

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Жукова Светлана Сергеевна

Систематика и филогенетические взаимоотношения

настоящих нетопырей и родственных таксонов

(Pipistrellini, Vespertilionidae, Chiroptera)

Специальность 1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Москва – 2026

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

- Научный руководитель** – *Крусков Сергей Вадимович, кандидат биологических наук*
- Официальные оппоненты** – *Титов Сергей Витальевич, доктор биологических наук, профессор, Пензенский государственный университет, факультет физико-математических и естественных наук, декан, заведующий кафедрой зоологии и экологии*
Политов Дмитрий Владиславович, доктор биологических наук, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, лаборатория популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией
Матросова Вера Анатольевна, кандидат биологических наук, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, лаборатория механизмов и контроля трансляции, научный сотрудник

Защита диссертации состоится «18» мая 2026 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3880/>

Автореферат разослан «__» апреля 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Отряд Рукокрылые (Chiroptera) представляет собой одну из наиболее разнообразных групп млекопитающих, распространённых практически по всему земному шару, кроме Антарктиды и ряда океанических островов (Teeling et al., 2018; Guan et al., 2025). Многие группы рукокрылых характеризуются выраженным морфологическим сходством, что долгое время затрудняло их таксономическую идентификацию и приводило к формированию множества систем классификации (Tate, 1942; Ellerman and Morrison-Scott, 1966; Hill and Harrison, 1987; Koopman, 1994 и др.).

До внедрения молекулярных методов систематика рукокрылых была основана преимущественно на морфологических признаках, прежде всего строении зубной системы (Menu, 1984, 1985; Horáček and Hanák, 1985-1986) и бакулюма (Hill and Harrison, 1987; Heller and Volleth, 1994). С конца 1990-х годов широкое применение молекулярных маркеров привело к пересмотру ряда таксономических представлений (Teeling et al., 2005; Jones, Teeling, 2006). В современной систематике рукокрылых ключевое значение приобрёл интегративный подход, объединяющий морфологические и молекулярно-генетические данные (Görföl et al., 2020; Tu et al., 2021).

Современная молекулярная систематика позволила уточнить границы многих таксонов рукокрылых, выявить случаи парафилии и обнаружить криптические виды (Amador et al., 2018; Guan et al., 2025). Подобная ситуация характерна и для рода *Pipistrellus*, куда ранее объединяли всех мелких короткомордых представителей подсемейства Vespertilioninae с двумя парами верхних и нижних предкоренных зубов и двумя парами верхних резцов (Tate, 1942). В дальнейшем многие таксоны были исключены из его состава и выделены в самостоятельные роды, часть из которых, согласно современным данным, не относится к трибе Pipistrellini (Koubínová et al., 2013; Torrent et al., 2025 и др.). Филогенетическая структура рода по-прежнему требует уточнения. В ряде работ показана его

парафилия относительно *Nyctalus* и *Glischropus* (Roehrs et al., 2010; Heaney et al., 2012; Koubínová et al., 2013; Kruskop et al., 2018). Также предполагается наличие неописанных таксонов (Koubínová et al., 2013; Monadjem et al., 2021b). Систематика трибы Pipistrellini остаётся недостаточно изученной.

Нетопыри относятся к одним из самых экологически успешных рукокрылых Старого Света (Mayer and von Helversen, 2001b). Многие виды синантропны и давно стали частью урбанизированных экосистем (Mayer and von Helversen, 2001a; Ancillotto et al., 2015). В природных экосистемах они выполняют функцию регуляторов численности насекомых, включая сельскохозяйственных вредителей (Lee and Lee, 2005). Все это делает их важными объектами мониторинга биоразнообразия (Barlow et al., 2015).

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.

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. Необходимо упомянуть таких зоологов, как И. Кауп, Т. Моррисон-Скотт, Г. Топаль, И. Хорачек, Дж. Эллерман и др., заслугами которых являются разработка и применение различных диагностических признаков. Разнообразие азиатской фауны летучих мышей представлено в работах Г. Корбета, Т. Э. Тэйлора, Дж. Хилла и др. Среди советских ученых, работавших над систематизацией знаний по рукокрылым, следует отметить А. П. Кузякина, С. И. Огнёва, В. Е. Соколова.

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: П. Бенда, Р. Ван Ден Буш, Д. Кубинова, Дж. Лэк, З. Роэрс и др.

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* лишь как сопутствующий материал (В. Ханак, И. Хорачек, Д. Кубинова и др.).

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*.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования являются представители трибы *Pipistrellini* семейства *Vespertilionidae*, отряд Рукокрылые, класс Млекопитающие. Предмет настоящего исследования –

ревидия и систематика входящих в трибу *Pipistrellini* таксонов с использованием генетических и морфологических данных.

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 внутривидовой систематике у *Pipistrellus sensu lato* и *Glischropus*. Кроме этого, 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, включённая в том числе в филогенетические построения. Впервые были оценены события дивергенции таксонов трибы и предположены эволюционные тенденции, лёгшие в основу современного разнообразия *Pipistrellini*.

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 и 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, в паразитологических и вирусологических исследованиях, изучающих возможные пути эволюции и трансмиссии потенциальных патогенов.

Методология и методы исследования. Работа выполнена на основе мультилокусного молекулярно-генетического анализа с использованием генов ядерной и митохондриальной ДНК (ядДНК и мтДНК, соответственно). 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 бакулума исследованы и зарисованы автором по материалам коллекции Зоологического музея МГУ.

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.

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.

Апробация работы. Результаты работы были частично представлены на XI 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.

Публикации автора по теме диссертации. По материалам работы опубликовано 4 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим и отражён в списке публикаций на стр. 24.

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. Автором 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 митогену *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*.

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.

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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, сформулированы цель и задачи работы, а также положения, выносимые на защиту.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы посвящён изучению систематики рода *Pipistrellus* и его родственных связей в разные временные периоды: до 1980-ых, с 1980-х до 2000-х и в XXI веке. Рассмотрены различные подходы к изучению группы. Подчёркнуто, что традиционные морфологические признаки недостаточны для надёжной классификации из-за параллелизмов, а существенный прогресс достигнут путём внедрения кариологии и молекулярных данных, которые позволили выявить криптические таксоны и пересмотреть таксономические границы на различных уровнях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала. Материалом послужили пробы тканей, собранные с 2005 по 2025 год в 54 локалитетах 12-ти стран Африки, Европы и Азии. Для изучения морфологических особенностей исследован 61 экземпляр из коллекции Сектора териологии Зоологического Музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Пять образцов тканей получены из Центра реабилитации рукокрылых при Московском Зоопарке. В генетический анализ включены 123 экземпляра, которые относятся к 23 видам трибы *Pipistrellini*, и четыре образца представителей трибы *Vespertilionini*. Всего было получено более 430 последовательностей двух митохондриальных и четырёх ядерных

генов. Эта выборка дополнена 640 последовательностями из генетических баз данных GenBank и BOLD.

Молекулярно-генетические методы. Тотальная ДНК выделена стандартным методом фенол-хлороформной депротеинизации (Sambrook et al., 1989). Выбор маркеров обусловлен накопленными и опубликованными по ним данными для исследуемой трибы. Митохондриальными маркерами послужили гены цитохром с-оксидазы (*COI*) и цитохрома *b* (*CytB*). Выбранные для анализа ядерные гены: экзонная часть гена *rag2*, гены *apob*, *dmp1* и один интрон гена *thy*, а также полный митогеном *G. bucephalus* (ZMMU:S-195417, Вьетнам). Для амплификации и секвенирования были использованы праймеры из литературы (Eick et al., 2005; Artyushin et al., 2009; Artyushin et al., 2018; Kruskop et al., 2020) и оригинальные для гена *COI* и полного митогенома. Условия амплификации подобраны в зависимости от параметров праймеров. Секвенирование митогенома проведено на приборе PromethION (Oxford Nanopore Technologies, Великобритания). Сборка собрана *de novo* и аннотирована на основе данных митогеномов *G. tylopus*, *P. abramus* и *P. kuhlii* (GenBank: NC_0291919, NC_005436 и KU058655, соответственно). Аннотацию данных проводили в MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021), Conserved Domain Database (Marchler-Bauer et al., 2010), MITOS (Bernt et al., 2013), tRNA scan-SE (Lowe, Chan, 2016) и ARWEN (Laslett, Canbäck, 2008).

Филогенетический анализ и оценка времён дивергенций. Выравнивание последовательностей проведено с помощью программ SeqMan Pro v.7.1 (Burland, 2000) и MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021). Реконструкция филогенетических деревьев выполнена методом Maximum Likelihood (ML) в программе IQ-Tree v. 1.6, а байесов анализ – MrBayes v3.2.7 (Ronquist et al., 2012; Nguyen et al., 2015). Подсчёт нескорректированных генетических *p*-дистанций происходил в программе MEGA v.11.0.13 (Tamura et al., 2021). Проверку сходимости осуществляли в программе Tracer v1.7.2 (Rambaut et al., 2018). Молекулярные датировки

получены в BEAST v1.10.4 (Drummond, Rambaut, 2007). Для оценки времён дивергенции использована модель «Random local clock» (Drummond, Suchard, 2010), с датировками узлов времён дивергенции.

Морфологические данные. Краниометрические данные были получены на основе коллекционных материалов из 17 музеев. Для морфометрического анализа использованы 22 черепных и зубных промера 280 представителей рода *Pipistrellus*. Для оценки характера вариации количественных признаков проведён дискриминантный анализ (DF) с использованием программы STATISTICA (StatSoft, Inc., США, Weiß, 2007 г.). Описаны качественные морфологические признаки строения зубной системы (18 видов, 61 экземпляр) и бакулюмов (12 видов, 13 экземпляров) трибы Pipistrellini. Половые косточки отпрепарированы по стандартной методике (White, 1951; Smirnov, Tsytsulina, 2003), измерены окуляр-микрометром и зарисованы в нескольких проекциях при помощи бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi SV6.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Филогенетическая структура трибы по данным мтДНК. Анализ митохондриальных генов *CytB* (Рисунок 1) и *COI* показывает, что исследуемая триба образует поддержанную монофилетическую группу, сестринскую к трибе Vespertilionini. Уровни поддержки по данным *CytB* варьируют от высоких (>95%) для большинства узлов до умеренных (~80%) для некоторых отдельных узлов. Представители рода *Scotoecus* занимают поддержанную базальную позицию внутри трибы Pipistrellini; следующей с достаточным уровнем поддержки (только по методу ML) отделяется ветвь рода *Vansonia*. Остальные таксоны трибы разделены на две крупные группы. К первой группе принадлежат род *Nyctalus*, а также африкано-европейская часть рода *Pipistrellus* («западная» клада нетопырей), а во вторую группу входят роды *Glischropus*, *Scotozous* и азиатские представители *Pipistrellus* («восточная» клада нетопырей). Сравнительный

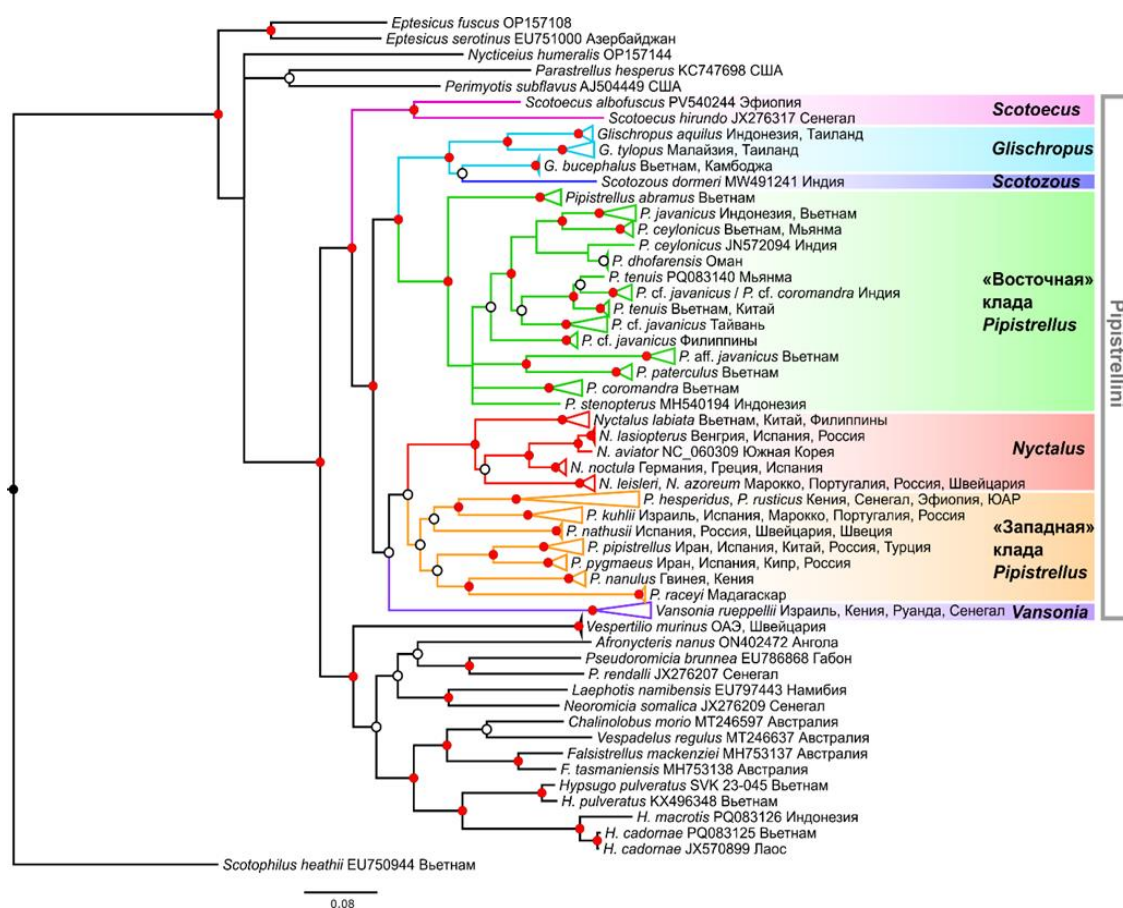


Рисунок 1: Филогенетическое дерево по гену *CytB* (6.300 млн генераций). Красные круги – бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 70\%$ (ML-анализ) и Байесовы апостериорные вероятности (PP) ≥ 0.90 . Чёрные круги – BS $\geq 70\%$ и PP < 0.90 .

анализ *p*-расстояний (Tamura et al., 2021) подтвердил значительные различия между представителями «западной» и «восточной» клад *Pipistrellus* (17.2% по данным *CytB*). Внутри обеих клад отмечены случаи криптического разнообразия. Вид *P. kuhlii* разделён на три линии (*p*-расстояние $\leq 6\%$). Множественные линии выявлены также у видов *P. hesperidus* и *P. rusticus* (*p*-расстояния $\leq 13.5\%$), а среди «восточных» нетопырей – у *P. javanicus* (*p*-расстояния $\leq 15\%$) и *P. ceylonicus*.

Данные по гену *COI* представлены наибольшим числом видов и последовательностей и не противоречат результатам по гену *CytB*, но слабее разрешают межродовые связи. Результаты филогенетического анализа белок-кодирующих последовательностей мтДНК 32 представителей подсемейства Vespertilioninae также не противоречат топологии дерева по гену *CytB*.

Филогенетическая структура трибы по данным яДНК.

Мультилокусный анализ четырёх ядерных генов (Рисунок 2), проведённый тремя методами, наиболее информативен, однако он включает меньшее количество видов. По ядерным данным представители рода *Vespertilio* расположены в сестринской позиции к трибе Pipistrellini с высокой поддержкой (>95%), что делает трибу Vespertilionini парафилетичной. Большинство межвидовых и межродовых узлов в пределах исследуемой трибы обладает поддержками >95%. Род *Scotoecus* поддержан и занимает базальное положение внутри трибы, отделившись примерно 12 млн л. н.; следующее ответвление, произошедшее около 10.3 млн л. н., соответствует роду *Vansonia*. Остальные таксоны трибы разделяются на две группировки *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей и *Glischropus* + «восточная» клада нетопырей чуть больше 9.5 млн лет назад.

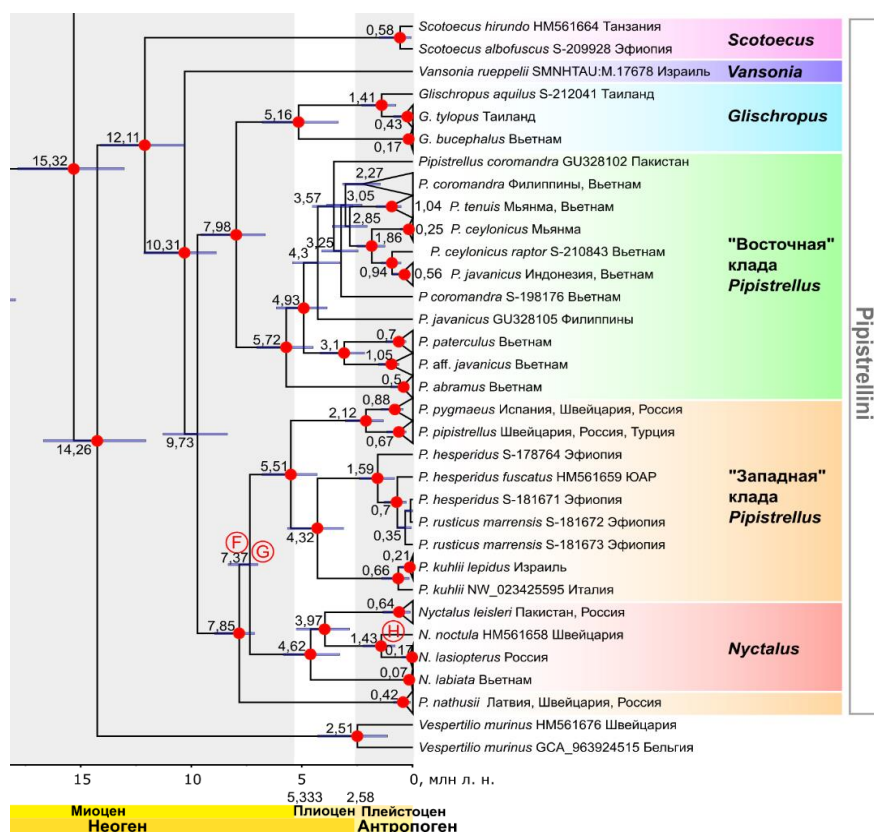


Рисунок 2: Филогенетические взаимоотношения представителей трибы Pipistrellini согласно объединённым топологиям четырёх ядерных генов с молекулярными датировками. Красным кругом в узлах обозначены апостериорные вероятности >0.95. В узлах указаны времена дивергенции. Буквами обозначены калибровочные точки: (F) отделение *Nyctalus*, (G) древнейшая палеонтологическая находка «западного» нетопыря (*P. semenovi*) (Rosina and Sinita, 2014), (H) расхождение *N. noctula* и *N. lasiopterus*.

Вид *P. nathusii* вынесен из африкано-европейских представителей рода *Pipistrellus* и занимает базальное положение во всей группе *Nyctalus* + «западная» клада нетопырей. Род *Nyctalus* монофилетичен и отделяется около 7.5 млн л. н., однако поддержка этой ветви различается при анализе двумя методами (ML и Байес). Эти результаты в том числе говорят о трихотомии *P. nathusii* – *Nyctalus* – остальные «западные» нетопыри. Внутри «западной» клады нетопырей поддержанные сестринские позиции занимают виды *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*. Африканские таксоны *P. hesperidus* и *P. rusticus* образуют поддержанную ветвь и представлены множественными независимыми линиями, что указывает на скрытое видовое разнообразие.

Род *Glischropus* и «восточная» клада *Pipistrellus* занимают сестринские поддержанные позиции; это разделение произошло около 8 млн л. н. Остальные виды «восточной» клады нетопырей представляют собой короткие не поддержанные (в большинстве случаев) ветви. Топология демонстрирует парафилию вида *P. javanicus*, представленного несколькими линиями.

Морфометрический анализ. Большинство нетопырей демонстрируют высокое сходство пропорций черепа. Анализ краниометрических характеристик представителей рода *Pipistrellus* не позволяет разделить «восточных» и «западных» нетопырей (Рисунок 3), однако указывает на наличие нескольких таксонов со сравнительно сильно выраженными морфологическими особенностями. *P. stenopterus* и *P. nathusii* обладают уникальными пропорциями черепа и формой отдельных зубов. Некоторые виды, такие как *P. ceylonicus* и *P.*

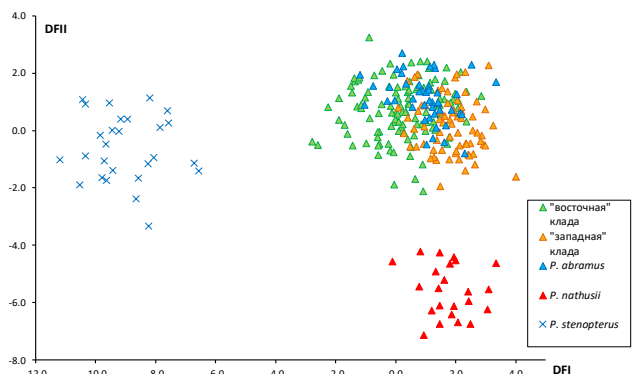


Рисунок 3: Дискриминантный анализ по 22 черепным и зубным характеристикам для 280 экземпляров *Pipistrellus* s. l. Слева – *P. stenopterus*, внизу – *P. nathusii*.

kuhlii, проявляют тенденцию к изоляции в морфометрическом пространстве; *P. abramus* также формирует несколько обособленный кластер. *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus* морфометрически почти неразличимы.

Морфология зубной системы. В строении зубной системы не было обнаружено признаков, которые чётко отличали всех представителей «западной» клады нетопырей от «восточной», однако характерный набор признаков определён для групп видов и отдельных видов внутри них. У *P. kuhlii*, *P. hesperidus* и *P. rusticus* наблюдаются наиболее ярко выраженные отличия в строении I^1 , I^2 и P^2 . У остальных представителей «западных» нетопырей I^1 обладает двумя вершинами; I^2 не уменьшен; бассейн тригона P^2 обладает отличающейся морфологией. *P. nathusii* отличается более крупными верхними резцами и премоляром, чем у *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*, а также выраженной диастемой между резцами и клыком и более вытянутым зубным рядом.

У представителей «восточной» клады морфология I^1 , I^2 и P^2 схожа с таковой у европейских видов нетопырей. У *P. abramus* наблюдаются уникальные признаки строения. Остальные виды «восточной» клады варьируют по форме режущего края клыка. Таким образом, зубная морфология демонстрирует как межвидовые различия, так и перекрывание признаков, что осложняет диагностику.

От нетопырей зубная система рода *Glischropus* отличается положением I^2 , формой С, формой и положением P^2 . Размер I^1 варьирует у разных представителей рода.

Морфология бакулюма. Бакулюмом представителей трибы Pipistrellini характеризуется удлинённой формой с округлым сечением, расширенным основанием и суженным, дистальным концом в форме «вилочки». Отличия между «восточной» и «западной» кладами нетопырей выражены в размерах и деталях строения бакулюмов. У «западных» нетопырей общая длина половой косточки небольшая (обычно ≤ 3 мм), «вилочка» слабо выражена, а кривизна кости варьирует от плавной до более резкой. У *P. nathusii*

наблюдается дополнительный изгиб в дистальной части кости. У «восточных» нетопырей бакулюмы крупнее (≥ 4 мм), с выраженной «вилочкой» и базальной вырезкой. Степень выраженности вырезки варьирует. У *P. stenopterus* бакулюм массивный и укороченный, что выделяет его среди остальных нетопырей. Бакулюм *P. abramus* очень крупный, специфической формы.

ОБСУЖДЕНИЕ

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

Ключевым итогом исследования является устойчиво выявляемая во всех вариантах анализа парафилия рода *Pipistrellus* относительно родов *Nyctalus* и *Glischropus*. Филогенетические реконструкции указывают на сестринские отношения двух клад: *Nyctalus* + «западные» нетопыри и *Glischropus* + «восточные» нетопыри, что согласуется с предыдущими исследованиями (Koubínová et al., 2013; Kruskop et al., 2018). Таким образом, полученные результаты существенно уточняют представления о филогенетических связях внутри трибы Pipistrellini.

Выявленная парафилия подтверждается морфологией бакулюмов и, отчасти, особенностями зубной системы и черепа. Кариологические данные также согласуются с этим разделением, демонстрируя неперекрывающуюся изменчивость хромосомных чисел у «западных» и «восточных» нетопырей (Volleth and Heller, 1994; Volleth et al., 2001).

Полученные оценки времени дивергенции в целом сопоставимы с предыдущими исследованиями (Lack et al., 2010; Foley et al., 2023), однако указывают на более поздние этапы расхождения. Вероятной причиной может быть небольшое число используемых маркеров и учёт палеонтологических калибровок в нашем анализе. По нашим данным, дивергенция *Nyctalus* и «западных» *Pipistrellus* произошла около 7.5 м. л. н. Несмотря на отсутствие каких-либо доплейстоценовых палеонтологических

находок, родовой статус клады «восточных» нетопырей, отделившейся ещё раньше (ок. 8 млн л. н.), не вызывает сомнений.

На основании перечисленных фактов мы считаем обоснованным возвести в ранг рода «восточных» нетопырей с названием *Alionoctula* Kruskop, Solovyeva & Kaznadzey, 2018 (типовой вид *P. stenopterus*: Kruskop et al., 2018). Положение типового вида на наших реконструкциях остаётся неустойчивым и требует уточнения. Однако его крупные размеры относительно других нетопырей, морфологические особенности и экологические адаптации отличают этот вид от других представителей группы. Морфометрические и качественные морфологические данные отчасти поддерживают генетическую обособленность *A. abramus*, который мы полагаем целесообразным выделить в отдельную группу «abramus», тогда как остальные виды образуют группу «javanicus».

Положение *Pipistrellus nathusii*. Положение лесного нетопыря варьирует. По данным мтДНК *P. nathusii* расположен внутри радиации рода *Pipistrellus*. Анализ яДНК помещает его в базальное положение к группе *Nyctalus* + *Pipistrellus*. И по данным литературы, и по нашим данным имеет место неразрешённая трихотомия. Рассчитанные нами близкие оценки времени дивергенции (расхождение *P. nathusii* и *Nyctalus* менее, чем за 500 тыс. лет) указывают на быструю эволюцию этих линий. Нескорректированные *p*-дистанции между *P. nathusii* и прочими представителями «западной» клады *Pipistrellus* составляют >15% по мтДНК и >2% по яДНК. Эти значения соответствуют межродовой дистанции в пределах трибы (17-21% по *CytB*, 15-17% по *COI* и 3-6% по ядерным генам).

Обособленность *P. nathusii* поддержана результатами морфометрии, структурой зубов и формой бакулюма. Совокупность материалов не позволяет рассматривать этот таксон как самостоятельный род. Однако, чтобы показать его исключительность, мы предлагаем рассматривать его как подрод *Nannugo* Kolenati, 1856 в составе *Pipistrellus*.

Положение *Scotozous dormeri*. Мы считаем преждевременным делать серьёзные таксономические выводы, поскольку для этого рода опубликована только одна генетическая последовательность (Saikia et al., 2021).

Положение рода *Vespertilio*. Литературные источники не согласованы в положении рода *Vespertilio* (Stadelmann et al., 2004; Lack et al., 2010; Koubínová et al., 2013; Amador et al., 2018). Наши данные мтДНК располагают *Vespertilio* в базальной радиации трибы Vespertilionini, а яДНК – в сестринском положении к трибе Pipistrellini. Мы не относим *Vespertilio* к кладе настоящих нетопырей, сохраняя за ней название Pipistrellini.

В диссертации приведены уточнённые диагнозы родов *Scotoecus*, *Vansonia*, *Nyctalus*, *Glischropus*, а также рода *Pipistrellus* в составе подрода *Nannugo* (в оригинальной трактовке) и групп видов «pipistrellus» и «kuhlii» и рода *Alionoctula* в составе групп «abramus» и «javanicus».

Эволюционные тенденции в трибе Pipistrellini. В целом представители трибы морфологически сходны, и большинство сохраняет типичный облик «нетопыря»: мелкой гладконосой летучей мыши весом ≤ 10 г, сравнительно укороченными ушами, мордой и ступнями, и умеренно удлинённым и заострённым кистевым отделом крыла (Francis, 2019). Несмотря на широкое распространение в различных климатических зонах и ландшафтах, они занимают сходные экологические ниши, будучи типичными «опушечными» воздушными охотниками (Kruskop, 1999; Kusch and Schmitz, 2013). Представители *Pipistrellus* и *Alionoctula* выполняют сходную экологическую роль в локальных сообществах (Kruskop, 1999), *Scotoecus* и *Vansonia* экологически весьма сходны с нетопырями (Happold, Happold, 2013; Zupal et al., 2020). Таким образом, большинство представителей трибы демонстрируют выраженное состояние морфологического стазиса.

Отдельные представители трибы демонстрируют специализированные адаптации. Вечерницы освоили нишу быстро

летающего и маломанёвренного воздушного охотника, что сопровождалось соответствующими изменениями в морфологии (Kruskop, 1999). Вечерницы широко распространены в умеренной зоне Евразии, тогда как в азиатские тропики проникают слабо и преимущественно вдоль горных систем, где вынуждены конкурировать с экологически сходными группами летучих мышей (Francis, 2019; Tu et al., 2021). Схожие черты развились у *A. stenopterus*, что свидетельствует о возможности быстрой эволюции нетопырей в форму, подобную вечернице.

Специализация *Glischropus* связана преимущественно с использованием убежищ. Предполагается, что эти летучие мыши днюют в треснувших междоузлиях «древесных» бамбуков (Saikia et al., 2021, 2022). Подобно другим «бамбуковым» видам, они обладают кожистыми подушечками на ступнях и основаниях больших пальцев, однако их череп остается не уплощён. Время радиации азиатских родов гигантских бамбуков (*Dendrocalamus*) в позднем миоцене (Liu et al., 2024) примерно совпадает с оценками дивергенции *Glischropus*, что может указывать на их эволюционную взаимосвязь.

Криптическое разнообразие. Все генетические данные указывают на скрытое филетическое разнообразие как внутри рода *Pipistrellus*, так и *Alionoctula*. Литературные (Andriollo et al., 2015) и наши данные подтверждают существование восточной линии *P. kuhlii lepidus*. Для *P. hesperidus* и *P. rusticus* выявлены три и две, соответственно, генетически обособленные линии, одна из которых – *P. h. fuscatus* Thomas, 1901 – ранее отмечена в литературе (Koubínová et al., 2013).

Внутри рода *Alionoctula* особый интерес представляет линия, обозначенная *A. aff. javanicus* и родственная *A. paterculus*. Она обнаружена в горных районах центрального и северного Вьетнама, тогда как типовая территория *A. javanicus* расположена на о. Ява (Индонезия). Несмотря на отсутствие генетического материала из типовой территории, до получения иных данных мы рассматриваем экземпляры с Явы и Суматры как *A.*

javanicus s. str. По гену *COI* образцы из горных регионов юго-западного Китая, центрального и северного Лаоса также принадлежат *A. aff. javanicus*. Эти линии различаются как генетически, так и по строению зубов и бакулюма; кроме того, *A. aff. javanicus* отличается от близкого *A. paterculus*. Совокупность признаков позволяет рассматривать эту линию как самостоятельный вид с предварительным названием *A. «sororius»* (лат. «soror» - сестра).

По данным мтДНК экземпляры *A. ceylonicus* из Вьетнама и Мьянмы образуют единую кладу, сестринскую к яванскому нетопырю (*p*-дистанция <10%). Однако данные яДНК объединяют вьетнамские образцы (*A. c. raptor*) с *A. javanicus* s. str. При этом по морфометрии черепа все цейлонские нетопыри сходны между собой и дискретно отличны от *A. javanicus*. Бакулюм *A. ceylonicus* схож с таковым *A. javanicus* (Bates et al., 2005; Srinivasulu et al., 2020). Противоречие между мтДНК и яДНК позволяет предполагать гибридное происхождение вьетнамской популяции.

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 Австралии, – 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 лишь в отдельных таксонах, освоивших

новые трофические или пространственные ниши (*Nyctalus*, *Alionoctula stenopterus*, *Glischropus*), что демонстрирует способность к быстрой морфологической адаптации.

Проведённый анализ 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.

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. seylonicus* 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 быстролётных «надкронников» и одной формы, адаптированной для жизни в бамбуке, от однообразного морфотипа «типичных» нетопырей.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова по специальности и отрасли наук:

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. EDN: ECGUWI 0.38/0.6 п.л. Импакт-фактор 0.549 (РИНЦ)

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. EDN: CXWUFA 0.5/0.9 п.л. Импакт-фактор 0.593 (SJR)

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. EDN: FYNCQF 0.2/1.5 п.л. Импакт-фактор 0.207 (SJR)

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. EDN: UGSBEQ 0.51/2.4 п.л. Импакт-фактор 0.593 (SJR)

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность моему научному руководителю Сергею Вадимовичу Крускопу, всем коллегам и родным за неоценимую помощь при подготовке всех этапов работы и постоянную поддержку.