

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Жукова Светлана Сергеевна

Систематика и филогенетические взаимоотношения

настоящих нетопырей и родственных таксонов

(Pipistrellini, Vespertilionidae, Chiroptera)

1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Кандидат биологических наук

Сергей Вадимович Крускоп

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1.1. АКТУАЛЬНОСТЬ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	4
1.2. СТЕПЕНЬ РАЗРАБОТАННОСТИ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	7
1.3. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ.....	8
1.4. ОБЪЕКТ И ПРЕДМЕТ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	9
1.5. НАУЧНАЯ НОВИЗНА.....	9
1.6. ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАБОТЫ.....	10
1.7. МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	10
1.8. ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ.....	11
1.9. ЛИЧНЫЙ ВКЛАД АВТОРА.....	11
1.10. СТЕПЕНЬ ДОСТОВЕРНОСТИ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	12
1.11. АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ.....	12
1.12. ПУБЛИКАЦИИ.....	13
1.13. СТРУКТУРА И ОБЪЁМ ДИССЕРТАЦИИ.....	14
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	15
2.1. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ РОДА <i>PIPISTRELLUS</i> ДО 1980-Х.....	17
2.1.1. Внешний вид и зубная система.....	17
2.1.2. Строение бакулюма как диагностический и таксономический признак.....	23
2.2. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ РОДА <i>PIPISTRELLUS</i> С 1980-Х ДО 2000-Х.....	28
2.2.1. Кариологические методы.....	28
2.2.2. Анализ эхолокационных сигналов.....	34
2.2.3. Аллозимный электрофорез.....	35
2.3. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ РОДА <i>PIPISTRELLUS</i> И ТРИБЫ <i>PIPISTRELLINI</i> В XXI ВЕКЕ.....	37
2.3.1. Особенности получения и применения генетических данных.....	37
2.3.2. Понятие вида и рода в рамках генетических исследований.....	39
2.3.3. Гены, применяемые в филогенетических исследованиях.....	41
2.3.4. Палеонтологические данные.....	45
2.3.5. Современная классификация трибы <i>Pipistrellini</i>	49
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	61
3.1. СБОР МАТЕРИАЛА.....	61
3.2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	63
3.2.1. Выделение ДНК.....	63
3.2.2. Постановка ПЦР и секвенирование.....	64
3.2.3. Филогенетический анализ и оценка времён дивергенций.....	65
3.2.4. Получение митогенома <i>G. bicephalus</i>	66
3.3. Морфологические данные.....	68
РЕЗУЛЬТАТЫ.....	72
4.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ТРИБЫ <i>PIPISTRELLINI</i>	72
4.1.1. Филогенетические отношения по данным митохондриальной ДНК.....	72
4.1.2. Филогенетические отношения по данным ядерной ДНК.....	77
4.1.3. Времена дивергенции внутри трибы <i>Pipistrellini</i>	81
4.1.4. Криптическое разнообразие.....	82

4.1.5. Морфометрический анализ	85
4.1.6. Морфология зубной системы	86
4.1.7. Морфология бакулюма	91
ОБСУЖДЕНИЕ	93
5.1. ПАРАФИЛИЯ РОДА <i>PIPISTRELLUS</i> И СТАТУС «ВОСТОЧНЫХ» НЕТОПЫРЕЙ.....	93
5.2. ПОЛОЖЕНИЕ <i>PIPISTRELLUS NATHUSII</i>	97
5.3. ПОЛОЖЕНИЕ <i>SCOTOZOUS DORMERI</i>	98
5.4. СОСТАВ ТРИБЫ <i>PIPISTRELLINI</i> И ПОЛОЖЕНИЕ РОДА <i>VESPERTILIO</i>	99
5.5. Род <i>PIPISTRELLUS</i> KAUP, 1829	103
5.6. Род <i>ALIONOCTULA</i> KRUSKOP, SOLOVYEVA & KAZNADZEY, 2018	108
5.7. Род <i>NYCTALUS</i> BOWDICH, 1825	113
5.8. Род <i>GLISCHROPUS</i> DOBSON, 1875	114
5.9. РОДЫ <i>SCOTOECUS</i> THOMAS, 1901 И <i>VANSONIA</i> ROBERTS, 1946	115
5.10. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ТРИБЕ <i>PIPISTRELLINI</i>	117
5.11. КРИПТИЧЕСКИЕ И СПОРНЫЕ ВИДЫ В СОСТАВЕ <i>PIPISTRELLUS</i> И <i>ALIONOCTULA</i> ..	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	124
ВЫВОДЫ	125
БЛАГОДАРНОСТИ	127
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	128
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	157

ВВЕДЕНИЕ

1.1. Актуальность темы исследования

Отряд Рукокрылые (Chiroptera) представляет собой одну из наиболее специализированных и разнообразных групп млекопитающих. Представители отряда распространились практически по всему земному шару, кроме Антарктиды и ряда океанических островов, демонстрируя широкую адаптивную радиацию группы (Teeling et al., 2018; Guan et al., 2025). В последние десятилетия рукокрылые стали объектом междисциплинарных исследований, привлекающих внимание не только териологов и систематиков, но также экологов, эпидемиологов, биомехаников, инженеров-акустиков и иных специалистов. Комплексный подход к изучению этой группы позволил существенно расширить представления об их эволюции, физиологии и взаимодействии с окружающей средой. Вместе с тем среди рукокрылых существуют группы, которые характеризуются выраженным морфологическим сходством, что на протяжении длительного этапа изучения группы существенно затрудняло их таксономическую идентификацию и привело к формированию множества систем классификации (Tate, 1942; Ellerman and Morrison-Scott, 1966; Hill and Harrison, 1987; Koopman, 1994 и др.).

До появления молекулярных методов важную роль в систематике рукокрылых играли морфологические работы, посвящённые строению зубной системы (Menu, 1984, 1985; Horáček and Hanák, 1985-1986) и бакулюмов (Heller and Volleth, 1984; Hill and Harrison, 1987; Heller and Volleth, 1994; Benda, Tsytsulina, 2000), а кроме того – исследования кариологии (Bickham, 1979b; Baker and Bickham, 1980; Volleth et al., 2001) и особенностей эхолокации (Jones, Parris, 1993; Jones and Barratt, 1999). С конца 1990-х годов в систематике этой группы начал набирать силу другой подход, основанный на анализе молекулярных маркеров, что постепенно привело к пересмотру предыдущей таксономической системы (Teeling et al., 2005; Jones, Teeling, 2006). В современной систематике рукокрылых значимое место

занимает интегративный подход, позволяющий объединять данные разных дисциплин для построения более надёжной классификации (Görföl et al., 2020; Tu et al., 2021; Torrent et al., 2025).

На уровне семейств и родов рукокрылых молекулярная систематика позволила уточнить границы таксонов, выявить случаи парафилии, а кроме того, обнаружить ранее неописанные криптические виды (Koubínová et al., 2013; Amador et al., 2018; Guan et al., 2025). Особенно показательными стали исследования семейства гладконосых летучих мышей (Vespertilionidae), где внешнее сходство нередко маскирует глубокие генетические различия, например, среди кожанов (Roehrs et al., 2010; Kruskop et al., 2012). Подобная картина применима и для рода *Pipistrellus*, в котором долгое время объединяли всех мелких короткомордых представителей подсемейства Vespertilioninae с двумя парами верхних и нижних предкоренных зубов и двумя парами верхних резцов (с некоторыми вариациями) (Tate, 1942). В дальнейшем для представителей этого обширного рода в иностранной литературе введено название «летучие мыши, похожие на нетопырей» (*Pipistrellus*-like bats: Volleth et al., 2001; Monadjem et al., 2021b). К концу XX века многие таксоны были исключены из рода *Pipistrellus* и приобрели ранг самостоятельных родов. Часть из них, например, *Arielulus* (Csorba and Lee, 1999), *Parastrellus* (Hofer and Van Den Bussche, 2003; Stadelmann et al., 2004) и *Perimyotis* (Menu, 1984), судя по современным данным (Roehrs et al., 2010; Koubínová et al., 2013; Torrent et al., 2025), не находятся в близком родстве к трибе Pipistrellini. Другие роды включены в сестринскую ей трибу Vespertilionini (*Falsistrellus*, *Vespadelus*: Kitchener et al., 1986; Morales et al., 1991; Volleth, Tidemann, 1991; *Hypsugo*: Ruedi and Arlettaz, 1991; *Neoromicia*: Volleth et al., 2001; Kearney et al., 2002 и др.). Несмотря на множество изменений, которые произошли с родом нетопырей, его филогенетическая история по-прежнему требует уточнения. В ряде работ 2010-2020-х годов показана парафилетичная структура рода *Pipistrellus* относительно *Nyctalus* и *Glischropus* (Roehrs et al., 2010; Heaney et al., 2012; Koubínová et al., 2013; Kruskop et al., 2018). Из филогенетических реконструкций в некоторых работах

предполагается наличие неописанных таксонов (Monadjem et al., 2021b). Более того, систематика трибы Pipistrellini в целом остаётся недостаточно разработанной, а реконструкции филогенетических взаимоотношений между входящими в неё таксонами демонстрируют существенные расхождения (Koubínová et al., 2013; Benda et al., 2016; Monadjem et al., 2021b). В ряде работ к базальной линии трибы относят типовой род семейства, вследствие чего название трибы также нестабильно (Roehrs, 2009; Lack et al., 2010).

Нетопыри относятся к одним из самых экологически успешных рукокрылых умеренных и тропических зон Старого Света. Эти летучие мыши встречаются от островов Северной Атлантики до Японии и от Скандинавских стран до юга Африканского континента (Mayer and von Helversen 2001b). Многие виды как в Европе (*P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*), так и в Азии (*P. abramus*, *P. javanicus*), синантропны и давно стали частью урбанизированных экосистем (Mayer and von Helversen 2001a; Ancillotto et al., 2015), поскольку используют человеческие постройки в качестве постоянных убежищ. По этой причине они являются важными объектами мониторинга биоразнообразия и оценки взаимодействия дикой фауны с антропогенной средой (Barlow et al., 2015).

Нетопырям свойственна высокая экологическая пластичность. В природных экосистемах эти летучие мыши выполняют функцию важных регуляторов численности насекомых, потребляя большой спектр потенциальных сельскохозяйственных вредителей (Lee and Lee, 2005). В последние годы внимание ко всем рукокрылым усилилось в контексте медицинской и эпидемиологической значимости (Schatz et al., 2013; Irving et al. 2021; Eby et al., 2023; Korneenko et al., 2024, однако см. Weinberg, Yovel, 2022 о меньшей зоонозной опасности рукокрылых, чем сейчас принято считать). Установлено, что представители нетопырей, как и многие другие виды летучих мышей, могут служить природными резервуарами различных патогенов, потенциально опасных для человека (в том числе коронавирусов и бактерий листерий: Kemenesi et al., 2014; Povolyaeva et al., 2020). Высокая численность нетопырей, способность к дальним перелётам (Troxell

et al., 2019; Vasenkov et al., 2022) и характерное для этой группы частое сосуществование с человеком создают условия для циркуляции и сохранения патогенных агентов. Без разработанной систематики невозможно точно определить, какие именно таксоны связаны с переносом определённых возбудителей. Также следует подчеркнуть, что специалисты из различных областей нередко неверно устанавливают таксономическую принадлежность отловленных нетопырей на основании внешних морфологических признаков объекта (например, в работе Povolyaeva et al., 2020 речь идет об *P. kuhlii lepidus*, а не о *P. nathusii*).

Проведённое нами исследование основано на данных молекулярной филогенетики и морфологии. Оно обобщает современные знания о морфологических, молекулярно-генетических и других подходах в систематике рода *Pipistrellus*, формирует представление о современном многообразии трибы *Pipistrellini* и очерчивает границы некоторых таксонов.

1.2. Степень разработанности темы исследования

Вопросом фундаментальной систематики рукокрылых занимались как иностранные, так и отечественные учёные. Среди тех, кто внёс наибольший вклад в понимание таксономического разнообразия гладконосых летучих мышей в целом и нетопырей в частности, следует отметить таких специалистов-морфологов XX века, как Дж. Добсон, К. Купман, Г. Меню, Дж. Миллер, Дж. Тейт, Д. Харрисон и Дж. Хилл. Также необходимо упомянуть таких зоологов, как И. Кауп, Т. Моррисон-Скотт, О. Томас, Г. Топаль, В. Ханак, И. Хорачек, Р. Хэйман, И. Шребер, Дж. Эллерман и др., заслугами которых являются разработка и применение различных диагностических признаков, в том числе для слабо изученных таксонов рукокрылых. Разнообразие азиатской фауны летучих мышей представлено в работах Г. Корбета, Э. Лори, Т. Моррисон-Скотта, Э. Тэйлора, Дж. Хилла, Ф. Чейзена, Дж. Эллермана. Среди советских ученых, работавших над систематизацией знаний по рукокрылым, следует отметить А. П. Кузякина, С. И. Огнёва, В. Е. Соколова.

Методы кариологии, оказавшие значительное влияние на понимание таксономической структуры рукокрылых, применены К. Андо, Э. Капанна, М. Фоллет, К-Г. Хеллер, М. Цивителли и др. Важные, однако малочисленные палеонтологические находки нетопырей упомянуты в трудах таких исследователей как В. Креспо, П. Майн, В. В. Росина, М. В. Синица, И. Хорачек.

Среди современных специалистов наибольших успехов в применении молекулярных и морфологических методов к рукокрылым достигли как российские – А. В. Борисенко, С. В. Крускоп – так и зарубежные учёные: Л. Амадор, П. Бенда, Р. Ван Ден Буш, Д. Кубинова, Дж. Лэк, З. Роэрс, Л. Хини, П. Хульва, С. Хуфер. В последние годы наибольший вклад в понимание взаимоотношений нетопырей с ближайшими родственными таксонами, особенно африканскими, привнесли работы С. Дул, Д. Кубиновой, С. В. Крускопа, А. Монаджема, С. Пушмаля, Л. Торрент.

Однако большинство перечисленных исследований либо сосредоточены на отдельных таксонах, входящих в состав трибы *Pipistrellini* (работы П. Хульва, П. Бенды, Г. Чорбы), либо посвящены таксонам более высокого ранга (Г. Меню, С. Хуфер, Р. Ван Ден Буш, Дж. Лэк). Другие исследования рассматривают таксоны, не относящиеся к данной трибе, и содержащие сведения о *Pipistrellini* исключительно как сопутствующий материал (В. Ханак, И. Хорачек, Д. Кубинова и др.).

1.3. Цели и задачи

Целью настоящей работы является уточнение филогенетических связей и таксономических границ в роде *Pipistrellus* и близких родах в пределах трибы *Pipistrellini*. В рамках этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. На основании оригинальных и ранее опубликованных генетических последовательностей реконструировать филогенетическую структуру и внутренние связи трибы *Pipistrellini*;

2. Оценить границы и ранг обсуждаемых в работе таксонов трибы Pipistrellini;
3. Оценить времена дивергенции выявленных таксонов;
4. Оценить морфологическое разнообразие нетопырей и выявить наборы морфологических признаков, характеризующие выделенные надвидовые группировки (роды, группы видов);
5. Сформулировать гипотезу эволюционных тенденций, отражающих современное разнообразие трибы Pipistrellini.

1.4. Объект и предмет исследования

Объектом исследования являются представители трибы Pipistrellini семейства Vespertilionidae, отряд Рукокрылые, класс Млекопитающие. Предмет настоящего исследования – ревизия и систематика входящих в трибу Pipistrellini таксонов с использованием генетических и морфологических данных.

1.5. Научная новизна

Настоящая работа является первой подобной ревизией всей трибы Pipistrellini с использованием генетических маркеров и морфологических данных. Исследование уточняет количество и границы родов, входящих в состав трибы, а также существенно дополняет информацию о внутриродовой систематике у *Pipistrellus sensu lato* (s. l.) и *Glischropus*. Также работа обосновывает самостоятельный родовой ранг для всей группы «восточных» нетопырей с использованием названия *Alionoctula* Krusko, Solovyeva & Kaznadzey, 2018 и подродовой ранг – для *Pipistrellus nathusii*. В работу вовлечено наибольшее количество таксонов и экземпляров нетопырей Восточной и Юго-Восточной Азии из когда-либо опубликованных. Впервые для вида *G. bucephalus* получена последовательность полного митогенома, также включённая в филогенетические построения. Впервые были оценены события дивергенции таксонов трибы и

предположены эволюционные тенденции, лёгшие в основу современного разнообразия Pipistrellini.

1.6. Теоретическое и практическое значение работы

Исследование дополняет и расширяет представления об одной из наиболее распространённых групп рукокрылых Старого Света, играющих важную роль во многих природных сообществах. Работа уточняет филогенетические связи и таксономические границы этой группы, а также описывает структуру таксономического разнообразия гладконосых летучих мышей, похожих на нетопырей, в целом. Исследование вносит вклад в инвентаризацию фауны Евразии и, в частности, тропической Азии. Полученные филогенетические реконструкции могут быть использованы как основа для дальнейшего изучения проблем видообразования, скрытого таксономического разнообразия, биогеографии, эволюции морфологических признаков. Уточнение филогенетических связей и таксономического ранга исследованных форм поможет в планировании природоохранной политики, а также в паразитологических и вирусологических исследованиях, изучающих возможные пути эволюции и трансмиссии потенциальных патогенов.

1.7. Методология и методы исследования

Работа выполнена на основе мультилокусного молекулярно-генетического анализа с использованием генов ядерной и митохондриальной ДНК (яДНК и мтДНК). Работа осуществлена на основе коллекции Научно-исследовательского Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Дополнительные материалы получены из Центра реабилитации рукокрылых при Московском зоопарке, а также собраны в ходе полевых исследований на территории России, Вьетнама и Таиланда. Выделение ДНК, проведение ПЦР, подготовка к секвенированию и обработка данных проведены с использованием оборудования кабинета молекулярных методов кафедры зоологии позвоночных биологического

факультета МГУ. Секвенирование ДНК проведено на базе лаборатории ЗАО «Евроген» (Москва). Использованные краниометрические данные получены от С. В. Крускопа. Качественные признаки строения зубной системы и бакулюма исследованы и зарисованы автором по материалам коллекции Зоологического музея МГУ.

1.8. Положения, выносимые на защиту

1. Согласованность между митохондриальными и ядерными данными позволяет разработать филогенетическую гипотезу трибы *Pipistrellini* на уровне родов и групп видов. Границы и ранг таксонов видового уровня на современном этапе могут быть обоснованы только с помощью комплекса генетических и морфологических данных.

2. Сопоставление молекулярной филогении с картиной морфологической изменчивости в трибе *Pipistrellini* на уровне родов и групп видов указывает на крайнюю неравномерность темпов морфологической эволюции, для которой характерны как стазис, так и быстрые изменения.

1.9. Личный вклад автора

Соискатель принимала личное непосредственное участие на всех этапах исследования: при планировании всех этапов работы, отчасти – при сборе первичных материалов в полевых условиях, сборе генетических и морфологических данных, их обработке и филогенетическом анализе, обобщении и интерпретации полученных результатов, подготовке публикаций, статей и докладов на конференциях. Молекулярная часть исследования (выделение и амплификация ДНК, пробоподготовка к секвенированию, обработка полученных последовательностей и построение филогенетических деревьев) выполнена диссертантом самостоятельно.

1.10. Степень достоверности результатов

Достоверность полученных результатов обусловлена значительным объёмом вовлечённых в исследование данных, как оригинальных, так и сравнительных, ранее опубликованных. Основные полученные результаты устойчиво воспроизводятся на различных наборах данных. Подробное описание использованных материалов и методов анализа обеспечивает воспроизводимость проведённого исследования. Полученные генетические данные, относящиеся к опубликованным статьям, размещены в открытой базе данных GenBank (NCBI). Морфологические исследования проведены на коллекционных экземплярах, хранящихся в официальных депозитариях, и доступны для воспроизведения. Современные методы анализа данных, использованные в работе, гарантируют корректную интерпретацию полученных результатов и выводов.

1.11. Апробация работы

Результаты работы частично представлены на XI Всероссийском Съезде Териологического Общества при РАН (Москва, март 2022) в форме стендового доклада, на 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) (устный доклад), международной научно-практической конференции «Териофауна Беларуси и сопредельных регионов», посвящённой 90-летию со дня рождения профессора П. Г. Козло (Минск, Беларусь, 24-26 сентября 2024) в виде устного доклада, на международной конференции «5th International Southeast Asian Bat Conference (SEABCO2024)» (Хошимин, Вьетнам, 26-28 ноября 2024) в виде стендового и устного докладов и на XII Съезде Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН (Москва, февраль 2026) в форме устного доклада. Результаты работы полностью доложены на семинарах лаборатории териологии кафедры и при апробации диссертации на заседании кафедры зоологии позвоночных.

1.12. Публикации

По теме диссертации опубликовано 4 статьи в рецензируемых журналах и в базах данных Web of Science и Scopus. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим.

Соискатель принимала непосредственное участие в обработке и анализе всех материалов по нетопырям и трибе *Pipistrellini* (а также представителям рода *Arielulus*) при подготовке публикаций по теме диссертации. Автор диссертации проведено морфологическое исследование музейных образцов и выполнен полный цикл молекулярно-генетических исследований для публикаций: выделение ДНК из образцов, постановка ПЦР и подготовка образцов к секвенированию, выравнивание полученных последовательностей и построение филогенетических деревьев. Для статьи по митогеному *Glischropus bucephalus* автором выделена ДНК из исследуемого образца, получена ПЦР-смесь, аннотирован полученный митогеном и построены филогенетические деревья по митогеномным данным. Автор принимала участие в обсуждении и написании статей по трибе *Pipistrellini*.

1. **Жукова С. С.**, Соловьёва Е. Н., Артюшин И. В., Крускоп С. В. Парафилия нетопырей (*Pipistrellus*; Vespertilionidae) подтверждается анализом ядерных генных маркеров // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2022. – Т. 507. – №. 1. – С. 530–535. DOI: 10.31857/S2686738922060361. EDN: ECGUWI 0.38/0.6 п.л. РИНЦ: 0.549

2. **Zhukova S. S.**, Speranskaya A. S., Lisenkova A. A., Krusko S. V. The complete mitochondrial genome of *Glischropus bucephalus* (Vespertilionidae; Chiroptera) provides new evidence for *Pipistrellus* paraphyly // Diversity. – 2023. – V. 15. – №. 10. – P. 1085. DOI: 10.3390/d15101085. EDN: CXWUFA 0.5/0.9 п.л. SJR: 0.593

3. Krusko S. V., Yuzefovich A. P., Dang C. H., **Zhukova S. S.**, Hoang T. T., Vuong T. T., Fukui D., Motokawa M., Bui H. T., 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. EDN: FYNCQF 0.2/1.5 п.л. SJR: 0.207

4. **Zhukova S. S.**, Yuzefovich A. P., Lebedev V. S., Krusko S. V. Reassessment of the Taxonomic Borders Within *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae, Pipistrellini) // Diversity. – 2025. – V. 17. – №. 5. – P. 317. DOI: 10.3390/d17050317. EDN: UGSBEQ 0.51/2.4 п.л. SJR: 0.593

1.13. Структура и объём диссертации

Диссертация содержит следующие разделы: «Оглавление», «Введение», «Обзор литературы», «Материалы и методы», «Результаты», «Обсуждение», «Заключение», «Выводы», «Благодарности», «Список литературы», включающий 279 источников, из них 267 – на иностранных языках, «Приложения». Работа изложена на 230 страницах и включает 24 таблицы и 34 рисунка.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Отряд рукокрылые (Chiroptera) по современным данным объединяет более 1450 видов в составе 21-22 семейств, будучи, таким образом, вторым по разнообразию отрядом млекопитающих после грызунов (batnames.org: Simmons and Cirranello, 2025; Mammal Diversity Database, 2025). Его современный ареал охватывает все континенты, за исключением Антарктиды. Отряд характеризуется несколькими специфическими особенностями. Наиболее значимы из них признаки, связанные со способностью к активному машущему полёту: передние конечности преобразованы в крылья, пальцы объединены перепонками, задние конечности развёрнуты в латеральное положение, а также – для большинства видов – способность ориентироваться в пространстве за счёт ультразвуковой эхолокации (Teeling et al., 2018). Кроме того, другие черты выделяют эту группу среди млекопитающих. Это высокая скорость метаболизма, сильный иммунитет, а также крайне долгий срок жизни (средняя зарегистрированная продолжительность жизни летучей мыши в 3,5 раза больше, чем у нелетающих плацентарных млекопитающих аналогичного размера: Wilkinson and South, 2002; Foley et al., 2018). Среди рукокрылых отмечается значительное морфологическое и экологическое разнообразие, проявляющееся в широком диапазоне широтного распространения, обитании в различных типах природных сообществ и использование многочисленных пищевых стратегий (от насекомоядности и питания нектаром и соком фруктов до питания рыбой или только кровью: Zukal et al., 2020; Potter et al., 2021; Simmons et al., 2025).

Представления о таксономической структуре отряда крайне слабо менялись на протяжении значительной части XX века. Наибольшее количество реорганизаций таксономических рангов летучих мышей произошло после того, как молекулярные исследования показали родство морфологически несхожих групп, противоречащее традиционной системе подотрядов (Hoofer and Van Den Bussche, 2003; Teeling et al., 2005). Даже традиционное деление на подотряды

Microchiroptera и Megachiroptera, как оказалось, не отражало реальных филогенетических связей (Teeling et al., 2005). Современная система, основанная на молекулярных данных, несмотря на неразрешённые положения между некоторыми семействами, представляет собой поддержанный отряд (Amador et al., 2018). В настоящее время всё разнообразие рукокрылых подразделяют на два подотряда: Yinpterochiroptera (семейство Pteropodidae и надсемейство Rhinolophoidea, состоящее из шести семейств) и Yangochiroptera (состоящее из трёх надсемейств: Emballonuroidea, Noctilionoidea и Vespertilionoidea), что отражает более тесные эволюционные связи между неэхолоцирующим семейством крыланов и шестью эхолоцирующими семействами подковоносообразных летучих мышей Старого Света (Jones, Teeling, 2006; Tsagkogeorga et al., 2013). Кроме этого, за последние два десятилетия общее число семейств рукокрылых увеличилось с 18 до 21 в результате обоснования самостоятельного статуса семейств Cistugidae, Miniopteridae и Rhinonycteridae (Lack et al., 2010; Foley et al., 2015; Volleth et al., 2019; Kruskop and Artyushin, 2021).

Гладконосые летучие мыши (сем. Vespertilionidae) представляют собой самое таксономически разнообразное семейство рукокрылых, распространившееся по всем континентам, кроме Антарктиды. По числу видов они составляют около трети всего отряда (около 500 видов по данным Simmons and Cirranello, 2025). Большинство представителей семейства – это насекомоядные, некрупные летучие мыши от 2 до 91 грамма (но большинство весит даже меньше 20 грамм: Moratelli and Burgin, 2019). Большинство представителей имеют схожий облик, без усложнений во внешней морфологии (например, носовых листков) и обладают сравнительно неспециализированным строением зубов (сохраняются все типы зубов; коренные зубы всегда сохраняют все вершины и гребни, характерные для дилимбодонтных зубов). Значительную часть представителей семейства на протяжении долгого времени объединяли на основании внешнего сходства в не таксономическую группу летучих мышей, похожих на нетопырей (в иностранной литературе – *Pipistrellus*-like bats: Volleth et al., 2001; Monadjem et al., 2021a). Все

представители этой группы характеризуются компактным телосложением, простыми, относительно короткими ушами и козелком, а также сходной зубной формулой. Современная систематика подтверждает полностью искусственное происхождение этого объединения, вызванного исключительно фенотипическим конвергентным сходством неродственных таксонов (Koubínová et al., 2013).

Ввиду упомянутого выше сходства неродственных таксонов, представления о границах рода *Pipistrellus* были подвержены неоднократным изменениям. Первоначально их определяли, основываясь на схожести таких морфологических признаков, как формы уха и козелка, особенностях пропорций черепа и строения зубной системы. Особенно важным признаком для систематики группы считали наличие или отсутствие малого верхнего премоляра (P^2), который исследователи использовали для отнесения схожих представителей этой группы гладконосых либо к роду *Eptesicus* Rafinesque, 1829, либо к роду *Pipistrellus* Kaup, 1829. Эта практика сохранилась вплоть до относительно недавнего времени. На протяжении XX века, в период доминирования морфологических подходов, границы рода изменяли незначительно; активный пересмотр состава рода *Pipistrellus* начался с внедрением кариологических, а затем и молекулярно-генетических методов исследования (Volleth et al., 2001; Hofer and Van Den Bussche, 2003). В следующей главе представлено детальное описание «традиционной» системы рода *Pipistrellus*, основанной на морфологических данных.

2.1. Представления о структуре рода *Pipistrellus* до 1980-х

2.1.1. Внешний вид и зубная система

Впервые представитель нетопырей был описан как самостоятельный вид *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774 немецким натуралистом Иоганном Христианом фон Шребером, который, будучи студентом, учился под руководством Карла Линнея в Уппсальском университете, чьи работы он впоследствии переводил

на немецкий язык и от кого он перенял идею биномиальных названий животных, тогда ещё совершенно не распространённую.

Род *Pipistrellus* выделен в 1829 году И. Я. Каупом (Kaup, 1829) как «летучие мыши с широко расставленными укороченными простыми ушами, коротким, изогнутым внутрь козелком и 34 зубами» и первоначально включал в себя единственный вид *P. pipistrellus*. А. вон Кейзерлинг и И. Г. Блязиус (Keiserling et Blasius, 1839) переклассифицировали его и поместили в род *Vesperugo* не только *V. pipistrellus*, но и несколько других видов нетопырей: *V. nathusii*, *V. kuhlii* и *V. savii*. На тот момент их описание обладало многими подробностями: включало зубную формулу, примерный внешний вид и промеры тела, детали окраски и шерстяного покрова. Также для перечисленных видов был указан примерный ареал.

Отдельно стоит отметить положение «*Pipistrellus*» *savii*. На протяжении всего XX века этот вид будет «камнем преткновения» систематики рода, и именно он породит множество спорных решений (Miller, 1912; Tate, 1942; Кузякин, 1950; Ellerman and Morrison-Scott 1966; Koopman 1994).

Дж. Э. Добсон в работе 1875 года и «Каталоге рукокрылых» описал некоторые новые виды вечерниц (*Nyctalus*), нетопырей, а также род толстопалых нетопырей (*Glischropus*) и включил их и вышеназванные таксоны в обширный род *Vesperugo* (Dobson, 1875).

Дж. С. Миллер в 1907 году (Miller, 1907, 1912) в «Каталоге млекопитающих Западной Европы» все четыре вида вышеописанных европейских вида причисляет к роду *Pipistrellus* с типовым видом *P. pipistrellus*. Всего он в составе рода приводит около 40 видов, распространённых по территории Европы, Азии (вплоть до Северной Австралии) и Северной Америки. Примечательно, что автор упоминает возможность считать *Pipistrellus* подродом кожанов *Eptesicus*, опираясь на присутствие в зубном ряду дополнительного верхнего малого премоляра (однако у «*P.*» *savii* он может отсутствовать, Kipson et al., 2020). Для каждого вида указаны более подробные описания, рисунки зубов и промеры больших выборок особей, а

также присутствовали ключи для определения видов. Отдельно стоит упомянуть, что Дж. С. Миллер сделал первую в истории попытку классифицировать род по строению зубной системы (зубная формула нетопырей $I^{23}_{123}, C^1_1, P^{-2-4}_{-2-4}, M^{123}_{123} = 34$ или $I^2_3, C^1_1, P^2_2, M^3_3$). Он также отметил сходство зубных формул нетопырей и вечерниц.

Последующие работы начала XX века приносят в классификацию нетопырей либо новые виды и подвиды, либо уточняют особенности их распространения (Thomas, 1915; Ognev, 1927; Hatfield, 1936).

Основу систематики рукокрылых, просуществовавшей почти до конца XX века, заложил Дж. Г. Г. Тейт, в том числе и обозначивший границы родов гладконосых (Tate, 1942, 1946). Дж. Тейт распределил всех короткомордых и короткоухих гладконосых летучих мышей, лишённых ярко выраженных диагностических признаков, между двумя родами – *Eptesicus* (при отсутствии малого верхнего премоляра) и *Pipistrellus* (при его наличии). Усилия автора обнаружить летучую мышь с наиболее предковым и примитивным вариантом строения зубной системы не увенчались успехом. Ближайшие же родственные нетопырям группы, по мнению Дж. Тейта, это роды *Glischropus* (отличаются дископодобными подушечками на передних и задних конечностях), *Scotozous* (отличаются редукцией наружного верхнего резца, I^2) и *Nyctalus* (отличаются крупными размерами, формой крыльев, в частности – укороченным 5-м пальцем крыла, массивным рострумом).

Дж. Тейт разделяет всех нетопырей на 13 групп видов без учёта неизученных им африканских форм. Автор ревизии подчеркнул, что организовать виды нетопырей и схожих с ними групп по градиенту специализации невозможно из-за комплекса «архаичных и специализированных признаков». Стоит отдельно отметить, что он первым упоминает возможность использовать строение бакулюма для решения таксономических неопределённостей, однако сам этот признак не использует.

Важного упоминания заслуживают взгляды учёных-систематиков СССР в этот период. А. П. Кузякин придерживался «крайне объединительных позиций» (Крускоп, 2016), и группировал всех кожанов и нетопырей в один огромный разнообразный род *Vespertilio*, в котором виды были распределены по градиенту прогрессивности зубной системы (где нетопыри с P^2 – самые примитивные: Бобринский и др., 1944; Кузякин, 1950, 1965). Свои выводы автор основывает на невозможности разбить *Vespertilio* на более мелкие таксоны. Это связано с наличием «переходных и тесно переплетающихся признаков» у представителей «*P.*» *savii*, чей верхний малый предкоренной зуб у многих особей скрыт в десне или может вовсе отсутствовать с одной или с обеих сторон (Кузякин, 1950), в то время как у настоящих нетопырей (в современном понимании: Koubínová et al., 2013) он всегда присутствует.

Примечательно, что Александр Петрович упоминает наличие бакулюма, однако не находит его ни у одного европейского нетопыря и описывает его у *P. abramus*. Представления Кузякина основаны главным образом на фауне СССР, без учёта всего восточноазиатского разнообразия. Что касается вечерниц, то автор подтверждает их сходство с нетопырями и предполагает происхождение *Nyctalus* от нетопырей и, более того, мелкие формы (*N. azureum*, *N. leisleri*), по его представлениям, выступают хорошим связующим звеном между крупными формами и нетопырями. Неизвестной остается причина, по которой он не включает их в *Vespertilio*.

Работу А. П. Кузякина по «объединению родов» продолжил В. Е. Соколов (1973), предложив включить ещё больше разнообразных видов в род *Vespertilio*, но вновь оставить *Nyctalus* за его рамками.

Похожей точкой зрения обладали Дж. Р. Эллерман и Т. Ч. С. Моррисон-Скотт (Ellerman and Morrison-Scott, 1966), предлагавшие считать нетопырей не более чем подродом кожанов и также объединить их внутри *Vespertilio*. Однако, высказывая это предположение, в своей работе авторы следовали системе Дж. Миллера (Miller, 1907) и Дж. Тейта (Tate, 1942).

Строение зубного ряда других гладконосовых и наличие или отсутствие у них верхнего малого премоляра использовали в качестве диагностического признака и другие учёные того времени (Hayman, 1954; Hill, 1967; Hill and Torál, 1973). К. Ф. Купман, изучая африканских нетопырей, также пришел к выводу, что ни один из классических морфологических признаков не может служить достаточным для окончательного разделения *Pipistrellus* и *Eptesicus* (Koopman, 1975).

Одной из относительно поздних, но важных работ для понимания строения зубной системы оказал труд Г. Меню (Menu, 1984, 1985), где автор разделил всех гладконосовых по типу строения талонида нижних коренных зубов на миотодонтов и никталодонтов. Миотодонтия предполагает наличие кресты (посткристида) между гипоконидом и энтоконидом, а никталодонтия – между гипоконидом и гипоконулидом, где энтоконид остается свободен (см. Рисунок 1). Глядя на проблему с современной точки зрения, можно сказать, что для всех настоящих представителей трибы *Pipistrellini* (в современном понимании: Koubínová et al., 2013) характерна исключительно никталодонтия (Hofáček and Hanák, 1985-1986; Menu, 1987). Тип строения нижних моляров на тот момент также не внёс окончательной ясности в филогенетическую структуру гладконосовых, но при этом способствовал отделению ряда неродственных таксонов от рода *Pipistrellus* (например, североамериканский род *Perimyotis* с единственным видом *P. subflavus*: Menu, 1984). Судя по строению талонида у ископаемых родов рукокрылых, а также у представителей родственных семейств (*Natalidae*, *Molossidae*, *Miniopteridae*), никталодонтию следует считать примитивным состоянием. Тем не менее, она также обнаружена и у более продвинутых родов (триба *Pipistrellini*) (Menu, 1984). То есть либо никталодонтия трибы *Pipistrellini* была приобретена от миотодонтного предка, либо развитие миотодонтии произошло независимо в нескольких линиях (Menu, 1987; Volleth and Heller, 1994). Эта

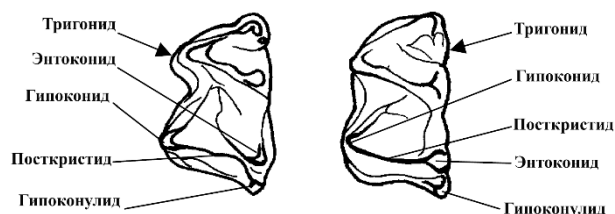


Рис. 1: Два основных типа расположения вершин на нижних молярах летучих мышей семейства гладконосовых (первый правый моляр). Слева – никталодонтия (*P. javanicus*), справа – миотодонтия (*Hypsugo pulveratus*) (из Borisenko, Kruskop, 2003).

неоднозначность становится явной при рассмотрении иных близкородственных видов или родов, которые различаются в этом отношении (никталодонтный род *Barbastella* и миотодонтный *Plecotus*, оба строения моляров в трибе Lasiurini: Menu, 1987). Следовательно, этот морфологический признак также может быть малоприменим для определения филогенетических связей, за исключением, возможно, различия триб Pipistrellini и Vespertilionini.

В то время как для европейских и африканских представителей нетопырей на протяжении XX века и ранее информации было в достатке, данные о разнообразии видов млекопитающих, их таксономии и географическом распространении в восточноазиатском регионе представлены крайне незначительно. Основными большими источниками служили четыре труда: Аннотированный список Млекопитающих от Палеарктики до Индии («Checklist of Mammals from the Palaearctic and Indian Region» Ellerman and Morrison-Scott, 1966), Список Млекопитающих Малайзии («A handlist of Malaysian mammals» Chasen, 1940), Список наземных Млекопитающих Новой Гвинеи, о. Сулавеси и примыкающих островов («List of Land Mammals of New Guinea, Celebes and Adjacent islands» Laurie and Hill, 1954), а также Млекопитающие Филиппин («Philippine land mammals» Taylor, 1934). Г. Б. Корбетом и Дж. Э. Хиллом (Corbet and Hill, 1992) составлен наиболее полный таксономический и географический обзор фауны млекопитающих Индомалайского региона. Согласно этой публикации, азиатское многообразие нетопырей на тот момент насчитывало около 30 видов и также делилось на множество групп видов в соответствии с принятой в то время классификацией по Дж. Тейту (Tate, 1942).

Таким образом, к середине XX века во взглядах учёных-систематиков главенствовали две центральные идеи. Одна была популярна в Европе и Северной Америке и предлагала сильно раздробленную систему со множеством подвидов и подгрупп, а другая развита в Восточной Европе и СССР, и заключала противоположное – объединить как можно больше видов в один род от самых «примитивных» до самых «продвинутых» (Кузякин, 1950; Соколов, 1973).

Стоит отметить, что большинство европейских учёных к 1980-ым годам стало признавать ненадёжность присутствия и формы предкоренных зубов как основного диагностического признака при определении нетопырей и кожанов (Tate, 1942; Topál, 1958; Ellerman and Morrison-Scott, 1966; Hill and Topál, 1973; Koopman, 1975; Horáček and Hanák, 1985-1986; Kitchener et al., 1986). Как демонстрируют примеры *Myotis ridleyi*, *M. rosseti* и *M. annectans*, *Eptesicus capensis* и *E. pumilus* (в настоящее время последние два – это представители родов *Laephotis* и *Vespadelus*, соответственно, Volleth, Tidemann, 1991; Monadjem et al., 2021a), «нетопыриный» зубной морфотип (наличие двух пар верхних резцов и трёх – нижних; верхний наружный резец всегда меньше внутреннего; двух пар предкоренных зубов, из которых один заметно мельче второго; никталодонтный тип нижних коренных; не редуцированные задние коренные, Tate, 1942; Menu, 1987) мог возникать независимо в различных филогенетических линиях, что позволяет рассматривать его скорее как общий уровень организации Vespertilionidae, нежели как свидетельство родства (Hill and Topál, 1973). В частности, для *Laephotis* и *Vespadelus* характерен ряд зубных признаков, общих с нетопырями: верхний наружный резец уменьшен относительно внутреннего; у некоторых особей периодически отмечается наличие очень мелкого верхнего малого предкоренного (Hill and Harrison, 1987).

2.1.2. Строение бакулюма как диагностический и таксономический признак

Бакулюм, или половая косточка (*os penis*) был третьей морфологической структурой после зубной системы и носовых листков, зарекомендовавшей себя в таксономических целях рукокрылых. Первое упоминание о бакулюме в качестве диагностического признака в группах грызунов и летучих мышей присутствует у О. Томаса (Thomas, 1915). У млекопитающих встречается огромное разнообразие форм и размеров половых косточек, как и полное их отсутствие, например, у семейства кошачьих (Brindle and Opie, 2016). Биологическое значение бакулюмов не изучено до конца, но имеет несколько рабочих теорий. Предполагается, что

бакулюм выполняет механическую защиту уретры и вместе с пещеристыми телами во время копуляции обеспечивает жесткость головки полового члена (Herdina et al., 2015). В популяциях домовых мышей, где высока роль посткопулятивного отбора, бакулюм развит лучше (Simmons and Firman, 2014). Морфометрические параметры половых косточек зарекомендовали себя как информативный диагностический критерий в систематике рукокрылых (Benda, Tsytsulina, 2000; Herdina, 2014). Тем не менее, высокая вариабельность форм и размеров бакулюма позволяет предполагать, что данный признак в меньшей степени подвержен действию естественного отбора по сравнению с признаками зубной системы (Крускоп, 2019). Форма и размер бакулюма также успешно применены при анализе морфологически сходных таксонов для выявления криптического разнообразия рукокрылых (Heller and Volleth, 1984; Kitchener et al., 1986; Hill and Harrison, 1987; Bates et al., 2006; Kruskop and Borisenko, 2013).

Форма бакулюмов трибы *Pipistrellini* описана достаточно подробно в ряде работ (Heller and Volleth, 1984, 1989; Hill and Harrison, 1987; Bates et al., 1997; Herdina et al., 2015; Kruskop et al., 2018; Крускоп, 2019; Srinivasulu et al., 2020). Г. Топаль (Torál, 1958) одним из первых детально описал строение бакулюмов *P. pipistrellus* и *P. nathusii*. Примечательно, что некоторые исследователи до этого отмечали, что у европейских нетопырей отсутствует половая косточка (например, Кузякин, 1950). Г. Топаль также отметил некоторое сходство бакулюмов нетопырей и вечерниц (Torál, 1958).

На протяжении XX века разные исследователи уделяли большое внимание строению бакулюма нетопырей в целях улучшить понимание систематики группы. Многие работы затрагивали представителей отдельных географических регионов, в том числе и Юго-Восточной Азии: Дж. Л. МакКин и У. Дж. Прис (McKean, Price, 1978) привели рисунки нетопырей Северной Австралии рода *Pipistrellus* группы *tenuis*, вслед за которой Д. Дж. Китченер, а также М. Адамс с соавторами выделили в новый род южно-австралийских нетопырей *Falsistrellus* Troughton, 1943 по

промерам тела, зубной системе и морфологии бакулюмов (Kitchener et al., 1986; Adams et al., 1987).

Большой вклад в систематику Vespertilioninae внесла работа Дж. Э. Хилла и Д. Л. Харрисона (Hill and Harrison, 1987) в том числе за счёт детальных описаний и изображений половых косточек, а также основанных на их строении новых таксономических решениях.

Авторы объединили имеющиеся ранее сведения о строении бакулюмов рода *Pipistrellus*, опираясь на классификационные схемы, предложенные Тейтом (Tate, 1942) и Купманом (Koorman, 1975). В результате чего было предложено четыре морфологические группы. Виды, отнесённые авторами к первой группе, по большей части соответствуют современным представлениям о таксономических границах рода *Pipistrellus* и ближайших к ним таксонов (см. Koubínová et al., 2013; Monadjem et al., 2021a). Их бакулюмы характеризуются как узкие, вытянутые и плавно изогнутые, с округлым поперечным сечением. Во вторую группу были отнесены виды, характеризующиеся крайне мелким бакулюмом длиной около 0,5-1 мм с отчётливо расширенной базальной частью. В её состав вошли виды «*P.*» *subflavus*, «*P.*» *circumdatus*, «*P.*» *societatis*, «*P.*» *cuprosus*. Впоследствии было показано, что данные виды принадлежат к неродственным родам *Perimyotis* (Menu, 1984; Hoofer and Van Den Bussche, 2003) и *Arielulus* (Csorba and Lee, 1999). Представители третьей группы обладают бакулюмом длиной порядка 1,5 мм, с широким телом кости и часто расширенными дистальным и проксимальным концами. К этой группе авторы отнесли виды «*P.*» *savii*, «*P.*» *anchietae*, «*P.*» *nanus*, «*P.*» *eisentrauti*, «*P.*» *hesperus*, «*P.*» *imbricatus*, «*P.*» *pulveratus*, «*P.*» *lophurus*, «*P.*» *kitcheneri*, «*P.*» *bodenheimeri*, «*P.*» *macrotis* и *P. stenopterus*. В настоящее время доказано, что эти виды относятся к самостоятельным родам *Neoromicia*, *Afronycteris*, *Nycticeinops*, *Parastrellus* и *Hypsugo*, за исключением *Pipistrellus stenopterus* (Hoofer and Van Den Bussche, 2003; Koubínová et al., 2013; Monadjem et al., 2021a; Torrent et al., 2025). В четвёртую, последнюю, группу были включены виды с относительно крупным и равномерно расширенным бакулюмом,

характеризующимся отсутствием либо слабой выраженностью дистальной и проксимальной вырезок. В эту группу вошли: «*P.*» *affinis*, «*P.*» *petersi*, «*P.*» *tasmaniensis* и «*P.*» *mackenziei*. В настоящее время данные таксоны рассматриваются как представители родов *Hypsugo* (первые два) и *Falsistrellus* (Volleth et al., 2001; Görföl et al., 2018).

Дж. Э. Хилл и Д. Л. Харрисон первыми подтвердили, что на родовом и видовом уровнях морфология бакулюмов является важным таксономическим признаком, отлично дополняющим зачастую малоинформативные параметры (такие как краниометрические и зубные признаки) особенно для гладконосых летучих мышей. Эта работа задала направление множеству дальнейших исследований по систематике рукокрылых. Выводы Дж. Хилла и Д. Харрисона свидетельствуют, что строение бакулюма допустимо использовать для классификации на группы видов, в то время как на уровне выше родового ценность этого признака теряется. Более того, авторами выявлено сходство в строении бакулюмов у родов, которые ранее рассматривались исследователями как филогенетически достаточно удалённые друг от друга (*Scotoecus* и *Pipistrellus*, Tate, 1942).

Таким образом, дополняя строением половой косточки классические морфологические диагнозы, Дж. Хилл и Д. Харрисон (Hill and Harrison, 1987) создали собственную систему групп видов внутри рода *Pipistrellus*. Что касается ситуации *Eptesicus* и *Pipistrellus*, то морфология бакулюма позволила разделить два рода окончательно (Heller and Volleth, 1984; Hill and Harrison, 1987), а ещё выделить кожановидных нетопырей в род *Hypsugo* (Horáček and Hanák, 1985-1986). Внутри рода *Pipistrellus* Хилл и Харрисон (Hill and Harrison, 1987) выделили множество отдельных подродов (такие как *Pipistrellus sensu stricto* (s. str.), *Vespadelus*, *Perimyotis*, *Hypsugo*, *Falsistrellus*, *Neoromicia*, *Arielulus*), а внутри подродов – отдельные группы и даже подгруппы (внутри подрода *Pipistrellus* это группы «*rueppellii*», «*kuhl*» и «*pipistrellus*» с подгруппами *pipistrellus*, *javanicus*, *coromandra* и *ceylonicus*). Сам род *Pipistrellus* авторы сблизили не только с *Nyctalus*

и *Glischropus*, но и с родами *Scotozous*, *Nycticeinops*, *Scoteanax*, *Scotorepens*, *Scotoecus*, *Hesperoptenus* и *Chalinolobus* (см. Таблицу П9 в Приложении).

Другие исследователи, уделившие пристальное внимание строению половой косточки, – К-Г. Хеллер и М. Фоллет (Heller and Volleth, 1994). Они высказали предположение, что роды с более примитивным строением зубов и предковой формой бакулюма – небольшим и треугольным (Myotini, Plecotini, Eptesicini) – занимают скорее базальное положение на филогенетическом дереве по сравнению с родами, обладающими более специализированными морфологическими признаками, такими как крупный вытянутый бакулюм (трибы Pipistrellini и Vespertilionini).

Основываясь на перечисленных ревизиях, можно заключить, что, по общему строению бакулюмов все настоящие представители трибы Pipistrellini (в современном понимании: Koubínová et al., 2013) обычно сходны между собой и отличаются от других гладконосых. У бакулюмов представителей этой трибы вытянутая, плавно изогнутая в сагиттальной плоскости форма, напоминающая сильно вытянутую перевернутую букву «Y», с округлым в сечении телом кости (см. Рис. 2). Дистальный конец часто с «вилочкой» – парными выростами, чуть расходящимися в стороны (Крускоп, 2019). У европейских и африканских нетопырей бакулюм обычно заметно меньших размеров (до 2-3 мм), чем у азиатских (до 11 мм), но общая форма довольно схожа.

К середине 1990-ых структура трибы Pipistrellini выглядела следующим образом (Koopman, 1994). Основными членами рода *Pipistrellus* считали 7 подродов. В подроде *Pipistrellus* указано 8 групп видов: «pipistrellus» (14 видов), «hesperus» (2 вида), «pulveratus» (3 вида), «affinis» (3 вида), «ceylonicus» (1 вид), «kuhlii» (8 видов), «savii» (5 видов), «minahassae» (1 вид). Также в род входили два других подрода – *Vansonia* Roberts 1946 и *Scotozous* Dobson

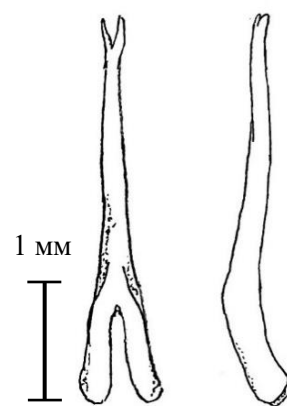


Рис. 2: Форма бакулюма *P. tenuis* с дорсальной (слева) и латеральной (справа) сторон.

1875. Род *Nyctalus* содержал две группы – «stenopterus» (3 вида) и «noctula» (5 видов). Род *Glischropus* содержал два вида.

2.2. Представления о структуре рода *Pipistrellus* с 1980-х до 2000-х

2.2.1. Кариологические методы

Представления учёных о систематике и филогении рукокрылых базировались преимущественно на морфологических признаках приблизительно до 1970-80-ых годов. Однако эти критерии имели существенные ограничения (сложность сбора материала, трудности идентификации видов, субъективность интерпретации диагностических признаков, а также высокая изменчивость ключевого признака – зубной системы) и не всегда приводили исследователей к верным таксономическим выводам (см. Кузякин, 1950; Ellerman and Morrison-Scott, 1966 и др.). Всё это порождало значительные разногласия среди исследователей относительно объёма, состава и родственных связей таксонов разных групп не только на видовом и родовом уровнях, но даже на уровне семейств. В 1970–1990-х годах для более детального изучения эволюционных процессов и адаптивных генетических изменений разработаны и внедрены методы анализа кариотипа и его параметров. Были получены новые надёжные и количественно измеримые признаки, такие как число хромосом (и их плеч), их морфология и особенности окрашивания (например, рисунок исчерченности – banding pattern), наличие специфических хромосомных перестроек и других цитогенетических маркеров. Окрашивание G-полос позволяет идентифицировать хромосомные плечи, а C-полос – области конститутивного гетерохроматина (Bickham, 1979a). Несмотря на то, что роль хромосомных изменений в видообразовании остается спорной, вероятность гомоплазии значительно ниже, чем в случае морфологических изменений. Для одного из типов хромосомных изменений – робертсоновских транслокаций – продемонстрировано, что эти изменения не являются процессом видообразования, а предшествуют ему, обеспечивая условия для формирования

цитологического барьера, блокирующего обмен генами между цитологически различными группами особей (Capanna and Civitelli, 1970).

Технологии исследования кариотипов продемонстрировали высокую диагностическую ценность для других групп млекопитающих, например приматов (Dutrillaux, 1979), грызунов (Patton and Sherwood, 1983; Modi, 1987) и хищных (Nash, O'Brien, 1987). Долгое время считалось, что для большинства семейств летучих мышей характерен консервативный диплоидный набор хромосом, однако впоследствии это предположение было скорее опровергнуто, чем подтверждено (Sotero-Caio et al., 2017). Внутри отдельных эволюционных линий степень хромосомной изменчивости может варьировать от высокой консервативности до выраженной variability и в целом коррелирует с уровнем видового разнообразия соответствующих групп. То есть группы со сравнительно низким видовым разнообразием обладают более стабильным кариотипом, например представители семейства Noctilionidae или Miniopteridae (Baker and Bickham, 1980).

В противоположность этому, для самого многочисленного семейства, Vespertilionidae (около 500 видов: Simmons and Cirranello, 2025), отмечается как наличие, так и отсутствие хромосомных перестроек в линиях близких видов. В частности, род *Myotis*, включающий более 130 видов с практически космополитным распространением и обладающий возрастом более 15 млн лет, сохраняет «базовое» значение кариотипа: хромосомное число $2n = 44$ и фундаментальное число $FN = 52$. Несмотря на наличие предпосылок для длительной географической и генетической изоляции, кариотипические перестройки не сыграли заметной роли в процессах диверсификации этих летучих мышей (Sotero-Caio et al., 2017). Подобная картина продемонстрирована для родов *Murina* и *Eptesicus* (Bickham, 1979b; Son et al., 2015). Однако для других родов семейства (например, *Pipistrellus*, *Neoromicia*, *Rhogeessa* и *Kerivoula*) подробно описана изменчивость кариотипа (Bickham and Baker, 1977; Bickham, 1979b; Volleth et al., 2001; Kearney et al., 2002).

Было выдвинуто предположение, что отличающиеся кариотипы гладконосых произошли от «базового» $2n = 44$ путём сохранения целых хромосомных плеч и робертсоновских транслокаций, а реже – и от других структурных перестроек (центрических слияний или делений, пара- и перицентрических инверсий, сдвигов центромер и др.), поэтому эта форма также считается наиболее предковой или примитивной (Caranna and Civitelli, 1970; Fedyk, Fedyk, 1970; Andō et al., 1977; Bickham, 1979b; Harada et al., 1982; Volleth et al., 2001). Как отмечали Э. Капанна и М. Цивителли (Caranna and Civitelli, 1970), а также другие исследовательские группы (Baker and Bickham, 1980), для гладконосых обычно характерно уменьшение числа хромосом за счёт слияния акроцентрических хромосом в двуплечие в результате центрического слияния регионов центромер (centric fusion).

Анализ кариотипов значительно продвинул понимание структуры группы летучих мышей, похожих на нетопырей (Volleth and Heller, 1994; Volleth et al., 2001). По ходу накопления всё большего числа исследований, вариабельность хромосомного набора ($2n$) представителей комплекса нетопырей достигла от 26 до 44. Анализ хромосом позволил установить более точные межродовые отношения и разделить многие неродственные таксоны (см. ниже; Volleth, 1987, 1989; Volleth, Tidemann, 1991; Volleth and Heller, 1994; Volleth et al., 2001). Сравнительное цитогенетическое исследование около 20 родов гладконосых летучих мышей (Volleth, 1989) выявило небольшое, но достаточное количество признаков, подходящих для кариологической характеристики триб и подсемейств гладконосых. В результате охарактеризованы две близкородственные трибы, Vespertilionini и Pipistrellini (Volleth and Heller, 1994).

Специфической особенностью трибы Vespertilionini является наличие состояния II хромосомы 11, отличающегося от иного состояния парацентрической инверсией (события, происходящего достаточно редко). Такая картина наблюдается у родов *Hypsugo* и австралийских *Vespadelus* и *Falsistrellus*, а также *Nyctophilus*, *Scotorepens* и *Neoromicia*, в которые были перемещены многие виды из комплекса *Pipistrellus*. Следовательно, по данным кариологии, все вышеназванные

роды отнесены к трибе Vespertilionini, а не к Pipistrellini (Volleth, Tidemann, 1991; Volleth et al., 2001).

Авторы также предположили наличие близких филогенетических связей между родами *Nyctalus*, *Scotozous*, *Glischropus* и *Pipistrellus* (Volleth and Heller, 1994). Для таксонов трибы Pipistrellini (исследованы следующие виды: *Nyctalus* (*N. lasiopterus*, *N. noctula*, *N. leisleri*), *Scotozous dormeri*, *Glischropus tylopus*, а также шесть видов *Pipistrellus*: *P. stenopterus*, *P. mimus*, *P. javanicus*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*), характерно наличие исключительного состояния II хромосомы 23 и состояния I хромосомы 11.

Как итог кариологических исследований конца XX века были предложены три трибы: Pipistrellilni (с родами *Pipistrellus*, *Glischropus*, *Nyctalus*, *Scotozous*), Vespertilionini (роды *Vespertilio*, *Falsistrellus*, *Hypsugo*, *Vespadelus*, *Neoromicia*, *Chalinolobus*, *Nyctophilus*, *Philetor*, *Scotorepens*, *Tylonycteris*) и Eptesicini (с родами *Eptesicus* и *Hesperoptenus*) (Heller and Volleth, 1984; Volleth et al., 2001; Hooper and Van Den Bussche, 2003). Под влиянием кариологических результатов из нетопырей исключены и возведены в ранги самостоятельных родов следующие таксоны: *Arielulus* ($2n = 50$, $FN = 48$, причём сначала его представители были помещены в род *Eptesicus*, всегда обладающие $FN = 50$: Csorba and Lee, 1999) и *Vespadelus* (Volleth, Tidemann, 1991). Также с помощью кариологии получены подтверждения ранее выделенному новому роду *Falsistrellus* ($2n = 44$, $FN = 52$, Volleth, Tidemann, 1991).

Возвращаясь к настоящим нетопырям (в современном понимании: Koubínová et al., 2013), согласно реконструкциям К. Андо и соавторов (Andō et al., 1977), предковая форма *Pipistrellus* уже обладала кариотипом $2n = 44$, $FN = 50$ на момент дивергенции от общего с вечерницами предка в районе среднего миоцена (ок. 13-10 млн л. н.) (Lack et al., 2010; Rosina and Sinitsa, 2014). Последующая дифференциация рода *Nyctalus* от стволовой линии *Pipistrellus* происходила без существенных изменений кариотипической организации и с сохранением единообразия хромосомного набора ($2n = 42-46$: Fedyk and Fedyk, 1970; Andō et al.,

1977; Harada et al., 1982; Volleth, 1987). Изменения хромосомного числа ($2n$) у других видов вечерниц (например, уменьшения у *N. noctula* и увеличения у *N. leisleri*, по сравнению с более предковым *N. furvus* с $2n = 44$) связаны с робертсоновским слиянием акроцентрических хромосом в метацентрические и парой дополнительных маленьких акроцентриков, соответственно. У настоящих представителей *Pipistrellus* предковый вариант ($2n = 44$, FN = 50) сохраняется, например, у европейских нетопырей: *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. nathusii* (Capanna and Civitelli, 1970; Capanna, Romanini, 1971; Baker et al., 1974; Fedyk and Ruprecht, 1976; Zima, 1979, 1982; Volleth, 1987; Karataş et al., 2004; Arslan and Zima, 2014). Африканские формы обладают кариотипом с незначительными изменениями ($2n = 42$, FN = 50): мадагаскарский *P. cf. kuhlii*, *P. rusticus* (выделили по кариотипу Volleth et al., 2001; Kearney et al., 2002), но для *P. hesperidus* характерен самый специфический набор $2n = 46$, FN = 62 (Koubínová et al., 2013).

В то же время у азиатских (и австралийских) представителей нетопырей хромосомное число всегда снижено относительно предкового варианта (в основном за счёт робертсоновых транслокаций) и заметно варьирует в пределах от 26 до 38. Примечательно, что для *P. mimus* в литературе приводятся различные значения хромосомного числа: $2n = 34$ (McBee et al., 1986) и $2n = 38$ (Pathak, Sharma, 1969; Sreepada et al., 1996; Volleth et al., 2001), что указывает на наличие криптической таксономической изменчивости. В настоящее время такой набор хромосом встречается, видимо, у видов *P. javanicus* и *P. tenuis* (= *P. mimus*), соответственно.

Другие небольшие роды трибы *Glischropus*, *Scotoecus*, *Scotozous* характеризуются набором $2n = 30$, FN = 50 (у самца *G. tylopus* $2n = 31$) (Volleth, Yong, 1987; Volleth et al., 2001, 2006, однако см. Sreepada et al., 1996, где для *S. dormeri* указаны значения 36/50). Для *Vansonia rueppellii* кариологические значения составляют $2n = 36$, FN = 54 (<https://www.gbif.org/species/11217196>).

Hypsugo savii, который долгое время входил в род *Pipistrellus*, отличается от настоящих нетопырей (в современном понимании: Koubíková et al., 2013) в том числе и своей кариологией – состояниями хромосом 11 и 23 (Volleth et al., 2001).

Несмотря на то, что кариологические методы внесли значительный вклад в систематику, они имеют ряд ограничений и недостатков. Во-первых, у многих родов рукокрылых кариотип оказался слишком консервативен, несмотря на значительные генетические и морфологические различия (например, у *Myotis*). Во-вторых, у некоторых групп, наоборот, наблюдаются популяционные различия в числе или структуре хромосом (у *Rhogeessa*: Bickham and Baker, 1977), что может затруднять чёткое разграничение видов. Также кариотипы могут эволюционировать конвергентно, то есть сходные хромосомные перестройки могут возникать независимо у неродственных видов, что приводит к ошибочным выводам о родстве. В-четвертых, если виды разделились недавно, их кариотипы могут не успеть дивергировать. Наиболее важным недостатком кариологического метода является его техническая сложность – для анализа требуются только живые ткани. Получение метафазных пластинок – довольно кропотливый и технически сложный метод, а анализ данных может быть субъективным особенно при работе с мелкими или сложно дифференцируемыми хромосомами.

Таким образом, на первый взгляд использование хромосомных параметров для исследования филогенетической истории рукокрылых кажется не слишком успешным, однако при более детальном подходе некоторые характеристики бывают весьма информативными и показательными – в конечном счёте интерпретация результатов определяется тем таксономическим уровнем, на котором проводят анализ. Именно кариология первой смогла предоставить достаточно убедительные данные для разрешения сложной таксономической ситуации летучих мышей, похожих на нетопырей, и выделить из рода *Pipistrellus*, как в последствии оказалось с помощью молекулярно-генетических методов, достоверно неродственные таксоны: *Arielulus* (Csorba and Lee, 1999), *Vespadelus* и *Falsistrellus* (Volleth, Tidemann, 1991), а также *Hypsugo savii* (Volleth et al., 2001).

2.2.2. Анализ эхолокационных сигналов

С наступлением 1990-ых и развитием техники стало возможным записывать эхолокационные сигналы рукокрылых с помощью портативных ультразвуковых детекторов. Этот факт заметно повлиял на последующие таксономические исследования, стимулировав возобновление интереса к ранее детально изученным таксонам. Для гладконосых рукокрылых и для нетопырей в частности характерен частотно-модулированный тип эхолокационных сигналов (frequency modulated, FM). В 1993 году представлена работа Г. Джонса и С. ван Париж (Jones, Parijs, 1993), где авторы выдвинули предположение о наличии криптической формы, которая обладает эхолокационными сигналами на сравнительно более высокой частоте (55 кГц вместо 45), внутри широко распространенного вида *P. pipistrellus*. Это побудило учёных взглянуть на известные европейские виды по-новому: после выхода первой публикации в течение ближайших десяти лет был издан целый пул статей, посвящённый всестороннему изучению популяций нетопырей-карликов от Португалии до Турции. Попытки выявления морфологических различий между формами продолжались: опубликованы результаты морфологических сравнений, оказавшиеся ограниченно информативными (Jones and Barlow, 1999; Häussler et al., 2000), а также работа, в которой описаны специфические различия в характере жилкования крыльев у *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus* и *P. nathusii* (Pavlinić et al., 2008). Исследователи стремились определить отличия в морфологии и цвете пениса, а также строении бакулума (Barlow et al., 1997; Häussler et al., 2000; Holdried, Helversen, 2003; Herdina et al., 2014), отличия в экологии (Barlow, 1997, Jones and Barlow, 1999), эхолокации (Jones, Parijs, 1993; Kalko, Schnitzler, 1993), а в последующие годы – и генетические (Barratt et al., 1997; Mayer and Helversen, 2001a, b). Результатом перечисленных подробных исследований стало выделение новой обнаруженной формы, эхолоцирующей на пиковой частоте в 55 кГц, в отдельный вид – *P. pygmaeus* или Soprano pipistrelle, или тонкоголосый нетопырь (на русском, однако, закрепилось название «малый нетопырь») (Jones and Barratt, 1999).

Криптические виды, согласно анализу эхолокационных сигналов, были обнаружены и у других летучих мышей. Примеры подобных находок наблюдаются среди представителей родов *Rhinolophus* и *Hipposideros* (Kingston et al., 2001; Thabab et al., 2006).

В настоящее время работы по рукокрылым, так или иначе затрагивающие описания морфологии, экологии или систематики, учитывают в том числе и эхолокационные сигналы (Görföl et al., 2020; Torrent et al., 2025).

2.2.3. Аллозимный электрофорез

Ещё один способ исследования, который начали применять приблизительно в одно время с кариологией и который стал одним из первых молекулярных методов в популяционной генетике и систематике, это анализ аллозимов (электрофорез белковых маркеров) – альтернативных форм фермента, кодируемых различными аллелями одного и того же гена. Анализ аллозимов (или эозимов, или изозимов) позволял выявить различные линии в симпатричных популяциях – или же наличие криптических видов и, в частности, различия их биохимических процессов. Основные преимущества этого метода заключали в себе простоту работы (низкая стоимость и отсутствие сложного оборудования), стандартизированные протоколы и прямую оценку генетической изменчивости за счёт отражения уровня гетерозиготности по анализу полиморфизма ферментов. Однако метод позволял выявить исключительно несинонимичные замены, а оттого обладал низким разрешением, а также он не был применим для неактивных генов (без экспрессии).

Несмотря на ограничения, аллозимные исследования заложили основы современной филогеографии и популяционной генетики. Их данные изредка до сегодняшнего дня используют в сравнительных анализах (например, при верификации ДНК-результатов), а также за счёт своей дешевизны и простоты они применимы для быстрой и массовой оценки генетического разнообразия больших выборок (Засыпкин и др., 2007).

В 1970-80-е года метод аллозимного электрофореза широко применяли при выявлении генетической структуры популяций и видовых границ в исследованиях различных групп как растений, так и животных (в т.ч. млекопитающих). На грызунах его применяли Дж. Эвайс с соавторами (Awise et al., 1974, 1979) – они выявили криптические виды в комплексе *Peromyscus* при изучении изменчивости гетерозигот у разных популяций. На примере приматов в ряде работ одной исследовательской группы (Nozawa et al., 1982, 1991, а затем с применением современных генетических технологий: Kawamoto et al., 2007) выявлен генетический полиморфизм популяций японского макака (*Macaca fuscata*), а также реконструированы по меньшей мере две волны миграции предковых форм с континентальной части Азии на Японские острова.

В исследованиях рукокрылых анализ аллозимов широко применяли при изучении генетической структуры популяций различных таксонов, включая крыланов (Juste et al., 1996; Ingleby and Colgan, 2003), подковоносов (Maree and Grant, 1996), листоносов рода *Sturnira* (Pacheco and Patterson, 1991) и американских ночниц (Reduker et al., 1983), для которых ранее проведённые кариологические исследования оказались по большей части неинформативными вследствие высокой консервативности кариотипа в пределах рода (Bickham, 1979a).

Метод аллозимного электрофореза не обошел стороной и летучих мышей, похожих на нетопырей. М. Адамс и соавторы (Adams et al., 1987) с его помощью изучили австралийских особей из комплекса *Pipistrellus*, выявив всего четыре вида – два, живущих симпатрично на севере континента (*P. adamsi* и *P. westralis*), и два аллопатричных на юге (*P. tasmaniensis* и *P. mckenziei*), которые годом ранее были выделены в отдельный род *Falsistrellus* (Kitchener et al., 1986). Для данного анализа важным критерием является обильная выборка локалитетов, а вовсе не большое число образцов из одной территории. Этот метод анализа также успешно использовали в комбинации с кариологическими данными, выявив различия между родами *Pipistrellus* и *Eptesicus* и доказав, что виды «*P.*» *nanus* и «*P.*» *hesperus* не принадлежат роду нетопырей (Morales et al., 1991).

В дополнение к вышесказанному, аллозимный электрофорез сыграл важную роль в подтверждении *Hypsugo savii* как отдельного рода, более близкого к *Vespertilio*, чем к *Pipistrellus* (Ruedi and Arlettaz, 1991).

Подводя итог, аллозимный электрофорез позволил впервые объективно оценить генетическую дистанцию между видами. Однако метод имел ограничения: низкая разрешающая способность для недавно дивергировавших таксонов и зависимость от экспрессии белков. Несмотря на это, он заложил основу для последующих молекулярных исследований, таких как ДНК-секвенирование. В работах 1980-90-ых годов аллозимные данные помогли пересмотреть статус многих видов, например, в родах *Myotis* и *Sturnira*. Тем не менее, применение этого метода в сочетании с морфологией позволило уточнить филогению некоторых африканских и американских рукокрылых. Сегодня аллозимный анализ сохраняет значение как исторический этап развития молекулярной систематики.

2.3. Представления о структуре рода *Pipistrellus* и трибы *Pipistrellini* в XXI веке

2.3.1. Особенности получения и применения генетических данных

Развитие молекулярных методов и применение молекулярных маркеров предоставило не только значительно более высокую разрешающую способность, чем другие ранее задействованные технологии, но и позволило использовать существенно более простые и удобные методики сбора и хранения материала. В тропических регионах подобное долгое время было сопряжено с трудностями из-за климата. Метод полимеразной цепной реакции (ПЦР), который начали активно применять в 1980-х годах, позволял амплифицировать конкретные участки генома из минимальных количеств биологического материала, к качеству, количеству и условиям хранения которого этот метод предъявлял значительно меньшие требования, чем предыдущие. Более того, и в настоящее время учёные продолжают совершенствовать технологии по выделению ДНК из старых образцов, не только

пролежавших долгое время на полках сухих хранилищ зоологических музеев, но и из древнего палеонтологического материала. Не стоит забывать и об улучшении методов отлова, а также современную бóльшую доступность удалённых регионов и территорий с их обитателями, ранее не попадавшими в руки исследователей. Также именно для ДНК-анализа разработана методика взятия проб у летучих мышей из фрагмента плагипатагиума крыла (Kainuch et al., 2007). Преимущества этого способа включают обработку бóльшего, чем ранее, числа экземпляров за единицу времени, малоинвазивность (отверстие диаметром до 5 мм у летучей мыши зарастает за пару недель: Faure et al., 2009), доступность и дешевизну метода.

Сведения о филогеографии рукокрылых остаются немногочисленными относительно данных о других отрядах млекопитающих. Это, по-видимому, связано с тем, что в большинстве регионов летучие мыши являются одними из самых неуловимых и наименее изученных млекопитающих, несмотря на высокую процентную долю (например, до 40% относительно всех млекопитающих Юго-Восточной Азии: Francis et al., 2010). Такая ситуация обусловлена по большей части скрытым ночным образом жизни, затрудняющим доступ к ним и их изучение. В результате для многих видов достоверные данные о распространении и таксономии имеются исключительно для территорий Западной и Центральной Европы – регионам, которые, как правило, не охватывают основную часть ареалов соответствующих видов. Принято считать, что за первые 10 лет активного применения молекулярно-генетических данных число исследованных видов рукокрылых во всех группах увеличилось приблизительно в два раза (Mayer et al., 2007; Garcia-Mudarra et al., 2009). Следует упомянуть также и случаи обнаружения эндемичных популяций отдельных видов, особенно в карстовых районах Юго-Восточной Азии (Francis et al., 2010).

Генетические данные уникальны по нескольким причинам (Edwards, 2009; Kruskop and Artyushin, 2021; Guan et al., 2025). Во-первых, они позволяют количественно оценить генетическую дивергенцию по различным частям генома (митохондриальные и ядерные гены, кодирующие и регуляторные участки,

мобильные элементы, микросателлиты, перестройки хромосом, гетерохроматин и др.). Во-вторых, генетические данные менее подвержены конвергентной и параллельной эволюции по сравнению с морфологическими признаками. Далее, они позволяют вычислить степень расхождения, которая увеличивается со временем, и, соответственно, оценить время дивергенции. В-четвёртых, они позволяют выявить монофилию, сестринские таксоны, наличие или отсутствие интрогрессии, а также скрытую изменчивость. И, наконец, с их помощью возможно точно идентифицировать гибридных особей, их родственные связи, происхождение (F1-гибриды, обратные скрещивания), направление гибридизации, а при сочетании с другими данными – определять стерильность или плодовитость гибридов.

2.3.2. Понятие вида и рода в рамках генетических исследований

Генетическую концепцию вида широко применяют для большинства групп организмов (Baker and Bradley, 2006). В рамках этой концепции вид – это группа генетически совместимых, скрещивающихся в природе популяций, которые генетически изолированы от других подобных групп. Видообразование – это процесс накопления генетических изменений в двух и более эволюционирующих линиях, который приводит к генетической изоляции и сохранению целостности двух независимых генофондов. Видообразование обусловлено дивергенцией генов, геномов и хромосомных структур, а виды могут быть признаны как таковые тогда, когда целостность их генофондов поддерживается за счёт генетических различий между соответствующими геномами. Основное отличие генетической концепции вида (Genetic Species Concept, GSC) от биологической (Biological Species Concept, BSC) заключается в акценте на генетическую, а не на репродуктивную изоляцию («группа скрещивающихся природных популяций, репродуктивно изолированная от других таких групп») (Baker and Bradley, 2006).

Иерархическая структура с монофилетическими эволюционными линиями представляет собой общепринятую основу любых биологических систем. Однако

к настоящему времени нет общего чёткого согласия относительно единых пороговых значений для разграничения между более высокими рангами, чем вид. В отличие от видовой, концепция рода обсуждается куда реже (Baird et al., 2025), хотя и не вызывает сомнений важность этого ранга для таксономических исследований, поскольку название рода составляет часть общепринятого научного названия организма. Границы рода куда более расплывчаты и часто представляют собой субъективные общепринятые искусственные конструкции (однако см. концепцию рода «2 сигма», то есть концепцию двух стандартных отклонений: Baird et al., 2025). Обычно исследователи выделяют новые роды, когда обнаруживают, что виды, составляющие род, не являются монофилетичными. Однако в некоторых случаях монофилетичный род может быть подразделён на несколько родов по причинам, не связанным с филогенетическими факторами. Однако этот подход не всегда получает поддержку в научном сообществе (например, если один род сочетает в себе около 400 видов в случае ящериц рода *Anolis*: Nicholson et al., 2012, но см. Poe et al., 2017, а также в случае подковогубов рода *Hipposideros*: Юзефович и др., 2020 и трибы Lasiurini: Baird et al., 2025). Также использование подродов считают достаточно целесообразным для распознавания более точных положений между близкородственными видами (Teta, 2019; Baird et al., 2025).

Применяют два подхода для распознавания границ таксонов: генетическая дистанция для оценки возраста линий (Kartavtsev, 2011) и невозможность создания межродовых гибридов (Van Gelder, 1977). Так, Ю. Ф. Картавец (Kartavtsev, 2011) предлагает считать два организма принадлежащими разным родам, если их генетическая *p*-дистанция по гену первой субъединицы цитохром с-оксидазы (*COI*) составляет более 16% или если *p*-дистанция по гену цитохрома б (*CytB*) более 17%. Однако стоит заметить, что эти конкретные цифры могут значительно варьировать в зависимости от конкретной группы организмов. Так, *p*-дистанция по гену *CytB* у рептилий или амфибий, как правило, заметно больше, чем у птиц тех же таксономических уровней, и просто больше, чем у млекопитающих (подробнее см.

Johns and Avise, 1998). Кроме того, интегративные процессы в начале обособления родов могут искажать картину их расхождения.

2.3.3. Гены, применяемые в филогенетических исследованиях

На ранних этапах молекулярно-генетических исследований приоритет был предоставлен митохондриальным, а не ядерным генам по ряду причин. Среди них стоит упомянуть относительную простоту выделения ДНК вследствие высокой копийности митохондрий в клетке; компактный размер митохондриального генома с ограниченным числом пар оснований (п. о.) и 13 белок-кодирующих генов; материнский тип наследования; более высокую скорость эволюции. По результатам масштабного филогенетического анализа всего отряда Chiroptera (Amador et al., 2018), митохондриальные гены, как правило, обеспечивают несколько более высокое филогенетическое разрешение по сравнению с ядерными маркерами.

ДНК-баркодинг (например, «Barcoding of Life Data Systems», <https://boldsystems.org>; Ratnasingham and Hebert, 2007) начали использовать вскоре после того, как стали массово доступны технологии секвенирования ДНК. Ген, кодирующий субъединицу I цитохром с-оксидазы, которая является частью митохондриальной дыхательной цепи (*cytochrome c oxidase subunit I, COI*), в первую очередь используют для быстрой генетической идентификации плохо изученных морфологически сходных таксонов (особенно со схожими внешними параметрами) и для быстрого различения большого количества организмов, а именно, в тропических регионах (Mayer et al., 2007). Кроме этого, ДНК-баркодинг применим в целях планирования природоохранной деятельности для экологических исследований, в особенности редких и исчезающих видов, когда нет возможности получить целиком коллекционный образец (Borisenko et al., 2008). Среди наземных позвоночных этот подход доказал свою эффективность в идентификации многих групп позвоночных: амфибий (Smith et al., 2008), североамериканских птиц (Kerr et al., 2007) и неотропических мелких

млекопитающих, в том числе летучих мышей (Clare et al., 2007; Borisenko et al., 2008; Kruskop et al., 2012). Различия в последовательностях *COI* не менее 5% (а лучше 10-12%) попадают в диапазон межвидовых и в некоторых случаях даже межродовых (желательно более >16%, Kartavtsev, 2011) различий у летучих мышей и других млекопитающих (Baker and Bradley, 2006). Однако *COI* у млекопитающих – короткий (ок. 600 п. о.) и гипервариабельный ген, который быстро эволюционирует, не может предоставить достаточное количество поддержки для разрешения филогенетических отношений между близкими видами и родами и не позволяет делать надёжные таксономические выводы (Крускоп, 2016). Ген *COI* не разрешает многие линии недавно разошедшихся гладконосых летучих мышей, например, пары *Pipistrellus kuhlii kuhlii* / *P. k. lepidus* (Sachanowicz et al., 2017), про которую будет сказано далее.

Ещё один митохондриальный ген получил широкую известность и применимость – ген цитохрома б (*cytochrome b*, *CytB*), входящий в состав комплекса III дыхательной цепи митохондрии. Этот ген филогенетически информативен на таксономических уровнях в диапазоне от родового до внутривидового, поскольку не достигает на них эффекта насыщения (Johns and Avise, 1998; Stadelmann et al., 2007; Kartavtsev, 2011). Этот ген считают одним из наиболее представленных для большинства таксонов живых существ (на уровне с *COI* или чуть меньше за счёт в два раза бóльшей длины – технически сложнее секвенировать). По данным Ю. Ф. Картавцева (Kartavtsev, 2011), два образца могут быть описаны как разные виды одного рода, если генетическая дистанция по *CytB* >11% и как разные роды, если дистанция >17%.

Тем не менее, митохондриальная ДНК (мтДНК) имеет и ряд ограничений, которые могут влиять на точность таксономических выводов: к сильным искажениям результатов могут приводить случаи интрогрессии митохондриальных генов между видами (например, в результате гибридизации) и сохранение предковых полиморфизмов (*retention of ancestral polymorphisms*). Случаи гибридизации путём интрогрессии не редки; они выявлены во многих родах

семейства Vespertilionidae (см. Sztencel-Jabłonka et al., 2012; Morales et al., 2017), Mormoopidae (Lewis-Oritt et al., 2001) и других (см. раздел Обсуждение). Одним из примеров некоторого «злоупотребления» использованием только митохондриальных генов в анализе филогении можно назвать ряд работ по анализу африканских летучих мышей, похожих на нетопырей (Benda et al., 2004; Monadjem et al., 2013; Hutterer et al., 2019; Monadjem et al., 2021a; Demos et al., 2024; Torrent et al., 2025), который породил путаницу, поскольку разные авторы постоянно перемещали виды в разные роды.

Таким образом, митохондриальные гены остаются ценным инструментом в руках исследователя-систематика, однако их применение требует осторожности и комбинации с другими маркерами, такими как ядерные гены и морфологические данные.

Ядерные гены, как правило, эволюционируют медленнее митохондриальных, что позволяет надёжнее реконструировать события, происходившие десятки миллионов лет назад. Кроме того, рекомбинантная структура ядерных генов раскрывает более комплексную картину эволюционной истории, отражающую вклад как материнской, так и отцовской линий. Самая важная причина «полезности» ядерных генов заключается в варьировании скорости эволюции между ними, что позволяет адаптировать набор маркеров под конкретный таксономический уровень. При этом важно тщательно подобрать исследуемые гены – их темпы накопления замен могут быть слишком быстрыми или же, наоборот, слишком медленными для исследуемых групп (подробнее см. Rodríguez-Ezpeleta et al., 2007; Банникова, Лебедев, 2022). Однако современный подход и использование методов максимального правдоподобия (Maximum likelihood, ML) и Байесовского анализа (Bayesian inference), а также использование длинных фрагментов нуклеотидных последовательностей (желательно >1000 п. о.) и более полная таксономическая выборка, которая позволяет разбивать длинные ветви, могут существенно повысить точность филогенетического анализа (Lack and Van Den Bussche, 2010; Крускоп, 2016). Как указали Дж. Б. Лэк и Р. А. Ван Ден Буш

(Lack and Van Den Bussche, 2010), для семейства гладконосых рукокрылых характерна «взрывная» диверсификация линий, при которой общий предок быстро дал начало множеству обособленных филогенетических таксонов.

Для рукокрылых наиболее полно представленными в базах данных, и, соответственно, часто используемыми ядерными генами являются: *ABHD11*, *PRKC1*, *STAT5A*, *THY*, *RAG2*, *BRCA1*, *DMP1* и *APOB* (последние два обычно реже). Однако разные авторы часто используют разные наборы генов, оттого их сравнение между собой часто бывает затруднено. Сочетание двух-трёх митохондриальных и трёх-четырёх ядерных маркеров считается достаточным для идентификации видов и построения корректных филогений даже при наличии интрогрессии митохондриальной ДНК (Kruskop and Artyushin, 2021).

Таким образом, потенциально конвергентные и слабо информативные признаки, быстрая диверсификация гладконосых летучих мышей, приведшая к образованию множества мелких ветвей, а также отсутствие их генетического разрешения (в т.ч. из-за интрогрессии) сделали понимание эволюционных связей внутри семейства гладконосых более запутанным, а также ощутимо затруднили разработку систематики этой группы.

Подводя итог вышесказанному, единственно правильным подходом к решению таксономических вопросов будет комбинирование сразу большого числа разных методов (морфология, молекулярная генетика, кариология, экология) ради достижения консенсуса в видовой классификации (например, Volleth et al., 2015; Krusko et al., 2018; Torrent et al., 2025). Именно такой подход всё чаще наблюдается в современных таксономических публикациях – «интегративная таксономия» (Solari et al., 2019; Tu et al., 2021). Он позволяет преодолеть ограничения, связанные с использованием только одного типа данных, и обеспечивает более стабильные и надёжные результаты. Однако стоит с осторожностью подходить к включению таких с одной стороны полезных, но нестандартных методов как учёт эхолокационных сигналов, поскольку такие методики требуют разработки специфических алгоритмов анализа.

Общий накопленный за 25 лет пул генетических исследований и данных по рукокрылым радикально продвинул «застоявшуюся» систематику всего отряда, начиная даже с изменения состава подотрядов, но также «вскрыл» ряд устойчивых методологических проблем и пробелов выборки (Stadelmann et al., 2007; Lack and Van Den Bussche, 2010; Guan et al., 2025). Во-первых, главные источники противоречий между филогенетическими деревьями связаны с неполной сортировкой линий (то есть быстрым расхождением таксонов), гибридизацией и последующей интрогрессией митохондриальных генов, из-за чего митохондриальные и ядерные маркеры нередко демонстрируют несовпадающие сигналы (Dool et al., 2024). Это особенно заметно у крайне разнообразного семейства гладконосых летучих мышей, где разные гены по-разному разрешают внутренние узлы на филогенетических деревьях (Demos et al., 2024). Кроме того, многие группы, широко распространённые в ключевых центрах биоразнообразия, таких как тропические регионы Африки и Азии, по-прежнему испытывают дефицит накопленного материала. Итогом последних лет стало понимание, что единичные митохондриальные локусы не всегда способны разрешить многие события дивергенции видов (Lack et al., 2010; Roehrs et al., 2010; Wüster, 2025). Совместное применение морфологических, экологических, поведенческих и акустических данных в сочетании с анализом молекулярных локусов обеспечивает получение устойчивых таксономических решений (Torrent et al., 2025). Несмотря на перечисленные сложности, многие крупные клады на данный момент демонстрируют практически согласованную картину с высоким уровнем поддержек за счёт включения генетических данных, например, сестринское положение между семействами Vespertilionidae и Miniopteridae (Amador et al., 2018; Guan et al., 2025).

2.3.4. Палеонтологические данные

Даже в нынешнее время этапы ранней эволюции рукокрылых остаются слабоизученными в связи с дефицитом палеонтологических свидетельств (см. Jones et al., 2005). Самыми древними сохранившимися находками рукокрылых являются

зубы, но часто они представлены фрагментарными или единичными остатками (Hand et al., 2023). На сегодняшний день не удалось отличить непосредственных нижнепалеоценовых или меловых предков летучих мышей, поскольку в тот временной период их зубы были неотличимы от зубов прочих примитивных зверей наподобие древнейших землеройковых. Вероятно, при более глубоком изучении они окажутся примитивными летучими мышами.

Молекулярные данные, калиброванные по ископаемым находкам, относят происхождение последнего общего предка современных рукокрылых к периоду около 66-62 миллионов лет назад на границе мелового и палеогенового периодов (Jones et al., 2005; Teeling et al., 2005; Amador et al., 2018; Foley et al., 2023). Вероятно, диверсификация современных семейств рукокрылых произошла приблизительно в одно время с увеличением разнообразия внутри других отрядов млекопитающих (см. Meredith et al., 2011). В частности, палеонтологические данные указывают, что по крайней мере 13 ныне существующих семейств к середине эоцена уже

и сформированы (Gunnell and Simmons, 2005). В эту эпоху климат стал ощутимо теплее и породил как увеличение растительного разнообразия, так и появление пика разнообразия насекомых (Teeling et al., 2005). Именно в этот узкий временной интервал между 52 и 50 млн лет назад появились четыре основные линии летучих мышей, обладающих эхолокацией: Rhinolophoidea, Emballonuroidea, Noctilionoidea и Vespertilionoidea (также см. Jones et al., 2005). Появление одного из самых молодых, но крайне разнообразных семейств Vespertilionidae датируют границей эоцена-олигоцена (около 35 млн л. н.: Amador et al., 2018).

Молекулярные исследования с использованием концепции локальных молекулярных часов также продемонстрировали, что скорость диверсификации у разных семейств летучих мышей непостоянна и заметно варьирует между кладами (тенденция, наблюдаемая у многих животных Metazoa): наибольшие сдвиги скорости диверсификации произошли 50-30 миллионов лет назад (Jones et al., 2005).

Несмотря на схожие времена происхождения семейств гладконосых летучих мышей и американских листоносов (Phyllostomidae), темпы видообразования внутри первого семейства выше (Lack and Van Den Bussche, 2010), при этом большинство быстро эволюционирующих линий обнаружены в подсемействе Vespertilioninae. Предположительно, обитание в условиях умеренного климата способствовало быстрому накоплению изменчивости последнего подсемейства, в отличие от тропического климата в случае листоносов. К среднему эоцену процесс диверсификации рукокрылых достиг значительного размаха, о чём свидетельствует появление в палеонтологической летописи представителей многих современных семейств (например, Pteropodidae, Emballonuridae, Hipposideridae: Kruskop and Artyushin, 2021).

Среди предковых находок представители трибы Pipistrellini ещё более редки, а их таксономическая интерпретация зачастую затруднена вследствие морфологической примитивности зубной системы нетопырей. Кроме того, достоверное определение родовой принадлежности фрагментарных остатков бывает ограничено, что наглядно иллюстрируется примером верхней челюсти *Nyctalus storchi* из позднего олигоцена (MN3) (Horáček, 2001). Ещё одна находка нижней челюсти вечерницы из того же временного периода обнаружена в начале XX века (Revilliod, 1922, цит. по Horáček, 2001). Одной из наиболее древних находок является верхний третий моляр вечерницы (*Nyctalus* sp.) из миоцена (Rosina and Sinitsa, 2014). Другая находка вечерницы, вероятно, *N. lasiopterus*, также датируется миоценом (большой премоляр: Crespo et al., 2018). Наиболее древний доказанный нетопырь это *Pipistrellus semenovi*, обнаруженный в отложениях среднего туролия (MN12, поздний миоцен) в Украине (Rosina and Sinitsa, 2014), а также *Pipistrellus rouresi* из позднего туролия (6,23 млн л. н., MN13, поздний миоцен) (Crespo et al., 2018). В работе П. Майна описана ещё одна находка *Pipistrellus* sp. из миоцена (MN10) (Mein et al., 1999).

Тем не менее, уже из молодых слоёв четвертичного периода известно сравнительно большое количество находок, а именно из раннего и среднего

плейстоцена на территории Средиземноморья (Horáček and Jahelková, 2005; см. Rosina and Sinitsa, 2014). Также более 100 образцов окаменелостей *P. pipistrellus*, датированных Голоценом и временем последнего вейксельского оледенения (но не раньше), найдено на территории Центральной Европы. Это может свидетельствовать о расширении ареала на север, начиная с времени поздних вейксельских отложений. Следует отметить, что большинство этих окаменелостей обнаружено в пещерных отложениях в значительных скоплениях, что, по-видимому, свидетельствует о существовании зимующих колоний. В настоящее время, однако, нетопыри крайне редко населяют пещеры. На территории Центральной Европы, помимо нетопырей, также *Plecotus austriacus* и *Myotis myotis* не встречаются ранее голоцена – современное распространение этих теплолюбивых видов из Средиземноморья связывают с приуроченностью к зимовке в человеческих поселениях.

В Азии и Африке до сегодняшнего дня не было обнаружено ископаемых находок древнее антропогена. Отсутствие нетопырей и вечерниц может быть связано как с их дендрофильным образом жизни, сильно снижающим вероятность петрификации (особенно во влажном тропическом климате Юго-Восточной Азии), так и с невозможностью доказать принадлежность окаменелостей к этим конкретным таксономическим группам.

Таким образом, имеющиеся палеонтологические данные свидетельствуют, что ранняя эволюция трибы Pipistrellini остаётся слабо изученной из-за крайне ограниченного количества ископаемых остатков, представленных в основном фрагментами зубов и челюстей. Самые древние находки подтверждают существование этих летучих мышей в позднем миоцене (ок. 12 млн л. н.). Такая фрагментарная палеонтологическая летопись нетопырей подчёркивает необходимость дальнейших поисков и уточнения стратиграфии известных остатков.

2.3.5. Современная классификация трибы *Pipistrellini*

Род *Pipistrellus* претерпел серьёзные таксономические изменения с момента начала широкого применения ДНК-технологий. В частности, исследователи пришли к выводу, что некоторые внешне слабо отличимые, но генетически обособленные группы являются отдельными видами. Предыдущие морфологические исследования выделяли внутри рода *Pipistrellus* наличие по меньшей мере 10 групп видов и 3 подрода (Ellerman and Morrison-Scott, 1966), 13 групп видов (Tate, 1942; Koopman, 1984) и 7 подродов и 9 групп видов (Hill and Harrison, 1987). Сначала кариологические исследования, а затем и молекулярно-генетические поставили под вопрос валидность этих групп и указали на необходимость переоценки положения некоторых таксонов внутри *Vespertilionidae*. В частности, для похожих на нетопырей летучих мышей в ранних молекулярно-генетических исследованиях подтверждена ранее продемонстрированная на морфологических и кариологических данных парафилетичная структура группы (Hofer and Van Den Bussche, 2003). Все летучие мыши, похожие на нетопырей, которых традиционно считали представителями трибы *Vespertilionini*, были разделены на три поддерживаемых трибы: *Pipistrellini*, *Vespertilionini* и *Nycticeiini*. Последняя у М. Фоллет и К-Г. Хеллер (Volleth and Heller, 1994) наиболее схожа с трибой *Eptesicini* и отличается от трибы *Nycticeiini*, предложенной Дж. Тейтом (Tate, 1942), а также К. Купманом (Koopman, 1994).

С. Р. Хуфер и Р. А. Ван Ден Буш (Hofer and Van Den Bussche, 2003) первыми получили парафилетичную структуру рода *Pipistrellus* на генетических данных и установили более близкое родство *Nyctalus* с видами *P. pipistrellus* и *P. nathusii*, чем этих видов с *P. coromandra* и *P. javanicus*. Их данные также продемонстрировали принадлежность *Scotoecus* к трибе *Pipistrellini*. Таким образом, следуя принципу классификации млекопитающих по Дж. Г. Симпсону (Simpson, 1945), авторы высказали предположение о включении *Nyctalus* в род *Pipistrellus*, или же о выделении азиатских нетопырей в новый род. Стоит также упомянуть, что работы Хуфера и Ван Ден Буша (Hofer and Van Den Bussche, 2003; Hofer et al., 2006), а

также Б. Штадельманна с соавторами (Stadelmann et al., 2004) предоставили надёжные доводы для выделения североамериканских родов *Parastrellus* и *Perimyotis* с видами *P. hesperus* и *P. subflavus*, соответственно. Такое решение основано на поддержанных данных *p*-дистанций гена *CytB*, а также сравнении морфологических характеристик скелета, зубов и бакулума.

Кроме того, результаты анализа митохондриальной ДНК позволили установить более информативные критерии между родом *Eptesicus* и летучими мышами, похожими на нетопырей, а также выявить сопоставимые диагностические признаки для ряда других родов, ранее не охваченных кариологическими исследованиями (например, *Glauconycteris*, *Lasionycteris*, *Nycticeius*, *Scotomanes* и др.). Однако, как отмечают Штадельманн с соавторами (Stadelmann et al., 2004), филогенетический анализ мтДНК не установил точное положение *Vespertilio* в пределах клады, в отличие от кариологического анализа (Volleth and Heller, 1994). Несмотря на выводы С. Р. Хуфера и Р. А. Ван Ден Буша (Hooper and Van Den Bussche, 2003), в книге-обзоре «Mammal species of the World» (Simmons, 2005) в род нетопырей всё ещё включены *P. hesperus* и *P. subflavus*, хотя состав трибы уже разделён на роды *Pipistrellus*, *Glischropus*, *Nyctalus* и *Scotoecus*.

Подробное исследование систематики похожих на нетопырей летучих мышей провел в своей диссертационной работе З. П. Роэрс (Roehrs, 2009), где продемонстрировал две отдельные ветви. В первую ветвь включены роды *Nyctalus*, *Pipistrellus* и *Scotoecus*, а также *Vespertilio* в базальной позиции трибы (отчего и присвоил ей имя Vespertilionini). Во вторую – группа *Hypsugine*, в которую вошли кожановидные нетопыри (*Hypsugo*), а также многие роды, которые выделены из нетопырей в 1980-90-е года (*Neoromicia*, *Vespadelus*), а также *Chalinolobus*, *Laephotis*, *Tylonycteris* и другие (Roehrs, 2009; Roehrs et al., 2010).

Парафилетичное положение нетопырей относительно поддержанного монофилетичного рода вечерниц продемонстрировали Л. Р. Хини с соавторами, изучая *Nyctalus plancyi* на Филиппинах (гены *CytB* и *rag2*) (Heaney et al., 2012). В этом анализе роды *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Glischropus* объединены в трибу

Pipistrellini, тогда как *Vespertilio* объединяется с *Tylonycteris*, *Hypsugo*, *Philetor*, *Falsistrellus* в единую трибу Vespertilioini с высоким уровнем поддержки.

Положение трибы Pipistrellini было поддержано также в исследовании Koubínová et al., 2013. Примечательно, что род *Vespertilio* расположен в базальной ветви трибы Vespertilionini (в трибу также вошли *Eptesicus*, *Hypsugo*, *Neoromicia*, *Laephotis*, *Vespadelus*, *Chalinolobus*, *Nycticeinops*); в трибе Pipistrellini базальное положение принадлежит представителям рода *Scotoecus*, следующая отделяемая ветвь – «*P.*» *rueppelii*. Далее продемонстрировано парафилетичное положение остального рода *Pipistrellus*: азиатские нетопыри сближены с родом *Glischropus*, а европейские – с *Nyctalus*, при этом *P. nathusii* более близок к вечерницам. Примечательно, что генетическая дистанция по гену *CytB* между «*P.*» *rueppelii* и остальными нетопырями составила порядка 20-24%, что стало важным доводом в обособлении нового рода *Vansonina* (Koubínová et al., 2013).

Постоянный интерес исследователей и многократные переоценки привели к тому, что комплекс видов *P. pipistrellus* s. l. стал, вероятно, наиболее полно охарактеризованным модельным объектом в изучении криптической изменчивости среди палеарктических рукокрылых. Несмотря на отдельные упоминания в старой литературе, указывавшие на возможное наличие качественной внутривидовой изменчивости у европейской популяции (Cabrera, 1904; Koch, 1865), *P. pipistrellus* традиционно рассматривали как единый вид: монотипический в западной части ареала и с выделением подвида *P. p. aladdin* Thomas, 1905 в восточной части ареала, охватывающей Иран, Кашмир и восточный Туркестан (Koopman, 1994). После обособления формы с пиковой частотой эхолокации 55 кГц (см. раздел 2.2.2) решением Международной комиссии по зоологической номенклатуре (2003) для этого вида зафиксировано название *P. pygmaeus* Leach, 1825.

В результате систематической и комплексной ревизии нетопырей, распространённых от Азорских островов до Турции и от Северной Африки до Польши, проведённой чешской исследовательской группой в последующее десятилетие, было установлено, что таксономическая структура видовых

комплексов европейских нетопырей *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* существенно сложнее, чем предполагалось ранее. Каждый из этих видов включает несколько генетически обособленных линий. Стоит отметить, что бóльшая часть работ проведена на небольшом числе митохондриальных и ядерных генов. Данные, полученные для значительной части ареала нетопырей Европы, свидетельствуют о наибольшей генетической вариабельности *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* в Средиземноморском регионе.

На территории Средиземноморья комплекс видов *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* образовал сеть линий на разных стадиях диверсификации и вторичного контакта (Hulva et al., 2010). Согласно молекулярному датированию, разделение двух основных линий *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* произошло приблизительно 3,1–4,1 млн лет назад, вероятно, в Северной Африке, в связи с экологическими изменениями, произошедшими в середине Плиоцена после Мессинского кризиса (Hulva et al., 2004, см. также Veith et al., 2011). Линия *P. pipistrellus* s. str. около 1,6–0,9 млн лет назад в западном Средиземноморье разделилась с кладой из Магриба (Марокко, Алжир, Тунис), однако низкий уровень генетических различий не позволил выделить её в отдельный вид. Затем *P. pipistrellus* s. str. колонизировал Европу, по-видимому, через Пиренейский полуостров. У *P. pygmaeus* s. str. около 2,1–1,8 млн лет назад последовало разделение между ливийской кладой (*P. hanaki*, различия 6–7% по *CytB*, Hulva et al., 2004) и *P. pygmaeus* s. str. в восточном Средиземноморье. *P. pygmaeus* s. str., по-видимому, колонизировал Европу через Балканы после последнего ледникового максимума. Дальнейшая встреча *P. pipistrellus* s. str. и *P. pygmaeus* s. str. в Европе с последующим вторичным наложением ареалов привела к изменению характеристик частот эхолокации (Hulva et al., 2004). Этот сценарий также подтверждён палеонтологическими данными (Sevilla, 1989; Horáček and Jahelková, 2005). Прошедшего времени дивергенции оказалось достаточно для формирования репродуктивных изоляционных барьеров, что привело к образованию широкой зоны симпатрии

двух комплексов в Средиземноморском регионе. В связи с этим состав комплекса видов может быть охарактеризован следующим образом.

P. pipistrellus состоит из трёх линий (Benda et al., 2003; Benda et al., 2004; Hulva et al., 2004; Hulva et al., 2007; Hulva et al., 2010):

1) Континентальная линия *P. pipistrellus* (*P. pipistrellus* s. str.). Эта группа демонстрирует умеренную генетическую вариабельность с двумя неглубокими кладами – европейской и азиатской (*P. pipistrellus aladdin*), которая включает популяцию с о. Кипр;

2) Линия из Марокко и Алжира, глубоко дивергировавшая от континентальной европейской формы;

3) Линия островов Сицилии и Корсики, расположенная в сестринской позиции к Марокканской линии и имеющая генетическую дистанцию с ней в 3,2–4,5%.

P. pygmaeus также состоит из трёх линий (Hulva et al., 2004; Benda et al., 2008; Hulva et al., 2007; Mayer et al., 2007):

1) Континентальная линия *P. pygmaeus* (*P. pygmaeus* s. str.);

2) Линия *P. pygmaeus cyprius* Benda, 2007 острова Кипр;

3) Линия *P. hanaki* Hulva and Benda, 2004 из Ливии и острова Крит, также, как и предыдущая, глубоко дивергировавшая от континентальной.

Таким образом, к настоящему времени систематика нетопырей Средиземноморского региона комплекса *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* разработана весьма детально.

Также другие исследователи (Sztencel-Jabłonka and Bogdanowicz, 2012) продемонстрировали бóльшую степень миграции *P. pygmaeus* по сравнению с *P. pipistrellus* (а также более выраженный характер миграций у популяций Средиземной Европы по сравнению с Британскими островами). Кроме того,

впервые были задокументированы случаи гибридизации: от 1,7% до 13,3% в разных популяциях обоих видов.

Другой европейский вид нетопырей, *P. kuhlii*, также представляет собой комплекс криптических форм (Pestano et al., 2003; Ibayez et al., 2006; Mayer et al., 2007; Veith et al., 2011; Sachanowicz et al., 2017). Во всей ветви *P. kuhlii* филогенетические отношения всё ещё не установлены до конца. Многие классические специалисты-морфологи XX века выделяли специализированную мелкую пустынную форму в самостоятельный вид *P. deserti* (Ellerman and Morrison-Scott, 1966; Hill and Harrison, 1987; Koopman, 1994). Тем не менее, генетические исследования свидетельствуют, что особи разных пустынных регионов независимо приобретают схожие признаки (Benda et al., 2015). По результатам анализов митохондриальных генов (Ibayez et al., 2006; Andriollo et al., 2015) бóльшую часть территории Средиземноморья симпатрично населяет восточная (сюда относится морфотип *P. deserti* из Северной Африки) и западная клады *P. kuhlii*. Средняя Азия и часть Восточной Европы (и юг России: Kruskop et al., 2012) заселена *P. kuhlii lepidus*, а островные популяции к западу от Африки представлены кладой *P. maderensis*, которую европейские зоологи рассматривают как самостоятельный вид.

Лесной нетопырь (*P. nathusii*), в противоположность другим европейским нетопырям, не формирует никаких внутривидовых линий. Однако с положением всей его клады на филогенетическом дереве нетопырей не так просто, поскольку чаще всего он образует трихотомию с родом *Nyctalus* и остальными европейскими *Pipistrellus* (Dool and Puechmaille, 2024). По всей видимости, *P. nathusii* дивергировал от остальных нетопырей вскоре после того, как отделились вечерницы (~12,75 млн л. н.), и такое крайне короткое время между расхождениями этих линий приводит к отсутствию разрешённости филогенетического дерева (Dool and Puechmaille, 2024). Короткие филогенетические ветви, полученные в случае лесного нетопыря, обычно бывают вызваны либо быстрой диверсификацией (т.н. неполной сортировкой линий – incomplete lineage sorting, ILS), либо гибридизацией

и бывают мало решаемы стандартными методами филогенетики (например, конкатенированием последовательностей, см. раздел Результаты). Однако наиболее современные методы – мультивидовая коалесценция или филогенетические сети – могут быть использованы для решения такой проблемы (Mirarab et al., 2021).

Примечательно, что лесной нетопырь демонстрирует ряд экологических и поведенческих признаков, которые не встречаются у других представителей рода *Pipistrellus*, но характерны для рода *Nyctalus* (Dool and Puechmaille, 2024). Для этого вида характерны защита брачной территории и вокализация (песни) для привлечения самок во время гона. Социальные крики сильно отличаются от других сигналов европейских нетопырей, они обладают более сложной структурой и длительностью (Jahelková et al., 2008).

В отличие от нетопырей Европы, систематика которых была исследована достаточно подробно, с азиатской частью рода *Pipistrellus* вплоть до начала 2020-ых работало не такое большое число исследователей. В некоторых работах их включали в анализ, однако их таксономическое положение не обсуждалось. Авторы работы отмечали парафилетическое положение нетопырей относительно вечерниц по данным мтДНК и яДНК (Koubínová et al., 2013). Азиатские нетопыри были также обнаружены и на территории Африки (Benda et al., 2016). По морфологическим и генетическим данным авторы описали новый вид *P. dhofarensis*, обитающий на территории Южного Омана.

Наиболее полно генетическое разнообразие азиатских нетопырей (5 видов) представлено в работе С. В. Крускопа и соавторов (Kruskop et al., 2018), где на основе комплексных данных (включая морфологию, гены *CytB*, *COI* и ядерный *rag2*) доказано положение *P. stenopterus* внутри рода *Pipistrellus* среди разнообразия азиатских представителей, а не внутри *Nyctalus*. Для этого вида на основе его специфических морфологических особенностей предложен отдельный подрод *Alionoctula*, сестринский к группе видов «javanicus».

Род *Nyctalus* на протяжении истории его изучения крайне редко становился объектом таксономических дискуссий. Все вечерницы представляют собой схожий внешне узкоспециализированный морфотип быстrolётных охотников (Kruskop, 1999). Самые крупные вечерницы обладают настолько мощными челюстями, что иногда переходят к хищничеству на мигрирующих ночью мелких воробьинообразных птиц (Fukui et al., 2013; Stidsholt et al., 2025). Их образ жизни дальних мигрантов (Dondini et al., 2012; Gashchak et al., 2015; Tájek, Tájková, 2020) обусловил схожие между собой морфологические признаки: узкие, длинные, заострённые, опушённые мехом крылья, низкие частоты эхолокационных сигналов, распространяющиеся на далёкие расстояния.

Внешне вечерницы отличаются от нетопырей в первую очередь булавовидной или грибовидной формой козелка, более мясистыми в основании ушами и удлинёнными 4-ым и 3-м пальцами передней конечности так, что вершина крыла становится более заострённой. Также значительная часть летательных перепонok снизу покрыта шерстью, чего не встречается у нетопырей. У *Nyctalus*, как и у *Pipistrellus*, в верхней челюсти присутствуют малые предкоренные зубы. Даже самый маленький представитель – малая вечерница (*N. leisleri*) – крупнее нетопыря. Наиболее полный анализ трёх митохондриальных маркеров подавляющего большинства известных видов вечерниц (Salgueiro et al., 2007), за исключением эндемика японских островов *N. furvus* и гималайского *N. montanus*, подтверждает строгую монофилию группы (подтвердив результаты кариологии: Volleth, 1992). Также продемонстрирована глубокая дивергенция между всеми изученными видами, за исключением *N. azoreum* + *N. leisleri*, которые демонстрируют практически полное отсутствие различий по митохондриальным последовательностям *CytB*, *ND1* и контрольного региона. Базальную позицию занимают представители *N. plancyi* (опровергнув, таким образом идею о родственных отношениях с *N. noctula*: Corbet and Hill, 1992); два вида самых крупных вечерниц, обитающие на разных концах Евразии – *N. lasiopterus* и *N.*

aviator – характеризуют сестринские отношения; вид *N. noctula* наиболее близок к ним.

На протяжении истории отмечены два вида, «мигрирующие» из рода вечерниц в род нетопырей и обратно на основании их относительно крупных размеров и пропорций черепа. У Дж. Тейта (Tate, 1942) виды *P. joffrei* и *P. stenopterus* принадлежат роду *Pipistrellus* (хотя Тейт утверждает, что *P. stenopterus* может в дальнейшем получить ранг рода), однако у К. Купмана (Koorman, 1994) они описаны среди разнообразия вечерниц (*Nyctalus*). А. П. Кузякин (1950) и Дж. Эллерман, Т. Моррисон-Скотт (Ellerman and Morrison-Scott, 1966) также помещают их внутрь *Nyctalus* (у последних *P. stenopterus* отсутствует). Дж. Хилл и Д. Харрисон (Hill and Harrison, 1987) выделяют эти виды в отдельную группу нетопырей в подроде *Hypsugo*, поскольку их бакулюм сильно отличается как от бакулюмов вечерниц, так и нетопырей. Эта точка зрения поддержана и другими учёными (Corbet and Hill, 1992; Simmons, 2005). В дальнейшем И. Хорачек и В. Ханак (Horáček and Hanák, 1985-86) возвели *Hypsugo* в ранг рода, поместив туда, помимо *H. savii*, ещё и *H. joffrei*, однако оставив *N. stenopterus* среди вечерниц. В дальнейшем *H. joffrei* выделили в свой отдельный род *Mirostrellus* (Görföl et al., 2020). Данные кариологии обосновали близкие отношения *P. mimus* и *N. stenopterus*, в связи с чем М. Фоллет и К-Г. Хеллер (Volleth and Heller, 1994) вернули его в род нетопырей, что в дальнейшем подтвердили и молекулярно-генетические данные (Kruskop et al., 2018). Стоит упомянуть, что в русском языке за видом *P. stenopterus* закрепилось название «малайская вечерница» (Соколов, 1973).

Поскольку большинство африканских летучих мышей, похожих на нетопырей, в настоящее время представляет собой многообразие форм трибы *Vespertilionini* в целом и подтрибы *Laephotina* в частности, это выходит за рамки настоящей работы.

Как свидетельствуют современные исследования, таксономическая история африканских летучих мышей, похожих на нетопырей, на протяжении истории испытывала трудностей и случаев криптического разнообразия не меньше, чем у

их азиатских собратьев. В прошлом всех африканских летучих мышей, похожих на нетопырей, зоологи причисляли либо к роду *Pipistrellus*, либо к *Eptesicus*, либо к *Nycticeius* (Corbet and Hill, 1980). Позже Дж. Хилл и Д. Харрисон (Hill and Harrison, 1987) отметили широкую вариацию размеров и форм бакулюмов разных групп африканских представителей и выделили многие таксоны в отдельные подроды *Neoromicia* и *Hypsugo* (однако всё ещё в составе *Pipistrellus*). Кариологические и не только открытия начала XXI века возвели эти таксоны в ранг родов (Horáček and Hanák, 1985-1986; Horáček et al., 2000; Volleth et al., 2001; Kearney et al., 2002; Hooper and Van Den Bussche, 2003; Koubínová et al., 2013).

За последние 10-15 лет развития молекулярных методов к существующим таксонам гладконосых рукокрылых родового ранга были добавлены ещё несколько. Этому способствовали в первую очередь ставшие доступными для сбора материала отдаленные регионы Африки, а также современные методы отлова и детекции. Как результат стало ясно, что видовое разнообразие африканских гладконосых богато на криптические формы и существенно недооценено. В дальнейшем многие африканские таксоны также исключили из рода *Pipistrellus* и переместили в другие новые исключительно африканские роды, которые затем в некоторых случаях также подвергли реорганизации: *Neoromicia* (Volleth et al., 2001; Kearney et al., 2002), *Parahypsugo*, *Afropipistrellus* (Thorn et al., 2007; Monadjem et al., 2013; Hutterer et al., 2019; Monadjem et al., 2021b), *Afronycteris*, *Pseudoromicia* (Monadjem et al., 2021a; Grunwald et al., 2023). В настоящее время принято считать, что разнообразие африканских летучих мышей, похожих на нетопырей, ограничено представителями трибы Vespertilionini, в основном подтрибы Laephotina (5 родов: *Laephotis*, *Neoromicia*, *Afronycteris*, *Pseudoromicia*, *Hypsugo*) (Monadjem et al., 2021a; данные кариологии совместно с генетикой: Benda et al., 2022; Demos et al., 2024; Torrent et al., 2025, а также см. Volleth et al., 2023). Бенда с соавторами (Benda et al., 2022) к последней подтрибе также причисляет и род *Afropipistrellus*, однако иные авторы (Demos et al., 2024) относят и его, и род *Nycticeinops* к ветви, сестринской

этой подтрибе (а также см. Torrent et al., 2025, где *Hypsugo* также вынесен из подтрибы *Laerphotina* и не встречается в Африке южнее Сахары).

На африканском континенте представлены только три рода трибы *Pipistrellini* – *Pipistrellus*, *Scotoecus* и *Vansonia* (Torrent et al., 2025). Из настоящих нетопырей (в современном понимании: Koubínová et al., 2013) это виды: *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. hanaki* (севернее Сахары), *P. hesperidus*, *P. rusticus*, *P. nanulus*, *P. raceyi* (о. Мадагаскар), а также два недавно описанных *P. simandouensis* (Monadjem et al., 2021b) и *P. etula* (Torrent et al., 2025). Таким образом, для африканского континента на сегодняшний день описано 14 видов трибы *Pipistrellini* (9, относящихся к роду *Pipistrellus*, 4 – к *Scotoecus* и *Vansonia rueppelii*).

Обобщая всё вышесказанное, применение молекулярных маркеров и анализа ДНК для исследования таксономической структуры рода *Pipistrellus* продемонстрировало наиболее эффективные результаты. При этом основные проблемы систематики рода связаны с его полифилетичностью и парафилетичными отношениями относительно близких родов *Nyctalus* и *Glischropus*. В то время как структура европейских видов рода изучена наиболее подробно и иллюстрирует признаки расхождения на множество клад (особенно внутри комплексов *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*: Hulva et al., 2010), систематика азиатских нетопырей остаётся менее ясной и требует дальнейших исследований с использованием как можно большего числа таксонов. В ранних молекулярно-генетических работах азиатские виды нетопырей включали в анализ исключительно как вспомогательные таксоны без углублённого обсуждения их положения на филогенетических деревьях. При этом именно азиатские представители демонстрируют большую вариабельность таксонов, поскольку обитают в тропическом регионе, по определению более богатому на виды, чем умеренный климат Европы. Такая же картина наблюдается для африканского континента, где в настоящий момент обнаружено огромное разнообразие трибы *Vespertilionini* (Torrent et al., 2025). Ограниченное число доступных последовательностей генов не позволяет с уверенностью реконструировать

эволюционные связи внутри рода, а недостаток материала из Юго-Восточной Азии, Индии и Китая означает, что реальное видовое разнообразие рода может быть значительно недооценено. Многие виды известны по единичным находкам и остаются не включёнными в молекулярные анализы (Saikia et al., 2021, 2022). Для всех азиатских таксонов нетопырей отсутствуют полногеномные данные (за исключением одной сборки *P. abramus*), а использование только отдельных локусов ведёт к неполному или искажённому пониманию родства. Несмотря на усилия последних лет, таксономическое положение ряда азиатских видов, включая *P. abramus*, *P. javanicus* и в особенности *P. stenopterus*, остаётся спорным. Современная систематика азиатских представителей рода *Pipistrellus* требует аналогичного европейским видам уровня исследований и невозможна без комплексного подхода, включающего генетику, морфологию и, по возможности, эколого-этологические данные, а текущее состояние систематики *Pipistrellus* можно охарактеризовать как промежуточное и незавершённое, особенно в отношении азиатской фауны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Сбор материала

В основу исследования легли коллекционные экземпляры Сектора териологии Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Исследованные образцы получены из 54 локалитетов в период с 2005 по 2025 года в 16-ти провинциях Вьетнама и следующих странах: Израиль, Индонезия, Иран, Марокко, Мьянма, Папуа-Новая Гвинея, Россия, Таиланд, Таджикистан, Турция и Эфиопия (см. Рис. 3 и 4). Вся работа с коллекционным материалом проходила согласно правилам и положениям Зоомузея МГУ. Некоторое количество образцов для генетического анализа собрано автором во время самостоятельных поездок по России в 2022-25 гг. и одной поездки в Юго-Восточную Азию (Вьетнам и Таиланд) в 2024 году. Также пять образцов тканей получены из Центра реабилитации рукокрылых при Московском Зоопарке.

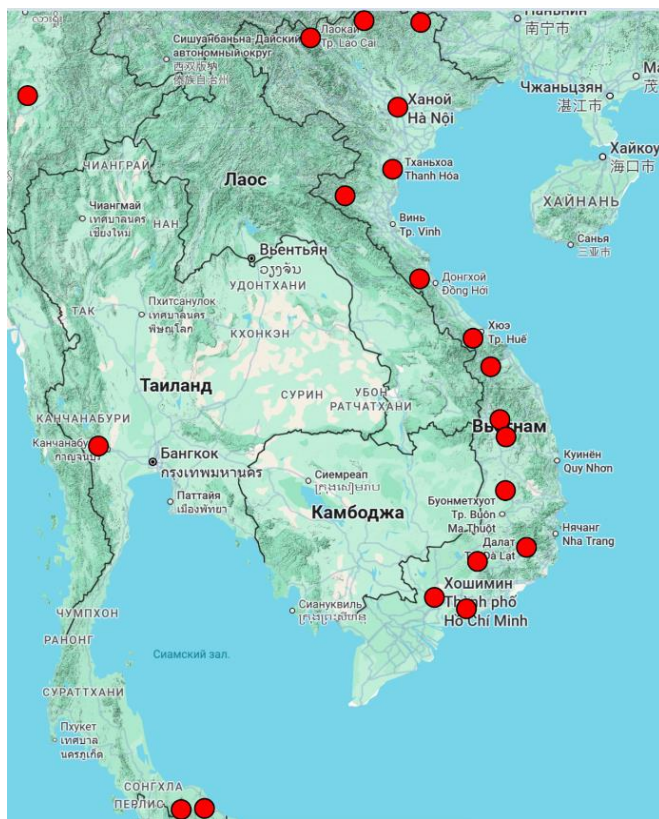


Рис. 3: Места сборов использованных образцов на территории Юго-Восточной Азии.



Рис. 4: Места сборов использованных образцов на территории Западной Палеарктики и Афротропиков.

Для изучения морфологических особенностей обсуждаемых таксонов исследован 61 коллекционный экземпляр (морфология черепа и зубов), а также изготовлены препараты 7 бакулумов. Промеры черепов 295 экземпляров 20 видов нетопырей для морфометрического анализа и морфологического сравнения переданы руководителем работы С. В. Крусковым.

В генетический анализ включены 123 экземпляра, которые относятся к 23 видам трибы Pipistrellini: *G. aquilus*, *G. bucephalus*, *G. tylopus*, *N. labiata*, *N. lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *P. abramus*, *P. ceylonicus*, *P. coromandra*, *P. hesperidus*, *P. javanicus*, *P. aff. javanicus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *P. cf. papuanus*, *P. paterculus*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*, *P. rusticus*, *P. tenuis*, *Scotoecus albofuscus*, *Vansonia rueppelii*, а также четыре образца *Hypsugo ariel*, *H. macrotis*, *H. cadornae* в качестве внешней группы. В работе представлены все группы видов в пределах современного понимания рода *Pipistrellus*, однако отсутствуют многие афротропические виды и виды Австралии. Для всех родов трибы Pipistrellini, кроме рода *Scotozous*, автором собственноручно получены генетические последовательности всех исследуемых маркеров. Виды родов *Scotophilus*, *Eptesicus*, *Nycticeius*, *Parastrellus*, *Perimyotis*, а также *Hypsugo*, *Neoromicia*, *Laephotis*, *Pseudoromicia*, *Afronycteris*, *Vespadelus*, *Chalinolobus*, *Vespertilio*, *Falsistrellus*, *Myotis* и *Murina* взяты в качестве внешних групп из базы данных GenBank.

Всего в ходе работы получено более 430 оригинальных последовательностей 6-ти маркеров: 4 ядерных генов и 2 митохондриальных. 311 последовательностей взято из базы данных GenBank и 329 последовательностей из базы данных BOLD для гена цитохром с-оксидазы (*COI*). Генетические последовательности для родов *Scotoecus* и *Scotozous* взяты из базы данных GenBank, тогда как бóльшая часть материала для родов *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Glischropus*, *Vansonia* получена автором. Для рода *Scotozous* в нашем распоряжении присутствовали только опубликованные данные по *CytB*. Для каждого гена построены отдельные филогенетические деревья (дерево по *CytB* основано на 199 последовательностях трибы), а также получено

общее филогенетическое дерево конкатенированных ядерных маркеров для 73 последовательностей трибы. Митохондриальные данные включают наибольшее количество видов и представлены в виде самостоятельных филогенетических деревьев отдельно по генам *CytB* и *COI*.

Для 61 экземпляра 17 видов изучена морфология зубов минимум в двух плоскостях (сагиттальной и горизонтальной). Получены рисунки для 15 видов рода *Pipistrellus* (*P. abramus*, *P. babu*, *P. ceylonicus*, *P. coromandra*, *P. hesperidus*, *P. javanicus*, *P. aff. javanicus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *P. stenopterus*, *P. paterculus*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*, *P. rusticus* и *P. tenuis*), а также *G. aquilus* и *G. bucephalus*. Количество образцов на один вид варьировало от 1 до 13 в зависимости от представленности вида в коллекции Зоомузея МГУ, наибольшее число черепов изучено для видов *P. aff. javanicus* (13 шт.), *P. pipistrellus* (8 шт.), *P. coromandra* (6 шт.). Только один образец изучен для видов *G. aquilus*, *P. hesperidus*, *P. stenopterus*, *P. ceylonicus*.

Автором изготовлены препараты половой косточки (бакулюма) семи экземпляров нетопырей. Для 13 экземпляров 12 видов зарисована морфология бакулюма: *G. bucephalus*, *P. abramus*, *P. coromandra*, *P. hesperidus*, *P. javanicus*, *P. aff. javanicus*, *P. kuhlii*, *P. nathusii*, *P. stenopterus*, *P. paterculus*, *P. pipistrellus* и *P. tenuis*.

3.2. Молекулярно-генетический анализ

3.2.1. Выделение ДНК

Тотальная ДНК выделена стандартным методом расщепления протеиназой К, фенол-хлороформной депротеинизации и осаждения изопропанолом (Sambrook et al., 1989) из фиксированных в 95% этаноле проб тканей (грудная мышца, почка) или фрагмента крыловой перепонки. Праймеры при постановке полимеразной цепной реакции (ПЦР) взяты как из ранее опубликованных работ (Baker et al., 2000; Eick et al., 2005), так и оригинальные, разработанные в нашей лаборатории, в т.ч. в

качестве модификаций специально под гладконосых летучих мышей (Artyushin et al., 2009; Artyushin et al., 2018; Krusko et al., 2020; Zhukova et al., 2025). И использованные праймеры и температуры отжига указаны в Приложении, Табл. П10. В работе исследованы четыре ядерных гена (компонента активации рекомбинации *rag2*, 993 п. о.; дентинного фосфорного белка *dmp1*, 866 п. о.; белка аполипопротеина В *apob*, 885 п. о.; заякоренного гликопротеина поверхности клеток-тимоцитов *thy*, 494 п. о.) и два митохондриальных (цитохром *b CytB*, 1026 п. о.; цитохром с-оксидазы *COI*, 654 п. о.), а также конкатенированные ядерные последовательности общей длиной 3206 п. о. Выбор этих маркеров определён их вариабельностью и представленностью в NCBI GenBank последовательностей этих генов.

3.2.2. Постановка ПЦР и секвенирование

Соотношения реагентов в ПЦР-смеси составили: 4 μL 5X MasDDTaqMIX master-mix (Диалат, Россия), по 0,25 μL праймеры (16 pmol/ μL , 0,2 μM), 1-1,5 μL образец ДНК, вода до общего объёма 20 μL . Условия постановки ПЦР-реакции следующие: 35 циклов, денатурация – 94 °C в течение 30 сек., отжиг – 54-65 °C (в зависимости от праймеров) в течение 1 мин., синтез – 72 °C в течение 1 мин. Конечный синтез осуществляли при 72 °C в течение 6 мин. Опыты выполнены на приборе My Cycler (BioRAD, США). Контроль амплификации проводили в 1% агарозном геле. Очистку ПЦР-продуктов проводили с помощью набора Diatom DNA Clean-Up (Izogen, Россия) согласно протоколу изготовителя. Далее продукт секвенирован на приборе ABI 3100-Avant ABI PRISM®BigDye™ Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, США) сторонней организацией (ЗАО Евроген, Россия). Во всех случаях гены секвенированы с 5'-стороны, отдельные пробы секвенированы в том числе с 3'-стороны.

3.2.3. Филогенетический анализ и оценка времён дивергенций

Полученные последовательности вычитаны с помощью программы SeqMan Pro v.7.1 (Burland, 2000) и скорректированы вручную с помощью MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021). Реконструкция филогенетических деревьев по каждому из генов в отдельности и по конкатенированным ядерным последовательностям выполнена методом максимального правдоподобия (Maximum likelihood, ML) при помощи программы IQ-Tree v. 1.6 (Nguyen et al., 2015). Для кодирующих участков маркеров в анализ взяты все три позиции кодонов. Для определения наиболее подходящей модели замен для каждого локуса использован встроенный в IQ-Tree параметр ModelFinder v.1.6 (Kalyaanamoorthy et al., 2017), результаты указаны в Приложении в Табл. П11 для генов *CytB* и *COI* и в Приложении в Табл. П12 для конкатенированных ядерных маркеров. Для локуса *thy* партии были не определены. Для определения достоверности полученной ML-топологии использовали процедуру “Ultrafast bootstrap” с 10,000-30,000 реплик (Minh et al., 2013). Подсчёт нескорректированных генетических *p*-дистанций происходил в программе MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021). Часть полученных генетических последовательностей выложена в базу данных GenBank. Все использованные последовательности указаны в Приложении, Список No. 1 (*CytB*), Список No. 2 (*COI*) и Табл. П13 (ядерные гены).

Байесов анализ проведён как на последовательностях гена *CytB*, так и на конкатенированных ядерных последовательностях в программе MrBayes v3.2.7 (Ronquist et al., 2012). Проверку сходимости осуществляли в программе Tracer v1.7.2 (Rambaut et al., 2018), эффективный размер выборки составлял >200 для каждого параметра. Разделение на партии происходило аналогично анализу IQ-Tree. Параметр burninfrac (процент отвергнутых образцов от начала цепочки) составил 0,25.

Молекулярные датировки филогенетического дерева конкатенированных последовательностей получены в программе BEAST v1.10.4 (Drummond, Rambaut, 2007). Разделение на партии составило: для гена *arob* взяты все три позиции

кодонов по отдельности, для генов *rag2* и *dmp1* первая и вторая позиция вместе, а третья – отдельно. Выбор моделей осуществлён с помощью программы ModelFinder v.1.6 (Kalyaanamoorthy et al., 2017) в составе программы IQ-Tree v. 1.6 (Nguyen et al., 2015). Если эта модель не была представлена в BEAST v1.10.4 (Drummond, Rambaut, 2007), то была выбрана более сложная. Заданы следующие топологические ограничения: априорная монофилия задана для клад *Myotis*, *Murina* + *Myotis*, *Vespertilioninae* (все, кроме двух указанных ранее групп), *Vespertilionini* (без *Lasiurus*, *Scotophilus*, *Nycticeius*). Калибровочные точки (информативные априорные распределения) включали следующие события: отделение *Murina* + *Myotis* от *Vespertilioninae*, отделение *Murina* от *Myotis*, расхождение двух видов *Myotis* (*M. lucifugus* и *M. myotis*), отделение *Lasiurus*, отделение *Eptesicini* (Foley et al., 2023). Для оценки времён дивергенции использована модель «Random local clock» (Drummond, Suchard, 2010), с датировками узлов времён дивергенции. В одном анализе отсутствовали палеонтологические датировки, в трёх учтены следующие ограничения: отхождение *Nyctalus* не позже MN13 (поздний миоцен, поздний туроллий, основано на находке Crespo et al., 2018) или не позже MN11 (поздний миоцен, ранний туроллий: Rosina and Sinitsa, 2014), а также находка «западного» *Pipistrellus* (*P. semenovi*) в MN12 (поздний миоцен, средний туроллий: Rosina and Sinitsa, 2014). Длина цепи составила 100 млн генераций. Каждые 50,000 генераций записаны в лог-файл. Филогенетические деревья были укоренены методом midpoint-rooting с размещением корня в положении, соответствующем наиболее удалённым от нетопырей родам *Murina* и *Myotis*.

3.2.4. Получение митогенома *G. bucephalus*

Для получения последовательности полного митогенома музейного образца *G. bucephalus* (ZMMU:S-195417, Вьетнам, провинция Контум) в ПЦР-смеси использованы четыре пары оригинальных праймеров (см. Приложения, Табл. П10). Соотношения реагентов в ПЦР-смеси составили: 2 µL 10X реакционный буфер Encyclo buffer; 0,4 µL 50X dNTP; по 0,5 µL каждого праймера (16 pmol/µL, 0,2 µM); 0,4 µL 50X смеси Encyclo полимеразы; 1 µL образца ДНК; вода до общего объёма

20 µL. Условия постановки ПЦР следующие: 94 °C 3 мин. (первоначальная денатурация); 34 цикла – 95 °C 10 сек. (денатурация); 55–65 °C 30 сек. (отжиг), при 68°C 8 мин. (элонгация); 72°C 5 мин. (финальная элонгация). Далее ПЦР-продукт визуализирован путём электрофореза, вырезан и очищен из 1% агарозного геля набором DNA gel extraction kit (Qiagen, Германия) по инструкции производителя.

Для подготовки библиотек секвенирования использованы четыре полученных фрагмента ДНК (каждый длиной ~1800–2500 п. о.) с помощью наборов для лигирования SQK-LSK110 ligation sequencing kit и для баркодирования Native Barcoding Sequencing Kit, EXP-NBD (Oxford Nanopore Technologies, Великобритания).

Концентрация полученных ампликонов измерена флуориметром Qubit 4.0 (с использованием набора реагентов dsDNA BR). Далее приготовлена смесь ампликонов. Для них проводили восстановление тупых концов (end-repair) и аденилирование (dA-tailing) с использованием наборов NEBNext Ultra II End Repair/dA-Tailing (New England Biolabs, США) и NEBNext FFPE Repair Mix (New England Biolabs, США). Затем смешанный образец очищен с использованием магнитных частиц MGIEasy DNA Clean Beads (MGI, Китай) в соотношении 1:1. Лигирование баркодов проводили с помощью наборов NEB Blunt/TA Ligase Master Mix (New England Biolabs, США) и Native Barcoding Sequencing Kit, EXP-NBD104 (Oxford Nanopore Technologies, Оксфорд, Великобритания). ДНК с баркодами повторно очищали магнитными частицами. Лигирование адаптеров производили с использованием Adapter Mix II из наборов SQK-LSK110 и модуля NEBNext Quick Ligation Module (New England Biolabs, США), после чего проводили финальную очистку на магнитных частицах в соотношении 1:1 (MGI, Китай).

Секвенирование выполнено прибором PromethION (Oxford Nanopore Technologies, Великобритания) на базе лаборатории НИИ системной биологии и медицины Роспотребнадзора. Полученные прочтения использованы для реконструкции последовательности митохондриального генома *G. bucephalus*. В качестве референсной последовательности использовали митогеном «P.

coromandra» (GenBank: NC_0291919). Тот же митогеном «*P. coromandra*» использован для аннотации и выравнивания митогенома *G. bucephalus* с помощью программ Bowtie2 (Langmead et al., 2019) и Samtools (Danecek et al., 2021) соответственно. Среднюю глубину покрытия рассчитывали программой Bedtools (v.2.26.0). Затем собрана *de novo* сборка *G. bucephalus*, аннотация описана на основе данных митогеномов «*P. coromandra*», *P. abramus* и *P. kuhlii* (GenBank: NC_005436 и KU058655, соответственно). Трансляция ДНК в аминокислотные последовательности белок-кодирующих генов проведена с помощью MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021) (Приложения, Табл. П14). Аннотацию белок-кодирующих генов дополнительно проверяли в Conserved Domain Database (NCBI, США) (Marchler-Bauer et al., 2010). Для идентификации тРНК-генов и предсказания их вторичной структуры использовали MITOS, tRNA scan-SE search и ARWEN со стандартными параметрами (Laslett, Canbäck, 2008; Bernt et al., 2013; Lowe, Chan, 2016).

Филогенетическое дерево построено с использованием 12 белок-кодирующих последовательностей митогеномов 31-го вида Vespertilioninae, выложенных в базу данных Genbank, включая 13 образцов трибы Pipistrellini и 3 вида *Myotis* в качестве внешней группы. Технология построения дерева идентична приведенной выше.

3.3. Морфологические данные

Краниометрические данные, обсуждаемые в диссертации, получены от С. В. Крускопа. Был обработан материал из коллекций Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), Музея префектуры Аомори (Аомори, Япония), Венгерского музея естественной истории (Будапешт, Венгрия), Музея естественной истории (Лондон, Великобритания), Музея университета Хоккайдо в Ботаническом саду (Япония), коллекции доктора Абэ (Саппоро, Япония), Национального музея естественной истории (Париж, Франция), Национального музея науки и природы

(Токио/Цукуба, Япония), Национального музея естественных наук (Тайчжун, Китай), Национального музея науки (Клонг Луанг, Таиланд), Королевского музея Онтарио (Онтарио, Канада), Музея природы Зенкенберга (Франкфурт-на-Майне, Германия), Зоологического музея Тайваньского национального университета (Тайбэй, Китай), Берлинского зоологического музея (Берлин, Германия), Зоологической коллекции музея естественной истории Ли Конг Чиан (Сингапур), Института биологии Вьетнамской академии наук и технологий (Ханой, Вьетнам) и Баварской государственной зоологической коллекции (Мюнхен, Германия).

Для морфометрического анализа использованы промеры 280 экземпляров представителей рода *Pipistrellus* (Приложения, Табл. П15). Был взят набор из 22 промеров черепа и зубов: общая длина черепа от передних резцовых альвеол до самой задней части затылочной кости (TL), кондилоканинная длина от переднего края верхнего клыка до заднего края затылочного мыщелка (CCL), кондилобазальная длина от передних резцовых альвеол до заднего края затылочного мыщелка (CBL), ширина черепа на уровне сосцевидных отростков (MW), ширина мозговой коробки над сосцевидными отростками (BCW), высота затылочной части черепа, измеренная от нижних краев затылочных мыщелков (OH), максимальная ширина между внешними краями скуловых дуг (ZW), наименьшая ширина заглазничного сужения (POC), наименьшая ширина между глазницами (IOW), роstralная ширина на уровне подглазничных отверстий (RW), роstralная длина от подглазничного отверстия до альвеолы внутреннего резца (RL), ширина между наружными краями верхних клыков (CC), ширина между наружными краями МЗ (MM), длина верхнего зубного ряда от клыка до последнего коренного (CM), длина ряда верхних моляриформных зубов (PM), длина основания цингулюма верхнего клыка (C), ширина и длина коронки верхнего заднего моляра (M3W и M3L), длина твердого неба от передних краев клыков до задней выемки неба (Pal), длина нижнего зубного ряда, начиная с клыка (cm), длина нижней челюсти от альвеолы первого резца до заднего конца сочленовного отростка (MdL), и высота нижней челюсти до вершины венечного отростка (MdH).

Для оценки характера вариации количественных признаков проведён дискриминантный анализ (DF) с использованием соответствующего модуля программы STATISTICA для Windows 8.0 (StatSoft, Inc., Талса, Оклахома, США) (Weiß, 2007 г.). Анализ DF проводили с использованием двух типов обучающих выборок. В первом случае взяты пять обучающих выборок: «*P. abramus*», «*P. stenopterus*», «*P. nathusii*», «восточная клада» (без *P. abramus* и *P. stenopterus*) и «западная клада» (без *P. nathusii*). Во втором случае в качестве обучающих взяты видовые выборки, представленные более чем 10-ю особями (всего 11): «*P. abramus*», «*P. stenopterus*», «*P. ceylonicus*», «*P. coromandra*», «*P. murrei*», «*P. endoi*», «*P. javanicus*», «*P. nathusii*», «*P. kuhlii*», «*P. hesperidus*», «*P. pipistrellus*» и «*P. pygmaeus*»; плохо представленные виды, такие как *P. babu*, *P. tenuis*, *P. paterculus* и *P. rusticus*, а также особи с неопределённой таксономической принадлежностью, обозначенные в качестве «неопределённых». В обоих вариантах анализа DF *P. stenopterus* впоследствии был исключён из-за чрезмерных морфологических отличий от других видов.

Автором диссертации исследованы качественные признаки строения зубной системы ряда представителей родов *Pipistrellus* и *Glischropus* (всего 18 видов, 61 экземпляр) из коллекции Зоологического музея МГУ. Рабочие рисунки зубных рядов выполнены с помощью бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi SV6 с рисовальным аппаратом. Количество образцов на один вид варьировало от 1 до 13 в зависимости от представленности вида в коллекции Зоомузея МГУ, наибольшее число черепов изучено для видов *P. aff. javanicus* (13 штук), *P. pipistrellus* (8 шт.), *P. coromandra* (6 шт.). Только один образец изучен для видов *G. aquilus*, *G. bucephalus*, *G. tylopus*, *P. hesperidus*, *P. stenopterus*, *P. ceylonicus*.

В рамках изучения формы половой косточки (бакулюма), важной диагностической структуры у гладконосых рукокрылых (Hill and Harrison, 1987), автором выполнено 7 оригинальных препаратов из экземпляров коллекции Зоомузея МГУ (всего изучено 12 видов). Для препаровки взяты наружные половые органы экземпляров, хранящиеся в 70% этаноле. В дальнейшем бакулюмы

отпрепарированы по стандартной методике (White, 1951; Smirnov, Tsytsulina, 2003): дистальную часть фиксированного в этаноле пениса погружали на 20–24 часа в 5–6% раствор щелочи (KOH) с добавлением красителя ализарин красный для окрашивания костной ткани. Затем бакулюм очищали от мацерированных мягких тканей вручную под бинокуляром и помещали для последующего хранения в глицерин.

РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Филогенетические взаимоотношения трибы *Pipistrellini*

В филогенетический анализ включены представители всех групп видов рода *Pipistrellus*, принимаемые в современной систематике, а также представители всех родов трибы *Pipistrellini*. Топологии, полученные при реконструкции разных генов, не имеют значительных противоречий. Частные деревья, полученные для каждого ядерного гена, менее информативны и обладают меньшим уровнем поддержек, а наибольшую эффективность демонстрирует метод конкатенированных ядерных последовательностей. Все полученные реконструкции поддерживают парафилию рода *Pipistrellus* в современном понимании относительно *Glischropus* и *Nyctalus* и свидетельствуют о необходимости разделения рода *Pipistrellus* на две клады – «восточную» и «западную».

4.1.1. Филогенетические отношения по данным митохондриальной ДНК

Согласно топологии деревьев, построенных по последовательностям гена *CytB* (Рис. 5), триба *Pipistrellini* в традиционно принимаемом объёме занимает сестринское положение к трибе *Vespertilionini* с максимальным уровнем поддержки. Большинство межвидовых узлов на дереве *CytB* в пределах трибы обладает поддержками >95%. Род *Vespertilio* поддержан и отнесён к базальной радиации *Vespertilionini* и не входит в состав трибы *Pipistrellini*. Нескорректированные *p*-дистанции указаны в Табл. 1.

Базальное положение в исследуемой трибе с максимальным уровнем поддержки занимает род *Scotoecus*. Следующей отделяется ветвь *Vansonia*, однако этот узел поддержан только методом Максимального правдоподобия. Все остальные таксоны трибы разделяются на две крупные клады, однако с умеренным уровнем поддержки (80% по методу ML).



Рис. 5: Филогенетическое дерево по гену *CytB*, построенное методом Байеса (апостериорные вероятности получены для цепи в 6,300 млн генераций). В узлах красные заполненные круги означают бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 70\%$, полученные в анализе ML, и Байесовы апостериорные вероятности (PP) $\geq 0,90$. Открытые круги означают BS $\geq 70\%$ и PP $< 0,90$. Отсутствие круга означает отсутствие поддержки.

Табл. 1: Нескорректированные *p*-дистанции для родов трибы Pipistrellini и двух клад рода *Pipistrellus* для конкатената ядерных маркеров (выше диагонали) и гена *CytB* (ниже диагонали). Дистанции между двумя кладами нетопырей указаны жирным шрифтом. Значения указаны в процентах.

	<i>Scotoecus</i>	<i>Glischropus</i>	<i>Nyctalus</i>	<i>P. nathusii</i>	“Восточная” клада <i>Pipistrellus</i>	“Западная” клада <i>Pipistrellus</i>	<i>Vansonia rueppellii</i>
<i>Scotoecus</i>		6.00	5.32	5.32	6.24	5.67	5.63
<i>Glischropus</i>	18.80		3.40	3.06	3.19	3.50	3.65
<i>Nyctalus</i>	18.44	17.21		2.15	3.73	2.65	3.59
<i>P. nathusii</i>	18.21	17.68	17.52		3.69	2.44	3.20
“Восточная” клада	19.34	16.91	18.31	17.73		3.93	4.35
<i>Pipistrellus</i>							
“Западная” клада	18.66	16.90	17.06	15.77	17.27		3.81
<i>Pipistrellus</i>							
<i>Vansonia</i>	21.22	19.09	18.61	18.39	19.50	18.31	
<i>rueppellii</i>							

К первой кладе по полученным данным принадлежат род *Nyctalus*, а также африкано-европейская часть рода *Pipistrellus* (далее упоминаются под термином «западные» нетопыри). Поддержки базальной радиации внутри «западных» нетопырей слабые. Два африканских вида (*P. nanulus* и *P. raceyi*) оказываются отделены от прочих африканских и занимают сестринское положение к европейским видам *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* (также с невысокой поддержкой в 77-79% обоими методами). Вид *P. nathusii* образует линию, сестринскую к ветви, включающую образцы видов *P. kuhlii*, *P. hesperidus* и *P. rusticus*, со слабой поддержкой по методу ML; по методу Байеса этот узел не поддержан.

Род *Nyctalus* занимает сестринское положение к «западным» нетопырям с умеренным уровнем поддержки по методу ML. Среди вечерниц с максимальной поддержкой корневое положение занимает вид *N. labiata* (= *N. plancyi*); затем с умеренным уровнем поддержки (89%) отделяется *N. leisleri* (включая *N. azoreum*); поддержанную компактную кладу образуют виды *N. noctula*, *N. lasiopterus* и *N. aviator*.

Во вторую кладу входят роды *Glischropus* и *Scotozous*, и азиатские представители *Pipistrellus* (далее упоминаются под термином «восточные» нетопыри). Все «восточные» нетопыри формируют максимально поддержанную монофилетическую кладу. В этой кладе корневое положение с максимальной поддержкой занимает вид *P. abramus*. Морфологически обособленный *P. stenopterus* не формирует обособленной линии и оказывается внутри разнообразия клад. Виды *P. javanicus* и *P. ceylonicus*, а также *P. paterculus* и вид, обозначенный нами как *P. aff. javanicus*, обладают максимальными поддержками и попарно сестринскими положениями. Положение видов *P. coromandra* и *P. dhofarensis* не разрешено. Образцы вида *P. tenuis* объединяются с разными линиями «яванского» нетопыря. Род *Glischropus* поддержан, однако при включении в анализ фрагмента последовательности (1017 п. о.) вида *Scotozous dormeri*, единственного доступного из Genbank для этого таксона, род *Glischropus* становится парафилетическим.

Внутри как «западной», так и «восточной» клад нетопырей результаты демонстрируют наличие линий видового ранга, не имеющих названий, либо парафилетичных таксонов, что указывает на криптическое разнообразие. Так, в «западной» кладе *P. hesperidus* представлен тремя неродственными линиями, а *P. rusticus* – двумя. В «восточной» кладе двумя глубоко дивергированными линиями, хоть и принадлежащими общей кладе, представлен *P. ceylonicus*; также присутствуют по крайней мере три линии «яванских» нетопырей (обозначенные как *P. cf. javanicus*) из Вьетнама, с о. Тайвань и из Филиппин, не родственные как друг другу, так и образцам *P. javanicus* с юга Индокитая и из Западной Суматры.

Дерево *COI* (Приложения, Рис. П27) представлено наибольшим числом видов и последовательностей, однако оно не разрешено ни на уровне триб, ни на межродовых уровнях. Тем не менее, на нём также наблюдается поддержанное разделение на клады *Nyctalus* + «западные» нетопыри и *Glischropus* + «восточные» нетопыри (>95%). Сестринские позиции занимают клады «восточных» нетопырей и представители рода *Glischropus* с максимальным уровнем поддержки, при этом внутри азиатских *Pipistrellus* базальное положение с максимальной поддержкой также, как и на дереве *CytB*, занимает вид *P. abramus*; следующее разделение относится к виду *P. stenopterus*. Внутри клады *Nyctalus* + «западные» нетопыри поддержанное базальное положение занимают представители вида *P. nathusii*, однако положения ни рода *Nyctalus*, ни африкано-европейских представителей

Табл. 2: Некорректированные *p*-дистанции для родов трибы Pipistrellini и двух клад рода *Pipistrellus* для гена *COI*. Дистанция между двумя кладами указана жирным шрифтом. Значения указаны в процентах.

	<i>Scotoecus</i>	<i>Glischropus</i>	<i>Nyctalus</i>	<i>P. nathusii</i>	“Восточная” клада <i>Pipistrellus</i>	“Западная” клада <i>Pipistrellus</i>
<i>Glischropus</i>	16.29					
<i>Nyctalus</i>	16.80	15.43				
<i>P. nathusii</i>	16.54	15.90	16.12			
“Восточная” клада <i>Pipistrellus</i>	17.18	15.24	17.35	17.07		
“Западная” клада <i>Pipistrellus</i>	17.31	15.36	15.84	15.79	16.34	
<i>Vansonia</i>	17.99	17.47	17.11	16.26	17.96	17.45
<i>rueppellii</i>						

Pipistrellus не поддерживаны. Единственный экземпляр рода *Vansonia* занимает сестринскую позицию к образцу *Pipistrellus sp.* из Пакистана; положение обоих не поддержано. Единственный экземпляр рода *Scotoecus* не имеет поддержанного положения и не образует общих клад с представителями Pipistrellini. Нескорректированные *p*-дистанции указаны в Табл. 2.

В целях получить сравнительные данные по всем белок-кодирующим митохондриальным генам для наибольшего числа представителей подсемейства *Vespertilioninae* был секвенирован полный митохондриальный геном *G. bucephalus* (Zhukova et al., 2023). Полученный митогеном выложен в базу данных GenBank (OR667258) и содержит 17,023 п. о. Он состоит из 13 белок-кодирующих генов (protein-coding genes, PCGs), 22 генов тРНК и 2 генов рРНК (см. Рис. 6 и Приложения, Табл. П14). Средний уровень покрытия составил 9216. Транскрипция 11-ти PCGs 14 генов тРНК и 2 рРНК идет с тяжёлой цепи, тогда как транскрипция восьми генов тРНК и гена *Nd6* идет с лёгкой цепи. ATGC-состав тяжёлой цепи составил 33,2% А, 29,7% Т, 13,6% G, 23,5% С, что несильно отличается от *Pipistrellus*. АТ-состав больше GC, что характерно для представителей *Vespertilioninae*. Порядок генов и ориентация генома не отличается от других представителей *Vespertilioninae*.

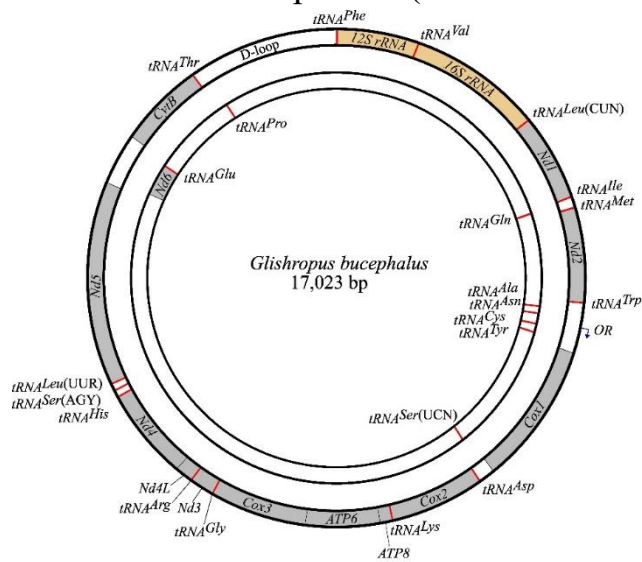


Рис. 6: Порядок генов и ориентация митохондриального генома *G. bucephalus*. Серым цветом обозначены белок-кодирующие гены, красным – тРНК, желтым – рРНК. Тяжёлая цепь обозначена внешним кругом и кодирует 28 генов, лёгкая цепь составляет внутренний круг и кодирует 9 генов. По Zhukova et al., 2023.

Филогенетическое дерево, построенное по данным 12 митохондриальных белок-кодирующих генов 32 представителей подсемейства *Vespertilioninae* (Рис. 7), обладает максимальным уровнем поддержки большинства узлов внутри трибы *Pipistrellini*. Как и в случае с геном *CytB*, род *Vespertilio* оказывается в сестринском положении к другим представителям *Vespertilionini* и определённо не принадлежит

трибе Pipistrellini. Обсуждаемая триба разделяется на две клады: *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей и *Glischropus* + «восточная» клада нетопырей. Положение вида *P. nathusii* не поддержано и демонстрирует трихотомию ветвей *P. nathusii* – *Nyctalus* – остальные «западные» нетопыри. Единственный «восточный» нетопырь, для которого известна последовательность митогенома, *Pipistrellus abramus*, занимает поддержанное сестринское положение с родом *Glischropus*.

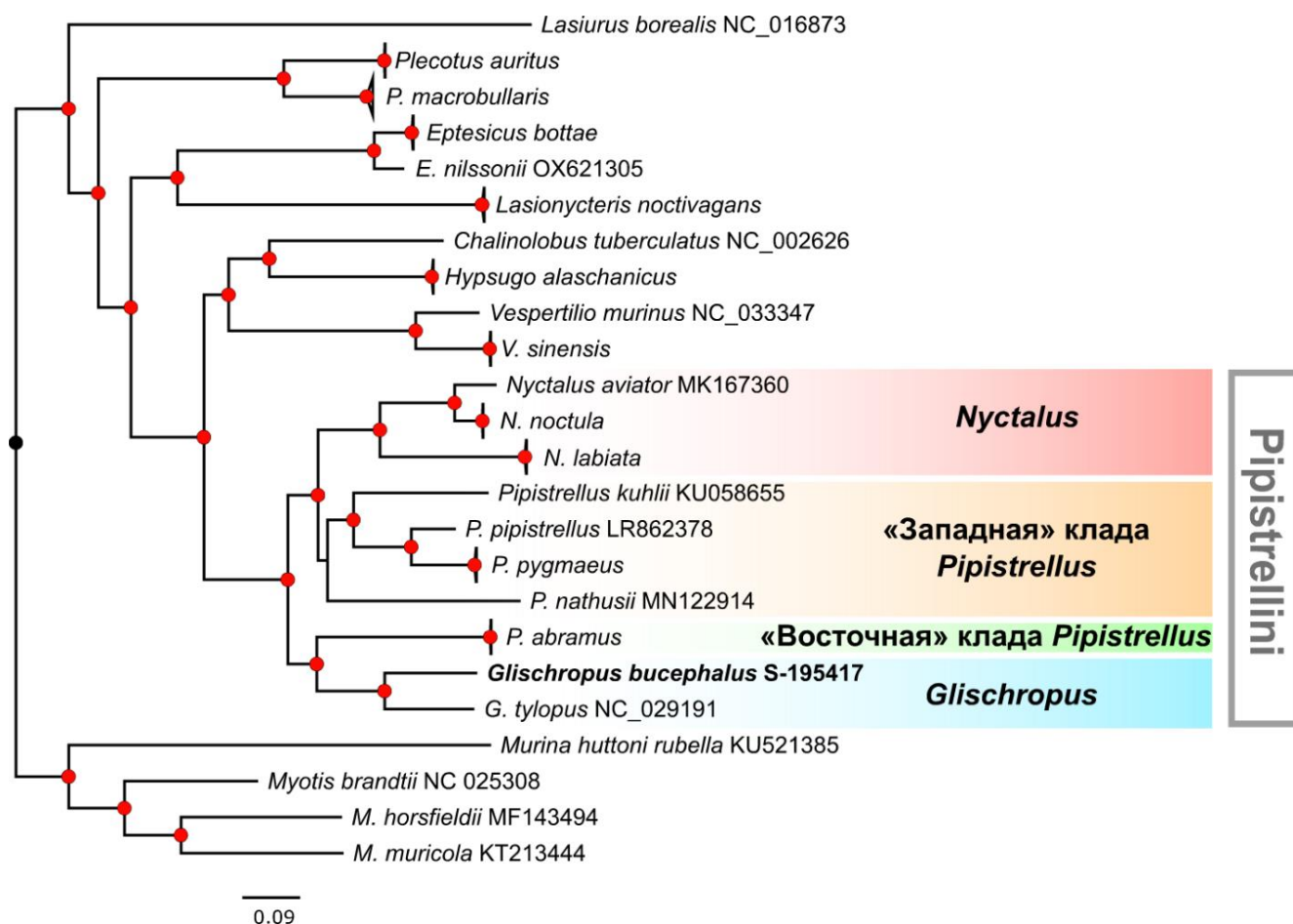


Рис. 7: Объединённое филогенетическое дерево трибы Pipistrellini и других представителей Vespertilioninae по данным 12 (ген *Nd6* отсутствует) белок-кодирующих митохондриальных последовательностей. Дерево построено методом Байеса (апостериорные вероятности получены для цепи в 2,100 млн генераций). В узлах красные заполненные круги означают бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 70\%$, полученные в анализе ML, и Байесовы апостериорные вероятности (PP) $\geq 0,90$. Отсутствие круга означает отсутствие поддержки. Жирным шрифтом помечен полученный нами митогеном *G. bucephalus*.

4.1.2. Филогенетические отношения по данным ядерной ДНК

Топология филогенетических деревьев конкатенированных последовательностей четырёх ядерных генов (Рис. 8), построенных методом Байеса и методом максимального правдоподобия, подтверждает результаты по мтДНК:

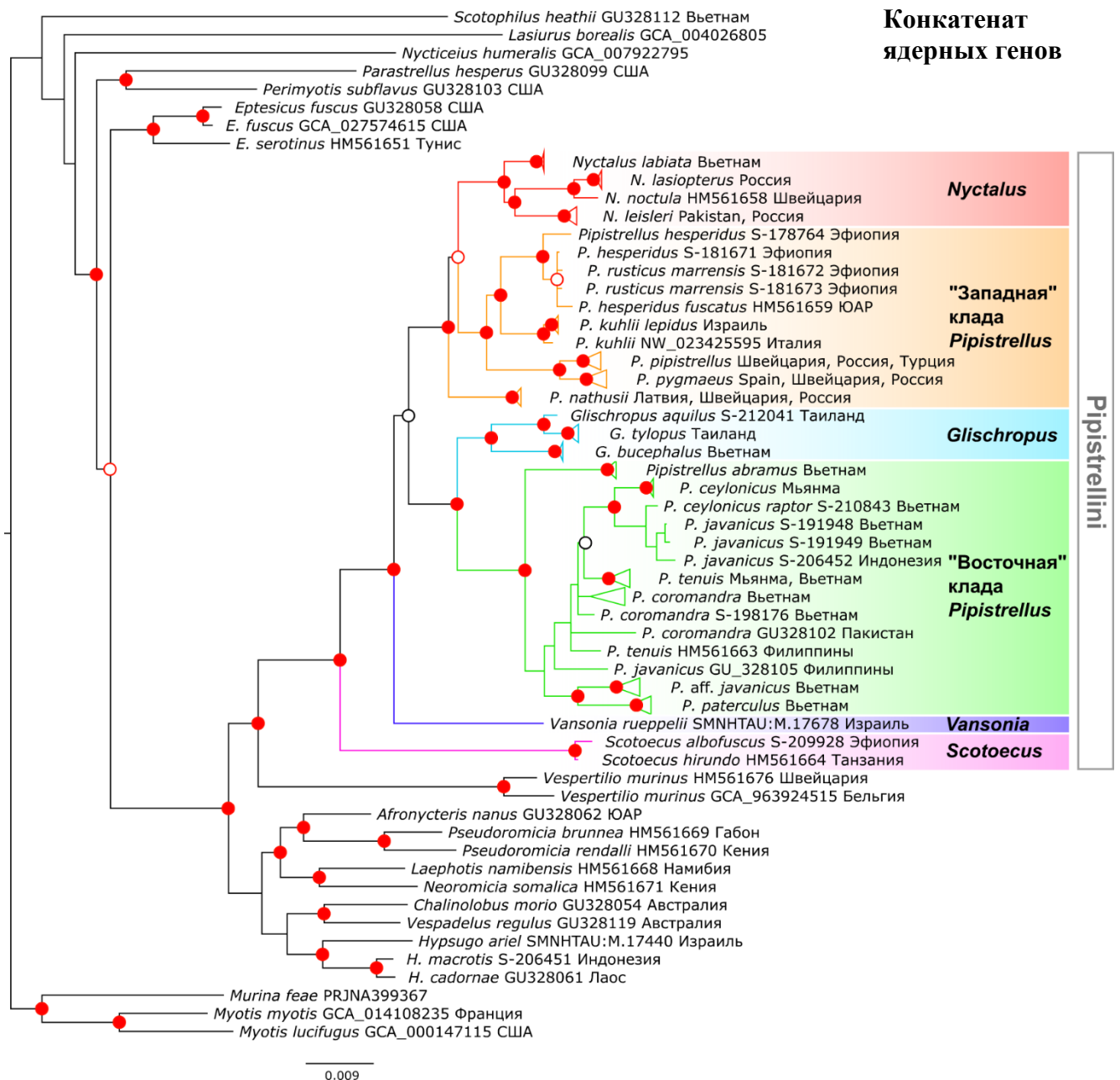


Рис. 8: Филогенетическое дерево по конкатенированным ядерным последовательностям генов *rag2*, *apob*, *dmp1* и *thy*, построенное методом Байеса (апостериорные вероятности получены для цепи в 1141000 генераций). В узлах красные заполненные круги означают бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 70\%$, полученные в анализе ML, и Байесовые апостериорные вероятности (PP) $\geq 0,90$. Чёрные открытые круги означают BS $\geq 70\%$ и PP $< 0,90$. Красные открытые круги означают BS $< 70\%$ и PP $> 0,90$. Отсутствие круга означает топологические различия. Для первых трёх ядерных генов были учтены все три позиции кодона. Кодоны не были учтены для гена *thy* из-за его интронной структуры.

триба Pipistrellini в традиционно принимаемом объёме монофилетична, однако образцы *Vespertilio murinus* занимают сестринское к ней положение (поддержка 100%), что делает трибу Vespertilionini парафилетичной. Нескорректированные *p*-дистанции внутри исследуемой трибы указаны в Табл. 1 на странице 73.

Образцы, соответствующие роду *Scotoecus*, занимают базальную позицию внутри трибы *Pipistrellini* с максимальным уровнем поддержки. Следующей с достаточным уровнем поддержки отделяется ветвь, относящаяся к роду *Vansonia*. Остальные таксоны трибы разделяются на два объединения *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей и *Glischropus* + «восточная» клада нетопырей с умеренным уровнем поддержки (82%). Большинство межвидовых и межродовых узлов в пределах трибы обладает поддержками >95%.

Вид *P. nathusii* вынесен из африкано-европейских представителей рода *Pipistrellus* и занимает базальное положение во всей группе *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей. Однако поддержка клады, соответствующей роду *Nyctalus*, различается при анализе двумя методами: она не имеет значимой поддержки в ML-анализе, а Байесная апостериорная вероятность составляет 0,99; эти результаты также свидетельствуют в пользу трихотомии *P. nathusii* – *Nyctalus* – остальные «западные» нетопыри. Род *Nyctalus* монофилетичен; корневое положение занимает вид *N. labiata* (= *N. plancyi*) с максимальной поддержкой; образцы видов *N. lasiopterus* и *N. noctula* образуют поддержанную кладу. Внутри «западной» клады нетопырей поддержанные сестринские позиции занимают виды *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*. Виды *P. kuhlii*, *P. hesperidus* и *P. rusticus* образуют поддержанную ветвь. Эта африканская ветвь представлена тремя линиями *P. hesperidus* и двумя – *P. rusticus*, что также подтверждает наличие неописанных криптических таксонов.

Род *Glischropus* и «восточная» клада *Pipistrellus* занимают сестринские поддержанные позиции. Экземпляры рода *Glischropus* образуют поддержанную монофилетичную кладу с видом *G. bucephalus* в базальном положении. Внутри клады азиатских представителей нетопырей образцы вида *P. abramus* занимают базальное положение с максимальной поддержкой. Остальные виды «восточной» клады нетопырей представляют собой короткие не поддержанные (в большинстве случаев) ветви. Топология демонстрирует парафилию образцов вида *P. javanicus*, представленного несколькими линиями. Экземпляры вида *P. javanicus* из Западной Суматры (Индонезия) объединяются с таковыми из южных равнинных территорий

Вьетнама. Положение линии из Филиппин среди остальных видов клады не определено. Ещё одна линия, обозначенная нами как вид *P. aff. javanicus*, расположена в поддержанной сестринской позиции к виду *P. paterculus*. Образцы видов *P. coromandra* и *P. tenuis* расположены на коротких ветвях внутри разнообразия других «восточных» нетопырей.

Результаты по каждому отдельному ядерному гену малоинформативны, однако данные по отдельным генам (например, по гену *rag2*) содержат существенно больше последовательностей, чем конкатенат (Приложения, Рис. П28-П31). По отдельным генам *rag2* и *apob* образцы вида *Vespertilio murinus* с высоким уровнем поддержки попадают внутрь трибы Vespertilionini, таким образом не нарушая монофилии, а обе трибы находятся в сестринском положении. Положение экземпляров рода *Scotoecus* на каждом отдельном ядерном дереве всегда базальное к остальным членам трибы Pipistrellini, причём уровень поддержки <90% отмечен только на дереве по гену *apob*. Положение образцов рода *Vansonia*, который отделяется следующим после *Scotoecus*, поддержано только на дереве по гену *rag2*. Общее разделение на «восточную» и «западную» клады нетопырей продемонстрировано всеми ядерными генами в отдельности, но наибольшей поддержкой обладают данные *thy*. Поддержки по данным гена *rag2* умеренные, около 90%.

Положение экземпляров вида *P. nathusii* поддержано по данным генов *rag2* и *thy*, однако по двум другим генам его положение не разрешено. На дереве *rag2* он расположен в сестринской позиции к остальным «западным» нетопырям, тогда как на дереве *thy* он расположен в основании группы *Nyctalus* + «западные» нетопыри. Положение вечерниц монофилетично и разрешено по всем отдельным ядерным генам за исключением одной последовательности *N. leisleri* (HM561602.1).

Положение рода *Glischropus* всегда (кроме гена *dmp1*) монофилетично и поддержано. Положение *P. abramus* в основании «восточных» нетопырей поддержано только на дереве по гену *rag2*.

4.1.3. Времена дивергенции внутри трибы *Pipistrellini*

Филогенетическое дерево, полученное для конкатенированных последовательностей четырёх ядерных генов и включающее оценки времён дивергенции, имеет поддержанную топологию, не противоречащую остальным результатам по ядерным генам (Рис. 9, значения времён дивергенции с 95% доверительными интервалами для четырёх вариантов анализа указаны в Табл. П16 в Приложении). Согласно полученным данным с учётом палеонтологической находки *P. semenovi* (Rosina and Sinitsa, 2014), ранняя радиация трибы *Pipistrellini* датируется концом среднего миоцена. Наибольшее значение времени дивергенции соответствует роду *Scotoecus* и датируется 12 млн лет, а узел дивергенции рода *Vansonia* датирован возрастом 10,3 млн лет. Разделение группировок *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей и *Glischropus* + «восточная» произошло около 9,7 млн лет назад, а обособление рода *Glischropus* – около 8 млн л. н. Среди «восточных» нетопырей самым первым отделяется вид *P. abramus* (ок. 5,7 млн л. н.), а радиация между остальными видами датируется плиоценом (4,3 – 2,5 млн л. н.). В группировке *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей наиболее древняя ветвь относится к *P. nathusii* (7,85 млн л. н.), затем отделяется род *Nyctalus* ок. 7,3 млн лет назад, а время дивергенции остальных видов «западной» клады относится к 5,5 млн л. н. на границе миоцена и плиоцена. Результаты, полученные с использованием только пяти вторичных калибровочных точек, а также с добавлением одной палеонтологической находки *Nyctalus* (MN13, минимум 4,9 млн л. н., по Crespo, 2018; рис. П32 в Приложении), «омолаживают» происхождение каждой ветви трибы приблизительно на 2-1,5 млн лет по сравнению с вариантом с *P. semenovi*. При замене палеонтологической калибровки вечерницы на более древнюю (MN11, минимум 7,75 млн л. н., по Rosina and Sinitsa, 2014; рис. П33 в Приложении), вся триба, по сравнению с первым результатом, становится незначительно древнее (0,6-1 млн).

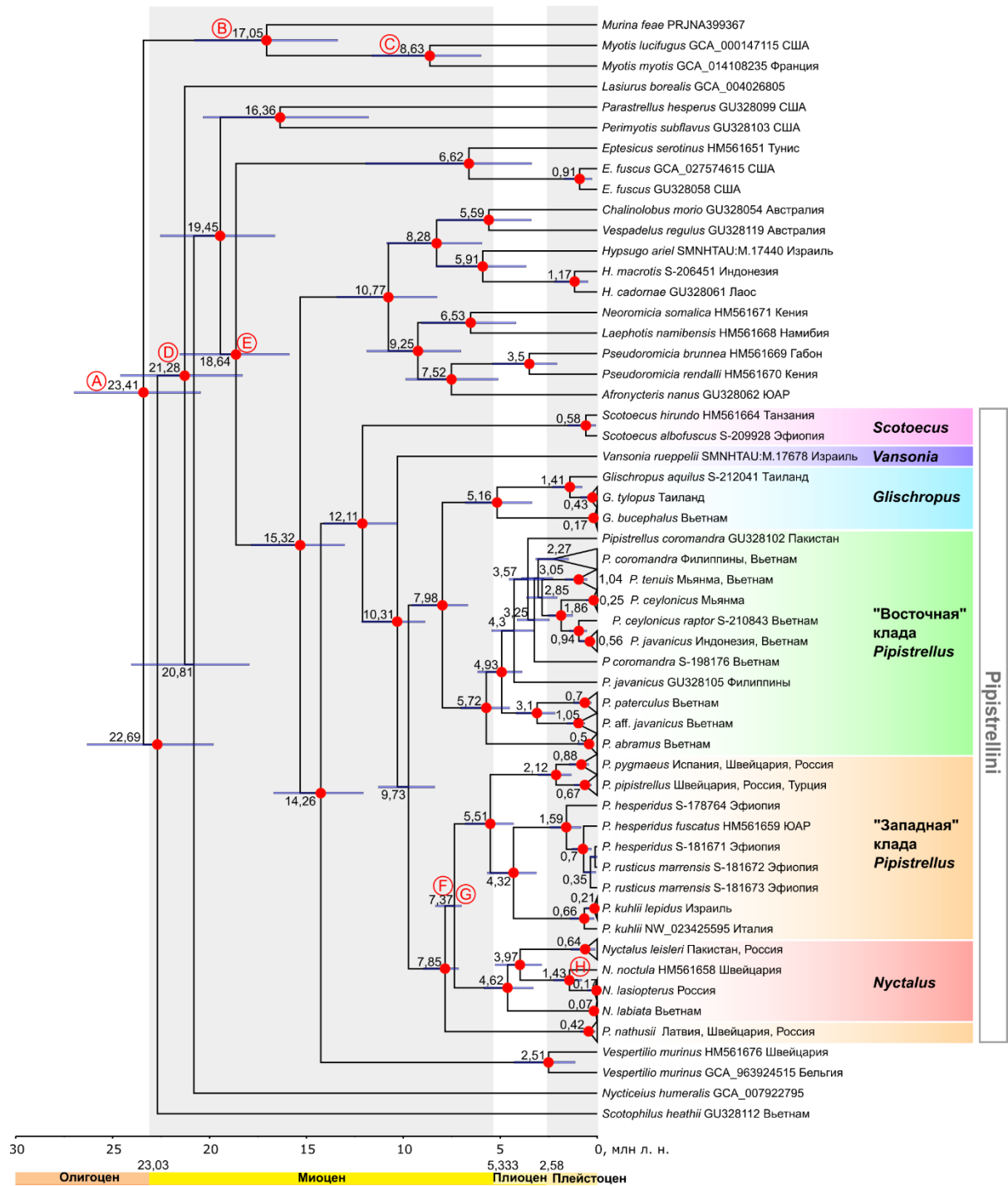


Рис. 9: Филогенетические взаимоотношения представителей трибы Pipistrellini согласно объединённым топологиям четырёх ядерных генов с молекулярными датировками (BEAST, random local clock). Красным кругом обозначены апостериорные вероятности $>0,95$. В узлах указаны времена дивергенции (сверху) с 95% доверительными интервалами (в виде синей полосы). Буквами обозначены калибровочные точки: (A) отделение *Murina* + *Myotis*, (B) отделение *Murina* от *Myotis*, (C) расхождение двух видов *Myotis*, (D) отделение *Lasiurus*, (E) отделение *Eptesicini*, (F) отделение *Nyctalus*, (G) древнейшая палеонтологическая находка нетопыря *P. semenovi* (Rosina and Sinitsa, 2014), (H) расхождение *N. noctula* и *N. lasiopterus*.

4.1.4. Криптическое разнообразие

Анализ и митохондриальных, и ядерных генов демонстрируют парафилию видов «западных» и «восточных» нетопырей. По полученным данным по видам *P.*

pipistrellus и *P. pygmaeus* обнаружены незначительные отличия, однако для последнего два экземпляра с о. Кипр образуют короткую отдельную ветвь с нескорректированной *p*-дистанцией 2,86% по гену *CytB*, соответствующую форме *P. p. cyprius* (Benda et al., 2007). Аналогичное обособление выявлено для пары экземпляров *P. pipistrellus* с о. Мальта (*p*-дистанция 3,75%). Образец из Турции, относящийся к линии *P. pipistrellus aladdin*, не имеет значительных отличий от других представителей вида *P. pipistrellus*.

Образцы вида *P. kuhlii* разделяются на три линии: западноевропейскую (*P. kuhlii sensu stricto*), восточную (*P. kuhlii lepidus*, распространённую в России и Израиле) и средиземноморско-североафриканскую (Марокко, Португалия, Италия). Максимальная нескорректированная *p*-дистанция между ними по данным *CytB* достигает 6% (Табл. 3).

Табл. 3: Нескорректированные *p*-дистанции для разных линий вида *P. kuhlii* по гену *CytB*. Значения указаны в процентах.

	<i>P. kuhlii lepidus</i>	<i>P. kuhlii</i> Италия, Марокко	<i>P. kuhlii</i> Испания
<i>P. kuhlii</i> Италия, Марокко	3.94		
<i>P. kuhlii</i> Испания	6.08	5.53	
<i>P. maderensis</i> Португалия	4.99	4.54	5.75

Вид *P. hesperidus* представлен тремя линиями, происходящими из различных регионов Африки (Табл. 4). Первая ветвь из Эфиопии сестринская к виду *P. simandouensis* из Гвинеи. Две другие линии, из Сенегала и восточноафриканская из Кении и ЮАР, демонстрируют высокий уровень отличий с первой линией по гену

Табл. 4: Нескорректированные *p*-дистанции для африканских *P. hesperidus* и *P. rusticus* по гену *CytB*. Значения указаны в процентах.

	<i>P. hesperidus</i> Эфиопия	<i>P. marrensis</i> Эфиопия	<i>P. hesperidus</i> <i>fuscatus</i> Кения, ЮАР	<i>P. cf.</i> <i>hesperidus</i> Сенегал
<i>P. marrensis</i> Эфиопия	6.98			
<i>P. hesperidus</i> <i>fuscatus</i> Кения, ЮАР	7.32	4.08		
<i>P. cf. hesperidus</i> Сенегал	12.46	12.42	12.43	
<i>P. rusticus</i> Намибия	13.47	12.54	13.03	11.23

CytB (нескорректированная *p*-дистанция до 12,5%). Сенегальская линия занимает сестринское положение к *P. rusticus* из Намибии, тогда как восточноафриканская линия находится в сестринской позиции к *P. rusticus* из Эфиопии. *P. rusticus* также разделяется на две линии: из Намибии и из Эфиопии (*p*-дистанция между ними 12,5%).

Внутри «восточной» клады нетопырей также выявлен комплекс криптических линий (Табл. 5). *P. javanicus* представлен пятью линиями по данным *CytB*, три из них также обнаружены по данным ядерных генов. Первая линия из Вьетнама и Индонезии родственна *P. ceylonicus* (*p*-дистанция между ними 9,98% по данным *CytB* и 1,01% по ядерным маркерам), вторая из Индии расположена в сестринской позиции к *P. tenuis* (6,78% между ними), третья – из Тайваня, сестринская ветви *P. tenuis* + предыдущая группа, четвёртая – с Филиппин (*p*-дистанция с первой линией *P. javanicus* 12,4% и 1,79%, соответственно), пятая линия также из Вьетнама, сестринская к *P. paterculus* (14,7% и 1,35% между ними, соответственно).

Экземпляры вида *P. ceylonicus* из Вьетнама и Мьянмы, включённые в анализ, образуют единую кладу по митохондриальным данным, однако по ядерным маркерам вьетнамские особи (*P. ceylonicus raptor*) группируются с *P. javanicus* из Вьетнама и Индонезии (*p*-дистанция между *P. ceylonicus* из Мьянмы и *P. javanicus* 1,01%, а *P. ceylonicus raptor* и *P. javanicus* – 0,39%).

Табл. 5: Нескорректированные *p*-дистанции для линий *P. javanicus* по гену *CytB* (ниже диагонали) и конкатенату ядерных генов (выше диагонали). Значения указаны в процентах.

	<i>P. javanicus</i> Вьетнам, Индонезия	<i>P. aff. javanicus</i> Вьетнам	<i>P. cf. javanicus</i> Филиппины	<i>P. cf. javanicus</i> Индия
<i>P. javanicus</i> Вьетнам, Индонезия		2.10	1.79	—
<i>P. aff. javanicus</i> Вьетнам	15.42		1.64	—
<i>P. cf. javanicus</i> Филиппины	12.41	14.26		—
<i>P. cf. javanicus</i> Индия	14.57	17.79	13.88	
<i>P. cf. javanicus</i> Тайвань	13.70	15.61	12.23	11.81

4.1.5. Морфометрический анализ

По отдельным морфологическим признакам для «западных» и «восточных» нетопырей существует широкое перекрытие характеристик вне зависимости от типа анализа. Дискриминантный анализ, основанный на пяти тренировочных выборках (Рис. 10) (значения переменных указаны в Приложении, табл. П17-20), демонстрирует сильную обособленность образцов видов *P. stenopterus* и *P. nathusii* от других нетопырей; остальные «западные» и «восточные» нетопыри формируют единое «облако». Исключение *P. stenopterus* из выборки усиливает изоляцию *P. nathusii*, однако незначительно снижает перекрытие «западной» и «восточной» клад нетопырей (значения переменных указаны в Приложении, табл. П21-24). Между всеми обучающими выборками получены значимые различия ($p < 0,001$). При использовании 11, а не пяти обучающих выборок распределение выглядит схоже; единственное статистически не значимое различие ($p = 0,007$) наблюдается между выборками *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*. При исключении *P. stenopterus* из выборки, *P. seylonicus* отделяется от остальных нетопырей в пространстве первых двух канонических переменных (в дополнение к также чётко дифференцированному *P. nathusii*) (Рис. 11). *P. kuhlii* также демонстрирует некоторую изоляцию (но не *P. hesperidus*, который считается родственным ему);

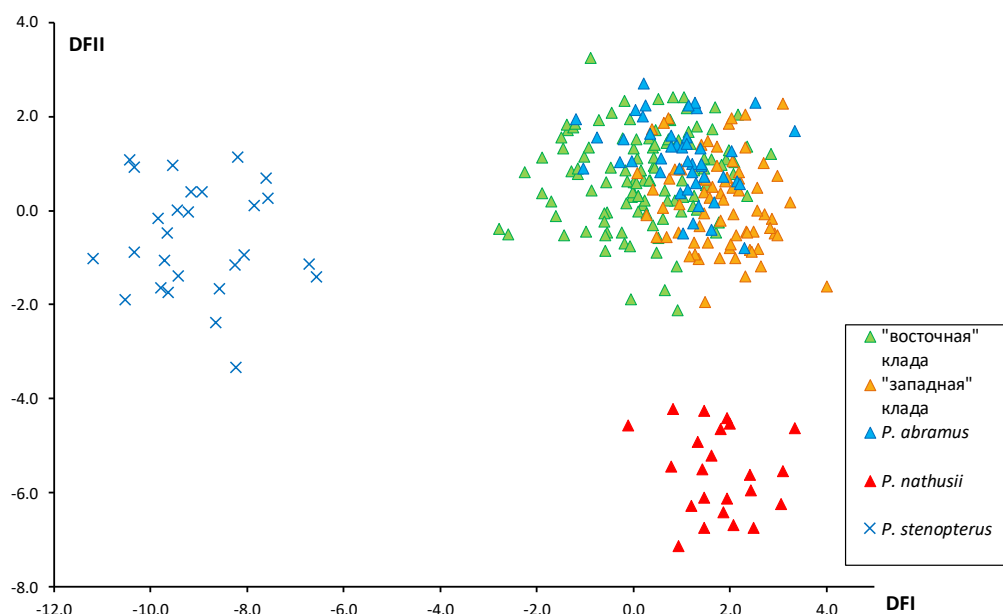


Рис. 10: Дискриминантный анализ по 22 черепным и зубным характеристикам для 280 экземпляров *Pipistrellus* s. l. Слева – *P. stenopterus*, внизу – *P. nathusii*.

остальные «западные» и «восточные» виды условно делятся по размеру на более мелкие и более крупные, продолжая формировать единое облако. Третья и четвертая канонические переменные демонстрируют различия между «западной» и «восточной» кладами (приведены в Приложении, Рис. П34); перекрытие значений относительно небольшое. В этом же анализе *P. nathusii* объединяется с остальными «западными» нетопырями, *P. kuhlii*, наоборот, дифференцируется, а *P. stenopterus* группируется с «восточными». Отдельный кластер, слегка перекрывающийся с основной массой значений, образует *P. abramus*. Таким образом, большинство нетопырей демонстрируют высокое сходство пропорций черепа. Исключения составляют *P. stenopterus* и *P. nathusii*, которые чётко отличаются от других видов, вовлечённых в анализ. Подробные результаты анализа краниометрических данных опубликованы в статье Zhukova et al., 2025.

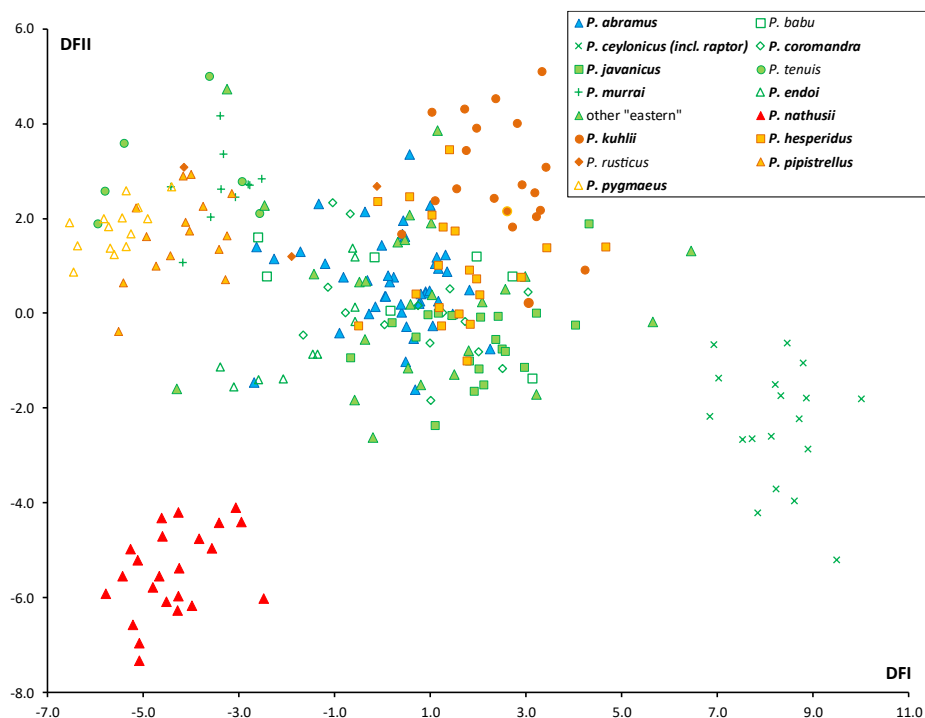


Рис. 11: Дискриминантный анализ первых двух канонических переменных по 22 черепным и зубным характеристикам для 253 экземпляров *Pipistrellus* s. l. (*P. stenopterus* исключён).

4.1.6. Морфология зубной системы

В строении зубной системы признаков, которые чётко отличали бы всех представителей «западной» клады нетопырей от «восточной», обнаружено не было, однако для групп видов и отдельных видов внутри них определяется

характерный набор признаков. Специфические отличия наблюдались в: степени развития дополнительной вершины на верхнем внутреннем резце (I); соотношении высот наружного и внутреннего верхних резцов; форме заднего режущего края верхнего клыка; размере и положении в зубном ряду верхнего малого предкоренного зуба (премоляра, P); форме переднего края большого предкоренного; степени развития на верхнем коренном (моляре, M) постпротокристы, соединяющей метакон и протокон, и форме и степени развития метаконуля.

Среди «западных» для *P. kuhlii* (в т.ч. *P. hesperidus* и *P. rusticus*, и, вероятно, всей группы «*kuhlii*») (Рис. 12) характерен крупный одновершинный верхний

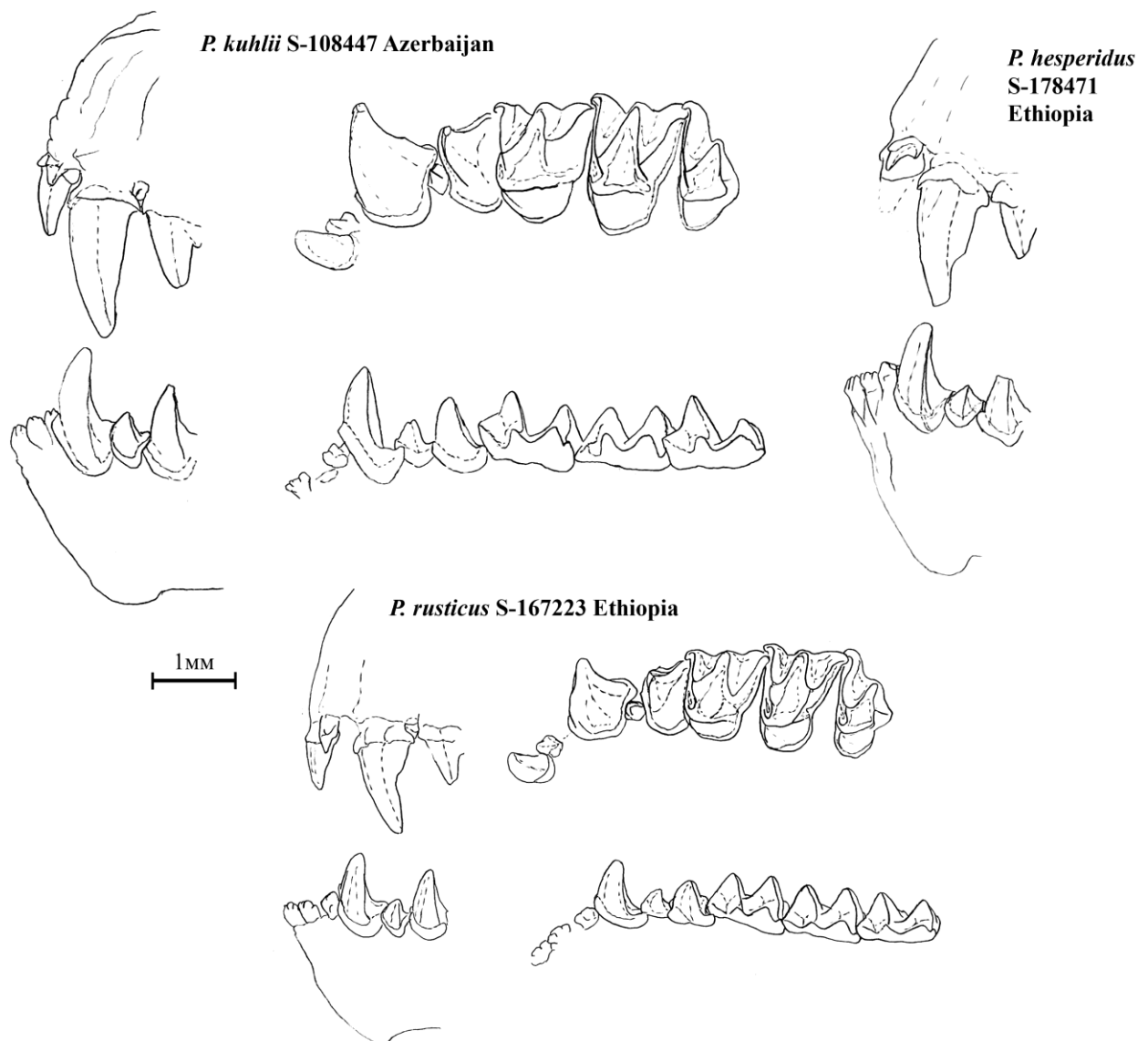


Рис. 12: Зубная система *Pipistrellus* группы «*kuhlii*». Сверху – правая верхняя челюсть, снизу – правая нижняя челюсть. Для *P. hesperidus* строение с окклюзивной стороны отсутствует. Шкала 1 мм. Подписи: Azerbaijan – Азербайджан, Ethiopia – Эфиопия.

внутренний резец; очень мелкий наружный резец, стоящий практически в один ряд с внутренним, а не за ним; сильно уменьшенный верхний малый предкоренной, вытесненный из зубного ряда; M^1 со слабо развитым гипоконем и очень слабо развитой постпротокристой (из-за чего образуется открытый бассейн тригона).

У остальных представителей «западной» клады верхний внутренний резец обладает двумя вершинами; наружный резец не уменьшен; малый премоляр чуть больше по размеру, чем у группы «kuhluii», бассейн тригона закрыт сильно развитой постпротокристой.

У *P. nathusii* верхние внешний резец и малый премоляр заметно крупнее, чем у группы «pipistrellus» (виды *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*, рис. 13): I^2 выше второй вершины I^1 и P^2 не вытеснен из зубного ряда; зубной ряд выглядит более вытянутым (протрузия), диастема между резцами и клыком наибольшая среди всех

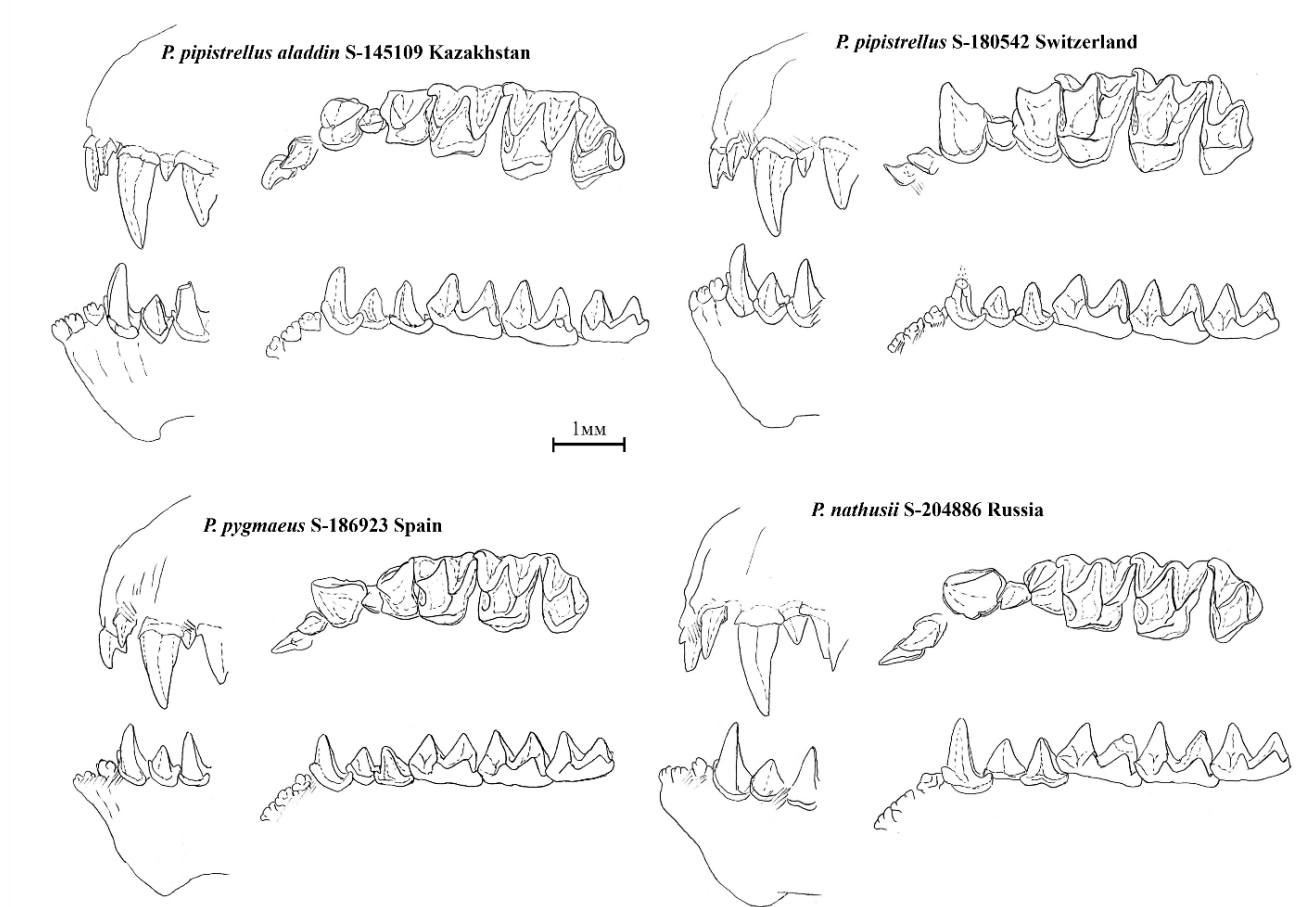


Рис. 13: Зубная система *Pipistrellus* группы «pipistrellus» и *P. nathusii*. Сверху – правая верхняя челюсть, снизу – правая нижняя челюсть. Шкала 1 мм. Подписи: Kazakhstan – Казахстан, Switzerland – Швейцария, Spain – Испания, Russia – Россия.

нетопырей. У нетопырей группы «*pipistrellus*» для *P. pipistrellus* характерны плотно стоящие резцы нижней челюсти; задняя поверхность верхнего клыка с небольшим зубцом. *P. pipistrellus aladdin* отличается от него только более гладкой задней поверхностью клыка. *P. pygmaeus* обладает более вытянутой нижней челюстью (резцы стоят не плотно), а верхний клык обладает гладкой задней поверхностью.

Для нетопырей «восточной» клады характерны (Рис. 14-16): внутренний резец всегда с двумя вершинами (исключения: *P. babu* и некоторые *P. coromandra*); I^2 без выраженной редукции (но сильно уменьшен у *P. stenopterus*, слегка уменьшен у *P. paterculus* и *P. ceylonicus*); малый предкоренной разной степени выраженности редукции, но всегда вытеснен из ряда; сильно развита постпротокриста. У *P. stenopterus* (Рис. 15) постпротокриста развита слабо на первом коренном зубе, а на втором бассейн тригона открыт.

Специфическими признаками *P. abramus* (Рис. 15) являются: образование дополнительного зубца на заднем режущем крае верхнего клыка; почти ровная форма границы второго верхнего предкоренного при взгляде с окклюзивной

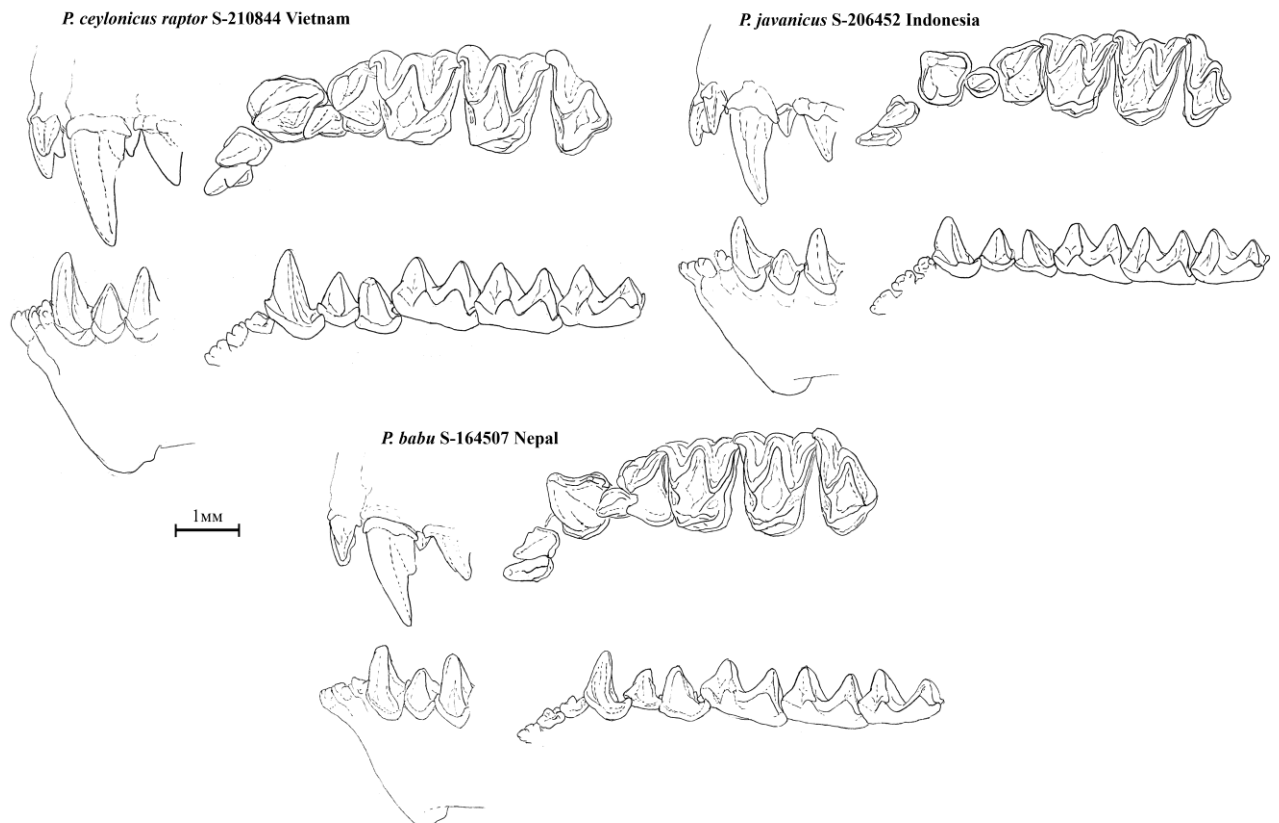


Рис. 14: Зубная система *P. ceylonicus raptor*, *P. javanicus* и *P. babu*. Сверху – правая верхняя челюсть, снизу – правая нижняя челюсть. Шкала 1 мм. Подписи: Vietnam – Вьетнам, Indonesia – Индонезия, Nepal – Непал.

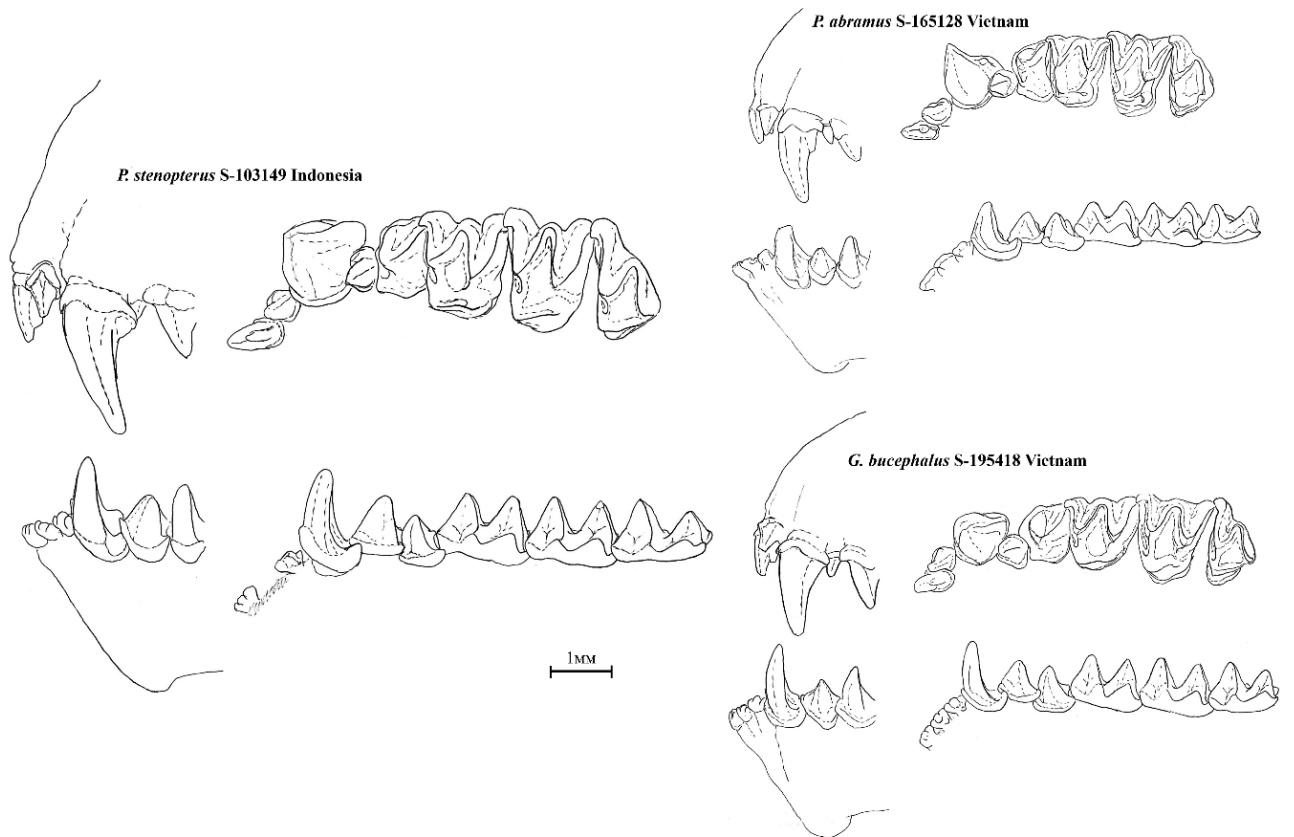


Рис. 15: Зубная система *P. stenopterus*, *P. abramus* и *Glischropus bucephalus*. Сверху – правая верхняя челюсть, снизу – правая нижняя челюсть. Шкала 1 мм. Подписи: Vietnam – Вьетнам, Indonesia – Индонезия.

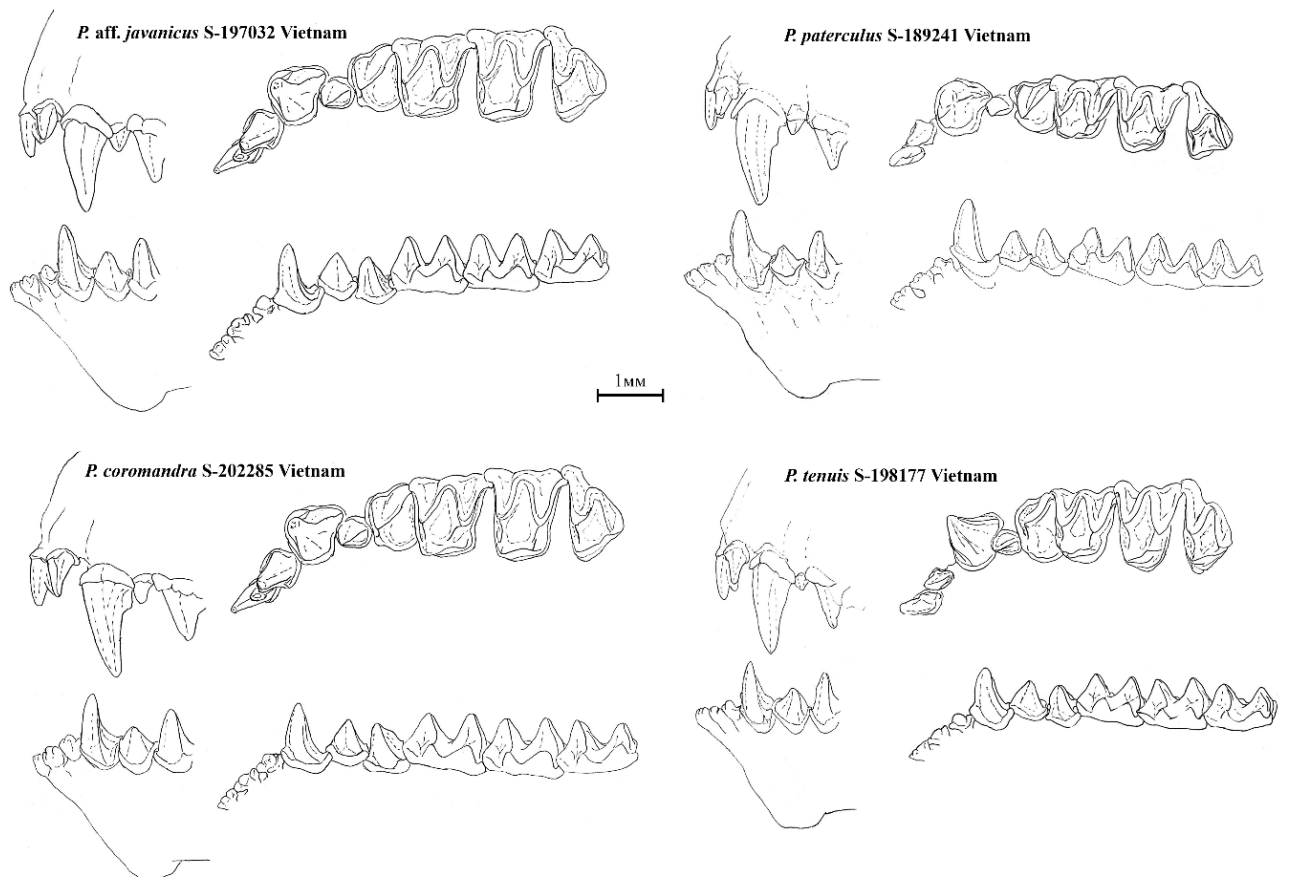


Рис. 16: Зубная система *P. aff. javanicus*, *P. paterculus*, *P. coromandra* и *P. tenuis*. Сверху – правая верхняя челюсть, снизу – правая нижняя челюсть. Шкала 1 мм. Подпись: Vietnam – Вьетнам.

стороны; выраженная вершина метаконуля верхних моляров; нижние резцы стоят свободно (протрузия нижней челюсти).

Характерной особенностью других видов «восточных» нетопырей является варьирующая форма заднего режущего края верхнего клыка. У видов *P. tenuis* и *P. aff. javanicus* режущий край гладкий, у *P. paterculus*, *P. coromandra* и *P. javanicus* встречается неровность (или ребристость), а у *P. stenopterus* (Рис. 15) в этом месте образуется небольшой дополнительный зубец. Также у некоторых видов наблюдается протрузия нижней челюсти, а нижние резцы стоят свободно (*P. babu*, *P. tenuis*, *P. paterculus*, *P. aff. javanicus*, Рис. 16), а у некоторых образцов одного вида встречаются и плотный, и свободный варианты (*P. javanicus*), а у *P. coromandra* резцы всегда стоят плотно.

Зубная система представителей рода *Glischropus* (*G. bucephalus*, Рис. 15) отличается от нетопырей сдвинутыми вперёд верхними наружными резцами; всегда гладким задним режущим краем верхнего клыка; крупным, слабо выдвинутым из ряда верхним малым предкоренным; очень небольшой постпротокристой на верхних коренных (бассейн тригона остается закрытым). У *G. tylopus* I^2 редуцирован сильнее, чем у остальных, а также сильно выступает вперёд.

4.1.7. Морфология бакулума

Представители трибы *Pipistrellini* обладают морфологически схожей формой половой косточки: она вытянутая, округлая в сечении, с прямым или слабо искривленным в сагиттальной плоскости телом кости, обычно расширена и раздвоена на две лопасти у основания и сужена к дистальному концу. Дистальный конец часто с «вилочкой» (бифуркацией) — парными выростами, чуть расходящимися в стороны. У исследованных нетопырей «западной» клады бакулумы заметно мельче, чем у «восточной», и не превышают общей длины 3 мм, а наблюдаемые различия заключаются в общих размерах, кривизне изгиба кости, глубине базальной вырезки и степени развития «вилочки».

У «западной» клады бифуркация выражена слабо, а сама «вилочка» очень мелкая (Рис. 17.8-17.12). У группы видов «pipistrellus» изгиб всей кости плавный, у «kuhlіi» изгиб выражен сильнее; у *P. nathusii* в дистальной трети кости присутствует второй слабый изгиб. Основание расширяется в ряду видов от *P. hesperidus* (базальная вырезка практически отсутствует) – *P. kuhlіi* – *P. pipistrellus* – *P. nathusii* (базальная вырезка составляет половину всей ширины основания).

У нетопырей «восточной» клады длина бакулюма превышает 4 мм (Рис. 17.1-17.7). Кость обычно имеет один плавный изгиб (иногда со вторым слабым изгибом ближе к дистальному концу), либо почти прямая, с явно выраженной бифуркацией и базальной вырезкой. Сужение от основания к вершине постепенное, иногда почти незаметное. Базальная вырезка у всех изученных экземпляров заметна: самая маленькая у *P. abramus*, а самая глубокая у *P. tenuis*. Присутствуют исключения: *P. stenopterus*, бакулюм которого морфологически схож с вышеописанными, но укорочен и заметно более массивен; *P. abramus*, у бакулюма которого заметны неглубокая базальная вырезка, три выраженных изгиба и миниатюрная «вилочка».

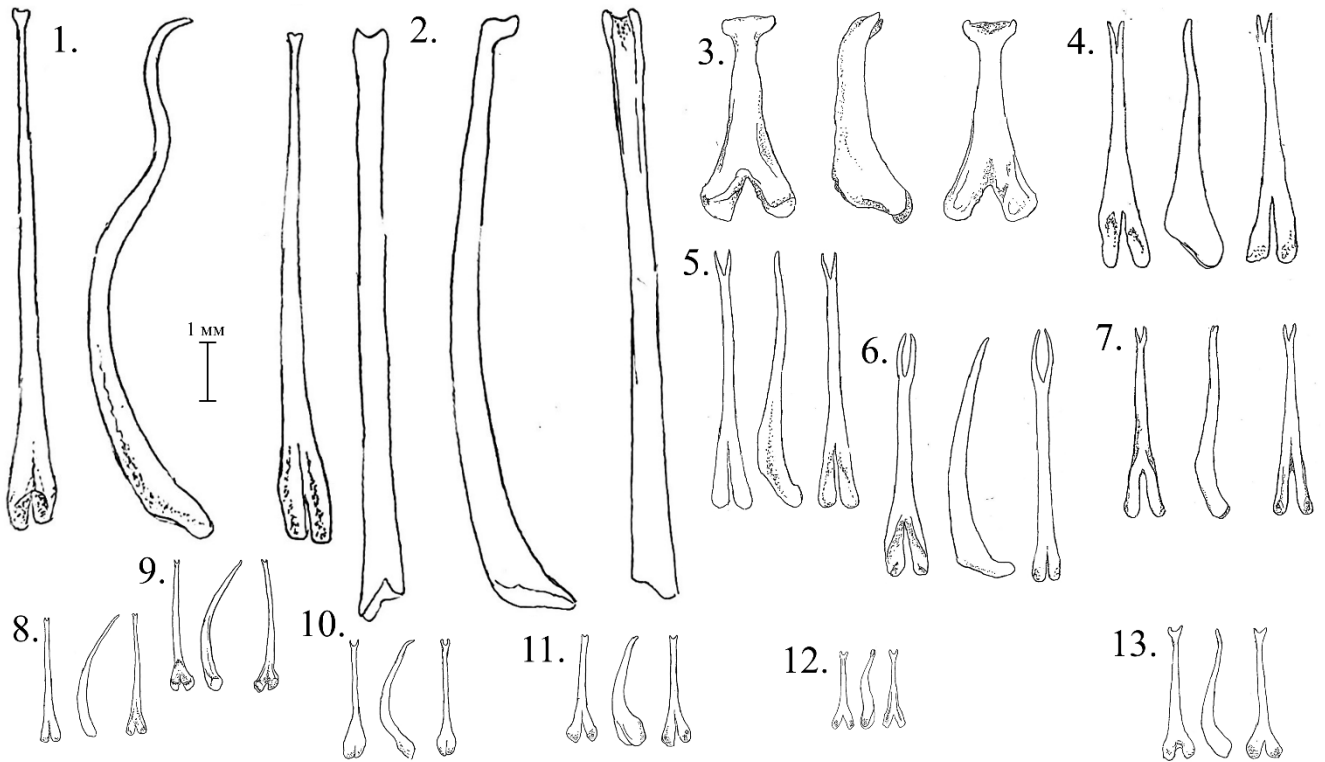


Рис. 17: Бакулюмы некоторых представителей трибы Pipistrellini в дорсальном (слева), латеральном (по центру) и вентральном (справа) положении: 1. *P. abramus* S-165139; 2. *P. paterculus* S-189240 (базальная часть срезана); 3. *P. stenopterus* S-103149; 4. *P. coromandra* S-184690; 5. *P. aff. javanicus* S-202254; 6. *P. javanicus* S-191949; 7. *P. tenuis* S-189242; 8. *P. kuhlіi* S-208126; 9. *P. kuhlіi* S-208128; 10. *P. hesperidus* S-168926; 11. *P. pipistrellus* S-147031; 12. *P. nathusii* S-205007; 13. *G. bucephalus* S-184658.

ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Парафилия рода *Pipistrellus* и статус «восточных» нетопырей

Парафилия рода *Pipistrellus* (в современном понимании) относительно родов *Nyctalus* и *Glischropus* воспроизводится во всех вариантах филогенетического анализа. Все полученные топологии демонстрируют разделение рода *Pipistrellus* на две крупные клады – «восточную» и «западную». В нашем исследовании анализ каждого из ядерных генов дает преимущественно более низкие поддержки большинства узлов, однако общая топология этих деревьев не противоречит данным по конкатенированным ядерным последовательностям и анализу *CytB*.

Полученные нами оригинальные данные в целом согласуются с результатами ранее опубликованных исследований. Вместе с тем, по сравнению с предшествующими работами, настоящие результаты существенно расширяют и уточняют современные представления о филогенетических взаимоотношениях внутри трибы *Pipistrellini* и систематическом положении рода *Pipistrellus*. В отличие от ряда предыдущих исследований (Hoofe and Van Den Bussche, 2003; Francis et al., 2010; Heaney et al., 2012), в настоящей работе проанализирован более широкий набор как таксонов, так и маркеров яДНК и мтДНК. Кроме того, получены более строгие поддержки филогенетических деревьев. Ряд предшествующих работ либо вовсе не обсуждает выявленную парафилию нетопырей, указывая, что ревизия рода *Pipistrellus* выходит за рамки поставленных задач (Hoofe and Van Den Bussche, 2003; Francis et al., 2010), либо ограничивается уточнением филогенетического положения отдельных таксонов внутри трибы, как, например, в случае рода *Nyctalus* и вида *Pipistrellus dhofarensis* (Heaney et al., 2012; Benda et al., 2016).

Наиболее близкими к полученным нами результатам являются выводы Koubínová et al. (2013), что, по-видимому, обусловлено сопоставимым набором используемых молекулярных маркеров и применяемых методов анализа. Вместе с

тем указанная работа преимущественно ориентирована на таксоны африканского континента. В частности, её основные выводы касаются филогенетической обособленности вида *Vansonia rueppellii* от рода *Pipistrellus*, а также значительной генетической дивергенции внутри *P. hesperidus*, включая различия в кариотипе и высокие значения *p*-дистанций по гену *CytB*, что было интерпретировано авторами как возможное свидетельство наличия криптических видов. В целом выводы Koubínová et al. (2013) подтверждают ключевые элементы выявленной нами филогенетической структуры трибы Pipistrellini. Это базальное положение рода *Scotoecus*, парафилия *Pipistrellus* и обособление «восточных» нетопырей в монофилетическую кладу. В то же время настоящее исследование расширяет и углубляет данные выводы за счёт привлечения большего числа ядерных маркеров и более полного таксономического охвата. Кроме того, полученные результаты более отчётливо демонстрируют масштаб криптического разнообразия как в «восточной», так и в «западной» кладах *Pipistrellus*.

Более детальное обсуждение проблемы парафилии нетопырей представлено в работе Kruskop et al. (2018). В отличие от большинства предшествующих исследований, в анализ были включены не только молекулярно-генетические, но и морфологические данные. Несмотря на менее полный таксономический охват и более низкие значения поддержек отдельных узлов, полученная авторами общая топология также указывает на обособленное филогенетическое положение вида *Vansonia rueppellii* и сестринское положение пар объединений *Nyctalus* + «западные» нетопыри и *Glischropus* + «восточные» нетопыри. В отличие от результатов настоящего исследования, в работе Kruskop et al. (2018) базальное положение среди «восточных» нетопырей занимает *P. stenopterus*. Совокупность этих данных, дополненная описанием уникального строения бакулюма, послужила основанием для выделения *P. stenopterus* в новый подрод *Alionoctula* Kruskop, Solovyeva & Kaznadzey, 2018.

Таким образом, результаты настоящего исследования, основанные на наиболее обширном материале, чем прежде, подтверждают ранее высказанные

предположения об обособленности «восточной» клады нетопырей и её монофилетическом характере (Zhukova et al., 2022; Zhukova et al., 2025). Этот вывод основан на анализе шести генетических маркеров и полных митогеномов и находит дополнительное подтверждение в морфологии бакулюмов и, в определённой степени, в строении зубов и черепа. Стоит упомянуть, что признаки строения черепа и зубов у всех нетопырей в целом характеризуются низкой изменчивостью, что, вероятно, длительное время и затрудняло таксономическое разделение рода *Pipistrellus* на отдельные таксоны. Вместе с тем полученные нами данные, по крайней мере, не противоречат такому разделению. Немаловажно, что ему не противоречат и опубликованные кариологические данные, указывающие на наличие у «западных» и «восточных» нетопырей неперекрывающихся диапазонов хромосомной изменчивости (Volleth and Heller, 1994; Volleth et al., 2001; см. ниже).

Литературные данные, посвящённые оценке времён дивергенции таксонов, лишь в ограниченном числе случаев включают представителей трибы *Pipistrellini*. По геномным данным время разделения *Pipistrellus* и *Eptesicus* составляет около 14 млн лет назад (Foley et al., 2023), что меньше, чем полученные нами датировки (18,5 млн л. н., см. Рис. 9, стр. 82). Это, вероятно, связано, с одной стороны, с учётом палеонтологических калибровок в нашем анализе, а с другой – небольшим числом анализируемых маркеров. Результаты другой работы указывают на разделение триб *Pipistrellini* и *Vespertilionini* 23,5 млн лет назад (Amador et al., 2018). Еще одна молекулярная работа (Lack et al., 2010) демонстрирует более древнюю дивергенцию, чем наш результат: расхождение с *Eptesicini* около 20 млн л. н., а начальную радиацию *Pipistrellini* около 16,5 млн л. н. Предполагаемое время дивергенции *Nyctalus* и «западных» *Pipistrellus* датируется не позднее, чем средним миоценом (ок. 13-10 млн. л. н.) (Lack et al., 2010; Rosina, Sinitsa, 2014). Проведённый нами анализ молекулярных датировок с использованием палеонтологических данных демонстрирует меньшее значение (порядка 7,5 млн л.). И принятые ранее, и полученные нами времена дивергенции вполне

соответствуют традиционному воззрению на *Nyctalus* как на «хороший» самостоятельный род.

На основании перечисленных фактов, родовой статус клады «восточных» нетопырей, отделившейся ранее расхождения вечерниц с «западными» нетопырями (по нашим данным около 8 млн л. н.), тем более не вызывает сомнений, несмотря на отсутствие каких-либо доплейстоценовых палеонтологических находок не только членов рода *Glischropus*, но и «восточных» нетопырей. В разное время для нетопырей предложено несколько названий таксонов родовой группы, однако почти все они относятся к «западным» нетопырям. Единственное такое название, предложенное для «восточных» нетопырей это *Alionoctula* Kruskor, Solovyeva and Kaznadzey, 2018 (типовой вид *P. stenopterus*) (Kruskor et al., 2018). По полученным нами филогенетическим данным, *P. stenopterus* находится внутри радиации «восточных» нетопырей, не образуя, несмотря на морфологическое своеобразие, значимой самостоятельной клады. Таким образом, название *Alionoctula* может быть использовано в качестве действительного для всех «восточных» нетопырей.

В составе рода *Alionoctula* на всех полученных филогенетических реконструкциях базальное положение занимает *A. abramus*. Опубликованные морфометрические данные отчасти поддерживают его обособленное положение. Кроме того, форма бакулюма этого вида уникальна. Поэтому мы полагаем оправданным выделять этот вид в отдельную группу «abramus».

В ранее опубликованной работе *A. stenopterus* занимает сестринское положение к группе «javanicus» (Kruskor et al., 2018). Положение *A. stenopterus* на полученных нами реконструкциях ядерных генов не определено и находится внутри радиации рода, что не позволяет нам выделять этот вид в отдельный надвидовой таксон. К сожалению, в нашем распоряжении для *A. stenopterus* присутствовали последовательности только двух генетических маркеров (*CytB* и *rag2*). Для уточнения позиции этого вида необходимы более обширные генетические данные. Однако необходимо отметить уникальные для всего рода

Alionoctula его относительно крупные общие размеры, морфологию черепа, форму бакулюма и экологические адаптации, отличающие его от всех иных видов *Alionoctula*.

5.2. Положение *Pipistrellus nathusii*

Положение лесного нетопыря относительно прочих «западных» нетопырей различается на разных филогенетических реконструкциях, однако во всех случаях его положение либо поддержано слабо, либо не имеет поддержки. Так, по данным гена *CytB* и белок-кодирующим последовательностям митогеномов он попадает внутрь радиации рода *Pipistrellus*. Данные конкатенированных ядерных генов, в том числе с использованием вторичных молекулярных датировок и палеонтологических данных, ставят *P. nathusii* в базальное положение к ветви *Nyctalus* + *Pipistrellus*. При этом данные, полученные отдельно по гену *rag2*, помещают его (как и в случае с анализом митогеномов) в корневое положение ко всем «западным» *Pipistrellus*. Стоит отметить, что в работе Koubínová et al. (2013), *P. nathusii* занимает сестринское положение к *Nyctalus*, а не к прочим *Pipistrellus*. Таким образом, по-видимому, речь может идти о неразрешённой трихотомии. Рассчитанные нами близкие времена дивергенции (расхождение менее, чем за 500 тыс. лет) для *P. nathusii* и *Nyctalus* указывают на быструю эволюцию этих двух групп. По нашим данным, значения нескорректированных *p*-дистанций по генам *CytB* (Табл. 1) и *COI* (Табл. 2) составляют между *P. nathusii* и остальными представителями «западной» клады *Pipistrellus* 15,8% в обоих случаях, а между *P. nathusii* и *Nyctalus* – 17,5% и 16,1%, соответственно. *P*-дистанции для конкатената ядерных маркеров составляют между лесным нетопырём и остальными представителями «западной» клады *Pipistrellus* 2,44%, а между им же и *Nyctalus* – 2,15%. Стоит отметить, что следующие значения *p*-дистанций для трибы *Pipistrellini* соответствуют межродовым: 17-21% по гену *CytB*, 15-17% по гену *COI* и 3-6% по конкатенату ядерных генов (см. Табл. 1 и 2). Таким образом, положение *P. nathusii* не вполне определено, но в большинстве случаев он значительно обособлен от других представителей «западных» нетопырей.

Обособленность лесного нетопыря поддерживается (или, по крайней мере, не находит противоречий) результатами морфометрии, структурой зубов и формой бакулюма (и то, и другое, при общем сходстве, имеет черты, не встреченные у прочих «западных» нетопырей). Тем не менее, степень морфологической обособленности, неопределённость филогенетического положения и пограничные значения нескорректированных *p*-дистанций не позволяют рассматривать *P. nathusii* как самостоятельный род. Чтобы отметить его обособленность, мы предлагаем рассматривать его как подрод в составе *Pipistrellus*.

В разное время для «западных» нетопырей предложено несколько названий группы рода: *Romicia* Gray, 1838, *Vesperugo* Keiserling et Blasius, 1839, *Nannugo* Kolenati, 1856, *Euvesperugo* Acloque, 1899 и *Eptesicops* Robers, 1926 (Palmer, 1904; Tate, 1942; Ellerman and Morrison-Scott, 1951; Павлинов, Россолимо, 1987). Из них *Vesperugo* и *Euvesperugo* представляют собой сборные таксоны, основанные на видах, в настоящее время относящихся к нескольким разным родам. Название *Nannugo* Kolenati, 1856 (основано на *Vespertilio nathusii*, *V. pipistrellus* и *V. kuhlii*; см. Palmer, 1904) подходит для обозначения линии *P. nathusii* (с фиксацией соответствующего типового вида).

5.3. Положение *Scotozous dormeri*

Для рода *Scotozous* в нашем распоряжении имелась единственная опубликованная последовательность по гену *CytB* (1017 п. о.: Saikia et al., 2021); по-видимому, это единственные существующие генетические данные по этому таксону. По результатам нашего анализа, *Scotozous* оказывается внутри разнообразия рода *Glischropus*. Поскольку на сегодняшний день доступны данные только по одному митохондриальному гену, эта ситуация может быть интерпретирована двояко. В отличие от всех известных видов *Glischropus*, *Scotozous dormeri* не имеет кожистых подушечек на основаниях первых пальцев крыла (у *Glischropus* это, предположительно, адаптация к передвижению по гладкой растительной поверхности, в частности, по стволикам бамбука), обладает

более массивным ростральным отделом черепа, который не имеет характерного для *Glischropus* вогнутого верхнего профиля; его наружные верхние резцы сильно редуцированы, вплоть до полного отсутствия у некоторых особей. Таким образом, наблюдаемая филогенетическая картина может быть следствием гибридизации между предками обоих родов и, соответственно, интрогрессии мтДНК. Однако есть иная интерпретация, что *Scotozous* это специализированная форма внутри рода *Glischropus*, в иных условиях обитания почти утратившая вторую пару верхних резцов и подушечки на основаниях пальцев. Похожая тенденция есть у других представителей этого рода (очень мелкие I² у *G. tylopus*). Мы считаем преждевременным делать серьёзные таксономические выводы, основываясь исключительно на одной генетической последовательности. Систематическое положение этого таксона требует дальнейшего уточнения.

Оба рода описаны в одной работе (Dobson, 1875), однако род *Scotozous* на 372 странице, а род *Glischropus* – на странице 472. Таким образом, если в дальнейшем будет подтверждена синонимия этих двух названий, *Scotozous* будет иметь приоритет, и весь род должен быть назван *Scotozous*.

5.4. Состав трибы Pipistrellini и положение рода *Vespertilio*

Один из ключевых вопросов, касающихся состава трибы – это положение рода *Vespertilio*, поскольку от его решения зависит название трибы. В первой работе, молекулярно обосновывающей выделение надродовых таксонов в Vespertilionidae, род занял сестринское положение к кладе настоящих нетопырей (Hoofe and Van Den Bussche, 2003). Этот же результат был воспроизведён Роэрсом с соавторами (Roehrs, 2009; Roehrs et al., 2010), которые на этом основании присвоили именно этой трибе название Vespertilionini (соответственно, трибу, включающую кожановидных нетопырей и родственные роды, оставив без названия). Дж. Б. Лэк с соавторами (Lack et al., 2010) получили аналогичный результат. Однако в работе Б. Штадельмана (Stadelmann et al., 2004) род *Vespertilio* оказывается ближе к *Hypsugo savii*. В наиболее детализированных исследованиях,

включавших одновременный анализ нескольких ядерных и митохондриальных генов, *Vespertilio* занимает сестринское положение к кладе кожановидных нетопырей, в результате чего именно ей присваивается название Vespertilionini (Heaney et al., 2012; Koubínová et al., 2013; Görföl et al., 2020). Такое же заключение сделано в геномной работе Л. И. Амадор с соавторами (Amador et al., 2018).

На наших филогенетических реконструкциях положение двухцветного кожана (*V. murinus*) относительно трибы Pipistrellini отличается. По данным гена *CytB*, он попадает в базальную радиацию трибы Vespertilionini и не входит в состав Pipistrellini (поддержки $\geq 0,99$); аналогичный результат даёт анализ митогеномов (Zhukova et al., 2023). Такое же положение демонстрирует филогенетическое дерево по гену *COI*, тем не менее, в его случае результат не поддержан. В отличие от данных мтДНК, результаты анализа конкатенированных последовательностей ядерных генов помещают *V. murinus* в сестринское положение к трибе Pipistrellini, в результате чего триба Vespertilionini становится парафилетичной (бутстрэп-поддержки (BS) этого узла 91% и Байесные апостериорные вероятности (PP) $\geq 0,90$). При этом, при рассмотрении результатов отдельного ядерного гена *rag2* монофилия Vespertilionini не нарушена.

Морфологически род *Vespertilio* обособлен от настоящих нетопырей. Во-первых, в его зубной системе полностью отсутствует верхний малый предкоренной, сохраняющийся среди Pipistrellini даже у более специализированных вечерниц. Нижние моляры *Vespertilio* миотодонтного типа (Menu, 1987); этот признак может варьировать в некоторых родах, но у всех представителей Pipistrellini моляры имеют никталодонтный тип. Также, у всех Pipistrellini бакулюмы сходны по форме и строению, сравнительно мало различаясь между родами (см. выше). В то же время у обоих видов *Vespertilio* бакулюм имеет иное строение, заметно отличное от такового нетопырей и больше похожее на бакулюм *Eptesicus*: он мелкий, уплощенный, стреловидной формы. Более того, во взрослом состоянии кпереди от него развивается хрящевой псевдобакулюм — уникальная черта именно рода *Vespertilio* (Hill and Harrison, 1987).

Данные кариологии поначалу не привнесли больше понимания, чем морфология зубной системы. В частности, Harada et al. (1987) сравнили хромосомные значения для двух японских представителей рода *Vespertilio* и японских *Nyctalus* и, учитывая также морфологическую схожесть, пришли к мнению, что оба рода находятся в более близком родстве, чем *Vespertilio* с *Eptesicus*. Однако следующие кариологические работы (Volleth, Tidemann, 1991; Volleth and Heller, 1994) поддерживают обособленность трибы Pipistrellini от Vespertilionini.

Таким образом, полученные нами генетические данные сами по себе не дают окончательного ответа на вопрос о положении *Vespertilio*. Однако, сопоставляя их с существующими данными по морфологии и кариологии, мы не относим *Vespertilio* к кладе настоящих нетопырей, сохраняя за ней название Pipistrellini. Таксономическое положение *Vespertilio* и *Hypsugo* с родственными родами и статус трибы Vespertilionini должны быть предметом отдельного исследования.

Род *Scotoecus* по нашим результатам занимает базальное положение в трибе Pipistrellini как по гену *CytB*, так и по данным конкатенированных ядерных последовательностей с высоким уровнем поддержки, подтверждая результаты Lack et al. (2010) и Koubínová et al. (2013). Наши филогенетические деревья по отдельным ядерным генам *rag2* и *thy* демонстрируют аналогичное положение этого рода, в то время как по другим генам, включая *COI*, положение *Scotoecus* не разрешено. Ряд исследований (особенно последних лет) с применением данных мтДНК и яДНК также свидетельствуют о близком расположении рода *Scotoecus* к корню трибы Pipistrellini с высоким уровнем поддержек (Roehrs 2009; Roehrs et al. 2010; Monadjem et al., 2021a; Demos et al., 2024; Torrent et al., 2025).

Зубная система *Scotoecus* обладает рядом специфических признаков, в том числе сильно отличающих его от нетопырей, что изначально приводило к неверным выводам о его таксономическом положении (Tate, 1942; Ellerman and Morrison-Scott, 1951). Среди них – крупный массивный одновершинный верхний внутренний резец, отсутствие верхнего наружного резца и факультативное

отсутствие малого предкоренного. Бакулюм *Scotoecus* наиболее сходен с бакулюмами вечерниц и *A. paterculus* по данным Hill и Harrison (1987), что послужило, во-первых, одним из поводов возвести *Scotoecus* в ранг рода (ранее включали в *Nycticeius*), а, во-вторых, сблизить его с нетопырями (Koorman, 1994). У всех членов рода он обладает почти прямой формой, а у некоторых видов (*S. albigula*, *S. hundeii*, *S. hirundo*) дистальная бифуркация имеет уплощённые латеральные отростки, загнутые вниз и внутрь.

Трибе Pipistrellini принадлежит род *Vansonia*, который по поддержанным данным конкатената и гена *CytB* (учитывая все методы анализа) отделяется после *Scotoecus*. Деревья по отдельным ядерным генам *rag2* и *thy*, а также *COI* не разрешают положения. Схожую картину с положением *V. rueppellii* в корне трибы Pipistrellini получили многие авторы в ходе исследований систематики африканских летучих мышей, похожих на нетопырей (Koubínová et al, 2013; Benda et al., 2016; Monadjem et al., 2021a; Demos et al., 2024; Torrent et al., 2025), используя данные как мтДНК, так и яДНК, включая интроны.

В более ранних работах *Vansonia* рассматривали в составе собственно нетопырей, обычно в статусе группы видов «*rueppellii*» внутри рода *Pipistrellus* (Tate, 1942; Ellerman and Morrison-Scott, 1951). Зубная система подробно описана: верхний внутренний резец отчётливо двувершинный; наружный резец мелкий, выдвинут вперёд; верхний клык гладкий; малый премоляр крупный и не вытеснен из ряда; бассейн тригона открыт, постпротокроста развита слабо (Tate, 1942; Hill and Harrison, 1987; Koorman, 1994). Бакулюм *Vansonia rueppellii* схож с таковым у «восточной» клады нетопырей (с *A. coromandra*, в частности): прямой, слабо сужающийся, с крупным основанием и развитой, но не изогнутой неглубокой дистальной бифуркацией (Hill and Harrison, 1987).

Таким образом, по нашим данным в трибу Pipistrellini входят следующие роды. Базальное положение занимает *Scotoecus*, затем отделяется *Vansonia*, остальное разнообразие разделяется на две крупные клады: в одну входят роды *Pipistrellus* и *Nyctalus*, в другую – *Alionotula*, *Glischropus* и *Scotozous*. Включение

описанных родов в трибу Pipistrellini поддерживают результаты предыдущих генетических исследований. Koubínová et al. (2013), Dool и Puechmaille (2024) и Torrent et al. (2025) поддерживают включение африканских родов *Vansonia* и *Scotoecus*, а также всех групп рода *Pipistrellus*. Включение родов *Glischropus* и *Scotozous* поддержано Saikia et al. (2021). Включение родов *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Glischropus*, *Vansonia* и *Scotoecus* поддержано Koubínová et al. (2013). Включение родов *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Glischropus*, *Alionoctula* и *Vansonia* поддержано Kruskop et al. (2018). Подводя итог вышесказанному, мы считаем необходимым привести уточнённые диагнозы для каждого рода внутри трибы Pipistrellini (за исключением *Scotozous*).

5.5. Род *Pipistrellus* Kaup, 1829

Типовой вид *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774.

Распространение: Африка, острова Гвинейского залива, о. Мадагаскар, Европа, Канарские о-ва, Азорские о-ва, острова Средиземного моря, Западная Азия, Средняя Азия.

Подрод *Pipistrellus* (*Nannugo*) *nathusii* (Kolenati, 1856).

Типовой вид *Vespertilio nathusii* Keiserling et Blasius, 1839 (фиксирован: Zhukova et al., 2025).

Диагноз: Небольшие нетопыри с никталодонтными нижними молярами (Рис. 18). Малый верхний премоляр менее редуцирован, чем у других

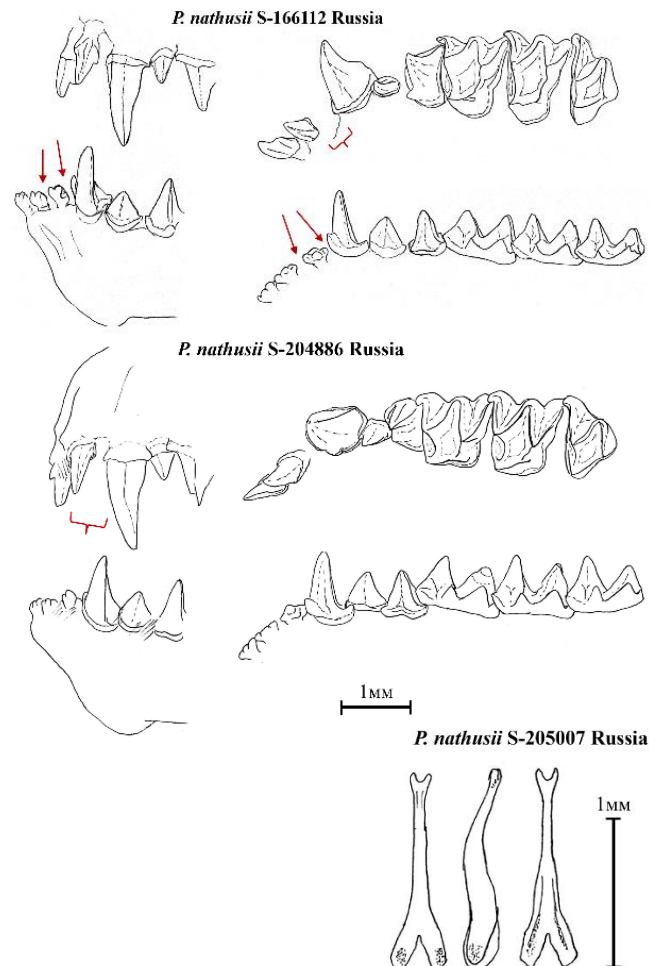


Рис. 18: Зубная система и бакулюм представителей *P. nathusii*. Стрелками отмечены особенности строения. Положения бакулюма: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подпись: Russia – Россия.

нетопырей, практически не смещён относительно средней линии зубного ряда. Верхний внутренний резец отчётливо двувершинный; наружный резец сходен с внутренним по площади коронки и превышает высоту второго бугорка внутреннего резца. Обычно имеется видимый зазор между верхним наружным резцом и клыком. Нижние резцы расположены неплотно; наружный нижний (третий) резец обычно отделён небольшими зазорами как от клыка, так и от второго резца. Бакулюм постепенно сужается от основания к кончику, короче 1,5 мм, с небольшим вторым изгибом в дистальной трети. Основание очень широкое (до 0,5 мм); базальная вырезка в половину ширины.

Подрод *Pipistrellus* s. str.:

Подрод разделяется на две группы видов: «*pipistrellus*» и «*kuhlii*».

Группа «*pipistrellus*»:

P. pipistrellus (Schreber, 1774); *P. pygmaeus* (подвиды *P. pygmaeus* (Leach, 1825), *P. pygmaeus cyprius* Benda, 2007, *P. hanaki* Hulva and Benda, 2004, *P. hanaki creticus* Benda, 2009).

Возможно, к этой группе относятся и два африканских вида: *P. nanulus* Thomas, 1904 и *P. raceyi* Bates, Ratrimomanarivo, Harrison & Goodman, 2006. Однако их положение требует дополнительных исследований.

Диагноз: Мелкие нетопыри с никталодонтными нижними молярами (Рис. 19). Внутренний верхний резец отчётливо двувершинный; наружный резец чуть меньше и не превышает высоту второго бугорка внутреннего резца. Резцы расположены близко друг к другу и к клыку. Верхний клык имеет более или менее выраженную неровность на заднем лезвии; иногда она может принимать вид зубца. Малый верхний премоляр редуцирован и отчасти вытеснен из ряда. Верхние моляры обычно с прямой постпротокристой и с закрытым бассейном тригона, однако иногда постпротокриста выражена слабо. Нижние резцы расположены

близко друг к другу и к клыку. Бакулюм резко сужается от основания к кончику, имеет один выраженный изгиб и длину 1,5-2 мм.

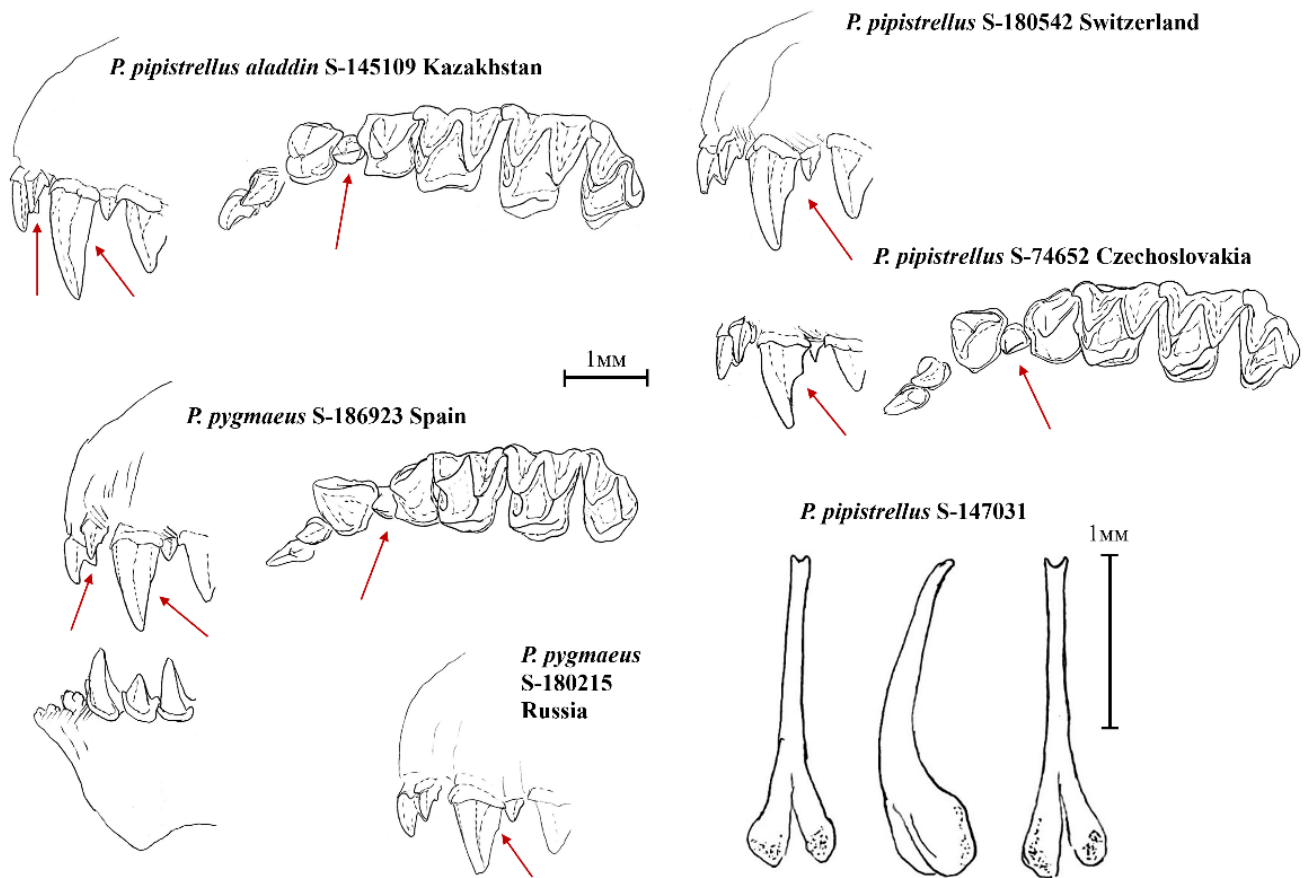


Рис. 19: Зубная система и бакулюм представителей группы «pipistrellus». Стрелками отмечены особенности строения. Вертикальная шкала для бакулюма; положения: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подписи: Kazakhstan – Казахстан, Switzerland – Швейцария, Spain – Испания, Russia – Россия, Czechoslovakia – Чехословакия.

Группа «kuhlia»:

P. hesperidus (подвиды *P. hesperidus* (Temminck, 1840), *P. aero* Heller, 1912, *hesperidus fuscatus* Thomas, 1901); *P. kuhlii* (подвиды *P. kuhlii sensu lato* (Kuhl, 1817), *P. deserti* Thomas, 1902, *P. kuhlii lepidus* Blyth, 1845, *P. maderensis* (Dobson, 1878)); *P. simandouensis* Monadjem, Richards, Decher & Hutterer, 2020; *P. rusticus* (подвиды *P. rusticus* (Tomes, 1861), *rusticus marrensis* Thomas & Hinton, 1923).

Вероятно, к этой группе относится также *P. etula* Torrent et al., 2025.

Диагноз: Небольшие нетопыри с никталодонтными нижними молярами (Рис. 20). Верхний внутренний резец одновершинный; наружный резец сильно

уменьшен и всегда ниже середины внутреннего резца. Верхний клык либо имеет неровность на заднем лезвии, либо гладкий. Верхний малый премоляр всегда крайне редуцирован и вытеснен из ряда; при взгляде с латеральной стороны незаметен. Верхние моляры с открытым бассейном тригона; постпротокриста выражена крайне слабо. Нижние резцы расположены близко друг к другу и к клыку. Бакулюм плавно сужается от основания к кончику, имеет один более-менее резкий изгиб в первой трети и длину до 2 мм. Базальная и дистальная вырезки развиты слабо; первая может отсутствовать.

В рамках нашей работы не было проведено собственных кариологических исследований. По литературным данным подроды и группы внутри рода *Pipistrellus* обладают отличающимися как хромосомным ($2n$), так и фундаментальным числом (= числом плеч) (FN). И число хромосом, и число плеч варьируют даже между относительно родственными видами (*P. kuhlii* и *P.*

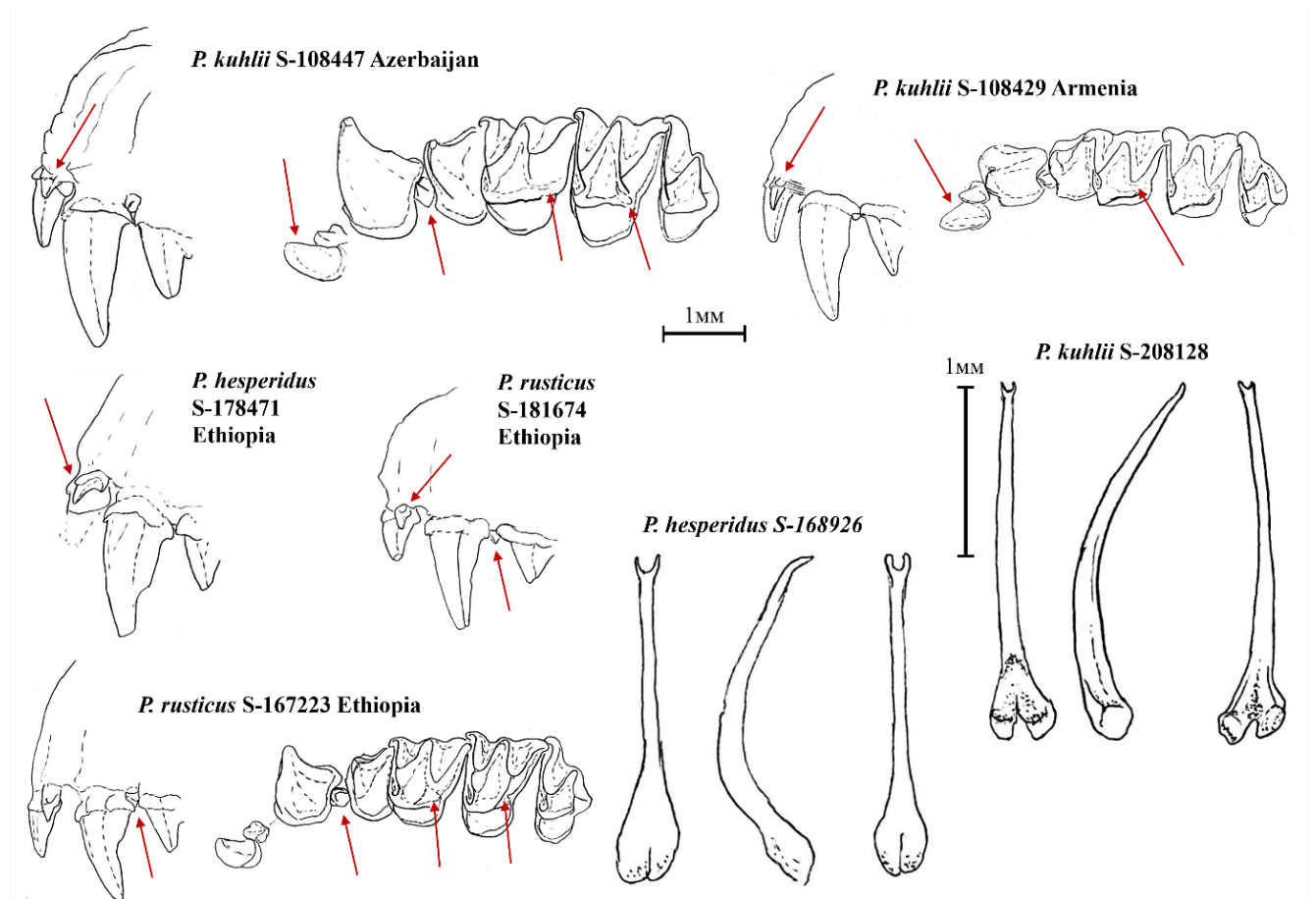


Рис. 20: Зубная система и бакүлюмы представителей группы «kuhlii». Стрелками отмечены особенности строения. Вертикальная шкала для бакүлюмов; положения: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подписи: Azerbaijan – Азербайджан, Armenia – Армения, Ethiopia – Эфиопия.

hesperidus). Кариотипы рода *Pipistrellus* характеризуются большим числом хромосом ($2n = 42$ и более):

Подрод *Nannugo* обладает набором $2n/FN = 44/50$ (Fedyk and Ruprecht, 1976; Zima, 1978; Volleth, 1987);

Набором $2n/FN = 42-44/50-54$ обладают представители группы «*pipistrellus*» (Fedyk and Ruprecht, 1976; Zima, 1979, 1982; Volleth, 1987; Karataş et al., 2004);

Для группы «*kuhlíi*» характерны отличающиеся между собой значения: $2n/FN = 44/50$ встречается у *P. kuhlíi* (Capanna et al., 1968; Baker et al., 1974; Zima, 1982; Volleth, 1987; Karataş et al., 2004); у *P. cf. kuhlíi* с о. Мадагаскар набор $2n/FN = 42/50$ (Volleth et al., 2001); у *P. rusticus* набор был описан Kearney et al. (2002) и также составляет $2n/FN = 42/50$; у *P. hesperidus* набор отличается сильнее всего и составляет $2n/FN = 46/62$ (Koubínová et al., 2013).

Ниже приведены комментарии по некоторым другим видам рода *Pipistrellus*, отсутствующим в нашем анализе.

Частичным исключением из диагностических параметров для рода *Pipistrellus* является *P. raceyi*, эндемик Мадагаскара (Bates et al., 2006). Его бакулюм по форме и размерам напоминает таковой у *Alionoctula* – прямой, практически без изгиба. Общая длина составляет 8 мм. Базальная вырезка отсутствует, «вилочка» на дистальном конце очень мелкая. Строение зубной системы характерно для группы «*pipistrellus*», в которую его относит генетический анализ: верхние внутренние резцы двувершинные, наружные резцы крупные, но не достигают вершины второго зубца внутреннего резца. Верхний клык с зазубринами на заднем режущем крае. Верхний малый премоляр редуцирован слабо и незначительно вытеснен из ряда.

Для *P. nanulus* также характерен более «восточный» вариант строения бакулюма: размер около 3 мм, форма прямая, без изгибов. Основание и дистальный конец сильно расширены; базальной вырезки нет, однако сильно выражена уретральная борозда.

5.6. Род *Alionoctula* Kruskop, Solovyeva & Kaznadzey, 2018

Типовой вид *Vesperugo stenopterus* Dobson, 1875.

Распространение: Юго-Восточная и Восточная Азия, Австралазия, Северная Австралия; изолированно в Омане.

Группа «*abramus*»:

A. abramus (Temminck, 1838).

Диагноз: Мелкий нетопырь с никталодонтными нижними молярами (Рис. 21). Верхний внутренний резец двувершинный; наружный резец одновершинный, превышает высоту второго бугорка внутреннего резца. Верхние резцы и клык расположены близко друг к другу. Верхний клык всегда с дополнительным зубцом на заднем режущем крае. Верхний малый премоляр редуцирован и всегда смещён относительно средней линии зубного ряда; при взгляде с латеральной стороны его высота практически достигает зубца на лезвии клыка. Верхние моляры обладают

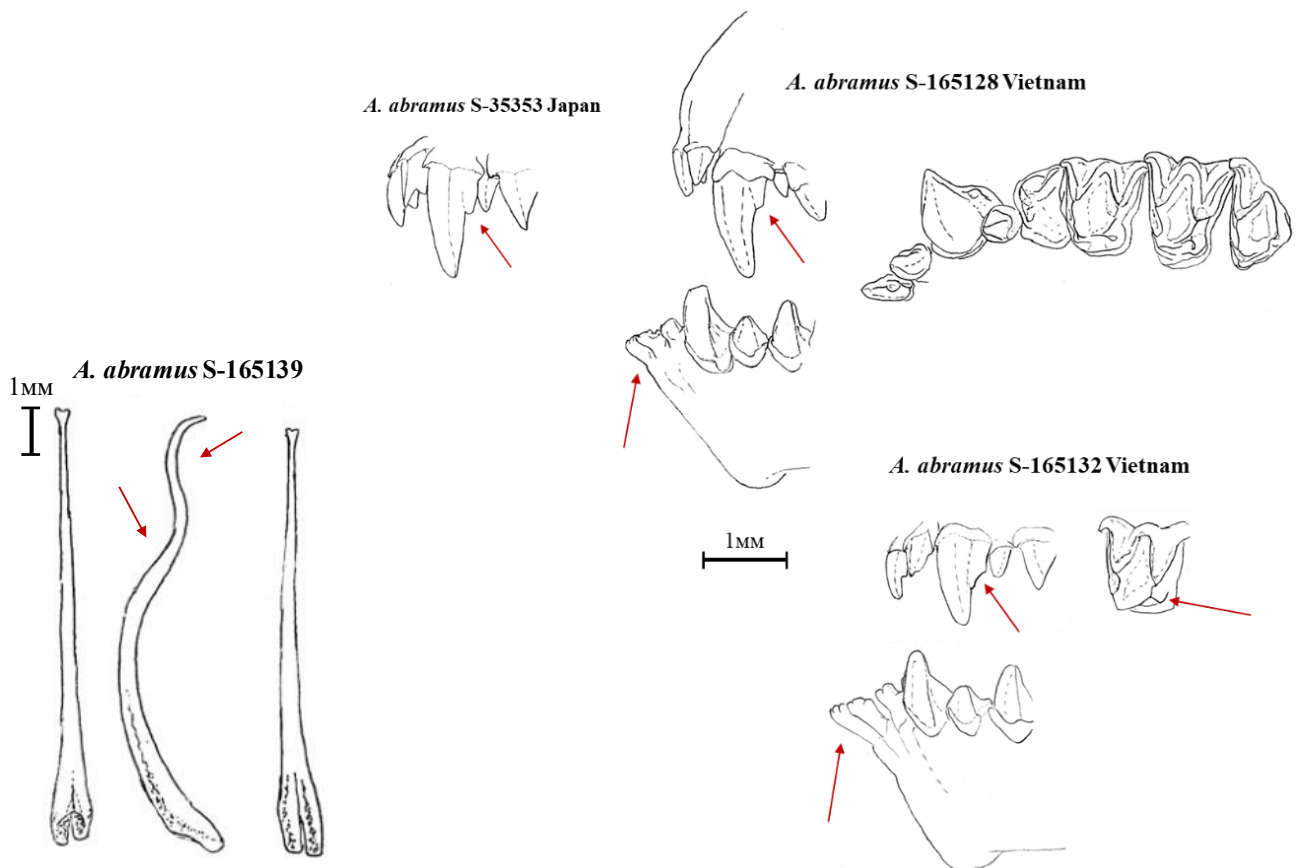


Рис. 21: Зубная система и бакулум представителей *A. abramus*. Отдельно нарисован верхний первый моляр. Стрелками отмечены особенности строения. Положения баклюма: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подписи: Vietnam – Вьетнам, Japan – Япония.

выраженной постпротокристой и закрытым бассейном тригона; метаконуль развит. Нижние резцы выдаются вперёд. Бакулум 7-10 мм; сужение от основания к дистальному концу градуальное. Сильно выражены три изгиба. Базальная вырезка развита слабо. Кариотип $2n/FN = 26/44$.

Группа «javanicus»:

A. babu (Thomas, 1915); *A. ceylonicus* (подвиды *ceylonicus* (Kelaart, 1852), *ceylonicus raptor* (Thomas, 1904)); *A. coromandra* (Gray, 1838); *A. dhofarensis* (Benda, Reiter, Uhrin & Varadínova, 2016); *A. endoi* (Imaizumi, 1959); *A. javanicus* (Gray, 1838); *A. aff. javanicus*; *A. papuanus* (Peters & Doria, 1881); *A. paterculus* (Thomas, 1915); *A. stenopterus* (Dobson, 1875); *A. tenuis* (Temminck, 1840).

Виды с неопределённым положением:

A. adamsi (Kitchener, Caputi & Jones, 1986); *A. angulata* (Peters, 1880); *A. collina* (Thomas, 1920); *A. minahassae* (Meyer, 1899); *A. murrayi* (Andrews, 1900); *A. sturdeeii* (Thomas, 1915); *A. wattsi* (Kitchener, Caputi & Jones, 1986); *A. westralis* (Koopman, 1984). Для этих видов нет никаких опубликованных или доступных иным путём генетических данных, которые бы позволили оценить их положение на филогенетическом древе.

Диагноз: Нетопыри преимущественно мелкого и среднего размера, с никталодонтными нижними молярами и двумя парами верхних резцов (Рис. 22). Филогенетически ближе к *Glischropus*, чем к *Pipistrellus* s. str. и *Nyctalus*. Внешний вид и, у многих видов, пропорции черепа и зубов весьма схожи с таковыми у *Pipistrellus* из группы видов «pipistrellus». Верхний внутренний резец двувёршинный; наружный резец одновёршинный либо со слабовыраженной второй вершиной, варьирует по размеру, но никогда не достигает по высоте второй вершины внутреннего резца. Резцы расположены близко друг к другу. Верхний клык имеет гладкое заднее лезвие у некоторых видов, но в большинстве случаев имеет более или менее выраженную зазубрину на лезвии. Верхний малый премоляр

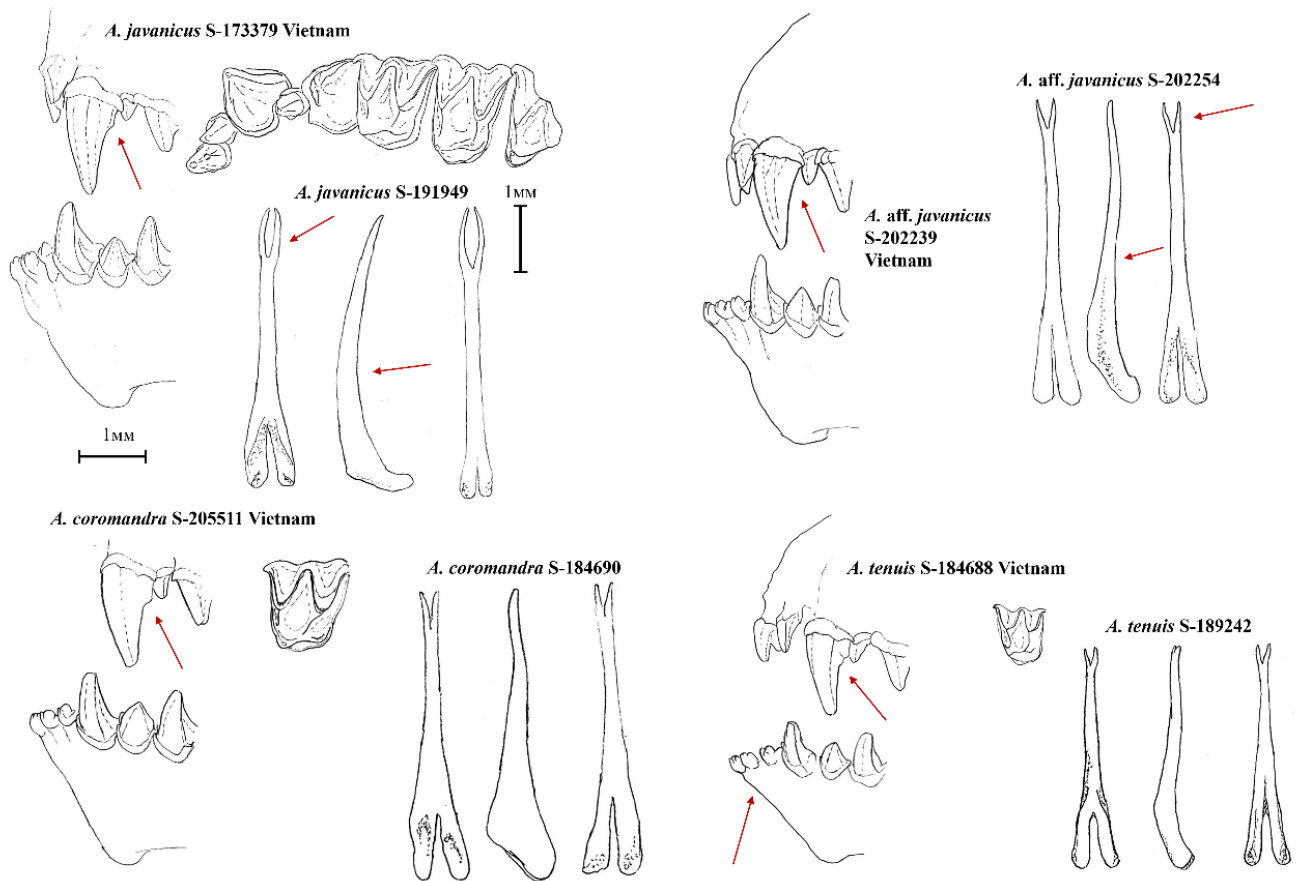


Рис. 22: Зубная система и бакулум представителей группы «javanicus». Стрелками отмечены особенности строения. Отдельно нарисован верхний первый моляр. Вертикальная шкала для бакулюмов; положения: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подпись: Vietnam – Вьетнам.

в различной степени редуцирован, но всегда смещён относительно средней линии зубного ряда. Верхние моляры с прямой постпротокристой и закрытым бассейном тригона. Размеры и форма бакулума варьируют, но обычно его длина превышает 3,5 мм. В отличие от «западной» клады, кариотипы в определённых пределах изменчивы: $2n$ варьирует от 26 до 38, но всегда меньше 42.

По данным литературы внутри рода *Alionoctula* существует широкое разнообразие кариотипов даже между относительно родственными видами (*A. coromandra* и *A. javanicus* и др.), но значений, характерных для рода *Pipistrellus*, нет, и все значения $2n \leq 38$ (Табл. 6).

Далее приведены комментарии по некоторым другим видам рода *Alionoctula*, в том числе отсутствующим в нашем анализе.

Табл. 6: Хромосомное (диплоидное) и фундаментальное числа ($2n / FN$), известные для видов рода *Alionoctula*.

Вид	$2n / FN$	Источник
<i>A. abramus</i> (Temminck, 1840)	26 / 44	Obara et al., 1976; Andō et al., 1977; Lin et al., 2002a; Wu et al., 2009
<i>A. coromandra</i> (Gray, 1838)	30 / 56	Sreepada et al., 1996
<i>A. stenopterus</i> Dobson (1875)	32 / 50	Volleth et al., 2001
<i>A. mimus</i> Wroughton, 1899	34 / 46	McBee et al., 1986
<i>A. javanicus</i> (Gray, 1838)	34 / 46	Volleth et al., 2001
<i>A. ceylonicus</i> (Kelaart, 1858)	36 / 48	Sreepada et al., 1996
<i>A. endoi</i> Imaizumi, 1959	36 / 50	Andō et al., 1977
<i>A. babu</i> Thomas, 1915	36 / 50	Đulić, 1981
<i>A. mimus</i> Wroughton, 1899	38 / 48	Pathak, Sharma, 1969; Sreepada et al., 1996; Volleth et al., 2001

Представленный в литературе *A. dhofarensis* (Benda et al., 2016) представляет собой самую западную линию рода *Alionoctula*, по-видимому, пространственно изолированную от остального ареала рода. *A. dhofarensis* обладает двувёршинными верхними внутренними резцами; чуть уменьшенными наружными резцами; верхними клыками с отчётливым «зубцом» на заднем режущем крае. Бакулюм *A. dhofarensis* характерный для рода; при общей прямой форме основание с выраженной базальной вырезкой слегка загнуто, а дистальный конец обладает «вилочкой» в форме широко расставленной буквы «V».

Для *A. paterculus* характерен очень крупный бакулюм, 9-11 мм (Рис. 23). Он обладает прямой формой или слегка загибается на вентральную сторону. Базальная вырезка незначительна. Вдоль всей длины тянется выраженная уретральная борозда. «Вилочка» на дистальном конце неглубокая, согнута почти под 90° и образует вокруг уретральной борозды незамкнутое кольцо.

A. stenopterus (Dobson, 1875) морфологически дискретно отличается от представителей группы «*javanicus*». Его общие размеры, промеры черепа и зубов, их морфология, а также форма бакулума специфичны и не наблюдаются у других видов рода. Однако его положение на полученных филогенетических реконструкциях по генам *COI* (сестринское к группе «*javanicus*») и *CytB* (внутри разнообразия группы «*javanicus*», не поддержано) не разрешено и требует дальнейшего уточнения для понимания происхождения этих отличий.

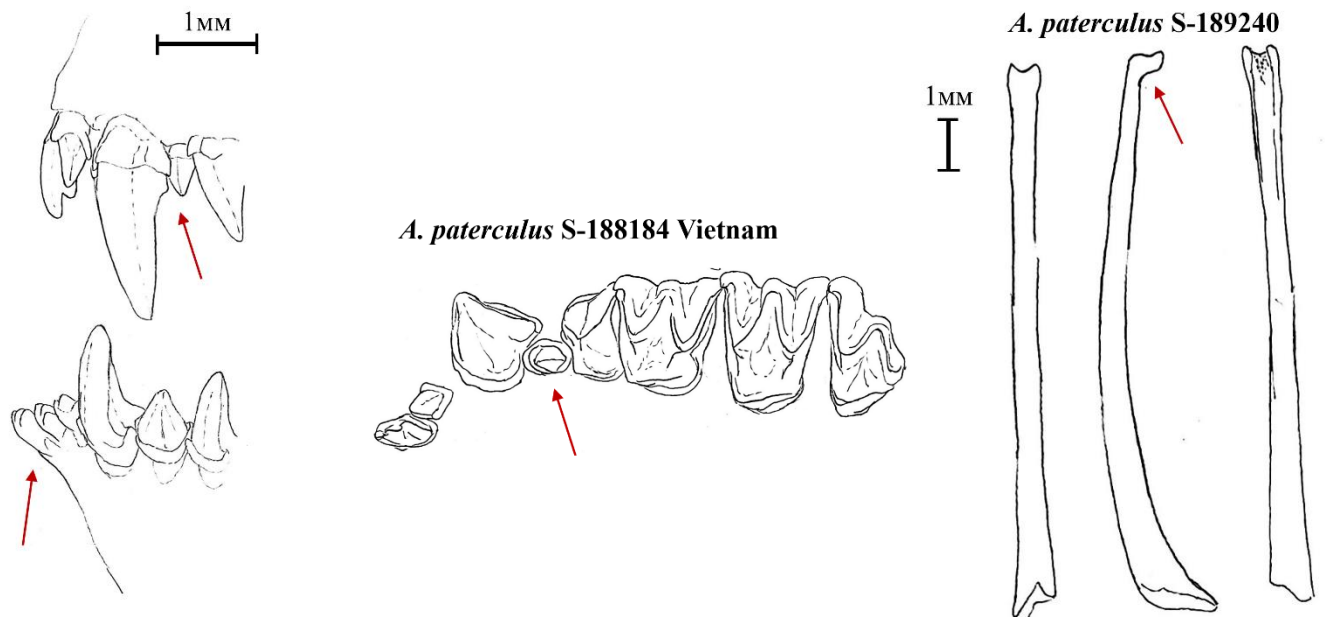


Рис. 23: Зубная система и бакулум представителей *A. paterculus*. Стрелками отмечены особенности строения. Вертикальная шкала для бакулюма. Базальная часть бакулюма отсутствует; положения: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подпись: Vietnam – Вьетнам.

A. stenopterus – нетопырь крупного размера с никталодонтными нижними молярами (Рис. 24). Верхний внутренний резец двувершинный; наружный резец одновершинный, не превышает высоту второго бугорка внутреннего резца. Верхние резцы и клык расположены близко друг к другу. На лезвии верхнего клыка у основания образуется либо небольшой зубец, либо пологая «пятка», расположенная под углом к остальному лезвию. Верхний малый предкоренной не достигает уровня цингулюма клыка и при взгляде сбоку почти целиком за ним скрыт. Верхние моляры с недоразвитой постпротокристой; бассейн тригона открытый

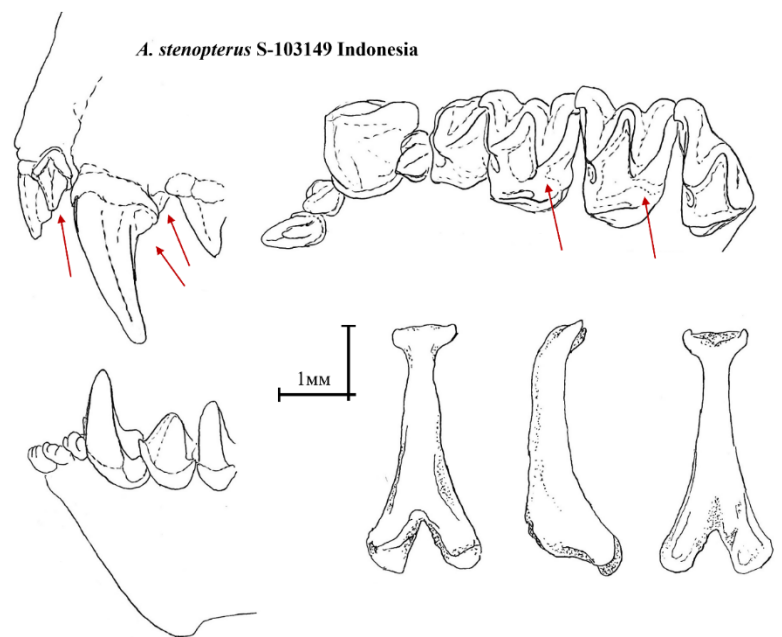


Рис. 24: Зубная система и бакулум *A. stenopterus*. Стрелками отмечены особенности строения. Положения бакулюма: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подпись: Indonesia – Индонезия.

(единственный известный случай среди *Alionoctula*). Бакулюм пропорционально короткий и массивный по сравнению с другими видами рода; длина составляет 3,5 мм. Базальная вырезка и дорсальная «вилочка» чётко выражены, как и уретральная борозда. Кариотип $2n/FN = 32/50$.

5.7. Род *Nyctalus* Bowdich, 1825

Типовой вид *Nyctalus verrucosus* Bowditch, 1825 = *N. leisleri* (Kuhl, 1817).

Распространение: Европа, острова Средиземного моря, Канарские о-ва, Азорские о-ва, о. Мадейра, Западная и Средняя Азия, Западная Сибирь, Юго-Восточная и Восточная Азия, включая о. Тайвань и Японские острова.

N. aviator Thomas, 1911; *N. lasiopterus* (Schreber, 1780); *N. labiata* Hodgson, 1835; *N. plancyi* (Gerbe, 1880); *N. leisleri* (Kuhl, 1817); *N. azoreum* (Thomas, 1901); *N. noctula* (Schreber, 1774).

Опубликованные генетические данные по *N. furvus* Imaizumi & Yoshiyuki, 1968 отсутствуют. Положение *N. montanus* (Barrett-Hamilton, 1906), вероятно, никогда не было исследовано генетически и остаётся неясным.

Диагноз: Средние и крупные летучие мыши с никталодонтными нижними молярами. Верхний внутренний резец одновершинный; наружный резец сильно уменьшен. Верхний клык с гладким задним режущим краем. Верхний малый предкоренной сильно редуцирован и вытеснен из зубного ряда; с латеральной стороны не виден. Верхние моляры без постпротокрысты; бассейн тригона открыт. Размеры бакулюма варьируют в пределах 5-7 мм. Форма бакулюма градуально сужается от основания к дистальному концу; выражен один плавный изгиб в основании, а также небольшая «вилочка» на дистальном конце. Базальная вырезка узкая и глубокая.

Виды внутри рода отличаются значениями хромосомного и фундаментального чисел, однако не так значительно, как род *Pipistrellus* (Табл. 7).

Род традиционно разделяют на две группы видов: «*noctula*», включая *N. noctula*, *N. lasiopterus*, *N. aviator* и «*leisleri*», включая *N. leisleri* и *N. azureum*. Однако базальное положение *N. labiata* предполагает отнесение её к отдельной группе видов.

Для вечерницы, населяющей Китай и Юго-Восточную Азию, в большинстве работ используют название *N. plancyi*, однако в морфологической работе Kruskov и Vasenkov (2016) подтверждена тождественность таксонов *N. plancyi* (Gerbe, 1880) и *N. labiata* Hodgson, 1835 и приоритет второго названия.

Табл. 7: Хромосомное (диплоидное) и фундаментальное числа ($2n / FN$), известные для видов рода *Nyctalus*.

Вид	$2n / FN$	Источник
<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774)	42 / 54	Dulic et al., 1967; Harada et al., 1982; Zima, 1978; Volleth, 1987; Arslan and Zima, 2014
<i>N. lasiopterus</i> (Schreber, 1780)	42 / 54	Andō et al., 1977; Harada et al., 1982; Volleth, 1987; Arslan and Zima, 2014
<i>N. furvus</i> Imaizumi et Yoshiyuki, 1968	44 / 52	Andō et al., 1977; Harada et al., 1982
<i>N. leisleri</i> (Kuhl, 1818)	46 / 54	Fedyk and Fedyk, 1970; Harada et al., 1982; Volleth, 1987; Arslan and Zima, 2014
<i>N. velutinus</i> Allen, 1923	36 / 52	Zhang, 1990; Lin et al., 2002b

5.8. Род *Glischropus* Dobson, 1875

Типовой вид *Vesperugo tylopus* Dobson, 1875.

Распространение: Юго-Восточная Азия.

G. aquilus Csorba, Görföl, Wiantoro, Kingston, Bates & Huang, 2015; *G. bucephalus* Csorba, 2011; *G. tylopus* Dobson, 1875.

Виды с неопределённым положением:

G. javanus Chasen, 1939; *G. meghalayanus* Saikia, Ruedi & Csorba, 2022. Для этих видов нет никаких опубликованных или доступных иным путём генетических данных, которые бы позволили оценить их положение на филогенетическом древе.

Диагноз: Мелкие и средние летучие мыши с никталодонтными нижними молярами (Рис. 25) и кожистыми утолщениями на основании больших пальцев

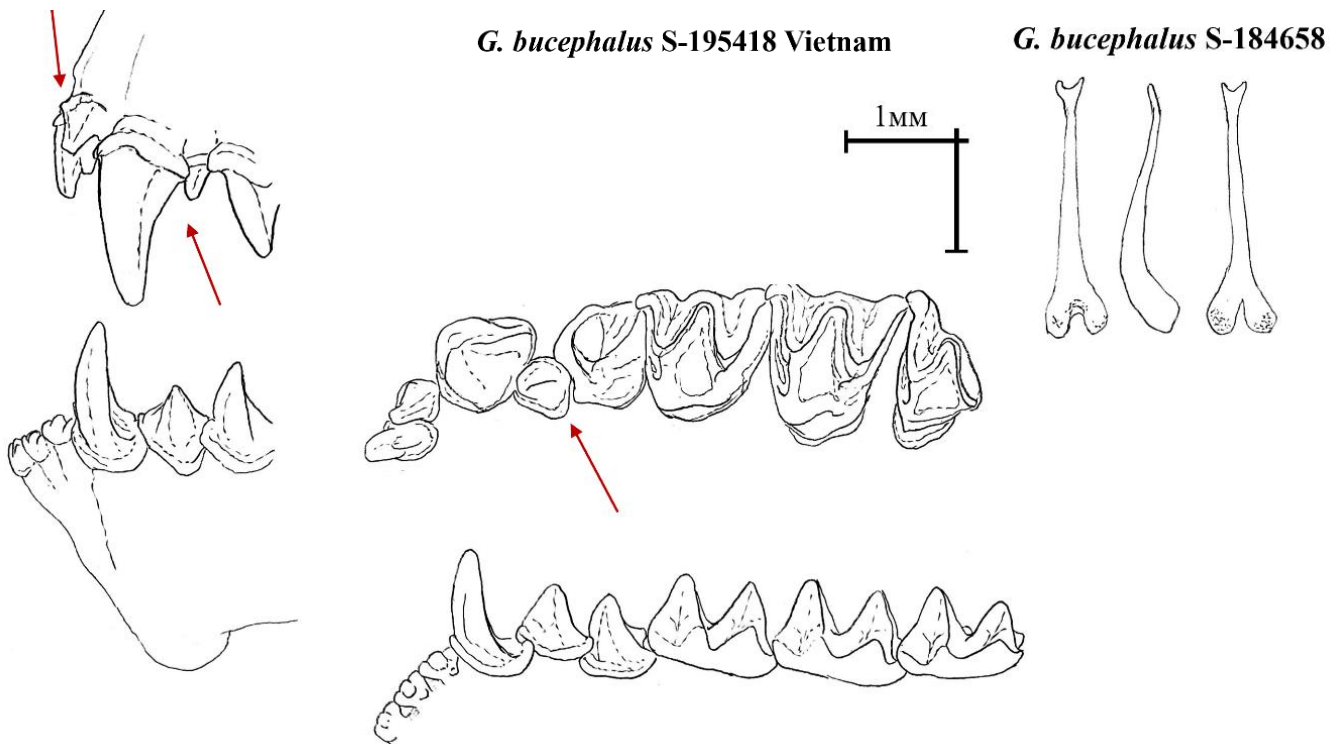


Рис. 25: Зубная система и бакулум представителей *G. bucephalus*. Стрелками отмечены особенности строения. Положения бакулюма: дорсальное (слева), латеральное (по центру), вентральное (справа). Шкала 1 мм. Подпись: Vietnam – Вьетнам.

передних конечностей и на подошвенной стороне стопы. Верхний внутренний резец двувершинный. Наружный резец сильно уменьшен и сдвинут вперёд, чем отличается от нетопырей. Наружный резец не достигает высоты второго зуба внутреннего резца (с одним исключением). Верхний клык обладает гладким режущим краем. Верхний малый премоляр слабо редуцирован, однако вытеснен из зубного ряда. На верхних молярах постпротокриста развита слабо; бассейн тригона бывает как закрыт, так и открыт. Бакулум с резким, реже плавным сужением от основания к дистальному концу. Выражено широкое базальное основание и один изгиб в первой трети; иногда бывает второй плавный изгиб в верхней трети. Длина 1-2,5 мм.

Хромосомные значения известны для *G. tylopus* и составляют $2n/FN = 30$ (31♂)/50 (Volleth, Yong, 1987; Volleth et al., 2001).

5.9. Роды *Scotoecus* Thomas, 1901 и *Vansonina* Roberts, 1946

Род *Scotoecus* Thomas, 1901.

Типовой вид *Scotoecus albofuscus* Thomas, 1890.

Распространение: Африка к югу от Сахары, Индия, Пакистан.

S. albigula Thomas, 1909; *S. albofuscus* (Thomas, 1890); *S. hindei* Thomas, 1901; *S. hirundo* (de Winton, 1899); *S. pallidus* (Dobson, 1876).

Диагноз: Мелкие летучие мыши с никталодонтными нижними молярами. Верхний внутренний резец одновершинный; сильно увеличен. Наружный резец отсутствует. Верхний клык с гладким задним режущим краем. Верхний малый предкоренной либо очень сильно редуцирован, либо отсутствует. Верхние моляры с неразвитой постпротокристой; бассейн тригона открыт. Бакулюм почти прямой, длина 4,5-12 мм. Дистальная бифуркация иногда с уплощёнными латеральными отростками, которые загнуты вниз и внутрь.

Для вида *Scotoecus hirundo* кариологические значения составляют $2n/FN = 30/50$ (Volleth et al., 2006; Koubínová et al., 2013).

Род *Vansonia* Roberts, 1946.

Типовой вид *Vansonia rueppellii* (J. Fischer, 1829).

Распространение: Африка, Ближний Восток.

Vansonia rueppellii (J. Fischer, 1829).

Диагноз: Мелкие летучие мыши с никталодонтными нижними молярами. Верхний внутренний резец отчётливо двувершинный; наружный резец среднего размера, выдвинут вперёд. Верхний клык с гладким задним режущим краем. Малый премоляр крупный и не вытеснен из ряда. Верхние моляры со слабо развитой постпротокристой; бассейн тригона открыт. Бакулюм сходен с таковым у *Alionostula*: прямой, слабо сужающийся, с развитой, но не изогнутой дистальной бифуркацией. Длина около 6 мм.

Для вида *V. rueppellii* характерны кариологические значения $2n/FN = 36/54$ (<https://www.gbif.org/species/11217196>).

5.10. Эволюционные тенденции в трибе *Pipistrellini*

Наличие поддержанной топологии филогенетического дерева и приблизительных датировок событий дивергенции позволяет с некоторыми допущениями рассуждать об эволюционных тенденциях в обсуждаемой трибе.

Широкое распространение трибы в пределах Евразии и Африки привело к появлению большого числа видов, однако преобладающее число представителей трибы могут быть охарактеризованы однообразной морфологией, и большинство из них имеет облик «нетопыря»: мелкой гладконосой летучей мыши с массой тела менее 10 г, сравнительно короткими ушами, умеренно укороченной мордой, короткими ступнями и умеренно удлинённым и заострённым кистевым отделом крыла (Dietz and von Helversen, 2004; Kruskop, 2013; Francis, 2019). Обитая в различных ландшафтах и климатических зонах, они занимают сходные экологические ниши, будучи типичными «опушечными» воздушными охотниками (Kruskop, 1999; Борисенко и др., 2001; Schnitzler et al., 2003; Kusch and Schmitz, 2013). Роль в локальных сообществах рукокрылых «западных» нетопырей в Западной Палеарктике и «восточных» нетопырей в Восточной и Юго-Восточной Азии крайне схожа (Kruskop, 1999). Данных по биологии представителей родов *Scotoecus* и *Vansonia* в литературе меньше, однако они, судя по всему, также экологически весьма сходны с нетопырями (Happold, Happold, 2013; Zukal et al., 2020).

Сходство сохраняется и в зубной системе. Несмотря на определённые морфологические различия между родами и группами видов, число и пропорции зубов у большинства представителей трибы сходны (Tate, 1942); некоторым исключением можно считать род *Scotoecus*, у которого степень редукции верхних наружных резцов и малых предкоренных заходит дальше, чем в остальных родах. Все представители трибы имеют никталодонтные нижние моляры, что, с точки зрения Menu (1987), должно представлять собой плезиоморфное состояние для *Vespertilionidae*. Однако стоит отметить, что и у рода *Vespertilio*, и у подавляющего большинства представителей клады кожановидных нетопырей («Hypsugine»)

моляры миотодонтные (Horáček and Hanák, 1985-1986). Это позволяет предполагать, что никталодонтное состояние в трибе Pipistrellini приобретено вторично.

Таким образом, «нетопыриный» облик приобретён представителями трибы в самом начале её становления и в большинстве эволюционных линий сохранился до настоящего времени, демонстрируя выраженное состояние морфологического стазиса. Ископаемые остатки представителей трибы в целом и настоящих нетопырей в частности крайне немногочисленны и фрагментарны (Torál, 1985; Salari, Kotsakis, 2011; Rosina and Sinitsa, 2014; Crespo et al., 2018), так что невозможно сказать, были ли иные эволюционные тенденции в этом таксоне в прошлом. Тем контрастнее выглядят представители трибы, приобретшие иную специализацию.

В первую очередь это касается вечерниц (*Nyctalus*), чей родовой статус не подвергался сомнению даже сторонниками крайнего «объединительства» в систематике рукокрылых (см. Кузякин, 1950; Koorman, 1994). Судя по филогенетическим реконструкциям, вечерницы определённо происходят от «западных» нетопырей или, по крайней мере, от формы, близкой к общему предку «западных» нетопырей. Вечерницы осваивают нишу быстро летающего и маломанёвренного воздушного охотника, ориентированного на поиск либо достаточно крупной, либо массовой добычи (Kruskop, 1999). В связи с этим у них укорачивается ростральная часть черепа, одновременно становясь более массивной, сильно редуцируется (но не исчезает) верхний малый предкоренной зуб, в передней конечности удлиняются 4-й и, особенно, 3-й пальцы, формируя узкую и заострённую вершину крыла, тело становится более прогонистым, а шерсть – более гладкой, увеличиваются общие размеры тела (Kruskop, 1999).

Аналогичную нишу в тропических и субтропических регионах Старого света занимают домовые гладконосы (*Scotophilus*), имеющие наибольшее разнообразие в Афротропиках, некоторые другие роды гладконосых, а также крупные мешкокрылы (*Taphozous*, *Saccolaimus*) (Tu et al., 2021). Однако эти таксоны

отсутствуют в областях умеренного климата, и нет свидетельств их обитания в западной Палеарктике в конце миоцена (Horáček et al., 2006). Возможно, это и позволило нетопырям занять эту нишу. Более или менее надёжно определённые остатки вечерниц из позднего миоцена (Rosina and Sinitsa, 2014; Crespo, 2018) указывают на быстрое преобразование по крайней мере зубов (данные о посткраниальном скелете миоценовых вечерниц отсутствуют, в связи с чем синхронность сужения и удлинения крыла с изменениями пропорций челюстей и зубов может быть оценена только предположительно). В современности вечерницы широко распространены в умеренной зоне Евразии, однако слабо (и, главным образом, вдоль горных систем) проникают в азиатские тропики, где вынуждены конкурировать в своей кормовой специализации с другими родами летучих мышей (Francis, 2019).

Тем примечательнее попытка эволюционировать в форму, сходную с вечерницами, у «восточных» нетопырей (*Alionoctula*). Малайская «вечерница», *A. stenopterus*, обладает целым рядом черт сходства с настоящими вечерницами в пропорциях челюстей, тела и крыла (Kruskop et al., 2018), по размерам резко выделяясь среди видов своего рода (достигая величины мелких видов *Nyctalus*). В Юго-Восточной Азии, по-видимому, сходную трофическую нишу занимают роды *Arielulus* и *Mirostrellus*. Однако оба рода имеют крайне спорадичное, в основном горное (выше 1000 м над уровнем моря), распространение и обычно небольшую численность (Görföl et al., 2020; Zhukova et al., 2025), что, по-видимому, оставило в богатых и разнообразных тропических экосистемах экологическое пространство, которое и смогла занять *A. stenopterus*, которая встречается южнее перешейка Кра и обитает на относительно небольших высотах. При этом её эволюция в более крупную форму (аналогичную крупным вечерницам) вполне может тормозиться конкуренцией с упомянутыми выше *Scotophilus* и *Taphozous*, обитающими повсеместно (Tu et al., 2021). Близкое родство *A. stenopterus* с другими видами *Alionoctula* еще раз свидетельствует о возможности быстрой эволюции типичных нетопырей в форму, подобную вечернице.

Специализация *Glischropus* в бóльшей степени связана, по-видимому, не с питанием, а с используемыми убежищами. Принято считать, что род тесно связан с гигантскими («древесными») бамбуками, проводя светлое время суток в треснувших междоузлиях (Saikia et al., 2021, 2022). Именно для перемещения по поверхности, аналогичной «коре» бамбука, развиваются кожистые подушечки на ступнях и основаниях больших пальцев (характерные и для других «бамбуковых» летучих мышей, таких как *Tylonycteris*, *Eudiscopus* и отдельные виды *Myotis*) (Saikia et al., 2021). При этом заметного уплощения черепа, как у *Tylonycteris* или *Eudiscopus*, не происходит. Биология *Glischropus* исследована крайне поверхностно; возможно, они используют полости в более крупных стволах бамбука или более широкие трещины, снижая конкуренцию за убежища. Время интенсивной радиации у азиатских древесных бамбуков оценивается поздним миоценом (около 8 млн л. н.), а становление родов гигантских бамбуков (в частности, *Dendrocalamus*) – началом плиоцена (Liu et al., 2024). По нашим данным, обособление *Glischropus* от общего предка с *Alionoctula* приблизительно совпадает с первым событием, а радиация внутри *Glischropus* – со вторым, что может указывать на взаимосвязь между ними.

5.11. Криптические и спорные виды в составе *Pipistrellus* и *Alionoctula*

И ядерные, и митохондриальные данные свидетельствуют о скрытом филетическом разнообразии как внутри групп «*kuhl*» и «*pipistrellus*» рода *Pipistrellus*, так и внутри группы «*javanicus*» у *Alionoctula*.

В литературе для *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* описаны ряд линий, в том числе и видового ранга, например *P. hanaki* Hulva and Benda, 2004 (Benda et al., 2003; Hulva et al., 2004; Benda et al., 2008; Mayer et al., 2007; Hulva et al., 2007; Hulva et al., 2010). Наш анализ как конкатенированных ядерных маркеров, так и гена *CytB* на большой выборке нетопырей свидетельствует о небольших различиях внутри этих видов. По гену *CytB* внутри *P. pygmaeus* два образца с о. Кипр выделены в отдельную очень короткую ветвь (соответствующую *P. p. cyprius* Benda et al., 2007).

Аналогичная ситуация наблюдается для пары образцов *P. pipistrellus* с о. Мальта. Один образец из линии *P. pipistrellus aladdin* из Турции не демонстрирует отличий от других нетопырей-карликов.

По нашим данным, *P. kuhlii* разделяется на три линии: европейский *P. kuhlii* из Испании, *P. kuhlii lepidus* на востоке (Россия, Израиль) и линия *P. kuhlii* из Марокко, Португалии и Италии с максимальной нескорректированной *p*-дистанцией 6% по гену *CytB* (Табл. 3, стр. 83). Andriollo et al. (2015) продемонстрировали разделение этого вида на четыре митохондриальные линии (*P. maderensis*, *P. lepidus*, а также «западная» и «восточная» линии *P. kuhlii* s. str. в Средиземноморье). В нашем анализе два образца с о. Мадейра подтверждают присутствие небольших отличий, однако третий мадейрский образец объединяется с представителями линии *P. k. lepidus*. Образцы из Италии и один *P. kuhlii deserti* из Марокко в нашем анализе представляют, по всей видимости, средиземноморскую линию *P. kuhlii* s. str.

P. hesperidus в нашем анализе представлен тремя линиями из разных частей Африки (нескорректированные *p*-дистанции указаны в Табл. 4, стр. 83). Ветвь из Эфиопии, сестринская к *P. simandouensis* из Гвинеи, исходя из географического происхождения, представляет собой *P. hesperidus* s. str. (см. Kock, 2001 про уточнённую типовую территорию). Однако нами также обнаружены две другие линии *P. hesperidus*, демонстрирующие высокий уровень отличий по гену *CytB*. Линия из Сенегала наиболее удалена от положения *P. hesperidus* s. str., и занимает сестринское положение к *P. rusticus* из Намибии. Третья линия из Кении и ЮАР представлена в литературе и заметно обособлена от двух других линий; по-видимому, ей соответствует название *P. hesperidus fuscatus* Thomas, 1901 (см. Koubínová et al., 2013). *P. rusticus* также демонстрирует разделение на две линии. *P. rusticus* описан с территории Намибии. Линия из Эфиопии, по-видимому, должна носить название *P. marrensis* Thomas & Hilton, 1923.

Внутри рода *Alionoctula* в группе «javanicus» также обнаружен пул криптических линий вида *A. javanicus* (нескорректированные *p*-дистанции указаны

в Табл. 5, стр. 84). В нашей работе отсутствует генетический материал из типовой территории *A. javanicus*. Однако до убедительного доказательства обратного мы принимаем, что нетопыри с островов Ява и Суматра принадлежат к типичному яванскому нетопырю (*A. javanicus* s. str.). Это соответствует паттерну географического распространения некоторых других видов рукокрылых из сложных видовых комплексов (напр. *Hipposideros larvatus*, *Tylonycteris pachypus* и т.д.: Tu et al., 2017; Yuzefovich et al., 2022). Поэтому генотипированный материал из Западной Суматры рассматривается в нашей работе как принадлежащий к этому таксону. По полученным генетическим данным, к этому же таксону принадлежат и экземпляры из равнинных территорий юга Индокитая.

Наибольшее внимания заслуживает линия, обозначенная как *A. aff. javanicus*, родственная *A. paterculus* (дистанция по гену *CytB* 14,7%). *A. aff. javanicus* обнаружен в более высокогорных районах центрального и северного Вьетнама, чем места обитания *A. javanicus* s. str.: на Центральном нагорье, в горах Чыонгшон, на территории северных провинций Тханьхоа, Хазанг, Лангшон и Туйенкуанг. По гену *COI* (см. Приложения, Рис. П27), образцы из горных регионов юго-западного Китая и центрального и северного Лаоса также принадлежат *A. aff. javanicus*. Представители *A. aff. javanicus* характеризуются отличным от *A. javanicus* s. str. строением зубов и половых косточек. У *A. aff. javanicus* верхние резцы отделены от клыка отчётливым промежутком, лезвие верхнего клыка гладкое (у собственно *A. javanicus* оно имеет тенденцию к образованию зубца) (Рис. 22, стр. 110). Бакулюм *A. aff. javanicus* более прямой, чем у *A. javanicus* s. str., а его дистальная «вилочка» существенно короче. От генетически близкого *A. paterculus* его отличает более крупные верхний наружный резец и верхний малый предкоренной (Рис. 23, стр. 112). Форма бакулюма *A. paterculus* крайне специфична и резко отличается от размеров и форм других *Alionoctula* (в том числе и от обеих линий *A. javanicus*). Таким образом, выявленная линия обладает как генетическими, так и морфологическими отличиями от родственных форм, а также определённым

ареалом, и должна быть описана как новый вид с предварительным названием *A. «sororius»* (лат. «soror» - сестра).

Выявлено несколько других неописанных линий, обозначенных на наших филогенетических деревьях как *A. javanicus*. Одна – на территории Тайваня и Китая, другая – с Филиппинских островов (обнаружена как по гену *CytB*, так и по ядерным генам). *A. javanicus / coromandra* из Индии и неизвестный таксон из Китая, вероятно, представляют собой линии, близкие к *A. tenuis*.

Включённые в анализ экземпляры *Alionoctula ceylonicus* демонстрируют достаточно необычную картину. По мтДНК экземпляры и из Вьетнама, и из Мьянмы образуют единую кладу, занимающую сестринское положение к *A. javanicus* s. str. с дистанцией чуть меньше 10% (Табл. 8). Однако яДНК объединяет

Табл. 8: Нескорректированные *p*-дистанции для четырёх видов рода *Alionoctula* по гену *CytB*. Значения указаны в процентах.

	<i>A. javanicus</i> s. str.	<i>A. ceylonicus</i>	<i>A. aff. javanicus</i>
<i>A. ceylonicus</i>	9.97		
<i>A. aff. javanicus</i>	15.42	15.32	
<i>A. paterculus</i>	15.99	16.79	14.71

вьетнамские экземпляры (*A. ceylonicus raptor*) в одну кладу с *A. javanicus* s. str. При этом по промерам черепа все цейлонские нетопыри сходны и дискретно отличаются от *A. javanicus* s. str. (Рис. 26). Описанный в литературе бакулюм *A. ceylonicus* (Bates et al., 2005; Srinivasulu et al., 2020) сходен с бакулюмом *A. javanicus* s. str., что подтверждает родство этих двух видов. Но противоречивая топология полученных филогенетических деревьев позволяет предполагать, что вьетнамская популяция имеет гибридное происхождение, унаследовав, тем не менее, морфологические черты и мДНК именно от цейлонского нетопыря.

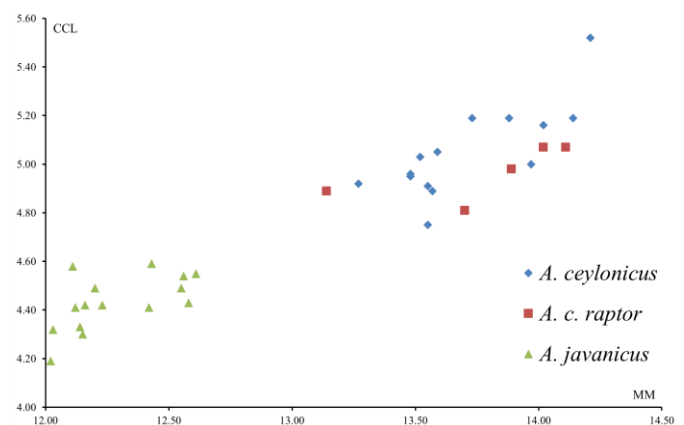


Рис. 26: Соотношение кондилокантинной длины (CCL) к ширине между наружными краями МЗ (ММ) для двух видов, мм: *A. ceylonicus*, *A. c. raptor*, *A. javanicus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты значительно расширяют существующие представления о систематике трибы *Pipistrellini* и уточняют положение входящих в неё родов. В анализ так или иначе вовлечены все признаваемые в составе трибы роды и, несмотря на отсутствие материалов с территории Австралазии, – все группы видов рода *Pipistrellus*. Совокупность всех полученных данных позволяет выделить в новый род *Alionoctula* эволюционно самостоятельную восточноазиатскую ветвь рода *Pipistrellus*, которая генетически более близка к роду *Glischropus*, чем к роду *Nyctalus*.

Несмотря на глубокое генетическое расхождение, общая динамика эволюционных изменений в трибе *Pipistrellini* характеризуется выраженной консервативностью «нетопырино» комплекса признаков и сходной экологической специализацией. Существенные морфологические преобразования наблюдаются в отдельных таксонах, освоивших новые трофические или пространственные ниши (*Nyctalus*, *Alionoctula stenopterus*, *Glischropus*), что демонстрирует способность к быстрым морфологическим преобразованиям.

Проведённый анализ также выявил ряд генетически обособленных линий, вероятно, представляющих собой отдельные таксоны как в роде *Pipistrellus*, так и *Alionoctula*. Часть из них, несомненно, заслуживает описания в качестве нового вида; другие линии нуждаются в дальнейшем уточнении на более обширном материале.

ВЫВОДЫ

1. Филогенетические взаимоотношения в трибе *Pipistrellini* на уровне родов сходным образом и с высокими поддержками воспроизводятся как на мультилокусных данных по ядерным генам, так и на митохондриальных данных.
2. Все полученные данные подтверждают монофилию трибы в составе родов *Scotoecus*, *Vansonia*, *Nyctalus*, *Pipistrellus* в традиционно принимаемом объёме и *Glischropus* (включая *Scotozous*). При этом они также подтверждают парафилию *Pipistrellus* и необходимость разделения его на два рода: «западных» (*Pipistrellus*) и «восточных» (*Alionoctula*) нетопырей.
3. Внутри рода *Pipistrellus* положение *P. nathusii* оказывается наиболее обособленным, что отчасти согласуется с его морфологическими и экологическими особенностями, в связи с чем этот вид предложено выделить в отдельный подрод (*Nannugo* Kolenati, 1856).
4. Внутри рода *Alionoctula*, обособленный как морфологически, так и генетически, вид *A. abramus* относится к монотипической группе видов. Напротив, вид *A. stenopterus*, морфологически обособленный в пределах рода, на полученных реконструкциях оказывается внутри радиации рода, не формируя значимой собственной клады.
5. Полученные генетические данные указывают на наличие скрытого видового разнообразия как среди *Pipistrellus* в афротопиках, так и среди *Alionoctula* в тропической Азии. Неродственные линии предположительно видового ранга присутствуют у *P. hesperidus*, *P. rusticus* и *A. javanicus*. Линия из центрального и северного Вьетнама, обычно относимая к последнему виду, воспроизводится как на митохондриальных, так и на ядерных данных, и может быть описана как отдельный вид. Напротив, *A. ceylonicus* с востока видового ареала, возможно, представляет собой гибрид с *A. javanicus*, тем не менее сохраняющий морфологические черты первого вида.

6. Радиация трибы *Pipistrellini* датируется концом среднего миоцена. Наибольшие значения времени дивергенции соответствуют родам *Scotoecus* (конец середины миоцена) и *Vansonia* (начало конца миоцена). Дивергенция родов *Pipistrellus* и *Nyctalus*, а также *Glischropus* и *Alionoctula* относится к концу миоцена, а основная видовая радиация происходила в пределах плиоцена.

7. В целом для представителей трибы характерно морфологическое однообразие. Между родами *Pipistrellus* и *Alionoctula* морфологические отличия незначительны и сопоставимы с различиями между группами видов в составе каждого из них.

8. Морфологическое разнообразие и филогенетические связи в трибе *Pipistrellini* отражают независимую эволюцию двух форм быстrolётных «надкронников» и одной формы, адаптированной для жизни в бамбуке, от однообразного морфотипа «типичных» нетопырей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность моему научному руководителю Сергею Вадимовичу Крускопу за руководство, постоянную поддержку и неоценимую помощь при подготовке всех этапов работы. Благодарю Александру Андреевну Лисенкову за важные методические замечания и помощь в интерпретации результатов секвенирования. Выражаю благодарность Владимиру Святославовичу Лебедеву за руководство при работе с программами построения деревьев и расчётом датировок, разработку праймеров. Благодарю Анну Андреевну Банникову за организацию моей работы в лаборатории териологии и кабинете молекулярных методов на кафедре, неоценимую помощь в лабораторной работе и советы. Выражаю благодарность Александру Павловичу Юзефовичу за ценные замечания при подготовке текста диссертации и редакцию. Благодарю Алексея Владимировича Абрамова за содействие в организации и финансировании экспедиционных и лабораторных исследований. Благодарю Ольгу Геннадьевну Ильченко за предоставленную возможность сбора образцов летучих мышей, находящихся на реабилитации в Московском Зоопарке.

Искренне благодарю своих близких, друзей и коллег, помогавших и поддерживавших меня на разных этапах работы: Левещину Е.В., Горбаня А.А., Грибацкого А.Е., Назаренко А.И., Жукова С.Е.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банникова А. А., Лебедев В. С. Концепция современных молекулярных часов и опыт оценки времен дивергенции насекомоядных и грызунов // Журнал общей биологии. – 2022. – Т. 83. – №. 1. – С. 3-28.
2. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР // Изд-во "Советская наука". – 1944.
3. Борисенко А. В., Крускоп С. В., Дорохина Е. В. Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) Национального парка Ву Куанг: структура и эколого-морфологические особенности сообщества // Материалы Зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). Москва–Ханой. – 2001. – С. 190-215.
4. Засыпкин М. Ю., Примаков А. А., Павленко М. В., Докучаев Н. Е. Генетическая гетерогенность полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) Магаданской области и юга Дальнего Востока России по результатам исследования аллозимной изменчивости // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2007. – №. 2. – С. 49-55.
5. Крускоп С. В. Проблема вида и видовых границ у рукокрылых (Chiroptera; Mammalia) // Аспекты биоразнообразия. – 2016. – С. 161-190.
6. Крускоп С. В. Бакулюмы рукокрылых Индокитая: кожаны и нетопыри (Chiroptera; Vespertilionidae: Vespertilioninae) // Plecotus et al. – 2019. – №. 22. – С. 88-103.
7. Кузякин А. П. Летучие мыши // Изд-во "Советская наука". – 1950.
8. Кузякин А. П. Отряд рукокрылые // Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. – 1965. – С. 79-116.
9. Огнёв С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии (Том 1. Насекомоядные и летучие мыши): The Mammals of Eastern Europe and Northern Asia (Volume 1). – Alexander Doweld, 1928.
10. Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР.

// Изд-во МГУ. – 1987.

11. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых ящеров // Изд-во "Высшая Школа". – 1973.

12. 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 – С. 417–422.

13. Adams M., Baverstock P. R., Watts C. H. S., Reardon T. Electrophoretic resolution of species boundaries in Australian Microchiroptera. II. The *Pipistrellus* group (Chiroptera: Vespertilionidae) // Australian Journal of Biological Sciences. – 1987. – V. 40. – №. 2. – P. 163-170.

14. 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.

15. Ancillotto L., Tomassini A., Russo D. The fancy city life: Kuhl's pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii*, benefits from urbanisation // Wildlife Research. – 2015. – V. 42. – №. 7. – P. 598-606.

16. Andō K., Tagawa T., Uchida T. A. Considerations of karyotypic evolution within Vespertilionidae // Experientia. – 1977. – V. 33. – №. 7. – P. 877-879.

17. Andriollo T., Naciri Y., Ruedi M. Two mitochondrial barcodes for one biological species: the case of European Kuhl's pipistrelles (Chiroptera) // PloS one. – 2015. – V. 10. – №. 8. – P. e0134881.

18. Arslan A., Zima J. Karyotypes of the mammals of Turkey and neighbouring regions: a review // Folia zoologica. – 2014. – V. 63. – №. 1. – P. 1-62.

19. 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.

20. Artyushin I. V., S. V. Kruskop, V. S. Lebedev, Bannikova A. A. Molecular

phylogeny of serotines (Mammalia, Chiroptera, Eptesicus): evolutionary and taxonomical aspects of the *E. serotinus* species group // Biology Bulletin. – 2018. – V. 45. – P. 469-477.

21. Avise J. C., Smith M. H., Selander R. K. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* VII. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species groups // Journal of Mammalogy. – 1979. – V. 60. – №. 1. – P. 177-192.

22. Avise J. C., Smith M. H., Selander R. K., Lawlor T. E., Ramsey P. R. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys* // Systematic Biology. – 1974. – V. 23. – №. 2. – P. 226-238.

23. Baird A. B., Braun J. K., Engstrom M. D., Lim B. K., Mares M. A., Ruedas L. A., Patton J. C., Bickham J. W. The 2 Sigma Genus Concept in mammalogy: Lessons from *Lasiurus* // PLoS One. – 2025. – V. 20. – №. 6. – P. e0325554.

24. Baker R. J., Bickham J. W. Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa // Systematic Biology. – 1980. – V. 29. – №. 3. – P. 239-253.

25. Baker R. J., Bradley R. D. Speciation in mammals and the genetic species concept // Journal of mammalogy. – 2006. – V. 87. – №. 4. – P. 643-662.

26. Baker R. J., C. A. Porter, J. C. Patton, and R. A. Van Den Bussche Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. – 2000.

27. Baker R. J., Davis B. L., Jordan R. G., Binous A. Karyotypic and morphometric studies of Tunisian mammals: bats // Mammalia. – 1974. – V 38. – №. 4. – P. 695-710.

28. Barlow K. E. The diets of two phonic types of the bat *Pipistrellus pipistrellus* in Britain // Journal of Zoology. – 1997. – V. 243. – №. 3. – P. 597-609.

29. Barlow K. E., Briggs P. A., Haysom K. A., Hutson A. M., Lechiara N.L., Racey P.A., Walsh A.L., Langton S.D. Citizen science reveals trends in bat populations:

the National Bat Monitoring Programme in Great Britain // Biological Conservation. – 2015. – V. 182. – P. 14-26.

30. Barlow K. E., Jones G., Barratt E. M. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1997. – V. 264. – №. 1388. – P. 1695-1700.

31. Barratt E. M., Deaville R., Burland T. M., Bruford M. W., Jones G., Racey P. A., Wayne R. K. DNA answers the call of pipistrelle bat species // Nature. – 1997. – V. 387. – №. 6629. – P. 138-139.

32. Bates P. J. J., Ratrimomanarivo F. H., Harrison D. L., Goodman S. M. A description of a new species of *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Madagascar with a review of related Vespertilioninae from the island // Acta Chiropterologica. – 2006. – V. 8. – №. 2. – P. 299–324.

33. Benda P., Andriollo T., Ruedi M. Systematic position and taxonomy of *Pipistrellus deserti* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Mammalia. – 2015. – V. 79. – №. 4. – P. 419-438.

34. Benda P., Georgiakakis P., Dietz C., Hanák V., Galanaki K., Markantonatou V., Chudárková A., Hulva P., Horáček I. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 7. The bat fauna of Crete, Greece // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. – 2008. – V. 72. – P. 105-190.

35. Benda P., Hulva P., Andreas M., Uhrin M. Notes on the distribution of *Pipistrellus pipistrellus* complex in the Eastern Mediterranean: First records of *P. pipistrellus* for Syria and of *P. pygmaeus* for Turkey // Vespertilio. – 2003. – V. 7. – P. 87-95.

36. Benda P., Hulva P., Gaisler J. Systematic status of African populations of *Pipistrellus pipistrellus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae), with a description of a new species from Cyrenaica, Libya // Acta Chiropterologica. – 2004. – V. 6. – №. 2. – P. 193-217.

37. Benda P., Reiter A., Uhrin M., Varadínová Z. A new species of pipistrelle bat (Chiroptera: Vespertilionidae) from southern Arabia // *Acta Chiropterologica*. – 2016. – V. 18. – №. 2. – P. 301-323.
38. Benda P., Tsytsulina K. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group (Mammalia: Chiroptera) // *Acta Societatis zoologicae bohemiae*. – 2000. – V. 64. – P. 331-398.
39. Benda P., Uvizl M., Šklíba J., Mazoch V., Červený J. African bats in the collection of the National Museum, Prague (Chiroptera). I. Bats from Zambia // *Lynx, series nova*. – 2022. – V. 53. – №. 1.
40. Bernt M., Donath A., Jühling F., Externbrink F., Florentz C., Fritzsche G., Pütz J., Middendorf M., Stadler P. MITOS: improved de novo metazoan mitochondrial genome annotation // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2013. – V. 69. – №. 2. – P. 313-319.
41. Bickham J. W. Banded karyotypes of 11 species of American bats (genus *Myotis*) // *Cytologia*. – 1979a. – V. 44. – №. 4. – P. 789-797.
42. Bickham J. W. Chromosomal variation and evolutionary relationships of vespertilionid bats // *Journal of Mammalogy*. – 1979b. – V. 60. – №. 2. – P. 350-363.
43. Bickham J. W., Baker R. J. Implications of chromosomal variation in *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Mammalogy*. – 1977. – V. 58. – №. 3. – P. 448-453.
44. Borisenko A. V., Kruskop S. V. Bats of Vietnam and adjacent territories: an identification manual. // Joint Russian-Vietnamese Science and Technical Tropical Centre. – 2003.
45. Borisenko A. V., Lim B. K., Ivanova N. V., Hanner R. H., Hebert P. D. N. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname // *Molecular Ecology Resources*. – 2008. – V. 8. – №. 3. – P. 471-479.
46. Brindle M., Opie C. Postcopulatory sexual selection influences baculum evolution in primates and carnivores // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2016. – V. 283. – №. 1844. – P. 20161736.
47. Burland T. G. DNASTAR's Lasergene sequence analysis software //

Bioinformatics methods and protocols. Humana Press. – 2000. – P. 71-91.

48. Cabrera y Latorre A. Ensayo monográfico sobre los quirópteros de España. – 1904. [испанский язык]
49. Capanna E., Civitelli M. V. Chromosomal mechanisms in the evolution of Chiropteran karyotype chromosomal tables of Chiroptera // *Caryologia*. – 1970. – V. 23. – №. 1. – P. 79-111.
50. Capanna E., Civitelli M. V., Spagnuolo C. Contributo Alla Cariologia del Genere *Myotis*. Considerazioni Sulla Evoluzione del Cariotipo dei Vespertilionidi (Mammalia—Chiroptera) // *Caryologia*. – 1968. – V. 21. – №. 3. – P. 225-240. [испанский язык]
51. Capanna E., Romanini M. G. M. Nuclear DNA content and morphology of the karyotype in certain palearctic Microchiroptera // *Caryologia*. – 1971. – V. 24. – №. 4. – P. 471-482.
52. Chasen F. N. A handlist of Malaysian mammals: A systematic list of the mammals of the peninsula, Sumatra, Borneo and Java, including the adjacent small islands // *Bull. Raffles Mus. Singap. Straits Settl.* – 1940. – V. 15. – P. 1.
53. Clare E. L., Lim B. K., Engstrom M. D., Eger J. L., Hebert P. D. N. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana // *Molecular Ecology Notes*. – 2007. – V. 7. – №. 2. – P. 184-190.
54. Corbet G. B., Hill J. E. The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. // Oxford: oxford university press. – 1992. – V. 488.
55. Crespo V. D., Sevilla P., Mansino S., Montoya P., Ruiz-Sánchez F. J. Bats from the classical site of Venta del Moro (late Miocene, eastern Spain) // *Historical Biology*. – 2018. – V. 30. – №. 3. – P. 317-326.
56. Csorba G., Lee L. L. A new species of vespertilionid bat from Taiwan and a revision of the taxonomic status of *Arielulus* and *Thainycteris* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Zoology*. – 1999. – V. 248. – №. 3. – P. 361-367.
57. Danecek P., Bonfield J. K., Liddle J., Marshall J., Ohan V., Pollard M., Whitwham A., Keane T., McCarthy S., Davies R. M., Li H. Twelve years of SAMtools and BCFtools // *Gigascience*. – 2021. – V. 10. – №. 2. – P. giab008.

58. Demos T. C., Webala P. W., Monadjem A., Patterson B. D. Nuclear introns support the subtribe Laephotina and recently proposed genera of African Vespertilionidae // *Acta Chiropterologica*. – 2024. – V. 26. – №. 2. – P. 143-152.
59. Dietz C., von Helversen O. Illustrated identification key to the bats of Europe. – Tübingen : Dietz & von Helversen. – 2004. – V. 1. – P. 1-74.
60. Dobson G. E. XLVII. — Conspectus of the suborders, families, and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1875. – V. 16. – №. 95. – P. 345-357.
61. Dondini G., Rutkowski T., Vergari S., Wojtaszyn G. Long distance migration of female Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) from Italy to Poland // *Hystrix*. – 2012. – V. 23. – №. 2. – P. 95.
62. Dool S. E., Puechmaille S. J. Challenges in the Vespertilionidae phylogeny: resolving *Pipistrellus nathusii* placement and affirming generic status for Asian pipistrelles // *Journal of Mammalogy*. – 2024. – P. gyael26.
63. Drummond A. J., Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // *BMC evolutionary biology*. – 2007. – V. 7. – P. 1-8.
64. Drummond A. J., Suchard M. A. Bayesian random local clocks, or one rate to rule them all // *BMC biology*. – 2010. – V. 8. – №. 1. – P. 114.
65. Đulić B. Chromosomes of three species of Indian Microchiroptera // *Myotis*. – 1980. – V. 18. – №. 19. – P. 76-82.
66. Đulić B., Soldatović B., Rimsa D. La formule chromosomique de la Noctule, *Nyctalus noctula* Schreber (Mammalia, Chiroptera) // *Experientia*. – 1967. – V. 23. – №. 11. – P. 945-946.
67. Dutrillaux B. Chromosomal evolution in primates: tentative phylogeny from *Microcebus murinus* (Prosimian) to man // *Human genetics*. – 1979. – V. 48. – P. 251-314.
68. Eby P., Peel A. J., Hoegh A., Madden W., Giles J. R., Hudson P. J., Plowright R. K. Pathogen spillover driven by rapid changes in bat ecology // *Nature*. – 2023. – V. 613. – №. 7943. – P. 340-344.
69. Edwards S. V. Is a new and general theory of molecular systematics

emerging? // *Evolution*. – 2009. – V. 63. – №. 1. – P. 1-19.

70. Eick G. N., Jacobs D. S., Matthee C. A. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera) // *Molecular Biology and Evolution*. – 2005. – V. 22. – №. 9. – P. 1869-1886.

71. Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. – 1966.

72. Faure P. A., Re D. E., Clare E. L. Wound healing in the flight membranes of big brown bats // *Journal of Mammalogy*. – 2009. – V. 90. – №. 5. – P. 1148-1156.

73. Fedyk A., Fedyk S. Karyotypes of some species of vespertilionid bats from Poland // *Acta Theriologica*. – 1970. – V. 15. – №. 20. – P. 295-302.

74. Fedyk S., Ruprecht A. L. Karyotypes of *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber 1774) and *P. nathusii* (Keyserling and Blasius 1839) (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Caryologia*. – 1976. – V. 29. – №. 3. – P. 283-289.

75. Foley N. M., Hughes G. M., Huang Z., Clarke M., Jebb D., Whelan C. V., Petit E. J., Touzalin F., Farcy O., Jones G., Ransome R. D., Kacprzyk J., O'Connell M. J., Kerth G., Rebelo H., Rodrigues L., Puechmaille S. J., Teeling E. C. Growing old, yet staying young: the role of telomeres in bats' exceptional longevity // *Science Advances*. – 2018. – V. 4. – №. 2. – P. eaao0926.

76. Foley N. M., Mason V. C., Harris A. J., Bredemeyer K. R., Damas J., Lewin H. A., Eizirik E., Gatesy J., Karlsson E. K., Lindblad-Toh K., Consortium Z., Springer M. S., Murphy W. J. A genomic timescale for placental mammal evolution // *Science*. – 2023. – V. 380. – №. 6643. – P. eabl8189.

77. 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. – T. 32. – №. 2. – C. 313-333.

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

79. Fukui D., Dewa H., Katsuta S., Sato A. Bird predation by the birdlike noctule

in Japan // Journal of Mammalogy. – 2013. – V. 94. – №. 3. – P. 657-661.

80. Garcia-Mударra J. L., Ibanez C., Juste J. The Straits of Gibraltar: barrier or bridge to Ibero-Moroccan bat diversity? // Biological Journal of the Linnean Society. – 2009. – V. 96. – №. 2. – P. 434-450.

81. Gashchak S., Vlaschenko A., Estók P., Kravchenko K. New long-distance recapture of a noctule (*Nyctalus noctula*) from eastern Europe // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. – 2015. – V. 26. – №. 1. – P. 59-60.

82. Görföl T., Furey N.M., Bates P.J.J., Csorba G. The identity of '*Falsistrellus*' *affinis* from Myanmar and Cambodia and new records of *Hypsugo dolichodon* from these countries // Acta Chiropterologica. – 2018. – V. 20. – №. 2. – P. 301-309.

83. 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.

84. Grunwald A. L., Demos T. C., Nguéagni Y., Tchamba M. N., Monadjem A., Webala P. W., Peterhans J. C. K., Patterson B. D., Ruedas L. A. A review of bats of the genus *Pseudoromicia* (Chiroptera: Vespertilionidae) with the description of a new species // Systematics and Biodiversity. – 2023. – V. 21. – №. 1. – P. 2156002.

85. Guan D., Huang X., Huang G., Zhou J., Yang L., Yu W., Guo W., Feng J., Wu Y., Hu Y., Wei F. Unraveling phylogenetic conflicts and adaptive evolution in Chiroptera using large-scale mitogenomes and nuclear genes // Science China Life Sciences. – 2025. – P. 1-13.

86. Gunnell G. F., Simmons N. B. Fossil evidence and the origin of bats // Journal of Mammalian Evolution. – 2005. – V. 12. – P. 209-246.

87. Hand S. J., Mougoust J., Beck R. M. D., Orliac M. J. A 50-million-year-old, three-dimensionally preserved bat skull supports an early origin for modern echolocation // Current Biology. – 2023. – V. 33. – №. 21. – P. 4624-4640. e21.

88. Happold M., Happold D. Mammals of Africa volume IV-hedgehogs, shrews and bats. – Bloomsbury, 2013.

89. Harada M., Andō K., Uchida T. A., Takada S. Karyotypic evolution of two Japanese *Vespertilio* species and its taxonomic implications (Chiroptera: Mammalia) //

Caryologia. – 1987. – V. 40. – №. 3. – P. 175-184.

90. Harada M., Uchida T. A., Yosida T. H., Takada S. Karyological studies of two Japanese noctule bats (Chiroptera) // Caryologia. – 1982. – V. 35. – №. 1. – P. 1-9.

91. Hatfield D. M. A revision of the *Pipistrellus hesperus* group of bats // Journal of Mammalogy. – 1936. – V. 17. – №. 3. – P. 257-262.

92. Häussler U., Nagel A., Braun M., Arnold A. External characters discriminating sibling species of European pipistrelles, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *P. pygmaeus* (Leach, 1825) // Myotis. – 2000. – V. 37. – P. 27-40.

93. Hayman R. W. Notes on some African bats, mainly from the Belgian Congo // Revue de zoologie et de botanique africaines. – 1954. – V. 50. – P. 277-295.

94. Heaney L. R., Balete D. S., Alviola P., Rickart E. A., Ruedi M. *Nyctalus plancyi* and *Falsistrellus petersi* (Chiroptera: Vespertilionidae) from northern Luzon, Philippines: ecology, phylogeny, and biogeographic implications // Acta Chiropterologica. – 2012. – V. 14. – №. 2. – P. 265-278.

95. Heller K. G., Volleth M. Fledermäuse aus Malaysia. 1. Beobachtungen zur biologie, morphologie und taxonomie // Senckenbergiana biologica. – 1989. – V. 69. – №. 4/6. – P. 243-276. [немецкий язык]

96. Heller K. G., Volleth M. Taxonomic position of “*Pipistrellus societatis*” Hill, 1972 and the karyological characteristics of the genus *Eptesicus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 1984. – V. 22. – №. 1. – P. 65-77.

97. Herdina A. N., Hulva P., Horáček I., Benda P., Mayer C., Hilgers H., Metscher B. D. MicroCT imaging reveals morphometric baculum differences for discriminating the cryptic species *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* // Acta Chiropterologica. – 2014. – V. 16. – №. 1. – P. 157-168.

98. Herdina A. N., Plenk H. Jr., Benda P., Lina P. H., Herzig-Straschil B., Hilgers H., Metscher B. D. Correlative 3D-imaging of *Pipistrellus* penis micromorphology: Validating quantitative microCT images with undecalcified serial ground section histomorphology. // Journal of Morphology – 2015. – 276: 695–706.

99. Hill J. E. and Topál G. The Affinities of *Pipistrellus ridleyi* Thomas, 1898

and *Glischropus rosseti* Oey, 1951 (Chiroptera: Vespertilionidae). // British Museum (Natural History). – 1973.

100. Hill J. E. The Gunong Benom expedition 1967. // British Museum (Natural History). – 1967.

101. Hill J. E., Harrison D. L. The baculum in Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the description of a new genus and subgenus // Bull br Mus nat Hist Zool. – 1987. – V. 52. – №. 7. – P. 225-305.

102. Holderied M. W., Von Helversen O. Echolocation range and wingbeat period match in aerial-hawking bats // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 2003. – V. 270. – №. 1530. – P. 2293-2299.

103. Hoofer S. R., Van Den Bussche R. A. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae // Oklahoma State University. – 2003.

104. Hoofer S. R., Van Den Bussche R. A., Horáček I. Generic status of the American pipistrelles (Vespertilionidae) with description of a new genus // Journal of mammalogy. – 2006. – V. 87. – №. 5. – P. 981-992.

105. Horáček I. On the early history of vespertilionid bats in Europe: the Lower Miocene record from the Bohemian Massif // Lynx. – 2001. – V. 32. – P. 123-154.

106. Horáček I., Fejfar O., Hulva P. A new genus of vespertilionid bat from Early Miocene of Jebel Zelten, Libya, with comments on *Scotophilus* and early history of vespertilionid bats (Chiroptera) // Lynx, ns. – 2006. – V. 37. – P. 131-150.

107. Horáček I., Hanák V. Generic status of *Pipistrellus savii* (Bonaparte, 1837) and remarks on systematics of the genus *Pipistrellus* // Bat Research News. – 1985-1986. – V. 26. – P. 62.

108. Horáček I., Hanák V., Gaisler J. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // Proceedings of the VIIIth European bat research symposium. – 2000. – V. 1. – P. 11-157.

109. Horáček I., Jahelková H. History of the *Pipistrellus pipistrellus* group in Central Europe in light of its fossil record // Acta chiropterologica. – 2005. – V. 7. – №. 2. – P. 189-204.

110. Hulva P., Benda P., Hanak V., Evin A., Horacek I. New mitochondrial lineages within the *Pipistrellus pipistrellus* complex from Mediterranean Europe // *Folia Zoologica-Praha*. – 2007. – V. 56. – №. 4. – P. 378.
111. Hulva P., Fornůsková A., Chudárková A., Evin A., Allegrini B., Benda P., Bryja J. Mechanisms of radiation in a bat group from the genus *Pipistrellus* inferred by phylogeography, demography and population genetics // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 19. – №. 24. – P. 5417-5431.
112. Hulva P., Horáček I., Strelkov P. P., Benda P. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2004. – V. 32. – №. 3. – P. 1023-1035.
113. Hutterer R., Decher J., Monadjem A., Astrin J. A new genus and species of vesper bat from West Africa, with notes on *Hypsugo*, *Neoromicia*, and *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Acta Chiropterologica*. – 2019. – V. 21. – №. 1. – P. 1-22.
114. Ibáñez C., García-Mударra J. L., Ruedi M., Stadelmann B., Juste J. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats // *Acta Chiropterologica*. – 2006. – V. 8. – №. 2. – P. 277-297.
115. Ingleby S., Colgan D. Electrophoretic studies of the systematic and biogeographic relationships of the Fijian bat genera *Pteropus*, *Pteralopex*, *Chaerephon* and *Notopterus* // *Australian Mammalogy*. – 2003. – V. 25. – №. 1. – P. 13-29.
116. Irving A. T., Ahn M., Goh G., Anderson D. E., Wang L.F. Lessons from the host defences of bats, a unique viral reservoir // *Nature*. – 2021. – V. 589. – №. 7842. – P. 363-370.
117. Jahelková H., Horáček I., Bartonička T. The advertisement song of *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera, Vespertilionidae): a complex message containing acoustic signatures of individuals // *Acta Chiropterologica*. – 2008. – V. 10. – №. 1. – P. 103-126.
118. Johns G. C., Avise J. C. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene // *Molecular biology and*

evolution. – 1998. – V. 15. – №. 11. – P. 1481-1490.

119. Jones G., Barlow K. E. Roosts, echolocation calls and wing morphology of two cryptic species of *Pipistrellus pipistrellus* // Zeitschrift für Säugetierkunde. – 1999. – V. 64. – P. 257-268.

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

121. Jones G., Van Parijs S. M. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1993. – V. 251. – №. 1331. – P. 119-125.

122. Jones K. E., Bininda-Emonds O. R. P., Gittleman J. L. Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera // Evolution. – 2005. – V. 59. – №. 10. – P. 2243-2255.

123. Jones, G., E. M. Barratt. "*Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774 and *V. pygmaeus* Leach, 1825 (currently *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*; Mammalia, Chiroptera): proposed designation of neotypes." // Bulletin of Zoological Nomenclature. – 1999. – V. 56 – P. 182-186.

124. Juste B. J., Machordom A., Ibañez C. Allozyme variation of the Egyptian Rousette (*Rousettus egyptiacus*; Chiroptera: Pteropodidae) in the Gulf of Guinea (West-Central Africa) // Biochemical Systematics and Ecology. – 1996. – V. 24. – №. 6. – P. 499-508.

125. Kalko E. K. V., Schnitzler H. U. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection // Behavioral ecology and sociobiology. – 1993. – V. 33. – №. 6. – P. 415-428.

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

127. Kaňuch P., Hájková P., Řehák Z., Bryja J. A rapid PCR-based test for species identification of two cryptic bats *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* and its application on museum and dropping samples // Acta Chiropterologica. – 2007. – V. 9. – №. 1. – P. 277-282.

128. Karataş A., Yiğit N., Kankılıç T., Çolak E. Contribution to the distribution and karyology of some vespertilionid bats (Mammalia: Chiroptera) from Turkey // *Zoology in the Middle East*. – 2004. – V. 31. – №. 1. – P. 5-12.
129. Kartavtsev Y. P. Divergence at *Cyt-b* and *Co-I* mtDNA genes on different taxonomic levels and genetics of speciation in animals // *Mitochondrial DNA*. – 2011. – V. 22. – №. 3. – P. 55-65.
130. Kaup J. J. Skizzirte Entwicklungs-Geschichte und natürliches System der europäischen Thierwelt: Erster Theil welcher die Vogelsäugethiere und Vögel nebst Andeutung der Entstehung der letzteren aus Amphibien enthält. – 1829. [немецкий язык]
131. Kawamoto Y., Shotake T., Nozawa K., Kawamoto S., Tomari K., Kawai S., Shirai K., Morimitsu Y., Takagi N., Akaza H., Fujii H., Hagihara K., Aizawa K., Akachi S., Oi T., Hayaishi S. Postglacial population expansion of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) inferred from mitochondrial DNA phylogeography // *Primates*. – 2007. – V. 48. – P. 27-40.
132. Kearney T. C., Volleth M., Contrafatto G., Taylor P. J. Systematic implications of chromosome GTG-band and bacula morphology for Southern African *Eptesicus* and *Pipistrellus* and several other species of Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Acta Chiropterologica*. – 2002. – V. 4. – №. 1. – P. 55-76.
133. Kemenesi G., Dallos B., Görföl T., Boldogh S., Estók P., Kurucz K., Kutas A., Földes F., Oldal M., Németh V., Martella V., Bányai K., Jakab F. Molecular survey of RNA viruses in Hungarian bats: discovering novel astroviruses, coronaviruses, and caliciviruses // *Vector-borne and zoonotic diseases*. – 2014. – V. 14. – №. 12. – P. 846-855.
134. Kerr K. C. R., Stoeckle M. Y., Dove C. J., Weigt L. A., Francis C. M., Hebert P. D. N. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds // *Molecular ecology notes*. – 2007. – V. 7. – №. 4. – P. 535-543.
135. 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.

136. Kipson M., Gazaryan S., Horáček I. Savi's pipistrelle *Hypsugo savii* (Bonaparte, 1837) // Handbook of the Mammals of Europe. Springer, Cham. – 2020. – P. 1-18.
137. Kitchener D. J., Caputi N., Jones B. Revision of Australo-Papuan *Pipistrellus* and of *Falsistrellus* (Microchiroptera: Vespertilionidae) // Records of the Western Australian Museum. – 1986. – V. 12. – №. 4. – P. 435-495.
138. Koch L. Beschreibungen neuer Arachniden und Myriopoden. – 1865.
[немецкий язык]
139. Kock D. Identity of the African *Vespertilio hesperida* Temminck 1840 (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) // Senckenbergiana biologica. – 2001. – V. 81. – №. 1/2. – P. 277-284.
140. Koopman K. F. Bats of the Sudan. – American Museum of Natural History, 1975.
141. Koopman K. F. Chiroptera: systematics. Handbuch der Zoologie, Volume 8. Mammalia, Part 60. – 1994.
142. Korneenko E. V., Samoilov A. E., Chudinov I. K., Butenko I. O., Sonets I. V., Artyushin I. V., Yusefovich A. P., Kruskop S. V., Sinitsyn S. O., Klyuchnikova E. O., Gladkikh A. S., Dedkov V. G., Safonova M. V., Daszak P., Speranskaya A. S. Alphacoronaviruses from bats captured in European Russia in 2015 and 2021 are closely related to those of Northern Europe // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2024. – V. 12. – P. 1324605.
143. Koubínová D., Irwin N., Hulva P., Koubek P., Zima J. Hidden diversity in Senegalese bats and associated findings in the systematics of the family Vespertilionidae // Frontiers in Zoology. – 2013. – V. 10. – №. 1. – P. 48.
144. Kruskop S. V. Bats of Vietnam // Checklist and an identification manual. 2nd edition, revised and supplemented, Biodiversity of Vietnam series. Moscow: KMK Ltd. – 2013.
145. Kruskop S. V. Ecomorphological diversity of plain-nosed bats (Vespertilionidae, Chiroptera) // Folia Theriologica Estonica. – 1999. – V. 4. – P. 1-33.
146. Kruskop S. V., Artyushin I. V. Chiropteran (Chiroptera; Mammalia)

taxonomy in light of modern methods and approaches // Russian Journal of Theriology. – 2021. – V. 20. – №. 2. – P. 111-128.

147. Krusko S. V., Artyushin I. V., Yuzefovich A. P., Undrakhbayar E., Speranskaya A. S., Lisenkova A. A., Bannikova A. A., Lebedev V. S. Genetic diversity of Mongolian long-eared bats (*Plecotus*; Vespertilionidae; Chiroptera) // Acta Chiropterologica. – 2020. – V. 22. – №. 2. – P. 243-255.

148. Krusko S. V., Borisenko A. V. A new species of South-East Asian *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae), with comments on Vietnamese 'whiskered bats' // Acta Chiropterologica. – 2013. – V. 15. – №. 2. – P. 293-305.

149. Krusko S. V., Borisenko A. V., Ivanova N. V., Lim B. K., Eger J. L. Genetic diversity of northeastern Palearctic bats as revealed by DNA barcodes // Acta Chiropterologica. – 2012. – V. 14. – №. 1. – P. 1-14.

150. Krusko S. V., Solovyeva E. N., Kaznadzey A. D. Unusual pipistrelle: taxonomic position of the Malayan Noctule (*Pipistrellus stenopterus*; Vespertilionidae; Chiroptera) // Zoological Studies. – 2018. – V. 57. – P. e60.

151. Krusko S. V., Vasenkov D. A. Significant range extension of two uncommon South-East Asian bat species // Mammal study. – 2016. – V. 41. – №. 1. – P. 35-41.

152. Kusch J., Schmitz A. Environmental factors affecting the differential use of foraging habitat by three sympatric species of *Pipistrellus* // Acta Chiropterologica. – 2013. – V. 15. – №. 1. – P. 57-67.

153. Lack J. B., Roehrs Z. P., Stanley Jr C. E., Ruedi M., Van Den Bussche R. A. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera) // Journal of Mammalogy. – 2010. – V. 91. – №. 4. – P. 976-992.

154. Lack J. B., Van Den Bussche R. A. Identifying the confounding factors in resolving phylogenetic relationships in Vespertilionidae // Journal of Mammalogy. – 2010. – V. 91. – №. 6. – P. 1435-1448.

155. Langmead B., Wilks C., Antonescu V., Charles R. Scaling read aligners to hundreds of threads on general-purpose processors // Bioinformatics. – 2019. – V. 35. – №. 3. – P. 421-432.

156. Laslett D., Canbäck B. ARWEN: a program to detect tRNA genes in metazoan mitochondrial nucleotide sequences // Bioinformatics. – 2008. – V. 24. – №. 2. – P. 172-175.
157. Laurie E. M. O., Hill J. E. List of land mammals of New Guinea, Celebes and adjacent islands, 1758-1952. – 1954.
158. Lee Y. F., Lee L. L. Food habits of Japanese pipistrelles *Pipistrellus abramus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in northern Taiwan // Zoological Studies. – 2005. – V. 44. – №. 1. – P. 95-101.
159. Lewis-Oritt N., Porter C. A., Baker R. J. Molecular systematics of the family Mormoopidae (Chiroptera) based on cytochrome b and recombination activating gene 2 sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2001. – V. 20. – №. 3. – P. 426-436.
160. Lin L. K., Motokawa M., Harada M. Karyological study of the house bat *Pipistrellus abramus* (Mammalia: Chiroptera) from Taiwan with comments on its taxonomic status // Raffles bulletin of zoology. – 2002a. – V. 50. – №. 2. – P. 507-510.
161. Lin L. K., Motokawa M., Harada M. Karyology of ten vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan // Zoological Studies. – 2002b. – V. 41. – №. 4. – P. 347-354.
162. Liu J. X., Guo C., Ma P. F., Zhou M. Y., Luo Y. H., Zhu G. F., Xu Z. C., Milne R. I., Vorontsova M. S., Li D. Z. The origin and morphological character evolution of the paleotropical woody bamboos // Journal of integrative plant biology. – 2024. – V. 66. – №. 10. – P. 2242-2261.
163. Lowe T. M., Chan P. P. TRNAscan-SE On-line: integrating search and context for analysis of transfer RNA genes // Nucleic acids research. – 2016. – V. 44. – №. W1. – P. W54-W57.
164. Marchler-Bauer A., Lu S., Anderson J. B., Chitsaz F., Derbyshire M. K., DeWeese-Scott C., Fong J. H., Geer L.Y., Geer R. C., Gonzales N. R., Gwadz M., Hurwitz D. I., Jackson J. D., Ke Z., Lanczycki C. J., Lu F., Marchler G. H., Mullokandov M., Omelchenko M. V., Robertson C. L., Song J. S., Thanki N., Yamashita R. A., Zhang D., Zhang N., Zheng C., Bryant S. H. CDD: a Conserved Domain Database for the

functional annotation of proteins // Nucleic acids research. – 2010. – V. 39. – №. suppl_1. – P. D225-D229.

165. Maree S., Grant W. S. Description of electrophoretic loci and tissue specific gene expression in the horseshoe bat genus *Rhinolophus* (Rhinolophidae) // African Zoology. – 1996. – V. 31. – №. 2. – P. 43-52.

166. Mayer F., Dietz C., Kiefer A. Molecular species identification boosts bat diversity // Frontiers in zoology. – 2007. – V. 4. – №. 1. – P. 4.

167. Mayer F., Helversen O. V. O. N. Cryptic diversity in European bats // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 2001a. – V. 268. – №. 1478. – P. 1825-1832.

168. Mayer F., Helversen O. V. O. N. Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe // Biological Journal of the Linnean Society. – 2001b. – V. 74. – №. 3. – P. 365-374.

169. McBee K. Standard karyology of nine species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Thailand // Annals of Carnegie Museum. – 1986. – V. 55. – P. 95-116.

170. McKean J. L., Price W. J. *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in northern Australia with some remarks on its systematics. – 1978.

171. Mein P., Agustí J., Rook L., Andrews P. The Late Miocene small mammal succession from France, with emphasis on the Rhône Valley localities // Hominoid evolution and climatic change in Europe. – 1999. – V. 1.

172. Menu H. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 1e partie: Étude des morphologies dentaires // Palaeovertebrata. – 1985. [французский язык]

173. Menu H. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiroptères Vespertilionines. II: Implications systématiques et phylogéniques // Palaeovertebrata. – 1987. – V. 17. – №. 3. – P. 77-150. [французский язык]

174. Menu H. Révision du statut de *Pipistrellus subflavus* (F. Cuvier, 1832). Proposition d'un taxon générique nouveau: *Perimyotis* nov. gen. – 1984. [французский язык]

175. Meredith R. W., Janečka J. E., Gatesy J., Ryder O. A., Fisher C. A., Teeling E. C., Goodbla A., Eizirik E., Simão T. L. L., Stadler T., Rabosky D. L., Honeycutt R. L., Flynn J. J., Ingram C. M., Steiner C., Williams T. L., Robinson T. J., Burk-Herrick A., Westerman M., Ayoub N. A., Springer M. S., Murphy W. J. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification // *science*. – 2011. – V. 334. – №. 6055. – P. 521-524.
176. Miller G. S. Catalogue of the Mammals of Western Europe:(Europe Exclusive of Russia) in the Collection of the British Museum. – order of the Trustees, 1912.
177. Miller G. S. The families and genera of bats. – US Government Printing Office, 1907. – №. 57.
178. Minh, B. Q., Nguyen M. A. T., Von Haeseler A. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 1188–1195.
179. Mirarab S., Nakhleh L., Warnow T. Multispecies coalescent: theory and applications in phylogenetics // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2021. – V. 52. – №. 1. – P. 247-268.
180. Modi W. S. Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic *Arvicolidae* (Mammalia: Rodentia) // *Systematic Zoology*. – 1987. – V. 36. – №. 2. – P. 109-136.
181. Monadjem A., Demos T. C., Dalton D. L., Webala P. W., Musila S., Kerbis Peterhans J. C., Patterson B. D. A revision of pipistrelle-like bats (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) in East Africa with the description of new genera and species // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2021a. – V. 191. – №. 4. – P. 1114-1146.
182. Monadjem A., Richards L. R., Decher J., Hutterer R., Mamba M. L., Guyton J., Naskrecki P., Markotter W., Wipfler B., Kropff A. S., Dalton D. L. A phylogeny for African *Pipistrellus* species with the description of a new species from West Africa (Mammalia: Chiroptera) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2021b. – V. 191. – №. 2. – P. 548-574.
183. Monadjem A., Richards L., Taylor P. J., Stoffberg S. High diversity of

pipistrelloid bats (Vespertilionidae: *Hypsugo*, *Neoromicia*, and *Pipistrellus*) in a West African rainforest with the description of a new species // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2013. – V. 167. – №. 1. – P. 191-207.

184. Morales A. E., Jackson N. D., Dewey T. A., O'Meara B. C., Carstens B. C. Speciation with gene flow in North American *Myotis* bats // Systematic Biology. – 2017. – V. 66. – №. 3. – P. 440-452.

185. Morales J. C., Ballinger S. W., Bickham J. W., Greenbaum I. F., Schlitter D. A. Genetic relationships among eight species of *Eptesicus* and *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Journal of Mammalogy. – 1991. – V. 72. – №. 2. – P. 286-291.

186. Moratelli R., Burgin C., Cláudio V. C., Novaes R. L. M., López-Baucells A. Haslauer R. Family Vespertilionidae (vesper bats) // Handbook of the Mammals of the World. – 2019. – V. 9. – P. 716-982.

187. Nash W. G., O'Brien S. J. A comparative chromosome banding analysis of the Ursidae and their relationship to other carnivores // Cytogenetic and Genome Research. – 1987. – V. 45. – №. 3-4. – P. 206-212.

188. Nguyen L.-T., Schmidt H. A., Von Haeseler A., Minh B. Q. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // Molecular Biology and Evolution. – 2015. – T. 32. – №. 1. – C. 268-274.

189. Nicholson K. E., Crother B. I., Guyer C., Savage J. M. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae) // Zootaxa. – 2012. – V. 3477. – №. 1. – P. 1-108-1-108.

190. Nozawa K., Shotake T., Kawamoto Y., Tanabe Y. Population genetics of Japanese monkeys: II. Blood protein polymorphisms and population structure // Primates. – 1982. – V. 23. – P. 252-271.

191. Nozawa K., Shotake T., Minezawa M., Kawamoto Y., Hayasaka K., Kawamoto S., Ito S. Population genetics of Japanese monkeys: III. Ancestry and differentiation of local populations // Primates. – 1991. – V. 32. – №. 4. – P. 411-435.

192. Obara Y., Tomiyasu T., Saitoh K. Chromosome Studies in the Japanese Vespertilionid Bats. II G-Banding Pattern of *Pipistrellus abramus* Temminck // Proceedings of the Japan Academy. – 1976. – V. 52. – №. 7. – P. 383-386.

193. Ognev S. I. A synopsis of the Russian bats // Journal of Mammalogy. – 1927. – V. 8. – №. 2. – P. 140-157.
194. Pacheco V., Patterson B. D. Phylogenetic relationships of the new world bat genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 1991. – V. 206. – P. 101-121.
195. Palmer T. S. Index generum mammalium: a list of the genera and families of mammals. – US Government Printing Office, 1904. – №. 23.
196. Pathak S., Sharma T. Chromosomes of five species of Indian vespertilionid bats // Caryologia. – 1969. – V. 22. – №. 1. – P. 35-46.
197. Patton J. L., Sherwood S. W. Chromosome evolution and speciation in rodents // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1983. – V. 14. – P. 139-158.
198. Pavlinić I., Tvrtković N., Holcer D. Morphological identification of the Soprano Pipistrelle (*Pipistrellus pygmaeus* Leach, 1825) in Croatia // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. – 2008. – V. 19. – №. 1.
199. Pestano J., Brown R. P., Suárez N. M., Fajardo S. Phylogeography of pipistrelle-like bats within the Canary Islands, based on mtDNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2003. – V. 26. – №. 1. – P. 56-63.
200. Poe S., Nieto-Montes de Oca A., Torres-Carvajal O., De Queiroz K., Velasco J. A., Truett B., Gray L. N., Ryan M. J., Köhler G., Ayala-varela F., Latella I. A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae) // Systematic biology. – 2017. – V. 66. – №. 5. – P. 663-697.
201. Potter J. H. T., Davies K. T. J., Yohe L. R., Sanchez M. K. R., Rengifo E. M., Struebig M., Warren K., Tsagkogeorga G., Lim B. K., dos Reis M., Dávalos L. M., Rossiter S. J. Dietary diversification and specialization in neotropical bats facilitated by early molecular evolution // Molecular Biology and Evolution. – 2021. – V. 38. – №. 9. – P. 3864-3883.
202. Povolyaeva O., Chalenko Y., Kalinin E., Kolbasova O., Pivova E., Kolbasov D., Yurkov S., Ermolaeva S. *Listeria monocytogenes* infection of bat *Pipistrellus nathusii* epithelial cells depends on the invasion factors InlA and InlB // Pathogens. – 2020. – V. 9. – №. 11. – P. 867.

203. Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Systematic biology*. – 2018. – V. 67. – №. 5. – P. 901-904.
204. Ratnasingham S., Hebert P. D. N. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>) // *Molecular ecology notes*. – 2007. – V. 7. – №. 3. – P. 355-364.
205. Reduker D. W., Yates T. L., Greenbaum I. F. Evolutionary affinities among southwestern long-eared *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Mammalogy*. – 1983. – V. 64. – №. 4. – P. 666-677.
206. Rodríguez-Ezpeleta N., Brinkmann H., Roure B., Lartillot N., Lang B. F., Philippe H. Detecting and overcoming systematic errors in genome-scale phylogenies // *Systematic biology*. – 2007. – V. 56. – №. 3. – P. 389-399.
207. Roehrs Z. P. Vespertilioninae systematics: using mitochondrial and nuclear markers to elucidate phylogenetic relationships // Oklahoma State University. – 2009.
208. Roehrs Z. P., Lack J. B., Van Den Bussche R. A. Tribal phylogenetic relationships within Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial and nuclear sequence data // *Journal of Mammalogy*. – 2010. – V. 91. – №. 5. – P. 1073-1092.
209. Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D. L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Systematic biology*. – 2012. – V. 61. – №. 3. – P. 539-542.
210. Rosina V. V., Sinitsa M. V. Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Turolian of the Ukraine: phylogenetic and biostratigraphic considerations // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*. – 2014. – V. 272. – №. 2. – P. 147-166.
211. Ruedi M., Arlettaz R. Biochemical systematics of the Savi's bat (*Hypsugo savii*) (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 1991. – V. 29. – №. 2. – P. 115-122.
212. Sachanowicz K., Piskorski M., Tereba A. Systematics and taxonomy of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in Central Europe and the Balkans // *Zootaxa*. – 2017. –

V. 4306. – №. 1. – P. 53–66–53–66.

213. Saikia U., Chakravarty R., Hegde V. D., Meetei A. B., Kruskop S., Csorba G., Ruedi M. First record of Disk-footed bat *Eudiscopus denticulus* (Osgood, 1932) (Chiroptera: Vespertilionidae) from India with notes on its ecology and genetics // *Revue suisse de Zoologie*. – 2021. – V. 128. – №. 1. – P. 187-198.

214. Saikia U., Ruedi M., Csorba G. Out of Southeast Asia: A new species of thick-thumbed bat (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*) from Meghalaya, north-eastern India // *Zootaxa*. – 2022. – V. 5154. – №. 3. – P. 355-364.

215. Salari L., Kotsakis T. Late Pleistocene and Holocene bats of Latium (Central Italy) // *Alpine and Mediterranean Quaternary*. – 2011. – V. 24. – №. 1. – P. 121-129.

216. Salgueiro P., Ruedi M., Coelho M. M., Palmeirim J. M. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum* // *Genetica*. – 2007. – V. 130. – №. 2. – P. 169-181.

217. Sambrook, J.; Fritsch, E. F.; Maniatis, T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* // Cold Spring Harbor: New York, NY, USA. – 1989.

218. Schatz J., Fooks A. R., McElhinney L., Horton D., Echevarria J., Vázquez-Moron S., Kooi E. A., Rasmussen T. B., Müller T., Freuling C. M. Bat rabies surveillance in Europe // *Zoonoses and public health*. – 2013. – V. 60. – №. 1. – P. 22-34.

219. Schnitzler H. U., Moss C. F., Denzinger A. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2003. – V. 18. – №. 8. – P. 386-394.

220. Sevilla García M. P. Quaternary fauna of bats in Spain: Paleoecologic and biogeographic interest. – 1989.

221. Simmons L. W., Firman R. C. Experimental evidence for the evolution of the mammalian baculum by sexual selection // *Evolution*. – 2014. – V. 68. – №. 1. – P. 276-283.

222. Simmons N. B. *Order Chiroptera* // *Mammal species of the world*. – 2005. – V. 1. – P. 337.

223. Simmons, N. B., Cirranello A. L. *Bat Species of the World: A taxonomic*

and geographic database. // Version 1.8.1. – 2025. Accessed on 08/10/2025.

224. Simpson G. G. The principles of classification and a classification of mammals. – American Museum of Natural History, 1945. – V. 85.

225. Smirnov D. G., Tsytsulina K. The ontogeny of the baculum in *Nyctalus noctula* and *Vespertilio murinus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Acta chiropterologica. – 2003. – V. 5. – №. 1. – P. 117-123.

226. Smith M. A., Poyarkov Jr N. A., Hebert P. D. N. DNA barcoding: *COI* DNA barcoding amphibians: take the chance, meet the challenge // Molecular Ecology Resources. – 2008. – V. 8. – №. 2. – P. 235-246.

227. Solari S., Sotero-Caio C. G., Baker R. J. Advances in systematics of bats: towards a consensus on species delimitation and classifications through integrative taxonomy // Journal of Mammalogy. – 2019. – V. 100. – №. 3. – P. 838-851.

228. Son N. T., Csorba G., Tu V. T., Thong V. D., Wu Y., Harada M., Oshida T., Endo H., 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.

229. Sotero-Caio C. G., Baker R. J., Volleth M. Chromosomal evolution in Chiroptera // Genes. – 2017. – V. 8. – №. 10. – P. 272.

230. Sreepada K. S., Naldu K. N., Gururaj M. E. Karyotypic studies of four species of *Pipistrellus* (Mammalia: Chiroptera) from India // Mammalia. – 1996. – V. 60. – №. 3. – P. 407-416.

231. Srinivasulu B., Kaur H., Shah T. A., Gundena D., Asad G., Raman S., Srinivasulu C. A review of the bacular morphology of some Indian bats (Mammalia: Chiroptera) // Journal of Threatened Taxa. – 2020. – V. 12. – №. 9. – P. 15985-16005.

232. Stadelmann B., Herrera L. G., Arroyo-Cabrales J., Flores-Martínez J. J., May B. P., Ruedi M. Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) vivesi* // Journal of Mammalogy. – 2004. – V. 85. – №. 1. – P. 133-139.

233. Stadelmann B., Lin L. K., Kunz T. H., Ruedi M. Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes // Molecular phylogenetics and evolution. – 2007. – V. 43. – №. 1. –

P. 32-48.

234. Stidsholt L., Tena E., Foskolos I., Nogueras J., de la Hera I., Sánchez-Navarro S., García-Mударra J. L., Ibáñez C. Greater noctule bats prey on and consume passerines in flight // *Science*. – 2025. – V. 390. – №. 6769. – P. 178-181.

235. Sztencel-Jabłonka A., Bogdanowicz W. Population genetics study of common (*Pipistrellus pipistrellus*) and soprano (*Pipistrellus pygmaeus*) pipistrelle bats from central Europe suggests interspecific hybridization // *Canadian Journal of Zoology*. – 2012. – V. 90. – №. 10. – P. 1251-1260.

236. Tájek P., Tájková P. A long distance migration in *Nyctalus leisleri* from the Czech Republic to southern France (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Lynx Ser. Nova*. – 2020. – V. 51. – P. 223-226.

237. Tamura K., Stecher G., and Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2021. – 38:3022-3027.

238. Tate G. H. H. Geographical distribution of the bats in the Australasian Archipelago // *American Museum of Natural History*. – 1946. – №.1323.

239. Tate G. H. H. Review of the vespertilionine bats: with special attention to genera and species of the Archbold collections // *Bulletin of the AMNH*. – 1942. – V. 80. – P. 221-297.

240. Taylor E. H. Philippine land mammals // Bureau of printing. – 1934.

241. 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.

242. Teeling E. C., Vernes S. C., Dávalos L. M., Ray D. A., Gilbert M. T. P., Myers E., Bat1K Consortium. Bat biology, genomes, and the Bat1K project: to generate chromosome-level genomes for all living bat species // *Annual review of animal biosciences*. – 2018. – V. 6. – №. 1. – P. 23-46.

243. Teta P. The usage of subgenera in mammalian taxonomy // *Mammalia*. – 2019. – V. 83. – №. 3. – P. 209-211.

244. Thabab 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.

245. Thomas O. XVII. On bats of the genera *Nyctalus*, *Tylonycteris*, and *Pipistrellus* // *Journal of Natural History*. – 1915. – V. 15. – №. 86. – P. 225-232.

246. Thorn E., Kock D., Cuisin J. Status of the African bats *Vesperugo grandidieri* Dobson 1876 and *Vesperugo flavescens* Seabra 1900 (Chiroptera, Vespertilionidae), with description of a new subgenus // *Mammalia*. – 2007. – V. 71. – №. 1-2. – P. 70-79.

247. Topál G. Bats from the Lowermost Pleistocene Locality 15 at Beremend, Hungary (Mammalia, Chiroptera) // *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*. – 1985. – V. 12. – P. 51-57.

248. Topál G. Morphological studies on the os penis of bats in the Carpathian Basin // *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*. – 1958. – V. 50. – P. 331-340.

249. Torrent L., Juste J., Garin I., Aihartza J., Dalton D. L., Mamba M., Tanshi I., Powell L. L., Padidar S., Garcia Mudarra J. L., Richards L., Monadjem A. Taxonomic revision of African pipistrelle-like bats with a new species from the West Congolese rainforest // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2025. – V. 204. – №. 2. – P. zlaf020.

250. Troxell S. A., Holderied M. W., Pētersons G., Voigt C. C. Nathusius' bats optimize long-distance migration by flying at maximum range speed // *Journal of Experimental Biology*. – 2019. – V. 222. – №. 4. – P. jeb176396.

251. Tsagkogeorga G., Parker J., Stupka E., Cotton J. A., Rossiter S. J. Phylogenomic analyses elucidate the evolutionary relationships of bats // *Current Biology*. – 2013. – V. 23. – №. 22. – P. 2262-2267.

252. Tu V. T., Csorba G., Ruedi M., Furey N. M., Son N. T., Thong V. D., Bonillo C., Hassanin A. Comparative phylogeography of bamboo bats of the genus *Tylonycteris* (Chiroptera, Vespertilionidae) in Southeast Asia // *European Journal of Taxonomy*. – 2017. – №. 274.

253. Tu V. T., Görföl T., Csorba G., Arai S., Kikuchi F., Fukui D., Koyabu D., Furey N. M., Bawm S., Lin K. S., Alviola P., Hang C. T., Son N. T., Tuan T. A., Hassanin A. Integrative taxonomy and biogeography of Asian yellow house bats (Vespertilionidae: *Scotophilus*) in the Indomalayan Region // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2021. – V. 59. – №. 3. – P. 772-795.
254. Van Gelder R. G. Mammalian hybrids and generic limits. // American Museum novitates. – 1977. – no. 2635.
255. Vasenkov D., Desmet J. F., Popov I., Sidorchuk N. Bats can migrate farther than it was previously known: a new longest migration record by Nathusius' pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Mammalia. – 2022. – V. 86. – №. 5. – P. 524-526.
256. Veith M., Mucedda M., Kiefer A., Pidinchedda E. On the presence of pipistrelle bats (*Pipistrellus* and *Hypsugo*; Chiroptera: Vespertilionidae) in Sardinia // Acta Chiropterologica. – 2011. – V. 13. – №. 1. – P. 89-99.
257. Volleth M. Differences in the location of nucleolus organizer regions in European vespertilionid bats // Cytogenetic and Genome Research. – 1987. – V. 44. – №. 4. – P. 186-197.
258. Volleth M., Bonner G., Göpfert M.C., Heller K.-G., von Helversen O., Yang H.-S. Karyotype comparison and phylogenetic relationships of *Pipistrellus*-like bats (Vespertilionidae; Chiroptera; Mammalia) // Chromosome – 2001. – Res 9:25-46. doi:10.1023/A:1026787515840.
259. Volleth M., Heller K. G. Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 1994. – V. 32. – №. 1. – P. 11-34.
260. Volleth M., Heller K. G., Fahr J. Phylogenetic relationships of three “Nycticeiini” genera (Vespertilionidae, Chiroptera, Mammalia) as revealed by karyological analysis // Mammalian Biology. – 2006. – V. 71. – №. 1. – P. 1-12.
261. Volleth M., Loidl J., Mayer F., Yong H. S., Müller S., Heller K. G. Surprising genetic diversity in *Rhinolophus luctus* (Chiroptera: Rhinolophidae) from Peninsular Malaysia: description of a new species based on genetic and morphological characters //

Acta Chiropterologica. – 2015. – V. 17. – №. 1. – P. 1-20.

262. Volleth M., Mayer F., Heller K. G., Müller S., Fahr J. Karyotype comparison of five African Vespertilionini species with comments on phylogenetic relationships and proposal of a new subtribe // Acta Chiropterologica. – 2023. – V. 25. – №. 1. – P. 35-52.

263. Volleth M., Müller S., Anwarali Khan F. A., Yong H. S., Heller K. G., Baker R. J., Ray D. A., Sotero-Caio, C. G. Cytogenetic investigations in Emballonuroidea. I. Taphozoinae and Emballonurinae karyotypes evolve at different rates and share no derived chromosomal characters // Acta Chiropterologica. – 2019. – V. 21. – №. 2. – P. 257-269.

264. Volleth M., Tidemann C. R. The origin of the Australian Vespertilioninae bats, as indicated by chromosomal studies // Z. Säugetierkunde – 1991. – V. 56. – P. 321-330.

265. Volleth M., Yong H. S. *Glischropus tylopus*, the first known old-world bat with an X-autosome translocation // Experientia. – 1987. – V. 43. – №. 8. – P. 922-924.

266. Volleth N. Karyotype evolution und Phylogenie der Vespertilionidae (Mammalia: Chiroptera). PhD Thesis. // University of Erlangen-Nürnberg. – 1989. – 262 pp.

267. Weinberg M., Yovel Y. Revising the paradigm: Are bats really pathogen reservoirs or do they possess an efficient immune system? // Iscience. – 2022. – V. 25. – №. 8.

268. Weiß C. H. Statsoft, inc., tulsa, ok.: Statistica, version 8 // AStA Advances in Statistical Analysis. – 2007. – №. 91. – P. 339–341.

269. White J. A. A practical method for mounting the bacula of small mammals // Journal of Mammalogy. – 1951. – V. 32. – №. 1. – P. 125-125.

270. Wu Y., Motokawa M., Li Y. C., Harada M., Chen Z., Lin L. K. Karyology of eight species of bats (Mammalia: Chiroptera) from Hainan Island, China // International journal of biological sciences. – 2009. – V. 5. – №. 7. – P. 659.

271. Wüster W. Shedding the mitochondrial blinkers: A long-overdue challenge for species delimitation in herpetology // Vertebrate Zoology. – 2025. – V. 75. – P. 259-275.

272. Yuzefovich A. P., Artyushin I. V., Skopin A. E., Son N. T., Kruskop S. V. Taxonomic diversity of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in mainland Asia // Zootaxa. – 2022. – V. 5200. – №. 1. – P. 73-95.
273. Zhang W. A study of karyotype and C-banding pattern of *Nyctalus velutinus* // J Anhui Normal Univ. – 1990. – V. 4. – P. 58-63.
274. Zhukova S. S., Solovyeva E. N., Artyushin I. V., Kruskop S. V. Paraphyly of the pipistrelles (*Pipistrellus*; Vespertilionidae) is confirmed by the analysis of the nuclear gene markers // Doklady Biochemistry and Biophysics. – Moscow: Pleiades Publishing, 2022. – V. 507. – №. 1. – P. 302-306.
275. Zhukova S. S., Speranskaya A. S., Lisenkova A. A., Kruskop S. V. The complete mitochondrial genome of *Glischropus bucephalus* (Vespertilionidae; Chiroptera) provides new evidence for *Pipistrellus* paraphyly // Diversity. – 2023. – V. 15. – №. 10. – P. 1085.
276. Zhukova S. S., Yuzefovich A. P., Lebedev V. S., Kruskop S. V. Reassessment of the Taxonomic Borders Within *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae, Pipistrellini) // Diversity. – 2025. – V. 17. – №. 5. – P. 317.
277. Zima J. Chromosomal homology in the complements of bats of the family Vespertilionidae. I. Karyometric analysis of chromosomal complements of 20 species. – 1979. – V. 28. – №. 4. – P. 329-336.
278. Zima J. Chromosomal homology in the complements of bats of the family Vespertilionidae. II. G-banded karyotypes of some *Myotis*, *Eptesicus* and *Pipistrellus* species // Folia Zool. – 1982. – V. 31. – P. 31-36.
279. Zikal J. Wilson D. E. & Mittermeier R. A. (eds.). Handbook of the Mammals of the World-Vol. 9, Bats // Journal of Vertebrate Biology. – 2020. – V. 69. – №. 4.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Табл. П9: Классификация трибы Pipistrellini.

Tate (1942)	Ellerman and Morrison-Scott (1966)	Hill and Harrison (1987)	Koopman (1994)	Simmons (2005) Mammal species of the World, 3rd ed.
<u>Genus <i>Pipistrellus</i></u> abramus group <i>abramus</i> <i>akokomuli</i> <i>bancanus</i> <i>camortae</i> <i>irretitus</i> <i>paterculus</i> <i>pumiloides</i> pipistrellus group <i>pipistrellus</i> <i>nathusii</i> <i>pipistrellus</i> <i>bactrianus</i> coromandra group <i>aladdin</i> <i>angulatus</i> <i>collinus</i> <i>coromandra</i> <i>imbricatus</i> <i>meyeni</i> <i>micropus</i> <i>murrayi</i> <i>ponceleti</i> <i>portensis</i>	<u>Genus <i>Pipistrellus</i></u> Subgenus <i>Pipistrellus</i> Pipistrellus pipistrellus group <i>pipistrellus</i> <i>pipistrellus bactrianus</i> <i>nathusii</i> Pipistrellus abramus group <i>abramus</i> <i>paterculus</i> <i>camortae</i> Pipistrellus coromandra group <i>coromandra</i> <i>coromandra aladdin</i> <i>coromandra portensis</i> <i>coromandra traumatus</i> Pipistrellus tenuis group <i>tenuis</i> <i>mimus</i> <i>mimus glaucillus</i> <i>mimus principulus</i> Pipistrellus affinis group <i>affinis</i> <i>pulveratus</i> <i>lophurus</i>	<u>Genus <i>Pipistrellus</i></u> Subgenus <i>Pipistrellus</i> pipistrellus group <i>pipistrellus subgroup</i> <i>aladdin</i> <i>bactrianus</i> <i>lacteus</i> <i>nathusii</i> <i>mediterraneus</i> <i>permixtus</i> <i>pipistrellus</i> <i>javanicus (abramus) subgroup</i> <i>abramus</i> <i>akokomuli</i> <i>babu</i> <i>bancanus</i> <i>camortae</i> <i>endoi</i> <i>irretitus</i> <i>javanicus</i> <i>meyeni</i> <i>peguensis</i> <i>paterculus</i> <i>pumiloides</i>	<u>Genus <i>Pipistrellus</i></u> Subgenus <i>Pipistrellus</i> pipistrellus group <i>pipistrellus</i> <i>sturdeeii</i> <i>nathusii</i> <i>subflavus</i> <i>arabicus</i> <i>endoi</i> <i>peguensis</i> <i>coromandra</i> <i>tenuis</i> <i>africanus</i> <i>paterculus</i> <i>imbricatus</i> <i>mimus</i> <i>babu</i> hesperus group <i>hesperus</i> <i>musculus</i> pulveratus group <i>pulveratus</i> <i>lophurus</i> <i>kitchneri</i>	<u>Genus <i>Pipistrellus</i></u> <i>pygmaeus</i> <i>nathusii</i> <i>abramus</i> <i>endoi</i> <i>sturdeeii</i> <i>kuhlai</i> <i>aero</i> <i>maderensis</i> <i>deserti</i> <i>hesperidus</i> <i>minahassae</i> <i>nanulus</i> <i>permixtus</i> <i>rusticus</i> <i>rueppelli</i> <i>ceylonicus</i> <i>coromandra</i> <i>inexpectatus</i> <i>javanicus</i> <i>adamasi</i> <i>angulatus</i> <i>collinus</i> <i>wattsi</i>

<i>regulus</i>	Pipistrellus ceylonicus group	coromandra subgroup	affinis group	<i>westralis</i>
<i>ridleyi</i>	<i>ceylonicus</i>	<i>adamsi</i>	<i>affinis</i>	<i>papuanus</i>
<i>sturdeeii</i>	<i>ceylonicus indicus</i>	<i>afghanus</i>	<i>petersi</i>	<i>paterculus</i>
<i>subulidens</i>	<i>ceylonicus chrysothrix</i>	<i>angulatus</i>	<i>mordax</i>	<i>stenopterus</i>
<i>tramatus</i>	<i>ceylonicus raptor</i>	<i>collinus</i>	ceylonicus group	<i>tenuis</i>
tenuis group	<i>ceylonicus shanorum</i>	<i>coromandra</i>	<i>ceylonicus</i>	<i>hesperus</i>
<i>mimus mimus</i>	<i>ceylonicus subcanus</i>	<i>glaucillus</i>	kuhlii group	<i>subflavus</i>
<i>mimus glaucillus</i>	Pipistrellus kuhli group	<i>mimus</i>	<i>aero</i>	<u>Genus Glischropus</u>
<i>nitidus</i>	<i>kuhli</i>	<i>murrayi</i>	<i>bicolor (anchietai)</i>	<i>javanus</i>
<i>papuanus</i>	<i>kuhli lepidus</i>	<i>nitidus</i>	<i>deserti (aegypticus)</i>	<i>tylopus</i>
<i>papuanus orientalis</i>	<i>kuhli ikhwanius</i>	<i>papuanus</i>	<i>inexpectatus</i>	<u>Genus Nyctalus</u>
<i>principulus</i>	<i>kuhli pallidus</i>	<i>ponceleti</i>	<i>kuhlii</i>	<i>noctula</i>
<i>tenuis</i>	<i>babu</i>	<i>portensis</i>	<i>rusticus</i>	<i>leisleri</i>
ceylonicus group	<i>deserti</i>	<i>principulus</i>	<i>eisentrauti</i>	<i>lasiopterus</i>
<i>ceylonicus</i>	Pipistrellus savii group	<i>sewelanus</i>	<i>maderensis</i>	<i>aviator</i>
<i>ceylonicus</i>	<i>savii</i>	<i>sturdeeii</i>	savii group	<i>azoreum</i>
<i>chrysothrix</i>	<i>savii cadornae</i>	<i>tenuis</i>	<i>savii</i>	<i>montanus</i>
<i>ceylonicus indicus</i>	<i>maderensis</i>	<i>tramatus</i>	<i>ariel</i>	<i>furvus</i>
<i>ceylonicus subcanus</i>	<i>ariel</i>	<i>wattsi</i>	<i>cadornae</i>	<i>plancyi</i>
<i>raptor</i>	Pipistrellus circumdatus group	<i>westralis</i>	<i>macrotis</i>	<u>Genus Scotozous</u>
<i>shanorum</i>	<i>circumdatus</i>	ceylonicus subgroup	<i>bodenheimeri</i>	<i>dormeri</i>
minahassae group	<i>mordax</i>	<i>borneanus</i>	minahassae group	<u>Genus Scotoecus</u>
<i>minahassae</i>	Subgenus Megapipistrellus	<i>ceylonicus</i>	<i>minahassae</i>	<i>albigula</i>
rueppellii group	<i>annectens</i>	<i>chrysothrix</i>	Subgenus Arielulus	<i>albofuscus</i>
<i>coxi</i>	Subgenus Scotozous	<i>indicus</i>	<i>circumdatus</i>	<i>hindei</i>
kuhlii group	<i>dormeri</i>	<i>minahassae</i>	<i>societalis</i>	<i>hirundo</i>
<i>babu</i>	Pipistrellus ruppelli group	<i>raptor</i>	<i>cuprosus</i>	<i>pallidus</i>
<i>canus</i>	<i>ruppelli</i>	<i>shanorum</i>	Subgenus Falsistrellus	
<i>kuhlii</i>	Subgenus Ia	<i>subcanus</i>	<i>tasmaniensis</i>	
<i>kuhlii lepidus</i>	<i>io</i>	rueppellii group	Subgenus Vansonia	
<i>kuhlii ikhwanius</i>	<i>anthonyi</i>	<i>coxi</i>	<i>nanulus</i>	
<i>leucotis</i>	<u>Genus Glischropus</u>	<i>crassulus</i>	<i>crassulus</i>	
<i>lobatus</i>	<i>tylopus</i>	<i>fuscipes</i>	<i>rueppelli</i>	
savii group		<i>leucomelas</i>	Subgenus Scotozous	
<i>austenianus</i>		<i>nanulus</i>	<i>dormeri</i>	
<i>cadornae</i>				

<i>curtatus</i> <i>macrotis</i> <i>savii</i> <i>vordermanni</i> joffrei group <i>anthonyi</i> <i>brachypterus</i> <i>joffrei</i> <i>stenopterus</i> affinis group <i>affinis</i> <i>kitcheneri</i> <i>lophurus</i> <i>petersi</i> <i>pulveratus</i> tasmaniensis group <i>tasmaniensis</i> <i>tasmaniensis krefftii</i> circumdatus group <i>circumdatus</i> <i>mordax</i> annectens group <i>annectens</i>	<u>Genus Nyctalus</u> <i>joffrei</i> <i>azoreum</i> <i>leisleri</i> <i>noctula</i> <i>lasiopterus</i>	<i>pulcher</i> <i>rueppellii</i> <i>senegalensis</i> <i>vernayi</i> kuhlii group <i>aero</i> <i>deserti</i> <i>fuscatus</i> <i>ikwanius</i> <i>inexpectatus</i> <i>kuhlii</i> <i>maderensis</i> <i>marrensis</i> <i>rusticus</i> Subgenus Pipistrellus (Vespadelus) <i>caurinus</i> <i>douglasorum</i> <i>pumilus</i> <i>regulus</i> <i>sagittula</i> <i>vulturinus</i> Subgenus Pipistrellus (Perimyotis) <i>subflavus</i> Subgenus Pipistrellus (Hypsugo) savii group pulveratus subgroup <i>pulveratus</i> nanus subgroup <i>arabicus</i> <i>culex</i> <i>helios</i> <i>musculus</i> <i>nanus</i> <i>stampflii</i> savii subgroup	Subgenus Vespadelus <i>pumilus</i> <i>douglasorum</i> <i>vulturinus</i> <i>regulus</i> <i>E. darlingtoni</i> Subgenus Neoromicia capensis group <i>guineensis</i> <i>somalicus</i> <i>capensis</i> <i>melckorum</i> <i>brunneus</i> tenuipinnis group <i>tenuipinnis</i> <i>rendalli</i> <i>flavescens</i> <u>Genus Glischropus</u> <i>tylopus</i> <i>javanus</i> <u>Genus Nyctalus</u> stenopterus group <i>anthonyi</i> <i>joffrei</i> <i>stenopterus</i> noctula group <i>leisleri</i> <i>montanus</i> <i>noctula</i> <i>aviator</i> <i>lasiopterus</i>
--	---	---	--

montanus
motoyoshii
noctula
noctula
meklenburzevi
noctula princeps
plancei
velutinus
verrucosus

Genus *Scotozous*

dormeri
dormeri caurinus

Genus *Scotoecus*

albofuscus

anchietae
ariel
austenianus

bodenheimeri

caucasicus
darwini
maurus
savii

hesperus subgroup

hesperus

eisentrauti subgroup

eisentrauti

imbricatus subgroup

curtatus

imbricatus

macrotis

vordermanni

lophurus subgroup

cadornae

kitcheneri

lophurus

stenopterus group

anthonyi

joffrei

stenopterus

**Subgenus *Pipistrellus*
(*Falsistrellus*)**

affinis group

affinis

mordax

petersi

tasmaniensis group

mackenziei

tasmaniensis

**Subgenus *Pipistrellus*
(*Neoromicia*)**

capensis group

capensis

	<i>brunneus</i> <i>garambae</i> <i>grandidieri</i> <i>guineensis</i> <i>matroka</i> <i>melckorum</i> <i>minutus</i> <i>rectitragus</i> <i>somalicus</i> <i>vansoni</i> <i>zuluensis</i>	
--	---	--

tenuipinnis group

	<i>angolensis</i> <i>faradjius</i> <i>flavescens</i> <i>phasma</i> <i>rendalli</i> <i>tenuipinnis</i>	
--	--	--

**Subgenus *Pipistrellus*
(*Arielulus*)**

	<i>circumdatus</i> <i>societatis</i> <i>cuprosus</i>	
--	--	--

Табл. П10: Праймеры, использованные в работе. *Rag2* – recombination activating gene 2, *apob* – apolipoprotein B, *dmp1* – dentin matrix protein 1, *thy* – thymocyte cell surface antigen, *COI* – cytochrome c oxidase subunit I, *CytB* – cytochrome b.

Локус	Название праймера	Последовательность (5' к 3')	Т отжига (°C)	Источник
<i>apob</i>	EF_APOB_F1	GTAACCTTGGAGTATGGGAAACAG	60	Artyushin et al. 2018
	EF_APOB_R1	ACTTAATTGGAGTAGAAGAATAAATGAGAA		Artyushin et al. 2018
<i>dmp1</i>	dmp_Es_F1	GACAATGGCCCAGGACCTGAAGAGAC	66	Artyushin et al. 2018
	dmp_Es_R902	TGGCTCTCTGTGGAGGCACTGTGAG		Artyushin et al. 2018
<i>rag2</i>	f63	GATTCCTGCTACCTTCCTCCTCTTC	57-62	Artyushin et al. 2018
	r1122	GAGCAGCATGTAATCCAGTAGCCAGT		Artyushin et al. 2018
<i>thy</i>	THY_F	GGGTATGTAGTTCATCTTACTTC	52-57	Eick et al. 2005
	THY_R	GGCATCCTGGTATTCTACAGTCTTG		
<i>COI</i>	COI-f3-ed-paur	AATAACTGGCTTCAATCTACTTCTCC	57-60	Оригинальные
	COI-r1-ed2-paur	ACTGTAAACATATGGTGGGCTCA		Оригинальные
	COI-f1-pip	CCATTCTACCTATGTTTCATCAATC		Оригинальные
	COI-r1-pip	TCCAATTGATATTATAGCTCAAACCT		Оригинальные
	COI-f2-plec	CTCGGCCATTTTACCTATGTTTCAT		Оригинальные
	COI-r2-plec	AGAAATAATACCAAAACCGGGCAA		Оригинальные
	COI-F-p5-ed2	CCTACTCGGCCATTTTACCTATG		Оригинальные
<i>CytB</i>	L14108_pip (F)	AACCCACGACTAGTGACACGAAA	54 / 63	Kruskop et al. 2020
	H15303_plec (R)	ACAAGAYCAGTGTAATTAATATACTACATAGAC		Kruskop et al. 2020
	H15395_pip (R)	CAGCTTTGGGTGTTGATGGTGG		Artyushin et al. 2009
Митогеном	Pip0-4K	CCCGTCACCCTCCTCAAG	55–65	Оригинальные
	Pip0-4K_R	AATCCTGCCCCGGCTTC		Оригинальные
	Pip4-8K	GGGCCCATACCCCGAAAA		Оригинальные
	Pip4-8K_R	TGTAGGGGTAATGAAAGAGGCA		Оригинальные
	Pip8-12K	ATGCCACARCTCAACACA		Оригинальные
	Pip8-12K_R	CTATGGCAGAGGGGAGTCA		Оригинальные
	Glisch12-16K	TCACCTGGTCAATCATAGAAT		Оригинальные
	Glisch12-16K_R	GGGCTGGTAGATCAATAAATG		Оригинальные

Табл. П11: Типы моделей замен для каждой кодонной позиции отдельных филогенетических деревьев по генам *CytB* и *COI*, определённые с помощью программы IQtree и ModelFinder.

Локус	Позиции кодона		
	1-я	2-ая	3-я
<i>CytB</i>	SYM+I+G4	TPM3u+F+I+G4	TN+F+I+G4
<i>COI</i>	TNe+G4	F81+F+I+G4	TIM3+F+ASC+G4

Табл. П12: Типы моделей замен для каждой кодонной позиции конкатенированных ядерных маркеров, определённые с помощью программы IQtree и ModelFinder. Для локуса *thy* партии были не определены.

Локус	Позиции кодона		
	1-я	2-ая	3-я
<i>rag2</i>		TPM3u+F+I+G4	K3Pu+F+G4
<i>apob</i>	HKY+F+I+G4	HKY+F+G4	K3Pu+F+G4
<i>dmp1</i>		TPM3u+F+I+G4	K3Pu+F+G4

Список No.1: Список образцов в анализе последовательностей *CytB* (cytochrome *b*) и номера базы данных NCBI GenBank. Жирным шрифтом указаны последовательности, полученные в ходе работы, часть выложена в общий доступ.

Glischropus aquilus: KR612333, **ZMMU:S-212041**; *G. bucephalus*: KR612331, KR612332, **OR667259, OR667260, OR667261**; *G. tylopus*: JX570898, EU521632, NC_029191, **PV540253, PV540254**;
Nyctalus aviator: NC_060309; *N. azoreum*: DQ887587, DQ887590; *N. labiata*: KX467596, NC_027237, DQ435073, NC_041160, JX570905, JX570903, JX570904, **PV540248, PV540249, PV540245, PV540246, PV540247**; *N. lasiopterus*: PV540251, **YAP22-PK_25**, DQ120867-DQ120870, JX570900, DQ120871, EU360680, JX570900, **PV540250**; *N. leisleri*: DQ887595, DQ887594, DQ887593, DQ120875-DQ120877, AF376832, JX570901, **PV540252**, EU360688, EU360690; *N. noctula*: NC_027237, MN122876, MN122907, DQ120874, DQ120872, DQ120873, JF318988, JX570902;
Pipistrellus abramus: **PV540255, SVK_24-34**, GQ332529, GQ332511, NC_005436, KX355640, **PQ083127, PV540256**; *P. aff. javanicus*: **PQ083134, PV540263, PQ083135, PV540264, ZMMU:S-205530, PQ083136, PV540265, PV540266, PQ083137, PV540267, ZMMU:S-210842**; *P. ceylonicus*: JN572094, **PV540259, PQ083131, PV540260, PQ083132, PQ083133, PV540262**; *P. cf. javanicus*: AJ504447, JX570909, JX570896, JX570908; *P. coromandra*: NC_029191, OM643315, **OR667264, PQ083138, OR667265, OR667267, OR667266, PQ083139, PV540268, PV540269**; *P. deserti*: KM252759; *P. dhofarensis*: KX375145, KX375148; *P. hesperidus*: MN790830, MN790820, MT778036, MT778037, MT778038, JX276310, JX276314; **PV540257, PV540258**; *P. javanicus*: OL513430-OL513431, MT081420, MT081428-MT081430, MT561167, MT081421, KX496357, **PQ083128, PQ083129, PQ083130**; *P. kuhlii*: KU058655, CM024384, DQ120845, EU360657, AJ426619; *P. kuhlii lepidus*: **PV540270, PV540271, SMNHTAU:M.17646, SMNHTAU:M.17679**; *P. maderensis*: KC520771, KC520774, MT374272; *P. nanulus*: MT778039, MK188530; *P. nathusii*: **PV540273, PV540274, PV540275, PV540276**, AJ504446, OZ209765, DQ120849, DQ120850, MZ066782; MN122914, OY979138, PV540272; *P. paterculus*: **OR667268, OR667269, OR667270**; *P. pipistrellus*: **PV540277, PV540278**, KF874520, KF874521; DQ120853, MN045604, MN045614, KX375162, LC426475, **ZMMU:S-200834, LC583790, LR862378, PV540279**; *P. pygmaeus*: **PV540281**, JX566938, DQ120855, DQ120856, **PV540280**, AJ504441, AJ504442, OX465325, MN122927; *P. raceyi*: KM886093, KM886094, KM886088; *P. rusticus*: KX375166, KX375167, **PV540282, PV540283**; *P. simandouensis*: MK188529; *P. stenopterus*: MH540194; *P. tenuis*: **PQ083140, PQ083141, PQ083142, PQ083143, PV540284**; *P. sp. A*: BL-2021; MZ540016, MZ540019, MZ540020;
Scotoecus albofuscus: **PV540244**; *S. hirundo*: JX276317;
Scotozous dormeri: MW491241;
Vansonia rueppellii: MT778062, MT777948, **SMNHTAU:M.17678**, JX276315, JX276316;
Afronycteris nanus: JX276107;
Chalinolobus morio: MT246597;
Eptesicus fuscus: OP157108; *Eptesicus serotinus*: EU751000;
Falsistrellus mackenziei: MH753137; *F. tasmaniensis*: MH753138;
Hypsugo cadornae: JX570899, **PQ083125**; *H. macrotis*: **PQ083126**; *H. pulveratus*: **SVK_23-045**;
Laephotis namibensis: EU797443;
Neoromicia somalica: JX276209;
Nycticeius humeralis: OP157144;
Parastrellus hesperus: KC747698;
Perimyotis subflavus: AJ504449;
Pseudoromicia brunnea: EU786868; *P. rendalli*: JX276207;
Scotophilus heathii: EU750944;

Vespadelus regulus: MT246635;

Vespertilio murinus: KU161588, NC_033347, MN122857, JX570911.

Список No. 2: Список образцов в анализе последовательностей *COI* (cytochrome c oxidase subunit I) и номера базы данных NCBI GenBank и BOLD. Жирным шрифтом указаны последовательности, полученные в ходе работы, часть выложена в общий доступ.

Glischropus aquilus: KR612336; *G. bucephalus*: **S-195417**, KR612334, KR612335, SKMZM1141-12, SKMZM1143-12, SKMZM1203-13, SKZMR004-16; *G. tylopus*: **S-208373**, **S-208390**, ABBSI117-09, ABBSI122-09, ABBSI123-09, ABBSI124-09, ABBSI125-09, ABBSI126-09, ABBSI129-09, ABBSI139-09, ABBSI150-09, ABBSI155-09, ABBSI161-09, ABBSI165-09, ABBSI213-10, ABBSI215-10, ABBSI224-10, BM054-03, BM242-03, BM596-04;

Nyctalus labiata: **S-209772**, **S-209773**, **S-209774**, BM272-03, SKZMR018-16, SKZMR019-16, SKZMR020-16, SKZMR214-19, SKZMR226-19, SKZMR227-19; *N. lasiopterus*., ABBWP001-06, ABBWP229-07, ABBWP252-07, ABBWP264-07, ABBWP361-07, ABBWP365-07, SKZMR090-16; *N. leisleri*: **S-202307**, ABBWP002-06, ABBWP114-06, ABBWP175-06, ABBWP187-06, ABBWP188-06, ABBWP349-07, ABBWP364-07, SKBPA006-06, SKBPA008-06, SKBPA009-06, SKBPA552-08; *N. noctula*: ABBWP008-06, ABBWP053-06, ABBWP077-06, ABBWP096-06, ABBWP115-06, SKBPA007-06, SKBPA012-06, SKBPA014-06, SKBPA018-06, SKBPA202-07, SKMZM1258-13;

Pipistrellus abramus: **223**, **S-209814**, ABBSI187-09, ABBSI191-09, ABBSI192-09, ABRVN048-06, ABRVN049-06, ABRVN050-06, ABRVN051-06, ABRVN052-06, ABRVN065-06, ABRVN067-06, ABRVN069-06, BM585-04, SKBPA525-08, SKBPA526-08, SKBPA527-08, SKBPA529-08, SKBPA530-08, SKBPA531-08; *P. aff. javanicus*: **S-198177**, **S-202245**, **S-205507**, **S-205508**, **S-205509**, **S-205510**, **S-205512**, **S-205530**, **S-209717**, **YAP22-v102**, **YAP22-v62**, **YAP22-v67**, **YAP22-v97**, **S-210842**, SKZMR043-16, SKZMR037-16, SKZMR070-16, SKZMR072-16, SKZMR194-19, ABBM268-05, ABBM398-05, ABBM400-05, ABBSI266-10, ABBSI267-10, ABBSI268-10, ABBSI390-11, ABCMA522-06, ABCMA536-06, ABCMA555-06, ABRVN082-06, ABRVN185-06, ABRVN186-06, ABRVN592-06, BM533-04, SKMZM1220-13, SKMZM1221-13, SKMZM983-10, SKMZM984-10, SKMZM985-10, SKZMR021-16; *P. babu*: SKBPA074-06; *P. ceylonicus*: **M27/15**, **S-210843**, MG821192, MT900616, MN339192, MN339193; *P. cf. coromandra*: SKZMR193-19, SKZMR228-19, SKZMR239-19, ABBM139-05, ABBM182-05, ABBM399-05, ABCMA552-06, ABCMA602-07, ABCMA670-07, ABRLA010-06, BM626-04, SKBPA077-06; *P. cf. papuanus*: **SVK_13/18**; *P. coromandra*: **S-198176**, **S-200864**, **S-205511**, **S-208619**, **S-209775**, **YAP22-v10**, **YAP22-v15**, **YAP22-v16**, **YAP22-v17**, **YAP22-v35**, **YAP22-v36**, SKZMR143-19, ABBSI166-09, ABBSI167-09, ABBSI175-09, ABBSI176-09, ABBSI179-09, ABBSI182-09, ABBSI183-09, ABBSI184-09, ABBSI295-11, ABBSI296-11, ABBSI297-11, ABBSI298-11, ABBSI299-11, SKBPA497-08, SKBPA501-08, SKBPA502-08, SKBPA504-08, SKBPA506-08, SKBPA508-08, SKBPA510-08, SKBPA512-08, SKBPA513-08, SKBPA520-08, SKMZM1120-12, SKMZM1123-12, SKMZM1172-13, SKMZM1207-13, SKMZM1213-13, SKZMR142-19, SKZMR208-19, SKZMR215-19, SKZMR229-19, SKZMR246-19, SKZMR247-19, SKZMR279-19; *P. deserti*: SKBPA631-11, ABBWP158-06, ABBWP159-06, ABBWP338-07, ABBWP350-07; *P. endoi*: OL790435.1, OR900119.1, PQ411175.1; *P. hanaki*: ABBWP198-07, ABBWP240-07, ABBWP276-07; *P. hesperidus*: SKBET038-07, SKBET106-07, SKBET107-07, SKBPA393-07, SKBPA394-07, SKBET260-11, SKBET261-11, SKBET262-11, SKBPA019-06, SKBET002-07, SKBET027-07, SKBET043-07, SKBET108-07, SKBET109-07, SKBPA395-07, SKBPA396-07, SKBPA397-07, SKBPA398-07; *P. kuhlii*: SKBPA001-06, SKBPA034-06, SKBPA036-06, SKBPA037-06, SKBPA038-06, SKBPA086-07, SKBPA087-07, SKBPA204-07, SKBPA220-07, SKBPA221-07, SKBPA343-07, SKBPA344-07, SKBPA377-07, SKBPA378-07, SKBPA379-07, SKBPA380-07, SKBPA381-07, SKBPA400-07; *P. nanulus*: JF444198, JX508838, KT598200; *P. nathusii*: SKZMR080-16, ABMEE164-09, ABMEE166-09, ABMEE167-09, SKBPA015-06, SKBPA016-06, SKBPA058-06, SKBPA104-07, SKBPA105-07, SKBPA156-07, SKBPA200-07, SKBPA371-07, SKBPA551-08, SKBPA557-08; *P. paterculus*: ABBM099-05, ABBSI355-11, ABBSI356-11, ABBSI386-11, ABBSI387-11, ABRLA002-06, ABRLA003-06, ABRLA005-06, ABRLA006-06, ABRLA138-06, ABRLA148-06, ABRLA151-06, ABRLA154-06, ABRVN203-06, ABRVN211-06, ABRVN212-06, ABRVN247-06, BM171-03, BM177-03, BM208-03, BM209-03, BM531-04; *P. pipistrellus*: **YAP22-PK_1**, **YAP22-PK_33**, **YAP22-PK_34**, **YAP22-PK_35**, **YAP22-PK_42**, **YAP22-PK_45**, SKBPA088-07, SKBPA089-07, SKBPA366-07, SKBPA367-07, SKBPA368-07, SKBPA369-07, SKBPA602-11, SKBPA603-11, SKBPA621-11, SKBPA622-11, SKBPA623-11, SKBPA627-11, SKBPA629-11, SKBPA630-11; *P. pygmaeus*: **S-197227**, **S-197228**, **YAP22-PK_5**, **Zh23-03**, ABMEE161-09, ABMEE162-09, ABMEE163-09, SKBPA004-06, SKBPA005-06, SKBPA017-06, SKBPA055-06, SKBPA056-06, SKBPA060-06, SKBPA090-07, SKBPA365-07, SKBPA370-07, SKBPA553-

08, SKBPA588-10, SKBPA589-10, SKBPA658-11; *P. rusticus*: SKBET040-07, SKBET103-07, SKBET086-07, SKBET093-07; *P. simandouensis*: KT598195, KT598196, KT598197; *P. sp.*: JX508839, SKBET189-11, SKBET187-11; *P. stenopterus*: S-103149; *P. tenuis*: **S-209815**, ABBSI186-09, ABBSI185-09, ABBM087-05, ABBM104-05, ABBM147-05, ABBM242-05, ABBM243-05, ABBM395-05, ABBSI376-11, ABBSI378-11, ABBSI388-11, ABRLA004-06, ABRLA007-06, ABRLA008-06, ABRVN054-06, ABRVN055-06, ABRVN056-06, ABRVN058-06, ABRVN060-06, ABRVN062-06, ABRVN063-06, ABRVN068-06, ABRVN070-06, ABRVN073-06, ABRVN074-06, ABRVN075-06, ABRVN076-06, ABRVN193-06, ABRVN204-06, ABRVN258-06, ABRVN391-06, BM289-04, BM534-04, BM584-04;
Scotoecus albofuscus: MH988855; *Scotoecus sp.*: MH988997, MN180079;
Vansonina rueppellii: ABBWP326-07;
Afronycteris nanus: ON491726;
Chalinolobus morio: MT216505;
Eptesicus fuscus: GU723020; *E. serotinus*: SMGEO024-22;
Hypsugo cadornae: HM540623; *H. macrotis*: **S-206451**; *H. pulveratus*: KX496349;
Laephotis botswanae: ECBAT010-19;
Neoromicia somalica: JX508830;
Nycticeius humeralis: OP137091; *Parastrellus hesperus*: GU723160;
Perimyotis subflavus: GU723152;
Pseudoromicia brunnea: JX508819;
Scotophilus heathii: HM541926;
Vespadelus regulus: MT246244;
Vespertilio murinus: KU161588, MN122857, NC_33347, OQ706683.

Табл. П13: Список образцов, используемых в анализе конкатенированных ядерных последовательностей и их номера базы данных NCBI GenBank. Жирным шрифтом указаны последовательности, полученные в ходе работы, часть выложена в общий доступ. *Rag2* – recombination activating gene 2, *apob* – apolipoprotein B, *dmp1* – dentin matrix protein 1, *thy* – thymocyte cell surface antigen. Аббревиации названий музеев: DM – Durban Natural Science Museum (ЮАР); FMNH – Field Museum of Natural History (Филиппины); MHNG – Museum d’histoire naturelle (Швейцария); NHMB – Natural History Museum of Bern (Швейцария); RLH – личная коллекция Rodney L. Honeycutt; ROM – Royal Ontario Museum (Канада); SMNH-TAU – Steinhardt Museum of Natural History (Израиль); SP (CM) – Carnegie Museum of Natural History (США); TK – Texas Tech University (США); TTU – Museum of Texas Tech University (США); ZMMU – Zoological Museum of Moscow State University (Россия). Аббревиация Prov. означает провинции Вьетнама.

Таксон	Музейный номер	Локалитет	GenBank Accession Number			
			<i>APOB</i>	<i>RAG2</i>	<i>DMP1</i>	<i>THY</i>
<i>Glischropus aquilus</i>	ZMMU:S-212041	Thailand	не выложен	не выложен	не выложен	не выложен
<i>Glischropus bucephalus</i>	ZMMU:S-191902	Vietnam, Lam Dong Prov.	PV553601	PV553562	PV557952	PV568374
	ZMMU:S-195417	Vietnam, Kontum Prov.	PV553602	PV553563	PV557953	PV568375
	ZMMU:S-195418	Vietnam, Kontum Prov.	PV553603	PV553564	PV557954	PV568376
<i>Glischropus tylopus</i>	ZMMU:S-208373	Thailand	PV553604	PV553565	PV557955	PV568377
	ZMMU:S-208390	Thailand	PV553605	PV553566	PV557956	PV568378
<i>Nyctalus labiata</i>	ZMMU:S-195437	Vietnam, Kontum Prov.	PV553599	PV553560	PV557950	PV568372
	ZMMU:S-202252	Vietnam, Nghean prov.	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	—	Russia, Krasnodar Area	не выложен	не выложен	не выложен	—
	—	Russia, Krasnodar Area	PV553600	PV553561	PV557951	PV568373
<i>Nyctalus leisleri</i>	ZMMU:S-202307	Russia, Krasnodar Area	не выложен	не выложен	не выложен	не выложен
	FMNH140374	Pakistan	HM561602	HM561657	HM561702	HM593082
<i>Nyctalus noctula</i>	NHMB 209/87	Switzerland	HM561603	HM561658	HM561703	HM593083
<i>Pipistrellus abramus</i>	—	Vietnam, TP Ha Noi	PV553606	PV553567	PV557957	PV568379
	—	Vietnam, TP Ha Noi	PV553607	PV553568	PV557958	PV568380
	ZMMU:S-184687	Vietnam, TP Ha Noi	PV553608	PV553569	PV557959	PV568381
	ZMMU:S-209814	Vietnam, Quang Nam prov.	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Pipistrellus ceylonicus</i>	—	Myanmar, Shan state	не выложен	не выложен	не выложен	не выложен
	—	Myanmar, Shan state	PV553609	PV553570	PV557960	PV568382
	ZMMU:S-210843	Vietnam, Gia Lai Prov.	PV553610	PV553571	PV557961	PV568383
<i>Pipistrellus aff. javanicus 2</i>	ZMMU:S-197038	Vietnam, Kontum Prov.	PV553611	PV553572	PV557962	PV568384
	ZMMU:S-197040	Vietnam, Kontum Prov.	PV553612	PV553573	PV557963	PV568385
	ZMMU:S-198177	Vietnam, TP Ha Noi	PV553613	PV553574	PV557964	PV568386
	ZMMU:S-202228	Vietnam, Quang Nam Prov.	PV553614	PV553575	PV557965	PV568387
	ZMMU:S-205507	Vietnam, Quang Nam Prov.	PV553615	PV553576	PV557966	PV568388
	ZMMU:S-205530	Vietnam, Ha Giang Prov.	PV553616	PV553577	PV557967	PV568389
	ZMMU:S-209717	Vietnam, Thua Thien-Hue prov.	не выложен	не выложен	не выложен	—
	ZMMU:S-210842	Vietnam, Thahn Hoa Prov.	PV553617	PV553578	PV557968	PV568390
<i>Pipistrellus coromandra</i>	FMNH 140377	Pakistan	GU328190	GU328102	GU328268	GU328486
	ZMMU:S-191932	Vietnam, Lam Dong Prov.	PV553618	PV553579	PV557969	PV568391
	ZMMU:S-191933	Vietnam, Lam Dong Prov.	PV553619	PV553580	PV557970	PV568392

	ZMMU:S-198172	Vietnam, Gia Lai Prov.	PV553620	PV553581	PV557971	PV568393
	ZMMU:S-198176	Vietnam, Gia Lai Prov.	PV553621	PV553582	PV557972	PV568394
<i>Pipistrellus hesperidus</i>	—	South Africa	HM561604	HM561659	HM561704	HM593084
	ZMMU:S-178764	Ethiopia, Addis Ababa	PV553622	PV553583	PV557973	PV568395
	ZMMU:S-181671	Ethiopia, Gambela	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Pipistrellus javanicus</i>	FMNH 147069	Philippines	GU328193	GU328105	GU328271	GU328489
	ZMMU:S-191948	Vietnam, TP Cho Chi Minh	PV553623	PV553584	PV557974	PV568396
	ZMMU:S-191949	Vietnam, TP Cho Chi Minh	PV553624	PV553585	PV557975	PV568397
	ZMMU:S-206452	Indonesia, West Sumatra	PV553625	PV553586	PV557976	PV568398
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	—	Italy	NW_023425438	NW_023425595	NW_023425404	NW_023425523
	SMNHHTAU:M.17646	Israel	—	не выложен	не выложен	не выложен
	SMNHHTAU:M.17679	Israel	—	не выложен	не выложен	—
<i>Pipistrellus nathusii</i>	MHNG1806.003	Switzerland	HM561605	HM561660	HM561705	HM593085
	—	Latvia	OY882869	OY882866	OY882858	OY882875
	ZMMU:S-207547	Russia, Smolensk Region	PV553626	PV553587	PV557977	PV568399
<i>Pipistrellus paterculus</i>	MHNG1926.045	Lao PDR	HM561606	HM561661	HM561706	HM593086
	ZMMU:S-188183	Vietnam, Ba Ria-Vung Tau Prov.	PV553627	PV553588	PV557978	PV568400
	ZMMU:S-189240	Vietnam, Dak Lak Prov.	PV553628	PV553589	PV557979	PV568401
	ZMMU:S-189241	Vietnam, Dak Lak Prov.	PV553629	не выложен	PV557980	PV568402
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	MHNG1956.031	Switzerland	HM561607	HM561662	HM561707	HM593087
	—	—	LR862368	LR862365	LR862356	LR862374
	ZMMU:S-202308	Russia, Krasnodar Area	не выложен	PV553591	PV557981	—
	—	Russia, Krasnodar Area	PV553630	не выложен	—	PV568403
	—	Russia, Krasnodar Area	не выложен	не выложен	—	не выложен
	ZMMU:S-200834	Turkey	—	не выложен	—	не выложен
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	MHNG1806.032	Spain	GU328195	GU328107	GU328273	GU328491
	—	Switzerland	OX465314	OX465311	OX465302	OX465320
	ZMMU:S-197227	Russia, Orenburg Region	PV553631	PV553592	PV557982	PV568404
	ZMMU:S-197228	Russia, Orenburg Region	PV553632	PV553593	PV557983	PV568405
	—	Russia, Krasnodar Area	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Pipistrellus rusticus</i>	ZMMU:S-181672	Ethiopia, Gambela	PV553633	PV553594	PV557984	PV568406
	ZMMU:S-181673	Ethiopia, Gambela	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Pipistrellus tenuis</i>	FMNH137021	Philippines	HM561608	HM561663	HM561708	HM593088
	—	Myanmar, Shan state	PV553634	PV553595	PV557985	PV568407
	ZMMU:S-189243	Vietnam, Dak Lak Prov.	PV553635	PV553596	PV557986	PV568408
	ZMMU:S-189244	Vietnam, Dak Lak Prov.	PV553636	PV553597	PV557987	PV568409
	ZMMU:S-209815	Vietnam, Quang Nam prov.	не выложен	не выложен	не выложен	—
<i>Scotoecus albofuscus</i>	ZMMU:S-209928	Ethiopia	—	—	не выложен	не выложен
<i>Scotoecus hirundo</i>	FMNH151204	Tanzania	HM561609	HM561664	HM561709	HM593089
<i>Vansonia rueppelii</i>	SMNHHTAU:M.17678	Israel	не выложен	не выложен	не выложен	не выложен
<i>Afronycteris nanus</i>	DM 7542	South Africa	GU328141	GU328062	GU328227	GU328445
<i>Chalinolobus morio</i>	—	Australia	GU328129	GU328054	GU328218	GU328435
<i>Eptesicus fuscus</i>	CM 102826	USA, West Virginia	GU328136	GU328058	GU328223	GU328441

<i>Hypsugo ariel</i>	SMNHNTAU:M.17440	Israel	не выложен	не выложен	не выложен	не выложен
<i>Hypsugo cadornae</i>	MHNG 1926.050	Lao PDR	GU328140	GU328061	GU328226	GU328444
<i>Hypsugo macrotis</i>	ZMMU:S-206451	Indonesia, Sumatra	PV553598	PV553559	PV557949	PV568371
<i>Laephotis namibensis</i>	SP4160 (CM93187)	Namibia	HM561613	HM561668	HM561713	HM593093
<i>Neoromicia somalica</i>	TK33214 (CM97978)	Kenya	HM561616	HM561671	HM561716	HM593096
<i>Nycticeius humeralis</i>	TTU 49536	USA, Texas	GU328184.	GU328096	GU328262	GU328481
<i>Parastrellus hesperus</i>	TTU 79269	USA, Texas	GU328187	GU328099	GU328265	GU328483
<i>Pipistrellus subflavus</i>	TTU 80684	USA, Texas	GU328191	GU328103	GU328269	GU328487
<i>Pseudoromicia brunnea</i>	TK21501 (CM90802)	Gabon	HM561614	HM561669	HM561714	HM593094
<i>Pseudoromicia rendalli</i>	TK33238 (CM97977)	Kenya	HM561615	HM561670	HM561715	HM593095
<i>Scotophilus heathii</i>	ROM 107786	Vietnam, Dak Lak Prov.	GU328201	GU328112	GU328278	GU328495
<i>Vespadehus regulus</i>	RLH 30	Australia	GU328208	GU328119	GU328284	GU328500
<i>Vespertilio murinus</i>	MHNG1808.017	Switzerland	HM561620	HM561676	HM561720	HM593101

Табл. П14: Организация и характеристики митогенома *G. bucephalus* (по Zhukova et al., 2023).

	Начальная позиция	Конечная позиция	Длина (п. о.)	Антикодон	Начальный кодон	Конечный кодон	Цепь
tRNA Phe	1	73	73	GAA			+
12S ribosomal RNA	74	1010	937				+
tRNA Val	1011	1078	68	TAC			+
16S ribosomal RNA	1079	2644	1566				+
tRNA Leu	2650	2725	76	TAA			+
ND1	2731	3684	954		ATG	TA-	+
tRNA Ile	3687	3755	69	GAT			+
tRNA Gln	3753	3827	75	TTG			-
tRNA Met	3828	3896	69	CAT			+
ND2	3897	4937	1041		ATT	T-	+
tRNA Trp	4939	5005	67	TCA			+
tRNA Ala	5013	5081	69	TGC			-
tRNA Asn	5082	5154	73	GTT			-
OR	5155	5189	35				
tRNA Cys	5187	5252	66	GCA			-
tRNA Tyr	5253	5319	67	GTA			-
COX1	5321	6862	1542		ATG	TAA	+
tRNA Ser	6869	6937	69	TGA			-
tRNA Asp	6945	7011	67	GTC			+
COX2	7012	7692	681		ATG	TAA	+
tRNA Lys	7699	7765	67	TTT			+
ATP8	7767	7967	201		ATG	TAA	+
ATP6	7928	8605	678		ATG	TAA	+
COX3	8608	9390	783		ATG	TA-	+
tRNA Gly	9392	9460	69	TCC			+
ND3	9461	9805	345		ATT	TA-	+
tRNA Arg	9809	9878	70	TCG			+
ND4L	9880	10173	294		ATG	TAA	+
ND4	10170	11546	1377		ATG	T-	+
tRNA His	11548	11616	69	GTG			+
tRNA Ser	11617	11675	59	GCT			+
tRNA Leu	11676	11745	70	TAG			+
ND5	11764	13552	1789		ATA	TAA	+
ND6	13544	14062	519		ATG	TAA	-
tRNA Glu	14066	14133	68	TTC			-
CYTB	14139	15275	1137		ATG	AGA	+
tRNA Thr	15279	15348	70	TGT			+
tRNA Pro	15348	15416	69	TGG			-
D loop	15416	17023	1608				

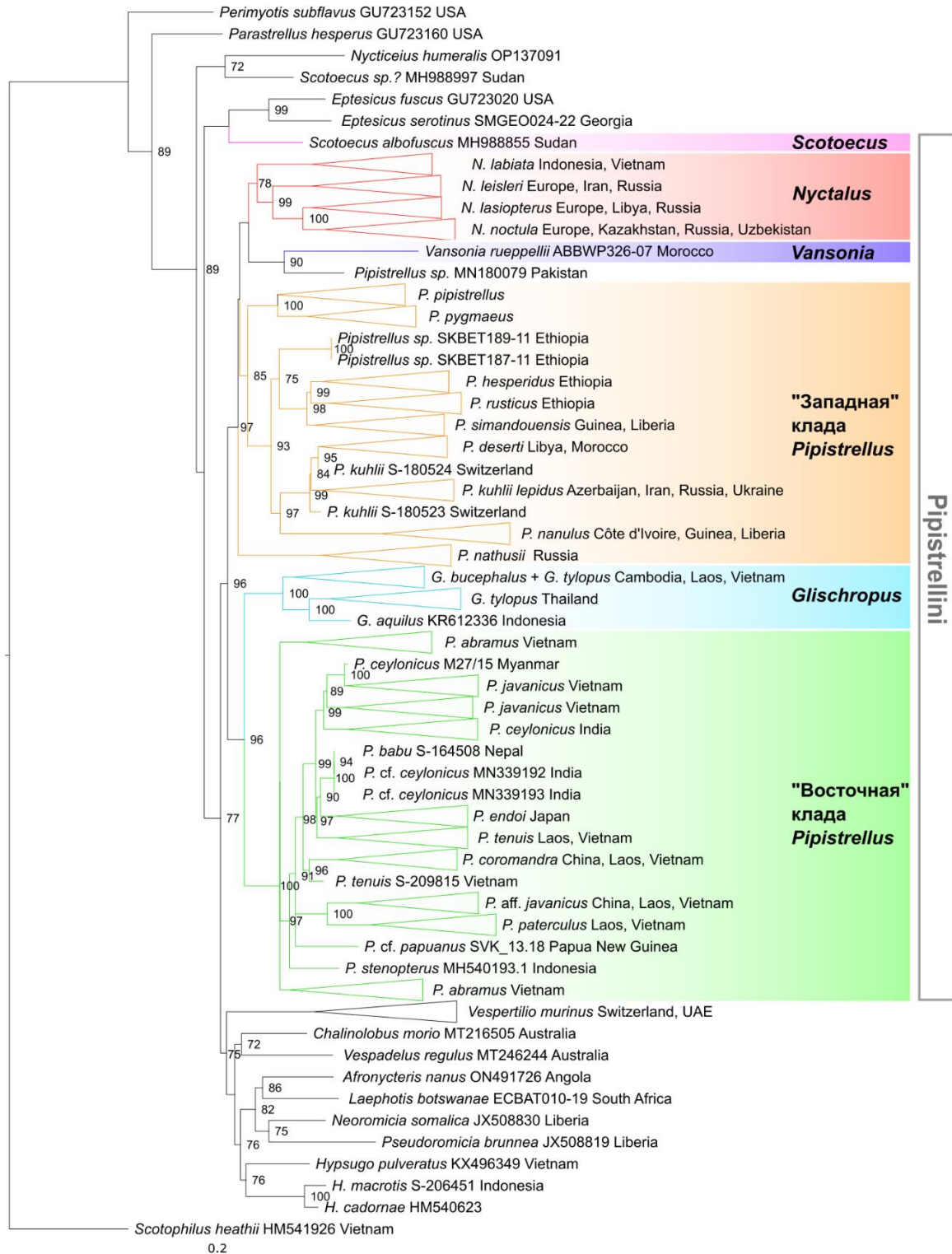


Рис. П27: Филогенетическое дерево по митохондриальному гену *COI*, (cytochrome c oxidase subunit I), построенное при помощи программы IQ-Tree v. 1.6. методом Максимального правдоподобия с бутстрэп-поддержками (10,000 реплик, указаны в узлах). Поддержки <70% не указаны.

Табл. П15: Выборка представителей *Pipistrellus* для краниометрического анализа и значения промеров черепа и зубов. Пол: m - самец, f - самка. — означает отсутствие данных; образцы, у которых отсутствует хотя бы одно значение промера, не участвовали в дальнейшем анализе. Сокращения учреждений и организаций, в которых хранятся использованные коллекционные материалы, следующие: Abe - коллекция доктора Абэ (Саппоро, Япония); AOPM - Музей префектуры Аомори (Аомори, Япония); HNНМ - Венгерский музей естественной истории (Будапешт, Венгрия); IEBR - Институт биологии (Ханой, Вьетнам); MNH - Музей естественной истории (Лондон, Великобритания); MNHN - Национальный музей естественной истории (Париж, Франция); NMP - Национальный музей естественной истории (Прага, Чешская Республика); NMSN - Национальный музей науки и природы (Токио/Цукуба, Япония); NMW - Венский музей естественной истории (Вена, Австрия); NSM - Национальный музей науки (Клонг-Луанг, Таиланд); NTS - полевой номер из коллекции IEBR; ROM - Королевский музей Онтарио (Онтарио, Канада); SMF - Музей природы Зенкенберга (Франкфурт-на-Майне, Германия); SVK - полевой номер из коллекции ZMMU; TCL - полевой номер из коллекции IEBR; ZIN - Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия); ZMB - Берлинский зоологический музей (Берлин, Германия); ZMMU - Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия); ZMNTU - Зоологический музей Тайваньского национального университета (Тайбэй, Китай); ZRC - Зоологическая коллекция Музея естественной истории Ли Конг Чиян (Сингапур, Республика Сингапур); ZSM - Баварская государственная зоологическая коллекция (Мюнхен, Германия). Названия 22 промеров черепа и зубов следующие: общая длина черепа от передних резцовых альвеол до самой задней части затылочной кости (TL), кондиллокантинная длина от переднего края верхнего клыка до заднего края затылочного мыщелка (CCL), кондильобазальная длина от передних резцовых альвеол до заднего края затылочного мыщелка (CBL), ширина черепа на уровне сосцевидных отростков (MW), ширина мозговой коробки над сосцевидными отростками (BCW), высота затылочной части черепа, измеренная от нижних краев затылочных мыщелков (OH), максимальная ширина между внешними краями скуловых дуг (ZW), наименьшая ширина заглазничного сужения (POC), наименьшая ширина между глазами (IOW), ростральная ширина на уровне подглазничных отверстий (RW), ростральная длина от подглазничного отверстия до альвеолы внутреннего резца (RL), ширина между наружными краями верхних клыков (CC), ширина между наружными краями МЗ (MM), длина верхнего зубного ряда от клыка до последнего коренного (CM), длина ряда верхних моляриформных зубов (PM), длина основания цингулюма верхнего клыка (C), ширина и длина коронки верхнего заднего моляра (M3W и M3L), длина твердого неба от передних краев клыков до задней выемки неба (Pal), длина нижнего зубного ряда, начиная с клыка (cm), длина нижней челюсти от альвеолы первого резца до заднего конца сочленовного отростка (MdL), и высота нижней челюсти до верхушки венечного отростка (MdH).

Такс он	Музейный номер	Локалите т	По л	TL	CC L	CB L	MW	BC W	OH	ZW	PO C	IO W	RW	RL	CC	MM	CM	PM	C	M3 W	M3 L	Pal	cm	Md L	Md H
<i>P. abramus</i>	NMSN 14586	Saitama	f	12,6	11,9	12,3	7,57	6,74	5,2	8,74	3,57	4,78	4,06	2,81	4,22	5,56	4,65	3,63	1,01	1,3	0,7	5,49	4,95	9,5	3,12
	NMSN 14587	Saitama	f	12,9	12	12,4	7,7	6,85	5,04	8,9	3,65	4,93	4,23	2,94	4,35	5,55	4,7	3,62	0,96	1,28	0,67	5,58	4,92	9,65	3,21
	NMSN 14588	Saitama	f	12,8	12,2	12,6	7,65	6,86	5,29	9,17	3,98	5,17	4,45	2,63	4,44	5,86	4,71	3,77	1,01	1,37	0,72	5,82	5,03	9,81	3,3
	NMSN 14590	Saitama	—	13	12,1	12,6	8,11	7,26	5,13	9,12	4,04	5,09	4,18	2,56	4,43	5,66	4,76	3,74	0,96	1,36	0,77	5,74	5,03	9,69	3,33
	NMSN 15901	Saitama	f	12,8	11,7	12,1	7,78	7,06	4,92	9,04	3,96	5,01	4,18	2,46	4,38	5,7	4,46	3,52	0,95	1,31	0,74	5,53	4,77	9,32	3,16
	NMSN 15903	Saitama	f	12,2	11,1	11,5	7,85	7,05	5,08	8,81	3,91	4,69	4,05	2,38	4,25	5,49	4,35	3,45	0,95	1,24	0,67	5,45	4,79	9,11	3,35
	NMSN 17727	Aichi	f	12,2	11,7	12	7,33	6,65	4,81	8,48	3,79	4,8	4,06	2,61	4,31	5,45	4,68	3,72	1	1,28	0,75	5,28	5,03	9,31	3,05
	NMSN 17729	Aichi	f	12,6	11,8	12,2	7,8	6,94	4,9	9,03	3,8	5,13	4,41	2,57	4,47	5,74	4,57	3,65	0,99	1,41	0,76	5,4	4,85	9,56	3,34
	NMSN 17730	Aichi	f	13,1	12,2	12,7	7,51	6,69	5,1	8,79	3,7	5,03	4,09	2,93	4,27	5,67	4,88	3,92	0,9	1,39	0,77	5,8	5,18	10,3	3,33

<i>P. abramus</i>	NMSN 17732	Aichi	f	12,4	11,8	12,3	7,29	6,79	5,19	8,82	3,85	5,04	4,44	2,89	4,44	5,6	4,67	3,73	1,03	1,36	0,71	5,41	4,95	9,49	3,09
	NMSN 17734	Aichi	f	12,8	12	12,3	7,59	6,79	4,96	8,86	3,78	4,94	4,04	2,69	4,4	5,41	4,71	3,67	1,02	1,31	0,73	5,49	4,97	9,73	3,37
	NMSN 17738	Aichi	f	12,6	11,7	12,2	7,62	6,87	4,98	8,5	3,97	5,05	3,93	2,66	4,14	5,45	4,59	3,59	0,98	1,27	0,75	5,64	4,83	9,52	3,39
	NMSN 17739	Aichi	f	12,5	11,6	11,9	7,61	7,01	5,07	8,77	3,8	5,31	4,17	2,78	4,29	5,53	4,48	3,55	0,92	1,31	0,77	5,55	4,73	9,29	3,37
	NMSN 17740	Aichi	f	12,9	11,8	12,1	7,63	6,75	5,09	8,7	3,69	5,03	4,17	2,99	4,43	5,45	4,69	3,7	0,95	1,3	0,71	5,66	4,99	9,47	3,28
	NMSN 17743	Aichi	m	12,6	11,8	12,2	7,35	6,56	5	8,45	3,76	4,92	3,91	2,77	4,06	5,41	4,56	3,64	0,96	1,36	0,74	5,72	4,86	9,5	3,09
	NMSN 17744	Aichi	f	13	12,2	12,6	7,42	6,6	4,85	8,08	3,58	4,9	4,03	2,78	4,31	5,47	4,79	3,69	0,99	1,35	0,74	5,61	5,1	9,61	3,01
	NMSN 17751	Aichi	f	12,8	11,9	12,6	7,52	6,88	4,98	8,62	3,95	4,83	4,12	2,95	4,26	5,57	4,75	3,75	1	1,4	0,79	5,47	4,97	9,8	3,1
	NMSN 18380	Shikoku	m	12,6	11,5	12	7,42	6,71	4,79	8,12	3,58	4,67	3,92	2,42	4	4,93	4,59	3,54	0,98	1,18	0,74	5,35	4,82	9,29	2,98
	NMSN 18538	Shikoku	m	12,8	11,9	12,4	7,56	6,73	5,05	8,28	3,67	4,88	4,09	2,77	4,29	5,57	4,76	3,72	0,97	1,3	0,72	5,56	4,99	9,23	2,91
	NMSN 18543	Shikoku	f	12,5	11,6	11,9	6,99	6,79	4,92	—	3,75	4,59	3,9	2,54	3,98	5,15	4,57	3,56	0,93	1,27	0,73	5,15	4,78	9,32	3,17
	NMSN 18545	Shikoku	m	13	12	12,5	7,66	6,75	5,16	8,67	3,78	5,04	4,16	2,89	4,22	5,38	4,78	3,68	0,99	1,28	0,74	5,71	5,08	9,81	3,08
	NMSN 19662	Shikoku	m	12,9	11,9	12,4	7,56	6,94	5	8,38	3,76	4,82	3,93	2,93	4,28	5,27	4,69	3,67	1,03	1,33	0,78	5,75	5,01	9,49	3,01
	NMSN 19663	Shikoku	f	12,4	11,5	12	7,34	6,61	5,02	8,03	3,73	4,64	3,87	2,47	3,91	5,1	4,49	3,46	0,92	1,28	0,69	5,77	4,79	9,22	3,18
	NMSN 20736	Saitama	f	12,5	11,7	12,1	7,4	6,89	5,06	8,36	3,94	4,81	3,92	2,67	4	5,35	4,57	3,59	1	1,29	0,72	5,24	4,89	9,22	2,96
	NMSN 20738	Saitama	f	13	12,1	12,3	7,45	6,84	4,93	9,02	3,56	4,99	4,21	2,85	4,36	5,65	4,69	3,74	0,98	1,32	0,75	5,59	5,05	9,53	3,41
	NMSN 21431	Shikoku	—	12,8	12	12,4	7,61	6,76	4,9	8,63	3,9	4,99	3,97	2,8	4,19	5,34	4,65	3,66	1,02	1,3	0,7	5,63	4,89	9,71	3,31
	NMSN 21435	Shikoku	—	12,4	11,5	11,7	7,06	6,7	4,8	8,25	3,79	4,71	4	2,81	4	5,31	4,56	3,59	0,97	1,31	0,69	5,22	4,82	9	3,05
	NMSN 29424	Saitama	m	12,6	11,8	12,1	7,43	6,76	4,84	8,77	3,76	5	4,09	2,78	4,35	5,65	4,54	3,59	0,95	1,37	0,77	5,54	4,86	9,49	3,25
	NMSN 29453	Saitama	m	12,5	11,6	12	7,24	6,58	5,09	8,59	3,75	4,99	4,15	2,87	4,34	5,54	4,67	3,65	1,05	1,34	0,75	5,42	4,96	9,36	2,97
	NMSN 6006	Saitama	m	12,7	12,1	12,4	7,61	6,89	4,91	8,96	3,83	5,05	4,12	2,84	4,19	5,42	4,76	3,68	0,99	1,27	0,72	5,72	5,2	9,76	3,51
	MNHN1977-562	Peking	m	13,3	12,2	12,8	7,89	7,24	5,27	8,82	4,08	5,3	4,33	3,05	4,31	5,57	4,8	3,82	0,95	1,42	0,76	5,66	5,11	9,51	3,35
	ROM78223	Japan	m	12,4	11,7	12	7,31	6,62	4,88	8,47	3,89	4,98	4,15	2,57	4,17	5,41	4,7	3,63	0,96	1,35	0,72	5,64	5	9,16	3,11
	ROM78224	Japan	f	13	12,3	12,7	7,75	6,75	5,25	8,72	3,74	5,05	4,22	2,83	4,3	5,44	4,73	3,69	1	1,31	0,76	5,82	5,09	9,57	3,04
	ZMB2568b	Akakomuli	f	12,7	11,7	12,2	7,52	6,84	5,05	8,52	3,95	4,85	4,05	2,9	4,08	5,37	4,68	3,59	0,93	1,25	0,76	5,28	4,81	9,31	3,35
	ZMB3153	Japan	—	12,5	11,8	12,1	7,31	6,87	5,29	8,24	4	5	4,09	2,43	3,97	5,75	4,59	3,69	0,97	1,37	0,77	4,72	4,83	9,04	3,12
	ZMB4983	Peking	—	13,1	12,4	12,9	7,61	6,89	5,29	8,8	3,94	5,24	4,37	2,71	4,35	5,92	4,81	3,91	0,93	1,52	0,81	5,82	5,14	9,92	3,49
	ZMB5703	Peking	—	13,5	12,6	13,2	7,86	6,84	5,12	9,43	3,84	5,39	4,6	3,06	4,47	5,97	4,93	3,97	1,03	1,51	0,84	5,8	5,27	10,1	3,41
	ZMB67000	Peking	—	13,2	12,3	13	7,63	7,02	5,1	8,77	3,96	5,07	4,32	2,91	4,37	5,76	4,81	3,99	1,02	1,42	0,8	5,75	5,11	9,74	3,3
	ZMB67019	Peking	—	13,3	12,1	12,7	7,65	6,85	5,34	8,88	4,02	5,33	4,42	3,03	4,21	5,53	4,67	3,81	0,98	1,35	0,75	5,68	5,11	10,1	3,32
	ZMMU:S-108365	Japan	f	13	12,1	12,4	7,23	6,65	5,16	8,72	3,6	5,06	4,11	2,76	4,36	5,68	4,79	3,81	0,97	1,43	0,81	5,67	5,09	9,55	3,09
	ZMMU:S-108366	Japan	f	12,9	12,1	12,3	7,55	6,96	5,27	8,6	3,79	5,07	4,16	2,83	4,44	5,58	4,85	3,77	1	1,26	0,76	5,9	5,1	9,45	3,07
	ZMMU:S-165128	Vietnam	m	11,7	11	11,4	6,74	6,48	4,77	7,97	3,76	4,72	3,89	2,62	3,91	5,14	4,33	3,34	0,92	1,29	0,7	5,38	4,59	8,63	2,67
	ZMMU:S-165136	Vietnam	f	12,2	11,4	11,7	6,85	6,52	4,86	8,07	3,63	4,86	4,14	2,83	4,03	5,19	4,49	3,47	0,87	1,25	0,74	5,3	4,86	8,94	2,69
	ZMMU:S-182124	Vietnam	m	11,8	11	11,4	7,19	6,49	4,34	8,03	3,65	4,81	3,91	2,8	4	5,18	4,43	3,42	0,91	1,27	0,75	5,35	4,66	8,92	2,63
	ZMMU:S-182125	Vietnam	m	11,5	11	11,3	7,46	6,62	4,93	8,22	3,92	4,77	3,96	2,71	3,96	5,27	4,42	3,32	0,87	1,24	0,71	5,33	4,69	8,84	2,77

<i>P. abra mus</i>	ZMMU:S-35353	Japan	f	12,5	11,8	12,1	7,46	6,59	4,84	7,99	3,46	4,72	4,08	2,69	4,07	5,36	4,68	3,75	0,95	1,43	0,76	5,88	4,97	9,22	3,44
<i>P. babu</i>	Abe 57644	Nepal	f	13,1	12,4	12,7	7,66	6,64	5,12	8,42	3,68	5,25	4,47	2,68	4,44	5,75	4,84	3,85	0,94	1,4	0,76	5,92	5,14	9,87	2,97
	Abe 57645	Nepal	f	12,2	11	11,6	7	5,97	4,5	7,52	3,18	4,45	3,87	2,71	3,98	5,12	4,27	3,29	0,9	1,23	0,67	4,61	4,55	8,49	2,72
	Abe 57646	Nepal	f	12,2	10,7	11,4	6,93	6,32	4,88	7,95	3,31	4,61	3,98	2,57	3,8	5,2	4,04	3,19	0,87	1,26	0,64	4,73	4,37	8,32	2,88
	SMF58412	Nepal	m	13,1	12,3	12,8	7,32	6,48	5,2	8,4	3,54	5,16	4,31	2,78	4,37	5,83	4,98	3,95	1,05	1,47	0,78	5,82	5,28	9,43	2,86
	SMF59670	Bangladesh	m	13,1	12,3	12,9	7,65	6,71	5,14	8,86	3,77	4,76	4,16	2,97	4,32	5,98	4,88	3,72	1,1	1,4	0,69	5,55	5,2	9,59	3,18
	ZMMU:S-164507	Nepal	m	13,2	12,4	12,9	7,39	6,73	5,12	8,73	3,53	5,54	4,5	2,53	4,61	6,03	4,93	3,99	0,96	1,63	0,85	5,92	4,52	9,8	3,13
	ZMMU:S-164508	Nepal	m	13,8	13,1	13,4	7,75	6,87	5,2	8,93	3,85	5,76	4,78	3,04	4,66	5,98	5,33	4,19	1,09	1,59	0,88	6,05	5,53	9,94	3,37
<i>P. borneanus</i>	MNH57.220	Borneo	f	15,4	14,1	14,4	8,45	7,78	5,89	—	4,32	6,63	5,45	3,33	5,24	6,98	5,64	4,46	1,18	1,68	0,98	6,3	5,91	11	3,26
<i>P. ceylonicus</i>	92.115.1.	India	f	14,9	14	14,4	8,53	7,43	5,85	10	4,31	6,17	5,22	3,45	5,16	6,73	5,65	4,41	1,26	1,79	0,84	6,91	6,05	11,1	3,93
	92.116.1.	India	m	14,5	13,6	13,9	8,52	7,27	5,49	9,77	4,14	6,28	4,96	3,41	4,89	6,7	5,59	4,4	1,17	1,71	0,85	6,83	5,99	11,1	3,83
	92.116.2.	India	f	14,8	13,9	14,2	8,56	7,5	5,76	10	4,01	6,25	5,23	3,42	5,19	6,77	5,65	4,44	1,25	1,74	0,87	6,93	6,07	11	3,82
	92.116.3.	India	f	14,2	13,5	14	8,38	7,18	5,65	9,72	4,03	6,17	4,92	3,12	4,95	6,49	5,42	4,31	1,18	1,65	0,86	6,65	5,76	10,8	3,62
	92.116.4.	India	f	14,8	13,7	14,2	8,22	7,38	6,01	9,57	3,98	6,43	5,05	3,33	5,19	6,53	5,64	4,47	1,31	1,81	0,9	6,82	5,94	10,8	3,64
	92.116.5.	India	f	15,3	14,2	14,7	8,66	7,71	6,06	10,4	4,4	6,83	5,45	3,63	5,52	7,03	5,74	4,53	1,28	1,89	0,89	7	6,22	11,7	3,68
	92.117.1.	India	m	14	13,3	13,6	8,29	7,5	5,81	9,68	4,2	6,01	4,84	3,17	4,92	6,48	5,35	4,19	1,18	1,61	0,83	6,42	5,76	10,6	3,57
	92.117.2.	India	m	14,9	14,1	14,4	8,69	7,42	5,89	10	3,87	6,33	4,95	3,21	5,19	6,72	5,63	4,43	1,24	1,68	0,85	6,88	6,2	11,3	3,85
	MNHN1896-2442	Pakistan	—	14,5	13,5	14,1	8,43	7,31	5,9	9,9	4,06	6,09	4,98	3,22	5,03	6,71	5,5	4,35	1,21	1,71	0,81	6,46	5,89	10,9	3,94
	MNHN1985-1934	India	f	14,6	13,5	13,9	8,62	7,59	5,89	9,95	3,97	6,05	4,81	3,36	4,96	6,46	5,5	4,34	1,23	1,67	0,86	6,46	5,88	11,1	3,82
	MNHN1985-1976	India	—	14,5	13,6	13,8	8,39	7,36	5,97	9,85	3,92	6,1	4,58	2,99	4,91	6,45	5,46	4,23	1,17	1,56	0,77	6,13	5,79	10,9	3,69
	ROM78234	India	f	14,1	13,6	14,1	7,55	6,91	5,49	9,45	4,1	6,08	5,02	3,69	5,05	6,92	5,56	4,38	1,23	1,78	0,83	5,92	6,01	10,8	3,72
	ZMB48664	Sri Lanka	m	15	13,6	14,1	8,36	7,62	6,03	9,35	4,06	6,08	4,78	3,19	4,75	6,47	5,33	4,24	1,18	1,67	0,84	6,29	5,77	10,8	—
	ZMB66996	Sri Lanka	—	15,2	14	14,4	8,61	7,63	6,2	10,1	4,2	6,32	5,01	3,14	5	6,61	5,55	4,4	1,21	1,63	0,87	6,16	5,94	11,1	3,74
<i>P. coromandra</i>	B201409 14.1	TCL	—	13	11,8	12,3	7,04	6,53	4,83	8,46	3,65	5,21	4,2	2,92	4,28	5,69	4,74	3,73	0,97	1,41	0,73	5,55	5,05	9,04	3,07
	B201409 16.6	Ngoclinh	—	13	12	12,4	6,98	6,62	4,95	8,44	3,63	5,05	4,12	3,11	4,14	5,78	4,85	3,79	0,9	1,46	0,8	5,67	5,19	9,46	3,08
	TCL 17 B016	TCL	—	12,5	11,4	11,7	6,95	6,24	4,94	7,66	3,45	5,14	3,9	2,66	3,87	5,39	4,47	3,52	0,94	1,37	0,69	5,1	4,82	8,48	2,82
	ZMMU:S-173419	Vietnam	m	12,7	11,7	12	7,25	6,58	5,24	8,54	3,51	4,95	4,09	2,88	4,13	5,71	4,71	3,69	0,95	1,4	0,77	5,36	4,96	9,29	2,83
	ZMMU:S-173421	Vietnam	m	13,5	12,4	13,1	7,34	6,5	5,22	8,39	3,66	5,3	4,29	2,94	4,49	5,82	5,08	3,98	0,96	1,46	0,77	5,75	5,34	9,58	3,32
	ZMMU:S-173430	Vietnam	m	13,4	12,4	12,8	7,24	6,69	5,35	8,5	3,66	5,39	4,27	3,06	4,49	5,84	5,01	3,88	1,06	1,53	0,74	5,61	5,27	9,78	2,96

<i>P. coromandra</i>	ZMMU:S-173431	Vietnam	m	13	12,2	12,5	7,31	6,52	5,21	8,31	3,65	5,08	4,25	2,78	4,52	5,75	4,84	3,73	0,97	1,45	0,76	5,86	5,13	9,57	2,75
	ZMMU:S-175167	Vietnam	f	13,3	12,5	12,9	7,35	6,61	5,27	8,44	3,6	5,1	4,04	2,98	4,34	5,76	5,01	3,94	0,93	1,47	0,79	5,73	5,3	9,58	3,17
	ZMMU:S-182130	Vietnam	m	13	12,1	12,6	7,3	6,43	4,98	8,41	3,54	5,05	4,17	2,74	3,99	5,5	4,73	3,73	0,9	1,43	0,75	5,21	4,95	9,31	2,95
	ZMMU:S-182135	Vietnam	m	13,2	12,2	12,6	7,49	6,71	5,33	8,73	3,55	5,32	4,29	3,05	4,47	5,7	4,87	3,8	1,09	1,54	0,73	5,86	5,16	9,58	3,03
	ZMMU:S-184690	Vietnam	m	12,9	12,2	12,6	7,28	6,38	5,18	8,41	3,41	4,87	4,27	2,86	4,15	5,52	4,52	3,56	0,9	1,35	0,74	5,62	4,88	9,42	2,92
	ZMMU:S-186715	Vietnam	f	13,1	12,2	12,6	7,37	6,6	5,18	8,38	3,57	5,16	4,31	3,12	4,4	5,84	4,98	3,87	1,02	1,48	0,84	5,56	5,35	9,46	3,01
	ZMMU:S-190736	Vietnam	m	13,2	12,2	13	7,08	6,49	5,32	8,2	3,53	5,05	4,16	2,88	4,42	5,93	4,97	3,98	0,97	1,51	0,81	5,78	5,31	9,58	2,92
	ZMMU:S-200863	Vietnam	m	13,1	12	12,3	7,18	6,63	4,98	8,21	3,5	4,93	4,11	2,98	4,39	5,69	4,85	3,76	1,05	1,48	0,74	5,47	5,13	9,52	2,96
	ZMMU:S-200864	Vietnam	m	13,5	12,5	12,8	7,46	6,69	4,61	8,4	3,75	5,41	4,22	3	4,4	5,67	5,03	3,88	1	1,44	0,79	5,49	5,33	9,9	3,06
	ZMMU:S-200869	Vietnam	f	12	11,3	11,7	6,9	6,28	4,73	7,95	3,37	5,12	4,13	2,63	3,96	5,24	4,47	3,48	0,91	1,32	0,72	4,96	4,77	8,71	2,66
	ZMMU:S-202285	Vietnam	m	13	12,2	12,7	7,17	6,76	5,22	8,38	3,59	5	4,03	2,95	4,21	5,74	4,93	3,81	1	1,45	0,82	5,9	5,25	9,48	2,8
	ZMMU:S-205511	Vietnam	f	—	—	—	7	6,49	—	8,25	3,51	5,09	4,27	2,92	4,34	5,84	4,98	3,8	1,03	1,47	0,81	5,55	5,31	9,4	2,84
	ZMMU:S-207491	Vietnam	m	12,1	11,2	11,5	6,93	6,32	4,75	7,83	3,46	4,76	3,89	2,5	3,95	5,37	4,47	3,58	0,91	1,34	0,73	4,98	4,76	8,71	2,76
	ZMMU:S-207497	Vietnam	m	12,1	11,4	11,8	6,93	6,54	4,81	7,78	3,24	4,65	3,69	2,7	3,9	5,28	4,46	3,6	0,87	1,38	0,72	5,35	4,86	8,75	2,84
<i>P. endoi</i>	AOPM MC87008	Aomori	f	12,5	11,9	12,2	7,48	6,73	4,95	8,56	3,79	5,15	4,23	2,64	4,16	5,71	4,62	3,62	0,86	1,45	0,76	5,25	4,9	9,27	3,06
	AOPM MC87032	Aomori	f	12,9	12	12,5	7,37	6,63	5,42	8,52	3,71	5,06	4,17	2,66	4,17	5,65	4,56	3,55	0,89	1,29	0,76	5,56	4,83	9,37	2,84
	AOPM MC94010	Aomori	f	13	12,1	12,6	7,65	6,61	5,06	8,55	3,54	5,03	3,98	2,59	4,17	5,51	4,58	3,68	0,91	1,32	0,74	5,75	4,86	9,42	2,89
	NMSN 21516	Japan	f	13	11,9	12,4	7,66	6,74	5,14	8,78	3,91	5,06	4,11	2,86	4,2	5,58	4,65	3,82	0,91	1,45	0,78	5,69	4,88	9,52	3,11
	NMSN 5652	Japan	m	12,8	11,9	12,4	7,48	6,95	5,08	8,61	3,76	4,92	4,01	2,64	4,14	5,63	4,39	3,43	0,86	1,37	0,73	5,23	4,63	9,26	2,91
	NMSN 5799	Japan	m	12,8	11,7	12,2	7,48	6,75	5,1	8,48	3,74	4,81	3,85	2,55	3,83	5,62	4,5	3,49	0,85	1,33	0,73	5,19	4,86	8,98	3,12
	NMSN 60785	Japan	m	13,1	11,8	12,4	7,42	6,9	5,11	8,27	3,75	4,69	3,95	2,57	4,06	5,54	4,38	3,4	0,84	1,34	0,7	5,26	4,61	8,88	2,79
	NMSN 64297	Japan	f	13,1	12,1	12,4	7,53	6,94	5,01	8,76	3,97	4,96	4,11	2,47	4,34	5,52	4,69	3,67	0,94	1,34	0,8	5,6	4,94	9,47	2,89
	NMSN 64602	Japan	m	13,2	12,1	12,6	7,6	6,89	4,8	7,75	3,91	4,73	3,89	2,72	4,08	5,41	4,48	3,52	0,9	1,31	0,7	5,29	4,74	9,19	2,8
	NMSN 71997	Japan	—	—	12,1	12,6	7,5	6,81	5,21	8,61	3,86	5,11	4,12	2,63	4,03	5,66	4,65	3,61	0,91	1,41	0,79	5,25	4,86	9,32	2,86
	ZIN59105	Japan	f	12,6	11,8	12,1	7,34	7,11	5,06	8,27	3,7	4,82	4,18	2,33	4	5,42	4,3	3,44	0,85	1,3	0,71	5,18	4,61	9,32	3,08

ZMMU:S-167221	Ethiopia	f	12,7	11,8	12	7,33	6,65	4,82	8,39	3,46	4,62	3,95	2,63	3,92	5,29	4,68	3,7	1,04	1,37	0,73	5,59	4,91	9,17	3,09
ZMMU:S-168926	Ethiopia	m	12,1	11,3	11,6	6,91	6,47	4,59	7,92	3,28	4,46	3,9	2,59	3,88	5,38	4,46	3,48	0,96	1,3	0,65	5,45	4,8	9,08	3,1
ZMMU:S-168927	Ethiopia	f	12,4	11,6	11,9	7,15	6,5	4,79	8,29	3,41	5,01	4,18	2,6	4,12	5,28	4,61	3,6	1,06	1,36	0,74	5,5	4,87	9,19	3,14
ZMMU:S-168928	Ethiopia	f	12,3	11,7	11,8	6,94	6,21	4,73	8,1	3,45	4,86	4,14	2,6	3,88	5,43	4,73	3,76	0,98	1,46	0,72	5,53	5,13	9,41	3,32
ZMMU:S-168932	Ethiopia	m	13,3	12,2	12,5	7,58	6,97	4,77	8,68	3,83	4,95	4,25	2,72	4,3	5,71	4,8	3,74	1,04	1,45	0,75	5,88	5,22	9,79	3,25
ZMMU:S-168933	Ethiopia	m	13	12,1	12,3	7,8	6,99	4,89	8,05	3,74	5,2	4,25	2,77	4,25	5,71	4,87	3,82	1,01	1,46	0,76	5,79	5,26	9,49	3,1
ZMMU:S-168934	Ethiopia	m	13,2	12,5	12,8	7,61	7,05	4,99	8,49	3,71	5,09	4,42	2,72	4,24	5,68	4,95	3,91	1,09	1,48	0,8	5,75	5,25	9,83	3,22
ZMMU:S-168935	Ethiopia	m	12,7	11,8	12	7,18	6,51	4,76	8,4	3,46	5,04	4,36	2,62	4,12	5,7	4,66	3,68	1	1,44	0,72	5,6	4,95	9,17	3,39
ZMMU:S-168936	Ethiopia	m	12,7	12,1	12,3	7,52	6,53	4,94	8,46	3,68	5,24	4,42	2,7	4,19	5,55	4,72	3,78	1	1,42	0,74	5,67	5,09	9,4	3,31
ZMMU:S-168938	Ethiopia	m	12,9	12,3	12,5	7,76	6,92	4,94	8,48	3,83	5,47	4,55	2,67	4,39	5,75	4,83	3,82	1,12	1,52	0,79	5,95	5,28	9,86	3,5
ZMMU:S-168939	Ethiopia	f	13,3	12,6	13	7,71	7,04	5,2	8,82	3,77	5,14	4,48	2,62	4,37	5,82	4,87	3,85	1,03	1,45	0,77	5,9	5,13	9,75	3,47
ZMMU:S-168940	Ethiopia	f	12,9	12,2	12,4	7,48	6,93	5,03	8,65	3,67	5,22	4,31	2,61	4,22	5,73	4,71	3,81	0,99	1,47	0,76	5,74	5,16	9,74	3,33
ZMMU:S-168941	Ethiopia	f	13,4	12,9	13	7,72	6,85	5,16	8,8	3,78	5,39	4,66	2,78	4,54	6,27	5,14	4,11	1,13	1,59	0,85	6,09	5,49	10,2	3,72
ZMMU:S-168942	Ethiopia	f	13,2	12,6	12,9	7,69	6,89	4,89	8,67	3,73	5,13	4,13	2,69	4,24	5,63	4,79	3,8	0,96	1,47	0,76	5,88	5,16	9,95	3,26
ZMMU:S-168943	Ethiopia	f	13,2	12,4	12,6	7,75	7,13	4,88	8,86	3,85	4,92	4,31	2,42	4,28	5,83	4,73	3,77	1,05	1,5	0,72	5,78	5,14	9,69	3,38
ZMMU:S-178471	Ethiopia	m	13,4	12,8	13,3	7,82	7,1	4,73	8,93	3,93	5,01	4,82	2,88	4,58	6,14	5,02	4,02	1,07	1,51	0,81	6,09	5,46	10,2	3,5
ZMMU:S-178472	Ethiopia	m	12,9	12,3	12,7	7,49	6,78	4,67	8,5	3,86	5,26	4,59	2,82	4,32	5,72	4,82	3,78	1,04	1,55	0,75	5,84	5,24	9,64	3,29
ZMMU:S-178763	Ethiopia	m	13,1	12,3	12,7	7,51	6,9	4,89	8,58	3,97	5,24	4,52	2,83	4,4	5,77	5,05	4,04	1,08	1,5	0,76	5,81	5,46	9,75	3,45
ZMMU:S-181670	Ethiopia	m	12,7	11,6	11,9	7,14	6,69	5,03	8,34	3,61	4,99	4	2,83	3,9	5,37	4,56	3,61	0,91	1,31	0,73	5,35	4,88	8,97	2,97
ZMMU:S-198119	Ethiopia	m	12,8	11,5	12,3	7,27	6,88	4,92	8,19	3,68	4,81	3,96	2,62	3,93	5,39	4,7	3,72	1,06	1,43	0,71	5,4	5,09	9,26	2,8

<i>P. indicus</i>	MNH9.1.4.73	Mangalore	m	15,2	14,2	14,5	8,59	7,58	6,17	6,37	4,25	6,58	5,14	3,47	5,32	7,1	5,76	4,54	1,36	1,67	0,88	6,48	6,13	11,4	3,68
<i>P. javanicus</i>	Abe 56337	Thailand	f	12,1	11,1	11,6	6,82	6,38	4,56	7,67	3,34	4,42	3,82	2,46	4,07	5,23	4,41	3,53	0,89	1,35	0,74	5,22	4,63	8,82	2,77
	HNHM2014.11.18	N. Cambodia	—	13,2	12,6	12,9	7,61	6,7	5,05	8,82	3,62	5,33	4,34	2,79	4,54	6,07	5,13	4,08	1,08	1,61	0,78	5,97	5,44	10,3	3,28
	IEBR M-1174	Ninh Binh	—	12,5	11,3	11,9	7,07	6,46	5,1	8,39	3,67	5,09	4,11	2,59	3,79	5,46	4,4	3,46	0,86	1,34	0,73	5,39	4,57	8,67	2,77
	MNHN1868-1457	Xiangxi	—	12,9	12	12,4	7,81	7,09	5,13	8,73	3,97	5,06	4,15	2,95	4,12	5,61	4,6	3,74	0,84	1,31	0,72	5,45	4,91	9,57	3,31
	MNHN1878-1973	Java	—	13,1	12	12,4	7,6	6,91	5,03	8,63	3,69	5,12	4,39	3	4,32	6,09	4,75	3,7	1,02	1,48	0,75	5,49	5,11	9,55	3,08
	NTS2018.104	Saola	—	12,7	11,7	12,2	7,36	6,33	4,83	8,38	3,56	4,93	4,16	2,69	3,98	5,42	4,59	3,49	0,9	1,28	0,7	5,39	4,73	9,12	2,96
	NTS2018.107	Saola	—	12,9	11,8	12,3	7,33	6,76	5,27	8,89	3,77	5,51	4,18	2,98	4,21	5,79	4,56	3,56	0,9	1,36	0,7	5,37	4,9	9,38	3,05
	NTS2018.98	Saola	—	13	12	12,6	7,63	6,67	5,1	8,97	3,78	5,55	4,3	2,89	4,18	5,72	4,63	3,55	0,95	1,31	0,72	5,6	4,77	9,08	3,23
	ROM86312	Indonesia	m	13,4	12,2	12,8	7,73	6,87	5,05	8,65	3,76	5,16	4,32	2,72	4,3	5,76	4,89	3,88	1,04	1,42	0,74	5,69	5,17	9,47	2,87
	ROM86318	Indonesia	f	13,1	11,9	12,3	7,73	6,89	5,32	8,9	3,97	5,18	4,38	2,86	4,53	6,15	4,79	3,73	1,04	1,57	0,79	5,74	5,16	9,42	2,96
	ROM86319	Indonesia	f	13	11,7	12,4	7,5	6,72	5,16	8,42	3,78	5,09	4,25	2,78	4,35	5,72	4,72	3,69	0,97	1,43	0,73	5,47	5,04	9,46	3,11
	ROM86399	Indonesia	m	13,2	12,1	13	7,87	6,87	5,42	8,89	3,9	5,47	4,6	3,16	4,41	5,96	4,87	3,8	1	1,38	0,74	5,82	5,19	9,68	3,16
	ROM86451	Indonesia	f	13,2	12,1	12,6	7,74	6,59	5,08	8,65	3,77	5,25	4,3	2,87	4,33	5,56	4,79	3,67	1,07	1,36	0,7	5,76	5,09	9,78	2,84
	SVK23-109	Vietnam	f	13,1	11,7	12,3	7,66	6,8	5,05	8,88	3,8	5,17	4,39	2,83	4,16	5,77	4,53	3,53	0,89	1,41	0,75	5,29	4,82	9,22	3,06
	SVK23-123	Vietnam	f	13	12,2	12,7	7,67	6,73	5,21	9,11	3,8	5,42	4,38	2,9	4,54	6,08	4,63	3,59	0,98	1,45	0,78	5,44	4,96	9,56	2,8
	ZMB22232	Java	—	13,2	12,2	12,7	7,61	6,88	5,32	8,86	3,81	4,91	4,44	2,75	4,49	5,97	4,85	3,77	1,07	1,49	0,73	5,02	5,17	9,5	3,22
	ZMB2549	Java	—	13,2	12,2	12,5	7,38	6,91	5,21	8,6	3,67	5,01	4,61	2,73	4,42	5,92	4,8	3,78	1,08	1,5	0,73	5,47	5,11	9,65	3,19
	ZMB66967	Java	—	13,2	11,8	12,2	7,51	7,12	5,17	9,05	3,76	5,08	4,52	2,86	4,49	6,16	4,81	3,82	1,08	1,51	0,73	5,38	5,06	9,4	3,11
	ZMMU:S-173373	Vietnam	m	13	12,1	12,3	7,79	7,18	5,11	8,77	4,08	5,53	4,53	2,78	4,58	5,81	4,87	3,75	1,13	1,37	0,81	5,68	5,11	9,65	2,86
	ZMMU:S-173375	Vietnam	f	13,4	12,6	12,9	7,8	6,72	5,15	8,94	3,79	5,33	4,44	2,84	4,55	6,05	5,08	3,9	1,06	1,56	0,78	5,68	5,36	10,1	3,23
	ZMMU:S-173379	Vietnam	m	13,1	12,4	12,6	7,93	6,96	5,13	9,08	3,95	5,72	4,63	2,75	4,59	6	5,02	3,9	1,09	1,55	0,77	5,79	5,4	10,1	3,14
	ZMMU:S-173461	Vietnam	—	12,9	12,2	12,5	7,72	6,75	4,87	8,75	3,76	5,23	4,5	3,01	4,42	5,83	4,74	3,7	1,11	1,44	0,71	5,44	5,1	9,63	3
	ZMMU:S-191949	Vietnam	m	13,4	12,6	13,2	7,7	6,76	5,43	8,89	3,8	5,33	4,33	3,07	4,43	5,86	4,95	3,81	1,05	1,4	0,69	5,71	5,26	9,75	3,11
	ZMMU:S-197024	Vietnam	f	12,8	11,7	12	7,27	6,55	5,03	8,84	3,44	5,26	4,42	2,94	4,23	5,82	4,52	3,52	0,91	1,4	0,72	5,3	4,77	9,29	3,16
	ZMMU:S-197032	Vietnam	f	13	11,8	12,2	7,37	6,65	5,14	8,93	3,76	5,35	4,3	2,99	4,26	5,84	4,57	3,53	0,93	1,39	0,73	5,39	4,79	9,3	—
	ZMMU:S-197034	Vietnam	f	12,5	11,8	12,2	7,45	6,63	5,1	8,92	3,58	5,61	4,61	2,99	4,57	6	4,52	3,51	0,97	1,44	0,73	5,45	4,83	9,28	3,16
	ZMMU:S-200524	Vietnam	f	12,6	11,9	12,4	7,68	6,7	5,28	8,61	3,58	5,19	4,27	2,7	4,22	5,81	4,56	3,58	0,82	1,39	0,71	5,26	4,86	9,35	3,35

<i>P. javanicus</i>	ZMMU:S-202228	Vietnam	f	12,6	11,7	12	7,18	6,51	5,21	8,68	3,62	4,88	3,99	2,64	4,04	5,67	4,5	3,51	0,89	1,39	0,69	5,08	4,75	8,97	2,96
	ZMMU:S-202239	Vietnam	f	12,1	11,5	11,9	7,15	6,54	5,07	8,38	3,7	4,91	4	2,72	4,19	5,63	4,56	3,56	0,93	1,38	0,72	5,17	4,89	9	3,01
	ZMMU:S-202245	Vietnam	f	11,8	10,8	11,3	6,68	6,23	4,74	8,2	3,48	4,94	4,06	2,66	4,03	5,53	4,24	3,32	0,87	1,31	0,69	4,62	4,47	8,63	2,89
	ZMMU:S-205508	Vietnam	f	13,1	12,1	12,4	7,47	6,71	5,28	8,7	3,61	5,34	4,39	2,96	4,34	5,97	4,71	3,68	1	1,5	0,75	5,27	4,97	9,48	2,94
	ZMMU:S-205509	Vietnam	f	13,1	11,6	12,1	7,57	6,8	5,35	8,3	3,74	5,16	4,51	2,92	4,31	5,86	4,53	3,51	0,96	1,36	0,68	5,11	4,81	9,11	2,77
	ZMMU:S-205512	Vietnam	f	12,7	11	12,4	7,35	6,52	5,1	8,85	3,36	4,91	4,25	2,93	4,27	5,81	4,55	3,55	0,97	1,42	0,7	5,24	4,89	9,35	3,08
	ZMMU:S-205530	Vietnam	f	12,3	10,9	11,3	6,82	6,35	5,04	8,03	3,62	4,69	4,08	2,85	4,07	5,29	4,12	3,19	0,83	1,2	0,74	4,68	4,32	8,4	2,8
	ZMMU:S-206452	Sumatra	—	13,3	12,4	13,1	7,89	6,91	5,28	8,99	3,68	5,48	4,51	2,89	4,41	5,76	4,85	3,74	0,94	1,31	0,74	5,58	5,12	9,7	3,09
	ZRC 4.5599	Java	—	13,5	12,6	13,1	7,6	6,9	5,19	8,88	3,8	5,43	4,35	2,91	0,49	6,15	4,9	3,81	1,08	1,53	0,74	5,63	5,02	10	2,93
	ZRC 4.5600	Java	—	13	11,9	12,4	7,48	6,93	5,4	8,6	3,65	5,12	4,16	2,62	4,19	5,59	4,66	3,69	0,98	1,35	0,67	5,48	4,91	9,53	2,77
<i>P. kuhlii</i>	ZRC 4.5601	Java	—	13,1	12	12,5	7,39	6,81	4,95	8,32	3,57	5,19	4,11	2,63	4,19	5,57	4,65	3,71	0,96	1,38	0,72	5,59	4,98	9,34	2,88
	NMP 48372	Iran	f	12,4	11,9	12	7,21	6,35	4,69	8,21	3,46	4,86	3,89	2,51	4,04	5,45	4,68	3,66	1,1	1,46	0,7	5,44	5,03	9	3,12
	NMP 48456	Iran	m	12,5	12	12,2	7,4	6,52	4,81	8,31	3,41	4,92	3,8	2,57	3,94	5,13	4,73	3,72	1,04	1,35	0,7	5,5	5,06	9,3	3,08
	ROM75671	Iraq	f	13,3	12,4	12,8	7,47	6,56	4,92	8,37	3,5	5,19	4,11	2,34	3,94	5,41	4,82	3,82	1,04	1,38	0,74	6,21	5,14	9,51	3,03
	ZIN80806	Kazakhstan	f	14,1	13	13,5	7,76	6,69	4,91	8,77	3,51	4,72	4,11	2,76	4,34	5,76	5,07	4	1,18	1,49	0,75	6,08	5,45	9,99	3,38
	ZMMU:S-108439	Caucasus	m	13,4	12,7	13	7,84	6,76	4,66	8,63	3,66	5,01	4,19	2,69	4,13	5,71	5	3,96	1,11	1,45	0,74	6,05	5,42	9,8	3,44
	ZMMU:S-108447	Caucasus	m	13,4	12,6	12,8	7,84	6,78	4,87	8,64	3,72	4,47	4,25	2,65	4,24	5,69	4,97	3,91	1,11	1,52	0,71	6,11	5,25	9,71	3,23
	ZMMU:S-108453	Caucasus	f	13,5	12,7	13	7,84	6,77	4,87	8,71	3,62	4,72	4,21	2,56	4,31	5,71	4,91	3,87	1,1	1,48	0,71	5,98	5,25	9,91	3,47
	ZMMU:S-149478	Azerbaijan	m	13,5	12,9	13,1	7,78	7,01	5,18	8,82	3,78	5,43	4,24	2,88	4,26	5,71	5,02	3,92	1,09	1,52	0,75	6,23	5,36	10	3,23
	ZMMU:S-149480	Caucasus	f	13,1	12,8	13	7,92	6,52	4,7	8,67	3,46	4,84	4,26	2,45	4,24	5,71	5,01	3,98	1,1	1,45	0,7	6,04	5,37	9,9	3,15
	ZMMU:S-166217	Caucasus	m	13	12,5	12,7	7,32	6,63	4,82	8,29	3,64	4,31	4,12	2,73	3,98	5,36	4,88	3,8	1,06	1,4	0,69	5,49	5,26	9,4	3,36
	ZMMU:S-166218	Krasnodar	m	13,6	12,8	13,3	7,71	6,61	5,08	8,66	3,56	5,21	4,22	2,7	4,18	5,78	4,99	3,95	1,11	1,55	0,77	5,94	5,35	9,76	3,33
	ZMMU:S-167379	Krasnodar	m	13,5	12,7	13,1	7,59	6,48	5,01	8,72	3,55	4,94	4,23	2,67	4,31	5,71	5,04	3,97	1,13	1,47	0,74	6,06	5,39	9,6	3,22
	ZMMU:S-204934	Kalmykia	m	13,8	13,2	13,6	8,07	6,9	5,17	8,93	3,59	4,91	4,27	3,02	4,46	5,89	5,07	3,96	1,16	1,54	0,77	5,93	5,57	10,2	3,49
	ZMMU:S-204935	Kalmykia	m	13,7	12,6	13,3	7,71	6,5	5,32	8,78	3,56	4,96	4,11	2,77	4,19	5,49	4,98	3,86	1,05	1,37	0,68	6,09	5,37	10	3,47

<i>P. kuhlii</i>	ZMMU:S-4199	Iran	—	13,1	12,5	12,8	7,47	6,53	4,83	8,51	3,44	4,98	4,12	2,72	4,2	5,59	4,88	3,75	1,1	1,46	0,72	5,98	5,26	9,66	3,2
	ZMMU:S-4200	Iran	—	13,2	12,4	12,8	7,45	6,63	4,88	8,4	3,46	5,11	4,19	2,68	4,19	5,72	4,98	3,94	1,15	1,6	0,77	6,1	5,27	9,5	3,1
	ZMMU:S-4201	Iran	—	12,8	12,1	12,6	7,29	6,22	4,84	8,35	3,31	4,78	4,14	2,55	4,17	5,63	4,88	3,85	1,06	1,52	0,71	6,05	5,08	9,41	3,02
	ZMMU:S-4202	Iran	—	12,9	12,3	12,5	7,47	6,38	4,86	8,42	3,38	4,63	4,08	2,47	4,14	5,58	4,96	3,9	1,17	1,52	0,73	6,1	5,32	9,52	3,05
	ZMMU:S-4203	Iran	—	12,8	12	12,1	7,15	6,26	4,78	8,08	3,32	4,87	3,84	2,48	3,89	5,32	4,64	3,66	1,06	1,4	0,71	5,92	4,94	9,15	3,01
	ZMMU:S-4204	Iran	—	12,8	12,1	12,3	7,32	6,44	4,48	8,34	3,36	4,66	4,11	2,35	4,09	5,56	4,87	3,89	1,03	1,51	0,73	5,79	5,27	9,39	3,22
<i>P. minus</i>	MNH98.5.5.6	—	m	11,4	10,5	10,9	6,62	6,23	4,55	7,69	3,2	4,51	3,7	2,25	3,62	4,9	4,01	3,18	0,83	1,28	0,66	4,36	4,26	7,97	2,79
	ROM37378	Pakistan	m	11,2	10,1	10,5	6,42	6	4,39	7,6	3,45	4,45	3,59	2,1	3,58	4,88	3,71	2,95	0,7	1,2	0,58	4,29	4,04	7,64	2,53
	ROM37379	Pakistan	f	11,3	10,5	10,8	6,52	6,11	4,34	7,64	3,5	4,53	3,88	1,99	3,7	4,88	3,79	3,02	0,72	1,25	0,6	4,38	4,14	8,04	2,63
	ROM37380	Pakistan	f	11,1	10,1	10,4	6,25	5,91	4,32	7,25	3,39	4,53	3,63	1,99	3,67	4,92	3,85	3,08	0,73	1,27	0,62	4,53	4,08	7,82	2,51
	ROM37382	Pakistan	m	11	10,3	10,5	6,57	6,02	4,45	7,25	3,46	4,27	3,45	2,03	3,54	4,95	3,89	3,04	0,88	1,26	0,61	4,39	4,21	7,75	2,44
<i>P. murrayi</i>	ZRC 4.7378	Christmas Island	—	12,1	10,8	11,2	6,68	5,99	4,77	7,39	3,34	4,68	3,63	2,44	3,79	4,87	4,26	3,29	0,89	1,2	0,65	5,09	4,45	8,72	2,53
	ZRC 4.7379	Christmas Island	—	12,4	10,9	11,3	6,72	6,03	4,88	7,28	3,23	4,45	3,8	2,34	3,81	5,19	4,31	3,35	0,9	1,29	0,66	5,17	4,45	8,53	2,79
	ZRC 4.7380	Christmas Island	—	11,7	10,7	11,2	6,67	6,04	4,97	7,39	3,35	4,41	3,81	2,61	3,71	4,99	4,33	3,32	0,92	1,26	0,71	5,25	4,49	8,85	2,65
	ZRC 4.7381	Christmas Island	—	11,9	11	11,3	6,76	6,07	4,87	7,38	3,17	4,36	3,65	2,36	3,7	4,81	4,28	3,32	0,93	1,19	0,68	5,19	4,4	8,28	2,44
	ZRC 4.7383	Christmas Island	—	11,5	10,5	10,8	6,62	6,06	4,45	7,29	3,23	4,16	3,58	2,26	3,61	4,94	4,13	3,24	0,92	1,22	0,66	4,93	4,35	7,96	2,38
	ZRC 4.7383	Christmas Island	—	11,9	11	11,3	6,65	6,1	5,1	7,32	3,23	4,46	3,49	2,46	3,64	5,07	4,37	3,36	0,85	1,37	0,74	5,01	4,51	8,45	2,42
	ZRC 4.7385	Christmas Island	—	11,9	10,7	11	6,58	6,04	4,87	7,32	3,23	4,21	3,63	2,35	3,83	4,99	4,23	3,31	0,84	1,26	0,69	5,05	4,58	8,32	2,47
	ZRC 4.7854	Christmas Island	—	12,2	10,8	11,4	6,6	5,74	4,73	7,24	3,11	4,45	3,59	2,28	3,54	4,85	4,22	3,27	0,81	1,23	0,7	4,87	4,39	8,37	2,49
	ZRC 4.7855	Christmas Island	—	12,1	10,9	11,5	6,66	6,23	4,96	7,28	3,27	4,36	3,69	2,38	3,62	4,95	4,24	3,26	0,84	1,19	0,66	4,95	4,41	8,5	2,47
	ZRC 4.7857	Christmas Island	—	12	10,9	11,2	6,79	6,21	4,7	7,45	3,37	4,41	3,76	2,5	3,85	4,99	4,28	3,3	0,86	1,22	0,66	5,14	4,46	8,27	2,66
<i>P. nathusii</i>	ZMMU:S-108709	Moscow	m	13,5	12,4	12,9	7,48	7,2	5,01	8,45	3,92	4,77	4,25	2,76	4,05	5,27	4,43	3,38	0,84	1,18	0,65	5,45	4,83	9,54	2,82
	ZMMU:S-108729	Moscow	f	13,6	12,3	12,9	7,48	7,24	4,75	8,24	4,02	4,96	4,36	3,24	3,94	5,38	4,65	3,57	0,8	1,25	0,72	5,39	4,96	9,42	2,65

<i>P. nathusii</i>	ZMMU:S-108731	Azerbaijan	m	13,4	12,2	13	7,68	7,21	4,77	8,06	3,92	4,93	4,06	3,09	3,87	4,99	4,45	3,42	0,81	1,19	0,69	5,39	4,75	9,44	2,81
	ZMMU:S-108743	Azerbaijan	m	13	11,8	12,5	7,09	7,01	4,96	7,77	3,67	4,58	3,91	2,89	3,83	5,06	4,4	3,36	0,81	1,13	0,66	5,28	4,8	9,21	2,91
	ZMMU:S-108905	Saratov	f	13,5	12,2	12,8	7,26	6,98	4,91	8,18	3,84	4,93	4,32	2,85	4,05	5,39	4,68	3,61	0,94	1,26	0,75	5,55	4,91	9,46	2,67
	ZMMU:S-158565	Moscow	m	13,4	12	12,6	7,43	7,12	5,01	8,3	3,88	4,63	3,97	2,8	3,86	5,05	4,37	3,35	0,78	1,18	0,68	4,74	4,68	9,24	2,74
	ZMMU:S-161715	Moscow	f	13,7	12,7	13,2	7,69	7,18	5,14	8,33	4,07	4,91	4,47	2,92	4,13	5,44	4,62	3,53	0,8	1,24	0,73	5,63	5,01	9,65	2,68
	ZMMU:S-163665	Moscow	f	13,4	12,3	12,8	7,64	7,3	5,03	8,41	3,76	5,18	4,51	3,01	4,21	5,42	4,59	3,47	0,95	1,21	0,7	5,43	4,82	9,55	2,78
	ZMMU:S-164040	Belarus	m	13,6	12,5	13,2	7,45	6,91	5,27	8,01	3,87	4,95	4,2	3,14	4,11	5,27	4,77	3,6	0,89	1,22	0,76	5,36	4,98	9,46	2,82
	ZMMU:S-166113	Moscow	m	13,4	12,3	12,8	7,35	7,27	4,91	8,45	3,9	4,9	4,14	2,95	3,99	5,11	4,63	3,4	0,9	1,18	0,7	5,39	4,82	9,32	2,77
	ZMMU:S-168810	Penza	f	13,6	12,3	12,8	7,57	7,22	5,09	8,28	3,91	4,77	4,16	2,77	3,94	5,16	4,47	3,39	0,82	1,22	0,74	5,37	4,72	9,24	2,53
	ZMMU:S-169757	Krasnodar	f	13,7	12,5	13,2	7,58	7,06	5,03	8,09	3,93	4,83	4,13	2,91	3,86	5,33	4,61	3,54	0,83	1,3	0,76	5,53	4,83	9,44	2,58
	ZMMU:S-169758	Krasnodar	f	13,6	12,3	13	7,52	7,26	5,05	8,13	4,13	5,03	4,35	3,11	4,24	5,08	4,42	3,35	0,92	1,17	0,63	5,09	4,73	9,45	2,66
	ZMMU:S-175316	Krasnodar	m	13,5	12,2	12,9	7,56	7,26	4,91	8,01	3,94	5,11	4,21	3,08	3,91	5,05	4,55	3,4	0,83	1,28	0,74	5,54	4,92	9,5	2,9
	ZMMU:S-175316	Krasnodar	m	13,7	12,3	13,1	7,52	6,92	4,94	8,02	3,89	5,07	4,16	3,25	3,91	5,03	4,56	3,42	0,87	1,23	0,71	5,13	4,9	9,44	2,81
	ZMMU:S-176090	Voronezh	f	13,4	12,4	13	7,46	7,38	4,91	8,13	3,94	4,64	4,08	2,99	4,09	5,31	4,56	3,45	0,82	1,33	0,71	5,39	4,85	9,4	2,85
	ZMMU:S-183034	Bryansk	m	13,4	12	12,8	7,37	6,88	4,86	8,12	3,76	4,75	4,1	3,02	3,94	5,17	4,45	3,45	0,83	1,24	0,69	5,09	4,74	9,17	2,77
	ZMMU:S-204888	Moscow	m	13,2	12,2	12,7	7,22	6,89	5,06	8,1	3,9	4,89	4,24	2,93	4,12	5,36	4,6	3,48	0,95	1,21	0,71	4,94	4,9	9,3	2,85
	ZMMU:S-4221	Moscow	f	13,6	12,5	12,9	7,64	7,14	4,96	8,5	3,92	4,95	4,27	3,01	3,9	5,26	4,55	3,4	0,83	1,27	0,69	5,43	4,83	9,52	2,81
	ZMMU:S-4222	Moscow	m	13,7	12,4	13,1	7,56	6,99	5,09	8,27	3,92	5,01	4,2	3,04	4,12	5,25	4,51	3,46	0,89	1,22	0,69	5,53	4,85	9,41	2,86
	ZMMU:S-7792	Sochi	m	13,5	12,2	12,9	7,45	6,89	4,82	7,89	3,65	4,86	4,2	3,13	3,93	5,15	4,47	3,44	0,81	1,27	0,67	5,29	4,74	9,41	2,99
	ZMMU:S-94751	Uralsk	f	13	12,2	12,7	7,21	6,97	4,89	8,05	3,69	4,81	4,21	2,74	4,06	5,35	4,68	3,52	0,92	1,27	0,71	5,48	5,01	9,34	2,42
<i>P. paterculus</i>	ROM107732	Vietnam	f	11,7	11,3	11,4	6,98	6,25	4,69	8,07	3,28	4,89	4,09	2,45	4,03	5,41	4,45	3,48	0,97	1,37	0,61	5,37	4,8	8,71	2,98
	ROM107747	Vietnam	f	12,2	11,4	11,6	6,84	6,36	4,67	8,03	3,32	5,09	4,07	2,55	4,27	5,55	4,57	3,55	0,96	1,41	0,72	5,26	4,83	8,9	3,1

<i>P. pipistrellus</i>	ZMMU:S-108585	Kazakhstan	f	11,6	10,9	11,3	6,63	6,12	4,6	7,33	3,39	4,53	3,77	2,44	3,39	4,67	4,14	3,27	0,82	1,2	0,63	4,95	4,33	8,18	2,45
	ZMMU:S-12481	Tadjikistan	—	11,5	10,8	11	6,67	6,35	4,48	7,54	3,53	4,7	3,88	2,34	3,72	5,02	4,21	3,32	0,84	1,25	0,68	5	4,36	8,15	2,51
	ZMMU:S-12483	Tadjikistan	—	11,7	11	11,3	6,7	6,07	4,36	7,33	3,47	4,7	3,74	2,38	3,63	4,91	4,26	3,32	0,86	1,26	0,66	5,21	4,47	8,26	2,48
	ZMMU:S-135848	Kazakhstan	f	11,9	11,2	11,5	6,83	6,46	4,68	7,39	3,61	4,78	3,75	2,5	3,64	5,05	4,31	3,4	0,87	1,31	0,71	5,18	4,58	8,46	2,61
	ZMMU:S-163664	Moscow	f	12	11,2	11,5	6,97	6,38	4,65	7,64	3,67	4,33	3,71	2,61	3,67	4,73	4,25	3,25	0,86	1,16	0,68	4,96	4,45	8,32	2,53
	ZMMU:S-166208	Tuapse	f	12	11,1	11,5	6,8	6,34	4,46	7,51	3,53	4,38	3,86	2,4	3,64	5,03	4,35	3,43	0,84	1,23	0,67	5,12	4,62	8,42	2,46
	ZMMU:S-166211	Tuapse	f	11,5	10,9	11,2	6,54	6,14	4,34	7,19	3,41	4,23	3,69	2,46	3,43	4,88	4,27	3,34	0,89	1,26	0,68	4,99	4,55	8,17	2,47
	ZMMU:S-168990	Uzbekistan	m	11,7	10,9	11,5	6,79	6,37	4,45	7,48	3,71	4,8	3,69	2,33	3,72	4,93	4,18	3,26	0,84	1,26	0,66	4,8	4,45	8,18	2,57
	ZMMU:S-168991	Nalchik	—	12,2	11,4	11,7	6,82	6,39	4,74	7,61	3,55	4,51	3,71	2,41	3,66	4,89	4,42	3,36	0,89	1,22	0,65	5,42	4,69	8,58	2,59
	ZMMU:S-169735	Utrish	m	11,9	11,2	11,7	6,64	6,24	4,64	7,34	3,58	4,53	3,75	2,33	3,57	4,9	4,24	3,28	0,83	1,13	0,66	5,37	4,51	8,4	2,62
	ZMMU:S-173326	Olginka	m	11,8	11	11,3	6,68	6,36	4,57	7,32	3,53	4,36	3,91	2,25	3,74	4,96	4,36	3,41	0,92	1,29	0,68	5,13	4,58	8,3	2,5
	ZMMU:S-176096	Voronezh	f	11,9	11	11,5	6,78	6,39	4,5	7,5	3,37	4,55	3,65	2,53	3,56	4,83	4,09	3,13	0,78	1,18	0,67	4,78	4,32	8,33	2,44
	ZMMU:S-180542	Geneve	f	11,9	11,1	11,5	6,73	6,28	4,57	7,35	3,55	4,57	3,59	2,56	3,36	4,94	4,28	3,33	0,74	1,29	0,64	4,88	4,56	8,34	2,51
	ZMMU:S-180543	Geneve	f	12,1	11,2	11,5	6,94	6,56	4,69	7,64	3,54	4,69	3,82	2,51	3,57	5,13	4,3	3,37	0,83	1,29	0,64	5,2	4,57	8,43	2,53
	ZMMU:S-71110	Kirgizstan	—	11,9	11,2	11,5	6,67	6,25	4,53	7,63	3,54	4,72	3,71	2,42	3,66	4,9	4,32	3,42	0,9	1,28	0,67	5,09	4,61	8,4	2,54
<i>P. cf. pipistrellus</i>	ZMMU:S-104737	PTZ	f	13,1	11,9	12,6	7,38	7,08	4,87	8,04	4,02	5,03	4,27	2,9	4,05	5,43	4,38	3,31	0,87	1,21	0,73	5,06	4,72	9,19	2,77
<i>P. pygmaeus</i>	ZMMU:S-12465	Moscow	f	11,5	10,6	10,9	6,69	6,22	4,34	7,25	3,25	4,21	3,48	2,36	3,4	4,63	3,91	3,05	0,77	1,17	0,61	4,68	4,25	8,09	2,37
	ZMMU:S-166212	Tuapse	m	10,9	11,3	11,8	6,47	6,17	4,55	7,33	3,44	4,31	3,5	2,28	3,48	4,66	4,17	3,17	0,82	1,15	0,62	4,8	4,47	8,33	2,36
	ZMMU:S-166215	Tuapse	f	11,5	10,9	11,1	6,7	6,21	4,51	7,41	3,53	4,55	3,66	2,34	3,58	4,89	4,22	3,32	0,82	1,28	0,68	5,02	4,45	8,39	2,42
	ZMMU:S-167244	Archeda	f	11,7	10,8	11,2	6,69	6,18	4,79	7,23	3,55	4,59	3,46	2,37	3,52	4,91	4,06	3,17	0,7	1,13	0,62	4,82	4,31	8,15	2,35

<i>P. pygmaeus</i>	ZMMU:S-167245	Archeda	f	11,7	10,9	11,2	6,68	5,95	4,48	7,43	3,39	4,58	3,8	2,47	3,65	4,92	4,17	3,23	0,82	1,15	0,67	5,15	4,42	8,25	2,37
	ZMMU:S-167247	Archeda	m	11,3	10,4	10,7	6,41	6,17	4,24	7,23	3,41	4,37	3,47	2,25	3,26	4,71	4	3,15	0,71	1,16	0,66	4,78	4,2	7,95	2,26
	ZMMU:S-175459	Maikop	f	11,6	10,8	11,2	6,65	6,19	4,67	7,33	3,36	4,51	3,74	2,34	3,42	4,74	3,95	3,11	0,79	1,11	0,56	4,74	4,25	8,05	2,27
	ZMMU:S-176092	Voronezh	f	11,6	10,9	11,2	6,7	6,21	4,53	7,3	3,35	4,36	3,54	2,31	3,53	4,79	4,12	3,19	0,75	1,17	0,6	4,89	4,4	8,36	2,39
	ZMMU:S-176094	Voronezh	f	11,4	10,7	11,1	6,66	6,28	4,49	7,42	3,52	4,38	3,48	2,28	3,55	4,75	4,04	3,15	0,78	1,17	0,62	4,74	4,34	8,12	2,44
	ZMMU:S-176095	Voronezh	f	11,7	10,8	11,2	6,7	6,12	4,43	7,17	3,29	4,35	3,48	2,34	3,38	4,74	4,05	3,16	0,76	1,1	0,62	4,9	4,27	8,22	2,36
	ZMMU:S-180207	Bryansk	f	12,2	11,4	11,8	6,92	6,28	4,77	7,45	3,53	4,32	3,69	2,35	3,64	5,01	4,18	3,25	0,81	1,19	0,63	5,22	4,45	8,6	2,52
	ZMMU:S-180215	Bryansk	f	11,7	10,8	11,1	6,67	6,12	4,53	7,28	3,39	4,47	3,54	2,25	3,41	4,65	4,01	3,1	0,73	1,15	0,61	4,8	4,22	8,15	2,35
	ZMMU:S-180522	Geneve	f	11,6	10,6	11	6,67	6,2	4,45	7,19	3,52	4,47	3,52	2,23	3,31	4,71	4,12	3,19	0,76	1,21	0,61	4,78	4,36	8	2,24
	ZMMU:S-56330	Chechnya	f	11,5	10,7	11,1	6,61	6,28	4,48	7,38	3,36	4,36	3,36	2,33	3,3	4,56	3,92	3,01	0,74	1,06	0,6	4,62	4,15	8,15	2,28
<i>P. raptor</i>	2007.21.1.	Hong-Kong	—	15	14	14,3	8,41	7,54	5,54	10,3	3,99	6,15	4,99	3,46	5,07	6,7	5,7	4,48	1,21	1,73	0,87	6,66	6,16	11,5	3,83
	MNH4.6.8.7	Tonkin	m	14,4	13,7	13,9	8,19	7,66	5,55	—	3,89	6,34	5,13	3,28	4,81	6,94	5,72	4,48	1,17	1,78	0,91	6	6,02	11,1	3,73
	MNHN1948-368	Tran Ninh	—	13,8	13,1	13,4	7,82	7,07	5,59	9,4	4,05	5,78	5,05	3,13	4,89	6,54	5,34	4,25	1,24	1,65	0,85	5,69	5,78	10,6	3,8
	ZMMU:S-201844	Vietnam	f	14,8	13,9	14,2	8,16	7,17	5,52	10	3,83	5,85	4,78	3,09	4,98	6,81	5,51	4,31	1,18	1,71	0,84	6,02	5,92	11,2	3,68
<i>P. rusticus</i>	ZMMU:S-210843	Vietnam	f	15,1	14,1	14,5	8,2	7,04	5,59	9,77	3,84	5,89	4,66	3,05	5,07	6,9	5,7	4,56	1,23	1,81	0,93	6,47	6,15	11,2	3,64
	ZMMU:S-167223	Ethiopia	f	11,2	10,6	11	6,83	6,14	4,47	7,67	3,48	4,72	3,65	2,41	3,68	4,85	3,89	3,04	0,82	1,19	0,62	4,84	4,16	8,34	2,63
	ZMMU:S-181673	Ethiopia	m	12,2	11,4	11,7	7,11	6,3	4,95	7,96	3,44	4,51	4,01	2,6	4,09	5,46	4,55	3,59	0,96	1,38	0,65	5,25	4,9	9,08	2,75
<i>P. sp.</i>	ZMMU:S-181674	Ethiopia	f	12,6	11,7	12,1	7,17	6,29	4,91	7,95	3,39	4,79	4,04	2,74	3,84	5,12	4,41	3,49	0,9	1,35	0,66	5,25	4,75	8,96	2,9
	NSM 54-45490	Chanthaburi, Klung	f	13,5	12,7	13,1	8,13	7,06	5,37	9,4	3,75	5,6	4,6	3,11	4,7	6,28	5,13	3,98	1,09	1,6	0,8	6,21	5,49	10,2	3,52
	NSM 54-45491	Chanthaburi, Klung	f	13,9	12,8	13,2	8,01	6,97	5,31	9,26	4,02	5,4	4,59	3,12	4,67	6,11	5,03	3,88	1,13	1,58	0,81	5,56	5,32	10,1	3,41
	NSM 54-45495	Chanthaburi, Klung	m	13	12,1	12,4	7,55	6,7	5,08	8,66	3,78	5,19	4,27	2,99	4,23	5,7	4,83	3,73	1,05	1,38	0,71	5,81	5,2	9,74	3,4
<i>P. sp.</i>	NSM 54-45497	Chanthaburi, Klung	m	13,2	12,3	12,5	7,87	6,86	5,36	8,87	3,95	5,23	4,35	2,86	4,59	5,92	4,8	3,78	1,05	1,51	0,71	5,76	5,27	9,57	3,21

<i>P. sp.</i>	ROM107772	Vietnam	m	13,9	13,1	13,5	7,82	6,75	5,31	9,27	3,75	5,42	4,62	2,88	4,93	6,15	5,45	4,27	1,26	1,57	0,82	6,39	5,82	10,7	3,44
	ZMB3246	Java	—	12,3	11,4	11,7	7,76	6,89	4,93	8,55	3,7	4,98	4,13	2,83	4,16	5,34	4,36	3,35	0,95	1,26	0,7	5,09	4,71	9,13	2,95
	ZMB67007	India	—	10,9	9,86	10,3	6,66	5,94	4,48	7,41	3,38	4,42	3,51	2,09	3,61	4,91	3,84	3,01	0,82	1,28	0,62	4,05	4,13	7,71	2,53
	ZMNTU 1.49	Taiwan	—	12,5	11,7	12,1	7,45	6,86	4,82	8,52	3,71	5,06	4,27	2,93	4,28	5,63	4,61	3,67	1,04	1,34	0,77	5,54	4,91	9,64	3,19
	ZSM1903/95 08	Taiwan	—	12,5	11,6	12,1	7,15	6,52	4,81	8,2	3,71	4,94	4,21	2,51	4,28	5,43	4,62	3,66	1,05	1,31	0,73	5,23	4,88	9,25	3,31
	ZSM1903/95 09	Taiwan	—	12,6	12	12,3	7,29	6,41	4,82	8,12	3,63	4,86	4,01	2,86	4,08	5,4	4,68	3,69	1	1,32	0,74	5,39	5,12	9,5	3,07
	ZSM1903/95 10	Taiwan	—	12,6	12,1	12,4	7,29	6,61	4,88	8,35	3,89	4,99	4,11	2,71	4,25	5,51	4,59	3,63	1,01	1,34	0,74	5,26	4,96	9,5	3,04
<i>P. stenopterus</i>	MNH42.8.19. 14	Sarawak	—	16,3	15,4	15,9	9,67	8,5	6,62	11,6	4,8	7,43	5,82	3,38	5,92	7,47	5,7	4,39	1,44	1,84	0,85	6,76	6,11	12,3	4,37
	NMW40264	Sumatra	f	16	15,4	15,8	9,83	8,73	6,46	11,9	4,8	7,93	6,27	3,63	6,43	8,29	6,19	4,9	1,66	2,11	1,05	6,87	6,73	12,5	4,75
	NMW40265	Sumatra	f	15,7	14,9	15,1	9,53	8,19	6,38	11,2	4,54	7,17	5,47	3,02	5,63	7,44	5,83	4,55	1,41	1,8	0,96	6,46	6,25	11,9	4,41
	NMW40269	Sumatra	m	16,4	15,2	15,5	9,85	8,8	6,11	12,1	5,11	7,9	6,18	3,6	6,19	8,01	5,86	4,59	1,6	2,07	0,95	6,78	6,57	12,6	4,77
	NMW40277	Sumatra	m	16	15,2	15,6	10,1	8,74	7,07	11,8	4,78	7,51	5,84	3,19	6,22	7,89	5,99	4,64	1,62	1,95	0,95	6,69	6,39	12	4,7
	ROM36135	Kuala-Lumpur	f	16,1	15,2	15,6	9,67	8,41	6,23	11,6	4,84	7,36	5,89	3,52	6,09	7,76	6,05	4,79	1,51	1,89	1,04	6,63	6,42	12,2	4,37
	ROM36136	Kuala-Lumpur	f	16	15,1	15,5	9,95	8,54	6,44	11,8	5,16	7,79	6,23	3,57	6,07	7,68	5,9	4,63	1,44	1,94	0,96	6,85	6,42	12,2	4,37
	ROM36137	Kuala-Lumpur	f	16,5	15,3	15,9	9,85	8,71	6,34	11,9	5,13	7,65	5,96	3,55	6,1	8,02	6,02	4,68	1,6	1,88	0,95	6,86	6,54	12,6	4,06
	ROM36138	Kuala-Lumpur	f	16,4	15,3	15,8	9,8	8,77	6,61	12	4,82	7,48	6	3,45	6,04	7,73	5,97	4,65	1,52	1,88	1	6,89	6,35	12,5	4,45
	ROM36139	Kuala-Lumpur	f	16,5	15,2	15,9	9,9	8,8	6,04	11,6	4,87	7,73	5,99	3,45	6,09	7,75	5,94	4,69	1,46	1,8	0,96	6,59	6,44	12,2	4,33
	ROM36140	Kuala-Lumpur	m	16	15,4	15,7	10,1	8,72	6,83	12	5,1	7,74	6,04	3,49	6,34	7,82	5,94	4,45	1,68	1,95	0,96	6,95	6,39	12,2	4,51
	ROM41434	Singapore	f	16	15,3	15,7	9,78	8,71	6,69	12,1	5,09	7,39	5,99	3,29	6,27	8	6,02	4,74	1,55	2,1	0,98	6,81	6,51	12,5	4,22
	ROM41435	Singapore	f	15,8	14,9	15,3	9,66	8,38	6,42	11,6	4,99	7,51	6,14	3,37	6,13	7,81	6,1	4,67	1,68	2,06	1	6,67	6,59	12,1	4,12
	ROM41436	Singapore	f	16	15	15,5	9,87	8,57	6,34	11,6	4,74	7,28	5,99	3,44	5,89	7,76	5,94	4,64	1,4	1,99	0,97	7,16	6,37	12,2	4,07
	ZMMU:S-103148	Sumatra	—	15,9	14,9	15,6	9,7	8,56	6,27	11,6	5,07	7,15	5,61	3,46	5,76	7,31	5,83	4,56	1,42	1,91	0,87	6,89	6,2	12,2	4,3
	ZMMU:S-103149	Sumatra	—	16,4	15,5	16,1	10,4	8,77	6,87	12,2	5,02	7,83	6,32	3,74	6,37	7,83	6,12	4,66	1,65	1,98	0,95	6,38	6,59	12,5	4,49
	ZMMU:S-103150	Sumatra	—	16,1	15,2	15,8	10,1	8,94	6,71	11,4	4,95	7,57	5,84	3,28	5,9	7,56	5,94	4,58	1,6	1,9	0,93	6,54	6,33	12,4	4,62
	ZRC 4.7343	Pulau Gallang	—	16	15,3	15,7	10,3	8,91	6,79	11,9	5,11	7,3	5,61	3,27	6,2	7,83	6,1	4,69	1,64	1,94	0,99	6,77	6,45	12,3	4,35
	ZRC 4.7344	Pulau Gallang	—	16,7	15,7	16,3	9,91	8,65	6,91	11,7	4,84	7,46	6,03	3,75	6,32	8	5,9	4,67	1,65	1,95	1	6,86	6,53	12,7	4,39

<i>P. stenopterus</i>	ZRC 4.7345	Port Dickson, Malay Port	—	15,8	14,5	14,9	9,27	8,38	6,4	11,2	4,78	7,38	5,77	3,39	5,91	7,69	5,8	4,58	1,4	1,87	0,98	6,62	6,27	11,8	4,34
	ZRC 4.7346	Dickson, Malay Port	—	16,6	15,9	16,3	10,5	9,18	6,89	12,7	4,77	8,09	6,12	3,75	6,48	8,25	6,07	4,7	1,52	1,97	0,99	7,07	6,49	13,2	4,65
	ZRC 4.7349	Dickson, Malay Port	—	16,2	15,3	15,6	9,73	8,56	6,39	11,9	4,97	7,59	5,84	3,61	6,08	8,07	5,99	4,67	1,58	1,94	0,96	6,92	6,36	12,3	4,41
	ZRC 4.7352	Dickson, Malay Port	—	16,1	15,5	15,7	9,54	8,61	6,29	11,4	4,91	7,55	5,79	3,46	5,98	7,7	6,12	4,78	1,63	1,97	0,99	7	6,59	12,3	4,04
	ZRC 4.7372	Northern Borneo	—	16,7	15,7	16,2	9,7	8,62	7,19	12	5,01	8,26	6,13	3,51	6,35	7,82	6,05	4,72	1,56	1,84	0,93	7,3	6,46	12,7	4,75
	ZRC 4.7373	Northern Borneo	—	15,9	14,8	15,4	9,8	8,39	6,43	11,4	4,63	7,14	5,64	3,4	5,9	7,96	5,8	4,58	1,48	1,99	0,92	6,69	6,26	11,9	4,47
	ZRC 4.7374	Northern Borneo	—	16	14,8	15,2	9,88	8,62	6,38	12,1	5,03	7,92	6,23	3,84	6,17	7,87	5,91	4,66	1,46	2,02	1	6,41	6,22	12,4	4,29
	ZRC 4.7375	Northern Borneo	—	16	15,1	15,5	9,95	8,69	6,41	12	5,04	7,66	6,05	3,56	6,32	7,96	5,96	4,66	1,52	1,95	0,98	6,94	6,38	12,6	4,56
<i>P. tram</i>	MNH25.1.1.1 20	Tonkin	m	—	—	—	6,49	6,37	—	—	3,22	4,3	3,68	2,35	3,72	4,94	4,11	3,19	0,76	1,18	0,64	4,83	4,4	8,31	2,41
<i>atus</i>	ZRC 4.7853	Siam	—	12,3	11,4	12,1	6,42	5,93	4,46	7,51	3,15	4,55	3,38	2,43	3,96	5,11	4,53	3,49	0,89	1,36	0,73	4,89	4,81	8,8	2,27

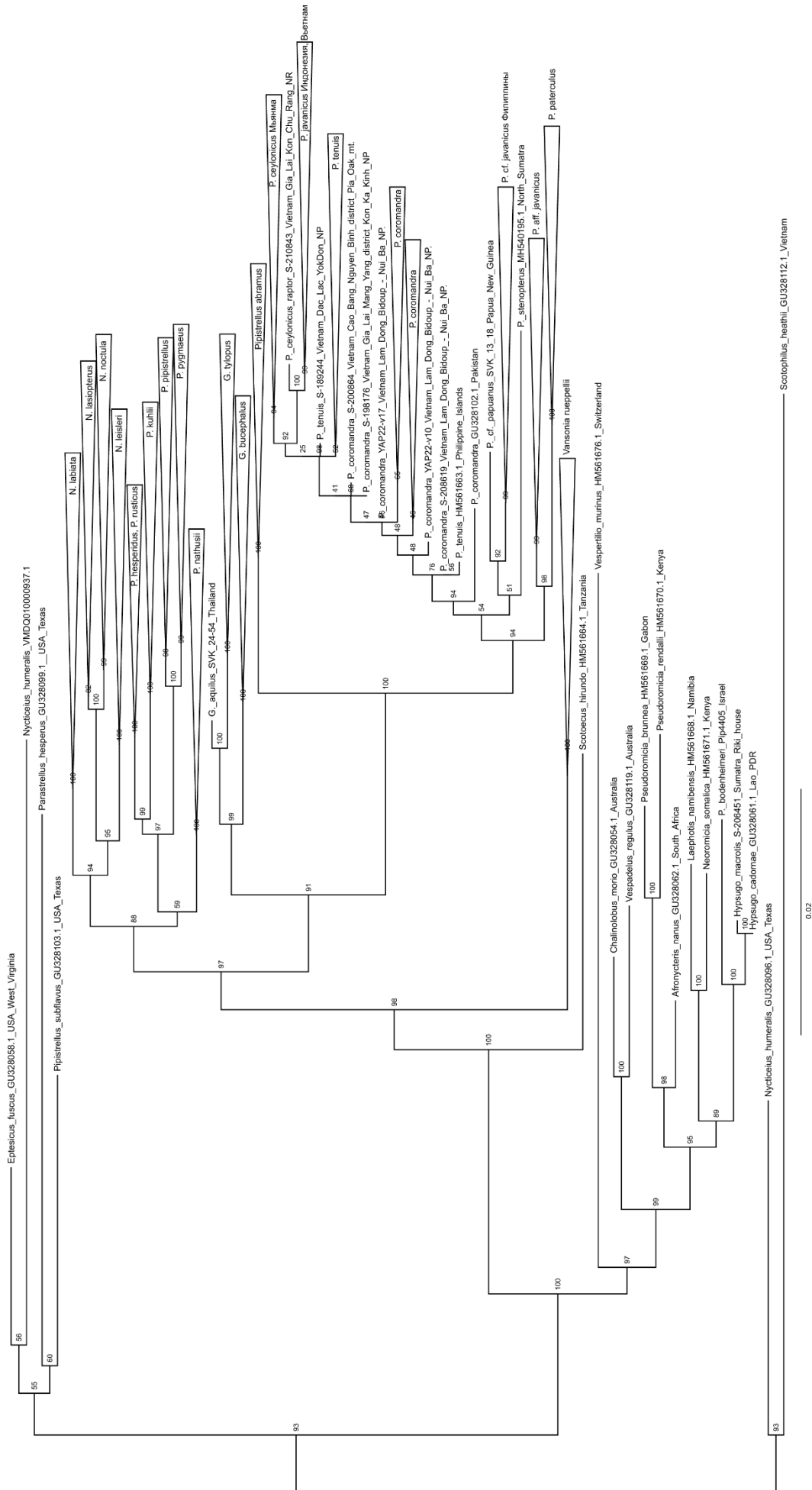


Рис. П28: Филогенетическое дерево по ядерному гену *rag2* (recombination activating gene 2), построенное при помощи программы IQ-Tree v. 1.6. методом Максимального правдоподобия с бутстрэп-поддержками (10,000 реплик, указаны в узлах).

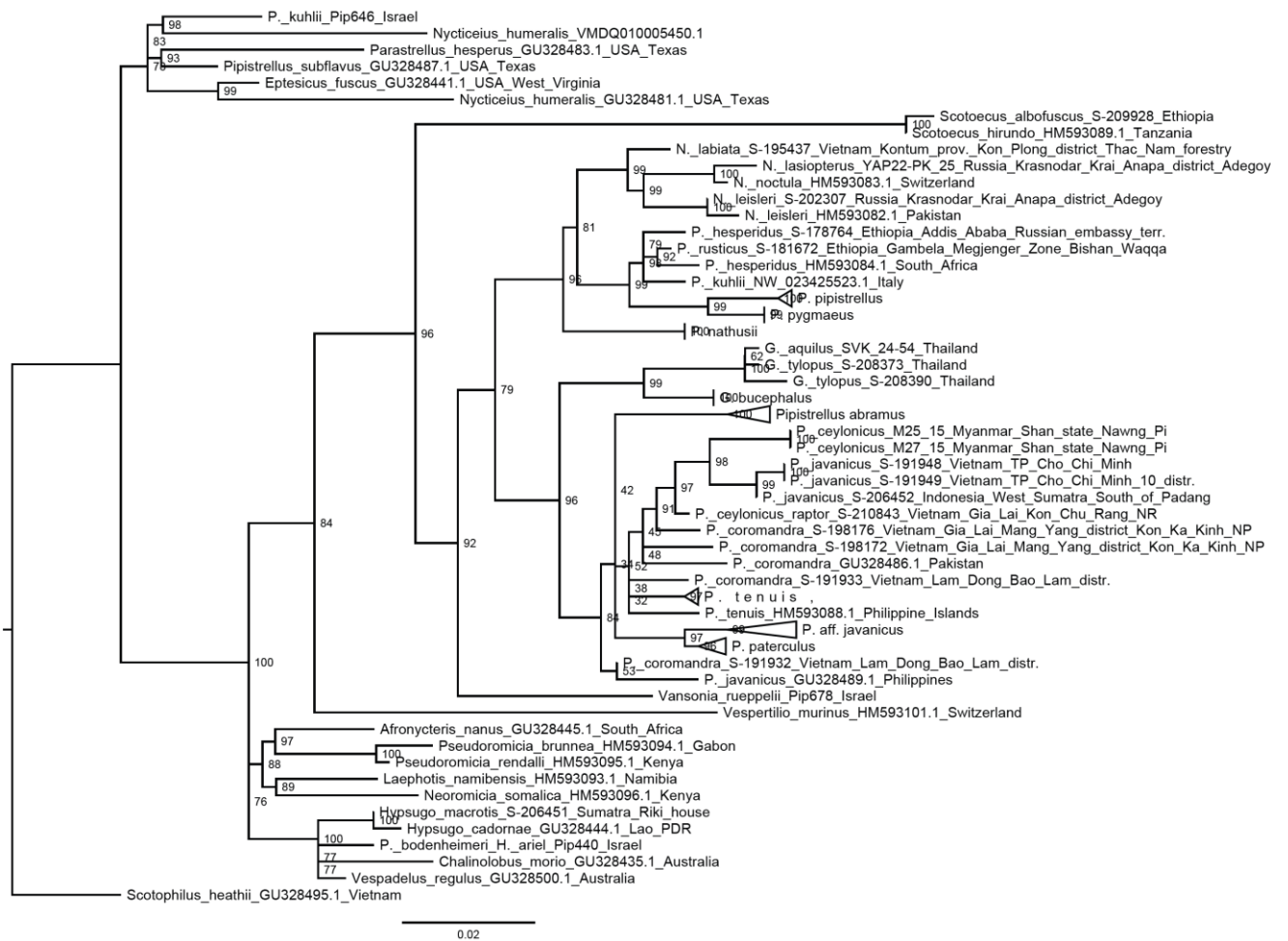


Рис. П29: Филогенетическое дерево по ядерному гену *thy* (thymocyte cell surface antigen), построенное при помощи программы IQ-Tree v. 1.6. методом Максимального правдоподобия с бутстрэп-поддержками (10,000 реплик, указаны в узлах).



Рис. П30: Филогенетическое дерево по ядерному гену *dmp1* (dentin matrix protein 1), построенное при помощи программы IQ-Tree v. 1.6. методом Максимального правдоподобия с бутстрэп-поддержками (10,000 реплик, указаны в узлах).



Рис. ПЗ1: Филогенетическое дерево по ядерному гену *arpb* (aroliporotein B), построенное при помощи программы IQ-Tree v. 1.6. методом Максимального правдоподобия с бутстрэп-поддержками (10,000 реплик, указаны в узлах).

Табл. П16: Времена дивергенции с 95% доверительными интервалами для четырёх вариантов построения филогенетических деревьев в программе BEAST v1.10.4 по данным конкатенированных ядерных последовательностей. Для оценки времён дивергенции использована модель «Random local clock». Заданные топологические ограничения: априорная монофилия для клад *Myotis*, *Murina* + *Myotis*, *Vespertilioninae* (все, кроме двух указанных ранее групп), *Vespertilionini* (без *Lasiurus*, *Scotophilus*, *Nycticeius*). Калибровочные точки: отделение *Murina*+*Myotis* от остальных, отделение *Murina* от *Myotis*, расхождение двух видов *Myotis* (*M. lucifugus* и *M. myotis*), отделение *Lasiurus* от остальных, отделение *Eptesicini*. Первый столбец – анализ без дополнительных палеонтологических датировок; второй – отхождение *Nyctalus* не позже MN13 (поздний миоцен, поздний туроллий, основано на находке из Crespo et al., 2018); третий – отхождение *Nyctalus* не позже MN11 (поздний миоцен, ранний туроллий, Rosina and Sinitsa, 2014); четвёртый – находка *Pipistrellus semenovi* в MN12 (поздний миоцен, средний туроллий, Rosina and Sinitsa, 2014). Деревья укоренены в положении ветви *Murina* + *Myotis*. Длина цепи составила 100 млн генераций. Каждые 50,000 генераций записаны в лог-файл. Филогенетическое дерево указано на Рис. 9 и построено с использованием палеонтологической датировки *Pipistrellus semenovi*.

	Без палеонтологических данных	Отхождение <i>Nyctalus</i> не позже MN13 (данные Crespo et al., 2018)	Отхождение <i>Nyctalus</i> не позже MN11 (данные Rosina and Sinitsa, 2014)	<i>Pipistrellus semenovi</i> в MN12 (данные Rosina and Sinitsa, 2014)
Расхождение группы <i>Hypsugine</i> и <i>Pipistrellini</i> + <i>Vespertilio</i>	13,6 [11,19 – 16,81]	13,79 [11,33 – 16,54]	16,11 [14,03 – 18,84]	15,32 [13,03 – 17,86]
Расхождение <i>Pipistrellini</i> и <i>Vespertilio</i>	12,68 [10,33 – 15,72]	12,85 [10,51 – 15,43]	15,09 [12,8 – 17,36]	14,26 [12,07 – 16,69]
Отделение <i>Scotoecus</i>	10,65 [8,34 – 13,01]	10,81 [8,79 – 13,2]	12,86 [10,8 – 14,71]	12,11 [10,29 – 14,12]
Отделение <i>Vansonia</i>	8,89 [7,08 – 11,22]	9,05 [7,25 – 11,12]	10,97 [9,47 – 12,69]	10,31 [8,88 – 12,16]
Расхождение "западной" и "восточной" клад	8,37 [6,57 – 10,33]	8,48 [6,77 – 10,36]	10,38 [9,05 – 11,92]	9,73 [8,38 – 11,29]
Расхождение <i>Nyctalus</i> и "западных" нетопырей	5,93 [4,42 – 7,56]	6,01 [4,91 – 7,52]	8,04 [7,75 – 8,93]	7,37 [7 – 8,35]
Расхождение <i>N. noctula</i> и <i>N. lasiopterus</i>	1,18 [0,59 – 1,91]	1,25 [0,8 – 1,94]	1,5 [0,81 – 2,37]	1,43 [0,8 – 2,26]
Отделение <i>P. nathusii</i>	6,39 [4,88 – 8,24]	6,49 [5,14 – 8,12]	8,52 [7,77 – 9,5]	7,85 [7,15 – 8,97]
Расхождение <i>Glischropus</i> и "восточных" нетопырей	6,86 [5,17 – 8,57]	6,98 [5,52 – 8,76]	8,5 [7,04 – 10]	7,98 [6,68 – 9,57]

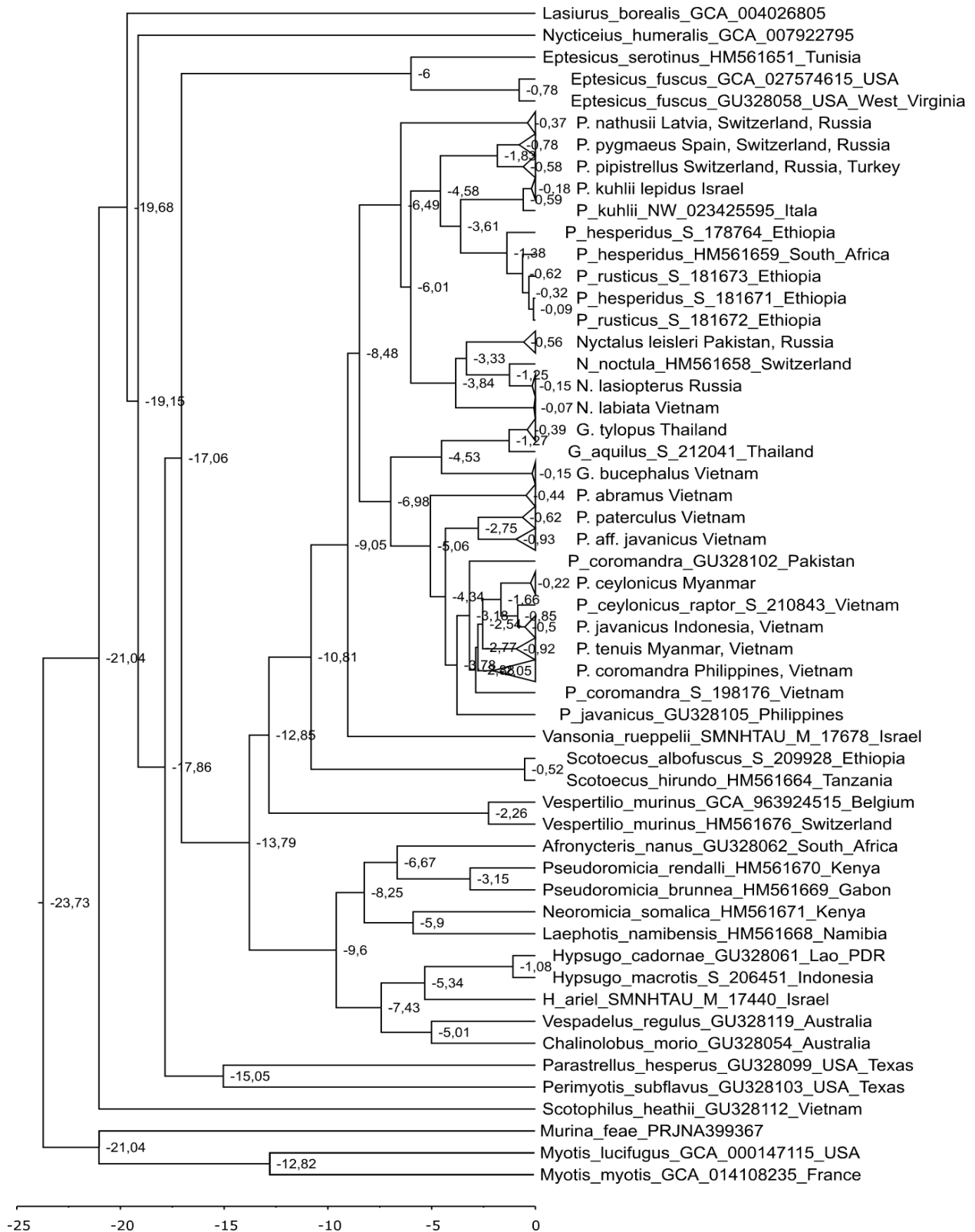


Рис. ПЗ2: Филогенетические взаимоотношения представителей трибы Pipistrellini согласно объединённым топологиям четырёх ядерных генов с молекулярными датировками (BEAST, random local clock). В узлах указаны времена дивергенции. Вторичные калибровочные точки: отделение *Murina* + *Myotis*, отделение *Murina* от *Myotis*, расхождение двух видов *Myotis*, отделение *Lasiurus*, отделение Eptesicini, отделение *Nyctalus*, расхождение *N. noctula* и *N. lasiopterus*. Палеонтологическая калибровка: находка *Nyctalus* в MN13 (min 4.9 млн л. н., по Crespo, 2018).

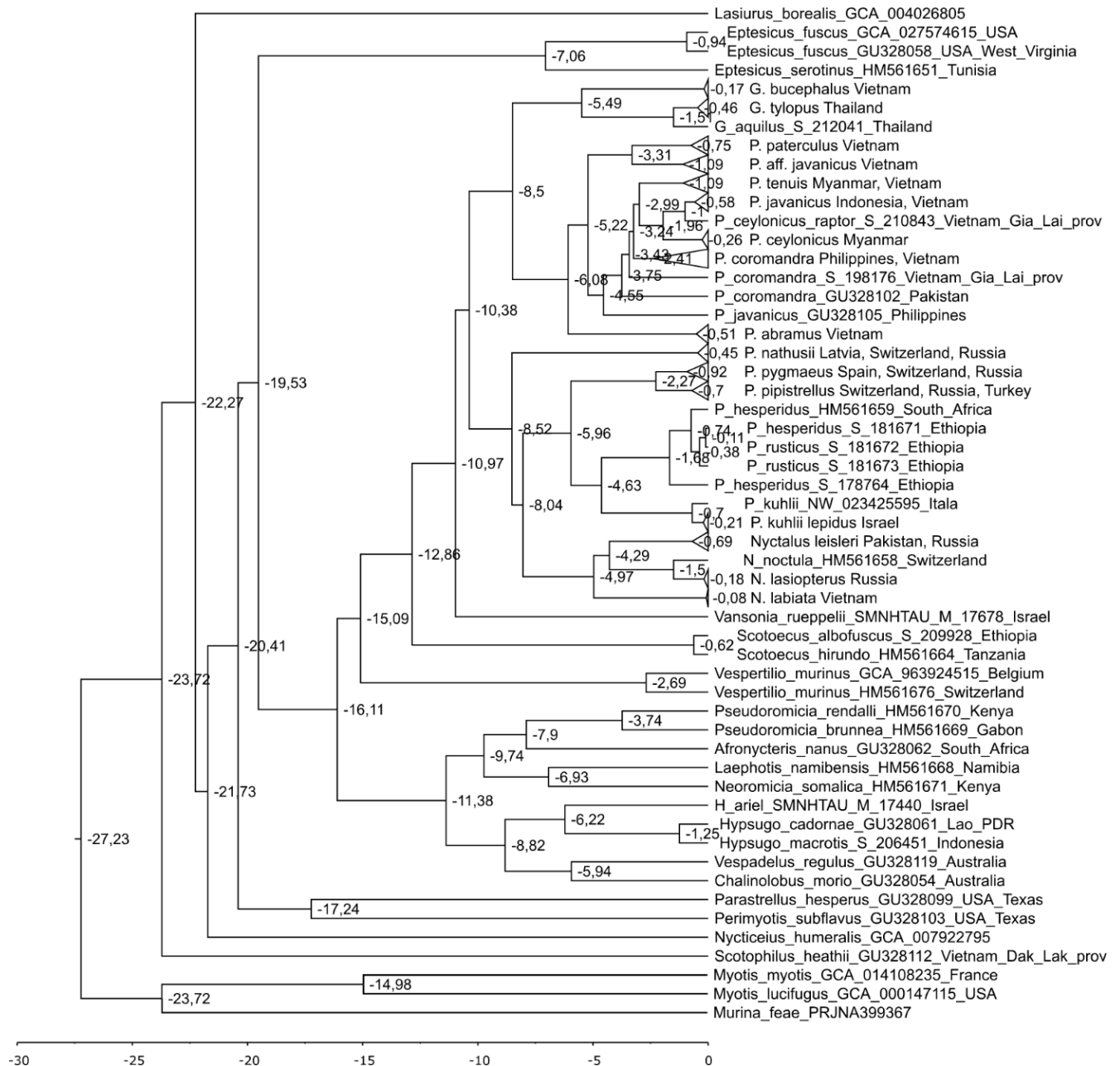


Рис. ПЗЗ: Филогенетические взаимоотношения представителей трибы Pipistrellini согласно объединённым топологиям четырёх ядерных генов с молекулярными датировками (BEAST, random local clock). В узлах указаны времена дивергенции. Вторичные калибровочные точки: отделение *Murina* + *Myotis*, отделение *Murina* от *Myotis*, расхождение двух видов *Myotis*, отделение *Lasiurus*, отделение *Eptesicini*, отделение *Nyctalus*, расхождение *N. noctula* и *N. lasiopterus*. Палеонтологическая калибровка: находка *Nyctalus* в MN11 (min 7.75 млн л. н., по Rosina and Sinitza, 2014).

Табл. П17: Значения канонических переменных (Roots 1–4) для исследованных экземпляров *Pipistrellus* s. l. (включая *P. stenopterus*), рассчитанные в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0. Сокращения учреждений и организаций, в которых хранятся использованные коллекционные материалы, приведены в описании табл. П15.

Таксон	Музейный номер	Локалитет	Группа	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
<i>P. abramus</i>	NMSN 14586	Saitama	G_3:3	1,1192459	1,563805	-1,8347894	0,4076199
	NMSN 14587	Saitama		1,6790179	0,1835034	-1,9268389	1,0578867
	NMSN 14588	Saitama		0,200352	2,0086837	-2,0729898	-0,7295458
	NMSN 14590	Saitama		-0,26605	1,0223607	-3,185487	-0,9072438
	NMSN 15901	Saitama		-1,023784	0,9008263	-2,0018174	-0,9465983
	NMSN 15903	Saitama		0,2306453	2,7099889	-3,4413271	-1,1245863
	NMSN 17727	Aichi		1,2883845	2,3019851	-2,7117559	-0,9558177
	NMSN 17729	Aichi		-0,7511387	1,5596982	-1,6075186	-0,8123328
	NMSN 17730	Aichi		2,5349861	2,2966567	-3,165133	2,1631054
	NMSN 17732	Aichi		0,9123051	1,3952017	-2,3591959	0,1547614
	NMSN 17734	Aichi		0,5870858	1,0996285	-3,080128	-0,4707007
	NMSN 17738	Aichi		0,056759	2,1477899	-4,2212362	-0,9328294
	NMSN 17739	Aichi		-0,1879546	1,5203593	-2,9554458	-0,5202113
	NMSN 17740	Aichi		2,0530976	1,2655616	-2,222679	0,8104068
	NMSN 17743	Aichi		1,3320067	2,1744338	-2,2175321	-0,6315843
	NMSN 17744	Aichi		1,620816	-0,4040289	-0,1252459	0,111921
	NMSN 17751	Aichi		0,9566717	0,8966176	-3,691693	0,799526
	NMSN 18380	Shikoku		1,2507672	-0,2663851	-2,8542904	-0,8376013
	NMSN 18538	Shikoku		1,4183349	0,9476059	-0,7413828	0,4488241
	NMSN 18545	Shikoku		1,3126927	0,5769426	-2,8384084	0,85604
	NMSN 19662	Shikoku		1,352557	0,0885393	-3,1193584	-0,761205
	NMSN 19663	Shikoku		2,1602403	0,618148	-2,2034785	-1,2956833
	NMSN 20736	Saitama		0,5609386	0,8181748	-2,4975229	-0,8270983
	NMSN 20738	Saitama		1,4746755	0,7282161	-1,7063302	-0,0807649
	NMSN 21431	Shikoku		1,0231696	1,3405752	-3,310847	-1,4079195
	NMSN 21435	Shikoku		2,2067937	0,5651394	-1,8254364	-0,4302232
	NMSN 29424	Saitama		0,3640182	1,6373256	-2,3114823	-0,0682603
	NMSN 29453	Saitama		0,269416	2,2297178	-2,2452684	0,9477478
	NMSN 6006	Saitama		1,866072	0,7271626	-3,5093727	-1,5114587
	MNHN1977-562	Peking		1,0331986	-0,4934324	-2,1600535	-0,4673449
	ROM78223	Japan		1,2222715	0,9908901	-1,2479865	-1,0556945
	ROM78224	Japan		0,9806727	0,3640491	-1,6132163	-0,559491
	ZMB2568b	akakomuli		1,1308151	0,451091	-4,3338549	0,9420214
	ZMB3153	Japan		-1,1776623	1,9452335	-1,0611349	0,2418787
	ZMB4983	Peking		0,7929335	1,5862046	-1,3738065	0,0804768

	ZMB5703	Peking		-0,0205641	1,0444954	-1,5376788	0,7051414
	ZMB67000	Peking		1,1094427	1,426551	-2,9030496	-0,8712681
	ZMB67019	Peking		1,1260135	1,0498198	-3,1959994	0,5357646
	ZMMU:S-108365	Japan		0,7857047	1,3693666	-0,8234362	1,1402411
	ZMMU:S-108366	Japan		1,4239119	0,9862907	-2,6718782	0,3063605
	ZMMU:S-165128	Vietnam		1,2363465	0,8193076	-1,5683517	-0,9113993
	ZMMU:S-165136	Vietnam		2,3017487	-0,7961571	-1,0168675	0,8836454
	ZMMU:S-182124	Vietnam		1,4001148	1,3244399	-2,1076418	-0,2906458
	ZMMU:S-182125	Vietnam		1,1518853	2,2289625	-3,0915964	0,3234819
	ZMMU:S-35353	Japan		3,3521164	1,689785	-0,8766891	-1,4068472
<i>P. babu</i>	Abe 57644	Nepal		1,47886	0,8917127	0,3631969	0,6144841
	Abe 57645	Nepal		1,274581	0,3194073	1,5341394	1,7392749
	Abe 57646	Nepal		0,1969441	0,1178876	1,4054804	1,2808287
	SMF58412	Nepal	G_4:4	0,9474719	1,4987894	1,7040421	0,6722477
	SMF59670	Bangladesh		0,4353805	0,9589354	-0,3869148	1,0196336
	ZMMU:S-164507	Nepal		-1,3531442	1,7057996	0,6574624	1,470633
	ZMMU:S-164508	Nepal		0,5358985	-0,5877765	1,0443717	-0,2334761
<i>P. ceylonicus</i>	92.115.1.	India		-0,5436734	-0,4582249	0,5605296	0,0061634
	92.116.1.	India		-0,0511694	1,9364585	-0,1554	0,8523254
	92.116.2.	India		-0,5323928	-0,0412275	0,9388648	0,4458692
	92.116.3.	India		-1,3609066	1,8285408	-0,0995644	-0,2298806
	92.116.4.	India		-1,887829	0,3710467	1,5267437	0,2144704
	92.116.5.	India		-2,5837611	-0,4977972	1,1699327	1,5971249
	92.117.1.	India	G_4:4	-1,2764185	0,8311167	-0,794848	0,1488973
	92.117.2.	India		-1,1349601	0,7852024	1,4512502	-0,0680791
	MNHN1896-2442	Pakistan		-1,233028	1,7600024	0,3046484	1,1256901
	MNHN1985-1934	India		-1,1437509	0,9016436	-1,2655385	1,4295244
	MNHN1985-1976	India		-1,8770563	1,1186947	0,5618506	1,6912584
	ROM78234	India		-0,4676019	0,9212207	1,5191922	2,3095519
	ZMB66996	Sri Lanka		-2,772011	-0,3882209	-0,0225958	1,7213125
<i>P. coromandra</i>	ZMMU:S-173419	Vietnam		0,7744627	1,9344258	-0,248192	2,9322672
	ZMMU:S-173421	Vietnam		1,5103718	0,5462005	0,9066789	2,0499191
	ZMMU:S-173430	Vietnam		0,2872247	-0,0609901	1,6147147	2,4829123
	ZMMU:S-173431	Vietnam		1,0378035	0,291154	1,2477913	1,7716845
	ZMMU:S-175167	Vietnam		2,08457	0,7760584	0,4056043	1,8570406
	ZMMU:S-182130	Vietnam	G_4:4	0,9927157	-0,0130534	1,3707413	1,3595758
	ZMMU:S-182135	Vietnam		0,3508302	0,6504918	1,4061354	0,8048769
	ZMMU:S-184690	Vietnam		1,7271095	-0,4603837	0,7619317	1,193017
	ZMMU:S-186715	Vietnam		1,0190786	0,6410992	0,5592586	2,3885465
	ZMMU:S-190736	Vietnam		1,3297728	1,7828866	0,8141861	2,7483421
	ZMMU:S-200863	Vietnam		1,3277349	0,0181302	1,0417198	1,8207999

	ZMMU:S-200864	Vietnam		0,9067829	-1,1813268	0,7275743	0,9700914
	ZMMU:S-200869	Vietnam		0,6595454	0,4234368	1,8622916	0,2454699
	ZMMU:S-202285	Vietnam		1,2501674	0,0907367	-0,0719688	1,3421884
	ZMMU:S-207491	Vietnam		1,1070283	2,1767912	0,7074027	0,5166428
	ZMMU:S-207497	Vietnam		2,8639972	1,2076478	0,9677079	-0,3601397
<i>P. endoi</i>	AOPM MC87008	Aomori		0,2184138	0,6392247	0,4467757	0,6101618
	AOPM MC87032	Aomori		-0,1135651	0,6310966	-0,80846	1,8363782
	AOPM MC94010	Aomori		0,6892126	1,4315258	-0,0456994	-0,329793
	NMSN 21516	Japan		1,0545459	2,4028329	-2,1158366	0,528024
	NMSN 5652	Japan	G_4:4	-0,5782007	-0,8636693	-0,2089302	0,7607202
	NMSN 5799	Japan		0,0089902	0,6104414	-0,1950672	1,127826
	NMSN 60785	Japan		-0,0459357	-1,8890232	0,7984004	1,0489041
	NMSN 64297	Japan		-0,2297769	-0,4719008	-1,7662778	-0,0841603
	NMSN 64602	Japan		0,9323402	-2,1140946	0,1197268	-0,502052
	ZIN59105	Japan		0,6652302	-1,6839013	-0,627402	-0,7196758
<i>P. hesperidus</i>	ZMMU:S-167221	Ethiopia		2,2017925	0,6750265	-0,4604054	-1,4150299
	ZMMU:S-168926	Ethiopia		2,9975289	0,7408031	0,1037105	-0,5306525
	ZMMU:S-168927	Ethiopia		0,7607289	0,6875673	-0,092567	-1,4735312
	ZMMU:S-168928	Ethiopia		3,113821	2,2815535	0,5842775	-0,5677111
	ZMMU:S-168932	Ethiopia		1,28189	-0,9368405	-0,2920228	-1,1267627
	ZMMU:S-168933	Ethiopia		1,4658569	0,3896816	0,8838924	-0,7199747
	ZMMU:S-168934	Ethiopia		1,1796187	-0,9723325	-0,0567881	-1,4082336
	ZMMU:S-168935	Ethiopia		1,4261506	0,9492139	1,4666539	-0,6048479
	ZMMU:S-168936	Ethiopia		1,4121782	1,4030256	0,4208721	-1,5366751
	ZMMU:S-168938	Ethiopia		0,0990291	0,8000776	0,0993287	-2,7208084
	ZMMU:S-168939	Ethiopia	G_1:1	0,6980011	-0,5697241	-0,2744661	-1,3757379
	ZMMU:S-168940	Ethiopia		1,0032727	0,8777829	0,055797	-1,3014259
	ZMMU:S-168941	Ethiopia		0,7339766	1,9685546	0,0059811	-0,7403378
	ZMMU:S-168942	Ethiopia		1,3859499	-0,3236833	0,00341	-1,5429473
	ZMMU:S-168943	Ethiopia		0,4918818	-0,5649137	0,7149194	-2,5641562
	ZMMU:S-178471	Ethiopia		2,1257133	-1,0178354	-0,8852442	-1,6555302
	ZMMU:S-178472	Ethiopia		1,35807	-1,0351091	1,2305596	-2,4035846
	ZMMU:S-178763	Ethiopia		1,94385	0,6953471	-0,6982149	-1,6773329
	ZMMU:S-181670	Ethiopia		1,6389059	0,5017394	-0,5466483	0,6362475
	ZMMU:S-198119	Ethiopia		0,6238591	0,0502823	0,1758562	-0,6838152
<i>P. javanicus</i>	Abe 56337	Thailand		2,0957507	1,0264079	-0,1430654	0,5528593
	HNHM2014.11.18	N. Cambodia		0,8297679	2,4028615	0,8755973	0,5592921
	MNHN1868-1457	Xiangxi		1,9323479	1,0926374	-3,0673863	0,6195777
	MNHN1878-1973	Java	G_4:4	0,1039819	0,3020729	0,9983734	1,6816328
	ROM86312	Indonesia		0,1066492	0,3172662	0,844549	0,151911
	ROM86318	Indonesia		-1,2022911	1,8400661	0,5871028	1,9815822

<i>P. kuhlii</i>	ROM86319	Indonesia	0,1643514	0,8511499	-0,1186524	1,7507381
	ROM86399	Indonesia	0,0975186	1,1173577	-1,0594043	1,9056045
	ROM86451	Indonesia	0,0253926	0,3413969	0,178229	0,5507922
	ZMB22232	Java	-0,594767	-0,0599774	0,8027442	1,6208112
	ZMB2549	Java	0,4882861	-0,8956883	1,3826038	0,9565514
	ZMB66967	Java	-0,5579068	0,6119494	0,7169825	1,9697011
	ZMMU:S-173373	Vietnam	-1,6967123	0,195786	-1,5065771	-0,4456328
	ZMMU:S-173375	Vietnam	-0,1497645	0,8654228	0,9936351	1,5471011
	ZMMU:S-173379	Vietnam	-1,0111072	1,1497161	0,9391357	-0,2322751
	ZMMU:S-173461	Vietnam	-0,0168133	0,2921856	0,8731062	-0,6345352
	ZMMU:S-191949	Vietnam	0,2343039	0,21432	0,3570367	0,9719611
	ZMMU:S-197024	Vietnam	0,0701405	0,5856385	1,052408	2,5658442
	ZMMU:S-197034	Vietnam	-1,4418181	1,3186037	1,252312	1,2383911
	ZMMU:S-200524	Vietnam	0,3358024	1,5445325	0,3580785	1,7338706
	ZMMU:S-202228	Vietnam	0,0131077	1,3158997	0,8826906	1,7245186
	ZMMU:S-202239	Vietnam	0,5274578	2,3734937	-0,6149636	0,8173616
	ZMMU:S-202245	Vietnam	-0,4308465	2,0879815	0,2483784	2,1787664
	ZMMU:S-205508	Vietnam	-0,847689	0,4336849	2,0467393	2,5341974
	ZMMU:S-205509	Vietnam	-0,5734996	-0,5164768	1,8472687	3,4213039
	ZMMU:S-205512	Vietnam	-0,7139835	1,9174035	-0,1244715	4,1415782
	ZMMU:S-205530	Vietnam	0,1168407	-0,0169127	-1,3380085	3,3165859
	ZMMU:S-206452	Sumatra	-0,1710382	-0,6966762	-0,038641	1,197999
	ZMMU:S-209716	Vietnam	-0,5981931	-0,2328021	0,3799628	2,0017814
	ZMMU:S-209718	Vietnam	-2,2324408	0,8246556	0,9671783	1,7757434
	ZRC 4.5599	Java	0,7194264	0,2050433	2,8536227	-0,6868934
	ZRC 4.5600	Java	0,004575	0,3974616	0,2823935	1,2273441
	ZRC 4.5601	Java	0,4137984	-0,3161893	1,4204506	-0,4418201
	NMP 48372	Iran	0,6379237	1,8724995	1,9333952	-2,7451681
	NMP 48456	Iran	1,7399044	1,3566498	0,1508161	-2,4336663
	ROM75671	Iraq	0,9687079	0,143461	1,7373674	-2,9213652
	ZIN80806	Kazakhstan	1,5573475	-0,6881961	1,2262408	-1,7451344
	ZMMU:S-108439	Caucasus	2,0625409	0,4845747	0,7577152	-3,3419224
	ZMMU:S-108447	Caucasus	2,8806841	-0,1738318	0,6775054	-1,9068761
	ZMMU:S-108453	Caucasus	1,8194761	-0,2173202	0,8136834	-2,144429
	ZMMU:S-149478	Azerbaijan	0,9528932	-0,4651303	0,6926547	-1,9274156
	ZMMU:S-149480	Caucasus	2,3283229	1,333396	2,0239324	-3,1309992
	ZMMU:S-166217	Caucasus	4,0097029	-1,6064334	0,0198311	-2,2418287
	ZMMU:S-166218	Krasnodar	0,4152798	0,4407635	2,3223246	-1,7391678
	ZMMU:S-167379	Krasnodar	1,4840882	0,6674179	1,7164272	-1,7321603
	ZMMU:S-204934	Kalmykia	1,2654137	-0,6747366	0,7946796	-1,3904251
	ZMMU:S-204935	Kalmykia	2,2037132	0,4320358	-0,2197376	-0,1749372

	ZMMU:S-4199	Iran		1,4710569	-0,0593459	1,6795684	-1,8972152
	ZMMU:S-4200	Iran		0,8726464	0,8688855	2,5874284	-2,2036022
	ZMMU:S-4201	Iran		1,9807141	1,8555129	2,3856977	-0,8799728
	ZMMU:S-4202	Iran		2,0361333	1,9669158	1,8676786	-2,3508439
	ZMMU:S-4203	Iran		1,5601186	1,4837335	1,8779874	-2,5076613
	ZMMU:S-4204	Iran		2,7045499	1,0206002	2,3164694	-2,1646624
<i>P. minus</i>	MNH98.5.5.6	—		0,4491931	0,9060824	1,4664043	-0,3590508
	ROM37378	Pakistan	G_4:4	0,4285703	1,1318865	2,0052514	-0,2863546
	ROM37379	Pakistan		0,6215527	-0,1782942	2,1765069	-1,198072
	ROM37380	Pakistan		0,7366739	1,9392801	2,1770935	-0,103583
	ROM37382	Pakistan		-0,171929	2,3267012	1,9031333	-1,5943293
<i>P. murrayi</i>	ZRC 4.7378	Christmas Island	G_4:4	1,1982536	1,4197223	0,2273053	1,4067324
	ZRC 4.7379	Christmas Island		1,6203732	1,0977999	1,943699	1,9055188
	ZRC 4.7380	Christmas Island		2,1757392	2,0322522	-1,5559122	2,2131205
	ZRC 4.7381	Christmas Island		1,8300225	0,976895	0,6595704	-0,1145395
	ZRC 4.7383	Christmas Island		1,643297	1,7253245	1,1428588	-0,5929106
	ZRC 4.7383	Christmas Island		1,1508108	1,6808862	1,2571402	2,5120051
	ZRC 4.7385	Christmas Island		2,3660804	1,3657761	0,9941359	1,9878473
	ZRC 4.7854	Christmas Island		1,2743161	0,8483756	1,9374952	2,1436392
	ZRC 4.7855	Christmas Island		1,7859447	-0,2480925	0,6172058	1,8081355
	ZRC 4.7857	Christmas Island		2,3633756	0,3059678	0,5354986	0,332282
<i>P. nathusii</i>	ZMMU:S-108709	Moscow	G_2:2	1,9553564	-6,1142454	-0,4670158	-0,4210187
	ZMMU:S-108729	Moscow		3,07232	-6,2389989	-0,514095	1,2307186
	ZMMU:S-108731	Azerbaijan		2,423968	-5,6241231	-1,7066487	-0,6330877
	ZMMU:S-108743	Azerbaijan		3,3443915	-4,6305011	-1,5113961	0,6233713
	ZMMU:S-108905	Saratov		1,4838698	-4,2530129	-0,4395858	0,7611598
	ZMMU:S-158565	Moscow		1,4390941	-5,5044806	-1,0798163	1,5096403
	ZMMU:S-161715	Moscow		2,4373773	-5,9561391	-0,3481741	0,8249752
	ZMMU:S-163665	Moscow		0,7962507	-5,4375363	-0,1856484	0,3920765
	ZMMU:S-164040	Belarus		1,9422286	-4,4038036	-1,4067298	1,9305267
	ZMMU:S-166113	Moscow		1,4840121	-6,7397969	-1,3034002	-0,0464491
	ZMMU:S-168810	Penza		1,2111296	-6,2801151	-0,3474968	0,4281694
	ZMMU:S-169757	Krasnodar		1,6199405	-5,2178925	-0,0557203	0,815988
	ZMMU:S-169758	Krasnodar		0,9447737	-7,1285644	-0,8694351	-0,1828604
	ZMMU:S-175316	Krasnodar		2,080384	-6,679855	-0,7947559	-0,1573617
	ZMMU:S-175316	Krasnodar		1,4733128	-6,1022598	-0,4776299	1,0714523
	ZMMU:S-176090	Voronezh		2,5051562	-6,7466931	-0,4602766	0,071627
	ZMMU:S-183034	Bryansk		2,0107724	-4,5279931	-0,2578581	1,121237
	ZMMU:S-204888	Moscow		0,8300222	-4,2225186	-0,6267414	0,8921616
	ZMMU:S-4221	Moscow		1,8747854	-6,4169008	0,1909307	0,4971624
	ZMMU:S-4222	Moscow		1,3483579	-4,9183508	-0,4428874	0,1752667

	ZMMU:S-7792	Sochi		3,1049379	-5,5414973	0,5090042	0,7881339
	ZMMU:S-94751	Uralsk		1,8172215	-4,6540752	1,0289287	0,3118992
<i>P. paterculus</i>	ROM107732	Vietnam	G_4:4	1,7055832	2,2012853	2,5979124	-1,5126777
	ROM107747	Vietnam		0,460335	1,3979341	1,7886157	0,3342973
	ZMMU:S-108585	Kazakhstan		2,7275789	-0,0864591	0,8434964	-1,3926235
	ZMMU:S-12481	Tadjikistan		1,5092883	0,6664133	0,656898	-1,3141258
	ZMMU:S-12483	Tadjikistan		1,9058619	0,6146799	1,6054078	-1,7598989
	ZMMU:S-135848	Kazakhstan		1,586702	0,2771881	0,6250268	-1,4523888
	ZMMU:S-163664	Moscow		2,3253447	-1,3983013	-1,1296593	-1,0690655
	ZMMU:S-166208	Tuapse		2,9394767	-0,493943	0,7845359	-0,6539486
	ZMMU:S-166211	Tuapse		3,2643596	0,1728606	0,8180981	-1,6901767
<i>P. pipistrellus</i>	ZMMU:S-168990	Uzbekistan	G_1:1	0,2781471	-0,1000259	0,8859696	-2,0286196
	ZMMU:S-168991	Nalchik		2,6528419	-1,1831663	0,5574942	-1,5083609
	ZMMU:S-169735	Utrish		2,5034731	-0,4552033	-0,2959819	-1,7803482
	ZMMU:S-173326	Olginka		2,3457922	-0,4437993	1,0375717	-1,4988771
	ZMMU:S-176096	Voronezh		1,5004186	-1,9515723	0,8701508	-0,2124992
	ZMMU:S-180542	Geneve		2,9990369	-0,5156272	1,6229675	-0,1864172
	ZMMU:S-180543	Geneve		2,1305483	-0,5152307	1,6389963	-0,7500334
	ZMMU:S-71110	Kirgizstan		1,8128673	0,3775168	1,06125	-2,3615565
<i>P. cf. pipistrellus</i>	ZMMU:S-104737	PTZ	G_1:1	-0,0979856	-4,5673301	-0,8362643	0,5530743
	ZMMU:S-12465	Moscow		2,5946973	-0,821886	1,2827474	-1,0727993
	ZMMU:S-166212	Tuapse		2,4580464	-0,8683822	0,085911	-3,3571906
	ZMMU:S-166215	Tuapse		2,0642829	1,0461158	0,4732777	-0,9368874
	ZMMU:S-167244	Archeda		1,7458338	0,95289	0,5133499	0,6842891
	ZMMU:S-167245	Archeda		2,1948866	0,8091887	0,7197963	-0,2854003
	ZMMU:S-167247	Archeda		2,5840814	0,4811374	0,2802348	-0,538807
	ZMMU:S-175459	Maikop		2,0181411	-0,7222882	1,9287193	-1,247142
<i>P. pygmaeus</i>	ZMMU:S-176092	Voronezh	G_1:1	2,8479773	-0,3664874	1,191407	-0,331357
	ZMMU:S-176094	Voronezh		1,871998	0,2366053	0,1636594	-1,3751354
	ZMMU:S-176095	Voronezh		2,5800011	-0,0082091	0,6767138	-0,533551
	ZMMU:S-180207	Bryansk		2,429583	-0,8332184	0,8239674	-0,7353991
	ZMMU:S-180215	Bryansk		2,0146974	-0,7867058	1,4485026	-0,4564045
	ZMMU:S-180522	Geneve		2,0733123	-0,0702253	1,7269171	-0,6553044
	ZMMU:S-56330	Chechnya		1,7945378	-1,0097215	-0,0560545	-0,6918522
	2007.21.1.	Hong-Kong		-0,0521174	-0,7504044	0,1599952	1,3138618
	MNH4.6.8.7	Tonkin		-0,9798271	-0,453896	3,1905951	2,1999297
	MNHN1948-368	Tran Ninh	G_4:4	-0,9077046	1,3431142	-0,2266223	1,1368414
<i>P. raptor</i>	ZMMU:S-201844	Vietnam		-1,5881036	-0,1254334	2,0051517	2,3970583
	ZMMU:S-210843	Vietnam		-1,4911637	1,5481526	2,3447354	1,7484345
<i>P. rusticus</i>	ZMMU:S-167223	Ethiopia	G_1:1	0,4037788	1,7233603	-0,3366816	-1,5560431

<i>P. stenopterus</i>	ZMMU:S-181673	Ethiopia	2,3268501	2,049397	1,1068643	1,2714853
	ZMMU:S-181674	Ethiopia	2,3701912	-0,4575606	1,8156306	-0,3913303
	MNH42.8.19.14	Sarawak	-8,2157577	-3,3305928	1,1324384	-0,9731296
	NMW40264	Sumatra	-9,522038	0,9538242	0,8140293	-1,2507229
	NMW40265	Sumatra	-7,5927534	0,6920091	0,1293821	-0,2541892
	NMW40269	Sumatra	-9,6184924	-1,7371425	1,1091072	-2,2515351
	NMW40277	Sumatra	-10,421405	1,0750307	0,3893347	-1,123194
	ROM36135	Kuala-Lumpur	-7,851887	0,1126611	-1,136871	-0,210112
	ROM36136	Kuala-Lumpur	-8,0582351	-0,9349545	-0,0347154	-0,7084636
	ROM36137	Kuala-Lumpur	-9,696617	-1,0671425	-0,0947588	-0,3261128
	ROM36138	Kuala-Lumpur	-8,5683047	-1,6672547	-1,3333624	0,023675
	ROM36139	Kuala-Lumpur	-8,6450855	-2,3707481	0,2886305	-0,9089227
	ROM36140	Kuala-Lumpur	-11,177422	-1,0231902	-0,2878937	-2,3245078
	ROM41434	Singapore	-9,2113129	-0,0246546	0,3315283	-0,3246023
	ROM41435	Singapore	-9,8365532	-0,1741319	1,3449811	-0,6915719
	ROM41436	Singapore	-6,6984593	-1,1309107	1,0506233	0,4401134
	ZMMU:S-103148	Sumatra	-6,5478067	-1,4176004	-1,4715433	-1,509673
	ZMMU:S-103149	Sumatra	-10,50886	-1,8856005	0,5377609	0,0384222
	ZMMU:S-103150	Sumatra	-9,7840068	-1,6399916	-0,651023	-2,1636639
	ZRC 4.7343	Pulau Gallang	-10,322492	0,9315362	-1,7920355	-1,475078
	ZRC 4.7344	Pulau Gallang	-9,4238484	-1,3849473	0,1415936	-0,1953411
	ZRC 4.7345	Port Dickson, Malay	-7,5552653	0,2711795	-0,2705505	1,25543
	ZRC 4.7346	Port Dickson, Malay	-10,326481	-0,8856326	-0,6821884	0,9569935
	ZRC 4.7349	Port Dickson, Malay	-9,155363	0,3995916	-0,2016378	-0,5236332
	ZRC 4.7352	Port Dickson, Malay	-8,2403133	-1,1582923	0,7399999	-2,5028133
	ZRC 4.7372	Northen Borneo	-9,640002	-0,4770169	-0,8044295	-0,7176375
	ZRC 4.7373	Northen Borneo	-8,1906386	1,137593	1,5584647	0,251628
	ZRC 4.7374	Northen Borneo	-9,4422297	0,0122658	-0,7768457	2,1543234
	ZRC 4.7375	Northen Borneo	-8,9241844	0,4086108	-1,6344668	-0,0810688
<i>P. sp.</i>	NSM 54-45490	Chanthaburi, Klung	-0,2117606	1,5394907	0,3146367	0,8000006
	NSM 54-45491	Chanthaburi, Klung	-1,4269592	-0,5249562	0,0062913	1,3665712
	NSM 54-45495	Chanthaburi, Klung	1,4781021	1,1052307	-1,0504868	0,1486809
	NSM 54-45497	Chanthaburi, Klung	0,0779964	1,5127458	0,7493948	0,0481012
	ROM107772	Vietnam	0,4778326	1,714342	-0,1162713	0,1114936
	ZMB3246	Java	-0,1292318	0,1556506	-1,4470661	0,0533322
	ZMB67007	India	-0,8764326	3,2478848	1,6466248	0,4006015
	ZMNTU 1.49	Taiwan	0,7277668	1,518586	-2,8029102	-0,2247932
	ZSM1903/9508	Taiwan	0,4067103	1,3508154	-1,4152218	-1,1088393
	ZSM1903/9509	Taiwan	1,995801	1,2781855	-1,10682	-0,3715566
	ZSM1903/9510	Taiwan	0,3426322	0,6429651	-1,2868608	-1,0324193

<i>P. tramatus</i>	ZRC 4.7853	Siam	G_4:4	0,8708935	0,2084694	2,6905019	1,2640728
--------------------	------------	------	-------	-----------	-----------	-----------	-----------

Табл. П18: Фенетические (квадратные дистанции Махаланобиса) значения между обучающими выборками (выше диагонали) и уровень значимости различий между ними (апостериорные вероятности р-критерия, ниже диагонали), рассчитанные в ходе пошагового дискриминантного анализа 280 экземпляров *Pipistrellus sensu lato* (5 обучающих выборок, включая *P. stenopterus*) в программе STATISTICA 8.0.

Тренировочная выборка	“Западная” клада <i>Pipistrellus</i>	<i>P. nathusii</i>	<i>P. abramus</i>	“Восточная” клада <i>Pipistrellus</i>	<i>P. stenopterus</i>
“Западная” клада <i>Pipistrellus</i>		37.93425	12.30366	8.268712	118.6221
<i>P. nathusii</i>	0		49.73329	44.01163	144.8407
<i>P. abramus</i>	0	0		10.24641	108.5053
“Восточная” клада <i>Pipistrellus</i>	0	0	0		89.61271
<i>P. stenopterus</i>	0	0	0	0	

Табл. П19: Вклад каждого из черепно-зубных промеров в формирование канонических переменных, рассчитанных в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0. *P. stenopterus* включён. Названия 22 промеров черепа и зубов следующие приведены в описании табл. П15.

	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
TL	-0.433043176	-0.209122179	-0.017510962	0.067761442
CCL	-0.416683607	-0.147879871	-0.007314732	-0.056857403
CBL	-0.418551981	-0.186448494	-0.033932355	0.000412108
MW	-0.534017452	-0.106721711	-0.163083425	-0.077689809
BCW	-0.56335876	-0.288977268	-0.266962804	-0.074976008
OH	-0.522699525	-0.04722366	-0.10140534	0.21164764
ZW	-0.55496931	-0.015854391	-0.177853235	-0.022602907
POC	-0.557485888	-0.231963737	-0.353598284	-0.098013626
IOW	-0.626053185	-0.051345873	-0.007595272	0.015729256
RW	-0.52518559	-0.104444871	-0.026969134	0.032409437

RL	-0.295081423	-0.179478941	-0.155273907	0.265969415
CC	-0.477746243	2.49639E-05	-0.107997923	0.063917854
MM	-0.547914103	0.044362478	0.038655305	0.092536146
CM	-0.359106089	-0.000812596	0.001600129	0.005291132
PM	-0.338065286	0.059737321	0.000990313	-0.014193753
C	-0.481629299	0.0710415	0.031089149	-0.179653432
M3W	-0.441517857	0.105051706	0.189801195	-0.015769382
M3L	-0.413394668	0.026034159	-0.114271996	0.080262636
Pal	-0.267403749	0.01117354	-0.04382889	-0.115626951
cm	-0.35537732	-0.007864345	0.00931392	-0.030307627
MdL	-0.427062747	-0.070952944	-0.109706724	0.008659792
MdH	-0.401800224	0.069078214	-0.157072761	-0.104316992

Табл. П20: Значения квадратов дистанций Махаланобиса между исследованными экземплярами и центрами обучающих выборок, полученные в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0. *P. stenopterus* включён. Сокращения учреждений и организаций, в которых хранятся использованные коллекционные материалы, приведены в описании табл. П15.

Группа	G 1:1	G 2:2	G 3:3	G 4:4	G 5:5
NMP 48372	14.01736065	80.53690618	31.43639552	23.43064148	114.0536128
NMP 48456	17.12875442	71.8832437	25.74762319	28.51645474	136.8956656
ROM75671	22.24751545	69.10508233	42.90368249	35.51833713	126.9062335
ZIN80806	23.77528251	55.28414951	41.17656256	34.25830049	137.3149223
ZMMU:S-104737	42.15322191	15.56376147	46.81621464	40.59223796	107.4369522
ZMMU:S-108439	14.10302582	63.81397355	30.82148557	31.99890948	141.977785
ZMMU:S-108447	26.03320865	62.46180981	41.53027442	40.62818183	168.2913826
ZMMU:S-108453	13.9892257	51.31244708	29.27643102	26.42911296	133.8296812
ZMMU:S-108585	11.10295887	47.02816054	25.98737406	22.7901482	149.6451852
ZMMU:S-12465	10.92223358	38.35662841	29.00919982	21.75699052	145.7437483
ZMMU:S-12481	11.30579863	55.24330763	21.41481683	17.79818717	124.1696161
ZMMU:S-12483	9.108735957	56.49723587	26.77515902	19.35091673	132.6904426
ZMMU:S-135848	8.399384009	48.31468018	19.54743334	16.2310472	122.5404011
ZMMU:S-149478	10.49122585	43.96999202	23.65833283	19.43138139	110.7080432
ZMMU:S-149480	31.52852378	93.3354224	54.17468556	48.76245911	168.0803269
ZMMU:S-163664	17.68886734	32.41919955	21.80527811	27.41046216	141.9704069
ZMMU:S-166208	9.489226975	37.77686557	23.44382002	18.89000237	150.7844946
ZMMU:S-166211	8.640368033	48.52007638	24.39474089	23.08569212	159.5819773
ZMMU:S-166212	58.98815665	91.51318804	75.01054566	79.56680197	192.4102002
ZMMU:S-166215	8.209326186	54.52029045	16.42927479	14.18588782	132.7369859

ZMMU:S-166217	31.95298025	51.42849146	48.91376244	53.13536032	196.0215185
ZMMU:S-166218	12.88306308	60.23176834	32.85540572	18.79454497	105.1097368
ZMMU:S-167221	15.00366914	56.48584115	19.62258562	23.71405691	141.2106581
ZMMU:S-167223	22.46533558	77.0405247	23.19691052	24.92854567	111.7256091
ZMMU:S-167244	19.77545961	59.03000945	24.12529612	17.35967038	134.8310657
ZMMU:S-167245	15.08836964	56.83106039	23.97040427	18.83902301	141.4837724
ZMMU:S-167247	11.19143908	48.9682699	19.26920285	17.57124258	145.2155358
ZMMU:S-167379	13.58261836	61.81022086	31.08468671	22.34051051	128.2570527
ZMMU:S-168926	20.29308825	60.50435405	27.40749786	27.56526	163.3327056
ZMMU:S-168927	13.82697317	56.8086767	18.51219837	18.37239054	109.5791034
ZMMU:S-168928	21.66978668	80.85687776	28.87023118	27.82355085	170.2708186
ZMMU:S-168932	13.89354707	36.39616668	20.66070987	20.34984633	117.7169301
ZMMU:S-168933	18.40798712	57.51324476	28.99870476	22.42910741	129.3772967
ZMMU:S-168934	12.4425069	36.21634621	21.21173138	20.01247897	114.8193475
ZMMU:S-168935	15.75954765	62.31830034	28.43777882	18.67716935	127.4342039
ZMMU:S-168936	11.83583336	64.45796149	19.38538798	18.07885278	123.6256093
ZMMU:S-168938	19.82790529	69.39700756	27.32659167	27.99626802	103.6817347
ZMMU:S-168939	12.94878932	40.7200167	18.73774681	18.27705234	105.0915675
ZMMU:S-168940	14.03620452	58.88659282	19.22279645	18.38197433	115.2771813
ZMMU:S-168941	21.62386022	76.74270761	22.5611559	21.19246555	117.6602932
ZMMU:S-168942	11.0483757	42.87872932	19.51658901	19.1427354	119.1252276
ZMMU:S-168943	15.76221374	50.62953375	30.02655277	26.32065383	106.8931307
ZMMU:S-168990	18.42258596	57.04697988	31.19617464	25.33273713	105.0449041
ZMMU:S-168991	10.44458078	33.5420284	25.95501503	23.63342557	145.5129164
ZMMU:S-169735	18.03000533	48.33809385	27.26910424	30.80463631	149.9653131
ZMMU:S-173326	12.35003819	45.13464725	28.78214595	23.82331394	142.6013231
ZMMU:S-175459	18.82014309	49.77577766	40.13535132	28.76751543	142.6299908
ZMMU:S-176092	9.42748505	38.99945599	24.70284409	17.04870713	149.081593
ZMMU:S-176094	6.432557644	44.37891993	15.12318069	14.67987824	125.8209359
ZMMU:S-176095	8.171740287	41.3375518	19.6353791	15.25330725	142.0334704
ZMMU:S-176096	12.62983554	22.98463378	26.7340808	17.20625013	120.1682335
ZMMU:S-178471	34.30214974	56.25448614	40.19591994	45.74785285	156.1190084
ZMMU:S-178472	17.16959636	47.23948535	36.52431935	30.4891419	126.9313258
ZMMU:S-178763	18.48480557	60.623545	21.81874602	27.47738514	139.1690422
ZMMU:S-180207	12.40632151	37.29090181	26.66845471	20.9911843	142.3796312
ZMMU:S-180215	9.096006484	35.10176399	25.75770444	15.26033074	130.7380846
ZMMU:S-180522	14.25893757	49.91540703	31.72813295	20.78046765	138.9557885
ZMMU:S-180542	16.59918863	44.99200793	34.70569468	24.3726301	159.7739541
ZMMU:S-180543	9.923501197	40.61505989	28.06893672	17.56380625	135.2232811
ZMMU:S-181670	18.09266328	49.68733433	16.83827565	15.69096029	128.5565549
ZMMU:S-181673	23.51377117	74.52089879	28.81076195	19.13434785	152.7513199
ZMMU:S-181674	15.91919646	46.3288126	34.56441686	22.65572696	146.2101482
ZMMU:S-198119	34.64525753	68.0471262	40.18685536	35.96503975	125.7270501

G_1:1

ZMMU:S-204934	G _{1:1}	24.22788774	53.49187157	37.67830406	31.96008418	130.2300817
ZMMU:S-204935		26.73316191	61.35295141	30.40785722	30.08809517	151.0935762
ZMMU:S-4199		9.62320631	50.06752191	28.73523481	19.96018553	123.1674566
ZMMU:S-4200		15.04379724	69.65951135	37.5799463	24.14540681	118.9223397
ZMMU:S-4201		19.25635871	79.48587913	37.22748743	24.4753319	146.130353
ZMMU:S-4202		16.05546209	81.80219632	34.17831919	27.93092664	145.7385414
ZMMU:S-4203		16.80497271	77.70850064	35.57901522	28.48197285	135.7617246
ZMMU:S-4204		16.17702804	71.4388347	39.57125542	30.61272294	159.3828818
ZMMU:S-56330		12.74254815	33.29393125	20.88954018	18.98569546	127.2487576
ZMMU:S-71110		9.635466245	55.21709792	25.72721785	22.44414485	130.9242546
ZMMU:S-108709	G _{2:2}	51.28673334	11.33709163	66.8654543	62.7352219	160.8450257
ZMMU:S-108729		60.38300117	12.48009756	73.83042151	67.8469324	191.269637
ZMMU:S-108731		49.12842849	12.37401033	57.40377591	61.97733549	167.8578226
ZMMU:S-108743		46.35267965	16.58132902	52.32733956	55.18110602	184.7738138
ZMMU:S-108905		35.32588366	12.33452082	43.79342788	37.58707068	135.5763961
ZMMU:S-158565		54.67604627	12.91078226	59.94721929	54.57803417	149.9657576
ZMMU:S-161715		59.69976521	17.07883934	73.52944138	66.75853559	178.1629884
ZMMU:S-163665		49.93031554	15.52246492	62.11217684	53.2400932	134.5923871
ZMMU:S-164040		44.8463264	13.18215173	45.71387864	42.94766957	151.4174608
ZMMU:S-166113		66.96400582	16.37828018	77.08528379	75.60985422	163.504578
ZMMU:S-168810		54.6011826	9.946553583	68.07330625	60.00341586	146.704349
ZMMU:S-169757		43.37033046	10.08750186	56.21410472	47.11171507	145.7071795
ZMMU:S-169758		71.97532825	18.63507676	84.99028915	80.1787841	157.2084861
ZMMU:S-175316		66.50673406	18.23683631	80.81225653	77.67985302	177.0176802
ZMMU:S-175316		61.89931669	16.47810811	73.12836023	64.88818988	158.718329
ZMMU:S-176090		66.45290001	17.34282163	83.06918243	78.11951475	186.2337965
ZMMU:S-183034		34.2489337	7.137169945	44.3721069	36.90974176	145.2286723
ZMMU:S-204888		37.80674283	14.28343289	43.727919	37.28165533	123.4604447
ZMMU:S-4221		53.23762025	8.033226503	71.15836582	60.79365535	160.2513717
ZMMU:S-4222		37.47271424	9.095942877	48.42195675	42.81437323	134.7409202
ZMMU:S-7792		49.85629016	14.20554954	69.21658778	59.03480055	184.7849913
ZMMU:S-94751		40.90340258	18.70943118	60.71058135	47.34955194	150.8445532
NMSN 14586	G _{3:3}	21.4752383	62.88599773	9.936748257	16.7178909	120.5143434
NMSN 14587		27.29736279	50.14125161	17.35234758	22.91638327	135.2951371
NMSN 14588		28.46215786	78.78922632	15.77881321	25.43903304	109.6575451
NMSN 14590		31.74313712	68.69363375	13.9504209	28.81677155	99.92204657
NMSN 15901		28.90323502	67.72550786	17.45821427	24.36296834	82.49087484
NMSN 15903		48.52718866	104.8920756	27.062563	46.06169176	129.7981409
NMSN 17727		26.76347328	79.5287407	11.85182788	27.63595277	131.2274985
NMSN 17729		23.57087775	70.38862201	13.31510536	18.63574551	84.42680251
NMSN 17730		46.62512569	86.20018885	23.63426853	36.82591089	172.4598463
NMSN 17732		33.00753573	72.14182726	18.87836299	28.76542848	126.87896

NMSN 17734	25.51917864	61.85120667	8.543516077	23.22005433	111.7455247
NMSN 17738	43.02926834	90.27720114	17.22350965	39.49605119	118.1794047
NMSN 17739	31.56721455	73.32519656	13.38720458	26.58787446	101.9200204
NMSN 17740	25.07007838	60.42842909	12.30916034	21.61068705	142.6202774
NMSN 17743	23.36902718	74.69775978	11.03627302	23.22122713	128.8843772
NMSN 17744	9.992798841	34.28108148	14.33586687	11.21016398	120.254921
NMSN 17751	37.35019126	64.94621643	14.6695498	30.34283103	128.3182871
NMSN 18380	35.59776768	58.16964331	24.67108331	38.82248948	135.1409374
NMSN 18538	16.39869603	53.34020653	13.14578013	13.55790607	122.7129846
NMSN 18545	25.44565022	51.28929893	9.042756577	20.01642008	124.9362101
NMSN 19662	27.57101882	53.22720632	14.29459026	30.23679156	129.2802946
NMSN 19663	24.66276952	60.61784912	18.43030399	32.08267518	146.8995969
NMSN 20736	19.66782874	55.61255506	7.604138935	19.49930044	106.4148902
NMSN 20738	22.79151466	56.76656861	15.43222717	22.47221332	129.2780798
NMSN 21431	29.72885917	71.71818841	13.74775791	32.77522006	126.8141012
NMSN 21435	20.5284811	53.55591526	14.75327313	24.29569279	142.9598022
NMSN 29424	23.21324323	66.15938855	8.537896236	17.99686155	106.0021863
NMSN 29453	26.86254347	72.92334603	8.863617331	15.95589826	106.9871053
NMSN 6006	30.01666325	64.75740729	15.64550956	36.86929613	144.2842988
MNHN1977-562	27.04125662	47.40848173	19.59097494	28.40182478	122.0960666
ROM78223	16.18266161	58.05313722	12.96844264	19.44386346	119.8416424
ROM78224	17.14983543	49.07481104	11.43125453	17.95610323	113.3255192
ZMB2568b	45.96673483	66.26916494	20.21615184	39.13556773	138.804348
ZMB3153	47.54349896	96.23075742	36.69173	36.12332364	98.97465386
ZMB4983	26.46573294	70.58782471	17.93931306	22.34222104	119.7319963
ZMB5703	29.60539134	64.86096553	18.42109427	20.5967782	103.2709382
ZMB67000	39.96846699	81.93506111	25.17828412	40.85645701	138.865368
ZMB67019	48.01191614	79.59565566	28.92856555	42.77112737	144.0687352
ZMMU:S-108365	19.61013768	58.64001852	12.38158964	11.02613234	111.6479946
ZMMU:S-108366	29.289926	62.30581167	14.53855705	26.33402021	132.8954566
ZMMU:S-165128	21.5203518	60.06514611	16.38516606	24.23908188	124.4972505
ZMMU:S-165136	21.49013263	36.01012992	20.46565819	21.41283186	143.2767617
ZMMU:S-182124	30.88189092	71.46397829	20.24582394	30.43005163	136.2943549
ZMMU:S-182125	48.60925366	94.75068653	28.31758321	43.06292204	147.4192867
ZMMU:S-35353	24.01568933	75.86093662	25.85371081	34.95517803	175.8697643
2007.21.1.	31.06697773	47.79966152	32.3780392	21.94307187	103.2546408
92.115.1.	29.41330645	55.52466711	34.85754387	24.59668332	94.06914995
92.116.1.	32.36154284	80.78401912	27.40394254	22.04099797	108.6440672
92.116.2.	23.45484462	53.63364548	29.34965121	16.28393137	88.88034505
92.116.3.	25.64255013	77.24938855	21.69984606	16.33932595	75.2239295
92.116.4.	44.85420975	82.3083117	51.88916428	34.19715208	82.87367973
92.116.5.	54.01791331	75.48678355	56.29152312	35.65316	73.02027045
92.117.1.	23.86993155	60.85116594	16.9531356	14.00432988	72.136169

92.117.2.	32.32276583	75.28905178	39.91729922	24.83388918	87.53224965
Abe 56337	15.69089705	54.56722313	16.75562624	14.65024141	137.5653321
Abe 57644	22.57197222	61.04603874	25.87039881	19.64936291	131.6344371
Abe 57645	33.63737816	64.3102449	42.26824497	25.99447442	137.5974269
Abe 57646	31.10180085	61.02615305	38.71979251	22.36194603	111.978514
AOPM MC87008	18.84785649	54.83625207	21.17580698	12.28850188	100.4376219
AOPM MC87032	30.45201086	58.56216039	21.74902436	16.68459411	100.9287907
AOPM MC94010	21.20302883	68.49791755	21.87796078	19.35060514	114.7784353
HNHM2014.11.18	21.29515695	78.66193157	23.76136445	14.96224437	119.4083284
NMSN 21516	39.30601443	89.15640585	23.97489583	32.67300187	137.514079
NMSN 5652	23.77298413	40.43830265	23.52586027	15.53885069	84.68924774
NMSN 5799	32.79899681	64.89650552	29.72939596	22.96435964	107.9830002
NMSN 60785	28.45372332	34.78215317	36.58599167	22.18668965	100.5757829
NMSN 64297	27.45262748	47.79186528	19.4565369	23.1650581	95.27157468
NMSN 64602	26.48009976	34.24247139	36.1171093	30.50351232	120.7451336
MNH9.1.4.73	211.4833034	236.0866875	227.1135782	196.1335307	267.5408366
MNH98.5.5.6	22.9483999	68.21809836	33.58629074	21.68513947	113.0572039
MNHN1868-1457	36.07177512	68.04340859	18.7687343	32.9944805	149.6998186
MNHN1878-1973	21.97599921	51.46914768	25.65489408	10.70692943	99.83036396
MNHN1896-2442	28.01998607	74.72181037	23.70642446	13.07957832	78.81275487
MNHN1948-368	40.18127291	80.67519661	33.96312218	26.51291217	96.53564478
MNHN1985-1934	36.17311389	67.8998629	23.45665554	20.52793754	84.66296714
MNHN1985-1976	53.24410008	91.21014787	49.44694038	34.51106908	88.72607671
NSM 54-45490	22.8835223	68.17860886	21.45984417	12.95378628	95.96059891
NSM 54-45491	33.07350417	51.98627508	30.68738436	19.0225605	75.53240872
NSM 54-45495	17.88155878	56.96873627	13.22457704	16.31241634	125.6835015
NSM 54-45497	23.48072765	72.38034533	26.98113962	18.15227112	104.6510342
ROM107732	21.58183767	88.74000143	41.19273875	28.52915256	144.3289516
ROM107747	22.57315862	71.66424154	32.57404785	17.6687251	113.0721038
ROM107772	24.17545652	72.88629719	22.47981917	19.24336208	112.7888467
ROM37378	25.06725729	74.01804857	38.32913548	23.339983	115.8091492
ROM37379	28.19853885	66.01651085	47.59323537	32.94084814	122.9193639
ROM37380	26.36931626	84.26115264	39.1074984	23.87093069	124.9264841
ROM37382	23.70560303	91.10215715	36.04168521	24.66713962	105.0504419
ROM78234	67.32288973	102.9272001	70.54628441	50.79497202	133.5732305
ROM86312	22.23121446	57.29639085	28.5294944	17.98024303	102.2931646
ROM86318	43.25735142	88.34967885	38.54702357	24.46225262	93.9551467
ROM86319	21.18343967	53.8504518	16.88048832	8.69620096	99.22820166
ROM86399	38.00430273	70.74949013	26.96245349	23.90550372	113.2329013
ROM86451	25.51170982	57.66105751	26.63797466	18.86883748	102.1600491
SMF58412	17.07885493	65.7624878	26.34201311	11.99780636	117.59382
SMF59670	35.07025622	71.01822623	31.05749547	26.59576857	119.8334081
ZIN59105	32.44121358	44.08782455	36.74242819	35.8232409	120.686013

ZMB22232	33.19164697	58.37178235	35.44384549	20.3494273	95.19801455
ZMB2549	25.12550032	44.58064674	35.87415733	20.01494812	111.3097156
ZMB3246	26.81906649	54.6161762	19.33735008	21.58516494	98.01463168
ZMB66967	43.98834492	75.31356575	43.60145491	28.80899164	107.0784048
ZMB66996	51.06409831	70.3118676	45.26040242	30.93556178	64.04247957
ZMB67007	42.55886723	112.3916651	45.67979851	30.84507313	106.4868261
ZMMU:S-164507	137.4700122	183.159496	134.4171609	120.7524094	185.6199234
ZMMU:S-164508	31.18098415	57.79705949	42.10952598	31.23534607	120.1413309
ZMMU:S-173373	38.08369739	68.29444596	28.83973506	30.12693555	76.12738323
ZMMU:S-173375	27.95877193	64.43040698	30.3828788	15.83336142	101.3388569
ZMMU:S-173379	26.17413983	72.61406129	30.49281564	19.20385214	84.01664833
ZMMU:S-173419	29.34215568	69.51918465	20.26144362	11.96605741	120.0924796
ZMMU:S-173421	31.48140657	61.94622004	35.4772772	22.63181914	139.373455
ZMMU:S-173430	29.67790818	53.52521367	36.25983278	15.94960233	110.7190519
ZMMU:S-173431	22.23662576	51.76854937	28.72818587	13.61687818	120.52586
ZMMU:S-173461	21.56712405	59.41145649	29.73630489	20.60992856	100.1910067
ZMMU:S-175167	24.03804318	56.50988175	25.87922227	17.43143132	144.1681257
ZMMU:S-182130	18.70756714	46.63700595	27.45676433	12.2660398	116.4222124
ZMMU:S-182135	22.76190261	60.56231713	30.6666514	16.07722038	108.4719544
ZMMU:S-184690	27.86213873	49.65415022	35.36117586	24.8178103	140.0898555
ZMMU:S-186715	29.21792227	58.67207996	29.33237108	16.99579368	125.5399101
ZMMU:S-190736	39.4114705	81.1738565	38.42221	25.23814795	143.9445545
ZMMU:S-191949	23.49686057	53.02364227	25.31440049	15.7854622	104.1126888
ZMMU:S-197024	31.43932486	60.97277521	32.74962056	15.64795678	107.6837704
ZMMU:S-197034	40.42529173	84.08739896	42.18266698	25.19636781	87.41888142
ZMMU:S-200524	38.67906837	80.5319762	36.19133052	26.16730548	122.2212917
ZMMU:S-200863	20.87286061	46.53084259	27.00552473	13.19075414	124.6297772
ZMMU:S-200864	34.6124202	49.02500075	42.57943396	30.85293376	128.3586003
ZMMU:S-200869	18.60823983	57.0443473	31.55143799	15.94107098	112.2687452
ZMMU:S-201844	49.83414912	74.52122293	56.15062283	30.79335021	90.99978314
ZMMU:S-202228	25.39238431	66.04263563	26.0730586	12.37863653	102.4877329
ZMMU:S-202239	21.19687884	73.50427065	13.55600415	12.16977685	109.9327804
ZMMU:S-202245	34.61566596	80.83068764	28.1027138	16.92211396	101.4973914
ZMMU:S-202285	29.19928004	54.67958278	29.39732289	22.97142853	130.3349446
ZMMU:S-205508	30.13077617	60.69970512	36.42447362	12.1460339	87.96232781
ZMMU:S-205509	45.95852279	61.75269433	51.31403185	25.79214062	106.6526079
ZMMU:S-205512	101.7268972	137.653003	88.23994617	74.10289924	158.5937965
ZMMU:S-205530	53.15818299	66.87340977	39.43649126	33.83329888	124.5333975
ZMMU:S-206452	33.42282291	50.72041435	33.49767653	24.31802507	102.9770413
ZMMU:S-207491	13.69544561	68.17087829	16.13350454	8.643650089	117.2733467
ZMMU:S-207497	27.25922655	74.38159052	38.08345069	33.09388095	169.2088671
ZMMU:S-209716	28.02172669	48.70834278	27.14928458	13.44696514	88.43351815
ZMMU:S-209718	43.50238815	78.8635642	42.00732063	23.76126433	71.39899762

G_4:4

ZMMU:S-210843	50.97078401	98.11260263	57.64761705	33.37021292	98.1934075
ZMNTU 1.49	29.27238762	70.15281124	12.7864825	25.88516474	119.207087
ZRC 4.5599	243.045603	285.0227587	264.7493984	245.5325137	340.7295485
ZRC 4.5600	32.60339609	63.101371	32.63331037	22.73325911	107.9992678
ZRC 4.5601	12.82555249	44.31060693	25.79105923	13.27890419	100.4654628
ZRC 4.7378	29.17863516	70.3896032	28.28109191	21.01237014	131.48501
ZRC 4.7379	32.85179519	72.79539016	42.56454032	24.76033512	145.8083826
ZRC 4.7380	45.24469744	85.74488133	31.9061798	35.01493224	165.4438031
ZRC 4.7381	18.44364902	61.35617389	25.64064357	20.02329614	136.8297448
ZRC 4.7383	14.40432329	68.94557283	23.85789591	16.90008178	131.3505739
ZRC 4.7383	39.20326335	81.84360176	41.38871813	25.85158856	140.8002242
ZRC 4.7385	27.47220175	67.65374538	31.84803443	20.67270425	155.2806499
ZRC 4.7853	48.42583836	82.62281204	64.79930601	42.28622274	146.0972072
ZRC 4.7854	34.77289814	70.99339838	43.8449842	24.77853727	139.5092056
ZRC 4.7855	19.93267244	41.44982422	24.77342429	13.91469308	132.5496714
ZRC 4.7857	10.33346439	43.48847612	17.92996336	12.28693867	138.3919191
ZSM1903/9508	22.21195147	68.0900171	16.08177038	22.64135918	108.5698094
ZSM1903/9509	16.96750284	59.78775397	13.65783339	19.21919645	136.9280855
ZSM1903/9510	18.42934377	56.25364414	14.2309977	19.19867453	102.4714457
MNH42.8.19.14	128.9758017	128.442803	133.8288962	108.0612598	26.07121868
NMW40264	145.5558228	194.4701639	138.3884613	116.5396349	20.49160356
NMW40265	110.1398802	150.279297	100.0570795	82.6645327	23.76074299
NMW40269	164.8649029	187.5386204	167.1244697	143.5151565	35.87333552
NMW40277	173.8185397	222.682341	162.0926837	141.0542783	28.6030935
ROM36135	114.406694	144.567535	97.26468502	86.11035373	19.48583652
ROM36136	118.7160562	141.6054363	111.2465133	93.75533354	20.37427097
ROM36137	159.9338779	179.9380305	148.8702193	128.1486298	25.28995256
ROM36138	124.7255852	133.234555	108.2986715	95.13196671	11.07620713
ROM36139	149.4879389	157.6098983	146.4283106	125.4412459	37.22468059
ROM36140	194.4128976	222.1975987	184.4148027	167.06999	30.61002115
ROM41434	145.4362556	178.3797283	135.6299667	114.097812	23.46774269
ROM41435	160.687241	195.9716737	157.2255821	129.639938	27.18664166
ROM41436	96.86279185	115.7330564	95.86970926	71.54070587	27.59996062
ZMMU:S-103148	101.2428224	117.7805325	90.26721168	84.79913847	33.79434921
ZMMU:S-103149	186.1729352	197.15234	178.474492	151.3509723	33.24268079
ZMMU:S-103150	160.8868692	179.8889445	151.75689	137.8089723	25.48810181
ZRC 4.7343	176.6477838	219.6433642	152.9016324	145.1552699	30.40098565
ZRC 4.7344	168.3749423	184.8105736	159.5201404	137.3193518	39.34828715
ZRC 4.7345	108.5703559	137.1592458	93.42453351	74.56858759	19.40848007
ZRC 4.7346	188.670768	204.4899466	169.6560755	148.5018603	37.73259884
ZRC 4.7349	141.322815	178.511163	127.9655399	110.369696	20.62542444
ZRC 4.7352	116.6640178	145.7831817	118.2803136	100.0069957	18.09750941
ZRC 4.7372	177.8841037	204.3110495	162.3107273	147.1113236	44.77923216

ZRC 4.7373	G _{5:5}	119.7026716	166.7414959	115.2935721	88.00986743	22.55224095
ZRC 4.7374		165.4731315	186.6719889	142.6658186	121.4456173	32.93230479
ZRC 4.7375		127.6099179	159.5526831	104.8341493	94.77354251	8.930816519

Табл. П21: Значения канонических переменных (Roots 1–10) для исследованных экземпляров *Pipistrellus* s. l. (*P. stenopterus* исключён), рассчитанные в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0. Сокращения учреждений и организаций, в которых хранятся использованные коллекционные материалы, приведены в описании табл. П15.

Та кс он	Музейн ый номер	Локали тет	Гр уп па	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6	Root 7	Root 8	Root 9	Root 10
<i>P. abramus</i>	NMSN 14586	Saitama	G _{1:1}	1.32350031	1.231092236	-2.301859602	-0.033811146	0.75800941	1.555760565	0.945563018	1.435697542	-0.744292246	-1.399284546
	NMSN 14587	Saitama		0.646982598	-0.545355281	-2.290370645	-0.153368745	0.786013815	1.650842873	-0.182651021	1.686350242	-0.441162696	-1.298183841
	NMSN 14588	Saitama		1.355870531	0.880284703	-3.148321449	-1.015392363	-1.717174302	1.276377583	0.48043911	-0.571736274	1.209178871	-0.595683576
	NMSN 14590	Saitama		1.169740611	0.257667133	-3.753882475	-1.930169413	-0.636590076	1.822293076	0.782140169	-0.992280961	-0.368924925	0.877428495
	NMSN 15901	Saitama		-0.146555058	0.133150662	-3.358339206	-1.114964067	-0.960632449	2.323641265	0.240129328	-2.347991023	0.190975637	0.685868131
	NMSN 15903	Saitama		1.01053836	2.275890067	-4.647288942	-1.880530671	-0.19349575	3.037028479	-1.495567019	-1.291100623	0.38875236	-1.075307019
	NMSN 17727	Aichi		0.430448456	1.958649815	-2.996729485	-1.718386224	-1.162590244	-0.273585661	0.069853696	1.735569775	-0.850997406	-0.274063027
	NMSN 17729	Aichi		1.169862003	0.937409503	-3.44769597	-0.758593116	-0.34836992	1.800778094	-1.118118229	-2.002031125	-1.319636656	-0.073283903
	NMSN 17730	Aichi		0.901745264	0.445395751	-4.420240541	-0.426044503	0.920580422	-1.594483396	1.233397528	0.630892326	-1.383995947	-2.741889669
	NMSN 17732	Aichi		0.766267499	0.198381148	-3.218113196	-0.184737292	-0.674820005	0.21707938	-1.358577318	1.764350103	0.021961271	-0.140833534
	NMSN 17734	Aichi		1.133916469	1.184612411	-2.876883363	-2.151997317	1.122075666	0.415534921	0.60107294	0.4794704	0.82117218	-0.730351206
	NMSN 17738	Aichi		0.479206659	1.619969977	-5.082395244	-2.524140368	0.31223058	0.527614268	0.782676238	-0.382134643	1.600734941	0.429181137
	NMSN 17739	Aichi		0.411979758	0.020459072	-4.712273558	-1.173468998	-0.559638912	-1.230456746	0.055267871	-1.48813794	0.374104359	0.506668651
	NMSN 17740	Aichi		0.781372448	0.257998811	-2.353407643	-0.669242286	0.750209382	-0.604694463	0.238084002	1.402118328	0.359653057	-0.523750046

NMSN 17743	Aichi	-0.355151939	2.134978778	-2.692508238	-1.239973745	-0.185394906	-0.548824564	2.084629272	-0.04636162	0.948042531	-0.581333792
NMSN 17744	Aichi	0.053837751	0.349640345	0.503850563	-0.338511392	0.930572158	-0.186181315	0.767097397	0.692543177	-0.450891301	-1.079083883
NMSN 17751	Aichi	-0.274433171	-0.024652279	-4.437981225	-1.210260515	1.404962408	0.497375927	0.635727468	0.851485902	-1.113401041	0.557732235
NMSN 18380	Shikoku	-1.193999801	1.045063393	-1.767760059	-2.163902086	3.099130563	0.595784016	-1.480756359	0.685442566	0.404731319	-0.446058604
NMSN 18538	Shikoku	0.151920197	0.647014569	-1.02072609	0.590169344	-0.341413906	1.09780732	0.934992825	1.706827071	-0.713109187	0.80276256
NMSN 18545	Shikoku	0.51268567	-0.279876652	-2.573450048	-0.502915858	1.691424131	0.575483657	-0.002798307	1.841797791	0.743740605	-1.374719229
NMSN 19662	Shikoku	0.078922456	0.347687003	-2.101614101	-2.285524367	1.882792174	-0.473628541	0.935507997	1.280949661	-0.192326945	0.474248696
NMSN 19663	Shikoku	-1.33339798	2.302244744	-1.433779899	-2.28703296	1.458745787	-0.153918767	0.044887673	-0.903469319	2.295213654	-0.721365878
NMSN 20736	Saitama	-0.313471184	0.691663799	-2.368980904	-1.301586808	-0.750131661	0.64852337	0.488531786	0.996440922	0.887966014	0.362561981
NMSN 20738	Saitama	1.477320841	-0.015593464	-1.819482797	-1.768911948	0.588314224	-1.309387534	-0.062793625	0.033866379	-1.314242618	-0.516426219
NMSN 21431	Shikoku	0.428512819	1.664768841	-2.942013187	-2.897674423	-0.143963111	0.902704038	1.306142546	1.126160946	1.713373641	-0.436365648
NMSN 21435	Shikoku	-0.805925191	0.753147863	-1.586917032	-1.442808117	-0.462591587	-1.0786103	-0.834892527	1.507098716	0.59195529	0.922750462
NMSN 29424	Saitama	0.243133371	0.750419995	-3.758778335	-1.023815354	-0.00325671	-0.459307715	0.672851585	-1.131112014	-0.786466178	-0.351748751
NMSN 29453	Saitama	1.109418104	1.049487953	-3.189460284	0.794949703	1.003828141	0.197458829	-0.508572365	1.780069384	0.457582815	0.129498719
NMSN 6006	Saitama	1.823509385	0.483832597	-2.475383611	-3.706481228	-0.488801284	-0.816618498	-0.472291488	1.699281298	0.108646693	-1.784881405
MNHN1 977-562	Peking	0.681664378	-1.611123605	-1.755948339	-1.668928291	-1.11851962	-0.761660496	0.257225712	0.391982871	0.027139706	2.022890153
ROM782 23	Japan	-0.011624375	1.42443023	-0.9026841	-1.049862605	-0.900773779	-0.272993004	-0.845692811	0.512383349	1.282186762	1.137359276
ROM782 24	Japan	0.391785744	0.180615979	-0.861249261	-0.904266604	0.620894728	0.505381169	1.408499389	0.93225117	0.43742392	-0.283743451
ZMB256 8b	akakomul i	-0.900666071	-0.416160215	-4.693067158	-1.729113239	1.83654024	-0.157401928	0.479856435	1.039918557	0.524981837	2.170578218
ZMB315 3	Japan	0.123153826	0.7974735	-3.137821915	0.844171756	-1.976734234	0.162740888	0.593435105	-1.627361389	0.400299082	1.934279893
ZMB498 3	Peking	0.991873464	0.471433231	-2.740884166	-0.951325946	-0.846832372	-1.793571024	1.207596257	-2.827281175	-0.222143705	0.103854567

	ZMB570 3	Peking		2.251607643	-0.754356823	-2.402799526	-0.426884721	0.965936672	0.334916866	0.241797448	-0.388224598	-2.175813918	0.657809375
	ZMB670 00	Peking		0.797914258	0.399060722	-3.30228236	-2.562634593	-0.585433709	-0.39206529	0.888920325	0.177251601	-1.370360228	1.752739258
	ZMB670 19	Peking		0.49291498	-1.030651352	-3.548702141	-1.393734651	0.338198632	-0.676542988	-0.520607016	0.231553717	1.436518079	-1.867502546
	ZMMU:S -108365	Japan		0.902338943	0.426564168	-1.511058451	0.663209718	0.939319493	-2.315465883	1.301195003	-0.650703895	-0.548866573	0.259134211
	ZMMU:S -108366	Japan		1.051892648	-0.269682197	-2.581101122	-0.785360975	0.149413477	-1.091352915	0.740259884	1.748741001	1.009827957	0.803328693
	ZMMU:S -165128	Vietnam		-2.631174289	1.394382498	-2.011586334	-0.143225639	-0.806080806	-0.942513839	-0.753977126	0.623965164	1.22114219	1.035918806
	ZMMU:S -165136	Vietnam		-2.682931732	-1.459848473	-0.977463371	0.527059673	0.219952627	-2.679931397	-1.590622232	1.18664265	-0.318473967	-0.555427059
	ZMMU:S -182124	Vietnam		-2.26263338	1.138242952	-3.236046757	-0.078313259	-0.149092218	0.298185492	-0.939957823	1.731953895	-1.710183747	0.40092986
	ZMMU:S -182125	Vietnam		-1.719283765	1.295583804	-4.637741912	0.697532181	-1.051698408	1.323377344	-0.239849976	1.632449433	0.273235334	0.049549747
<i>P. babu</i>	ZMMU:S -35353	Japan		0.570231545	3.341804245	-0.549223032	-2.540247487	1.782690341	-2.128614962	-0.48628941	-1.156422716	-0.831278865	0.560208789
	Abe 57644	Nepal	—	0.16178209	0.06287835	-0.61109752	1.118473389	-0.709896994	-0.032995312	0.142357096	-0.557624502	-0.272807112	-1.598094021
	Abe 57645	Nepal	—	-2.612412974	1.60698048	0.726670362	2.759182349	2.776638915	2.072257582	-0.984608375	0.783297819	-2.351551565	-0.536404005
	Abe 57646	Nepal	—	-2.418560749	0.784424773	-0.084771788	2.739369373	2.146476127	1.772931175	-2.2462547	-1.909487607	-0.712274732	-0.230785666
	SMF5841 2	Nepal	—	1.956664553	1.200334548	1.554595323	2.230044026	-0.210590146	-0.497115454	0.698249132	1.123060989	-0.718064376	1.0878346
	SMF5967 0	Banglade sh	—	2.72168127	0.781302571	-0.406608967	0.806604417	0.724954899	3.833806864	1.041582041	2.208385854	-0.959226628	0.468928988
	ZMMU:S -164507	Nepal	—	-0.164820136	1.185721462	-3.338202597	3.076133029	0.824611208	-0.679997836	2.113970569	-4.060319326	-0.287830181	4.692273844
	ZMMU:S -164508	Nepal	—	3.129604764	-1.368762278	1.900976309	-0.179458637	-0.233570729	-3.019094105	0.084903541	0.277700675	0.079973135	3.649973951
<i>P. ceylonicus</i>	92.115.1.	India	G _{2:2}	8.136665286	-2.593548986	1.672823867	-0.654587514	-0.495405344	-0.09855432	0.136819781	-0.022111149	1.956699994	1.974098742
	92.116.1.	India		8.214146061	-1.50669203	-0.888051862	0.254901295	-1.590082825	-0.560096234	-0.048400333	0.646917696	0.319043925	-0.224428179
	92.116.2.	India		8.898838578	-2.867744618	1.310388528	0.201875717	-0.137954319	-0.660921124	-0.800943188	0.105331287	-0.03381249	0.897432498
	92.116.3.	India		6.925682501	-0.665556181	-0.717471231	0.385565255	-1.373022036	0.230988641	0.962408512	-0.073579223	0.438419595	0.816475319
	92.116.4.	India		8.858175685	-1.78969555	2.051152879	1.410098092	0.45962754	-2.253219109	-0.00670546	-0.303964734	2.203579059	2.656857712
	92.116.5.	India		9.507511192	-5.199881222	0.60286746	2.292770897	-1.870798973	-0.542514866	-0.536901836	-0.42821413	1.389450032	-0.247660504
	92.117.1.	India		6.845012197	-2.172659289	-1.117448718	0.258424353	-1.816302007	-0.201143441	0.173435217	0.323637967	1.143660882	0.757140215
	92.117.2.	India		10.01929137	-1.811225908	2.094409651	0.314004403	-1.301802687	-0.504493449	1.289612738	-0.182578719	0.273528283	-2.180990599

MNHN1 896-2442	Pakistan		8.800042499	-1.057865139	-0.409465431	1.087491935	-0.639254972	0.664937921	0.026211737	-0.191133119	0.648117511	0.097055968
MNHN1 985-1934	India		8.720888912	-2.236347326	-1.435109966	0.292295189	1.418776396	-0.028520454	0.131069042	0.330874766	-0.013095706	-0.696856009
MNHN1 985-1976	India		8.338422934	-1.737344283	0.238924505	2.156678714	-1.324719047	0.545639141	1.802143771	0.472135521	2.02863226	-1.599272691
ROM782 34	India		7.739827104	-2.654295376	0.556456458	2.170912484	-2.505490625	-2.2216707	-0.158487428	2.218119438	-1.117395248	0.635242969
ZMB669 96	Sri Lanka		7.855535949	-4.218298261	-0.08140813	1.364602937	-0.327543031	0.196768825	1.002740875	-0.786551113	1.574835545	0.165530907
ZMMU:S -173419	Vietnam		0.751783714	0.15330505	-2.119849068	3.445139763	1.186594891	-0.479374612	0.461871556	0.693937156	-1.378052945	-0.122437435
ZMMU:S -173421	Vietnam		1.73033325	-0.184509081	0.984923434	1.633906559	0.595343998	-2.073979343	0.811742075	0.700137091	-0.094712737	1.528383991
ZMMU:S -173430	Vietnam		2.510476022	-1.170847182	1.301764623	3.506912329	0.382087561	-1.146854293	0.108317397	1.259649524	0.771217204	-0.21507846
ZMMU:S -173431	Vietnam		0.053522542	-0.237500921	0.706500412	2.814639607	0.346977065	-0.632082628	1.125599863	-0.134178145	0.582606011	-0.467036935
ZMMU:S -175167	Vietnam		1.26263017	0.005701496	0.49230844	1.265094127	0.021871196	-3.002884614	2.877252147	0.66628596	-0.882342813	0.696987654
ZMMU:S -182130	Vietnam		-0.777410831	0.000350186	0.891796794	2.13556251	0.246970572	-0.255601689	0.597499529	-0.170784634	-1.390783238	0.578936862
ZMMU:S -182135	Vietnam		3.044443765	0.446401303	1.484319257	2.347529868	0.854705984	-0.155706237	0.032101761	0.943825653	0.631458449	0.128589068
ZMMU:S -184690	Vietnam	G _{3.3}	-1.6598791	-0.467142742	0.400004113	1.347500655	1.586691203	-0.359247551	1.284066849	-0.995942273	-0.914565335	-1.585807512
ZMMU:S -186715	Vietnam		2.014625444	-0.818698129	0.119666642	2.402587292	1.768883705	-1.970326704	-0.066255748	1.194064516	-2.113351152	1.007180323
ZMMU:S -190736	Vietnam		1.410795015	0.508177791	-0.370733472	3.127743677	0.918797293	-1.999035996	1.100619343	0.271881278	-2.044754134	0.274256686
ZMMU:S -200863	Vietnam		1.557271896	-0.033163583	0.890106134	1.952933359	1.70836656	-0.856652092	-0.457424557	0.930865443	-0.77155794	-0.366359868
ZMMU:S -200864	Vietnam		1.016735445	-1.836126248	1.22785198	0.442042069	-0.281414972	-1.518785313	-0.250167103	1.228913557	-0.88115578	-0.146977869
ZMMU:S -200869	Vietnam		-1.144396977	0.538255264	0.995615588	2.716464269	-1.066050619	-1.263927745	-1.813768758	0.679841661	-0.974725986	-0.444488704
ZMMU:S -202285	Vietnam		0.994437524	-0.63381132	0.015502426	1.45333549	0.914410027	-2.157034979	1.455972005	0.97355521	-1.313695128	0.868633236
ZMMU:S -207491	Vietnam		-1.040073343	2.324494409	-0.690588599	1.877714112	-0.620841956	-0.803429472	-0.381204726	-0.095939055	-1.256788671	0.220873883
ZMMU:S -207497	Vietnam		-0.669034329	2.09487354	0.692718365	0.474838622	-0.918327132	-2.951128805	0.818798476	-0.052714443	-2.665370657	-1.042368123

<i>P. endoi</i>	AOPM MC87008	Aomori		-0.563841435	-0.178993219	-1.331422934	1.566816541	-1.956516147	-0.24655775	0.287386418	-1.722958843	-1.43505964	0.29773232
	AOPM MC87032	Aomori		-1.34972413	-0.864466846	-2.411318904	2.31866119	0.410617969	0.418432636	1.764152916	-1.136480887	0.537431806	-0.373217901
	AOPM MC94010	Aomori		-0.616273149	1.369821469	-0.734491882	0.507170542	-0.809167386	0.931514973	3.028021425	-0.816638984	-0.490068157	-0.670469404
	NMSN 21516	Japan	G_4:4	-0.562717021	1.187078601	-3.387564786	-0.17113799	-0.391917789	-0.196457138	2.345709972	-0.706170529	-0.198854474	1.445271987
	NMSN 5652	Japan		-2.062882444	-1.39481569	-1.867360572	1.278905421	-0.748067733	1.23511915	1.950827173	-2.715091875	-0.886806669	-0.036462761
	NMSN 5799	Japan		-0.57839117	0.130639622	-1.279611746	1.227706609	-0.078292088	1.18296438	1.239079843	-1.847930574	-0.984889301	0.62215175
	NMSN 60785	Japan		-3.105277637	-1.559530811	0.047509547	1.692331907	0.191599111	2.084241956	1.668505803	-2.644609855	-0.525106715	1.585223797
	NMSN 64297	Japan		-1.461079565	-0.869782683	-1.800144171	-0.725877255	0.23043896	0.227642971	1.223921032	-1.528386821	0.621409029	1.551578227
	NMSN 64602	Japan		-3.382554086	-1.131860456	0.476933374	-0.740820036	-0.821033279	2.02392729	2.244555895	-1.115363936	0.012212362	0.986905589
	ZIN59105	Japan		-2.581616374	-1.400961887	-1.702536669	-1.071319539	-0.548814263	-0.475208466	-1.03741692	-4.17613407	-0.099862913	-1.9103959
<i>P. hesperidus</i>	ZMMU:S -167221	Ethiopia	G_5:5	0.573261447	2.459429197	0.731025163	-1.895604469	1.680491414	-0.424284557	0.073513548	0.394308597	0.028035194	0.985032576
	ZMMU:S -168926	Ethiopia		-0.096128264	2.347207461	-0.042759168	-0.922019237	1.061006149	-0.368856296	-1.928090992	0.009611102	-1.097917265	-2.264182517
	ZMMU:S -168927	Ethiopia		1.037618648	2.075408368	0.266693827	-0.893322195	1.670143391	-0.921295902	-2.040059753	-0.124548786	0.548748309	0.029660444
	ZMMU:S -168928	Ethiopia		1.41098082	3.449167253	0.67053411	-0.750624218	0.414272026	-2.778039652	-2.222372632	-0.184377176	0.060514554	-1.928062022
	ZMMU:S -168932	Ethiopia		1.242758429	-0.269489754	0.672006881	-2.204833297	0.539233666	0.063857887	-1.144452901	-1.151428302	-0.043006171	-0.482578551
	ZMMU:S -168933	Ethiopia		2.038467665	0.380487028	0.859592105	-0.105409727	-0.945183792	-0.3595654	-1.537613386	-0.239896989	-0.72564622	-0.185266584
	ZMMU:S -168934	Ethiopia		1.835804946	-0.238114384	0.85946872	-1.922137624	0.792288848	-0.939807766	-1.447035426	-0.664385527	-0.664521127	0.422193709
	ZMMU:S -168935	Ethiopia		1.518692993	1.735556116	0.903999213	-0.184355032	0.571155346	-1.081161673	-2.517489713	-1.684872086	-0.035174442	0.503039881
	ZMMU:S -168936	Ethiopia		1.273875454	1.809901757	0.508503245	-1.001494618	-0.935290613	-0.848700893	-1.082619782	-0.441181182	0.507932032	-0.025089823

	ZMMU:S-168938	Ethiopia		3.437690468	1.383199391	0.277223419	-2.277113286	-0.324655722	-0.84975292	-2.700695502	-2.028200561	1.086231881	-0.752518756
	ZMMU:S-168939	Ethiopia		1.612478585	-0.013461118	0.080102169	-1.97262315	0.238013376	-0.271955736	-0.166266567	-2.041654533	0.216875117	1.05877251
	ZMMU:S-168940	Ethiopia		1.9694135	0.723515474	-0.421381312	-1.223431632	-1.222549947	-1.706600644	-1.142734435	-2.085178259	-0.568156503	-1.850841787
	ZMMU:S-168941	Ethiopia		4.666267554	1.401822681	-0.728123793	-1.571977791	0.304228145	-1.893087186	-0.589490077	-2.089309019	-0.195016728	0.24444695
	ZMMU:S-168942	Ethiopia		0.70001854	0.401555427	0.541452719	-1.982071673	-1.211584038	-0.89024852	1.593375075	-1.613695062	-0.530895212	-1.463116885
	ZMMU:S-168943	Ethiopia		1.826338309	0.900239895	1.381771629	-2.594184058	-1.012306761	1.420658139	-0.924668416	-2.950730519	-0.100692823	-0.12537473
	ZMMU:S-178471	Ethiopia		1.778139149	-1.007889101	-0.388743812	-3.807483591	-0.09978204	0.276200773	-2.128072801	-1.014801134	-3.007032688	0.14193548
	ZMMU:S-178472	Ethiopia		1.187523428	0.112731598	2.077051836	-1.928816029	-1.477099779	-0.626840882	-2.508278108	-0.898916674	-0.506229695	0.336434664
	ZMMU:S-178763	Ethiopia		2.899217681	0.763993701	0.301425534	-2.55783982	-1.442330082	-1.477844257	-2.517326988	1.070593513	-0.204704863	0.948720401
	ZMMU:S-181670	Ethiopia		-0.502443512	-0.263283641	-0.770113918	0.48410867	-0.190333187	-2.033828321	-0.226795351	0.515067351	0.091339458	0.494302339
	ZMMU:S-198119	Ethiopia		1.179337011	1.005648472	0.910195921	0.233188673	0.452478944	1.385406799	-2.149213325	0.99313091	-1.008252989	-0.008944904
<i>P. javanicus</i>	Abe 56337	Thailand	—	-2.470990911	2.266212882	-1.1613502	0.528443269	1.946449123	-1.112636061	-0.781557207	-1.2305481	-1.979673404	0.159305999
	HNHM2 014.11.18	N. Cambodi a	—	4.324710847	1.87740109	-0.103489337	1.149660587	-0.567133968	-0.399786321	0.176247038	0.002886541	-1.308623568	-1.562216547
	MNHN1 868-1457	Xiangxi	—	-0.659846802	-0.947709841	-4.371715136	-1.295383613	-1.915479732	-0.180488255	1.132384993	0.08708499	-1.112948467	-0.450565731
	ZMMU:S-197024	Vietnam	—	0.543340229	-1.16731902	-1.481222593	3.374764613	0.791179028	-0.016907412	-1.466681064	-1.245867978	-1.214160636	-0.75788531
	ZMMU:S-197034	Vietnam	—	1.810678769	-0.791120134	-1.855898199	3.61464923	-1.336374944	0.79392209	-1.469918353	-1.069599756	-1.078394492	-0.493143883
	ZMMU:S-200524	Vietnam	—	0.582133234	0.177366838	-2.355111582	2.577274026	-1.213970401	0.670739136	0.471822673	-1.91921768	-1.911351272	-1.550906573
	ZMMU:S-202228	Vietnam	—	-0.347638415	0.674920599	-0.783741466	3.068699122	-0.956299826	0.746949856	1.634636439	-0.841470252	-0.162389129	0.297082931
	ZMMU:S-202239	Vietnam	—	0.46396817	1.542122886	-2.281517824	1.707062006	-1.491999922	-0.354557085	0.565995266	0.433855879	-0.72746675	-0.08758703
	ZMMU:S-202245	Vietnam	—	-1.429997969	0.816005645	-3.160755944	3.714829166	-0.495645367	0.037419991	-1.728994251	-0.637071833	-1.247713375	-0.30846723

ZMMU:S-205508	Vietnam	—	1.499814616	-1.302149013	-0.061684346	4.364836212	-0.027981085	0.693739446	0.039993469	-0.855886542	-0.643007606	-0.135299649
ZMMU:S-205509	Vietnam	—	-0.19694953	-2.620930987	-0.397138293	5.131209521	0.678577816	2.973000998	-2.182776543	-0.527939864	0.267359439	0.042134017
ZMMU:S-205512	Vietnam	—	2.086066364	0.234463384	-2.994647314	4.850558727	3.969577103	3.971396512	-3.251721185	0.32760807	-3.977358996	-1.302663109
ZMMU:S-205530	Vietnam	—	-4.290505514	-1.596929306	-3.655310471	2.842814064	2.910269642	-0.721029454	-0.485815251	-1.372058345	0.476060233	1.778151543
ZMMU:S-209716	Vietnam	—	-0.57086156	-1.83699691	-1.473880737	2.526306963	0.629865057	1.831386643	-0.987668192	-1.895246205	-1.120652951	1.125774986
ZMMU:S-209718	Vietnam	—	0.805011972	-1.510862651	-1.569215135	3.96228469	-1.472064869	2.369441539	1.860965289	-1.017220408	-1.193333339	-0.087400648
MNHN1878-1973	Java		2.028602308	-1.183855368	-0.726314873	2.274851192	0.094152653	1.412556806	-1.195058025	-0.479816051	-2.138391824	-0.261186048
ROM86312	Indonesia		1.458404162	-0.045377627	0.830323047	1.325998167	-0.463065033	2.463083652	-0.508373958	0.930123532	-0.992103212	1.486529582
ROM86318	Indonesia		2.415146295	-0.073247454	-1.400091818	3.412718547	0.261692136	2.034925182	-0.248180989	-1.293592919	-0.288967945	1.726869994
ROM86319	Indonesia		0.956733801	-0.042315541	-1.293229835	2.016904641	0.929517347	1.117370649	-1.093267733	-0.473641342	-0.21246339	-0.028736037
ROM86399	Indonesia		2.124536924	-1.522774821	-2.480768359	2.180520715	-0.174897439	2.105339628	-0.933149117	1.802004498	-0.630985806	0.539130407
ROM86451	Indonesia		1.177547987	0.000460639	0.384137097	1.590691167	0.617633929	2.948655367	-0.166541147	1.708921407	1.681395376	-1.149907894
ZMB22232	Java		2.368849865	-0.558860145	0.184784738	2.001178523	0.813050847	2.355360388	-0.929104784	-0.259338054	-1.145612357	0.770857165
ZMB2549	Java	0.66	1.819132435	-1.009741822	0.91162661	1.168336036	1.566327535	0.494872499	-2.917032644	-1.545504232	-0.049759224	-0.199562125
ZMB66967	Java		2.964863778	-1.137096813	-1.119366543	2.600884224	0.454608374	1.973245464	-2.693897568	-0.37798983	-1.561684914	1.725781818
ZMMU:S-173373	Vietnam		1.91553311	-1.64427742	-2.299892247	0.425725579	-0.778131716	1.121265455	-1.644590657	0.663747199	1.567138046	1.622852286
ZMMU:S-173375	Vietnam		3.228716004	0.003788693	0.186145637	2.085497839	0.276178927	0.984698402	0.288150394	-0.212890545	-0.299950567	-0.576265246
ZMMU:S-173379	Vietnam		4.047423056	-0.258492964	0.036645285	1.621741618	-2.23277335	0.995729004	-1.779095641	-0.066648883	0.515158361	-1.129410347
ZMMU:S-173461	Vietnam		2.052547131	-0.089451158	0.479057417	0.692941646	-1.329989263	2.600334687	-0.992096429	1.462853178	-0.798541369	-0.647457407
ZMMU:S-191949	Vietnam		2.511623534	-0.759264776	0.559112952	1.771156648	-1.142471774	1.889209074	1.476746481	2.520574496	0.480802726	-0.157896206
ZMMU:S-206452	Sumatra		1.100964783	-2.380302559	-0.745145697	1.840309069	-0.726066155	1.583550058	-0.023314306	1.000087657	-1.375049021	-0.481927702

<i>P. kuhlii</i>	ZRC 4.5599	Java	2.574039982	-0.810044248	1.439593673	1.766969011	-1.448067229	5.202673999	-3.581856977	0.196243466	-0.250013235	0.759875124
	ZRC 4.5600	Java	0.706905969	-0.508145666	-0.706166867	2.685352774	-0.631029904	1.870318585	-0.308896487	0.330815139	0.583080649	-1.553203416
	ZRC 4.5601	Java	0.211233789	-0.205165251	1.220026977	0.908979803	-1.283011711	0.038447304	0.012302948	-0.724888707	-0.521975815	-0.438552282
	NMP 48372	Iran	2.374786394	4.517834499	2.913940633	-0.721197131	-0.966030735	0.418104251	0.418727401	0.332283541	0.319701174	0.556963153
	NMP 48456	Iran	1.753525203	3.433623595	1.815133192	-1.644083961	-0.595334402	-0.603678508	0.839205088	1.689213044	0.308147369	-1.1415027
	ROM756 71	Iraq	1.098211034	2.370091537	3.526770466	-1.493885297	-0.222801273	0.014070549	0.455320005	-1.058541176	1.685817876	0.208213935
	ZIN8080 6	Kazakhstan	3.229087368	2.028020393	4.216121423	-2.80082417	2.721133504	1.833594898	1.891262137	0.210122208	-0.716475594	0.599985701
	ZMMU:S -108439	Caucasus	3.19495051	2.541269869	2.946030993	-3.76034442	-0.890717308	0.683641603	0.450377476	0.511726822	-0.622137147	0.114305259
	ZMMU:S -108447	Caucasus	1.563136278	2.631872284	2.936964231	-2.729911019	1.614102697	2.540683774	0.510839759	0.023892124	-0.158961763	1.37474752
	ZMMU:S -108453	Caucasus	2.333871071	2.42294735	2.712894889	-2.98146635	1.364075856	1.965726525	0.681011625	-1.193976886	0.025901582	-0.357701117
	ZMMU:S -149478	Azerbaijan	3.054151803	0.218155765	2.258866961	-1.413230271	-1.297436605	-0.801235444	1.256325406	0.20215216	1.43482588	-0.377472082
	ZMMU:S -149480	Caucasus	2.819884866	4.00270309	3.720192973	-2.038097327	-1.451300057	2.777458328	1.111105109	0.961293804	-1.427788751	-1.538652896
	ZMMU:S -166217	Caucasus	0.401967822	1.656988385	3.532866147	-4.228559221	1.197439278	-0.345852408	0.014671601	1.468657235	-0.559644127	0.586155631
	ZMMU:S -166218	Krasnodar	3.298917961	2.170719931	3.742936053	-0.662753873	0.285960586	0.471582614	1.520914106	-0.853291588	0.014423533	0.740988256
	ZMMU:S -167379	Krasnodar	2.92388695	2.700646297	3.958783467	-1.225440531	0.703546251	0.972180845	1.329676974	0.919616431	0.280695239	1.344710669
	ZMMU:S -204934	Kalmykia	4.239961836	0.908671131	3.08132925	-2.196389607	1.60513889	1.546498976	1.973282082	0.506174922	-2.10217894	-0.953774203
	ZMMU:S -204935	Kalmykia	2.720322386	1.82447765	2.051609879	-1.325767028	2.257436448	0.99431399	1.339565285	1.215970283	1.67518159	-1.999467047
	ZMMU:S -4199	Iran	2.605224301	2.156817122	3.449129242	-1.183728672	0.628827766	0.300796346	0.379765037	0.396668079	0.086448356	-0.940665864
	ZMMU:S -4200	Iran	3.417183885	3.081070143	3.789155892	-0.333966855	0.397973423	-0.073217571	-0.10657007	-0.260595199	-0.36232474	1.610944774
	ZMMU:S -4201	Iran	1.725143604	4.311185015	2.898485005	0.754745604	1.145720313	1.259731412	0.507302194	0.186649875	-0.576364867	0.677698656
	ZMMU:S -4202	Iran	3.340289766	5.09460222	3.80706869	-1.097240339	1.53412464	1.451048256	0.100594112	0.71410162	-0.135658596	0.034025542

<i>P. minus</i>	ZMMU:S-4203	Iran		1.043698869	4.24134442	3.188893387	-0.991599483	0.434765347	-0.620101596	1.33152005	-0.548869369	1.786700884	-0.019753521
	ZMMU:S-4204	Iran		1.976382322	3.895075186	3.72330517	-1.693201129	0.369366095	-0.224141365	-1.463293373	-0.872883699	-2.020637427	-0.303679194
	MNH98.5.5.6	—	—	-2.931885622	2.768778357	0.059703163	1.876677574	0.283738044	-0.382493509	-2.056828278	-1.904600136	-1.467514251	0.226939217
	ROM37378	Pakistan	—	-5.795360122	2.571370248	-0.101060752	2.706087497	-2.702657379	0.693507843	-1.008615841	-2.649000506	0.170422313	-0.391005767
	ROM37379	Pakistan	—	-5.955272566	1.890263026	0.555563766	1.47821331	-2.50222873	0.379832983	-2.472117035	-3.749950285	0.061257957	-1.446503168
	ROM37380	Pakistan	—	-5.397142281	3.589475417	-0.430397942	2.99729059	-1.93326891	-0.752618456	-1.82984731	-3.263221678	0.754119739	-0.227380722
	ROM37382	Pakistan	—	-3.608056871	4.998847915	0.417704743	2.14610042	-1.918325889	2.287312259	-0.483867889	-1.494844198	0.474667183	0.103282561
	ZRC 4.7378	Christmas Island	G ₈₈	-3.069649413	2.44701328	-0.618618271	2.736167281	2.02851088	0.052474936	-0.49871305	0.284410031	2.387908978	-1.641643219
	ZRC 4.7379	Christmas Island		-2.525705801	2.833495101	0.807625693	3.026909046	3.61432059	0.184052125	-1.043111488	-2.121811869	1.933382436	0.156748479
	ZRC 4.7380	Christmas Island		-2.772073053	2.699046693	-2.949869523	2.23885495	4.514701887	-0.494524825	-1.460947575	0.335074383	1.248297244	-1.14262221
	ZRC 4.7381	Christmas Island		-3.315584566	3.363569388	0.890368461	1.59619681	2.585778071	0.159119969	0.545271252	0.501672807	1.329242637	0.912648026
	ZRC 4.7383	Christmas Island		-3.390561941	4.168085327	0.559736404	1.554077259	1.266385612	1.307371726	-1.027468379	0.083645795	-0.452964004	1.107522382
	ZRC 4.7383	Christmas Island		-2.796960006	2.718971037	-0.230597117	4.603621442	2.565305546	-1.351706068	1.543952666	-0.900408899	-0.030095841	0.434613711
	ZRC 4.7385	Christmas Island		-3.376376119	2.613189302	0.322185479	3.009609139	2.923315469	-0.97860682	-0.784907501	-0.8718913	-0.085548699	-0.962017052
	ZRC 4.7854	Christmas Island		-4.429863261	2.665024392	1.070822216	3.805859052	3.638460172	-0.058791685	0.181397562	-1.443708301	0.410008114	-0.147222968
	ZRC 4.7855	Christmas Island		-4.173542597	1.074104932	-0.126279802	2.843935312	2.602686088	0.201827863	-0.644796256	-0.498584817	0.515034158	-0.793369608
	ZRC 4.7857	Christmas Island		-3.584598107	2.030041969	0.400527263	1.150972839	1.323321965	-0.335172505	-0.373073464	0.095839875	0.638748888	1.107848043
<i>P. nathusii</i>	ZMMU:S-108709	Moscow	G ₉₉	-4.658268899	-5.556343168	1.572741635	-2.074426609	-0.469250966	0.938630357	-0.037403244	-1.004663468	0.665845501	-1.850784607
	ZMMU:S-108729	Moscow		-5.081289627	-7.329666443	0.991947234	-0.91529036	-0.891771899	-0.641001381	-0.849761036	1.299350204	-1.685905842	0.81560328
	ZMMU:S-108731	Azerbaijan		-5.110804271	-5.208444546	0.266582234	-2.647420956	-0.278030299	0.296155221	0.485431441	0.664346296	-0.639235532	-0.476727605
	ZMMU:S-108743	Azerbaijan		-4.266787057	-4.200351454	0.178580307	-1.946816846	1.084381926	-1.689995736	-0.586847335	0.229293157	-0.073298653	-2.127738272

ZMMU:S -108905	Saratov		-3.405993114	-4.421669922	0.754517719	-0.493031122	1.495168333	-0.172094629	-1.144288848	0.080834939	0.430464466	1.106484567	
ZMMU:S -158565	Moscow		-5.435088416	-5.550743978	0.234387064	-0.454508272	0.815689703	0.680639825	0.565253141	-0.584255584	-0.535905691	-0.777129121	
ZMMU:S -161715	Moscow		-5.218115616	-6.582308706	1.227243807	-0.892829504	-0.461919206	0.172785684	0.420738472	-0.80562891	-0.026657097	-0.645427387	
ZMMU:S -163665	Moscow		-2.475735418	-6.017254688	0.6572578	-0.207485115	0.599531787	1.036344821	-1.93002928	0.363578117	0.057756962	-0.553779692	
ZMMU:S -164040	Belarus		-3.556027164	-4.96589858	0.216954106	-0.105254754	1.957377572	-0.993611137	1.397309769	1.603610613	0.497521143	1.247601971	
ZMMU:S -166113	Moscow		-3.983051522	-6.182746448	1.390567786	-1.909404856	0.946187616	-0.298670455	-0.427825222	1.111708901	0.961293171	1.270262129	
ZMMU:S -168810	Penza		-5.785082061	-5.930373606	1.412618313	-0.630694796	0.961700942	0.550386903	1.086392601	-1.3734198	0.220442748	1.056340031	
ZMMU:S -169757	Krasnodar		-5.26119687	-4.986848177	1.267026374	-0.25993955	0.736132274	0.629951988	1.954958913	-0.913419004	-0.472683312	1.466393764	
ZMMU:S -169758	Krasnodar		-5.083574806	-6.958455433	1.475890091	-1.385223739	-0.530935168	1.691740065	-0.69169615	1.172082004	2.050125641	-0.508540996	
ZMMU:S -175316	Krasnodar		-4.271988499	-6.282094778	1.545934668	-2.03737463	1.054062064	-1.795490288	-1.196962826	-0.794600167	0.464532614	-0.438196148	
ZMMU:S -175316	Krasnodar		-4.255354848	-5.979178143	1.857628248	-0.538973134	1.62979654	0.199119951	-0.097347127	1.312187455	0.162007882	-0.088119564	
ZMMU:S -176090	Voronezh		-4.803277787	-5.787271137	1.551063005	-2.061469937	0.085582706	-0.70008623	0.906895455	-1.087328732	-1.240819824	0.533471166	
ZMMU:S -183034	Bryansk		-4.606023823	-4.329085473	0.949941965	-0.277686729	0.957439708	0.570480001	0.235740118	0.354557164	-1.144924732	0.350433031	
ZMMU:S -204888	Moscow		-2.945875974	-4.415385892	0.617156078	-0.331985234	0.548792513	0.044455895	-0.272346027	0.939079957	0.770601444	0.300022638	
ZMMU:S -4221	Moscow		-4.516446673	-6.096614399	2.149948847	-0.869584257	0.301956945	0.595742657	0.352840101	-0.545633769	0.455236918	-0.189859907	
ZMMU:S -4222	Moscow		-3.823183801	-4.75504548	1.511356005	-1.15236678	0.614163697	0.645616905	1.048478115	-0.018199809	1.406965101	0.236340308	
ZMMU:S -7792	Sochi		-4.597719471	-4.70417236	2.025278558	-1.023268875	1.246891663	-0.59687541	-0.109506743	-0.497964525	-0.583172849	-0.950095405	
ZMMU:S -94751	Uralsk		-3.067211375	-4.102127417	2.57424438	0.60367637	-0.184788442	0.241172763	-1.101832197	0.97782221	-0.856119391	-0.818007027	
P. ROM107 pat 732	Vietnam	—	1.158172733	3.859422302	1.932363511	1.42237346	-2.191318624	0.32906482	-2.259261565	0.384956103	-0.064598334	-1.705764163	
erc ulus	ROM107 747	Vietnam	—	1.014153599	1.902730903	0.3467262	1.971675896	-0.029288852	-1.923417701	-2.008186269	-1.097109645	-0.529209272	-0.195445594

<i>P. pipistrellus</i>	ZMMU:S-108585	Kazakhstan	G _{10:10}	-5.148815524	2.213408636	1.143129226	0.5000729	-0.995971651	-0.582011415	-0.779943765	0.785396633	0.685794751	0.395201268
	ZMMU:S-12481	Tadjikistan		-4.109694273	1.91719909	-0.383994661	0.80815324	-2.111016732	-1.020275028	-1.349868479	-0.39484615	0.276855798	1.745777656
	ZMMU:S-12483	Tadjikistan		-3.999682258	2.920491991	1.635641883	0.66475627	-1.716165484	-0.386784016	-0.435170571	0.224140309	0.956979711	1.083627448
	ZMMU:S-135848	Kazakhstan		-3.240994156	1.625477662	0.408975411	0.180254689	-1.72779653	-1.776406	-0.015605987	-0.626411323	0.688198014	0.996170167
	ZMMU:S-163664	Moscow		-5.410105885	0.643450643	0.279810876	-1.148693196	0.492853961	0.194674046	1.073670585	1.31895895	0.866509499	2.034728756
	ZMMU:S-166208	Tuapse		-4.436180083	1.20225069	1.165937955	0.160228331	-0.697666269	0.128781544	-1.281793012	0.568453928	-0.932954727	0.867715588
	ZMMU:S-166211	Tuapse		-4.168359	2.894132523	1.527525804	-0.559448658	-0.380586722	-0.98842053	-1.060398312	1.00046013	-0.80811153	1.079595332
	ZMMU:S-168990	Uzbekistan		-4.022051154	1.737654846	0.661488844	0.440553439	-3.043985604	0.233242119	-0.417751288	-0.380719569	0.452670687	1.509879522
	ZMMU:S-168991	Nalchik		-3.420661634	1.350431397	2.33941288	-0.669317101	-0.381875913	-0.778885434	0.156801475	0.7501712	1.957422998	0.307646216
	ZMMU:S-169735	Utrish		-4.92964262	1.607057436	0.395022332	-1.157195007	-0.946048641	-0.962728025	-0.003328739	-0.075378826	1.761659699	0.499747021
	ZMMU:S-173326	Olginka		-3.74001674	2.248888243	1.715645339	-0.068156473	0.187365232	-0.372339622	-2.265972764	-0.233970522	0.550797495	1.698991264
	ZMMU:S-176096	Voronezh		-5.519258037	-0.391685973	0.707879739	1.051460702	-0.224893658	-0.374250606	0.15202961	-0.559542857	-0.866459227	-0.283516445
	ZMMU:S-180542	Geneve		-4.734617812	0.992114411	1.64408871	1.375037934	-2.748405882	-1.301045491	0.621955129	0.475379438	-0.574052005	-0.040724586
	ZMMU:S-180543	Geneve		-3.285774918	0.713475723	1.428893562	1.240664068	-2.206605863	-0.003508045	-0.792394274	-0.070571523	-0.164914277	0.32096072
	ZMMU:S-71110	Kirgizstan		-3.146576557	2.519122941	1.869517256	-0.339434407	-2.556813284	-1.450237237	0.236565795	0.760399364	0.943882462	0.728806569
<i>P. cf. pipistrellus</i>	ZMMU:S-104737	PTZ	—	-4.249443757	-5.38049115	-0.894247672	-0.190324104	-0.241906894	0.948166465	-1.017705148	-1.055171025	-0.148093823	0.361321933
<i>P. pygmaeus</i>	ZMMU:S-12465	Moscow	G _{11:11}	-5.725670274	1.823636286	1.372303751	0.569832513	-0.491633119	0.268416346	-0.561636958	-0.539862652	-1.036008567	-1.845169886
	ZMMU:S-166212	Tuapse		-5.360242481	2.581759158	1.300330634	-1.190379932	-3.892431332	-0.486611869	1.900994014	1.977273943	-0.781241925	-1.533261059
	ZMMU:S-166215	Tuapse		-4.39702468	2.664062971	-0.159521495	0.930049681	-1.613079755	-0.915562183	-0.131941844	-0.191429879	0.284499394	0.014783409

	ZMMU:S -167244	Archeda		-5.692731458	1.378332749	-0.914015733	2.697204647	-2.800847579	-0.270409608	1.816251441	-0.039282076	0.957976328	-0.753062345
	ZMMU:S -167245	Archeda		-4.900819907	1.990475106	0.182046642	1.472812759	-0.527768784	-0.148867676	-0.195423334	0.729616795	0.460509515	0.086667944
	ZMMU:S -167247	Archeda		-6.538273762	1.905959715	-0.777312603	1.019070542	-1.765105822	-1.396363575	-0.701406851	-0.400394823	-0.64430073	0.254630463
	ZMMU:S -175459	Maikop		-5.609199609	1.240068633	1.832812496	1.690684638	-2.587925319	1.182270674	-0.692360962	0.553682305	0.627202679	-1.477222753
	ZMMU:S -176092	Voronezh		-5.249337007	1.674151894	1.047200908	1.310382435	-1.580945898	0.022309721	0.143186509	0.146131966	-0.24567816	-2.09351418
	ZMMU:S -176094	Voronezh		-5.11282107	2.228921137	0.005925948	0.320957263	-2.316498232	-0.011520241	0.304838876	0.112077974	0.072273663	-0.575656452
	ZMMU:S -176095	Voronezh		-5.823769138	1.988479494	0.321707794	0.912657583	-0.815225881	0.506916823	0.593251249	0.275247423	-0.31400537	-1.055945027
	ZMMU:S -180207	Bryansk		-5.352111688	1.404437917	1.12974139	0.184950037	-0.611327646	1.018178197	1.767183594	-1.016944914	1.055504193	-0.828437749
	ZMMU:S -180215	Bryansk		-6.376103916	1.42269782	1.302097697	1.580257723	-1.111411082	0.103839296	0.346462071	-0.793130891	1.037630945	-0.755303837
	ZMMU:S -180522	Geneve		-5.433398699	2.009696767	1.612207264	2.023554823	-2.168797979	0.519825903	-0.898258314	0.275369492	0.562293252	0.235834218
	ZMMU:S -56330	Chechnya		-6.459024178	0.860528122	-0.197318437	0.805322516	-1.317615624	0.483194961	0.668243038	0.440638655	0.034846832	-1.574958425
<i>P. raptor</i>	2007.21.1	Hong-Kong		8.617132178	-3.955665959	0.882335556	-0.397966403	-0.185028175	-1.620070052	-0.073464387	0.648990711	-1.150958699	-1.1862651
	MNH4.6.8.7	Tonkin		8.233263563	-3.703007922	1.325287816	2.711554477	-0.366911882	-1.689915293	-1.042308754	-1.845040007	4.469810551	-1.638771791
	MNHN1 948-368	Tran Ninh	G _{2:2}	7.02812335	-1.369796514	-1.080869305	0.297014965	0.133333011	-1.337676596	-2.198895313	-0.179563368	0.217585686	-0.116222864
	ZMMU:S -201844	Vietnam		7.53517428	-2.671686639	1.363121795	2.063298826	-0.109563727	0.529588012	1.464016703	-1.133468943	-1.550200719	-1.801321163
	ZMMU:S -210843	Vietnam		8.468810593	-0.627495514	2.149776248	1.698823971	0.285861444	-0.787533209	3.292189683	-1.542038989	-1.519746692	0.156886902
<i>P. rusticus</i>	ZMMU:S -167223	Ethiopia	—	-4.140732458	3.081482674	-2.072995201	0.803125671	-1.978404424	1.189084954	-0.01696772	-0.706759332	0.637549228	-1.620143152
	ZMMU:S -181673	Ethiopia	—	-0.116461132	2.672318085	0.273121628	2.447861794	0.401894687	1.334051828	-0.931488431	0.959542444	-0.766926339	-2.071206538
	ZMMU:S -181674	Ethiopia	—	-1.90123001	1.189055677	2.48863759	0.666999789	0.238925255	-0.337354496	0.147708484	-0.150837779	0.1834144	-1.218142485
<i>P. sp.</i>	NSM 54-45490	Chanthaburi, Klung	—	5.650649016	-0.184306763	-0.702498666	1.268812549	-0.052548427	0.604341438	0.015391441	-0.0956006	-1.386330993	-0.017274952

NSM 54-45491	Chanthaburi, Klung	—	3.219254683	-1.716067961	-0.235148471	0.949278696	1.604347765	1.855129537	0.585354832	-0.596254161	0.101145866	1.647059514
NSM 54-45495	Chanthaburi, Klung	—	2.574549347	0.508917085	-0.858340894	-0.747827256	0.381191418	-0.264111821	-0.754248898	1.156583827	1.508845639	-1.029053702
NSM 54-45497	Chanthaburi, Klung	—	2.984342291	0.768193606	0.50944465	1.123700077	-1.51328991	1.457373444	0.55335033	-0.232358254	1.127962045	-0.239430445
ROM107772	Vietnam	—	6.458656356	1.308944561	1.100116078	-0.53247227	1.82702651	-0.055536575	-0.145178643	1.590108452	0.820215141	-0.528586368
ZMB3246	Java	—	-0.361722965	-0.559607753	-2.457215912	0.511925435	0.129069623	2.298600713	-1.002393718	0.334555134	-0.74576285	-1.320727156
ZMB67007	India	—	-3.238984739	4.73457784	-1.25871066	4.235680471	-0.727357632	2.526747117	-1.814970164	-1.70964543	-0.663685631	-0.302950312
ZMNTU 1.49	Taiwan	—	1.033381878	0.383183747	-4.196420766	-1.332963144	0.79109685	-0.06240297	-1.53938136	0.429898215	-1.12138007	-0.811775158
ZSM1903/9508	Taiwan	—	0.565237378	2.070084361	-1.636276292	-1.635093226	0.803605984	-0.237102373	-1.728792257	-0.292959615	1.140050518	0.588876069
ZSM1903/9509	Taiwan	—	0.315248437	1.497531771	-0.672796106	-1.102955726	0.149464908	-0.678043656	0.476106247	1.637332173	-0.632925666	-1.740309821
ZSM1903/9510	Taiwan	—	-0.481190637	0.659198519	-1.40585166	-1.265500821	-1.310674969	-0.022082484	0.949631798	0.10511872	0.676084127	-0.67275868
<i>P. tra ma tus</i>	ZRC 4.7853 Siam	—	-2.556679313	2.110456753	2.705391185	3.542860485	0.295460774	-1.162694374	2.273853378	0.829466131	-2.30383485	-1.085384687

Табл. П22: Фенетические (квадратные дистанции Махаланобиса) значения между обучающими выборками (выше диагонали) и уровень значимости различий между ними (апостериорные вероятности р-критерия, ниже диагонали), рассчитанные в ходе пошагового дискриминантного анализа 253 экземпляров *Pipistrellus* s. l. (11 обучающих выборок, *P. stenopterus* исключён) в программе STATISTICA 8.0.

Тренировочная выборка	<i>P.</i> <i>abramus</i>	<i>P.</i> <i>ceylonicus</i>	<i>P.</i> <i>coromandra</i>	<i>P. endoi</i>	<i>P.</i> <i>hesperidus</i>	<i>P.</i> <i>javanicus</i>	<i>P. kuhlii</i>	<i>P. murrayi</i>	<i>P.</i> <i>nathusii</i>	<i>P.</i> <i>pipistrellus</i>	<i>P.</i> <i>pygmaeus</i>
<i>P. abramus</i>		89,11355	23,11322	16,81628	16,23987	23,90865	45,9369	46,1363	73,88202	40,50848	54,53078

<i>P. ceylonicus</i>	0		69,0457	112,3427	66,34555	52,15291	79,26691	175,1648	176,0222	174,8513	211,2663
<i>P. coromandra</i>	0	0		23,22867	20,24021	16,03304	37,73129	34,6889	69,19736	37,41653	52,24416
<i>P. endoi</i>	0	0	0		31,474	27,62255	59,91264	36,48137	49,49197	28,65339	33,60251
<i>P. hesperidus</i>	0	0	0	0		21,96823	19,98735	54,54773	81,40833	42,23248	65,58315
<i>P. javanicus</i>	0	0	0	0	0		41,4193	55,33591	78,14834	56,64346	72,39338
<i>P. kuhlii</i>	0	0	0	0	0	0		70,56059	120,7416	61,2434	86,18053
<i>P. murrei</i>	0	0	0	0	0	0	0		87,51026	26,88877	29,77186
<i>P. nathusii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0		56,46576	64,45747
<i>P. pipistrellus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0		7,058373
<i>P. pygmaeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,004941979	

Табл. П23: Вклад каждого из черепно-зубных промеров в формирование канонических переменных, рассчитанных в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0 (*P. stenopterus* исключён). Названия 22 промеров черепа и зубов приведены в описании табл. П15.

	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6	Root 7	Root 8	Root 9	Root 10
TL	0,5	-0,56974809	0,223754746	-0,11738615	0,233042392	0,110761813	0,351879706	-0,19138568	0,081929787	0,069394604
CCL	0,5	-0,47625141	0,267469419	-0,23814297	-0,00798693	0,023595289	0,422220708	-0,10558015	0,008707052	-0,01038575
CBL	0,4	-0,50573504	0,213098111	-0,19129037	0,059411028	0,093348285	0,436231836	-0,04285923	-0,04772463	0,02301749
MW	0,5	-0,38063091	-0,08339694	-0,28806285	-0,02294192	0,41286812	0,27059195	-0,17864798	0,054068756	-0,0034101
BCW	0,3	-0,6189254	-0,15029676	-0,34367449	-0,14691646	0,195164393	-0,00233701	-0,25937098	0,022271861	0,124081525
OH	0,4	-0,34594628	-0,1581198	0,249078355	0,135302285	0,019426039	0,339829567	-0,10424184	0,399851288	0,004003896
ZW	0,4	-0,24436425	-0,17583663	-0,17973592	-0,05336649	0,248222116	0,19678497	-0,0272401	-0,22138815	0,057122984
POC	0,2	-0,4604109	-0,28673267	-0,25379059	-0,33822381	0,168191513	0,016901479	-0,06459899	0,303068837	0,349051624
IOW	0,5	-0,39258579	-0,0643726	0,157156662	-0,34995192	-0,15862237	0,012386586	-0,07406228	0,329958297	0,04246197
RW	0,5	-0,44182565	-0,00394269	-0,06207092	-0,07635654	0,04130357	-0,30273736	-0,14902481	0,016699905	0,151094254
RL	0,3	-0,51782082	-0,0551249	0,006893429	0,122001751	-0,1922192	0,103290671	0,445488246	-0,09362218	0,069954197
CC	0,3	-0,17189778	-0,09672728	-0,034421	0,072937283	-0,15825971	0,192363197	-0,04368683	0,026014136	0,009849893
MM	0,7	-0,29309301	-0,05134311	0,150988293	-0,12279812	0,076046138	0,065956112	-0,33281092	-0,20982895	0,161923394
CM	0,7	-0,29898999	0,169451319	-0,0691793	0,103458782	-0,13736746	0,192011398	0,150671291	-0,03378391	0,191106306
PM	0,7	-0,17663389	0,094288015	-0,09513735	0,010501859	-0,18998169	0,184989633	-0,01503209	-0,14467869	0,20345821
C	0,7	-0,00209598	0,16832923	-0,14866754	0,17752618	0,168852032	-0,1606885	0,164243392	0,234971308	0,207593273
M3W	0,6	-0,05631767	0,191728045	0,116522237	-0,0666689	-0,15469283	0,005686474	-0,33447431	-0,24654094	0,290279313
M3L	0,4	-0,19349404	-0,15259619	0,006133735	0,152545749	-0,347274	0,16470435	-0,2414187	-0,21384293	0,400115929
Pal	0,4	-0,11372937	0,117741943	-0,23424838	0,085859252	-0,06248933	0,21330083	-0,07480529	0,190850599	0,044021097

cm	0,7	-0,30858537	0,204335352	-0,15289109	0,019344354	-0,17609531	0,158682539	0,105999631	-0,11926509	-0,00270715
MdL	0,6	-0,43405024	-0,01838394	-0,22408382	0,109714638	0,051829882	0,231851067	-0,09241736	0,021772203	-0,27105419
MdH	0,6	-0,11360281	-0,15642597	-0,45007176	0,105401003	-0,10108752	0,064855029	-0,29129847	-0,01788318	-0,06198871

Табл. П24: Значения квадратов дистанций Махаланобиса между исследованными экземплярами и центрами обучающих выборок, полученные в результате дискриминантного анализа в программе STATISTICA 8.0. Сокращения учреждений и организаций, в которых хранятся использованные коллекционные материалы, приведены в описании табл. П15.

	Номер Р выбо рки	G_1:1	G_2:2	G_3:3	G_4:4	G_5:5	G_6:6	G_7:7	G_8:8	G_9:9	G_10:10	G_11:11
NMSN 14586	G_1:1	15,00594777	87,98563982	30,55779344	34,29198298	32,59182487	25,32838501	46,73062304	57,46868679	102,9744805	66,17176368	73,842482
NMSN 14587		21,44148425	95,37650288	37,65954344	38,78269965	39,38871574	27,4758116	64,87139664	65,79560181	81,16929846	68,86516219	77,656379
NMSN 14588		19,19949899	90,80215041	51,19706779	34,06220228	35,63163828	36,97703452	63,82125766	81,31433098	110,9653042	69,07908263	79,9372
NMSN 14590		18,89649075	101,289388	57,30466867	31,87591895	39,91982897	41,98945753	70,61248935	89,15139272	105,2619333	77,69745385	93,108552
NMSN 15901		22,366309	117,5354762	57,66794623	21,36334241	41,24183445	40,01959169	76,70635942	73,64796905	91,20622111	63,37501952	73,375136
NMSN 15903		41,80939838	145,6105687	94,24146328	66,18893849	61,60290836	66,55122482	96,62180424	100,896382	156,7091724	104,8465696	113,62439
NMSN 17727		14,75366811	113,3454536	43,20068573	42,64178414	32,17506953	45,85482126	58,46987227	73,36005427	110,7169028	55,29024408	68,515425
NMSN 17729		21,34974822	102,0029777	50,82780217	31,96575741	31,7698285	33,47308907	69,4355488	74,57822224	111,9590545	74,23486239	86,753535
NMSN 17730		33,02182817	119,4320111	54,13811482	56,68700395	58,80646962	67,52543462	98,43965199	88,09635861	123,9481194	98,4342613	102,66479
NMSN 17732		19,72847546	98,2424643	41,23565657	44,87912244	37,30509225	33,3960384	74,90041081	72,64959751	97,94709205	64,22345096	78,812713
NMSN 17734		10,55812846	95,53187169	43,27638104	37,1442016	27,31688165	41,00440402	49,37700363	64,54879143	100,4795471	66,54069163	81,917874
NMSN 17738		22,10343251	132,9587168	74,39438552	48,52699771	53,19428289	68,30031207	87,67305772	86,34951986	128,919794	84,34081588	99,134936
NMSN 17739		21,42817193	112,9792572	55,34507946	36,12227076	43,92282004	57,1571155	95,07821699	82,8835669	105,1152935	74,94963482	90,385672
NMSN 17740		14,3258146	89,6778459	30,22224131	36,77865643	29,66412748	34,87230719	56,70419643	59,12546266	86,1082414	58,74823776	73,871006
NMSN 17743		14,82583041	120,2183821	40,79267886	28,02005161	35,99170239	52,49362627	55,65264387	53,41061021	102,3950001	48,26859209	56,4376
NMSN 17744		17,94818459	86,87185069	14,02199159	24,25579951	17,39278565	24,67811791	28,12023031	38,91303664	61,38141482	36,17067598	48,072703
NMSN 17751		19,77431296	129,3348179	52,17228579	38,63023591	51,85399325	52,53835338	88,93811711	72,27214121	93,91487348	75,14295204	87,552947
NMSN 18380		34,0512455	153,2459266	61,45458653	56,76142927	45,20402849	62,97375509	71,18087285	54,79894233	89,97695901	64,44794528	79,994984
NMSN 18538		17,67324776	93,49362094	20,82682535	24,89426897	31,56466884	20,92387992	44,28586536	48,78021779	78,84908624	40,74199493	53,102582
NMSN 18545		11,35480515	91,27641388	30,67241516	34,5729391	31,61770931	28,0390887	58,13754635	51,62880396	74,96595932	60,93246149	71,885806
NMSN 19662		17,15715055	111,8729186	40,35121637	39,57850472	34,00524498	49,8740514	55,25287734	63,02419824	81,19237742	60,02121367	79,126875
NMSN 19663		26,20918768	146,0091335	56,16146502	40,54844546	35,19362743	63,92842229	55,04297113	44,3358347	94,78990987	45,65171054	57,945525
NMSN 20736		11,02112723	107,3216726	37,65566309	26,162284	30,26900777	34,89277107	54,74713142	57,93404057	79,19113516	42,0547714	54,967049
NMSN 20738		20,48059708	83,82909214	34,50049566	41,43511792	23,54062334	41,98017002	54,07128717	77,25333573	90,78172956	69,3818452	89,094119
NMSN 21431		17,74928102	118,3342499	59,89535016	44,62692835	40,46481978	55,7835269	57,23356295	77,71617719	109,1666764	65,65904663	79,013716
NMSN 21435		16,9544317	116,8977285	35,2722586	36,73325215	27,26740582	43,07279541	57,00843017	54,9698923	75,10365135	34,35119564	53,422924
NMSN 29424		11,91959998	107,0321815	38,98780859	23,80734428	31,41080615	43,06779605	69,65307042	63,03406883	95,20464049	60,48148309	71,038002
NMSN 29453		12,04413834	88,0162075	27,11586398	37,14870039	32,50739266	24,75614929	60,77169462	48,31136598	102,449604	60,32591393	75,208616
NMSN 6006		23,29425761	94,86031798	58,49612504	63,13325658	31,10452023	57,01814335	59,83569582	104,0407666	109,6987096	82,76321044	101,6313

MNHN1977-562		24,7624929	87,43845735	41,16046101	35,87291891	34,48689228	41,55829204	68,66283413	89,47561591	69,5632581	59,94066126	84,778949
ROM78223		16,96783136	100,8081146	32,70962321	32,49823236	19,94398301	33,42089669	42,05721275	51,18349763	85,05091299	32,66502265	53,032616
ROM78224		16,02378094	88,94500738	26,91044956	26,78604022	27,11086822	30,14295857	39,60450885	53,36334396	71,82795327	48,1710476	61,650745
ZMB2568b		25,85370754	145,447673	64,22008857	46,79182403	62,11148136	67,29798576	103,053404	76,39413279	91,51624679	76,04474426	95,371075
ZMB3153		39,76427253	121,525289	56,58581863	37,55706414	57,47056302	53,71721984	93,55390334	80,55601217	118,8022376	68,01358728	81,563313
ZMB4983		22,43574964	91,96327062	39,86193385	25,84094522	29,8235886	50,34012547	67,83977902	75,06167419	101,5775514	65,32033553	80,727204
ZMB5703		25,22843345	73,06662533	35,26209083	38,43982472	33,67677349	31,26668175	63,81155506	83,33851188	97,43716895	85,54319318	105,80942
ZMB67000		27,3910292	116,2125632	58,91240335	46,88298192	45,50146179	61,24285041	77,12032001	99,44863795	109,5129498	77,61530594	99,300329
ZMB67019		36,4784901	116,2130879	66,33475651	58,79426854	55,31378396	63,79026166	100,2546639	93,90745438	98,77759664	90,94890515	102,21746
ZMMU:S-108365		17,09409886	78,03585089	12,83550852	23,4205226	23,52418426	33,69928944	50,34105587	45,47652029	84,75492123	50,98061355	67,686343
ZMMU:S-108366		20,09673067	87,98646923	37,042588	43,13885111	38,77263509	42,69690226	66,92857356	74,39570552	90,74804902	65,59495762	85,998063
ZMMU:S-165128		26,62887201	155,0924623	43,87626493	33,50319127	43,78845575	55,06698669	78,47027061	41,09822993	78,71312914	24,94318123	36,034073
ZMMU:S-165136		36,61850516	141,3676078	32,13052015	40,45112542	44,8482249	53,69639256	92,32565321	48,07541281	44,48780718	34,30666244	44,675915
ZMMU:S-182124		30,27130031	165,5218424	51,17923533	43,32904458	55,97037274	56,09885256	93,64929828	57,27073075	91,75195753	47,9859592	54,572744
ZMMU:S-182125		39,72954722	170,0097553	71,11874419	53,2325995	77,54886462	64,95946801	116,3805121	74,26815899	119,7429283	69,51740088	71,243904
ZMMU:S-35353		38,10052978	130,9812606	52,19977549	60,46501051	28,87372578	72,8396285	45,62409999	64,42187752	129,7748182	63,9879567	89,019088
Abe 57644	—	31,69593009	94,44019811	27,84279824	30,25271476	33,74222724	31,02437322	59,08140953	55,13833528	81,48322124	51,57561397	57,517491
Abe 57645	—	77,88673772	191,3094758	59,24018141	68,17990529	82,28513317	66,19285111	92,38995354	42,67979745	107,4248443	66,88633189	67,941679
Abe 57646	—	75,68071734	180,9738987	65,51255198	59,33035877	75,67415181	63,73216851	104,5226407	44,90791573	102,242856	68,4019575	72,323065
SMF58412	—	41,16554265	66,28382002	12,88562545	44,5914558	30,85264684	22,97212978	31,35505291	54,63681861	105,2129768	53,16267154	73,584921
SMF59670	—	51,5717087	87,73738593	53,44291025	65,72920328	60,40566212	33,07793102	54,40850535	92,14261931	132,3409316	99,60304339	114,95431
ZMMU:S-164507	—	265,6221775	348,610422	264,5459122	243,8548009	286,4220784	277,4121287	320,7134589	271,9706499	345,406426	290,4096389	308,79472
ZMMU:S-164508	—	74,33744484	68,94727706	50,04243679	83,9574086	52,70886845	65,30032615	67,78975095	119,5555655	115,6308563	96,12223465	138,47025
2007.21.1.	G _{2,2}	117,9002914	18,99241324	95,36693305	148,265401	89,19477967	84,08913419	108,2208307	221,6307509	185,7556447	213,0745797	251,80041
92.115.1.		111,0401764	21,64325858	97,25880425	135,6239675	82,19714622	76,0841496	86,10836481	200,5856433	185,1510496	187,4750943	235,1416
92.116.1.		90,52122488	18,7011846	84,68004743	124,3324006	75,24271132	65,0986862	93,4221358	191,5669196	199,2832714	183,7759472	218,84347
92.116.2.		115,022612	12,89740866	92,19283969	143,3573916	82,14935905	72,67063123	94,47009143	206,6933684	194,869545	201,8696174	247,6722
92.116.3.		65,03130416	17,66773391	61,12088657	87,67700134	54,79702958	43,9948243	65,4619993	150,5215927	170,6054147	144,2291885	176,5206
92.116.4.		138,6384831	30,31160447	104,0483778	163,024232	103,2737408	98,09235193	107,6664985	206,4299294	225,3550702	210,4455804	262,98904
92.116.5.		166,5414399	31,45151913	136,1537677	183,587521	139,2260373	107,2883932	165,5205044	266,3139378	229,8774432	260,0749354	298,68937
92.117.1.		66,40901452	12,89217974	64,99452504	91,39893054	57,98981377	44,40211353	80,46490861	161,4900683	156,3610016	148,2271271	182,2581
92.117.2.		145,3424044	22,78192475	118,0400055	171,8436933	108,4530683	101,3589816	104,4995786	242,3426339	243,4921262	238,2303922	272,63133
MNH9.1.4.73		264,6270418	148,9646525	232,9260981	279,0602105	231,4695557	214,6480036	256,2151246	326,6634985	326,9129726	339,7104212	374,27488

MNHN1896-2442	94,26993802	11,1390281	83,75894944	122,8462139	75,60149196	57,4462607	85,27333469	182,7004712	208,8135381	189,5787309	225,17299
MNHN1948-368	80,39530711	31,34777813	74,94069086	115,5081424	60,54346395	59,54775619	92,29195626	160,7331039	179,0232876	165,327309	202,58552
MNHN1985-1934	95,18872483	19,66471278	90,19216713	131,7557699	83,98654425	69,56748884	102,1711248	190,4534861	201,4349039	208,9558358	244,67083
MNHN1985-1976	118,8702072	27,59184962	98,93954491	138,9422591	105,5427046	77,88548211	107,7938362	199,3461575	217,0144576	205,9807197	231,47171
ROM78234	137,1177553	48,79046107	102,0827223	163,2156814	116,1183942	96,32449352	135,7167077	226,2294118	217,5883796	207,6748043	244,4757
ZMB66996	115,541698	23,48677816	98,34031481	128,50636	101,4615727	75,3689377	120,4353277	203,2605722	180,1520893	206,0770763	240,17819
ZMMU:S-201844	114,4731609	28,31847809	80,6240382	119,4836761	89,83045208	66,52457526	95,90469007	183,6503208	183,0684469	193,3295566	217,05271
ZMMU:S-210843	130,0809271	36,3251416	90,12960529	136,7092596	100,1103766	91,32830835	88,13549901	195,3215133	226,6099608	206,2561431	239,33322
ZMMU:S-173419	28,63138924	87,5528892	13,92865844	31,48539492	44,11892436	23,27329323	72,59770159	41,24733207	95,68291409	63,01591497	71,515
ZMMU:S-173421	48,83251221	73,79732402	22,91764235	53,14720048	41,25875782	41,12911729	53,67032788	67,96205306	97,9381186	66,55102709	91,683057
ZMMU:S-173430	55,34341988	52,29665963	18,71079666	58,02655319	46,16092585	25,98777907	59,61624847	68,33485648	96,81334288	77,28991448	96,154892
ZMMU:S-173431	39,84843502	87,58131666	15,40610328	29,68106806	40,1419914	28,42441228	54,82352249	39,13464507	74,35311484	46,18231637	55,097225
ZMMU:S-175167	39,52474606	75,94086897	14,75727548	40,04070552	39,63512245	45,62716782	50,26761661	65,70619712	91,66242495	58,85596065	77,359473
ZMMU:S-182130	38,66178469	105,5373802	15,73428387	25,86655742	37,05128161	29,3659837	52,8481172	38,11665253	66,88988928	36,39116731	47,122952
ZMMU:S-182135	49,9781829	53,56096124	23,06243809	59,18050902	36,93813573	25,11323822	39,38248627	65,39222522	114,2139886	76,90138478	98,955941
ZMMU:S-184690	46,37812094	131,2110102	31,61462416	31,4597339	50,06217972	49,73910859	69,6919846	41,40320506	63,36669402	50,59897733	52,816006
ZMMU:S-186715	46,72940349	70,54779691	16,48121887	54,88751942	42,2555355	33,61797457	63,87314897	66,21224547	96,21280667	77,71968917	101,10133
ZMMU:S-190736	50,60969945	89,4187923	21,20811484	50,76094084	51,27123857	43,35206162	70,49905248	61,41882162	114,9400955	75,40271615	89,833831
ZMMU:S-200863	36,26099476	68,41384058	11,49383911	44,17824482	27,53751039	21,82011869	41,47876622	46,00085633	84,75853609	59,09919816	77,376834
ZMMU:S-200864	53,87931128	84,32083486	33,81772331	58,96571885	44,01753882	44,63304692	65,77397998	87,34308406	74,89508567	70,06475201	90,236176
ZMMU:S-200869	48,35496932	118,7821251	22,3907777	44,08698987	39,642841	35,65318367	66,80509701	42,55811545	79,53045873	33,40088504	42,748272
ZMMU:S-202285	40,52916328	83,24657171	18,71887769	43,71070891	42,61520028	41,31454768	60,77089375	63,91302152	84,93181967	63,9139483	83,18702

G_3:3

ZMMU:S-207491		24,68032261	118,8850394	16,16929623	23,89941452	27,88055195	30,7747514	50,84251548	26,36201618	91,60686124	24,35113195	32,593105
ZMMU:S-207497		49,0270622	131,0954207	31,04630751	49,73962374	40,7136142	64,16074611	58,21712655	61,37526101	106,8195583	46,38352682	55,583559
ZRC 4.7853	—	103,3074346	194,3783726	58,83093024	80,9369004	99,65753657	95,78217151	95,95553568	65,00400756	127,3902328	68,38300449	66,006709
AOPM MC87008		29,35825077	103,2164457	25,53096483	16,03210466	35,09003175	30,06334883	70,54160419	55,7255371	75,62682162	41,10627244	48,341949
AOPM MC87032		30,29814353	118,8250618	31,59991807	15,6037972	55,0181655	37,59588103	87,86229376	41,7058124	68,10791756	52,0903308	52,72826
AOPM MC94010		27,5852375	114,2827509	30,92377337	17,41955687	40,89866428	39,55510042	48,67997043	49,17744744	88,0332911	43,10001047	44,795834
NMSN 21516	G _{4:4}	28,41128593	132,435616	49,746516	30,29804202	55,53723239	59,29870853	82,69073995	67,55606752	107,7454056	61,73561542	72,320038
NMSN 5652		37,47456599	134,2907091	42,34743368	9,562538071	56,86766768	44,19984532	91,52787283	56,60583957	58,23848929	50,26126059	49,236117
NMSN 5799		37,77319199	118,6806546	39,08368869	23,42625	48,71226121	39,8331747	72,13074684	56,04617318	85,98854087	56,62657759	63,846361
NMSN 60785		54,8749998	156,0925911	48,27934618	16,50554823	67,32231744	50,05494833	90,57268425	48,79284675	48,27053915	43,52960536	46,813374
NMSN 64297		25,56254551	124,0185065	42,15272257	17,38763091	42,28717807	46,59024554	73,52463655	55,46473297	58,00451555	44,37206516	58,009616
NMSN 64602		49,72673904	164,0928515	57,15656247	23,09645265	63,00965233	60,15138011	77,40637754	63,00815825	44,5290735	36,51610774	40,524703
ZIN59105		47,54389517	157,9386225	65,91191964	31,11410871	50,44275139	69,32896699	104,6354467	71,17715255	60,82109494	57,64209995	59,85513
ZMMU:S-167221		28,96103173	107,8780935	35,44366353	47,10633381	21,31021036	47,03896972	23,53238101	50,03668278	100,6782628	46,86291632	71,478974
ZMMU:S-168926		34,83525891	124,6688651	40,64346078	53,07730097	25,32943315	47,75106748	45,57185839	49,97953557	104,1537583	52,70331846	63,596782
ZMMU:S-168927		29,3954903	96,13132707	32,95842096	51,36950057	16,06640773	38,99427343	33,45014259	46,3646682	103,2352127	51,3684828	75,748616
ZMMU:S-168928		45,73515526	107,645415	42,33459913	72,93199208	23,06271146	60,22978571	41,33740085	62,50764208	137,5487995	62,46657687	82,363315
ZMMU:S-168932		27,66882628	78,54577493	36,00442886	38,78947064	12,43248261	32,88588537	32,68402806	69,2878375	72,37655933	56,32314092	78,91126
ZMMU:S-168933	G _{5:5}	38,04159616	69,05996579	30,49133148	49,15619365	19,95299514	28,11744893	39,31923305	75,60531922	97,71152627	60,8021551	82,742522
ZMMU:S-168934		30,33367199	70,17895055	31,0794185	45,86055353	11,31337862	33,69395644	32,29197021	72,95625342	79,51208984	60,16844437	89,025074
ZMMU:S-168935		40,91826005	88,39068422	35,07016259	52,42160695	17,0384824	38,57486721	38,74763917	57,46824334	109,9684112	56,56764084	82,775682
ZMMU:S-168936		27,5058812	83,07946445	30,95328519	42,30772068	13,21530008	34,48978508	29,37867636	60,54597564	100,6066594	44,30462498	65,928357
ZMMU:S-168938		45,60309642	69,85344108	58,40986026	71,40920607	18,06444969	49,72144084	42,05214336	98,34958382	133,7103775	87,88944026	117,69717
ZMMU:S-168939		26,45166507	73,73041126	36,27514838	33,05912177	15,03912954	35,49895739	35,41020161	72,09842562	82,59275533	58,62207658	85,073658
ZMMU:S-168940		26,9841852	69,65821163	32,28909254	39,40266343	10,3557069	36,73898277	42,18204158	75,88797698	99,88153112	61,26946865	78,428274

ZMMU:S-168941		42,64409588	51,58480511	49,11286497	68,11334347	23,20210769	51,4124895	44,6777672	105,0154886	150,3890147	103,7859638	136,34727
ZMMU:S-168942		25,96043641	84,75850657	31,08658825	26,45957602	17,15013916	42,07470351	31,70626284	71,29640792	76,88993191	47,73034213	60,284417
ZMMU:S-168943		40,85707523	83,94039912	52,91215959	43,5424018	16,37312674	39,58556929	27,77982831	86,67647151	100,0243879	64,48577121	86,891977
ZMMU:S-178471		48,04340734	102,2426287	67,35130938	66,80042281	32,62249328	57,96095633	65,04819264	121,093111	97,34564528	93,09143192	120,39159
ZMMU:S-178472		46,84021429	88,02472485	44,3068265	56,25240283	17,4151521	41,95847066	38,15618278	86,71694943	86,0837498	53,60160283	80,806156
ZMMU:S-178763		39,43092355	71,56605076	48,77396985	73,09189967	19,43002142	46,05376716	42,28750314	105,667869	117,4425748	73,43727767	108,20061
ZMMU:S-181670		23,02541331	97,65924656	18,9832513	28,90186684	27,37638047	35,1698191	59,09698996	46,65660254	64,49404199	35,3274897	51,862019
ZMMU:S-198119		56,56079931	109,3132889	51,32336725	70,42520209	44,24888565	42,41244907	56,03559164	77,74286653	114,5201238	74,84023682	94,108623
MNHN1878-1973		38,87019674	65,86135135	25,78130771	38,41978812	36,01315135	13,12069021	64,57427204	70,76894315	90,20514707	77,39226854	91,050483
ROM86312		40,4220737	77,84021389	29,69225938	41,32395562	36,0057765	15,22374449	42,77442012	66,97666713	89,79744186	59,1790339	78,125838
ROM86318		55,69472891	80,9581593	45,27662008	50,47465746	60,26603024	29,03779174	82,28078736	77,68711616	129,1629686	95,30904719	112,33519
ROM86319		24,71862026	79,28726078	21,44538603	27,70555347	29,10039317	13,34481593	56,67900621	42,3040769	84,06027415	56,85001878	69,701744
ROM86399		43,2629666	78,97439939	45,28995295	55,9229045	59,66734506	24,38114519	90,40885575	90,86615506	106,452537	95,41209191	110,24727
ROM86451		39,49144674	82,93366005	35,96044629	46,930942	43,79550587	18,67211378	47,47680312	56,16390576	89,7387948	65,5190983	74,935838
ZMB22232		50,38660101	72,47198961	37,40882217	51,00991958	44,42092714	20,4912662	58,79079135	75,26318322	105,0767929	85,64519311	104,39578
ZMB2549		45,7632642	69,86397871	31,84771178	48,97307597	25,42370742	21,78535027	53,30589232	60,58485624	82,72454135	71,76457018	94,332694
ZMB66967		58,97306946	73,77115002	48,61320964	65,12290592	54,08910284	25,00263742	86,06784787	93,53633016	121,9212929	104,1544451	128,15097
ZMMU:S-173373		38,84345779	78,00599528	53,4645182	54,36924219	48,94867253	32,24742879	86,02038963	94,78096503	97,53267996	84,97416187	108,8511
ZMMU:S-173375	G_6:6	44,32061477	51,74785525	28,38403329	49,10565936	37,50172571	20,67144635	47,85125908	74,69434019	114,7445031	85,88308411	102,10079
ZMMU:S-173379		53,79191651	44,95664945	45,17333018	66,96209962	38,83243223	23,77290519	60,46634187	104,9075458	131,1458636	96,34573697	114,93122
ZMMU:S-173461		44,37090105	75,62331672	40,91034952	54,40209478	38,9962625	20,65706457	48,88580171	86,09969442	102,1144029	73,56969218	87,561626
ZMMU:S-191949		43,29786798	56,65514296	29,9454019	49,95718836	47,711439	18,98188691	47,78591139	83,97255666	97,69033595	75,72668945	89,57231
ZMMU:S-206452		48,94545614	84,53172327	39,42602172	46,83304404	56,530007	27,92908436	83,2632414	89,06282355	79,07168715	82,19779513	91,888394
ZRC 4.5599		227,7261948	237,6960248	220,2509818	228,8431348	209,9888219	173,8492948	222,0318012	258,9214743	272,2648982	249,9115576	269,55314
ZRC 4.5600		42,38006434	89,37142356	34,94104575	39,87115427	49,24066807	22,56124951	70,99925695	60,71374923	90,71369673	66,7767901	70,486399
ZRC 4.5601		32,43620392	81,54209505	18,12314867	24,31863148	22,23614181	21,61000895	39,22464902	52,08178094	65,59228192	36,31091451	48,199864
Abe 56337	—	33,2048585	162,2728147	34,04399444	31,77024788	38,44328628	56,06653684	68,35808903	23,12193436	87,43036204	33,94929526	42,455639

HNHM2014.11	—	46,58045688	51,62608657	34,44673634	65,49091353	33,35784821	34,40284624	41,96547932	91,16755907	153,1565471	96,85949301	114,22253
.18	—	27,98916745	130,9065522	60,06612132	36,43104788	58,14388281	60,58833284	104,7762072	97,554656	89,20817647	73,20504004	78,944896
MNHN1868-1457	—	31,97503131	119,2942984	48,45524236	37,96912106	48,9213439	33,25207851	82,78309969	66,00246573	82,88875115	67,94394563	71,870096
ZMB3246	—	52,27658686	101,1867961	36,37772272	45,99741175	55,09861508	35,10703676	96,67197609	62,48293215	94,98176152	80,5069096	88,950739
ZMMU:S-197024	—	71,41093201	101,1341579	59,35882903	67,77684582	73,9366302	46,39594715	113,7640054	100,5682118	134,9422615	106,8604677	115,9194
ZMMU:S-197034	—	53,21793945	115,4271899	50,12564099	43,43985874	63,52564468	47,83696479	98,91614482	81,06315081	121,3032254	86,74298127	86,604628
ZMMU:S-200524	—	36,9581499	104,6063049	24,54542565	21,11534267	48,26494632	29,17004212	65,64998135	43,40390703	91,12808809	46,14689942	49,989166
ZMMU:S-202228	—	18,72026217	93,55330214	21,0596009	25,31211887	32,9062498	26,50003105	59,43373097	49,82073842	103,6045905	45,33599103	53,170346
ZMMU:S-202239	—	51,77783891	152,1645172	49,12853039	47,00308975	69,56026216	50,85368894	117,7856185	53,67143746	114,6747073	65,80835951	66,737946
ZMMU:S-202245	—	53,35332171	71,92938537	23,77081666	39,17699673	52,43814389	20,25241476	76,67370494	61,75678357	93,33974916	76,09924417	85,642335
ZMMU:S-205508	—	81,83831773	122,3165947	58,30709118	62,1822488	87,27373718	36,31732479	122,2469506	73,44350029	91,17034104	94,18179438	99,721895
ZMMU:S-205509	—	155,0601398	205,8459613	143,7079376	164,5047035	166,4633171	117,5549371	199,746499	157,267209	237,5975005	217,2944636	222,17974
ZMMU:S-205512	—	82,29225087	222,8807645	86,34421667	64,45992196	116,3534998	101,8015838	173,5699871	63,15871051	91,13069754	86,81810713	91,743985
ZMMU:S-205530	—	43,90663618	111,4316514	38,41414348	26,55277907	52,75577247	27,33427415	91,69633906	56,08081899	68,13426412	64,46746202	74,55848
ZMMU:S-209716	—	63,70906733	102,9127584	49,69128293	41,55397682	80,45811463	38,29171033	104,7381312	89,34257218	107,9429062	93,37754752	93,932776
ZMMU:S-209718	—	22,7519327	110,6824472	46,61401844	46,79652056	23,81327369	45,17574528	49,85017791	56,04368442	107,7852337	54,11883677	76,529164
ZSM1903/9508	—	20,92001097	102,3489975	29,01403442	41,25704897	25,53088763	40,44588711	39,70526334	56,33963922	91,00965939	48,30388182	58,899627
ZSM1903/9509	—	19,69871847	109,6975511	38,4303021	27,25936202	31,00530305	42,14256348	53,62849876	61,90579216	78,57868511	41,71432957	51,060296
ZSM1903/9510	—	61,89063593	101,7070059	52,49904502	76,63912725	36,30660832	57,26066138	15,61155036	80,37850907	160,1520465	66,74429112	90,551875
NMP 48372	G 7:7	44,91905597	99,25469675	43,98444578	68,84018082	30,36315837	55,8832694	19,08537545	76,36111094	133,4259017	60,51608192	79,10452
NMP 48456		63,26983337	107,8394136	55,09901556	66,18419129	35,61346954	62,07108592	23,80887373	75,6622973	117,7845958	59,30111018	82,649159
ROM75671		82,27472441	102,091918	72,6714694	95,55057258	53,46671807	74,41167109	18,38330566	109,9753416	145,6257009	109,5656304	140,14766
ZIN80806		59,07108572	87,76266241	64,25125317	82,49736137	30,12544633	62,29864463	13,01223926	115,2530551	141,0031494	84,41020872	114,14806
ZMMU:S-108439		67,48253441	124,1329489	72,14854201	79,21327594	47,32510562	66,28643121	24,90970112	90,54447523	133,0577473	82,58770381	109,93745
ZMMU:S-108447		51,30671822	94,08652107	57,47666112	62,99984258	26,67653499	52,09408056	9,213694544	82,59659536	122,8567596	77,40087099	101,29457
ZMMU:S-108453												

ZMMU:S-149478		44,6401586	51,04867166	36,81675178	56,669616	24,52565485	40,71463307	22,39110192	94,47102393	102,6038734	70,10680896	95,341618
ZMMU:S-149480		89,54867557	123,3775751	85,20400251	104,1090387	61,69067209	77,32766519	28,34183192	125,7302195	179,9149478	103,7889562	119,58076
ZMMU:S-166217		69,84387402	139,4672565	71,69885943	90,02213452	45,48490631	85,0587924	33,14292418	100,09784	109,5715978	72,24806894	101,8563
ZMMU:S-166218		61,61524826	68,1298086	41,53832827	65,36884027	31,10063112	46,29058304	9,178724581	84,76248802	132,169415	77,47983718	104,98848
ZMMU:S-167379		64,5017291	83,89450943	48,64550377	77,16625737	37,70864466	52,40524729	7,801869086	86,20007363	136,9124623	76,50550648	106,57201
ZMMU:S-204934		78,2390993	79,2150126	67,00827555	93,86746032	53,45332635	65,63653871	29,89062233	127,2756373	146,8954692	124,0819806	149,02353
ZMMU:S-204935		55,67654288	86,28655828	53,69859445	77,59718101	43,05817129	55,0731935	25,40057463	80,50578438	129,1072869	91,7912809	110,32174
ZMMU:S-4199		52,54342024	75,56959998	38,16712184	66,52863227	24,04702379	42,98359456	7,701000414	74,85046184	118,7232969	68,36032815	91,341125
ZMMU:S-4200		68,42262444	77,96524351	45,40544527	80,24855136	32,66553965	51,00000771	13,91097588	85,25862894	150,5302565	79,00949432	112,13417
ZMMU:S-4201		67,59226804	115,8856443	48,57560782	74,31797497	46,57390348	54,6044223	23,93870304	62,0189659	155,375451	71,08995248	91,077898
ZMMU:S-4202		80,83014743	110,665674	68,48830401	103,4972252	48,37471085	69,73006752	13,71846655	90,2794909	186,0763008	96,71712045	123,70482
ZMMU:S-4203		61,25447785	118,4437487	51,67915297	69,19626873	38,24256728	68,99555945	18,07563046	61,76408931	140,712394	56,97986527	77,823818
ZMMU:S-4204		69,72284819	114,4215218	55,47714226	83,64671696	28,85200961	64,1676172	18,39059692	83,13374052	148,2420801	72,09097065	97,918494
MNH98.5.5.6	—	65,14068965	188,5964314	55,91229319	53,09194491	59,9100098	70,4216927	88,94690407	38,53901784	111,9768895	42,24387327	48,045549
ROM37378	—	101,992246	261,2032851	98,52904694	66,98675423	108,8365689	109,63807	141,9566717	63,18273337	123,2762793	46,89924857	36,425427
ROM37379	—	108,1503645	266,0476957	107,8135145	73,7758559	102,9356717	116,4879323	144,204917	72,12635309	113,533046	51,1633974	42,075153
ROM37380	—	96,78903608	255,2527046	91,85374764	68,24663827	99,01206792	110,1553085	137,2340219	49,36270244	135,7503279	43,67502589	37,563688
ROM37382	—	85,22442511	226,7305772	86,54398972	66,49629855	88,26501309	88,54092167	94,91526238	52,06906561	152,3119942	46,37932813	42,251633
ZRC 4.7378		51,77058271	176,5534036	47,39381668	48,9437917	65,43498609	62,08878633	84,4769571	13,21691166	98,71261326	39,92242397	37,868753
ZRC 4.7379		71,39615399	181,0450276	55,58282785	57,8062197	68,64974396	70,89369652	82,00227267	13,82736308	114,479559	52,82244352	60,356752
ZRC 4.7380		56,99125468	200,4393848	65,61439651	68,81772541	80,7299595	82,33458333	113,9381591	23,91116245	125,8221171	71,44938807	73,894561
ZRC 4.7381		55,75958198	187,6997713	47,16664037	49,97973712	63,44830014	69,6109539	64,28946752	12,67933461	100,2162628	30,50153273	38,099055
ZRC 4.7383		54,29267978	195,7582299	50,54443449	48,37244205	57,6849374	61,97080903	64,03312289	16,79641588	110,5233569	25,92872231	32,048038
ZRC 4.7383		74,29688103	186,8864512	45,847224	54,62543216	86,81860851	79,65625298	100,791642	21,62737116	123,6906479	56,63398422	57,520155
ZRC 4.7385		66,57712849	192,3946621	47,32707863	55,4010087	69,0694874	74,10550748	89,41622866	14,7683711	104,0809188	44,9507788	45,967266
ZRC 4.7854		89,80829676	225,819857	64,36795408	64,58550364	94,95383384	92,43949068	106,2092775	16,37148556	111,7107034	53,48318728	51,860808
ZRC 4.7855		53,77442029	187,1259831	41,62464771	37,48790108	65,44098808	59,30213798	90,53891135	8,008022524	69,02991853	32,0030809	30,101176
ZRC 4.7857		39,23813453	170,4666684	33,96217671	31,33604222	45,78867867	53,49886893	62,45205996	11,33562735	69,37912258	13,73422789	22,544116
ZMMU:S-108709		94,16956392	199,8289	98,96138293	65,63859527	97,19823058	100,1354508	136,3829383	114,5790532	13,90704632	74,82719224	76,174124
ZMMU:S-108729		119,8180777	223,409602	110,1609415	93,64145764	129,3823203	120,3898326	183,4230746	147,4218875	19,83770844	95,03691278	104,90184
ZMMU:S-108731		83,30733687	211,6017522	95,23151087	64,18955405	99,23919828	104,0631759	140,9845797	114,6222862	14,32972341	69,7443665	74,146652

ZMMU:S-108743		72,39862898	189,8357906	76,83864559	63,63882606	79,76987335	96,18054429	127,0115185	90,55105737	22,60433796	65,91710936	70,865833
ZMMU:S-108905		65,91392671	160,9501309	61,45828038	50,82838789	70,56598858	68,09889308	110,7700688	74,54882645	16,16200709	56,07064545	71,871079
ZMMU:S-158565		92,67054899	216,169986	91,91170171	59,82778992	109,9363494	100,9943344	154,6376304	99,30924681	14,91552774	75,61429304	74,432632
ZMMU:S-161715		116,5556036	222,5130741	111,4999769	80,03290659	125,5616921	119,8090031	171,7291037	131,9878892	21,52064774	91,94234407	94,016716
ZMMU:S-163665		82,06082857	152,5649224	77,44107583	67,57694031	84,78456484	68,79636006	131,103126	106,999508	22,41003234	84,93356754	96,174027
ZMMU:S-164040		69,28759204	165,7450298	60,81311738	54,30955442	88,83067077	80,35454922	122,41038	81,56085492	16,97250995	65,60020231	78,716043
ZMMU:S-166113		98,92096857	193,581776	98,05652531	83,33019843	105,8363266	105,5900857	144,922151	122,1188627	18,87165254	84,76897692	102,52191
ZMMU:S-168810		108,4274091	227,1998552	101,9994842	65,84934587	120,2842317	114,053634	158,8915913	106,7824375	13,56425741	77,49846391	83,045309
ZMMU:S-169757		90,62788814	206,817696	81,67641973	49,72609704	105,0403913	96,38976272	135,8491008	90,82176268	13,8499233	62,99952229	68,463922
ZMMU:S-169758		122,4637669	225,8731826	126,6561159	97,49634749	134,3382077	119,4328558	175,1786009	142,4793821	22,75839367	98,41181313	103,50494
ZMMU:S-175316		106,5052973	201,9599768	101,8218732	86,39225854	103,2950515	117,5909463	154,6660303	123,7551519	20,17792046	89,50545485	103,59464
ZMMU:S-175316		104,2823497	198,388265	91,6475668	82,8257961	111,3079121	101,5762271	145,0755864	110,1960738	19,78225042	86,26078043	95,75954
ZMMU:S-176090		103,1265029	211,0484246	98,4622436	70,53873456	106,9536491	115,7506304	147,6468622	124,2815734	19,05561961	80,78711369	90,385523
ZMMU:S-183034		69,43776801	183,6459727	61,96836259	43,95123768	80,39657696	72,76761826	114,6439652	73,37098895	8,937878515	50,04484675	55,661686
ZMMU:S-204888		60,47863659	147,1166766	56,59882689	47,80406674	69,37841653	61,67293874	104,82781	78,44687901	17,44783263	55,31309466	67,206964
ZMMU:S-4221		99,5069673	192,7167354	89,98593258	65,93541771	102,4389406	96,21528852	137,6335472	108,7936981	9,197343495	74,7468344	81,476043
ZMMU:S-4222		73,72239986	168,9474719	72,0651798	49,56014703	82,12165973	78,58575479	109,362281	86,78022283	11,50300194	58,57617398	67,729669
ZMMU:S-7792		91,18760473	196,8900827	79,62496146	65,19075463	90,42211467	96,94681786	126,2127807	91,89209222	17,27674672	66,96193854	73,103283
ZMMU:S-94751		80,66558307	155,8151956	57,59275977	60,66984179	74,03169833	63,99989729	103,0845446	84,05821014	25,04864236	56,81592266	64,443091
ROM107732	—	63,4588531	114,9227501	48,84239831	74,76816144	39,44188127	47,27874775	43,73246324	68,86236956	149,6193502	58,36820875	69,465882
ROM107747	—	48,30701355	98,41025247	29,82632259	54,4014733	31,63644117	42,09800872	58,05807886	52,4112964	119,6530741	57,50633799	75,451689
ZMMU:S-108585	G_10:10	59,96087425	211,846789	56,70865546	48,94993436	64,14149421	78,40503461	82,46497848	33,11209636	74,18302851	10,00612304	13,174755
ZMMU:S-12481		46,52978896	185,7929409	48,91320408	35,96670493	52,52603647	64,84383868	85,84607452	38,21416365	78,85233619	10,51346447	19,101007
ZMMU:S-12483		55,30041902	187,4549884	49,11511344	43,52586177	53,16733965	67,62062029	63,79620071	32,83111555	85,34894971	7,146273418	14,377704

ZMMU:S-135848	35,99852884	155,7632949	34,08907027	26,01852626	37,09412195	56,85949337	61,99481371	33,64664578	66,81945741	6,531532335	16,497539
ZMMU:S-163664	53,87138363	216,1577361	64,72830407	43,34067698	73,37335364	85,26364078	88,33450487	43,96459973	53,3022124	19,85488039	28,141023
ZMMU:S-166208	49,51452406	188,2890127	45,31016031	38,06581892	50,14757542	59,88097997	71,4502751	34,53767757	57,24141102	9,93193083	16,791631
ZMMU:S-166211	51,10927154	195,9082617	47,6045707	49,09177242	47,48695435	72,32775325	60,57683935	33,45437372	79,44591821	9,023216874	19,981765
ZMMU:S-168990	59,89903539	191,0062591	61,49213627	42,76084833	63,25953564	71,24699	84,68221966	55,78597978	83,62673672	18,25641022	24,303975
ZMMU:S-168991	49,04087705	164,3365954	44,08889816	42,93949503	44,49993709	64,44554575	51,17117289	36,24810067	59,49302693	11,96258566	23,121071
ZMMU:S-169735	55,88974593	209,6463296	67,607667	47,41232064	63,98600679	88,99689095	86,54152758	47,01107726	70,77607301	18,34818792	24,489275
ZMMU:S-173326	53,75797067	183,9914639	49,91694564	48,03909902	44,44370524	64,30089118	62,56192351	29,30003065	75,24452426	12,91430937	28,442636
ZMMU:S-176096	58,76796559	203,0811138	49,04397427	31,50439586	67,78457557	71,5571978	97,52816643	35,19995083	40,02593862	18,02593603	15,352409
ZMMU:S-180542	68,55816973	196,6836211	50,85800842	45,36534867	70,6612606	78,2796348	90,18345947	51,86873078	69,35676729	15,94371481	15,053888
ZMMU:S-180543	46,7759148	153,7565103	34,62998768	29,57158307	43,37358263	45,22778704	64,82082157	38,48249888	57,98478986	10,15108152	15,280917
ZMMU:S-71110	51,01951348	167,4229821	45,50840971	45,61559386	45,90868259	68,76269416	55,06535725	48,04162107	83,6522303	9,757458929	20,133128
ZMMU:S-12465	69,29479322	228,4522212	63,38062405	47,6461641	70,78738611	84,1108941	90,90700136	35,97418693	70,30588146	20,50897562	12,477179
ZMMU:S-166212	116,809335	277,3531164	121,1163646	105,6784879	127,0166477	148,4316547	133,7197456	119,9131305	136,0949876	66,66754014	58,78143
ZMMU:S-166215	45,32376726	192,2663144	46,03515419	33,7497003	54,19887939	68,02741853	78,35894402	28,55013028	82,28067264	9,274790977	9,4701796
ZMMU:S-167244	69,79366081	224,8022816	66,46270709	40,92757838	95,98521867	88,80281359	123,2667985	47,23854295	86,20812276	26,65873093	13,032657
ZMMU:S-167245	56,01474801	205,9144128	52,33994707	42,92738055	68,64744662	72,17199181	89,26030107	28,33296927	76,83767882	16,84328147	15,849671
ZMMU:S-167247	67,99876166	248,5104598	70,41237979	48,19315835	83,43896309	98,25618122	122,397052	42,72836305	80,59871382	17,22564946	12,792095
ZMMU:S-175459	83,42729897	226,5053434	73,57160605	58,35189798	86,86660725	83,33476669	104,0573726	52,6375643	76,71676284	24,08319946	14,658578
ZMMU:S-176092	60,61734886	207,6873775	52,45207729	39,8110831	66,95292644	72,9574446	86,28693584	33,68645056	68,06959079	14,47771951	4,2943337
ZMMU:S-176094	49,28695609	206,7409586	55,06300154	33,92634636	61,48931576	73,04425743	83,4352693	37,73613679	73,79578239	8,793643747	3,9203062

G_11:11

ZMMU:S-176095		58,096253	224,5470589	58,07987092	37,86671494	73,0402233	78,7111512	91,19913774	29,84916137	69,4239847	14,28852576	5,2227473
ZMMU:S-180207		60,87015049	212,0521576	62,8255691	33,19612399	71,85198629	80,28103295	81,77720479	35,7405695	62,90505152	19,10426237	12,502121
ZMMU:S-180215		74,43450788	234,0538683	66,14481913	43,22247802	82,78980307	88,33396973	102,8374136	31,77349134	65,80302674	14,44894065	6,0572178
ZMMU:S-180522		77,28280942	222,2696329	65,29549539	53,54574657	79,94962986	79,64108217	97,53896392	40,78243678	82,94428573	15,98459256	13,276296
ZMMU:S-56330		64,13033502	236,5231519	68,1886087	41,34249699	85,09918258	87,35243585	111,4349284	41,81279123	60,36998006	20,40725566	7,6150521
NSM 54-45490	—	53,98070858	30,95705206	43,45204825	72,50979771	43,908906	30,0355527	57,97803848	116,5527137	151,8131173	124,3310211	149,71039
NSM 54-45491	—	50,0310692	57,27502591	43,8117004	52,54597016	49,14370723	28,88935455	62,01518815	91,08273121	101,8534396	101,9533895	127,46884
NSM 54-45495	—	22,55912862	59,97696849	32,4517817	50,53514776	20,90898359	27,79485176	39,27616268	70,47750225	102,1444242	69,65309417	90,654854
NSM 54-45497	—	50,78560009	64,60991568	44,93487794	55,93260334	43,17289249	32,0960835	47,71334704	89,15095803	127,4173706	82,81500609	99,38628
ROM107772	—	70,32343071	40,68093265	61,81209139	109,7045988	49,20236795	54,7269634	41,37368702	125,8075254	179,5258317	139,9393204	174,37703
ZMB67007	—	103,9085203	243,5019509	100,645846	86,41588298	113,5332814	97,89890046	135,4590538	61,83448874	182,2899652	80,02871119	72,235598
ZMMU:S-104737	—	78,94672984	188,8237814	85,88860947	52,8413123	94,88485189	82,04047361	150,7026868	100,2139105	23,11347118	73,19239407	78,515861
ZMMU:S-167223	—	56,33462918	214,9502648	76,96166783	47,3991277	77,74043224	82,02247189	105,924947	51,86605165	115,3370266	40,79117144	30,780687
ZMMU:S-181673	—	45,23425088	122,5750624	33,09490377	50,55889395	43,90949974	33,87731241	52,28473956	38,00914095	116,3928259	52,62983113	54,614116
ZMMU:S-181674	—	52,11614717	138,0730854	34,12986803	42,38007038	40,6175077	51,2993699	46,44569778	37,92623659	72,06432976	30,41922896	37,228297
ZMNTU 1.49	—	18,52612529	106,8834294	50,01567155	47,79632674	35,99347954	44,21695771	80,77566789	78,13976956	107,3709926	80,54926384	95,415206

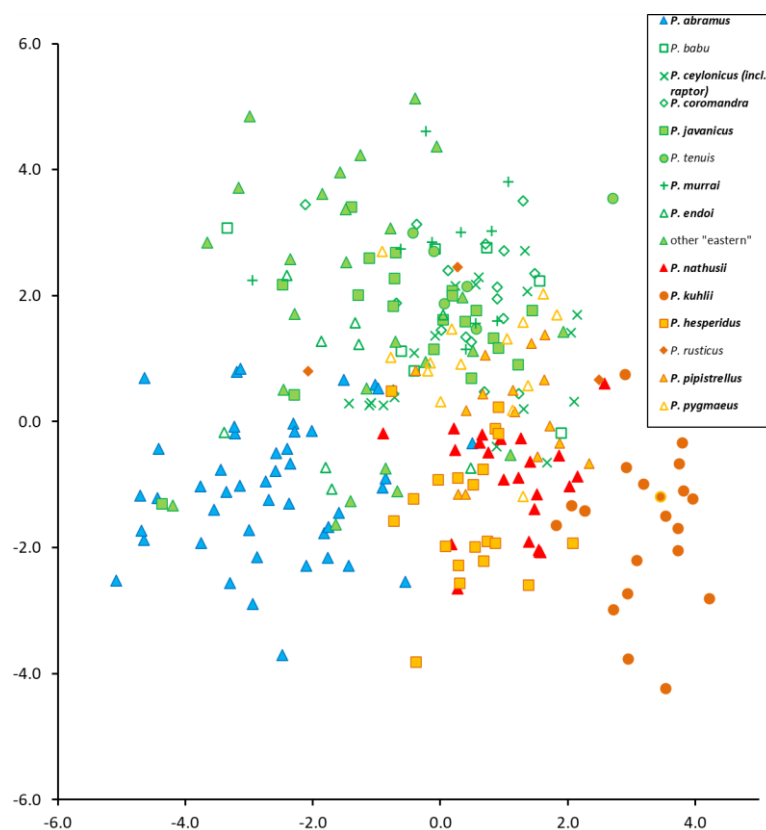


Рис. П34: Дискриминантный анализ третьей и четвёртой канонических переменных по 22 черепным и зубным характеристикам для 253 экземпляров *Pipistrellus* s. l. (*P. stenopterus* исключён).