунок 34.** Структура носовых листков листоноса *H. obscurus*

#### 4.6.7 Особенности носовых листков *H. obscurus*

Филиппинский вид *H. obscurus* имеет уникальное сочетание признаков носовых листков среди мелких листоносов. Задний листок этого вида широкий и не имеет развитых поддерживающих септ. Средний листок широкий и имеет слабо



развитый срединный вырост. Подкова округлой формы с едва заметной медиальной вырезкой, развитыми боковыми выростами в области ноздревых впадин и тонкой межноздревой септой. Уникальная черта вида – разросшаяся вокруг подковы толстая пара дополнительных листков, сросшихся медиальными краями.

#### 4.7 Эхолокационные сигналы вьетнамских представителей *Hipposideridae*

В ходе экспедиций Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Центра 2023 года были записаны сонограммы эхолокационных сигналов 9 видов листоносов Старого Света из Вьетнама.

**Таблица 5.** Данные эхолокационных сигналов, записанных для представителей семейства *Hipposideridae* во время полевых экспедиций Российско-Вьетнамского Тропического центра 2023 года (n – количество записанных экземпляров, нп – национальный парк, з. – заповедник).

ВИДЫ	ЛОКАЛИТЕТ	♂	♀	n
<i>Aselliscus stoliczkanus</i>	з. Суанлиен		118 кГц	2
<i>Hipposideros scutinares</i>	нп. Фонгня-Кебанг	60 кГц		1
<i>Hipposideros armiger</i>	нп. Фонгня-Кебанг	68 кГц		3
<i>Hipposideros griffini</i>	нп. Катъен	74-75 кГц	75-76 кГц	3
<i>Hipposideros cf. poutensis</i>	нп. Фонгня-Кебанг	84-85 кГц		2
<i>Hipposideros cf. grandis</i>	нп. Катъен	92-97 кГц		>100
<i>Hipposideros cf. grandis</i>	з. Кончуранг	90-94 кГц	92-94 кГц	6
<i>Hipposideros galeritus</i>	нп. Катъен	110 кГц		1
<i>Hipposideros galeritus</i>	нп. Тадунг	101 кГц		1
<i>Hipposideros cineraceus</i>	нп. Фонгня-Кебанг	123 кГц		1
<i>Hipposideros gentilis</i>	з. Кончуранг	124 кГц		1
<i>Hipposideros gentilis</i>	нп. Бидуп-Нуйба		114 кГц	1

В национальном парке Фонгня-Кебанг (Ц. Вьетнам, провинция Куангбинь) впервые записаны эхолокационные сигналы мелкой формы из группы «*larvatus*» на частоте 84-85 кГц. Записанные сигналы других видов листоносов из этой точки соответствуют раннее опубликованным литературным данным (Thong, 2022).

Эхолокационные сигналы видов *H. cf. grandis* и *H. gentilis* в заповеднике Кончуранг (Центральное Нагорье Центрального Вьетнама, провинция Зялай) соответствуют известным литературным данным из северо-восточной части Центрального Нагорья (провинция Куангнай) (Son et al., 2016).

Для вида *H. gentilis* 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).

Вид *H. galeritus* был впервые отмечен на горе Тадунг в провинции Дакнонг Южного 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).

Исследования, проведённые в национальном парке Катъен (Южный Вьетнам, провинция Донгнай), подтверждают результаты Thong et al., 2015, что в национальном парке живут виды *H. griffini* и *H. cf. grandis*, прежде идентифицированные как *H. armiger* и *H. larvatus*. Для многосотенных пещерных колоний *H. grandis* было сделано более сотни записей эхолокационных сигналов.

## 5 ОБСУЖДЕНИЕ

### 5.1 Современная система *Hipposideridae*

Полученные результаты наиболее согласуются и частично дополняют результаты ревизий Foley et al., 2015; Foley et al., 2017 и Patterson et al., 2020. Оригинальные данные свидетельствуют в пользу монофилии *Hipposideros*, а поддержанное родство клады II с другими представителями мелких листоносов этого рода прямо противоречит результатам Chornelia, Hughes (2022). Стоит отметить, что авторы последней упомянутой работы не приводят значений поддержек для полученной топологии, однако интерпретируют её, как «разрешённую по большому количеству данных». Тем не менее, парафилия представителей близкородственных видов (а именно, представителей рода *Macronycteris*, и групп «diadema» и «swinhoei» внутри *Hipposideros*) никак не обсуждается этими авторами. Результаты объединения данных по ядерным и митохондриальным генам, описанные в методической части работы Alvarez-Carettero et al., 2021 могут недостоверно отражать реальную филогению из-за конфликтов топологий для полученных маркеров, что было подтверждено оригинальными данными (Yuzefovich et al., 2021; Yuzefovich et al., 2022). В связи с этим, следует рассматривать результаты Chornelia, Hughes (2022) не как наиболее полные и достоверные, а лишь отчасти подтверждающие более ранние публикации.

Наиболее близкими к *Hipposideros* являются представители родов *Aselliscus* и *Coelops*, а африканские роды *Macronycteris* и *Doryrhina* имеют базальное положение к перечисленным формам (Foley et al., 2017). Представители рода *Asellia*, сочетающие архаичные черты строения черепа (Legendre, 1982) и уникальную форму заднего носового листка, в виде трезубца, являются базальной группой внутри семейства *Hipposideridae* (Foley et al., 2015; Chornelia, Hughes, 2022). Наиболее сходная с *Asellia* Форма заднего носового листка, наиболее сходная с таковой у *Asellia*, присутствует в роде *Paratriaenops*, занимающего

базальное положение в семействе Rhinonycteridae. Это внешнее сходство позволяет предположить, что подобный тип является предковым для родственных семейств. Тем не менее, носовые листки *Asellia* имеют все гомологичные элементы, сходные по форме с таковыми у остальных Hipposideridae (например, у *Asellia* развиты 3 поддерживающие септы, идущие от среднего листка к «трезубцу»). Стоит отметить, что уши у *Asellia* имеют более развитые противокозелки, чем у остальных родов семейства, за исключением *Hipposideros*. Примитивная форма ушей, без развитых противокозелков, значительно отличает представителей родов *Aselliscus*, *Coelops*, *Macronycteris* и *Doryrhina* от *Hipposideros*, в то время как сходство носовых листков этих форм может быть следствием параллелизмов (например, сходная форма носовых листков *Macronycteris* и группы «diadema» в роде *Hipposideros*). Это позволяет предположить, что некоторые группы внутри *Hipposideros*, для которых на данный момент не получено молекулярных данных, могут и не относиться к этому роду (например, представители группы видов «muscinus»).

Наименее изученным среди родов семейства является *Anthops ornatus*. В филогенетических реконструкциях Foley et al., 2015; Lavery et al., 2014 было получено базальное положение этого вида к разным группам *Hipposideros*, однако значения поддержек были недостаточными. В результатах Chornelia, Hughes, 2022 *Anthops ornatus* находится среди представителей базальных клад азиатских листоносов, а также *H. jonesi*. Сочетание морфологических признаков этого вида сложно интерпретировать: уши этого вида не имеют развитые противокозелки, что отличает его от *Hipposideros*, задний носовой листок имеет три лопасти, подпираемые септами (черта, имеющаяся у рода *Aselliscus*, однако наблюдаемая и в роде *Hipposideros*, напр. в группе «armiger», а также у *H. lekaguli/H. coxi*); дополнительные выросты над верхней губой, в области срастания дополнительных листков не имеют аналогов среди Hipposideridae. В виду недоступности материала из Соломоновых островов и отличного от нашего набора опубликованных генов

для *Anthops ornatus*, для этого вида невозможно сделать строгие таксономические выводы в рамках нашего исследования.

## 5.2 Разнообразие *Aselliscus* и *Coelops* во Вьетнаме

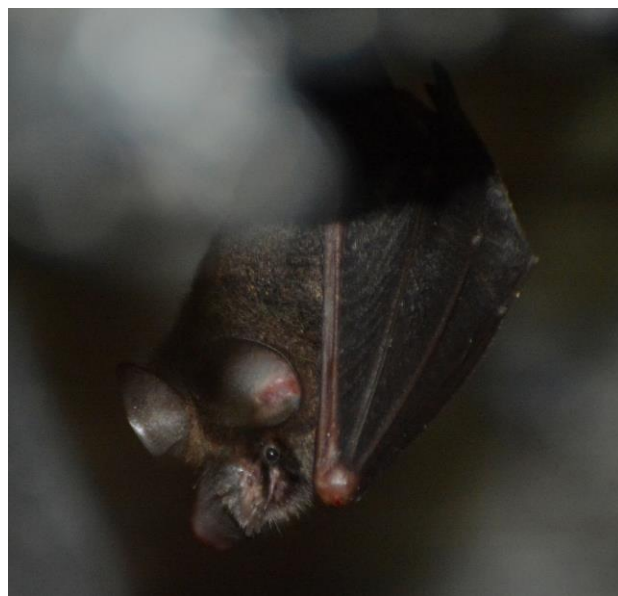
Оригинальные результаты позволяют впервые сравнить два материковых вида *Aselliscus* по ядерным маркерам. Полученные данные свидетельствуют, что дивергенция *A. stoliczkanus* и *A. dongbacana* более древняя, чем у близких видов рода *Hipposideros* и относится к границе верхнего плиоцена (геологические периоды оцениваются в соответствии с последними датировками Международной Стратиграфической Комиссии (ICS, stratigraphy.org)). Полученные датировки значительно отличаются от результатов Tu et al., 2015 для митохондриальных генов. Несмотря на то, что указанный период дивергенции был назван границей плиоцена и плейстоцена, его датировка оценивалась в 7 миллионов лет, что скорее соответствует верхнему миоцену по данным ICS. Стоит отметить, что датировки Tu et al., 2015 для дивергенции *A. tricuspидatus* относились к среднему эоцену (14.3 млн. лет.). Столь древняя дивергенция этого вида позволяет предположить, что он относится к отдельному роду внутри Hipposideridae. Граница ареала обоих видов проходит вдоль русла реки Красная в Северном Вьетнаме. Подобный случай разделения близких видов этой зоогеографической границей единственный среди представителей семейства.

К сожалению, имеющихся данных для представителей рода *Coelops* недостаточно для получения значимой таксономической информации. Для проанализированного экземпляра из равнинных лесов Донгная был получен 1 ядерный ген, на дереве по которому этот вид оказался родственным представителям *Aselliscus*, что соответствует ранее опубликованным данным (Foley et al., 2015). В ходе экспедиций Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Центра, *Coelops frithii* был впервые обнаружен автором на Зялай-Контумском плато (заповедник Кончуранг, первая находка в провинции Зялай)

(рис. 36), что позволяет предположить широкое распространение этого вида в среднегорных лесах Центрального Нагорья Вьетнама.



**Рисунок 35.** *Aselliscus stoliczkanus* из Северного Вьетнама (Провинция Тханьхоа)



**Рисунок 36.** *Coelops frithii* из Центрального Нагорья Вьетнама

### 5.3 Сколько групп видов внутри *Hipposideros*?

#### 5.3.1 Подход к современной систематике рода

Для крупнейших родов рукокрылых *Hipposideros* и *Rhinolophus*, количество видов внутри которых постоянно меняется, а подро́довая система ещё продолжает разрабатываться, традиционным считается подход разделения рода на группы видов. Уход от системы подро́дов особенно важен в истории систематики *Hipposideros*, поскольку множество равнозначных по своему рангу синонимичных названий плохо перенимались последующими авторами. Группы видов, отражающие морфологическое разнообразие, лишь отчасти привязанное к зоогеографическим регионам, позволили подчеркнуть направления специализации форм, различия между которыми не столь велики (Hill, 1963; Tate, 1941).

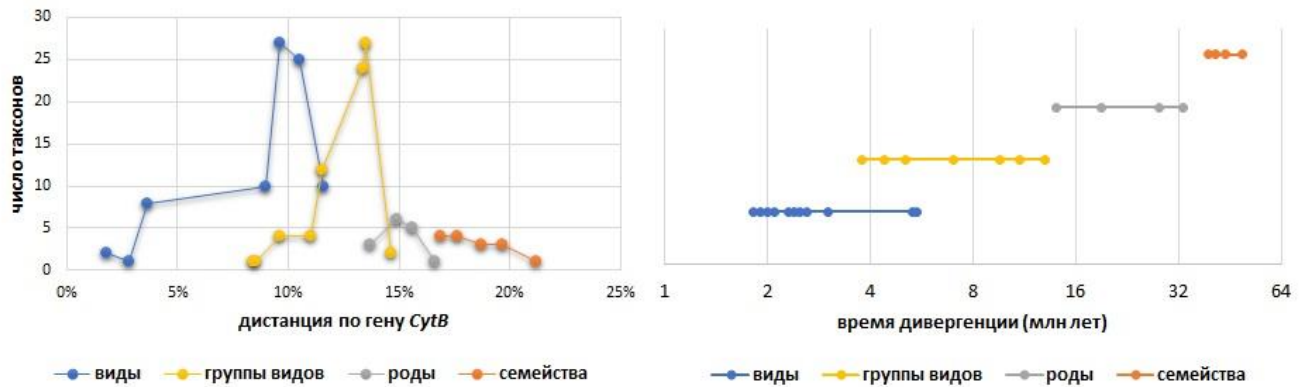
С появлением молекулярных филогенетических методов стала актуальной не только проверка валидности групп видов, выделенных по морфологическим

признакам, но и возвращение подродов, интерпретирующих систему на более высоком таксономическом уровне. Например, для рода *Rhinolophus*, подродовая система была разработана после накопления генетических данных от всех известных групп видов. Подроды подковоносов были определены в соответствии с 6-ю ветвями, относящимися к базальной радиации рода, время дивергенции датировалось 15-13 млн. лет (Guillén-Servent, Francis, 2003; Csorba et al., 2003).

В случае с листоносами рода *Hipposideros*, стоит отметить ограниченность полученных данных в каждой из проведённых ревизий. Для части известных групп ещё не сделаны молекулярные исследования («megalotis», «muscinus»), а для некоторых накопленные данные представлены единичными последовательностями митохондриальных генов («speoris», «calcaratus»). Опыт построения кладограмм на основе морфометрических данных оказался неудачным для проведения границ не только между группами видов, но и родами и даже семействами Hipposideridae и Rhinonycteridae (Bogdanowicz, Owen, 1998). В этой ситуации первостепенной задачей моего исследования является проверка правильности выделения групп видов, как монофилетических надвидовых таксонов, отражающих морфологическое разнообразие форм рода *Hipposideros*. Важно отметить следование принципу внесения минимальных изменений в сложившуюся сложную систему рода, для избежания создания таксономической нестабильности исследованных групп.

Полученные данные по ядерным генам не достаточно информативны для разделения таксонов по характеристике дистанций (Лебедев и др, 2024). Однако, полученные и опубликованные данные по гену *CytB* позволяют сопоставить границы таксонов, согласно критериям, разработанным Р. Брэдли и Р. Бэкером для разных групп мелких млекопитающих (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006). Большинство видов внутри групп имеет дистанцию 10-11%, что соответствует минимальной границей определения вида рукокрылых по этой характеристике (рис. 37). Однако при парафилетическом положении видов на деревьях по митохондриальной ДНК этот критерий является нерабочим. 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 37.** Характеристики таксонов семейства Hipposideridae и рода *Hipposideros*. Сравнительные данные, включающие другие семейства, взяты из работ Foley et al., 2015; 2018; Patterson et al., 2020. Подробные данные по дистанциям приведены в разделе **Приложения 10.5**.

### 5.3.2 Положение типового вида рода *Hipposideros*

Типовой вид рода, *H. speoris*, известный из Индии, Шри-Ланки и Юго-Западной Мьянмы, имеет неопределённое положение на реконструкции по гену *CytB*. Вероятно, в связи с сестринским положением к нему видов *H. jonesi* и *H. marisae*, последние два таксона были включены в группу «speoris» (Monadjem et al., 2019). Однако, согласно полученным данным, это положение не поддержано в достаточной степени для подобного утверждения. При анализе открытых данных генетических штрих-кодов (Ratnasingham, Hebert, 2007), известные образцы *H. speoris* по гену *COI* скорее сближаются с представителями подгруппы «galeritus» (в системе Хилла), вставая к ним в сестринское положение и отделяя от них *H. calcaratus*. Стоит отметить, что поддержка данной топологии, полученная методом ускоренного бутстрепа, далека от максимальной (81, см. раздел **Приложения 10.2**, рис. 60, стр. 162). Сходное положение *H. speoris* получено в работе Chornelia, Hughes (2022). Морфологически этот вид сильно отличается от бывших представителей группы «speoris» – *H. abae* и *H. larvatus*. Как и *H. abae*,



родственный кладе II, этот вид сочетает черепные признаки скорее мелких листоносов: уплощённый рострум (что отражено в носовых листках отсутствием выраженного углубления на подкове), верхний клык с более выраженным задним зубцом (Hill, 1963). Согласно краткому описанию Г. Топалы (Torál, 1975), бакулюм *H. speoris* во многом схож с бакулюмами мелких листоносов, в частности *H. galeritus*. Этому соответствуют опубликованные фотографии данной структуры (Dar et al., 2019). Из перечисленных фактов можно заключить, что *H. speoris* филогенетически не связан с любой из групп крупных листоносов и образует либо собственную монотипическую группу, являясь одним из мелких листоносов с неопределённым положением в роде, либо более близок к видам *H. galeritus*/*H. calcaratus* (относятся к отдельным группам в системе Г. Тэйта). В случае достоверности такого объединения при дальнейших исследованиях, название одной из групп должно быть сменено на «*speoris*», как на более старшее.

### 5.3.3 Какие виды следует классифицировать, как *incertae sedis*?

Из-за базального положения африканского *H. jonesi* по ядерным генам, а также сестринского положения мелкого вида *H. obscurus* к крупным листоносам в ревизии Паттерсона (Patterson et al., 2020), группа «bicolor» sensu lato является парафилетическим таксоном. В ревизии Мюррея *H. obscurus* формирует поддержанную кладу с другим мелким видом – сулавесским *H. boeadii* (Murray et al., 2012), не определённым при описании ни в одну из морфологических групп и позднее отнесенным к собственной монотипической группе (Monadjem et al., 2019; Patterson et al., 2020). Родственные связи упомянутых двух видов нуждаются в дальнейших, более надёжных исследованиях, однако стоит отметить их большие морфологические отличия. По мнению Д.Э. Хилла, *H. obscurus* является переходной формой внутри группы «bicolor» между подгруппами «bicolor» s. str. и «galeritus», сочетая признаки обеих подгрупп. Согласно приведённому описанию, этот вид имеет более примитивный тип носовых листков и более примитивное строение ушей (более мелкие, треугольные с плохо развитым противокозелком). Череп *H. obscurus* отличается более укороченными и широкими пропорциями, а

пропорции головы значительно более крупные, чем у других представителей «bicolor».

Вид *H. boeadii*, согласно описанию Bates et al., 2007, наиболее похожий по пропорциям черепа и форме носовых листков (с 2 парами дополнительных листков) на прогрессивных (в системе Д. Хилла) представителей «galeritus», однако имеет более робустный череп, наиболее схожий с таковым *H. rapua*. В ревизии Patterson et al., 2020, *H. obscurus*, вместе с другими базальными группами неопределённого ранга, объединён с группой «bicolor», а *H. boeadii* отнесён к одноимённой отдельной группе. Подобное разделение не имеет на современном этапе никаких убедительных обоснований, поэтому, аналогично Murray et al., 2014, автор рекомендует не относить эти виды ни к одной из известных групп листоносов до получения более полных генетических данных для видов *Hipposideros* с Зондских островов.

Филогенетические отношения вида *H. hypophyllus* с другими представителями мелких листоносов остаются слабо изученными. Опубликованные для него данные по гену *CytB* оказались малоинформативны и не были включены в анализ данной работы. Этот узкоареальный эндемик Индии имеет крупные округлые уши и сильно отличается формой своего носового листка: подкова и задний листок у него значительно расширены, а также развита пара дополнительных листков, что делает его более схожим с африканскими круглоухими видами (*H. jonesi*, *H. marisae* и *H. curtus*). В связи с этими особенностями и неподдержанным внешним положением *H. hypophyllus* к азиатским листоносам из клад I, II и III (Srinivasulu et al., 2014), этот вид следует отнести в *incertae sedis*. Для него важно также упомянуть сделанную находку на портале [inaturalist.org](http://inaturalist.org). Наблюдение листоноса из Центральной Индии (Телангана, 10.2015) было неправильно идентифицировано, как *H. fulvus*. Сравнение фотографии с первоописаниями и фотографиями других видов позволяет строго идентифицировать вид как *H. hypophyllus*. Этот вид находится на грани исчезновения («critically endangered», согласно IUCN.org) и известен только из

южной части Индии (Карнатака) (Srinivasulu et al., 2014, 2016; Srinivasulu, Chelmala 2024).

#### 5.3.4 Группа «*jonesi*»

Согласно ревизии Д. Хилла, *H. jonesi* относится к представителям подгруппы «bicolor». С ними его сближают, главным образом, по внешним признакам. Пропорционально крупные, круглые уши, с большими складками на противокозелках и отсутствующие дополнительные латеральные листки сближали этот вид с такими примитивными, по мнению Хилла, видами, как *H. bicolor*, *H. cineraceus* или *H. ater*. Однако, сильно увеличенная подкова и разросшаяся в крупный диск септа между ноздрями сближают этот вид с малазийским *H. ridleyi*. Два данных вида в системе Хилла представлены отдельной кладой, более специализированной, чем клада, включающая *H. bicolor*. Примечательно, что упомянутый диск у *H. jonesi* имеет во многом отличающийся размер и форму от этой структуры у *H. ridleyi* (Hill, 1963). Также, эти виды значительно отличаются формой заднего носового листка. Для второго африканского вида, *H. marisae*, Хиллом также были отмечены крупные уши и разросшаяся межноздревая септа. Однако, из-за наличия пары латеральных листков, Хилл отнёс его в собственную кладу, далёкую от упомянутых видов. Кроме того, для этого вида была отмечена не столь выраженная противокозелковая складка (Hill, 1963). В работе Богдановича и Оуэна африканские *H. jonesi*, *H. marisae*, а также *H. curtus*, объединяются в монофилетическую группу с *H. ridleyi* по морфометрическим параметрам (Bogdanowicz, Owen, 1998).

Согласно полученным данным по мт. ДНК, *H. jonesi* и *H. marisae* формируют собственную кладу, не родственную как крупным листоносам, так и ни одной из групп мелких листоносов. Общая топология, полученная методами MRP и ASTRAL, отражает базальное положение *H. jonesi* внутри *Hipposideros*, однако не все клады мелких листоносов были представлены в этом анализе. Вид *H. ridleyi* по молекулярным маркерам оказался родственным индо-малайским «круглоухим»

формам листоносов внутри группы «bicolor» s. str (клада I). Его морфологическая схожесть с упомянутыми африканскими видами является результатом параллелизма. Также, разрастание межноздревой септы (пусть и не столь выраженное) независимо происходит у других родственных видов, филогенетически не близких к *H. ridleyi* – *H. durgadasi*, *H. halophyllus*, *H. rotalis* и *H. khaokhouayensis*. Полученные данные свидетельствуют в пользу объединения африканских видов *H. jonesi* и *H. marisae* в отдельную группу «jonesi». К сожалению, из имеющегося в нашем распоряжении материала по *H. jonesi* не удалось получить последовательностей ядерных генов. В случае подтверждения факта родства с представителями данной группы *H. curtus*, описанного Алленом из Камеруна в 1920 году (Tate, 1941), его видовое название будет валидным для группы.

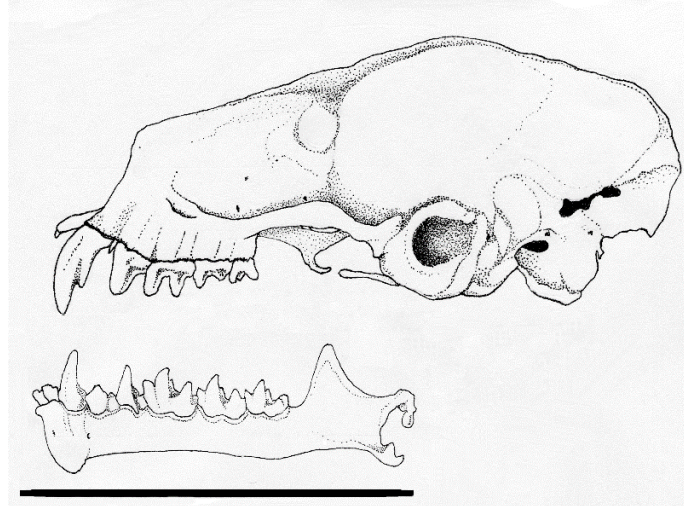
### 5.3.5 Группа «megalotis»

Независимое происхождение «jonesi» и отсутствие родства группы с внешне похожими на них азиатскими листоносами, делает возможным предположение о возможной близости этой группы к реликтовому виду *H. megalotis*, также обитающему в Африке. Д.Э. Хилл относил этот вид к отдельной группе, однако предполагал, что среди других форм, наиболее близкими к «megalotis» являются представители «bicolor». На сегодняшний день, для *H. megalotis* не получено никаких генетических данных. Несмотря на то, что этот вид не имеет угрожаемого статуса, находки его крайне редки, а доступные прижизненные фотографии высокого качества не опубликованы. Внешне *H. megalotis* похож на многие виды из группы «bicolor», а также на *H. marisae*: он имеет самый примитивный тип носовых листков с округлой подковой, отсутствующими дополнительными листками, округлым средним листком без развитого срединного выроста и задним листком в виде простого валика. Форма ушей этого вида имеет уникальную черту среди всех Hipposideridae: согласно первоописанию (Heuglin, 1962; Tate, 1941), их передние края сращены в основании. Стоит отметить, что на единственной опубликованной фотографии вида с переднего ракурса (Nyssen et al., 2020) эта

особенность не заметна (рис. 38). Помимо вытянутой и округлой формы уха можно заметить отсутствие объёмного кармана противокозелка — черта, наблюдаемая у *H. marisae* и *H. curtus*.



**Рис. 38.** Опубликованная фотография *H. megalotis* (из Nyilson et al, 2022)



**Рис. 39.** Череп *H. megalotis*. Шкала=5мм.

Однако наибольшие отличия *H. megalotis* от перечисленных форм заключаются в строении черепа и зубной системы. *H. megalotis* имеет более специализированный зубной ряд, с развитыми нижними латеральными резцами, развитым низким дополнительным зубцом клыка, что делает этот вид схожим с *Coelops*, а не с *Hipposideros*, редуцированным малым верхнем премоляром, редуцированной задней части жевательной поверхности заднего верхнего моляра (признаки, более характерные для крупных листоносов). Краниальные черты у этого вида указывают на наличие более мощной челюстной мускулатуры: более высокий венечный и отогнутый угловой отростки, развитый сагиттальный гребень, смещённый вперёд и отогнутые широкие скуловые дуги (рис. 39). Также этот вид имеет более высокий профиль черепа без выраженных резонирующих камер, как у

большинства представителей «bicolor». Перечисленное сочетание черт позволяет сделать вывод об уникальности морфологии *H. megalotis* среди Hipposideridae. Вследствие этого, гипотеза о родстве этого вида с представителями *H. jonesi* маловероятна. Согласно первоописанию и системе, выдвинутой С. Лежандром (Legendre, 1982), этот вид относится к собственному подроду — *Syndesmotis*.

### 5.3.6 Грυνна «calcaratus»

Представители группы *calcaratus* в системе Хилла отнесены к группе «bicolor» s. str. из-за наиболее примитивного строения носовых листков. Однако от других форм «bicolor» они отличаются пропорциями черепа (менее выраженным межглазничным сужением) и более треугольными ушами с небольшим карманом противокозелка. В ревизии Г.Х. Тэйта отмечалось внешнее сходство между филиппинским *H. coronatus* и *H. calcaratus* из Новой Гвинеи (Tate, 1941). Впоследствии, Д. Э. Хиллом был описан новый вид с более робустными пропорциями – *H. maggietylorae* (Smith, Hill, 1981). Этот вид был обозначен, как самый крупный представитель «bicolor», наиболее сходный с *H. calcaratus*. Примечательно, что по черепным признакам *H. maggietylorae* имеет черты специализации крупных листоносов: вытеснение малого верхнего премоляра из зубного ряда, более простая форма верхних и нижних резцов, редукция w-образной жевательной поверхности нижнего заднего моляра. Молекулярные данные, полученные для видов *H. calcaratus* (Lavery et al., 2014; Patterson et al., 2020) и *H. coronatus* свидетельствуют, что ни один из этих видов не родственен мелким листоносам из группы «bicolor», а примитивный тип строения носовых листков является следствием параллелизмов. Можно предположить, что не объединение *H. calcaratus* и *H. coronatus* является следствием слишком коротких последовательностей последнего вида, взятых из Генбанка. В этом случае виды следует объединить в группе «calcaratus», выделенной Г. Тейтом, поскольку их родство не было ни подтверждено, ни опровергнуто молекулярными данными. В ревизии Patterson et al., 2020 название «calcaratus» относится к подгруппе в составе группы «bicolor», объединяющей этот вид с листоносами из подгруппы «galeritus».

Такая система не представляется обоснованной по двум причинам. Во-первых, согласно анализу митохондриальных генов в наших результатах и результатах Patterson et al., 2020 положение *H. calcaratus* (как и *H. coronatus*) не имеет поддержек. Во-вторых, представители «galeritus» обладают более сложным и разнообразным строением носовых листков, отличным от такового *H. calcaratus*. По данным Chornelia, Hughes (2022) вид *H. calcaratus* вместе с *H. fulvus* и *H. pelingensis* образует монофилетическую ветвь, сестринскую к представителям «bicolor» s. str. Такой результат крайне сомнителен и скорее всего является следствием ошибочной идентификации исследованных образцов: *H. pelingensis* является представителем группы «diadema», имеющим близкое родство с собственно *H. diadema* (Lavery et al., 2014), а *H. fulvus* во всех ранее опубликованных филогениях относится к азиатским круглоухим листоносам из группы «bicolor» (Murray et al., 2014). Дальнейшее изучение филогенетических отношений группы «calcaratus» важно для интерпретации изменчивости и параллелизмов в специализации зубной системы, а также филогеографии представителей Hipposideridae. В случае доказанного родства *H. coronatus*, *H. calcaratus* и *H. maggietaylorae* и обособленности этого комплекса от остальных видов листоносов, эту группу можно будет отнести к отдельному подроду *Thyreorhina*.

### 5.3.7 *Grynnia* «bicolor» sensu lato: «bicolor», «caffer», «galeritus»

Мелкие листоносы не монофилетичны, а их базальная радиация не разрешена на деревьях по митохондриальным генам, включающих наибольшее количество видов. Состав группы «bicolor» в понимании Д. Хилла определенно должен быть пересмотрен.

Для трёх клад мелких листоносов, родство которых было поддержано мультилокусным анализом ядерных генов, лишь отчасти прослеживается соответствие морфотипам подгрупп «galeritus» и «bicolor» (Hill, 1963). Подгруппа «galeritus» является парафилетической, поскольку её африканские и азиатские

представители относятся к разным кладам (клады II и III, соответственно), сестринским к азиатской кладе «bicolor» s. str. (клада I). Время дивергенции между тремя кладами (9-11 млн. лет) и дистанции между ними по гену *CytB* (13%) по своим значениям близки к межродовым. В связи с этим, из состава группы «bicolor», должны быть исключены представители азиатской группы «galeritus» и африканской – «caffer». В системе, представленной в *The Handbook of Mammals of the World*, представители «caffer» отнесены к отдельной подгруппе с названием «ruber» в составе «bicolor» (Monadjem et al., 2019), однако валидным для неё должно быть название, предложенное в данной работе. Вид *H. caffer* был описан Карлом Якобом Сундевалем в 1864 году, и впоследствии являлся типовым для подрода *Cyclorhina* в системе Петерса (Peters, 1870). Согласно молекулярными данным, в «galeritus», помимо *H. galeritus* и *H. cervinus*, входят также *H. coxi* и *H. rugmaeus*. Последний вид на деревьях по ядерным маркерам, имеет поддержанное базальное положение. Д. Хилл также относил эти виды к данной подгруппе, при этом считая их, а также *H. rapua*, более примитивными. Вид *H. rugmaeus* он относил к предковой ветви непосредственно *H. galeritus*, что, в контексте имеющихся данных, выглядит правдоподобно.

Представители групп «galeritus» и «caffer» 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. Важной диагностической чертой для представителей групп является наличие развитых двух пар дополнительных листков, а единственным исключением является 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. 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. Название «ater», для подгруппы, объединяющей мелких круглоухих листоносов из клады I, представленное в NMW не является валидным. Относительно проанализированных молекулярных данных, ряд видов, представленных в условной подгруппе «неизвестные» (Monadjem et al., 2019), необходимо отнести к «bicolor» s. str. Это виды: *H. doriae*, *H. durgadasi*, ч *H. kunzi*, *H. fulvus* и *H. gentilis*. Включённые в эту кладу *H. orbiculus*, а также *H. nequam* и *H. macrobullatus* были описаны, как виды, наиболее сходные *H. ridleyi* и *H. bicolor*. Их таксономический статус нуждается в дальнейших ревизиях по молекулярным данным (табл. 6).

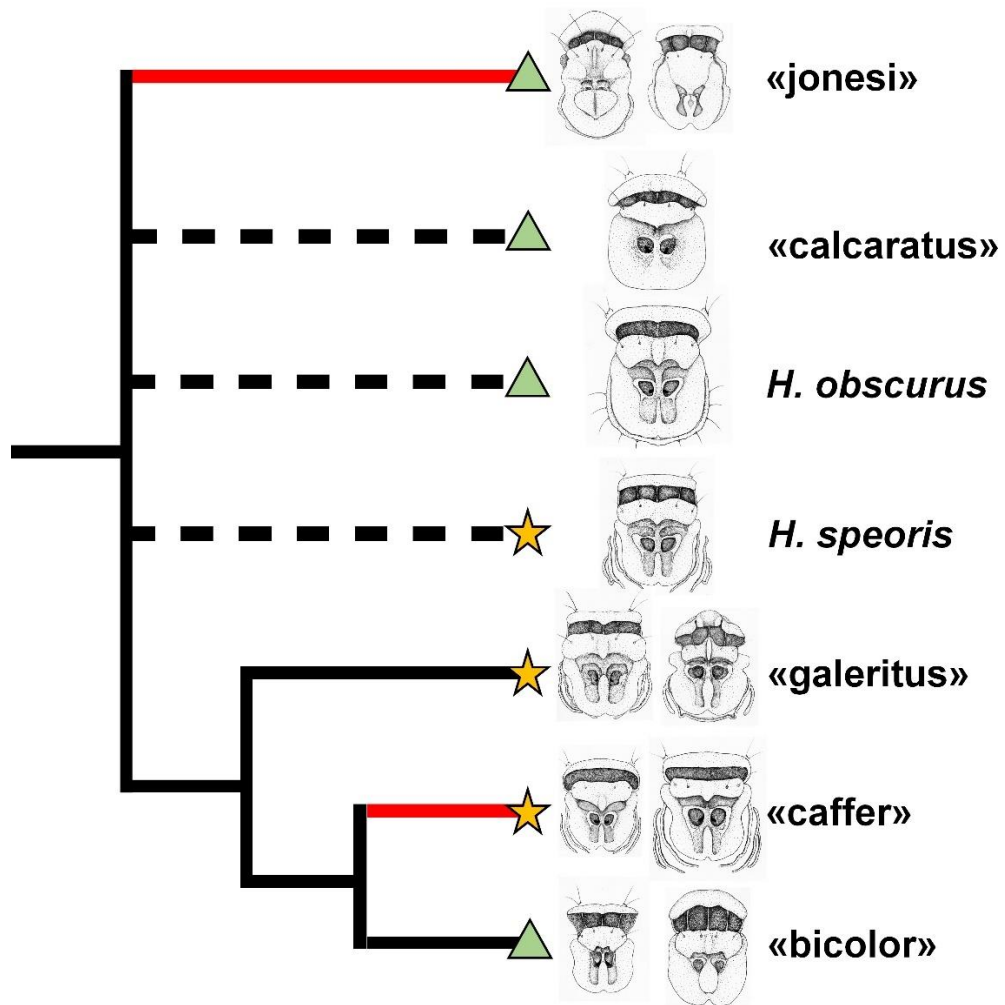
Стоит отметить, что возведение подгруппы «galeritus» в ранг самостоятельной группы было ранее предложено в работе Murray et al., 2014. Это предположение следовало из положения видов *H. dyacorum* и *H. doriae* внутри подгруппы «bicolor». Оба вида характеризуются простым типом носового листка и расширенным черепом с укороченным зубным рядом. Это сочетание признаков было интерпретировано Д. Хиллом, как переходное состояние между подгруппами. Таким образом, все виды, ранее интерпретируемые, как переходные формы по черепным характеристикам, оказались либо внутри клад со сходным типом носового листка, либо не родственны ни одной из перечисленных групп (как *H. obscurus*). Это опровергает предположения Д. Хилла о едином направлении эволюции внутри «bicolor» и деление на примитивные и специализированные формы в его системе.

**Таблица 6.** Система Hipposideridae, 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).

<b>род Asellia</b>	<b>группа "muscinus" (?)</b>	<i>H. ruber</i>	<i>H. lankadiva</i>
<i>As. arabica</i>	<i>H. corynophyllus</i> (?)	<i>H. tephrus</i>	<i>H. lekaguli</i>
<i>As. italosomalica</i>	<i>H. edwardshilli</i> (?)	<b>группа "bicolor"</b>	<i>H. pelingensis</i>
<i>As. patrizii</i>	<i>H. muscinus</i> (?)	<i>H. antricola</i>	<b>группа "alongensis"</b>
<i>As. tridens</i>	<i>H. semoni</i> (?)	<i>H. ater</i>	<i>H. alongensis</i>
<b>род Macronycteris</b>	<i>H. stenotis</i> (?)	<i>H. bicolor</i>	<b>группа "swinhoei"</b>
<i>M. commersonii</i>	<i>H. wollastoni</i> (?)	<i>H. cineraceus</i>	<i>H. lylei</i>
<i>M. cryptovalorona</i>	<b>группа "speoris" (?)</b>	<i>H. doriae</i>	<i>H. scutinares</i>
<i>M. gigas</i>	<i>H. speoris</i>	<i>H. durgadasi</i>	<i>H. swinhoei</i>
<i>M. thomensis</i>	<b>группа "jonesi"</b>	<i>H. dyacorum</i>	<b>группа "armiger"</b>
<i>M. vittatus</i>	<i>H. curtus</i> (?)	<i>H. einnaythu</i>	<i>H. armiger</i>
<b>род Doryrhina</b>	<i>H. jonesi</i>	<i>H. fulvus</i>	<i>H. griffini</i>
<i>D. camerunensi</i>	<i>H. marisae</i>	<i>H. gentilis</i>	<i>H. pendleburyi</i>
<i>D. cyclops</i>	<b>группа "calcaratus"</b>	<i>H. halophyllus</i>	<i>H. turpis</i> (?)
<b>род Coelops</b>	<i>H. calcaratus</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	<b>группа "larvatus"</b>
<i>C. frithii</i>	<i>H. coronatus</i> (?)	<i>H. kingstonae</i>	<i>H. cf. grandis</i> sp. 1
<i>C. hirsutus</i> (?)	<i>H. maggietaaylorae</i> (?)	<i>H. kunzi</i>	<i>H. cf. grandis</i> sp. 2
<i>C. robinsoni</i>	<b>группа "galeritus"</b>	<i>H. macrobullatus</i> (?)	<i>H. khasiana</i> (?)
<b>род Aselliscus</b>	<i>H. breviceps</i> (?)	<i>H. nequam</i> (?)	<i>H. larvatus</i>
<i>A. dongbacana</i>	<i>H. cervinus</i>	<i>H. nicobarulae</i>	<i>H. madurae</i> (?)
<i>A. stoliczkanus</i>	<i>H. coxi</i>	<i>H. orbiculus</i>	<i>H. poutensis</i>
<i>A. tricuspидatus</i>	<i>H. crumeniferus</i> (?)	<i>H. pomona</i>	<i>H. sorenseni</i> (?)
<b>род Anthops</b> (?)	<i>H. galeritus</i>	<i>H. ridleyi</i>	<i>H. sumbae</i> (?)
<i>Anthops ornatus</i>	<i>H. papua</i> (?)	<i>H. rotalis</i>	
<b>род Hipposideros</b>	<i>H. pygmaeus</i>	<b>подрод Gloionycteris</b>	
<b>incertae sedis</b>	<b>группа "caffer"</b>	<b>группа "diadema"</b>	
<i>H. boeadii</i>	<i>H. abae</i>	<i>H. demissus</i>	
<i>H. obscurus</i>	<i>H. beatus</i>	<i>H. diadema</i>	
<i>H. hypophyllus</i>	<i>H. caffer</i>	<i>H. dinops</i>	
<b>группа "megalotis"</b>	<i>H. fuliginosus</i>	<i>H. inexpectatus</i> (?)	
<i>H. megalotis</i> (?)	<i>H. lamottei</i>	<i>H. inornatus</i>	

Можно заключить, что эволюция групп видов мелких листоносов отражает адаптации к разным стратегиям охоты на мелких насекомых в разных зоогеографических регионах. Кормовое поведение, включающее пассивную локацию жертвы, собирательство и использование присад, характерно для групп «megalotis» и «jonesi» (Африка), «calcaratus» и «bicolor» (Австралия и Азия), которых объединяет простой тип носового листка, крупные уши с объёмными

противокозелками и широкие крылья, нужные для маневренного полёта. Для групп «speoris» (Индия), «caffer» (Африка) и «galeritus» (Австралия и Азия) прослеживается адаптация к охоте в полёте и более сложный тип носовых листков для активного лоцирования жертвы (рис. 40). При этом специализация челюстей и зубного ряда может быть разной внутри групп, вероятно, в зависимости от размера и типа добычи.



**Рисунок 40.** 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 поддержанная ядерная топология; красным – африканские группы видов

### 5.3.8 Группа «muscinus»

Представители данной группы, распространённые исключительно в австрало-гвинейской области, не были исследованы в данной работе. Согласно

системе, представленной в Patterson et al., 2020, они относятся к отдельной группе с названием «*cyclops*», что весьма маловероятно из-за отнесения (вполне обоснованного) *H. cyclops* и *H. camerunensis* к отдельному роду *Doryrhina* (Foley et al., 2017). В системе The Handbook of Mammals of the World (Monadjem et al., 2019) группу видов «*muscinus*» также отнесли к роду *Doryrhina* (просто на основании того, что в более ранних системах эти виды считали родственными). Филогенетические связи видов, оставшихся в «*cyclops*» (в понимании Д. Хилла), нуждаются в дальнейшем исследовании. В случае родства их с *Hipposideros*, группе необходимо вернуть название «*muscinus*», данное Г. Тэйтом (Tate, 1941). Исследования наблюдений, выложенных на портал [inaturalist.org](http://inaturalist.org), позволили выявить 5 видов этой группы, ранее не зарегистрированных на этой платформе: австралийских эндемиков – *H. semoni* и *H. stenotis*, имеющих угрожаемый статус, и слабо изученных новогвинейских эндемиков – *H. edwardshilli*, *H. wollastoni* и *H. muscinus*. Оригинальные идентификации были первыми для этих видов.

## 5.4 Таксономический статус крупных азиатских листоносов

### 5.4.1 Подрод *Gloionycteris*

Монофилия крупных листоносов хорошо поддержана как митохондриальными, так и ядерными маркерами. Эта группа форм, хорошо очерченная морфологически и поддержанная генетическими данными, определенно заслуживает ранга подрода. Валидным названием для подрода, предлагаемым ранее (см., напр. Kruskop, 2013) является *Gloionycteris* Gray, 1866. Более старшее название *Phyllorhina* Bonaparte 1837, относящееся к комплексу «*diadema*» (типовой вид *Phyllorhina nobilis*, ныне рассматриваемый как частичный синоним *H. diadema*) является младшим омонимом для малого подковоноса (*R. hipposideros* = *Phyllorhina minuta*). Впоследствии это название было использовано для обозначения подрода внутри *Rhinolophus*, включающего только группу видов «*hipposideros*», и, соответственно, не может быть использовано в качестве действительного в систематике Hipposideridae. Представители подрода 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.

Стоит отметить, что группы видов представителей *Gloionycteris* более генетически близки, чем даже родственные группы мелких листоносов. Об этом свидетельствуют не только более поздние времена дивергенции и дистанции по митохондриальным генам, но и признаки интрогрессии митохондриальной ДНК между видами, формально относящимися к разным группам видов и значительно отличающимися морфологически.

#### 5.4.2 Группа «*diadema*»

Клада, включавшая виды *H. diadema* и *H. lekaguli*, является сестринской к остальным представителям *Gloionycteris*. Стоит отметить, что на полученных результатах положение *H. lekaguli* было поддержано только методом Байеса. Эти результаты подтверждают опубликованные данные Foley et al., 2017; (Chornelia, Hughes, 2022). Таксономический статус форм этих видов, относящихся к разным зоогеографическим регионам, остаётся спорным. Результаты Lavery et al., 2024 показывают, что даже при более полных генетических данных критерий монофилии для *H. diadema* может не обладать таксономической значимостью. Наблюдения из западной Папуа Новой Гвинеи, выложенные на портале [inaturalist.org](http://inaturalist.org) позволили выявить вид, внешне наиболее сходный с *H. lekaguli*. Обладая схожей формой носовых листков, этот вид имел более крупный размер предплечья и более тёмную окраску. Вероятно – учитывая морфологические признаки и географическую привязку находки – что речь идет о каком-то новом таксоне.

Полученные данные позволяют оценить времена дивергенции *H. lekaguli* и *H. diadema* верхним миоценом. Столь древнее разделение отражено в уникальном строении носовых листков *H. lekaguli*. Аналогичная специализация носовых листков прослеживается у *H. coxi* в группе «*galeritus*», что было отмечено при

описании *H. lekaguli* (Thonglongya, Hill, 1974). Стоит отметить, что в ревизии Patterson et al., 2020 *H. coxi* также значительно обособлен от представителей *H. galeritus/H. cervinus* по гену *CytB*. Строение носовых листков *H. diadema*, самого крупного азиатского вида Hipposideridae, наиболее сходно с видами африканского рода *Macronycteris*, имеющими сходные размеры. Подобное сходство можно считать ярким примером параллелизмов внутри семейства.

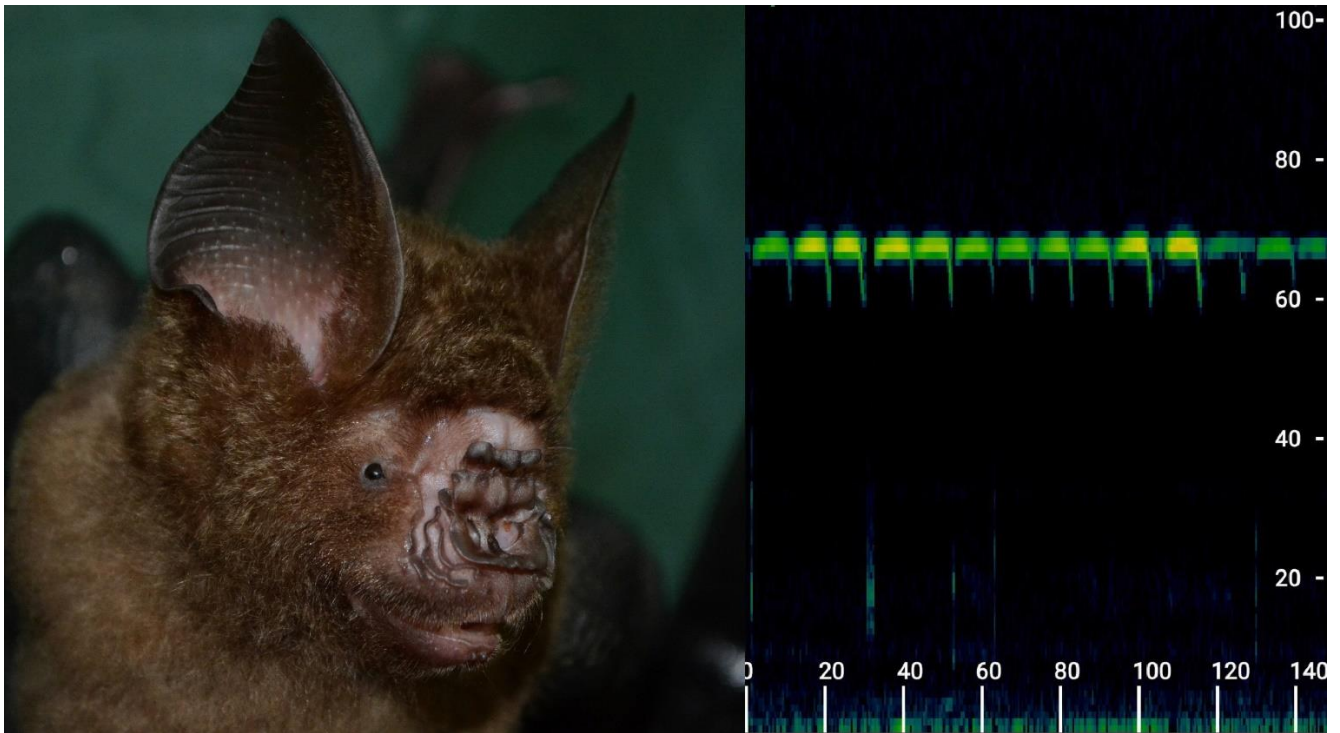
### 5.4.3 Группа «*armiger*»

Согласно полученным результатам, формирующие данную видовую группу *H. armiger*, *H. griffini* и *H. pendleburyi* представляют собой самостоятельные виды. Дивергенция этих видов произошла в верхнем плиоцене и соотносится с временами дивергенции близких видов листоносов из других групп. Топологии ядерных и митохондриальных генов для этой группы прямо противоречат друг другу. По ядерным генам, наиболее мелкий вид *H. pendleburyi* имеет базальное положение внутри группы, а по гену *CytB* объединяется с гаплогруппой *H. armiger* из Таиланда. Топология митохондриальных генов в этом случае, по-видимому, является следствием митохондриальной интрогрессии, поскольку оба вида обитают в Малайзийской части Таиланда симпатрично. Ранее *H. pendleburyi* рассматривали как подвид *H. turpis* (Hill, 1963; Topal, 1993), однако наши данные подтверждают его видовую самостоятельность и несомненную принадлежность к группе видов «*armiger*». Базальное положение *H. pendleburyi* позволяет сделать предположение, что более простая форма дополнительных пар носовых листков (без разнообразных изгибов во фронтальной части, и слабо развитый 4-й дополнительный листок) является предковой для представителей группы. Усложнение этих структур соотносится с изменением размера: *H. armiger* и *H. griffini* значительно крупнее *H. pendleburyi*. Статус мелкого подвида *H. armiger terasensis*, являющегося эндемиком о. Тайвань, остаётся спорным. По опубликованным для него данным по гену *CytB*, его популяции генетически сходны с восточно-китайскими материковыми формами *H. armiger* (Lihn et al., 2014). Данные по морфометрии

черепка также не позволяют разделить форму *terasensis* и материковых *H. armiger* (С.В. Крускоп, личное сообщение).



**Рисунок 41.** Портрет и сонограмма эхолокации самки вида *H. griffini* (провинция Донгнай)



**Рисунок 42.** Портрет и сонограмма эхолокации самца вида *H. armiger* (провинция Куангбинь)



Полученные данные позволяют расширить ареал *H. griffini* во Вьетнаме. Согласно полученным данным, в Южном Вьетнаме этот вид распространён не только в равнинных лесах провинций Донгнай и Ламдонг, но и среднегорных лесах Далатского плато (находка, идентифицированная как *H. armiger*, Abramov et al., 2010). Во время экспедиций 2022 года *H. griffini* был впервые отмечен в восточной части Центрального Нагорья Вьетнама (провинция Зялай, заповедник Кончуранг). Исследования национального парка Катъен 2023 года подтверждают обитание на данной территории только *H. griffini* (рис. 41).

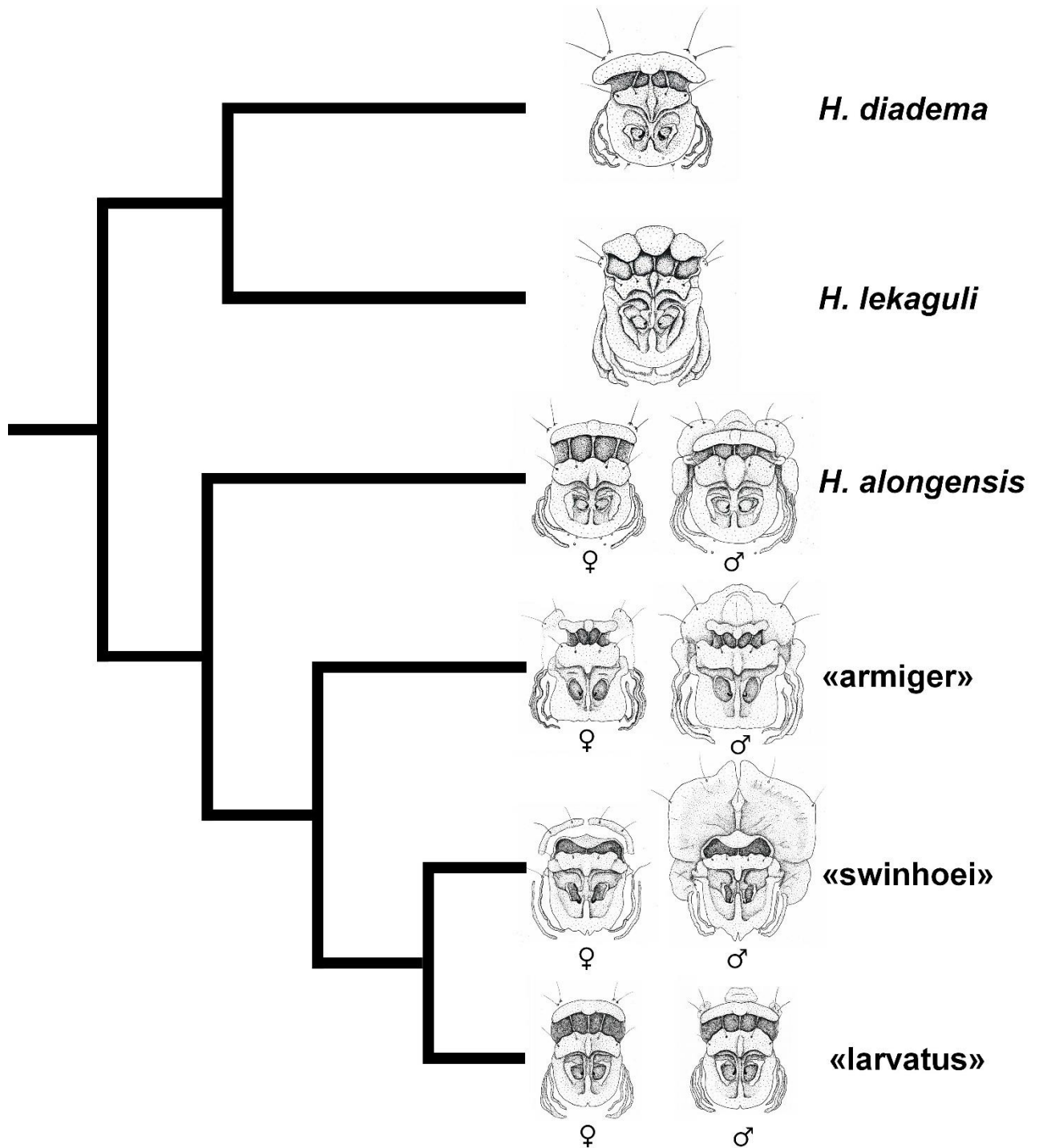
#### 5.4.4 Грυνна «alongensis»

Положение другого вида из бывшего комплекса форм «turpis» определено ядерными генами. Согласно нашим данным, *H. alongensis* не относится ни к группе «armiger», ни к «larvatus», занимая базальное положение к ним и «swinhoei». В связи с этим, данный вид, объединяющий 2 подвида (*H. alongensis alongensis* и *H. alongensis sungi*) может входить в собственную монотипическую группу.

Носовые листки *H. alongensis* значительно отличаются по своей форме и вариантам полового диморфизма от сближаемых с ним видов. Самки этого вида не имеют мясистых выростов позади собственно листков, а форма каждого носового листка практически идентична таковым представителей группы «larvatus». Полученные данные о филогенетических связях этого вида позволяют сделать два вывода. Во-первых, полное сходство носовых листков *H. alongensis* и *H. larvatus* является следствием параллелизма. Во-вторых, *H. alongensis* имеет, по-видимому, «предковый» вариант полового диморфизма, при котором у самцов развиваются крупные мясистые выросты, тогда как самки этого вида не имеют подобных структур, даже в редуцированном состоянии. Мясистые выросты в группах «armiger» и «swinhoei», напротив, более развитые, и присутствуют не только у самцов, но и у самок. Кроме того, задний носовой листок у этих групп существенно уменьшается в размерах или редуцируется (как в группе «swinhoei»), что может быть следствием разрастания структур позади него. У *H. alongensis* задний носовой



листок имеет «типичную» для всего семейства форму без следов редукции или модификаций (рис. 47).



**Рисунок 43.** Все типы носовых листков крупных азиатских листоносов из рода *Hipposideros*, соотнесённые с полученными данными об их филогении

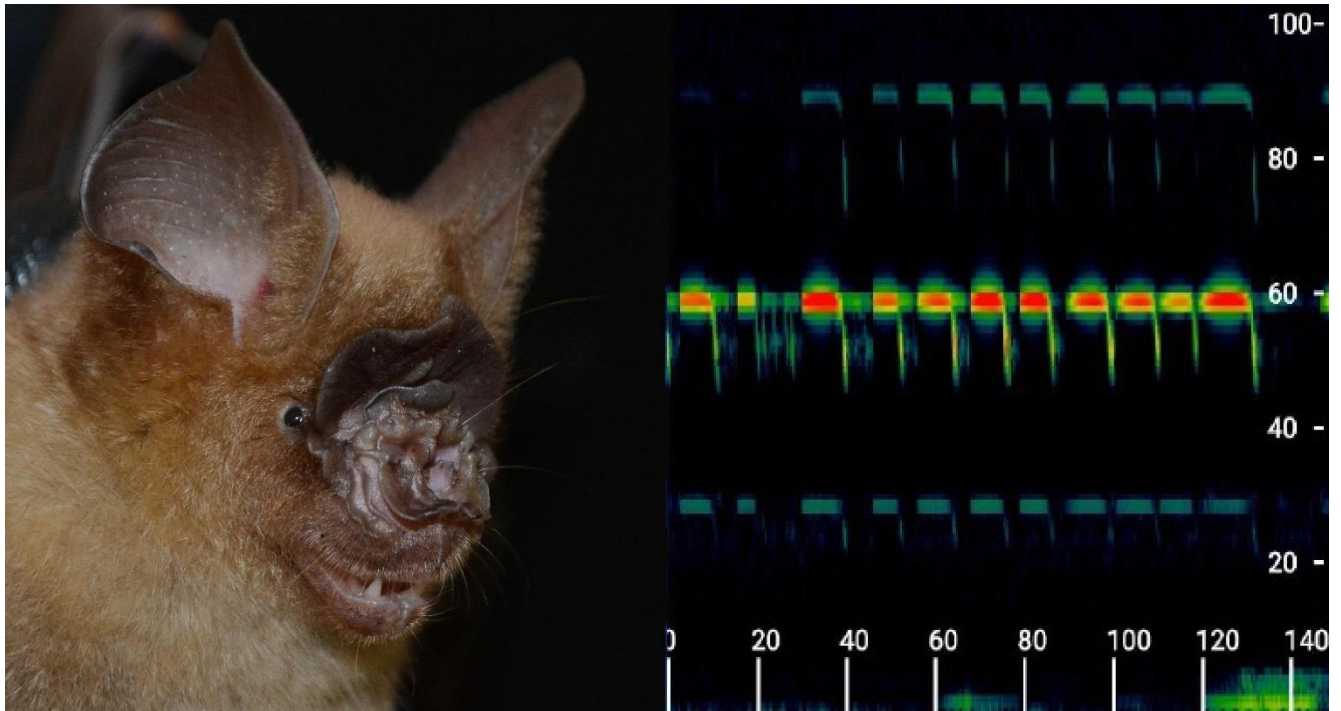
Строение носовых листков вида *H. turpis* сильно отличает его от *H. alongensis*. Форма заднего и среднего листков, а также наличие позади них у

обоих полов этого вида мясистых выростов сближает *H. turpis* с остальными представителями группы «armiger» (что соответствует исходному описанию вида Bangs, 1901; Hill, 1963). Сходство носовых листков *H. turpis* и *H. alongensis* заключается только в наличии 3 пар латеральных листков, вместо 4, как у представителей «armiger». Наличие 4 пары дополнительных листков не является строгим морфологическим признаком и может варьировать внутри вида (например, у *H. pendleburyi* и *H. diadema*). Однако, опубликованные митохондриальные данные опровергают родство *H. turpis* с остальными представителями комплекса «armiger». На дереве по гену *CytB* этот вид является сестринским к представителям «swinhoei», кардинально отличающимся от него строением носовых листков. Поскольку модификации носовых листков «armiger» и «swinhoei» уникальны для всего рода *Hipposideros*, случай параллелизма в подобной ситуации маловероятен. Можно предположить, что *H. turpis* всё же родственен «armiger», а полученная топология является следствием интрогрессии митохондриальной ДНК. В некоторой степени это предположение поддерживается и географией, поскольку современный ареал *H. turpis* – полностью островной – пространственно близок только с ареалом представителей группы «armiger». Эта гипотеза нуждается в дальнейшем подтверждении при помощи ядерных маркеров.

#### 5.4.5 Группа «swinhoei»

Виды группы «swinhoei» имеют противоречивое положение на полученных топологиях. На деревьях, полученных методами ASTRAL и Mr. Bayes для конкатенированных последовательностей, эта группа является сестринской к «larvatus». Согласно опубликованным данным, полученным методом MRP (Yuzefovich et al., 2020; Yuzefovich et al., 2022), *H. cf. swinhoei* имеют базальное положение к группам «armiger» и «larvatus». На дереве по гену *cytB* представители группы объединяются с *H. turpis*. Можно заключить, что, несмотря на уникальное строение носовых листков, по нашим данным щитомордые листоносы менее обособлены генетически от более «поздних» форм подрода *Gloionycteris*. Таксономический статус более мелкого представителя *H. cf. swinhoei* из Южного

Вьетнама остаётся спорным из-за отсутствия доступного материала по видам *H. swinhoei* и *H. lylei*. Сравнение последовательности гена *cytB* для этого вида показывает, что он более родственен *H. lylei* из Таиланда. С другой стороны, парафилия *H. swinhoei* (= *H. pratti*) на данной топологии указывает на возможную интрогрессию между видами. По полученным данным для ядерных маркёров, этот вид не конспецифичен *H. scutinares* и отделился от него около 1,8 млн лет назад.



**Рисунок 44.** Портрет и сонограмма эхолокации самца вида *H. scutinares* (провинция Куангбинь)

Строение носовых листков у этой группы более примитивное, чем у остальных представителей крупных азиатских листоносов. Вероятно, это связано с разрастанием мясистых выростов, вертикальная подвижность которых аналогична заднему носовому листку. Стоит отметить, что исследователи путают задний носовой листок с мясистыми выростами в рассмотрении движений этих структур у разных видов *Hipposideros*. Сравнение рассмотренной выборки из 8 особей *H. scutinares* из Центрального Вьетнама с первописанием (Robinson et al., 2003), ставит под сомнение значимость признаков формы вырезок на подкове, а также формы срединного выроста на среднем носовом листке этого вида. Полученная для

этого вида частота эхолокационных сигналов соответствует литературным данным и отличается от *H. lylei* из Северного Вьетнама (Thong, 2023) (рис. 44).

#### 5.4.6 Возможная роль полового отбора в эволюции групп видов крупных листоносов, распространённых на территории Индокитая.

На морфологическое разнообразие групп видов крупных листоносов, 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, а также разной формой рострального отдела черепа вследствие этого разрастания. Виды «armiger» и «swinhoei» часто образуют смешанные массовые колонии, внутри которых для *H. armiger* было доказано акустическое распознавание особей разных видов во время территориальной агрессии самцов (Quin et al., 2020). Из приуроченности узкоареального вида *H. alongensis* к карстовым местам обитания Северного Вьетнама и ограниченности распространения широкоареальных групп «armiger» и «swinhoei» в материковой Малайзии, 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. С другой стороны, базальное положение малайзийского вида *H. pendleburyi* внутри «armiger», не соответствует гипотезе об индокитайском происхождении этой группы. Так или иначе, для строгого биогеографического анализа необходимо больше данных по каждому из видов перечисленных групп.

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. Параллелизм в строении носовых листков у представителей «*larvatus*» может иметь два объяснения. Первое – это сохранение плезиоморфного состояния этого признака, при котором действие полового отбора было минимальным в этой группе. Более сложная гипотеза состоит в двух последовательных процессах. Сначала в предковой популяции вида с ярко выраженным половым диморфизмом стала происходить быстрая эволюция размера в связи с освоением ниши мелкоразмерного класса. Далее, в смешанных колониях крупных и мелких особей, агрессия крупных самцов на мелких отрицательно повлияла на репродуктивный успех особей с ярко выраженным диморфизмом, и снизила действие полового отбора.

## 5.5 Криптическое разнообразие группы «*larvatus*»

### 5.5.1 Количество видов группы «*larvatus*»

Полученные результаты показывают, что морфометрические данные недостаточны для оценки таксономического статуса отдельных форм и таксономических границ при изучении таксономии видового комплекса *H. larvatus sensu lato*. Несмотря на то, что многомерный анализ эффективно разделял формы разных размеров, состав полученных кластеров отчасти противоречил генетическим данным. Наиболее ярким примером такого несоответствия было объединение мелких не родственных островных форм из Северного и Южного Вьетнама (из Тонкинского залива и с островов Кондао). Поэтому морфометрический анализ является скорее подкрепляющим аргументом и не может использоваться для разделения границ таксонов.

Аналогично результатам для других групп листоносов рода *Hipposideros* (Yusefovich et al., 2020, Yuzefovich et al., 2021), мультилокусный анализ семи

ядерных генов позволяет получить хорошо поддержанную филогению. Согласно полученным данным, *H. larvatus sensu lato* представляет собой монофилетическую группу, разделяющуюся в пределах материковой Азии на четыре строго поддержанные клады. Как митохондриальные, так и ядерные маркёры свидетельствуют о высоком уровне дивергенции, а полученные датировки подтверждают, что происхождение клад соответствует границе плиоцена-плейстоцена. По полученным данным эти клады заслуживают видового ранга. Схожие времена дивергенции были получены при помощи мультилокусного анализа ядерных генов для близкородственных видов подковоносов (Dool et al., 2016; Zhang et al., 2018).

### 5.5.2 Мелкая форма из Северного Индокитая

Наиболее изолированная клада, как видно из данных по ядерным генам, включает экземпляры из Северо-Восточной Мьянмы и Северного Вьетнама (как материкового, так и островного). Митохондриальные данные объединяют представителей клады и образцы из Южного Китая. Морфологически эта форма относится к относительно мелким представителям комплекса, сочетая ряд черт, не соответствующих первоначальному описанию *H. grandis* (Allen, 1936): неяркая сероватая шерсть, без красных и коричневых тонов, более мелкий размер (кондилобазальная длина черепа 19,34 [ $\pm 0,54$ ] мм) (Kruskop, 2015). Из-за перечисленных отличий, другой формы бакулюма и анализа опубликованных баркодов, для этой формы предполагалось название *H. poutensis* Allen, 1906 (Abramov, Kruskop, 2012; Kruskop, 2015). Сравнение оригинальных данных с опубликованными последовательностями гена *CytB* с острова Хайнань (типичное местонахождение *H. poutensis*) (Meng et al., 2021) подтверждает идентичность данного таксона кладе из Северного Индокитая. В ревизии Д.Э. Хилла (1963) *H. poutensis* кратко упоминается, как подвид *H. larvatus*. Оригинальное описание (Allen, 1906) окраски приводится: «окраска верха: волосы на кончиках рыжевато-коричневые, базальные две трети меха бледно-охристо-серые; снизу схожая, но гораздо бледнее, волосы слегка серые на кончиках; уши коричневые, мембраны

черновато-коричневые». Такая характеристика согласуется с описанием формы из Северного Вьетнама и заметно отличается от окраски экземпляров из Южного Индокитая, Таиланда и от большинства образцов из Мьянмы. Описание размера типового *H. poutensis* трудно сопоставить с современными данными, однако в нём упомянуто, что эти листоносы «родственны *H. leptophyllus* (Dobson), ..., но отличаются значительно меньшими размерами» (Allen 1906: 484). Можно заключить, что таксон *H. poutensis* из Хайнаня является скорее мелким представителем *H. larvatus s. l.*, что также соответствует изученным экземплярам из Вьетнама и Китая. Несмотря на то, что представители северной клады из разных локалитетов могут сильно отличаться генетически и морфологически, полученные данные позволяют объединить их в один вид с валидным названием *H. poutensis* Allen. Материковые формы *H. poutensis* из Северного Вьетнама превосходят по размеру представителей островных популяций, однако имеют сходные пропорции бакулюма (Yuzefovich et al., 2022) и эхолокационные частоты (Zhang et al., 2009; Furey et al., 2009a). По митохондриальным маркерам вид также не однороден: островные и материковые формы, а также экземпляры из Северной Мьянмы относятся к собственным гаплогруппам. Южная граница видового ареала остаётся неизученной. По данным морфометрии, мелкие формы из Центрального Таиланда могут относиться к этому виду. Согласно генетическим данным, экземпляры с островов Чам в Центральном Вьетнаме (провинция Куаннам), несомненно, принадлежат к *H. poutensis*. Следовательно, этот локалитет на данный момент является самой южной точкой распространения вида. Предположительно, ареал *H. poutensis*, распространённого в низкогорных лесах Северного Вьетнама и Южного Китая, проходит южнее вдоль побережья, пересекаясь с другими представителями видового комплекса. В отличие от них, судя по известным находкам, северный вид более характерен для карстовых мест обитания.

### 5.5.3 Таксономическая принадлежность формы из Ц. Индокитая

Наши данные подтверждают принадлежность мелкой формы из низкогорных лесов Центрального Индокитая к *H. poutensis*. При противоречиях топологий по



генам *COI* и *CytB*, данные мультилокусного анализа относят экземпляры из Кебанга к северной кладе. По данным морфометрии экземпляр из Центрального Вьетнама (Куангбинь) объединялся с более мелкими представителями островных популяций. В отличие от остальных материковых представителей эта форма имеет самые мелкие размеры внутри видового комплекса (предплечье 53–56 мм.), однако записанные эхолокационные сигналы характеризуются низкой основной эхолокационной частотой – 84–85 кГц (рис. 45), что не свойственно рукокрылым более мелкого размерного класса. Согласно ранее опубликованным данным, сходные частоты были отмечены для *H. larvatus s. l.* с Хайнаня и из южного материкового Китая (83–88 кГц) (Zhang et al., 2009), Юннаня (79–84 кГц) (Thabah et al., 2006) и северо-восточного материкового Вьетнама (83–89 кГц) (Furey et al., 2009a).



**Рисунок 45.** Портрет и сонограмма эхолокации самца вида *H. poutensis* (провинция Куангбинь)

Однако, этим данным противоречат частотные характеристики сигналов, впервые опубликованных для вида *H. poutensis* из южной части Северного Вьетнама (провинция Ниньбинь) (93–94 кГц) (Thong, 2023). Размеры экземпляров, идентифицированных как *H. poutensis*, не соответствовали «мелким» (предплечье 61–63 мм), поэтому их таксономическая принадлежность нуждается в более



подробном исследовании. Стоит отметить несоответствие морфометрических и митохондриальных данных для экземпляров из юго-западной части Северного Вьетнама (заповедник Суанлиен, провинция Тханьхоа). По морфометрическим данным, листоносы из Суанлиена относились к дискретному кластеру северных материковых форм, однако на дереве по гену *CytB*, они объединялись с крупными формами из Центрального и Южного Вьетнама. Такая топология может являться следствием событий интрогрессии между крупными и мелкими формами, однако полученных данных недостаточно для подтверждения этого предположения.

#### 5.5.4 Форма с Зондской суши

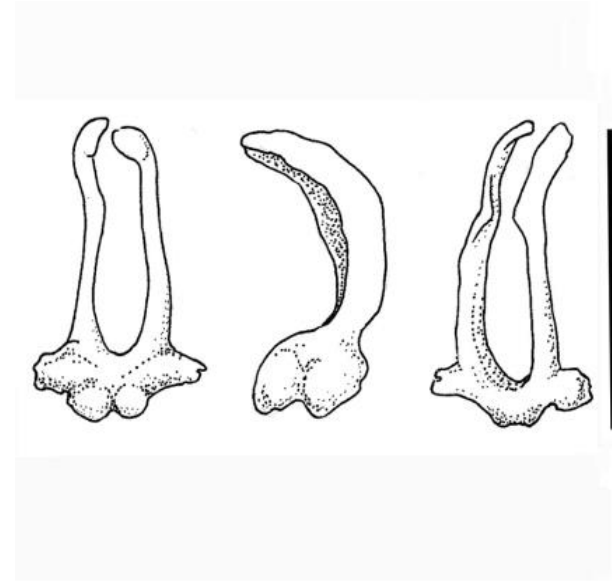
Названия для остальных трёх клад не столь очевидны. Изолированная генетическая линия, объединяющая экземпляры из Таиланда (к югу от перешейка Кра) и с Суматры, скорее всего, представляет собой собственно *H. larvatus*. Помимо географических соображений, это предположение подкрепляется сходством морфологии бакулюма, отпрепарированного для особи из южного Таиланда. Бакулюм имеет удлиненную форму с поперечными выступами в основании и очень длинными передними отростками. (рис. 47). На основании того, что экземпляры из Малайзии и с Суматры немного крупнее типичной формы, Д.Э. Хилл (1963) относит их к *H. l. neglectus* Sody 1936 (описан с Борнео). Эта точка зрения была в дальнейшем перенята некоторыми авторами (Medway, 1969, Koopman, 1994), хотя географически она выглядит сомнительной. Другие авторы (Thabah et al. 2006; Lim et al. 2017) склонны относить образцы с Малайского полуострова к номинативному подвиду *H. larvatus sensu stricto*. Окончательное прояснение этого вопроса невозможно без генетического анализа материалов с Явы и Борнео.

По данным морфометрии, к этому виду относятся экземпляры из Малайзии и с Суматры, что вполне согласуется с данными генетики. При этом крупная форма из Таиланда, обитающая к северу от перешейка Кра, вряд ли относится к этому же таксону. Известно, что Кра служит зоогеографической границей, в том числе и для летучих мышей (Hughes et al. 2011). Согласно литературным данным,

эхолокационные сигналы *H. larvatus* из Малайзии имеют более высокую частоту (99–100 кГц)(Thabah et al., 2006).



**Рисунок 46.** Взрослый самец *H. larvatus* из южного Таиланда



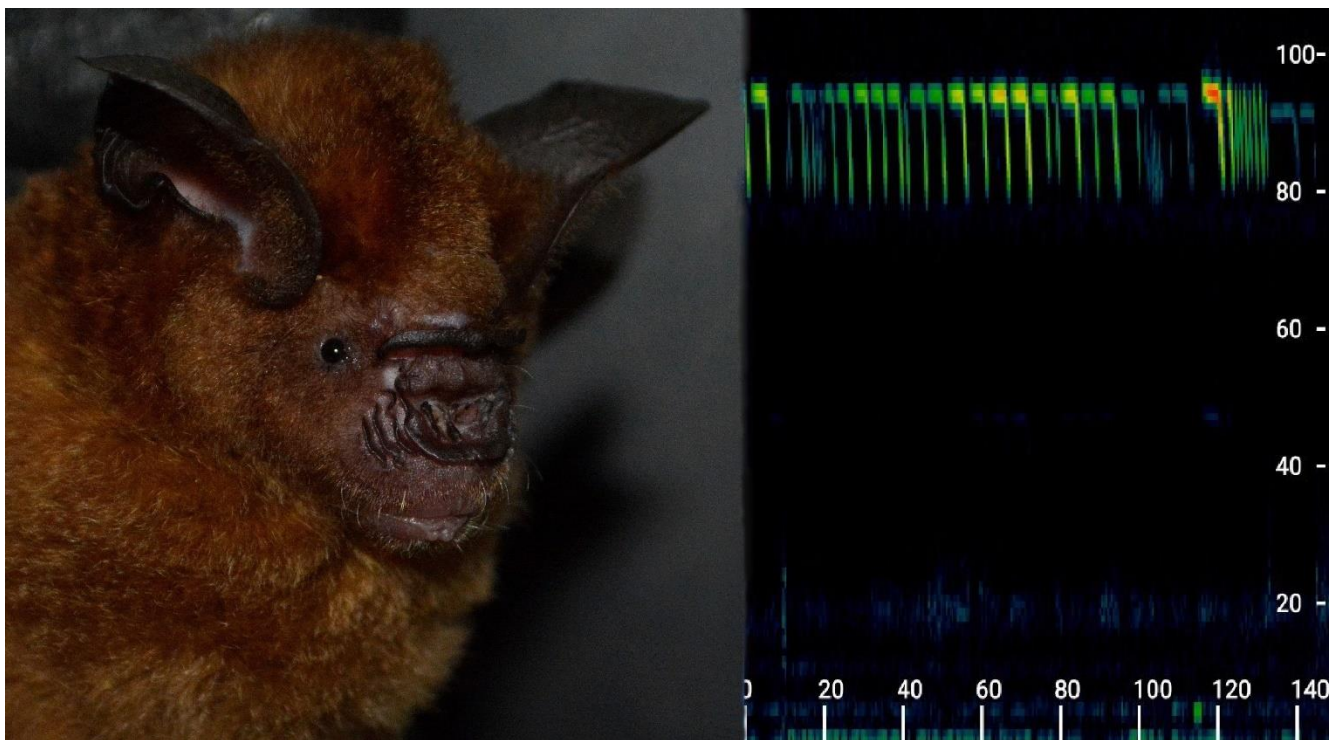
**Рисунок 47.** Форма бакулюма экземпляра *H. larvatus* из Таиланда (вид сверху, сбоку и снизу, шкала =1мм) (из Yuzefovich et al., 2022).

#### 5.5.5 Крупная форма из Южного и Южно-Центрального Вьетнама

Клада, объединяющая представителей из Южного и Центрального Индокитая часто обозначается в литературе, как *H. grandis* (Simmons N.B. 2005; Kruskop, 2015; Francis, 2019). Представители этой и предыдущей клад чрезвычайно схожи по пропорциям черепа и зубов, однако сильно отличаются строением бакулюма. У образцов из Индокитая он имеет округлую или ромбовидную форму с относительно короткими передними выступами (Kruskop, 2014, 2015).

Никакие доступные нам образцы из Мьянмы не относились к данный кладе, что ставит под сомнение идентичность этой клады с *H. grandis*. Согласно данным морфометрии, к кластеру, соответствующему этому виду относятся экземпляры из Южного Индокитая, крупная форма из (Таиланда) (к северу от Кра), часть экземпляров из Мьянмы и крупные формы из Центрального Нагорья Центрального Вьетнама. Из-за упомянутых противоречий, в вопросе таксономической

принадлежности форм *H. poutensis* в южной части Северного Вьетнама, северные границы распространения вида остаются неизученными. Объединение оригинальных данных с митохондриальными гаплотипами из Таиланда, Лаоса и Камбоджи свидетельствует о широком распространении вида в южном и центральном Индокитае. Обычно представители этого таксона сравнительно крупные (у особей из Вьетнама средняя длина предплечья составляет  $60,7 \pm 1,9$  мм; а кондилобазальная длина черепа –  $20,2 \pm 0,46$  мм) и имеют яркую окраску шерсти, преимущественно каштановых или рыжих тонов. Островные формы с архипелага Кондао, (описанные как *H. grandis consonensis*) (Kruskop, 2015) значительно мельче (ФА 53,8–57,6 мм), однако по генетическим данным несомненно принадлежат к этому же виду.



**Рисунок 48.** Портрет и сонограмма эхолокации самца вида *H. grandis* (Центральное Нагорье)

Частоты эхолокационных сигналов представителей этого вида значительно выше, чем у *H. poutensis*. Согласно полученным данным, популяции из равнинных лесов Южного Вьетнама имеет широкий диапазон частот (92–99 кГц), а более крупная горная форма (предплечье 61–65 мм) из Центрального Вьетнама эхолоцирует незначительно ниже (90–94 кГц) (рис. 48).

### 5.5.6 Крупная форма из Южной Мьянмы

Наиболее удобно было бы ассоциировать кладу из Южной Мьянмы с названием *H. grandis* s. str.. Размеры этой формы были самыми крупными среди рассмотренных выборок (предплечье 61.9–65.6 мм). Однако типовая территория *H. grandis*, находится в верхней части бассейна реки Иравади, в верхнем Чиндуине, что соответствует северо-западу Мьянмы (Allen, 1936). Для юго-восточной Индии было доказано симпатричное обитание двух видов из комплекса *H. larvatus sensu lato* (Thabah et al., 2006). Исходя из полученных данных, сходную ситуацию можно предположить и для Центральной Мьянмы, поскольку морфометрический анализ листоносов разбивал их на 2 группы, отличающиеся размерами. Одна из групп входила в единый кластер с крупными формами из Южного и Центрального Индокитая, а вторая была отделена от всех остальных форм. Полученных данных недостаточно для подтверждения конспецифичности генетически и морфологически дискретных форм, так как невозможно определить, какую из форм следует считать «настоящим» *H. grandis*. Это усугубляется тем, что точное место хранения типа *H. grandis* не известно, и, не считая первоописания, он никогда не фигурировал ни в каких таксономических работах. Уровень дивергенции генетических клад из южной Мьянмы и южного/центрального Индокитая соответствуют межвидовому, и при этом, как уже было сказано, пока что нет убедительных доказательств того, что она из этих форм является настоящим *H. grandis*. Поэтому на современном этапе для них следует оставить открытую номенклатуру (обозначая их, как *H. cf. grandis* sp. 1 и *H. cf. grandis* sp. 2, соответственно) до получения более полных данных, соотносящихся с типовыми территориями.

## 5.6 Криптическое разнообразие *H. gentilis*

### 5.6.1 Конфликт топологий по ядерным и митохондриальным генам

Выявленные филогенетические связи между формами *H. gentilis* и близкими видами мелких листоносов значительно отличаются от ранее опубликованных данных по мт-ДНК (Francis et al., 2010). Наиболее явная особенность

митохондриальной филогении заключается в парафилетическом положении разных линий *H. gentilis*, что предполагает присвоение видового статуса некоторым из них. Этому противоречат результаты мультилокусного анализа ядерных генов, подтверждающие монофилию *H. gentilis*, что снижает вероятность обнаружения криптических таксонов в пределах этого комплекса. Согласно полученным оценкам времён дивергенции, базальная радиация вьетнамских представителей *H. gentilis* датируется около 1,3 млн лет, что значительно позднее, чем дивергенция близких видов *Hipposideros*.

По данным митохондриальной ДНК, экземпляры из горных и равнинных районов Южного Вьетнама относятся к отдельным, но родственным гаплогруппам, связанным с генетической линией *H. khaokhouayensis/rotalis*. Однако, данные по ядерной ДНК скорее объединяют горные популяции из Центрального Нагорья (Зялай-Контумского плато) и Далатского плато с формой из Северного Вьетнама, что предполагает общее происхождение этих популяций. Южная равнинная форма *H. gentilis* является сестринской к остальным представителям вида. Из полученного несоответствия топологий можно предположить, что популяции *H. gentilis* из Южного Вьетнама получили мтДНК от общего предка *H. khaokhouayensis/rotalis*. В настоящее время эти популяции не имеют прямого контакта. Достаточно сложно определить точные временные рамки этих интрогрессивных событий, но по данным времён дивергенции *H. gentilis* и *H. khaokhouayensis* можно предположить, что они происходили в позднем плиоцене. Примечательно, что популяция *H. gentilis*, живущая симпатрично с *H. khaokhouayensis* на островах Тонкинского залива, не имеет подобных следов интрогрессии. Из других возможных причин несоответствия между митохондриальными и ядерными данными можно предположить наличие анцестрального полиморфизма, однако это событие менее вероятно. Проверка той или иной гипотезы требует большего количества материала, и использования дополнительных маркеров (например, микросателлитов).

### 5.6.2 Таксономический статус форм из Северного и Центрального Вьетнама

Листонос *H. gentilis* был описан из Центральной Мьянмы (Таемьо) (Hill, 1963). Поскольку этот таксон долгое время считался подвидом *H. romona*, все находки из Мьянмы, северо-восточной Индии и Таиланда относили к этой форме (Douangboubpha et al., 2010; Bates, Harrison, 1997). Присутствие *H. gentilis* в Юннани и Северном Лаосе предполагалось по молекулярным данным (Zhao et al., 2015). Форма *H. sinensis* была описана из Фудзяня, в ранге подвида *H. gentilis* (Andersen, 1918; Douangboubpha et al., 2010). Согласно данным Zhao et al., 2015 и оригинальным результатам, это название может быть применимо к формам из юго-восточного Китая и с островов Тонкинского залива в Северном Вьетнаме.

Следует отметить, что генетические данные из Мьянмы в публикации Zhao et al., 2015 относятся северо-восточной части страны, что достаточно далеко от типовой территории *H. gentilis*. Форма из Центральной Мьянмы, по полученным морфометрическим данным (Yuzefovich et al., 2021) достаточно отдалена от морфологически сходных представителей линий SY и SM (по: Zhao et al. 2015). По полученным данным, обе генетические линии близки друг к другу, что согласуется с морфологическими данными. Таким образом, интерпретация линии SY, как *H. gentilis* s. str. может быть поставлена под сомнение. Можно предположить, что распространение *H. gentilis sinensis* охватывает весь Южный Китай, Северный Вьетнам и Лаос, а также прилегающие части Мьянмы. Однако эта гипотеза требует уточнения на более полных генетических данных, включающих материал с типовой территории *H. gentilis*.

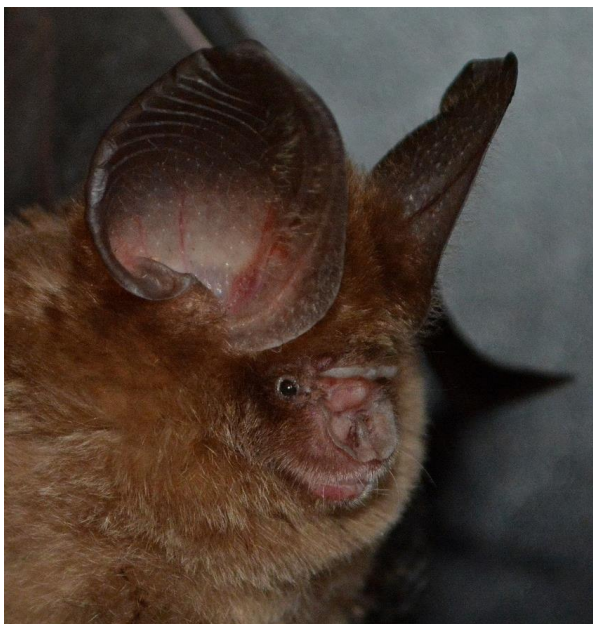
Согласно морфометрическим данным, листоносы из Центрального Индокитая (клада SH по Zhao et al., 2015) могут быть отнесены к отдельному подвиду, однако границы их распространения и родство с северными формами нуждаются в уточнении. Единственной названной формой из этого региона, в последствии ассоциированной с *H. gentilis* является «*megalotis*» (*Paracoelops megalotis*), описанная из окрестностей Виня (Dorst, 1947; Thong et al., 2012a).

Однако это название не может быть признано пригодным, пока оно является вторичным младшим омонимом *H. megalotis* (Heuglin, 1861). В случае выделения *H. (Syndesmotis) megalotis* в отдельный род, для чего есть значительные предпосылки, валидность названия, данного Дорстом, может быть восстановлена (ст. 59 МКЗН).

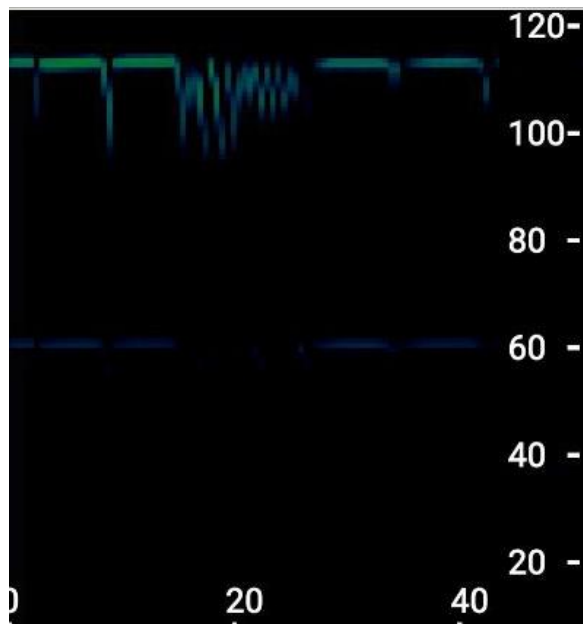
### 5.6.3 Статус *H. gentilis* из Южного Вьетнама

Из полученных данных можно сделать вывод, что *H. gentilis* из равнинных лесов Южного Вьетнама (а также, вероятно, из прилегающих районов Камбоджи) является отдельной формой, как генетически, так и морфологически. Согласно мультилокусному анализу ядерных генов, эта форма имеет сестринское положение к остальным популяциям вида из Вьетнама. Поскольку ни одна названная форма не связана с популяциями «*H. pomona*» (*H. gentilis* в современном понимании) из южной части ареала, «южный» *H. gentilis* является неописанным таксоном. Его статус, с учётом общего происхождения и вероятной прошлой гибридизацией с другими генетическими линиями, требует дальнейшего всестороннего изучения. Стоит отметить, что в случае листоносов Старого Света это первый подобный пример генетической обособленности равнинных южновьетнамских форм. Более крупные виды листоносов – *H. griffini*, *H. cf. swinhoei* (Son et al., 2022), а также *H. galeritus*, по-видимому, имеют близкородственные популяции в равнинных лесах и среднегорных лесах Южного Вьетнама. Южные равнинные и горные популяции *H. gentilis*, согласно опубликованным данным (Thong, 2015; Son et al., 2021) и оригинальным результатам, сильно отличаются эхолокационными частотами. Равнинная форма имеет сходные диапазоны основной эхолокационной частоты (122-129 кГц) с популяциями из Центрального и Северного Вьетнама (Son et al., 2016). Горная форма, встреченная на высотах 1500-1600 метров Далатского плато, издает эхолокационные сигналы на самых низких частотах, зарегистрированных для вида (114 кГц) (рис. 52). В виду малого количества экземпляров из этого локалитета, статус этой формы и филогенетические связи нуждаются в более полном исследовании.





**Рисунок 49.** Горная форма *H. gentilis* с Далатского плато Южного Вьетнама



**Рисунок 50.** Сонограмма эхолокации формы *H. gentilis* из Далатского плато Южного Вьетнама

В целом, можно сделать вывод, что *H. gentilis*, является монофилетическим таксоном, предположительно разделённым на 2 или 3 подвида. Его морфологическое разнообразие в некоторой степени согласуется с полученными генетическими линиями, однако интерпретация таксономического статуса этих линий может значительно различаться в зависимости от используемого набора генов (митохондриальных или ядерных).

### 5.7 Криптические формы *H. cineraceus*

Данные отдельных ядерных генов не подтверждают отличий *H. cineraceus* из Южного и Центрального Вьетнама. По данным мт-ДНК эти популяции относятся к отдельным гаплогруппам с глубоким уровнем дивергенции (дистанция 7% по гену *CytB*). Согласно последним опубликованным результатам Wongwaiyut et al., 2023, существует не менее трёх гаплогрупп этого вида, не родственных между собой.

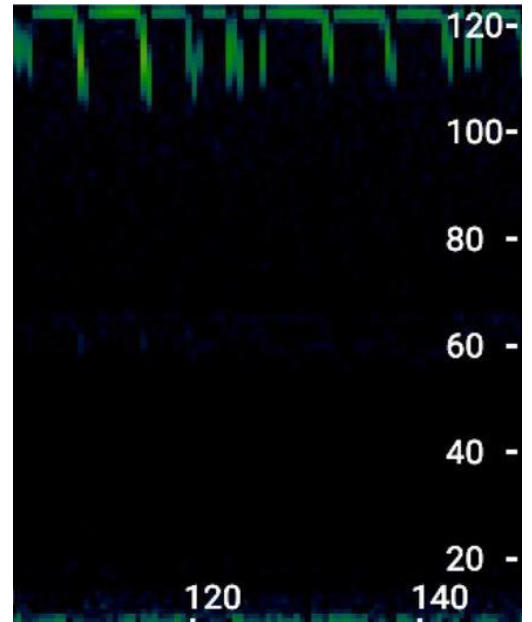
Эхолокационные сигналы, полученные для представителя этого вида из Центрального Вьетнама, имели основную частоту на 124 кГц (рис. 54), что



значительно ниже, чем у равнинных популяций из Южного Вьетнама (147-159 кГц) (Thong, 2015).



**Рисунок 51.** *H. cineraceus*, из Центрального Вьетнама (национальный парк Фонгня-Кебанг)



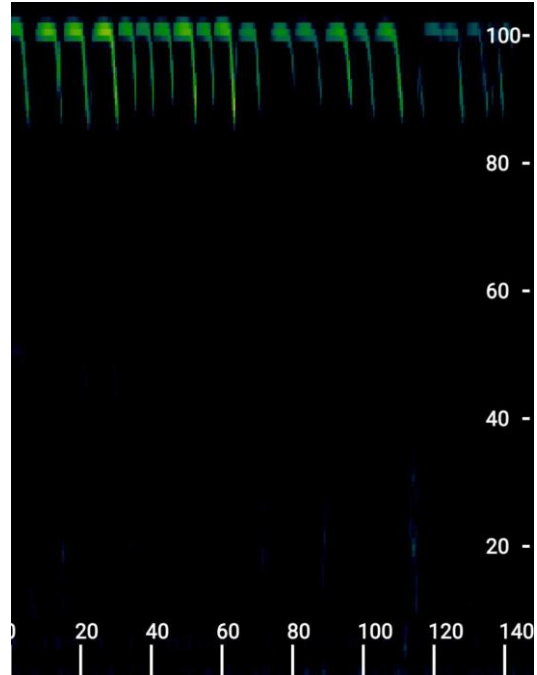
**Рисунок 52.** Сонограмма эхолокации *H. cineraceus* из Центрального Вьетнама

### 5.8 Криптические формы *H. galeritus*

Полученные данные не подтверждают отличий горной и равнинной формы *H. galeritus* из Южного Вьетнама, сильно отличающихся эхолокационными частотами. Основная частота сигналов горной формы ниже, чем у обитателей равнинных лесов. В 2023 году вид был впервые учтён в провинции Дакнонг в Южном Вьетнаме (гора Тадунг, высота 1100 м.). Согласно полученным датировкам, дивергенция горного и равнинного *H. galeritus* произошла около 0,6 млн лет назад. Стоит отметить низкие генетические различия между островными и материковыми формами *H. galeritus*. Аналогично результатам для комплекса «larvatus», животные с островов Кондао и острова Че (Yuzefovich et al., 2022b) не имеют значительных отличий от равнинных форм из Южного Вьетнама.



**Рисунок 53.** *H. galeritus*, обнаруженного на горе Тадунг (Южный Вьетнам, провинция Дакнонг)



**Рисунок 54.** Сонограмма эхолокации *H. galeritus*, обнаруженного в провинции Дакнонг

## 5.9 Особенности горной и островной фауны Hipposideridae во Вьетнаме

Полученные морфологические, акустические и молекулярные данные позволяют точнее соотносить состав фауны исследованных регионов Вьетнама, поскольку сообщества равнинных и горных лесов часто представлены разным «набором» видов семейства Hipposideridae. Популяции среднегорных лесов Центрального Нагорья и Далатского плато могут отличаться более крупными размерами (как в случае *H. cf. grandis* sp. 2) или более низкими эхолокационными частотами, однако относятся к видам, распространённым в сопредельных низкогорных лесах (*H. cf. grandis* sp. 2, *H. galeritus*, *H. gentilis*). Можно заключить, что перечисленные горные системы, сыгравшие важную роль в последовательном расселении, изоляции и видообразовании представителей других родов рукокрылых (напр., для родов *Rhinolophus*, *Myotis*, *Murina*, *Arielulus*) (Kruskop, 2017; Kruskop, Eger, 2008; Kruskop, 2013; Son et al., 2021) не оказали значительного влияния на современное разнообразие видов *Hipposideros*.

Исследование генетических особенностей островных популяций рода *Hipposideros* в Южном Вьетнаме позволяет сделать сходный вывод, поскольку фауна этой группы на островах Кондао и Че оказалась наиболее близкородственной равнинным южновьетнамским видам (Son et al., 2022). Однако для Ю.-Ц. Вьетнама полученный результат оказался противоположным: на островах Чам, в десятке километров от береговой линии, был подтверждён вид *H. poutensis*, а на материковой суше, в провинции Куангнам – *H. cf. grandis* sp. 2 (Yuzefovich et al., 2022). Таким образом, происхождение островной фауны островов этого региона связано с процессами изоляции северных форм более близкородственных популяциям из Тонкинского залива. При этом морфологические отличия островных форм отражают тенденции к островной карликовости, что было показано для северных и южных представителей группы «*larvatus*» (Kruskop, 2015; Yuzefovich et al., 2022).

## 6 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. swinhoei* 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*».

## 7 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 я-ДНК относится 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. routensis*. 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.

## 8 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 выразить благодарность хочу Нгуену Чунг Шону, Алексею Евгеньевичу Скопину, Денису Алексеевичу Васенькову и Марату Темирхановичу Макенову 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: Солодову Е.А., Бурскую В.О., Грицышина В.А., Лебедева В.С., Севастьянова Н.С., Ющенко П.В., Жукову С.С., Чеснокову Д.В., Новикова А.А. и Соломатину Е.С.

## 9 СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Панютина А. А. Пропорции скелета летательного аппарата подковоносообразных летучих мышей (Chiroptera, Rhinolophoidea) с различными стратегиями кормодобывания // *Зоологический журнал*. – 2008. – Т. 87. – №. 11. – С. 1361-1374
2. Лебедев В. Л., Косушкин С. А., Банникова А. А. Генетическая концепция вида в приложении к мультилокусным ядерным данным // *Журнал общей биологии*. – 2024. – Т85. – №. 4. – С. 269-283
3. 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.
4. Abramov A. V., Krusko S. V. The mammal fauna of Cat Ba island, northern Vietnam // *Russian Journal of Theriology*. – 2012. – V. 11. – №. 1. – P. 57-72.
5. Abramov A. V., Krusko S. V., Shchinov A. V. Small mammals of the Dalat Plateau, southern Vietnam // *Russian Journal of Theriology*. – 2010. – V. 8. – №. 2. – P. 61-73.
6. Allen J. A. Mammals from the island of Hainan, China // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* – 1906. – V. 22. – P. 463.
7. Allen G. M. Two new races of Indian bats // *Records of the Zoological Survey of India*. – 1936. – P. 343-346.
8. Allen G. M. The mammals of China and Mongolia [natural history of central Asia (W. Granger // *Central Asiatic Expeditions of the American Museum of Natural History*, New York. – 1938. – V. 11. – P. 1-620.
9. Amador L. I., Moyers Arevalo R. L., Almeida F.C., Catalano S.A., & Giannini N.P. Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix // *Journal of Mammalian Evolution*. – 2018. – V. 25. – №. 1. – P. 37-70.
10. Amichai E., Tal S., Boonman A., Yovel Y. Ultrasound imaging reveals accelerated in-utero development of a sensory apparatus in echolocating bats // *Scientific Reports*. – 2019. – V. 9. – №. 1. – P. 5275.
11. Andersen K. 3. On some Bats of the Genus *Rhinolophus*, with Remarks on their Mutual Affinities, and Descriptions of Twenty-six new Forms // *Proceedings of the Zoological Society of London*. – Oxford, UK : Blackwell Publishing Ltd, 1905. – V. 75. – №. 3. – P. 75-144.



12. Andersen K. LXI.—Brief diagnoses of a new genus and ten new forms of Stenodermatous bats // *Journal of Natural History*. – 1906. – V. 18. – №. 108. – P. 419-423.
13. Andersen K. XXXIV.—Diagnoses of new bats of the families Rhinolophidae and Megadermatidae // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1918. – V. 2. – №. 10. – P. 374-384.
14. Artyushin I. V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Kruskop S.V. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic Eptesicus (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between common serotine and northern bat // *Zootaxa*. – 2009. – V. 2262. – №. 1. – P. 40–52-40–52.
15. Bangs O. Notes on a small collection of mammals from Liu Kiu islands // *Amer. Nat.* – 1901 - V.35 - P. 561-562
16. Bates P. J., Rossiter S. J., Suyanto A., & Kingston T. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Sulawesi // *Acta Chiropterologica*. – 2007. – V. 9. – №. 1. – P. 13-26.
17. Bates, P., Tun, O., Aung, M. M., Lu, A., Lum, M. R., & Sein, M. M. A review of *Hipposideros lankadiva* Kelaart, 1850 (Chiroptera: Hipposideridae) with a description of a new subspecies from Myanmar // *Tropical Natural History*. – 2015. – V. 15. – №. 2. – P. 191–204-191–204.
18. Baum B.R. Combining trees as a way of combining data sets for phylogenetic inference, and the desirability of combining gene trees // *Taxon*. 1992.
19. Baker R. J., Bradley R. D. Speciation in mammals and the genetic species concept // *Journal of mammalogy*. – 2006. – V. 87. – №. 4. – P. 643-662.
20. Bell G. P. Behavioral and ecological aspects of gleaning by a desert insectivorous bat *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Behavioral ecology and sociobiology*. – 1982. – V. 10. – P. 217-223.
21. Benda P., Faizoláhi K., Andreas M., Obuch J., Reiter A., Ševčík M., Uhrin M., Vallo P., Ashrafi S. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 10. Bat fauna of Iran // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. – 2012. – V. 76. – №. 1/4. – P. 163-582.
22. Bernard R.T.F., Meester J.A.J. Female reproduction and the female reproductive cycle of *Hipposideros caffer caffer* (Sundevall, 1846) in Natal, South Africa // *Annals of the Transvaal Museum*. – 1982. – V. 33. – №. 8. – P. 131-144.
23. Bogdanowicz W., Owen R. D. In the Minotaur's labyrinth: phylogeny of the bat family Hipposideridae // *Bat biology and conservation* (TH KUNZ and PA RACEY, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC. – 1998. – P. 27-42.

24. Bonaccorso F. J., McNab B. K. Standard energetics of leaf-nosed bats (Hipposideridae): its relationship to intermittent-and protracted-foraging tactics in bats and birds // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2003. – V. 173. – P. 43-53.
25. Bradley R. D., Baker R. J. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals // *Journal of mammalogy*. – 2001. – V. 82. – №. 4. – P. 960-973.
26. Bray T. C., Benda P. Distribution of *Asellia tridens* (Chiroptera: Hipposideridae) lineages including representatives from Saudi Arabia // *Zoology in the Middle East*. – 2016. – V. 62. – №. 4. – P. 283-287.
27. Burleigh J. G., Driskell A. C., Sanderson M. J. Supertree bootstrapping methods for assessing phylogenetic variation among genes in genome-scale data sets // *Systematic Biology*. – 2006. – V. 55. – №. 3. – P. 426-440.
28. Chen Y. et al. ‘Compromise’ in echolocation calls between different colonies of the intermediate leaf-nosed bat (*Hipposideros larvatus*) // *Plos one*. – 2016. – V. 11. – №. 3. – P. e0151382.
29. Cheng H. C., Lee L. L. Postnatal growth, age estimation, and sexual maturity in the Formosan leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) // *Journal of Mammalogy*. – 2002. – V. 83. – №. 3. – P. 785-793.
30. Chornelia A., Hughes A. C. The evolutionary history and ancestral biogeographic range estimation of old-world Rhinolophidae and Hipposideridae (Chiroptera) // *BMC Ecology and Evolution*. – 2022. – V. 22. – №. 1. – P. 112.
31. Corbet G. B., Hill J. E. The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. – *Oxford : oxford university press*. – 1992. – P. 488.
32. Csorba G., Son N. T., Saveng I., & Furey N. M. Revealing cryptic bat diversity: three new *Murina* and redescription of *M. tubinaris* from Southeast Asia // *Journal of Mammalogy*. – 2011. – V. 92. – №. 4. – P. 891-904.
33. Csorba G., Ujhelyi P., Thomas N. Horseshoe bats of the world (Chiroptera: Rhinolophidae) // *Alana books*. – 2003.
34. Dar T.H., Kamalakannan M., Venkatraman C., Chandra K. New record of *Hipposideros speoris* (Chiroptera: Hipposideridae) from Myanmar hidden in the National Zoological Collections of the Zoological Survey of India // *Mammalia*. – 2019. – V. 83. – №. 5. – P. 515-517.
35. Davies K.T.J., Cotton J.A., Kirwan J.D., Teeling E.C., Rossiter S.J. Parallel signatures of sequence evolution among hearing genes in echolocating mammals: an emerging model of genetic convergence // *Heredity*. – 2012. – V. 108.

– №. 5. – P. 480-489.

36. Dobson G.E., Dobson G. E. Monograph of the Asiatic Chiroptera: And Catalogue of the Species of Bats in the Collection of the Indian Museum, Calcutta. – Taylor & Francis, – 1876.

37. Dool S. E. Puechmaille S. J., Foley N. M., Allegrini B., Bastian A., Mutumi G. L., Jacobs, D. S. Nuclear introns outperform mitochondrial DNA in inter-specific phylogenetic reconstruction: lessons from horseshoe bats (Rhinolophidae: Chiroptera) // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2016. – V. 97. – P. 196-212.

38. Dorst J. Une nouvelle Chauve Souris de l'Indochine française *Paracoelops megalotis* // *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*. – 1947. – V. 19. – P. 436-437.

39. Douangboubpha B., Bumrungsri S., Soisook P., Satasook C. A taxonomic review of the *Hipposideros bicolor* species complex and *H. pomona* (Chiroptera: Hipposideridae) in Thailand // *Acta Chiropterologica*. – 2010. – V. 12. – №. 2. – P. 415-438.

40. Douangboubpha B., Bumrungsri S., Satasook C., Soisook P., Hla Bu S.S., Aul B., Harrison D.L., Pearch M.J., Thomas N.M., Bates P.J.J. A new species of small *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Myanmar and a revaluation of the taxon *H. nicobarulae* Miller, 1902 from the Nicobar Islands // *Acta Chiropterologica*. – 2011. – V. 13. – №. 1. – P. 61-78.

41. Drummond A. J., Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // *BMC evolutionary biology*. – 2007. – V. 7. – P. 1-8.

42. Drummond A. J., Suchard M. A. Bayesian random local clocks, or one rate to rule them all // *BMC biology*. – 2010. – V. 8. – P. 1-12.

43. Duco R. A., de Guia A. P., Dimalibot J., Alviola P., & Gonzalez J. C. Echolocation call characterization of insectivorous bats from caves and karst areas in southern Luzon Island, Philippines // *Journal of Threatened Taxa*. – 2023. – V. 15. – №. 10. – P. 23931-23951.

44. Eger J. L., Lim B. K. Three new species of *Murina* from southern China (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Acta Chiropterologica*. – 2011. – V. 13. – №. 2. – P. 227-243.

45. Eiting T.P., Gunnell G.F. Global completeness of the bat fossil record // *Journal of Mammalian Evolution*. – 2009. – V. 16. – P. 151-173.

46. von der Emde G., Schnitzler H. U. Fluttering target detection in hipposiderid bats // *Journal of Comparative Physiology A*. – 1986. – V. 159. – №. 6. – P. 765-772.

47. Feng L. et al. Noseleaf dynamics during pulse emission in horseshoe bats // *PloS one*. – 2012. – V. 7. – №. 5. – P. e34685..

48. Fenton M.B., Faure P.A., Ratcliffe J.M. Evolution of high duty cycle echolocation in bats // *Journal of Experimental Biology*. – 2012. – V. 215. – №. 17. – P. 2935-2944.

49. Foley N.M., Thong V.D., Soisook P., Goodman S.M., Armstrong K.N., Jacobs D.S., Puechmaille S.J., Teeling E.C. How and why overcome the impediments to resolution: lessons from rhinolophid and hipposiderid bats // *Molecular Biology and Evolution*. – 2015. – V. 32. – №. 2. – P. 313-333.

50. Foley N.M., Goodman S.M., Whelan C. V., Puechmaille S.J., Teeling E. Towards navigating the Minotaur's labyrinth: cryptic diversity and taxonomic revision within the speciose genus *Hipposideros* (Hipposideridae) // *Acta Chiropterologica*. – 2017. – V. 19. – №. 1. – P. 1-18.

51. Francis C.M., Borisenko A. V., Ivanova N. V., Eger J.L., Lim B.K., Guillén-Servent A., Kruskop S. V., Mackie I., Hebert P.D.N. The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in Southeast Asia // *PloS one*. – 2010. – V. 5. – №. 9. – P. e12575.

52. Francis C. Field guide to the mammals of South-east Asia // *Bloomsbury Publishing* – 2019.

53. Fukui D., Tan T. V., Thanh H. T., Arai S., Harada M., Csorba G., & Son N. T.. First record of the genus *Plecotus* from Southeast Asia with notes on the taxonomy, karyology and echolocation call of *P. homochrous* from Vietnam // *Acta Chiropterologica*. – 2020. – V. 22. – №. 1. – P. 57-74.

54. Furey N. M., Mackie I. J., Racey P. A. The role of ultrasonic bat detectors in improving inventory and monitoring surveys in Vietnamese karst bat assemblages // *Current Zoology*. – 2009. – V. 55. – №. 5. – P. 327-341.

55. García-Luis, M., Briones-Salas, M., & Lavariega, M. C. García-Luis M., Briones-Salas M., Lavariega M. C. Bat species richness in the region of the Central Valleys of Oaxaca, Mexico // *Arxius de Miscel·lània Zoològica*. – 2019. – V. 17. – P. 1-11.

56. Gessinger, G., Gonzalez-Terrazas, T. P., Page, R. A., Jung, K., & Tschapka, M. Unusual echolocation behaviour of the common sword-nosed bat *Lonchorhina aurita*: an adaptation to aerial insectivory in a phyllostomid bat? // *Royal Society open science*. – 2019. – V. 6. – №. 7. – P. 182165.

57. Görföl T., Kruskop S. V., Tu V. T., Estók P., Son N. T., & Csorba G. A new genus of vespertilionid bat: the end of a long journey for Joffre's Pipistrelle (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Mammalogy*. – 2020. – V. 101. – №. 2.

– P. 331-348.

58. Gradstein F. M., James O. G. G. International Commission on Stratigraphy (ICS). – 2007.

59. Gray J.E. A revision of the genera of Rhinolophidae, or horseshoe bats // *Proceedings of the Zoological Society of London*. – 1866. – V. 1866. – P. 81-83.

60. Guillén-Servent A., Francis C.M. A new species of bat of the *Hipposideros bicolor* group (Chiroptera: Hipposideridae) from Central Laos, with evidence of convergent evolution with Sundaic taxa // *Acta Chiropterologica*. – 2006. – V. 8. – №. 1. – P. 39-61.

61. Hand S. *Riversleigha williamsi* gen. et sp. nov., a large Miocene hipposiderid (Microchiroptera) from Riversleigh, Queensland // *Alcheringa*. – 1998. – V. 22. – №. 3. – P. 259-276.

62. Hand S.J., S. J., Beck, R. M., Archer, M., Simmons, N. B., Gunnell, G. F., Scofield, R. P., Worthy, T. H. A new, large-bodied omnivorous bat (Noctilionoidea: Mystacinidae) reveals lost morphological and ecological diversity since the Miocene in New Zealand // *Scientific Reports*. – 2018. – V. 8. – №. 1. – P. 235

63. Hand S. *Xenorhinos*, a new genus of Old World leaf-nosed bats (Microchiroptera: Hipposideridae) from the Australian Miocene // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 1998. – V. 18. – №. 2. – P. 430-439.

64. Hand S. J., Archer M. A new hipposiderid genus (Microchiroptera) from an early Miocene bat community in Australia // *Palaeontology*. – 2005. – V. 48. – №. 2. – P. 371-383.

65. Hand S.J., Godthelp H. First Australian Pliocene species of *Hipposideros* (Microchiroptera: Hipposideridae) // *Records of the Western Australian Museum*. – 1999. – V. 57. – P. 299-306.

66. Hand S.J., Kirsch J.A.W. A southern origin for the Hipposideridae (Microchiroptera)? Evidence from the Australian fossil record // *Bat biology and conservation*. – 1998. – P. 72-90.

67. He W., Pedersen S.C., Gupta A.K., Simmons J.A., Müller R. Lancet dynamics in greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum* // *PLoS One*. – 2015. – V. 10. – №. 4. – P. e0121700.

68. Heaney D.S.B.L.R. First records of *Hipposideros lekaguli* Thonglongya and Hill 1974 from the Philippines // *Asia Life Sciences*. – 1995. – V. 4. – №. 1. – P. 89-94.

69. Hill J.E. A revision of the genus *Hipposideros* // *Bulletin of the British Museum (natural history). Zoology*. – 1963. – V. 11. – P. 1-129.

70. Hill J. E. Records of bats (Chiroptera) from New Guinea, with the description of a new *Hipposideros* (Hipposideridae). // *Mammalia*. – 1985. – V. 49. – №. 4. – P. 525-535

71. Hill J.E., Zubaid A., Davison G.W.H. The taxonomy of leaf-nosed bats of the *Hipposideros bicolor* group (Chiroptera: Hipposideridae) from southeastern Asia. // *Mammalia*. – 1986. V. 50. – №. 4. – P. 535-540

72. Hughes A. C. et al. Explaining the causes of the zoogeographic transition around the Isthmus of Kra: using bats as a case study // *Journal of Biogeography*. – 2011. – V. 38. – №. 12. – P. 2362-2372.

73. Hutcheon J.M., Kirsch J.A.W. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats // *Acta Chiropterologica*. – 2006. – V. 8. – №. 1. – P. 1-10.

74. Ho, Y. Y., Fang, Y. P., Chou, C. H., Cheng, H. C., & Chang, H. W. High duty cycle to low duty cycle: echolocation behaviour of the hipposiderid bat *Coelops frithii* // *PLoS One*. – 2013. – V. 8. – №. 5. – P. e62938.

75. Igea J., Juste J., Castresana J. Novel intron markers to study the phylogeny of closely related mammalian species. // *BMC evolutionary biology*. – 2010. – V. 10. – P. 1-13.

76. IUCN. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1.

77. Jin L., Lin A., Sun K., Liu Y., Feng J. Postnatal Growth and Age Estimation in the Ashy Leaf-Nosed Bat, *Hipposideros cineraceus* // *Acta Chiropterologica*. – 2010. – V. 12. – №. 1. – P. 155-160.

78. Jin L. ru, Lin A. qing, Sun K. ping, Liu Y., Feng J. Postnatal development of morphological features and vocalization in the pomona leaf-nosed bat *Hipposideros pomona* // *Acta theriologica*. – 2011. – V. 56. – P. 13-22.

79. Jones G., Teeling E.C. The evolution of echolocation in bats // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2006. – V. 21. – №. 3. – P. 149-156.

80. Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., Haeseler A. Von, Jermin L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature methods*. – 2017. – V. 14. – №. 6. – P. 587-589.

81. Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // *Briefings in bioinformatics*. – 2019. – T. 20. – №. 4. – C. 1160-1166.

82. Khandal D., Bohra D. L., Talmale S. S. First occurrence record of Indian Roundleaf Bat *Hipposideros lankadiva* in Rajasthan, India // *Journal of Threatened Taxa*. – 2023. – V. 15. – №. 1. – P. 22392-22398.

83. Kingston T., Lara M.C., Jones G., Akbar Z., Kunz T.H., Schneider C.J. Acoustic divergence in two cryptic *Hipposideros* species: A role for social selection? // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2001. – V. 268. – №. 1474. – P. 1381-1386.
84. Kitchener D.J., Maryanto I. Taxonomic reappraisal of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in the Greater and Lesser Sunda Islands, Indonesia // *Records of the Western Australian Museum*. – 1993. – V. 16. – №. 2. – P. 119-173.
85. Koopman K. F. Chiroptera: systematics // *Handbook of zoology*. – 1994. – P. 1-217.
86. Koselj K., Schnitzler H.U., Siemers B.M. Horseshoe bats make adaptive prey selection decisions, informed by echo cues // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2011. – V. 278. – №. 1721. – P. 3034-3041.
87. Kruskop S. V. Bats of Vietnam. Checklist and an identification manual. revised and supplemented.–Biodiversity of Vietnam series (серия Биоразнообразие Вьетнама) // *Moscow, KMK Ltd*. 300 с. – 2013. – №. SB. – P. 300.
88. Kruskop S. V. New record of poorly known bat *Myotis phanluongi* (Mammalia, Chiroptera) from Southern Vietnam // *Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал*. – 2013. – V. 12. – №. 2. – P. 79-81.
89. Kruskop S. V. The bacula of some bat species from Indochina: rhinolophoids (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae) // *Plecotus et al.* – 2014. – V. 17. – P. 3-17.
90. Kruskop S. V, Valid name for the Pratt's leaf-nosed bat, *Hipposideros pratti* (Hipposideridae, Chiroptera, Mammalia) // *Russian Journal of Theriology*. – 2014. – V. 13. – №. 2. – P. 105-108.
91. Kruskop S. V. Dull and bright: cryptic diversity within the *Hipposideros larvatus* group in Indochina (Chiroptera: Hipposideridae) // *Lynx, series nova*. – 2015. – V. 46. – P. 29-42
92. Kruskop S. V. Between North and South: provisional data on bats (Mammalia: Chiroptera) from Gia Lai–Kon Tum plateaus // *Journal of Tropical Science and Technology*. – 2017. – V. 14. – P. 59-66.
93. Kruskop, S. V., Borisenko, A. V., Dudorova, A. V., & Artyushin, I. V. Description of a new Indochinese *Myotis* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae), with additional data on the " *M. annatessae*" species complex // *Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал*. – 2018. – V. 17. – №. 1. – P. 17-31.

94. Kruskop S. V., Eger J. L. A new species of tube-nosed bat *Murina* (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam // *Acta Chiropterologica*. – 2008. – V. 10. – №. 2. – P. 213-220.
95. Kruskop S. V., Shchinov A. V. New remarkable bat records in Hoang Lien Son mountain range, northern Vietnam // *Russian Journal of Theriology*. – 2010. – V. 9. – №. 1. – P. 1-8.
96. Kruskop S. V., Tsytsulina K. A. A new big-footed mouse-eared bat *Myotis annamiticus* sp. nov. (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam. // *Mammalia*. – 2001. – V. 65. – №. 1. – P. 63-72
97. Kruskop S. V., Yuzefovich A. P., Dang C. H., Zhukova S. S., Hoang T. T., Vuong T. T., Fukui D., M. Motokawa, H.T. Bui & Son N.T. Surveys of bats (Mammalia, Chiroptera) in the Tay Con Linh Mountains, Vietnam // *Russian Journal of Theriology*. – 2024. – V. 23 (2) – P. 99-113.
98. Lack J.B., Roehrs Z.P., Stanley C.E., Ruedi M., Bussche R.A. Van Den. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera) // *Journal of Mammalogy*. – 2010. – T. 91. – №. 4. – C. 976-992.
99. Lavery T., Flannery T. Mammals of the South-west Pacific. – *CSIRO PUBLISHING*. – 2023.
100. Lavery, T. H., Leung, L. K. P., & Seddon, J. M. (2014). Molecular phylogeny of hipposiderid bats (Chiroptera: Hipposideridae) from Solomon Islands and Cape York Peninsula, Australia // *Zoologica Scripta*. – 2014. – V. 43. – №. 5. – P. 429-442.
101. Lavery T. H. et al. Parallel evolution in an island archipelago revealed by genomic sequencing of *Hipposideros* leaf-nosed bats // *Evolution*. – 2024. – V. 78. – №. 6. – P. 1183-1192.
102. Legendre S. Hipposideridae (Mammalia: Chiroptera) from the Mediterranean middle and late Neogene, and evolution of the genera *Hipposideros* and *Asellia* // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 1982. – V. 2. – №. 3. – P. 372-385
103. Lin A.Q., Jin L.R., Liu Y., Sun K.P., Feng J. Postnatal growth and age estimation in horsfield's leaf-nosed bat *hipposideros larvatus* // *Zoological Studies*. – 2010. – V. 49. – №. 6. – P. 789-796.
104. Lin A.Q., Csorba G., Li L.F., Jiang T.L., Lu G.J., Thong V.D., Soisook P., Sun K.P., Feng J. Phylogeography of *Hipposideros armiger* (Chiroptera: Hipposideridae) in the Oriental Region: The contribution of multiple Pleistocene glacial refugia and intrinsic factors to contemporary population genetic



structure // *Journal of Biogeography*. – 2014. – V. 41. – №. 2. – P. 317-327.

105. Liu J. N., Karasov W. H. Metabolism during winter in a subtropical hibernating bat, the Formosan leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) // *Journal of Mammalogy*. – 2012. – V. 93. – №. 1. – P. 220-228.

106. Marmur J. A procedure for the isolation of deoxyribonucleic acid from micro-organisms // *Journal of Mammalogy*. – 2012. – V. 93. – №. 1. – P. 220-228.

107. Matheson C. A. inaturalist // *Reference Reviews*. – 2014. – V. 28. – №. 8. – P. 36-38.

108. Matthee C.A., Burzlaff J.D., Taylor J.F., Davis S.K. Mining the Mammalian Genome for Artiodactyl Systematics // *Systematic biology*. – 2001. – V. 50. – №. 3. – P. 367-390.

109. Medway L. The wild mammals of Malaya and offshore islands including Singapore. – 1969.

110. Meng X., Liu T., Zhang, L., Jin, L., Sun, K. & Feng, J. Effects of colonization, geography and environment on genetic divergence in the intermediate leaf-nosed bat, *Hipposideros larvatus* // *Animals*. – 2021. – V. 11. – №. 3. – P. 733.

111. Miller-Butterworth C.M., Murphy W.J., O'Brien S.J., Jacobs D.S., Springer M.S., Teeling E.C. A family matter: Conclusive resolution of the taxonomic position of the long-fingered bats, *Miniopterus* // *Molecular Biology and Evolution*. – 2007. – V. 24. – №. 7. – P. 1553-1561.

112. Minh B.Q., Nguyen M.A.T., Haeseler A. Von. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Molecular biology and evolution*. – 2013. – V. 30. – №. 5. – P. 1188-1195.

113. Monadjem A., Wilson D.E., Mittermeier R.A. Family Hipposideridae (Old World leaf-nosed bats) // *Handbook of the Mammals of the World*. – 2019. – V. 9. – P. 210-227.

114. Müller R., Zhang R., Zhang L., Qiu P., Yin X. Why hipposiderid biosonar is worth studying // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 2017. – V. 141. – №. 5\_Supplement. – P. 3484-3484.

115. Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E., Zhang Y.P., Ryder O.A., O'Brien S.J. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals // *Nature*. – 2001. – V. 409. – №. 6820. – P. 614-618.

116. Murray S.W., Campbell P., Kingston T., Zubaid A., Francis C.M., Kunz T.H. Molecular phylogeny of hipposiderid bats from Southeast Asia and evidence of cryptic diversity // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. –

V. 62. – №. 2. – P. 597-611.

117. Murray S.W., Khan F.A.A., Kingston T., Zubaid A., Campbell P. A New Species in the *Hipposideros bicolor* Group (Chiroptera: Hipposideridae) from Peninsular Malaysia // *Acta Chiropterologica*. – 2018. – V. 20. – №. 1. – P. 1-29.

118. Neuweiler G. Evolutionary aspects of bat echolocation // *Journal of Comparative Physiology A*. – 2003. – V. 189. – P. 245-256.

119. Nguyen L.T., Schmidt H.A., Haeseler A. Von, Minh B.Q. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular biology and evolution*. – 2015. – V. 32. – №. 1. – P. 268-274.

120. Nixon K. C., Wheeler Q. D. An amplification of the phylogenetic species concept // *Cladistics*. – 1990. – V. 6. – №. 3. – P. 211-223.

121. Nowak R. Walker's Mammals of the World (6th Edition). Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press // *Johns Hopkins Univ. Press*. Balt. – 1999.

122. Nyssen J., Yonas M., Annys S., Ghebreyohannes T., Smidt W., Welegerima K., Causer D. The Zeyi cave geosite in northern Ethiopia // *Geoheritage*. – 2020. – V. 12. – P. 1-15.

123. Patterson B.D., Webala P.W., Lavery T.H., Agwanda B.R., Goodman S.M., Kerbis Peterhans J.C., Demos T.C. Evolutionary relationships and population genetics of the Afrotropical leaf-nosed bats (Chiroptera, Hipposideridae) // *ZooKeys*. – 2020. – V. 929. – P. 117.

124. Pavey C.R., Burwell C.J. The diet of the diadem leaf-nosed bat *Hipposideros diadema*: Confirmation of a morphologically-based prediction of carnivory // *Journal of Zoology*. – 1997. – V. 243. – №. 2. – P. 295-303.

125. Pavey C.R., Burwell C.J. Foraging ecology of three species of hipposiderid bats in tropical rainforest in north-east Australia // *Wildlife Research*. – 2000. – V. 27. – №. 3. – P. 283-287.

126. Peters W.C.H. Bats submitted to W. Peters, who supplied names and descriptions of n. sp // Swinhoe, R.: Catalogue of the mammals of China (south of the River Yangtse) and of the Island of Formosa. Proceedings of the zoological Society of London. – 1870. – P. 615-653.

127. Qin H., Feng L., Zhao X., Sun C., Feng J., Jiang T. Great Himalayan leaf-nosed bats produce different territorial calls to respond to sympatric species and non-living objects // *Animals*. – 2020. – T. 10. – №. 11. – C. 2040.

128. Rabiee M., Sayyari E., Mirarab S. Multi-allele species reconstruction using ASTRAL // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2019. – V. 130. – P. 286-296.
129. Ragan M.A. Phylogenetic inference based on matrix representation of trees // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 1992. – V. 1. – №. 1. – P. 53-58.
130. Rakotoarivelo A.R., Willows-Munro S., Schoeman M.C., Lamb J.M., & Goodman S.M. Cryptic diversity in *Hipposideros commersoni* sensu stricto (Chiroptera: Hipposideridae) in the western portion of Madagascar // *BMC Evolutionary Biology*. – 2015. – V. 15. – P. 1-18.
131. Ratnasingham S., Hebert P.D.N. BOLD: The Barcode of Life Data System: Barcoding // *Molecular ecology notes*. – 2007. – V. 7. – №. 3. – P. 355-364.
132. Ravel A., Marivaux L., Qi T., Wang Y.Q., Beard K.C. New chiropterans from the middle Eocene of Shanghuang (Jiangsu Province, Coastal China): New insight into the dawn horseshoe bats (Rhinolophidae) in Asia // *Zoologica Scripta*. – 2014. – V. 43. – №. 1. – P. 1-23.
133. Robinson M. F., Jenkins P. D., Francis C. M., & Fulford A. J. A new species of the *Hipposideros pratti* group (Chiroptera, Hipposideridae) from Lao PDR and Vietnam // *Acta Chiropterologica*. – 2003. – V. 5. – №. 1. – P. 31-48.
134. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. – 2001. – V. 17. – №. 8. – P. 754-755.
135. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. – 2003.
136. Sambrook J., Russell D.W. Molecular Cloning: A Laboratory Manual, Third Edition // *Molecular Cloning: a laboratory a manual* – 2001.
137. Schliep K.P. phangorn: phylogenetic analysis in R // *Bioinformatics*. – 2011. – V. 27. – №. 4. – P. 592-593.
138. Schmid R., Wilson D.E., Reeder D.M. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference // *JHU press* – 2005. – V. 1.
139. Schoeppler D., Schnitzler H.U., Denzinger A. Precise Doppler shift compensation in the hipposiderid bat, *Hipposideros armiger* // *Scientific reports*. – 2018. – V. 8. – №. 1. – C. 4598.
140. Shen B., Avila-Flores R., Liu Y., Rossiter S.J., Zhang S. Prestin shows divergent evolution between constant frequency echolocating bats // *Journal of molecular evolution*. – 2011. – V. 73. – P. 109-115.

141. Shen B., Fang T., Dai M., Jones G., Zhang S. Independent Losses of Visual Perception Genes *Gja10* and *Rbp3* in Echolocating Bats (Order: Chiroptera) // *PLoS One*. – 2013. – V. 8. – №. 7. – P. e68867.
142. Simmons N.B. Order Chiroptera Pp. 312–529 in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. (DE Wilson and DM Reeder, eds.) // 2005.
143. Smith J. D., Hill J. E. A new species and subspecies of bat of the *Hipposideros bicolor*-group from Papua New Guinea, and the systematic status of *H. calcaratus* and *H. cupidus* (Mammalia: Chiroptera: Hipposideridae) // *Natural History Museum of Los Angeles County*. – 1981. – V.331. – P. 1-19.
144. Smith T., Habersetzer J., Simmons N.B., Gunnell G.F. Systematics and paleobiogeography of early bats // *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. – 2012. – V.16 – P. 23-66.
145. Son N. T., Csorba G., Tu V. T., Thong V. D., Wu Y., Harada M., Motokawa M. A new species of the genus *Murina* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Central Highlands of Vietnam with a review of the subfamily Murinae in Vietnam // *Acta Chiropterologica*. – 2015. – V. 17. – №. 2. – P. 201-232
146. Son N. T., O'shea T. J., Gore J. A., Csorba G., Tu V. T. Oshida T., Endo H., Motokawa M. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the southeastern Truong Son Mountains, Quang Ngai Province, Vietnam // *Journal of Threatened Taxa*. – 2016. – V. 8. – №. 7. – P. 8953-8969.
147. Son N. T., O'Shea T. J., Gore J. A., Nguyen K. V., Hoang T. T., Motokawa M., Vuong, T. T. Bats (Chiroptera) of Bidoup Nui Ba National Park, Dalat Plateau, Vietnam // *Mammal study*. – 2021. – V. 46. – №. 1. – P. 53-68.
148. Son N. T., Yuzefovich A. P., Kruskop 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.
149. Sun C., Zhang C., Lucas J. R., Lin A., Feng J., & Jiang T. Territorial calls of the bat *Hipposideros armiger* may encode multiple types of information: Body mass, dominance rank and individual identity // *Animal Cognition*. – 2021. – V. 24. – P. 689-702.
150. Sun C., Zhang C., Lucas J. R., Gu H., Feng J., & Jiang T. Vocal performance reflects individual quality in male Great Himalayan leaf-nosed bats (*Hipposideros armiger*) // *Integrative Zoology*. – 2022. – V. 17. – №. 5. – P. 731-740.
151. Srinivasulu B., Srinivasulu C. In plain sight: Bacular and noseleaf morphology supports distinct specific status of Roundleaf Bats *Hipposideros*

*pomona* Andersen, 1918 and *Hipposideros gentilis* Andersen, 1918 (Chiroptera: Hipposideridae) // *Journal of Threatened Taxa*. – 2018. – V. 10. – №. 8. – P. 12018-12026.

152. Srinivasulu B., Srinivasulu C., Kaur H., Shah T. A., Devender G., & Srinivasulu A. The reassessment of the threatened status of the Indian endemic Kolar Leaf-nosed Bat *Hipposideros hypophyllus* Kock & Bhat, 1994 (Mammalia: Chiroptera: Hipposideridae) // *Journal of Threatened Taxa*. – 2014. – V. 6. – №. 12. – P. 6493-6501.

153. Srinivasulu B., Srinivasulu C., Kaur H. Echolocation calls of the two endemic leaf-nosed bats (Chiroptera: Yinpterochiroptera: Hipposideridae) of India: *Hipposideros hypophyllus* Kock & Bhat, 1994 and *Hipposideros durgadasi* Khajuria, 1970 // *Journal of Threatened Taxa*. – 2016. – V. 8. – №. 14. – P. 9667-9672.

154. Srinivasulu B., Chelmala S. Molecular diet analysis using fecal DNA metabarcoding reveals the whole and the core diet of the critically endangered Kolar leaf-nosed bat *Hipposideros hypophyllus* and its congeners // *Research Square* – 2024. – V.1 – P. 2693-5015

155. Stoffberg S., Jacobs D.S., Mackie I.J., Matthee C.A. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Rhinolophus* bats // Stoffberg S. et al. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Rhinolophus* bats // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – V. 54. – №. 1. – P. 1-9.

156. Tate G.H.H. Results of the Archbold Expeditions. No. 35. Review of the Genus *Hipposideros* Indo-Australian Species // *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* – 1941. – V. 78. – P. 353-393.

157. Taylor M. Bats: an illustrated guide to all species. // *Ivy Press* – 2019.

158. 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. – №. 5709. – P. 580-584.

159. Teeling E. C., Jones G., Rossiter S. J. Phylogeny, genes, and hearing: implications for the evolution of echolocation in bats // *Bat bioacoustics*. – 2016. – V.54 – P. 25-54.

160. Temminck C. J. Over een geslacht der vleugelhandige zoogdieren // *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie*. – 1834. – V. 1. – P. 1-30.

161. Thabah A., Rossiter S.J., Kingston T., Zhang S., Parsons S., Mya K.M., Akbar Z. & Jones G. Genetic divergence and echolocation call frequency in cryptic species of *Hipposideros larvatus* s. l. (Chiroptera: Hipposideridae) from the Indo-Malayan region // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2006. – V. 88.

– №. 1. – P. 119-130.

162. Thonglongya K., Hill J. E. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera) from Thailand // *Mammalia*. – 1974 – V. 38. – № 2 – P. 285-294.

163. Thong V.D., Dietz C., Denzinger A., Bates P.J.J., Puechmaille S.J., Callou C., Schnitzler H.U. Resolving a mammal mystery: The identity of *Paracoelops megalotis* (Chiroptera: Hipposideridae) // *Zootaxa*. – 2012a. – V. 3505. – №. 1. – P. 75-85.

164. Thong V.D., Puechmaille S.J., Denzinger A., Bates P.J.J., Dietz C., Csorba G., Soisook P., Teeling E.C., Matsumura S., Furey N.M., Schnitzler H.U. Systematics of the *Hipposideros turpis* complex and a description of a new subspecies from Vietnam // *Mammal review*. – 2012. – V. 42. – №. 2. – P. 166-192.

165. Thong V.D., Puechmaille S.J., Denzinger A., Dietz C., Csorba G., Bates P.J.J., Teeling E.C., Schnitzler H.-U. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam // *Journal of Mammalogy*. – 2012. – V. 93. – №. 1. – P. 1-11.

166. Thong V.D. New records of griffin's leaf-nosed bat (*Hipposideros griffini* Thong et al. 2012) from Vietnam // *Academia Journal of Biology*. – 2012. – V. 34. – №. 3. – P. 323-327.

167. Thong V. D. Bats of Cat Tien national park: diversity, echolocation and taxonomic remarks // *Academia Journal of Biology*. – 2015. – V. 37. – №. 3. – P. 336-343.

168. Thong V.D. Acoustic identification and taxonomic remarks of Hipposiderids and Rhinolophids (Chiroptera: Hipposideridae, Rhinolophidae) in Tam Dao national park, Northeastern Vietnam // *Academia Journal of Biology*. – 2014. – V. 36. – №. 4. – P. 487-493.

169. Thong V. D. New Data on Distribution, Morphology and Echolocation of *Hipposideros khaokhouayensis* Guillén-Servent & Francis, 2006 (Chiroptera: Hipposideridae) // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2023. – T. 75. – №. 4.

170. Thong V. D., Limbert H., Limbert D. First Records of Bats (Mammalia: Chiroptera) from the World's Largest Cave in Vietnam // *Diversity*. – 2022. – T. 14. – №. 7. – C. 534.

171. Thong V. D. Remarks on the diversity and echolocation calls of hipposiderid bats (Chiroptera: Hipposideridae) in Cuc Phuong National Park, Northeastern Vietnam // *Academia Journal of Biology*. – 2023. – T. 45. – №. 4. – C. 1-9.

172. Topál G. Bacula of some Old World leaf-nosed bats (Rhinolophidae and Hipposideridae, Chiroptera: Mammalia) // *Vertebr. Hungarica*. – 1975. – V. 16.

– P. 21-53.

173. Tu V. T., Csorba G., Görföl T., Arai S., Son N. T., Thanh H. T., & Hasanin A. Description of a new species of the genus *Aselliscus* (Chiroptera, Hipposideridae) from Vietnam // *Acta Chiropterologica*. – 2015. – V. 17. – №. 2. – P. 233-254.

174. Tu L. N., Hai B. T., Motokawa M., Oshida T., Endo H., Abramov A. V., Son N. T. Small mammals of the Song Thanh and Saola Quang Nam Nature Reserves, central Vietnam // *Russian Journal of Theriology*. – 2019. – V. 18. – №. 2. – P. 120-136.

175. Vater M., Kössl M., Foeller E., Coro F., Mora E., Russell I.J. Development of echolocation calls in the mustached bat, *Pteronotus parnellii* // *Journal of Neurophysiology*. – 2003. – V. 90. – №. 4. – P. 2274-2290.

176. Wang L., McAllan B.M., He G. Telomerase activity in the bats *Hipposideros armiger* and *Rousettus leschenaultia* // *Biochem*. – 2011.

177. Wang Z., Han N., Racey P.A., Ru B., He G. A comparative study of prenatal development in *Miniopterus schreibersii fuliginosus*, *Hipposideros armiger* and *H. pratti* // *BMC Developmental Biology*. – 2010. – V. 10. – P. 1-17.

178. Wilson D.E., Mittermeier R.A. Handbook of the Mammals of the World, Vol. 9: Bats // *Lynx Edicions*, Barcelona, Spain. – 2019. – P.1008

179. Wilson D.E., Reeder D.M. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference // *JHU Press*. – 2005.

180. Wongwaiyut P., Karapan S., Saekong P., Francis C. M., Guillen-Servent A., Senawi J., Soisook P. Solving the taxonomic identity of *Hipposideros cineraceus* sensu lato (Chiroptera: Hipposideridae) in the Thai-Malay Peninsula, with the description of a new species // *Zootaxa*. – 2023. – V. 5277. – №. 3. – P. 401-442.

181. Xuan F., Hu K., Zhu T., Racey P., Wang X., Zhang S., Sun Y. Immunohistochemical evidence of cone-based ultraviolet vision in divergent bat species and implications for its evolution // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. – 2012. – V. 161. – №. 4. – P. 398-403.

182. Yang L., Yu A., Müller R. Design of a dynamic sonar emitter inspired by hipposiderid bats // *Bioinspiration & biomimetics*. – 2018. – V. 13. – №. 5. – P. 056003.

183. Yang Y. J. Mating system and kinship of the formasan leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger terasensis* (Chiroptera, Hipposideridae) // *Taichung: National*

*Chung Hsing University.* – 2011.

184. Yin X., Qiu P., Yang L., Müller R. Horseshoe bats and Old World leaf-nosed bats have two discrete types of pinna motions // *The Journal of the Acoustical Society of America.* – 2017. – V. 141. – №. 5. – P. 3011-3017.

185. Yoshiyuki M. Taxonomic status of *Hipposideros terasensis* Kishida, 1924 from Taiwan (Chiroptera, Hipposideridae) // *Journal of the Mammalogical Society of Japan.* – 1991. – V. 16. – №. 1. – P. 27-35.

186. Yuzefovich A. P., Artyushin I. V., Kruskop S. V. Not the cryptic species: Diversity of *Hipposideros gentilis* (Chiroptera: Hipposideridae) in Indochina // *Diversity.* – 2021. – V. 13. – №. 5. – P. 218.

187. Yuzefovich, A. P., Artyushin, I. V., Skopin, A. E., Son, N. T., & Kruskop S.V. S. V. Taxonomic diversity of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in mainland Asia // *Zootaxa.* – 2022. – V. 5200. – №. 1. – P. 73-95.

188. Zhang L., Jones G., Zhang J., Zhu G., Parsons S., Rossiter S. J., & Zhang S. Recent surveys of bats (Mammalia: Chiroptera) from China. I. Rhinolophidae and Hipposideridae // *Acta Chiropterologica.* – 2009. – V. 11. – №. 1. – P. 71-88.

189. Zhao H., Ru B., Teeling E.C., Faulkes C.G., Zhang S., Rossiter S.J. Rhodopsin molecular evolution in mammals inhabiting low light environments // *PLoS One.* – 2009. – V. 4. – №. 12. – P. e8326.

190. Zhang C., Sayyari E., Mirarab S. ASTRAL-III: increased scalability and impacts of contracting low support branches // *RECOMB international workshop on comparative genomics.* – Cham : Springer International Publishing, 2017. – P. 53-75.

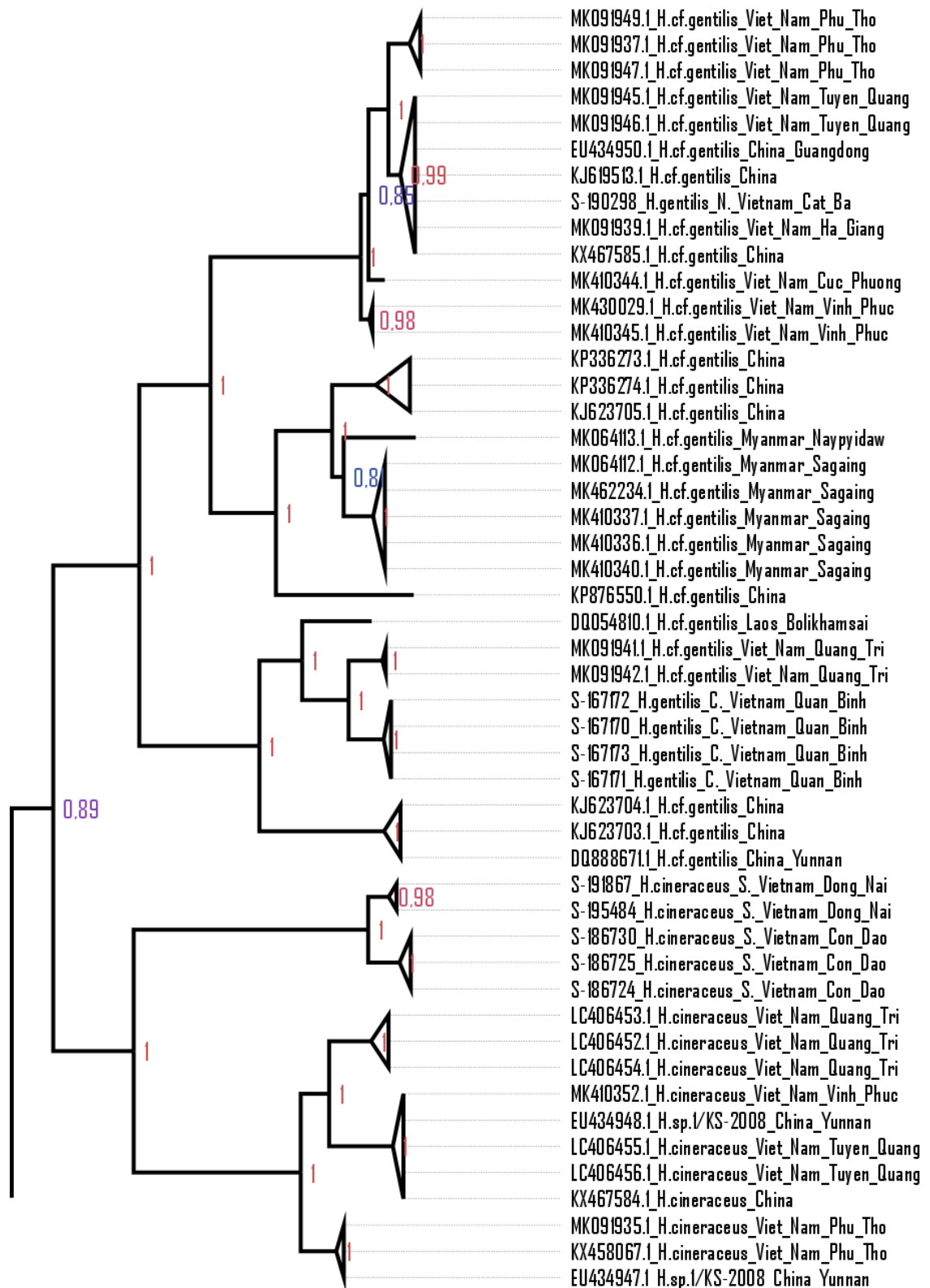
191. Zhang L., Sun K., Liu T., Zhao H., Csorba G., Jin L., Feng J. Multilocus phylogeny and species delimitation within the philippinensis group (Chiroptera: Rhinolophidae) // *Zoologica Scripta.* – 2018. – V. 47. – №. 6. – P. 655-672.

192. Zhang S., Liu Y., Tang J., Ying L., Müller R. Dynamic relationship between noseleaf and pinnae in echolocating hipposiderid bats // *Journal of Experimental Biology.* – 2019. – V. 222. – №. 18. – P. jeb210252.

193. Zhao L.Z., Bu Y.Z., Zhou H.X., Zhou H.W., Zhang Z.X., Niu H.X. Differences in *Hipposideros pomona* from three geographical regions in China based on morphology and molecular sequences data // *Journal of Mammalogy.* – 2015. – V. 96. – №. 6. – P. 1305-1316.



## 10 ПРИЛОЖЕНИЯ

10.1 Данные по гену *CYTB*

**Рисунок 55.** Филогенетические отношения листоносов по гену *CYTB*. Включены только последовательности длинее 900 п.о. **Часть 1.**

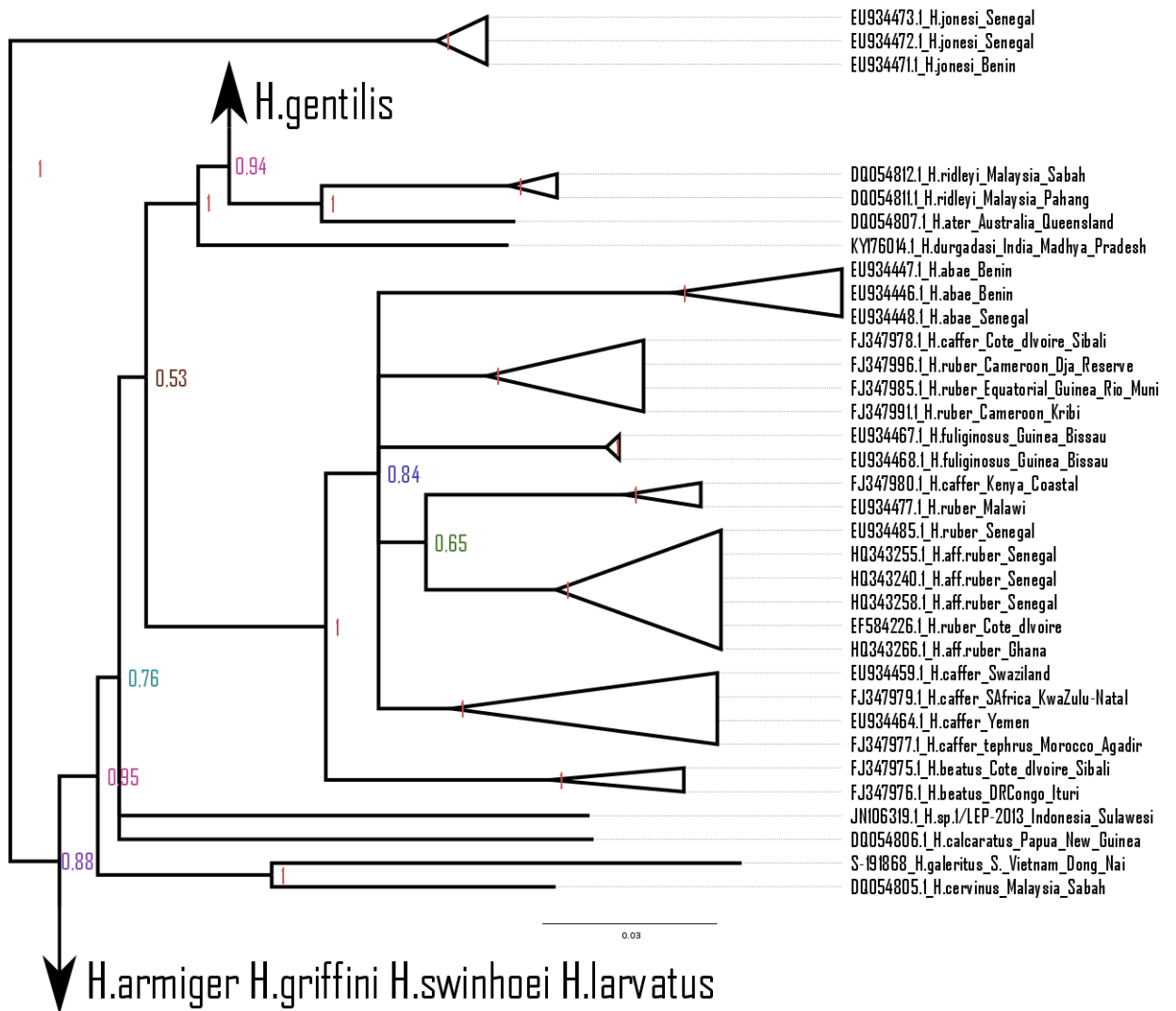


Рисунок 56. Филогенетические отношения листоносов по гену *CYTB*. Часть 2.

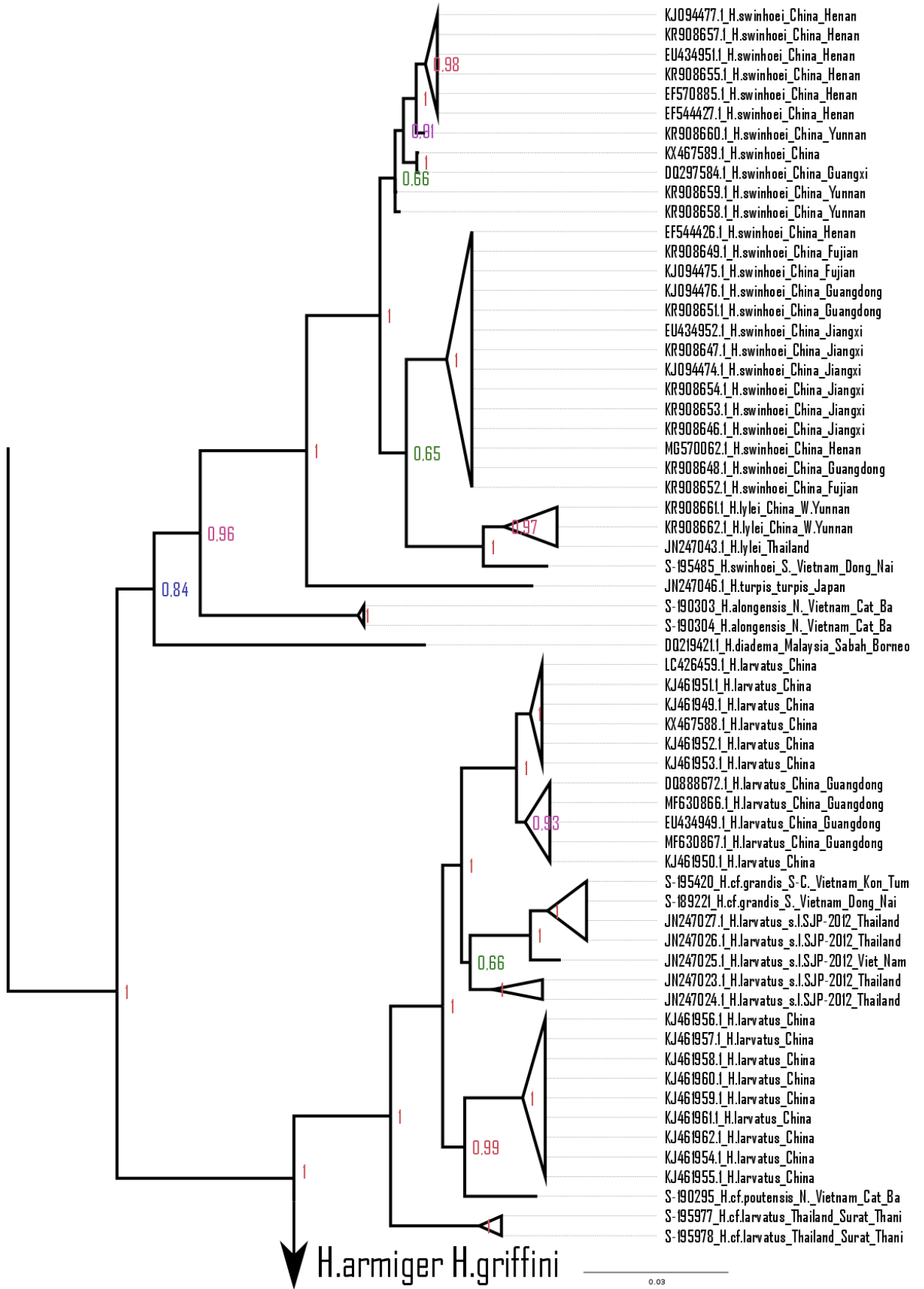


Рисунок 57. Филогенетические отношения листоносов по гену *CYTB*. Часть 3.

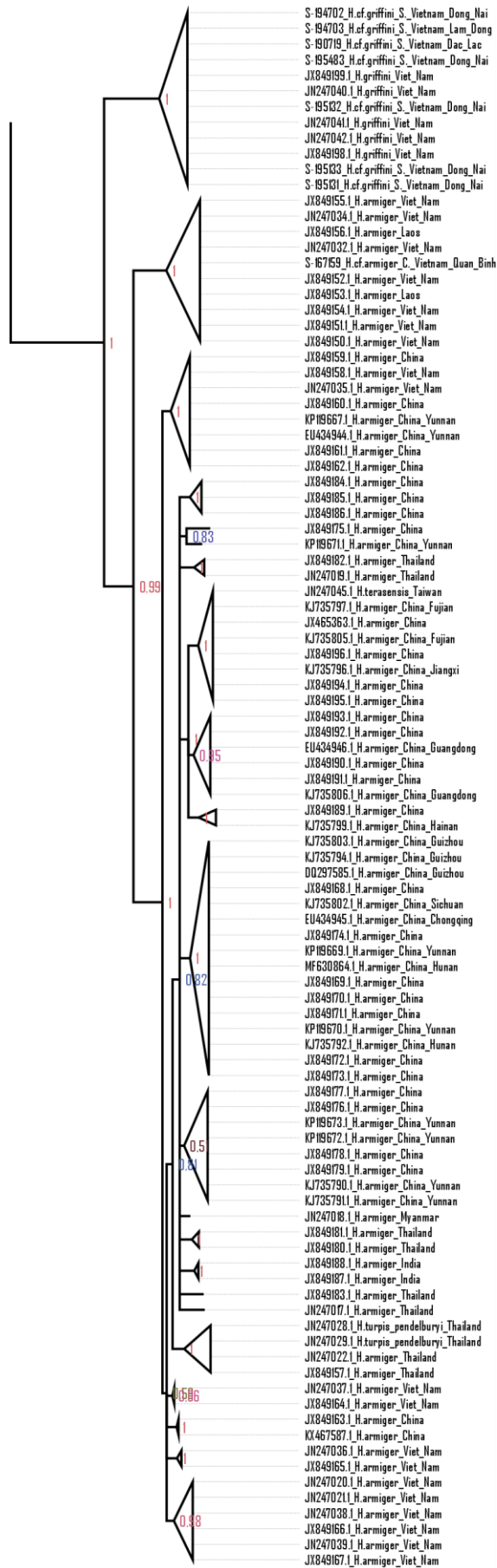
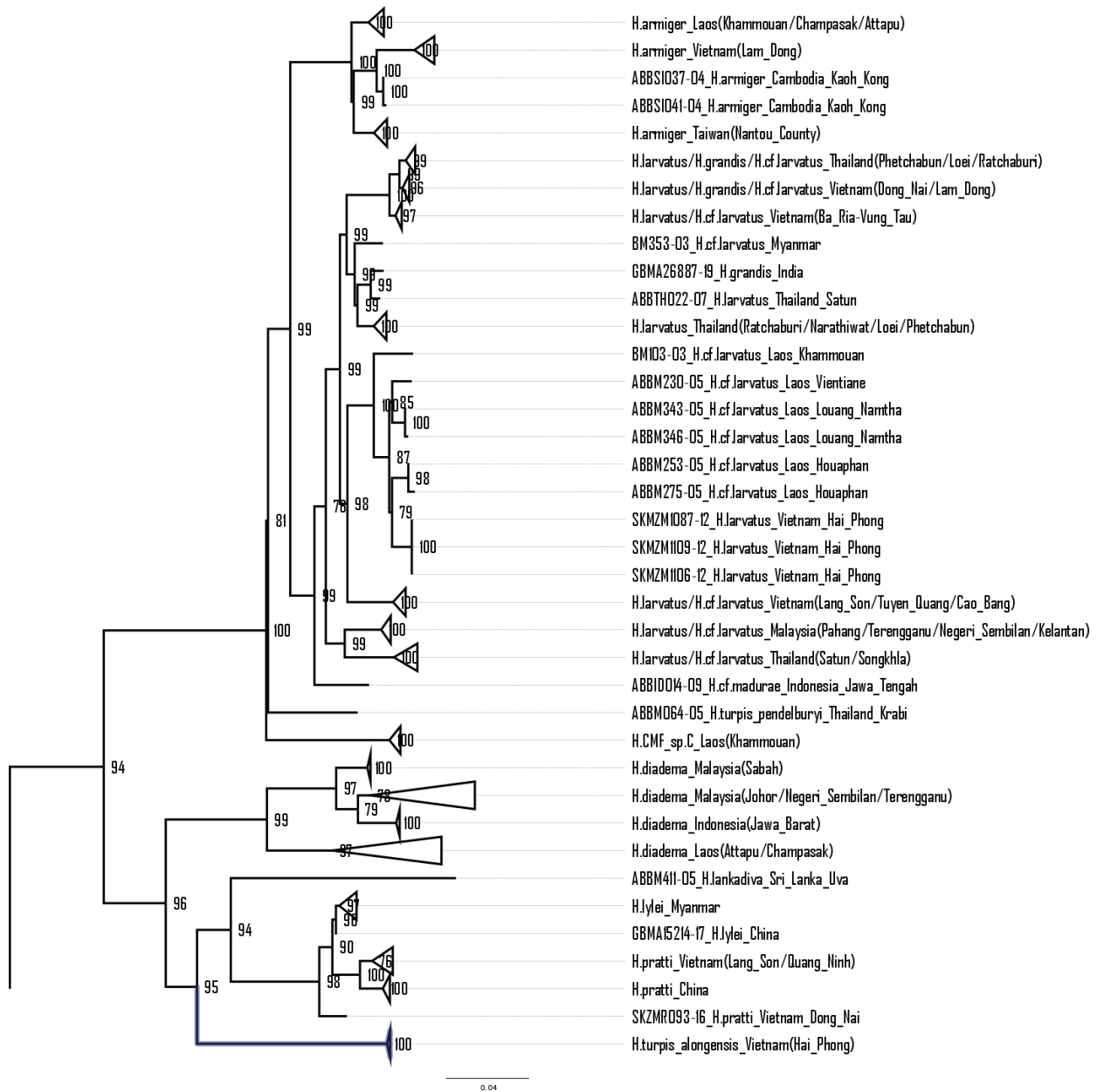


Рисунок 58. Филогенетические отношения листоносоев по гену *CYTB*. Часть 4.

## 10.2 Данные по COI



**Рисунок 59.** Филогенетические отношения листоносов рода *Hipposideros* по гену *COI*. Значения поддержек в узлах вычислены методом ультрабыстрой аппроксимации бутстрепа. **Часть 1.**



**Рисунок 60.** Филогенетические отношения листоносов рода *Hipposideros* по гену *COI*.  
Часть 2.

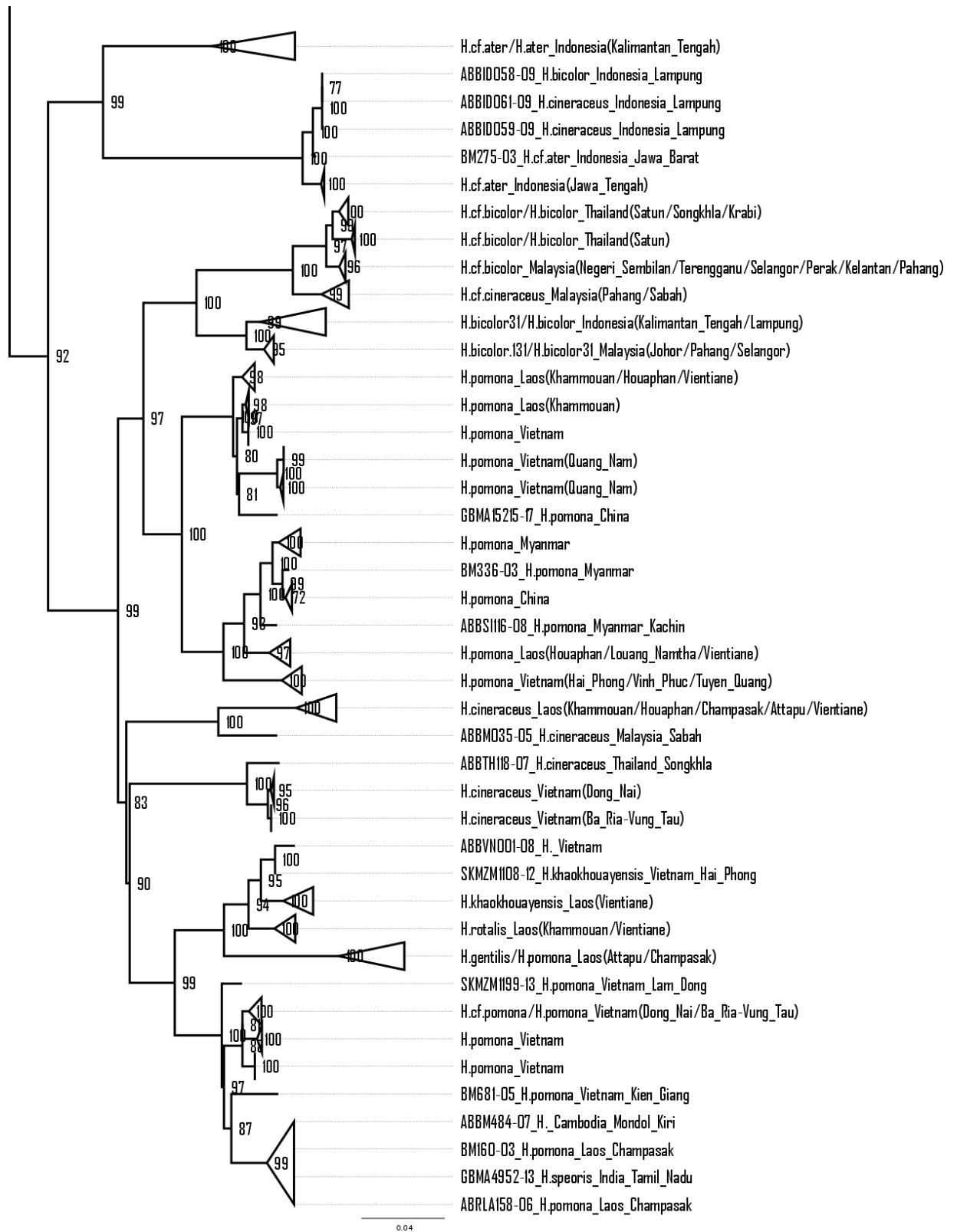


Рисунок 61. Филогенетические отношения листоносов рода *Hipposideros* по гену *COI*.

## 10.3 Данные по ядерным генам

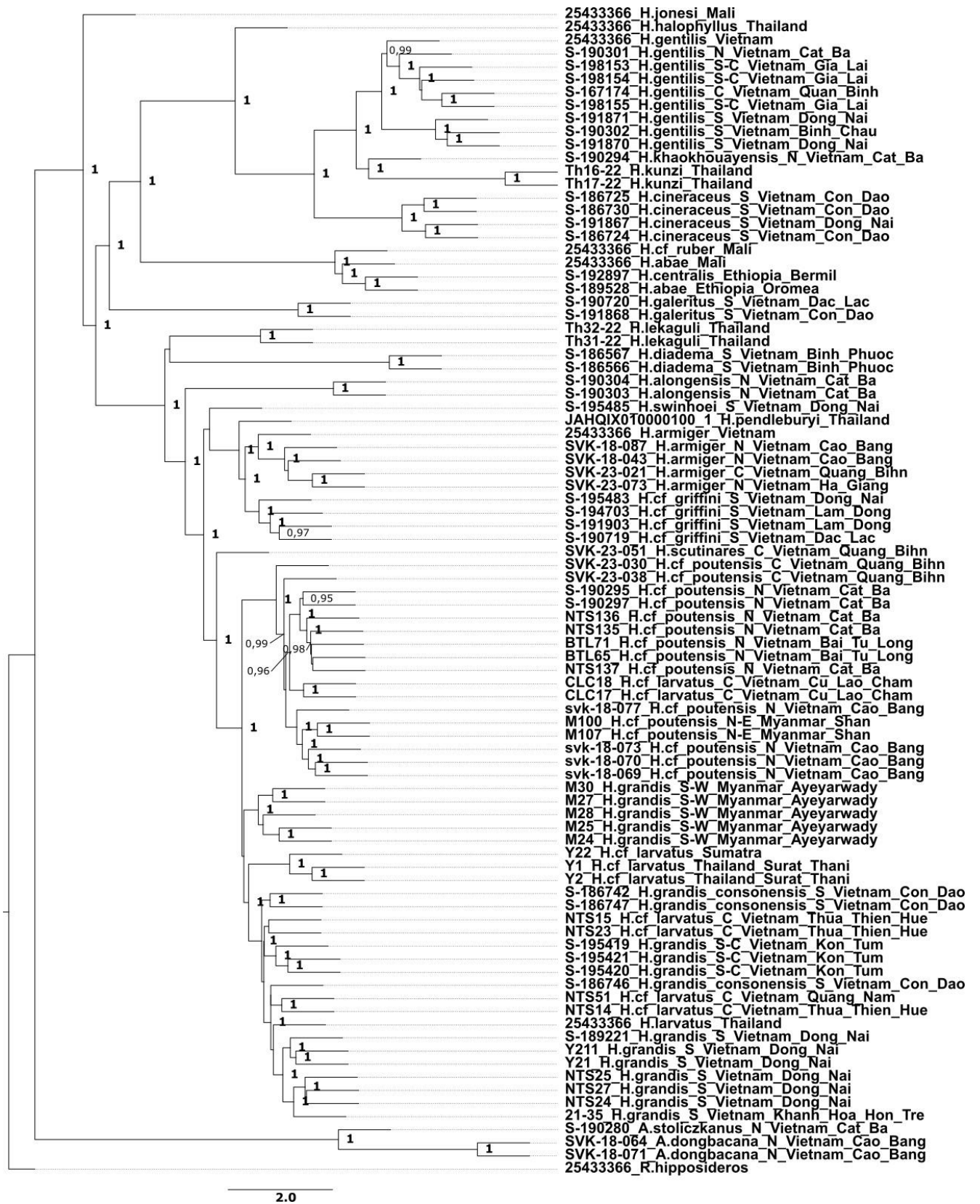


Рисунок 62. Филогенетические отношения листоносов родов *Hipposideros* и *Aselliscus* на объединённой топологии ядерных генов (поддержки – алгоритм ASTRAL, >0.95)



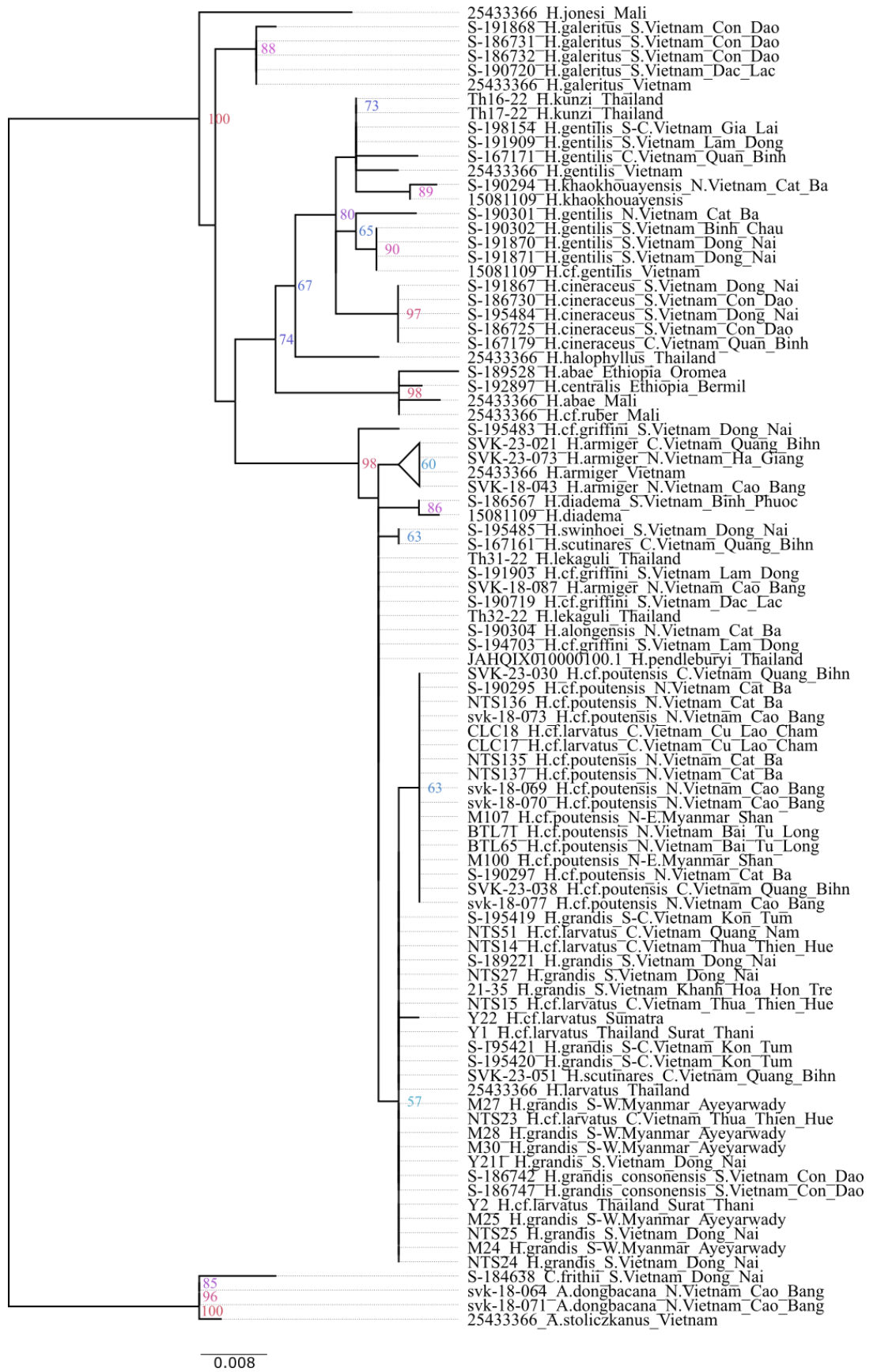


Рисунок 63. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *ABHD11*

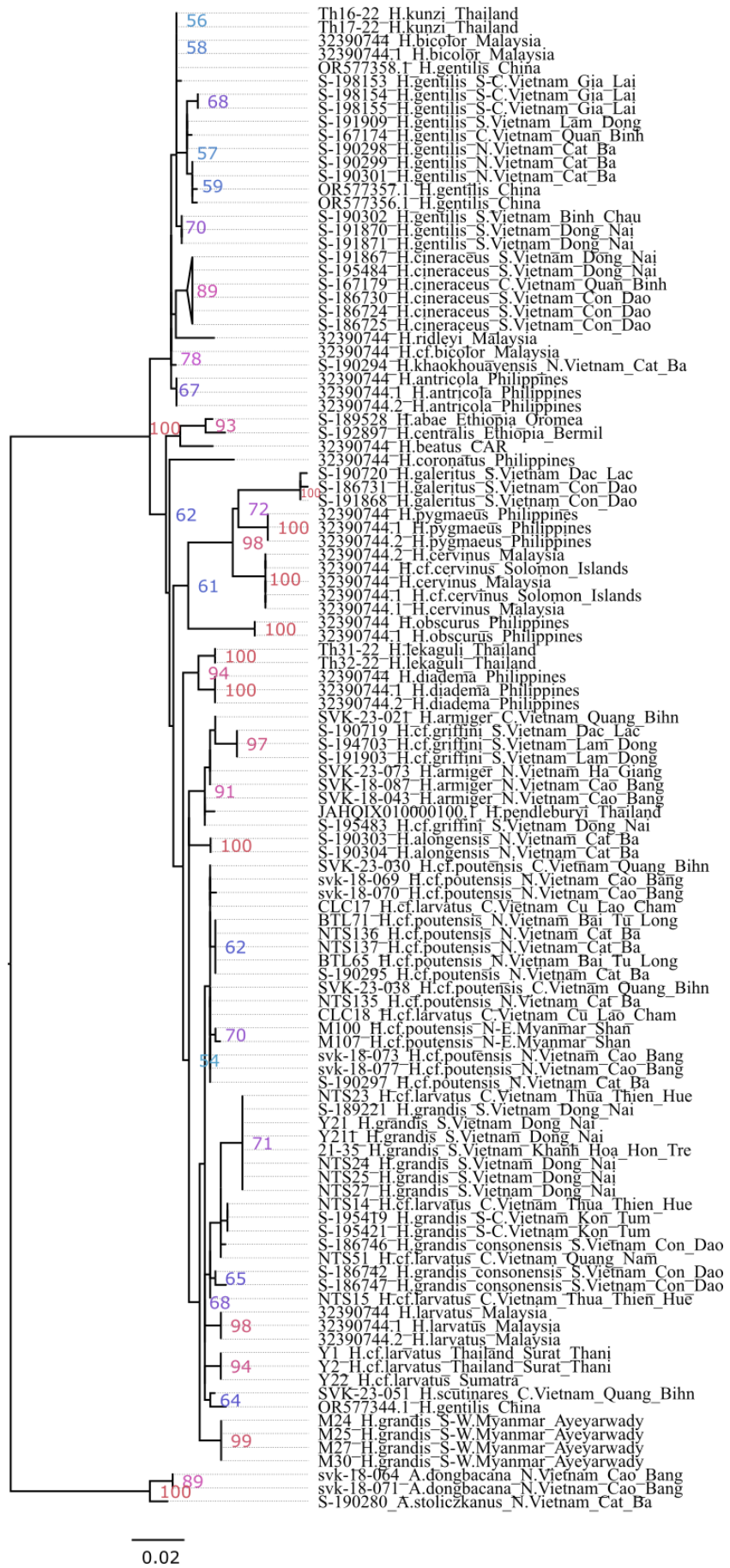


Рисунок 64. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *ACOX2*

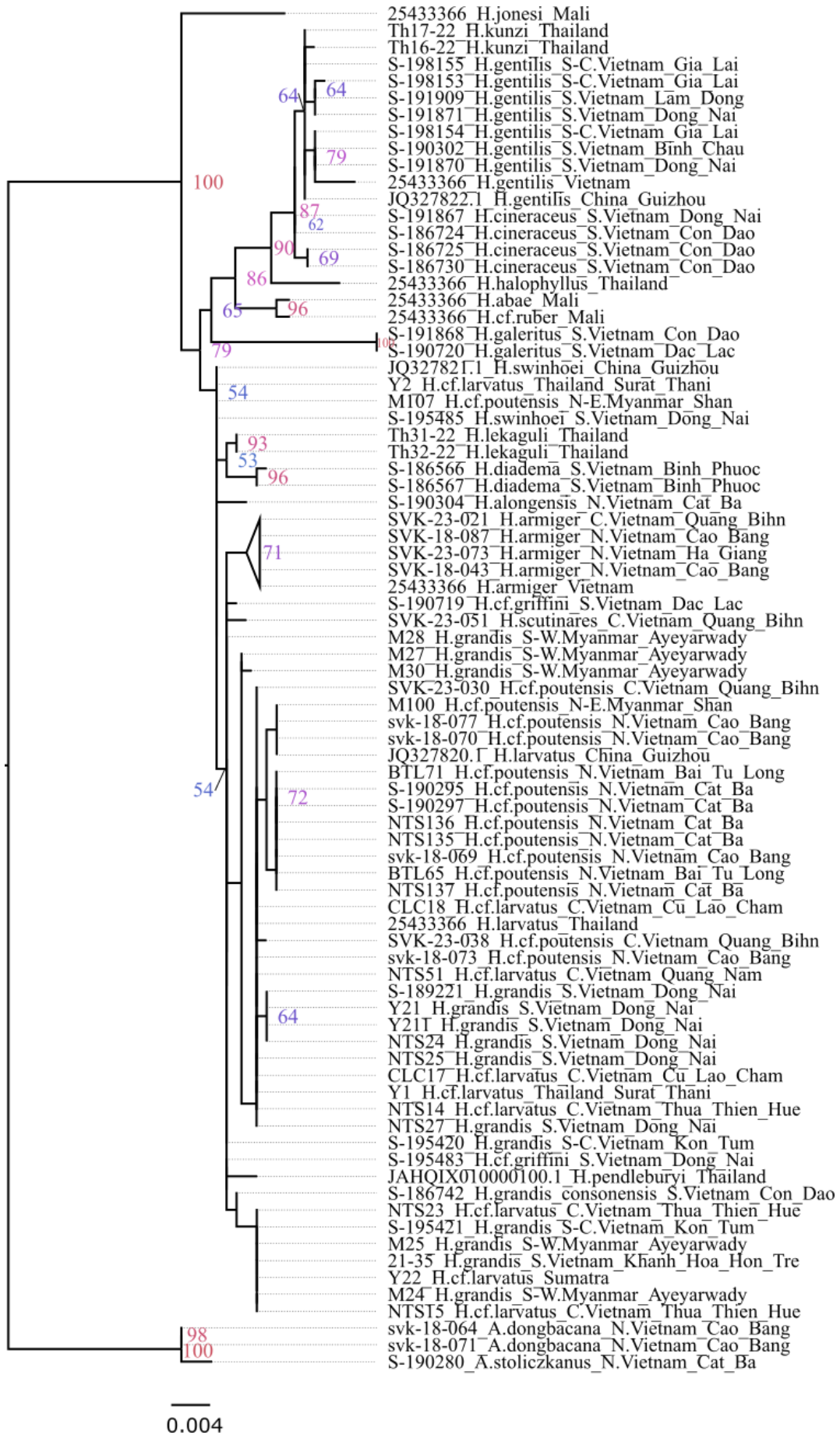


Рисунок 65. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *RAG2*



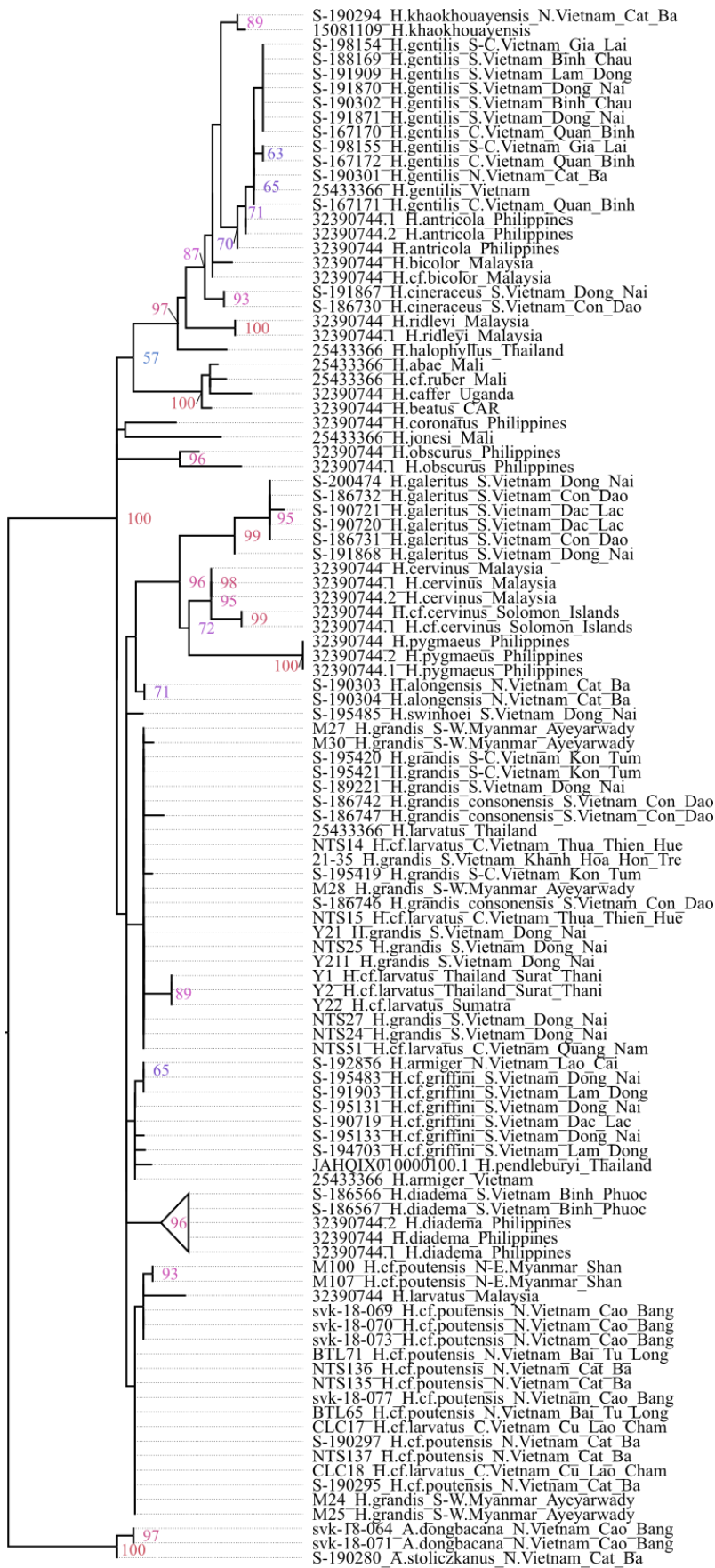


Рисунок 66. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *ROGD1*

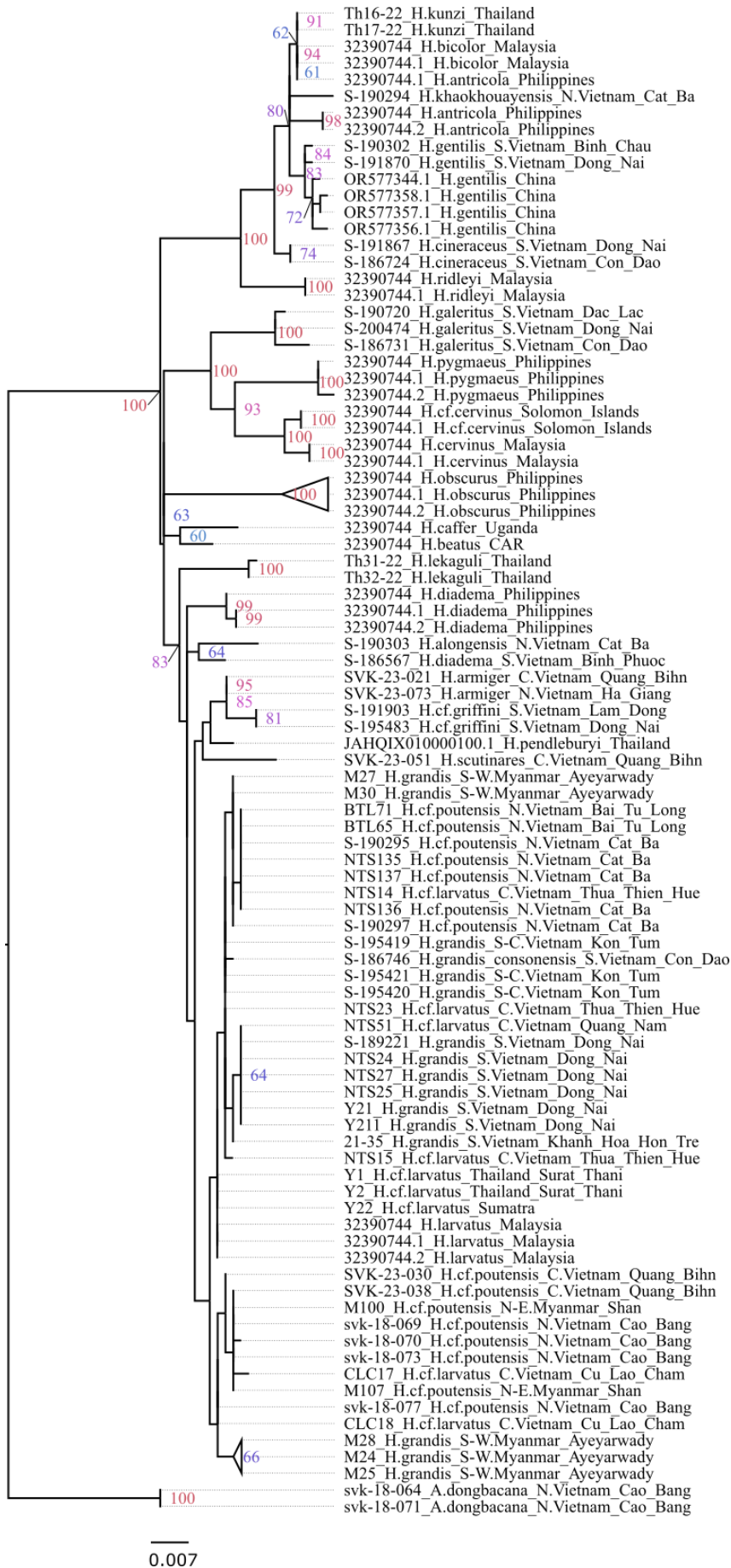


Рисунок 67. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *COPS7A*

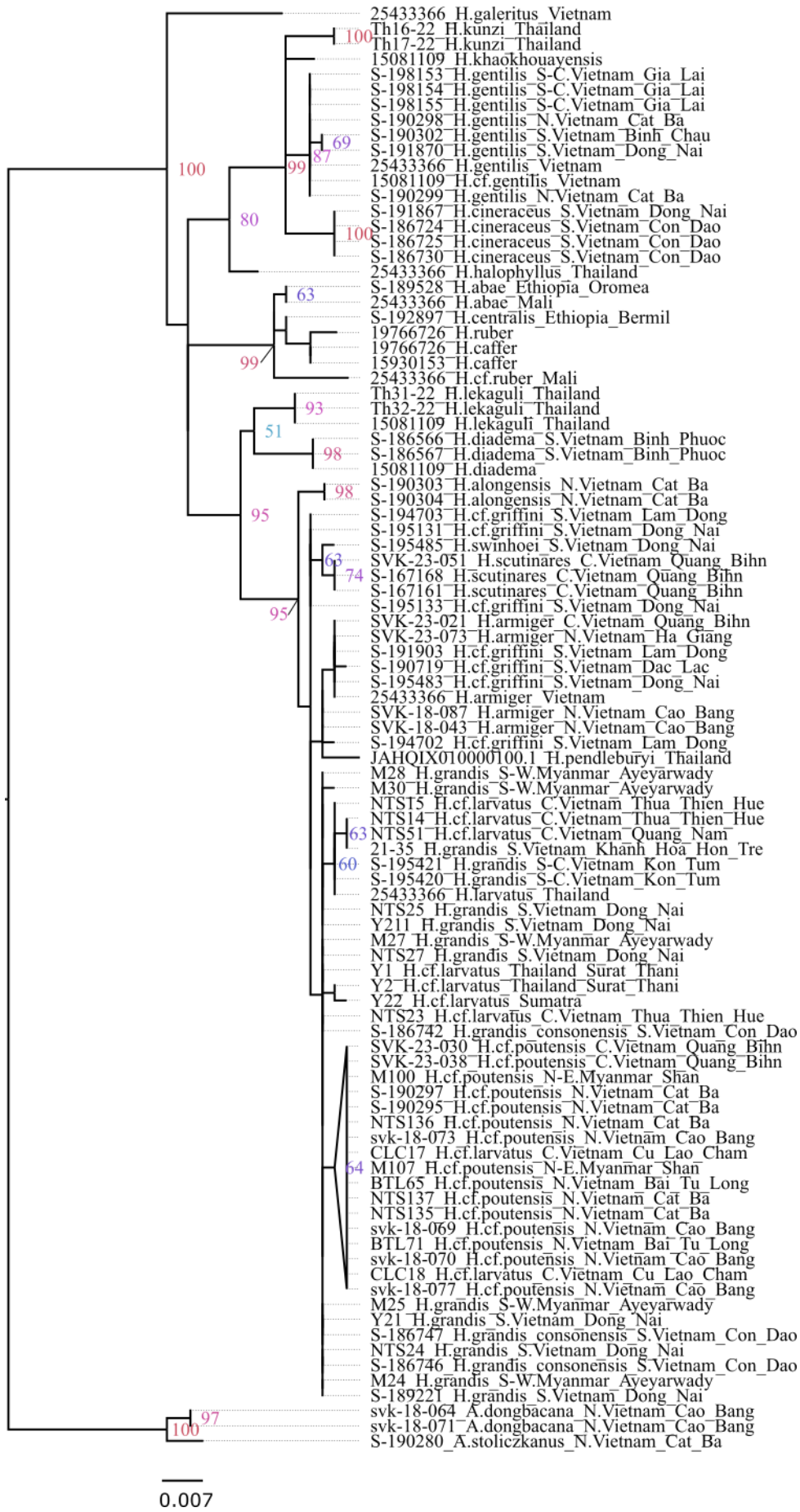


Рисунок 68. Филогенетические отношения внутри рода *Hipposideros* по гену *TSHB*



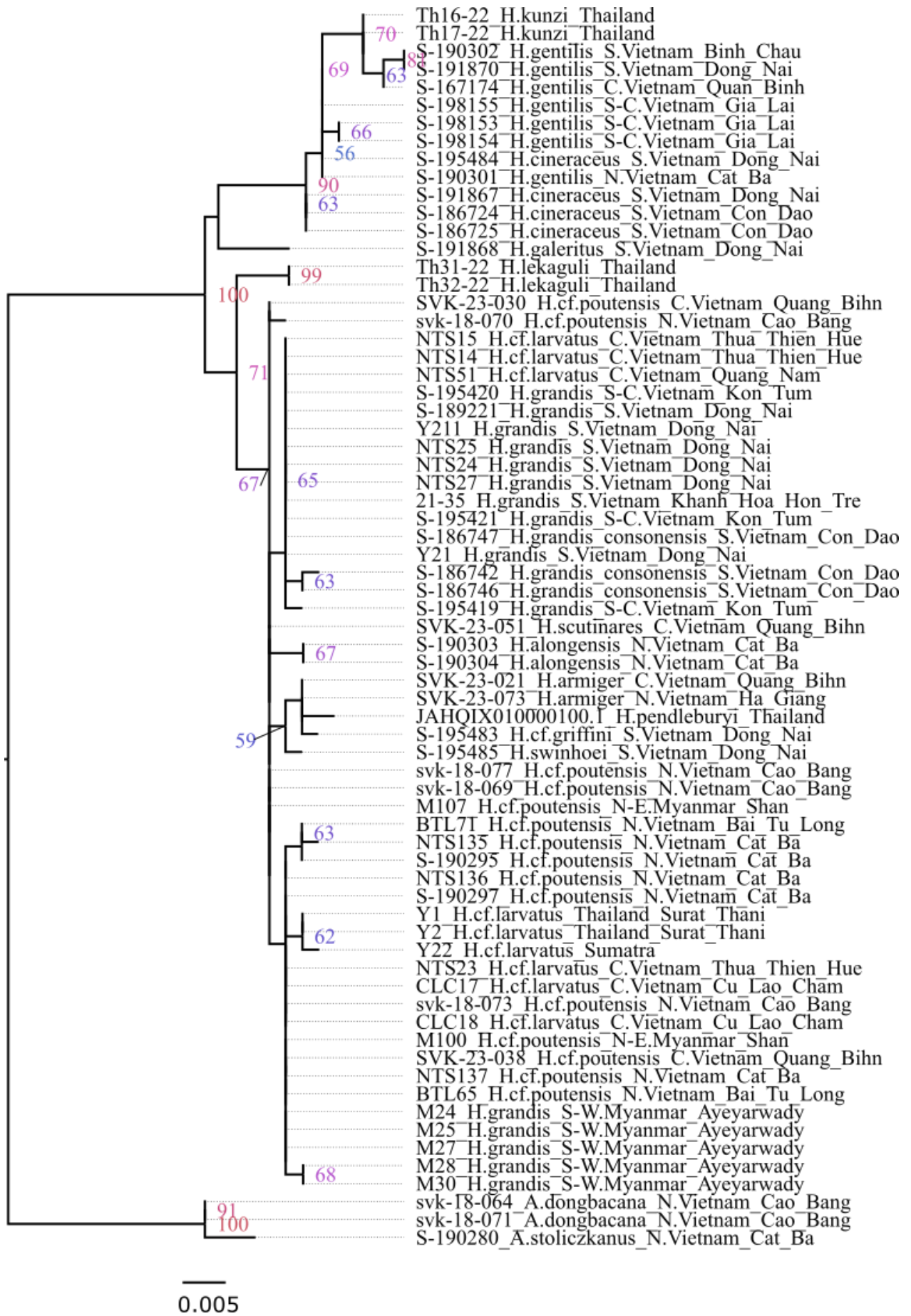


Рисунок 69. Филогенетические отношения внутри рода *Hippiosideros* по гену *SORBS2*





SVK18-070	<i>H. cf. poutensis</i>	N.Vietnam, Cao Bang	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SVK18-073	<i>H. cf. poutensis</i>	N.Vietnam, Cao Bang	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SVK18-077	<i>H. cf. poutensis</i>	N.Vietnam, Cao Bang	+	+	+	+	+	+	+	+	+
VN17 278	<i>H. cf. larvatus</i>	N.Vietnam, Thanh Hoa		+							
VN17 279	<i>H. cf. larvatus</i>	N.Vietnam, Thanh Hoa		+							+
B30061313	<i>H. cf. larvatus</i>	N.Vietnam, Ha Giang									+
NTS23	<i>H. cf. larvatus</i>	Vietnam, Thua Thien Hue				+	+	+		+	+
NTS15	<i>H. cf. larvatus</i>	Vietnam, Thua Thien Hue	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NTS14	<i>H. cf. larvatus</i>	Vietnam, Thua Thien Hue	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NTS51	<i>H. cf. larvatus</i>	C.Vietnam, Quang Nam	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CLC17	<i>H. cf. larvatus</i>	C.Vietnam, Cu Lao Cham	+	+		+	+	+	+	+	+
CLC18	<i>H. cf. larvatus</i>	C.Vietnam, Cu Lao Cham			+	+	+	+	+	+	+
S-189221	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai		+		+	+	+	+	+	+
S-200467	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai							+		+
Y21	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai		+		+	+	+	+	+	+
Y211	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai			+	+	+	+	+	+	+
NTS25	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NTS24	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NTS27	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+		+	+	+	+
S-186741	<i>H. g. consonensis</i>	S.Vietnam, Con Dao	+	+							+
S-186742	<i>H. g. consonensis</i>	S.Vietnam, Con Dao			+			+		+	+
S-186744	<i>H. g. consonensis</i>	S.Vietnam, Con Dao							+		
S-186746	<i>H. g. consonensis</i>	S.Vietnam, Con Dao	+	+			+		+	+	+
S-186747	<i>H. g. consonensis</i>	S.Vietnam, Con Dao	+	+	+	+				+	+
PQ163	<i>H. cf. larvatus</i>	S.Vietnam, Phu Quoc									+
21-35	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Hon Tre	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NTS215	<i>H. grandis</i>	S.Vietnam, Hon Tre		+							
S-195419	<i>H. grandis</i>	S-C.Vietnam, Kon Tum	+		+	+	+	+	+	+	+
S-195420	<i>H. grandis</i>	S-C.Vietnam, Kon Tum	+	+	+		+	+	+	+	+
S-195421	<i>H. grandis</i>	S-C.Vietnam, Kon Tum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S-195977	<i>H. larvatus</i>	Thailand, Surat Thani		+							
S-195978	<i>H. larvatus</i>	Thailand, Surat Thani		+							
Y1	<i>H. larvatus</i>	Thailand, Surat Thani	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Y2	<i>H. larvatus</i>	Thailand, Surat Thani	+	+		+	+	+	+	+	+
Y22	<i>H. larvatus</i>	Indonesia, Siberut	+	+		+	+	+	+	+	+
S-167159	<i>H. armiger</i>	C.Vietnam, Quang Bihn		+							
SVK23-021	<i>H. armiger</i>	C.Vietnam, Quang Bihn		+	+	+	+	+		+	+
SVK23-073	<i>H. armiger</i>	N.Vietnam, Ha Giang		+	+	+	+	+		+	+
SVK18-043	<i>H. armiger</i>	N.Vietnam, Cao Bang			+	+	+				+
SVK18-087	<i>H. armiger</i>	N.Vietnam, Cao Bang			+	+	+				+
S-192856	<i>H. armiger</i>	N.Vietnam, Lao Cai	+						+		
21-68	<i>H. armiger</i>	N. Vietnam	+	+							
21-71	<i>H. armiger</i>	N. Vietnam	+	+							
S-190719	<i>H. cf. griffini</i>	S.Vietnam, Dac Lac	+	+	+	+		+	+		
S-191903	<i>H. cf. griffini</i>	S.Vietnam, Lam Dong	+		+	+	+		+		+
S-194702	<i>H. cf. griffini</i>	S.Vietnam, Lam Dong									+
S-194703	<i>H. cf. griffini</i>	S.Vietnam, Lam Dong	+	+	+	+			+		+
S-195131	<i>H. griffini</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+					+		+

S-195133	<i>H. griffini</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+					+		+
S-195483	<i>H. griffini</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S-195485	<i>H. cf. swinhoei</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+			+	+	+	+
SVK23-051	<i>H. scutinares</i>	C.Vietnam, Quan Binh			+	+	+	+		+	+
S-167161	<i>H. scutinares</i>	C.Vietnam, Quan Binh									+
S-167162	<i>H. scutinares</i>	C.Vietnam, Quan Binh		+							
S-167168	<i>H. scutinares</i>	C.Vietnam, Quan Binh	+								+
S-190303	<i>H. alongensis</i>	N.Vietnam, Cat Ba	+	+		+	+		+	+	+
S-190304	<i>H. alongensis</i>	N.Vietnam, Cat Ba	+	+	+	+		+	+	+	+
Th31-22	<i>H. lekaguli</i>	Thailand, Jala			+	+	+	+		+	+
Th32-22	<i>H. lekaguli</i>	Thailand, Jala			+	+	+	+		+	+
S-186566	<i>H. diadema</i>	S.Vietnam, Binh Phuoc	+	+				+	+		+
S-186567	<i>H. diadema</i>	S.Vietnam, Binh Phuoc	+	+	+		+	+	+		+
Th16-22	<i>H. kunzi</i>	Thailand, Jala			+	+	+	+		+	+
Th17-22	<i>H. kunzi</i>	Thailand, Jala			+	+	+	+		+	+
YAP3	<i>H. bicolor</i>	Thailand, Surat Thani		+							
S-190294	<i>H.khaokhouayensis</i>	N.Vietnam, Cat Ba	+			+	+	+		+	
BTL10	<i>H.khaokhouayensis</i>	N.Vietnam, Bai Tu Long	+		+	+	+	+	+	+	+
S-167170	<i>H. gentilis</i>	C.Vietnam, Quan Binh		+					+		
S-167171	<i>H. gentilis</i>	C.Vietnam, Quan Binh		+					+		
S-167172	<i>H. gentilis</i>	C.Vietnam, Quan Binh		+					+		
S-167174	<i>H. gentilis</i>	C.Vietnam, Quan Binh			+	+			+	+	
S-190298	<i>H. gentilis</i>	N.Vietnam, Cat Ba	+	+		+					+
S-190299	<i>H. gentilis</i>	N.Vietnam, Cat Ba				+					+
S-190301	<i>H. gentilis</i>	N.Vietnam, Cat Ba	+	+	+	+			+	+	
S-190302	<i>H. gentilis</i>	S. Vietnam, Binh Chau		+	+	+	+		+	+	+
S-191870	<i>H. gentilis</i>	S. Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S-191871	<i>H. gentilis</i>	S. Vietnam, Dong Nai			+	+		+	+		
S-198153	<i>H. gentilis</i>	S-C.Vietnam, Ga Lai	+			+		+		+	+
S-198154	<i>H. gentilis</i>	S-C.Vietnam, Ga Lai			+	+		+	+	+	+
S-198155	<i>H. gentilis</i>	S-C.Vietnam, Ga Lai	+			+		+	+	+	+
21-47	<i>H. gentilis</i>	S.Vietnam, Hon Tre	+								
21-49	<i>H. gentilis</i>	S.Vietnam, Hon Tre	+								
21-59	<i>H. gentilis</i>	S.Vietnam, Hon Tre	+								
S-167178	<i>H. cineraceus</i>	C.Vietnam, Quan Binh	+								
S-167179	<i>H. cineraceus</i>	C.Vietnam, Quan Binh			+	+					
S-186724	<i>H. cineraceus</i>	S.Vietnam, Con Dao		+		+	+	+		+	+
S-186725	<i>H. cineraceus</i>	S.Vietnam, Con Dao	+	+	+	+		+		+	+
S-186730	<i>H. cineraceus</i>	S.Vietnam, Con Dao	+	+	+	+		+	+		+
S-191867	<i>H. cineraceus</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+	+	+		+	+
S-195484	<i>H. cineraceus</i>	S.Vietnam, Dong Nai	+	+	+	+				+	
S-189528	<i>H. abae</i>	Ethiopia, Oromea			+	+					+
9/19 a3	<i>H. abae</i>	Equatorial Guinea		+							
S-192897	<i>H. centralis</i>	Ethiopia, Bermil			+	+					+
S-200474	<i>H. galeritus</i>	S.Vietnam, Dong Nai					+		+		
S-191868	<i>H. galeritus</i>	S.Vietnam, Dong Nai		+	+	+			+	+	
S-186731	<i>H. galeritus</i>	S.Vietnam, Con Dao			+		+		+		
S-186732	<i>H. galeritus</i>	S.Vietnam, Con Dao			+	+			+		



<i>H. grandis</i> sp.1	<i>H. poutensis</i>	0,08
<i>H. grandis</i> sp.1	<i>H. grandis</i> sp.2	0,09
<i>H. poutensis</i>	<i>H. grandis</i> sp.2	0,04
<i>H. grandis</i> sp.1	<i>H. larvatus</i>	0,08
<i>H. poutensis</i>	<i>H. larvatus</i>	0,05
<i>H. grandis</i> sp.2	<i>H. larvatus</i>	0,06
<i>H. cf. swinhoei</i>	<i>H. scutinares</i>	0,04
<i>H. grandis</i> sp.1	<i>H. armiger</i>	0,08
<i>H. armiger</i>	<i>H. griffini</i>	0,04
<i>H. bicolor</i>	<i>H. gentilis</i>	0,10
<i>H. bicolor</i>	<i>H. cineraceus</i>	0,09
<i>H. gentilis</i>	<i>H. cineraceus</i>	0,09
<i>H. diadema</i>	<i>H. lekaguli</i>	0,10
<i>H. diadema</i>	<i>H. lankadiva</i>	0,09
<i>H. lekaguli</i>	<i>H. lankadiva</i>	0,10
<i>H. cf. swinhoei</i>	<i>H. swinhoei</i>	0,04
<i>H. scutinares</i>	<i>H. swinhoei</i>	0,02
<i>H. cf. swinhoei</i>	<i>H. lylei</i>	0,03
<i>H. scutinares</i>	<i>H. lylei</i>	0,04
<i>H. swinhoei</i>	<i>H. lylei</i>	0,04
<i>H. armiger</i>	<i>H. turpis</i>	0,12
<i>H. griffini</i>	<i>H. turpis</i>	0,12
<i>H. armiger</i>	<i>H. pendleburyi</i>	0,02
<i>H. griffini</i>	<i>H. pendleburyi</i>	0,04
<i>H. turpis</i>	<i>H. pendleburyi</i>	0,12
<i>H. calcaratus</i>	<i>H. coronatus</i>	0,11
<i>H. galeritus</i>	<i>H. cervinus</i>	0,11
<i>H. galeritus</i>	<i>H. pygmaeus</i>	0,12
<i>H. cervinus</i>	<i>H. pygmaeus</i>	0,12
<i>H. abae</i>	<i>H. fuliginosus</i>	0,10
<i>H. abae</i>	<i>H. beatus</i>	0,11
<i>H. fuliginosus</i>	<i>H. beatus</i>	0,09
<i>H. abae</i>	<i>H. ruber</i>	0,10
<i>H. fuliginosus</i>	<i>H. ruber</i>	0,08
<i>H. beatus</i>	<i>H. ruber</i>	0,10
<i>H. abae</i>	<i>H. caffer</i>	0,10
<i>H. fuliginosus</i>	<i>H. caffer</i>	0,08
<i>H. beatus</i>	<i>H. caffer</i>	0,10
<i>H. ruber</i>	<i>H. caffer</i>	0,07
<i>H. bicolor</i>	<i>H. ater</i>	0,11
<i>H. gentilis</i>	<i>H. ater</i>	0,11
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. ater</i>	0,11
<i>H. bicolor</i>	<i>H. antricola</i>	0,09
<i>H. gentilis</i>	<i>H. antricola</i>	0,11
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. antricola</i>	0,09
<i>H. ater</i>	<i>H. antricola</i>	0,11
<i>H. bicolor</i>	<i>H. dyacorum</i>	0,10
<i>H. gentilis</i>	<i>H. dyacorum</i>	0,11
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. dyacorum</i>	0,11
<i>H. ater</i>	<i>H. dyacorum</i>	0,11
<i>H. antricola</i>	<i>H. dyacorum</i>	0,10

<i>H. bicolor</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,11
<i>H. gentilis</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,11
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,10
<i>H. ater</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,11
<i>H. antricola</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,10
<i>H. dyacorum</i>	<i>H. halophyllus</i>	0,10
<i>H. bicolor</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,10
<i>H. gentilis</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,11
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,11
<i>H. ater</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,10
<i>H. antricola</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,12
<i>H. dyacorum</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,10
<i>H. halophyllus</i>	<i>H. rydleyi</i>	0,10
<i>H. bicolor</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,11
<i>H. gentilis</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,12
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,11
<i>H. ater</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,11
<i>H. antricola</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,12
<i>H. dyacorum</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,10
<i>H. halophyllus</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,11
<i>H. rydleyi</i>	<i>H. durgadasi</i>	0,10
<i>H. bicolor</i>	<i>H. rotalis</i>	0,11
<i>H. gentilis</i>	<i>H. rotalis</i>	0,09
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. rotalis</i>	0,10
<i>H. ater</i>	<i>H. rotalis</i>	0,10
<i>H. antricola</i>	<i>H. rotalis</i>	0,10
<i>H. dyacorum</i>	<i>H. rotalis</i>	0,10
<i>H. halophyllus</i>	<i>H. rotalis</i>	0,11
<i>H. rydleyi</i>	<i>H. rotalis</i>	0,11
<i>H. durgadasi</i>	<i>H. rotalis</i>	0,12
<i>H. bicolor</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,10
<i>H. gentilis</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,09
<i>H. cineraceus</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,10
<i>H. ater</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,11
<i>H. antricola</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,10
<i>H. dyacorum</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,10
<i>H. halophyllus</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,11
<i>H. rydleyi</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,11
<i>H. durgadasi</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,12
<i>H. rotalis</i>	<i>H. khaokhouayensis</i>	0,04
<i>H. jonesi</i>	<i>H. marisae</i>	0,09

**Таблица 11.** Дистанции между видами *H. gentilis* и *H. cineraceus* (значения дистанций представлены снизу от диагонали/сверху – станд. откл.) (из Yuzefovich et al., 2021)

	<i>H. rotalis</i>	<i>H. khaokhoungensis</i>	<i>H. cineraceus</i> C. Vietnam	<i>H. cineraceus</i> S. Vietnam	<i>H. cineraceus</i> Malaysia	<i>H. gentilis</i> S. Vietnam	<i>H. gentilis</i> S-C. Vietnam	<i>H. gentilis</i> C. Vietnam	<i>H. gentilis</i> N. Vietnam	<i>H. gentilis</i> Yunnan	<i>H. gentilis</i> Hainan	<i>H. gentilis</i> Laos
<i>H. rotalis</i>												
<i>H. kha</i>	0.0402	0.0054	0.0084	0.0093	0.0080	0.0072	0.0082	0.0086	0.0088	0.0082	0.0086	0.0085
<i>H. cin</i> C. Vietnam	0.1021	0.0968	0.0087	0.0094	0.0081	0.0081	0.0087	0.0090	0.0088	0.0082	0.0091	0.0089
<i>H. cin</i> S. Vietnam	0.0988	0.0977	0.0076	0.0076	0.0071	0.0088	0.0093	0.0073	0.0083	0.0073	0.0079	0.0073
<i>H. cin</i> Malaysia	0.1092	0.1068	0.0803	0.0989	0.0076	0.0091	0.0094	0.0089	0.0087	0.0077	0.0086	0.0087
<i>H. gen</i> S. Vietnam	0.0753	0.0771	0.0965	0.0989	0.1028	0.0079	0.0087	0.0075	0.0079	0.0070	0.0080	0.0080
<i>H. gen</i> S-C. Vietnam	0.0683	0.0726	0.0953	0.0991	0.1037	0.0874	0.0095	0.0089	0.0088	0.0080	0.0089	0.0091
<i>H. gen</i> C. Vietnam	0.1007	0.0960	0.0886	0.0933	0.0988	0.0957	0.0985	0.0092	0.0093	0.0089	0.0092	0.0094
<i>H. gen</i> N. Vietnam	0.0980	0.0961	0.0904	0.0944	0.1018	0.0921	0.0964	0.0739	0.0076	0.0061	0.0082	0.0079
<i>H. gen</i> Yunnan	0.0994	0.0949	0.0896	0.0874	0.0981	0.0933	0.0934	0.0663	0.0583	0.0065	0.0056	0.0069
<i>H. gen</i> Hainan	0.1039	0.0989	0.0891	0.0911	0.1033	0.0977	0.0951	0.0417	0.0781	0.0769	0.0069	0.0058
<i>H. gen</i> Laos	0.0976	0.0937	0.0862	0.0904	0.1040	0.0973	0.1020	0.0266	0.0797	0.0722	0.0412	