

Бакулюмы рукокрылых Индокитая: ринолофоиды (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae)

С.В. Крусков

Научно-исследовательский зоологический музей Московского государственного университета, ул. Б. Никитская, 6, Москва 125009; kruskop@zmmu.msu.ru

Описывается строение половых косточек (бакулюмов) летучих мышей из Вьетнама, относящихся к родам *Rhinolophus*, *Hipposideros* и *Aselliscus*. Впервые подробно описана половая косточка *Rh. chaseni* и *Rh. pearsoni* с территории Индокитая, а также *H. scutinares*, *H. galeritus*, *H. cf. grandis* и *A. stoliczkanus* из Южного Вьетнама. Для половых косточек подковоносов характерно однообразное строение, однако в размерах и пропорциях имеются различия даже между близкими видами. Половые косточки видов рода *Hipposideros* более разнообразны по форме и строению; их разнообразие в целом согласуется с выделяемыми в пределах рода филогенетическими линиями. Половые косточки удалённых генетических линий *H. pomona* тем не менее формально соответствуют бакулюму именно этого вида. Строение бакулюмов у листоносов группы "*larvatus*" из Вьетнама заметно отличается от описанного ранее как для собственно *H. larvatus*, так и для *H. grandis*. Бакулюм *A. stoliczkanus* сильно отличается от такового *A. tricuspis*.

Ключевые слова: рукокрылые, Rhinolophidae, Hipposideridae, тропическая Азия, Вьетнам, бакулюм, морфология

ВВЕДЕНИЕ

Строение половых косточек – хорошо известный комплекс признаков у рукокрылых, нередко используемый в таксономических исследованиях альфа-уровня (Strelkov 1989; Heller, Volleth 1989; Douangboubpha et al. 2010a, b; Tiunov et al. 2011). Так же как и в случае с хищными, в последнее время он стал хотя и не обязательной, но желательной частью морфологического диагноза таксона. Однако если для гладконосых рукокрылых можно привести множество работ с использованием морфологии бакулюма (напр., Hill, Harrison 1987; Kearney et al. 2002), то в отношении других семейств такие публикации сравнительно редки. Отчасти это объясняется тем, что гладконосые – единственное семейство рукокрылых, хорошо представленное вне тропиков, что даёт исследователям богатый коллекционный материал по видам, принадлежащим к различным эволюционным линиям. В то же время ринолофоиды – группа главным образом тропическая и, соответственно, морфологический материал по её представителям далеко не всегда бывает доступен в необходимом количестве или качестве.

В результате степень изученности морфологии половых косточек ринолофоидов представляется более неравномерной, чем, например, у гладконосых рукокрылых. Между тем, по крайней мере для представителей *Hipposideridae*, как азиатских, так и афротропических, показано (хотя, вероятно, и на небольшом материале) хорошее соответствие строения половых косточек границам таксонов видового ранга (Benda et al. 2011; Benda, Vallo 2009; Douangboubpha et al. 2010a, b; 2011). Строение бакулума описано для многих видов подковоносов, как палеарктических, так и палеотропических, а также для целого ряда листоносов Старого Света (Csorba et al. 2003; Toral 1975), впрочем, практически без анализа изменчивости.

Полевые исследования, осуществляемые Российско-Вьетнамским Тропическим центром, способствовали сбору разнообразных данных по рукокрылым Индокитая, включая и морфологические материалы. Помимо прочего, по этим материалам были описаны строение и пропорции бакулумов подковоноса Чазена, *Rhinolophus chaseni*, и эти данные были использованы при обсуждении конспецифичности островной и материковой форм вида (Kruskop 2011). Здесь мы рассматриваем строение половых косточек представителей 13 видов и видовых комплексов ринолофоидов фауны Индокитая; для двух видов описание бакулума приводится впервые.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал включает 41 экземпляр летучих мышей, зафиксированных в 70% этаноле, из научной коллекции Зоологического музея МГУ, собранных в разное время на территории Вьетнама и относящихся к 13 видам и видовым комплексам трёх родов: *Rhinolophus*, *Hipposideros* и *Aselliscus*.

Бакулумы были отпрепарированы по стандартной методике (White 1951). Дистальную часть пениса, взятую от фиксированного в этаноле экземпляра, погружали на 10–16 часов в 6% раствор щелочи (KOH) с добавлением красителя ализарин красный для окрашивания костной ткани, а затем бакулум очищали от мацерированных мягких тканей вручную при помощи специально заточенных препаровальных игл под бинокулярным микроскопом и помещали для дальнейшего хранения в микропробирку с глицерином. Все отпрепарированные бакулумы были измерены и зарисованы в нескольких проекциях при помощи бинокулярного микроскопа STEMI-6 с рисовальным аппаратом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Rhinolophus chaseni Sanborn, 1939. В литературе нам не удалось найти описаний бакулума этого вида, не считая нашей же публикации (Kruskop 2011). Как обычно у подковоносов, половая косточка у этого

вида состоит из расширенного основания ("базального конуса") и вытянутого тела кости. У экземпляров с юга Вьетнама длина бакулюма составляет 2.8–3.9 мм, ширина в самом широком месте (у основания базального конуса) около 0.7–1.3 мм. На базальный конус, имеющий глубокую внутреннюю выемку, приходится около трети общей длины бакулюма. Его вентральная и дорзальная стороны, как правило, имеют сравнительно небольшие округлые вырезки. У одного экземпляра неглубокие вырезки присутствуют и на боковых сторонах; еще у одного экземпляра на вентральной стороне есть перфорация, отделенная от края кости. Базальный конус плавно сужается от основания; его дорзальная часть уплощена и при взгляде сбоку лежит более или менее в плоскости тела кости. Тело кости прямое, при взгляде сверху имеет равномерную ширину около 0.2–0.3 мм, сбоку – постепенно суживается от основания к вершине. Вершина скруглена и слегка расширена в вентральном направлении. Примечательно, что бакулюмы зверьков из соседних материковых популяций отличаются друг от друга больше, чем от изолированной популяции на островах Кондао (рис. 1а–е).

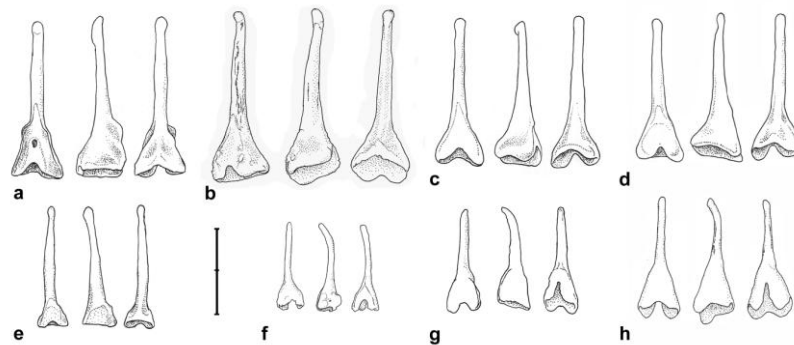


Рис. 1. Половые косточки (вид сверху, сбоку и снизу) подковоносов из группы "*megaphyllus*": а-е – *Rhinolophus chaseni* (а, е – провинция Донгнай, б – провинция Бария-Вунгтау, с-д – о-ва Кондао); ф-г – *Rh. affinis*. Масштабная линейка 2 мм

Fig. 1. Penial bones (upper, lateral and ventral views) of horseshoe bats from the "*megaphyllus*" species group: а-е – *Rhinolophus chaseni* (а, е – Dong Nai province, б – Ba Ria-Vung Tau province; с-д – Con Dao Islands); ф-г – *Rh. affinis*. Scale bar – 2 mm

Rhinolophus affinis Horsfield, 1823. У *Rh. affinis* из горной части Южного Вьетнама бакулюм небольшой, 1.9–2.8 мм в длину и 0.7–0.8 мм в самом широком месте. Базальный конус плавно сужается от основания; на него приходится около 1/3–2/5 общей длины кости. Он имеет глубокую вырезку на вентральной стороне и небольшую округлую – на дор-

зальной; боковые стороны у одного из экземпляров тоже слегка вырезаны (рис. 1f–h). Тело кости округлое в сечении, 0.13–0.3 мм шириной, относительно короткое, без сужений или расширений, с закруглённой, заметно отогнутой книзу вершиной. Наши экземпляры соответствуют описанию бакуллома *Rh. a. macrurus* (Csorba et al. 2003), хотя на приводимом в этой работе рисунке на базальном конусе отсутствует вырезка на дорзальной стороне. У экземпляров из Индии (Torai 1975) и Малайзии (Heller, Volleth 1989) бакулом, по-видимому, несколько более узкий и вытянутый, чем у вьетнамских.

Rhinolophus pearsoni Horsfield, 1851. Бакуломы подковоносов Пирсона из Вьетнама небольшие: длина 2.1–2.4 мм, максимальная ширина приблизительно 0.9 мм. Базальный конус составляет около трети длины кости и, строго говоря, имеет не коническую, а, скорее, четырехгранную форму с достаточно заметными рёбрами. Неглубокие вырезки присутствуют со всех сторон; у экземпляра с Чуянгсина (провинция Даклак) два ребра формируют небольшие, но заметные зубовидные выросты, направленные вперед (рис. 2b). Тело кости у этого экземпляра узкое, лишь незначительно сжатое с боков, также с заметными гранями, в поперечном сечении трапециевидное или почти трёхгранное. У экземпляра из залива Халонг на северо-востоке страны тело бакуллома сильно сжато латерально и в боковой проекции выглядит вдвое более широким, чем при взгляде сверху (рис. 2a). Сжатость тела кости с боков и массивность базального конуса упомянуты в качестве признаков бакуллома этого вида подковоносов, однако по пропорциям вьетнамские экземпляры (особенно чуянгсинский) заметно отличаются от экземпляра из Индии (Csorba et al. 2003). Нельзя не отметить, что бакуломы подковоносов Пирсона из разных концов Вьетнама, хотя и не похожи на половые косточки какого-либо другого подковоноса, заметно отличаются и друг от друга, что вполне согласуется с представлениями о глубокой дивергенции разных генетических линий этого надвида (напр., Francis et al. 2010).

Rhinolophus lepidus Blyth, 1844 и ***Rh. pusillus*** Temminck, 1834. Состав комплекса "*pusillus/lepidus*" и границы видов в нём остаются не до конца ясны (Francis et al. 2010; Kruskop 2013), и поиск морфологических различий между отдельными формами и популяциями играет не последнюю роль в определении их таксономического статуса.

У экземпляра с севера Далатского плато, предварительно отнесенного к *Rh. cf. lepidus* (Abramov et al. 2009), половая косточка имеет в длину около 4 мм и в ширину у основания – около 0.7 мм. Базальный конус составляет чуть менее трети общей длины кости, плавно сужается от основания, имеет слабо развитые вырезки на верхней и нижней сторонах, несколько асимметричен. Тело кости слегка сжато с боков, слабо расширено в средней части, овальное в сечении. Его вершина расширена в заметный при взгляде сбоку выступ и слегка загнута в вентральном

направлении (рис. 2е). Такая морфология и размеры согласуются с описанными для *Rh. pusillus* и заметно отличаются от описания бакулюма типичного *Rh. lepidus* из Индии (Torpal 1975; Csorba et al. 2003).

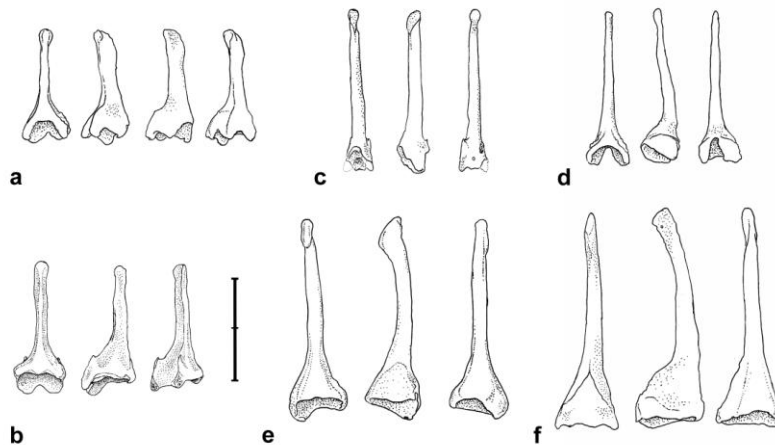


Рис. 2. Половые косточки (вид сверху, сбоку и снизу) некоторых индокитайских подковоносов: a-b – *Rhinolophus pearsoni* (a – север Вьетнама; b – юг Центрального Вьетнама); c-d – *Rh. pusillus*; e – *Rh. cf. lepidus*; f – *Rh. acuminatus*. Масштабная линейка 2 мм

Fig. 2. Penial bones (upper, lateral and ventral views) of some Indochinese horseshoe bats: a-b – *Rhinolophus pearsoni* (a – Northern Vietnam; b – south of Central Vietnam); c-d – *Rh. pusillus*; e – *Rh. cf. lepidus*; f – *Rh. acuminatus*. Scale bar – 2 mm

Между тем два других экземпляра из Южного Вьетнама, отнесенные нами к *Rh. pusillus*, имеют существенные отличия в строении бакулюма (рис. 2c–d). У экземпляра из равнинных лесов провинции Донгнай бакулюмом длиной 3.12 мм, с очень узким базальным конусом (всего около 0.6 мм шириной), который составляет менее четверти общей длины кости. Вырезка присутствует только на укороченной верхней стороне базального конуса, а нижняя сторона несет небольшие направленные вперед зубовидные выступы. Тело кости слегка сжато с боков и постепенно сужается от основания к вершине, несущей округлое утолщение. У экземпляра из низкогорных лесов провинции Ламдонг бакулюмом еще меньше, около 3 мм, с максимальной шириной в основании 0.8 мм. Базальный конус слегка выпуклый с боков и сверху, также очень короткий, с очень глубокими вырезками как на верхней, так и на нижней стороне. Оценка устойчивости перечисленных отличий требует изучения более обширного материала, однако даже имеющиеся данные свидетельствуют в пользу существования на юге Вьетнама по крайней мере двух видов из этого комплекса.

Rhinolophus acuminatus Peters, 1871. Для этого вида единственный бакулюм описан по суматранской форме *Rh. a. calypso* (Topal 1975). Половая косточка экземпляра из провинции Донгнай немного крупнее описанной Топалем: длиной 4.2 мм и шириной в основании 1.2 мм. Как и у суматранского экземпляра, основание базального конуса несколько больше в высоту, нежели в ширину (рис. 2f). Сам конус чуть короче, менее плавно суживается от основания и обладает слабо выраженной вырезкой только на нижней стороне. Тело бакулюма округлое в сечении, постепенно сужающееся от основания и слегка загнутое вверх. Перед вершиной заметна небольшая перетяжка, вершина образует округлое вздутие. В целом бакулюм весьма сходен с тем, что описан выше для *Rh. cf. lepidus*.

Hipposideros pomona K. Andersen, 1918. Бакулюмы большеухого листоноса описаны с севера Вьетнама (Topal 1975), из Малайзии (Zubaid, Davison 1987) и из Таиланда (Douangboubpha 2010a). Во всех случаях бакулюм описывается как очень мелкий (в частности, по сравнению с половыми косточками близких видов), палочковидный, со слегка расширенным основанием и слабо заостренной вершиной. Есть основания полагать, что большеухие листоносы представляют собой комплекс родственных, но всё же хорошо обособленных генетических линий (Francis et al. 2010), из которых в Индокитае присутствуют, вероятно, три (Kruskop 2013). Бакулюмы экземпляров с севера (залив Халонг) и юга (провинция Донгнай) Вьетнама оказались сходны по величине – около 0.6 мм в длину и 0.08–0.09 мм в ширину у основания, и вполне соответствуют процитированным выше описаниям (рис. 3b–d). У экземпляра с севера страны сильнее расширено основание – вполне в соответствии с описанием Топала; половая косточка с юга Вьетнама более ровная и тем напоминает тайский и малазийский экземпляры, отличаясь от первого округлой, а не заостренной верхушкой. Бакулюм зверька из центральной части Вьетнама немного отличается: он несколько крупнее – 0.92 мм, его основание отогнуто вверх и имеет на нижней стороне небольшую, но заметную вырезку. Так или иначе, бакулюмы зверьков из трех частей страны определенно больше похожи на таковые *H. pomona*, чем на бакулюмы каких-либо иных видов из группы "*bicolor*".

Hipposideros cineraceus Blyth, 1853. Бакулюм карликового листоноса описан для популяций из Северного Вьетнама (Topal 1975), Малайзии (Zubaid, Davison 1987) и Таиланда (Douangboubpha 2010a). Во всех трёх случаях половая косточка *H. cineraceus* вытянутая, с узким прямым длинным телом, слабо изогнутым книзу, небольшим округлым основанием шириной примерно 0.4–0.5 мм и раздвоенной вершиной. У экземпляров из Малайзии её длина 2.3–2.5 мм, с севера Вьетнама несколько меньше, 1.7–1.9; экземпляры из Таиланда занимают промежуточное положение.

Как и *H. pomona*, *H. cineraceus* генетически неоднороден (Francis et al. 2010), и даже в пределах Вьетнама можно ожидать определенной изменчивости, в том числе и в морфологии половой косточки. Бакулюм экземпляра с юга Вьетнама (провинция Донгнай) по размерам ближе к малазийским (длина 2.2, ширина основания 0.6 мм). Основание у него уже и сужается заметно более плавно, чем у северовьетнамских (опять же более сходно с изображением экземпляра из Малайзии), вилочка на переднем конце очень хорошо выражена (рис. 3е). Нижняя сторона основания глубоко вырезанная, бульбовидно выпуклая, с маленькими зубовидными выступами, верхняя сторона – с очень слабо выраженной вырезкой. Продольная борозда, идущая вдоль нижней стороны у малазийских экземпляров, отсутствует. Таким образом, мы наблюдаем некоторые отличия в строении бакулюма и от более северных, и от более южных популяций.

Hipposideros galeritus Cantor, 1846. Существующие в литературе описания бакулюмов этого вида основаны на одном экземпляре из Индии (Topal 1975) и, вероятно, также одном из Шри-Ланки (Bates, Harrison 1997). Наши экземпляры из провинции Даклак, при общем сходстве пропорций с индийским, заметно от него отличаются. В первую очередь, они заметно крупнее: длина 1.04–1.18 мм, наибольшая ширина 0.32–0.36 мм (против 0.4 и 0.13 мм, указанных Топалем). Основание расширено, уплощено и отогнуто книзу, несколько асимметричное; конических выемок и краевых вырезок на нем не заметно. На его дорзальной стороне формируется слегка отогнутый назад крупный вырост (рис. 3а). Тело кости немного сжато с боков, при взгляде сверху прямое; при взгляде сбоку его нижняя сторона слегка вогнута. Вершина слабо расширена; у одного экземпляра она образует на конце чуть повернутое книзу уплощение, у другого немного расширена латерально. Экземпляр с островов Кондао, при общем сходстве формы и размеров, имеет выемку в основании и неглубокую вырезку в его базальном крае и не имеет утолщения на переднем конце. Тело его при взгляде сверху немного асимметрично, что может являться индивидуальной чертой. В целом бакулюм хохлатого листоноса не похож на другие виденные нами половые косточки представителей рода *Hipposideros*. Примечательно, что бакулюм зверька со Шри-Ланки, как он изображен у Bates, Harrison (1997), настолько отличается и от нашего, и от индийского, что представляется разумным вопрос о конспецифичности этих форм.

Hipposideros armiger Hodgson, 1835. Половая косточка этого вида описана для экземпляров из Индии (Topal 1975), Малайзии (Zubaid, Davison 1987; Heller, Volleth 1989), Непала и с северо-востока Вьетнама (Thong et al. 2012b). При общем сходстве всех описаний, экземпляры из Малайзии отличаются от материковых, по-видимому, формой основания, расширенного книзу. Для Малайзии же указывается наличие на прокси-

мальном крае основания вырезки с медиальным выступом посередине (Zubaid, Davison 1987). Наши экземпляры из среднегорий провинций Даклак и Ламдонг в целом соответствуют ранее описанным для материковых популяций. Размеры небольшие, 1.55–1.74 мм (несколько меньше средних величин, указываемых как для Малайзии, так и для Индии). Основание расширено в средней части, шириной около 0.5 мм. Глубокая выемка делит его на две лопасти, из которых вентральная заметно длиннее, лежит практически в плоскости тела кости, несколько сужается в проксимальном направлении и имеет небольшую вырезку на проксимальном крае. Дорзальная лопасть отогнута кверху, образуя массивный выступ на верхней стороне бакулюма. Тело кости прямое, несколько сплюснутое дорзовентрально, с параллельными или слабо сходящимися кпереди боковыми сторонами и неглубокой продольной бороздой на нижней стороне. На тело приходится около половины общей длины кости. Вершина кости образована парой длинных, слабо изогнутых отростков, сужающихся к концам и отогнутых книзу (рис. 3f–g). Ширина кости по внешним краям этих отростков около 0.7–0.8 мм.

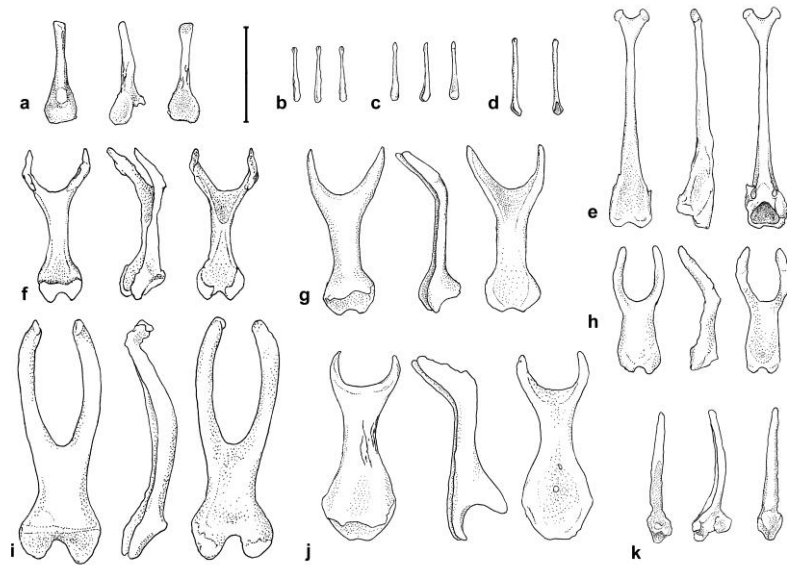


Рис. 3. Половые косточки (вид сверху, сбоку и снизу) некоторых представителей *Hipposideridae*: a – *Hipposideros galeritus*; b-d – *H. pomona*; e – *H. cineraceus*; f-g – *H. armiger*; h – *H. alongensis*; i – *H. diadema*; j – *H. scutinares*; k – *Aselliscus stoliczkanus*. Масштабная линейка 1 мм

Fig. 3. Penial bones (upper, lateral and ventral views) of selected members of *Hipposideridae*: a – *Hipposideros galeritus*; b-d – *H. pomona*; e – *H. cineraceus*; f-g – *H. armiger*; h – *H. alongensis*; i – *H. diadema*; j – *H. scutinares*; k – *Aselliscus stoliczkanus*. Scale bar – 1 mm

Hipposideros alongensis Bourett, 1942. Бакуллом этого, вероятно эндемичного для Вьетнама, вида, в целом сходен с таковым *H. armiger*, отличаясь несколько меньшими общими размерами, пропорционально более длинными дистальными отростками, пропорционально более широким телом кости и более выраженной вырезкой на проксимальном крае нижней лопасти основания (Topal 1975; Thong et al. 2012a). Исследованный нами экземпляр из залива Халонг (рис. 3h) не имеет существенных отличий от описанных Топалем, не считая несколько меньших размеров (длина 1.34 мм; у Топала 1.50–1.63) и несколько сильнее выгнутых в стороны дистальных отростков, что может быть проявлением индивидуальной или возрастной изменчивости.

Hipposideros diadema E. Geoffroy, 1813. Бакуллом *H. diadema* описан для экземпляров из Малайзии (Zubaid, Davison 1987), формально относимых к тому же подвиду, что и материковые популяции. Наш экземпляр из Южного Вьетнама в целом соответствует описанию Zubaid и Davison. По общему строению он сходен с таковым *H. armiger*, но несколько крупнее (длина исследованного экземпляра 2.45 мм, максимальная ширина 0.8 мм). Нижняя лопасть основания с глубокой проксимальной вырезкой; верхняя лопасть сильно укорочена и образует поперечный костный валик. Тело кости сравнительно короткое, наиболее узкое в срединной части, с неглубокой вентральной бороздой. Парные отростки на вершине очень длинные, составляют почти половину общей длины кости, плавно выгнуты сначала наружу, затем внутрь. Вся косточка слегка загнута книзу, ее вентральная сторона образует пологую дугу. Кончики отростков немного утолщены и отогнуты кверху – это, видимо, специфическая черта нашего экземпляра (рис. 3i).

Hipposideros scutinares Robinson, Jenkins, Francis et Fulford, 2003. Половая косточка этого вида ранее не была описана. По её строению *H. scutinares* сходен с *H. armiger* и близкородственным *H. lylei*. Основание с глубокой базальной выемкой; его верхняя лопасть заметно короче нижней и сильно отогнута кверху. Проксимальные края обеих лопастей с едва заметными вырезками. Тело кости широкое и короткое, прямое; его края плавно вогнуты при взгляде сверху. Отростки вершины плавно изогнуты, образуя почти правильную полуокружность, отогнуты книзу, сужаются от оснований к концам (рис. 3j). Размеры бакуллома чуть больше, чем у исследованных нами *H. armiger*: длина 1.9 мм, максимальная ширина 0.76 мм.

Hipposideros larvatus Horsfield, 1823 и ***H. grandis*** Allen, 1936. Этот широко распространенный в тропической Азии комплекс включает целый ряд форм, для части из которых не вполне ясны ни таксономический статус, ни номенклатура. Предполагается, что на территории Вьетнама обитает до трёх самостоятельных видов из группы "*larvatus*", при этом северные популяции обычно включают в собственно *H. larvatus*, а

южные относят к *H. grandis* (Kruskop 2013). Бакулюмы зверьков из Северного Вьетнама описаны Топалем (Topal 1975); строение бакулюмов зверьков с Малакки и Зондских островов приведено в работе Kitchener и Maryanto (1993), включая единственный экземпляр "*H. cf. grandis*" из Таиланда.

Для всего видового комплекса характерна своеобразная морфология бакулюма: тело косточки фактически отсутствует, бакулюм сильно уплощен дорзовентрально, а широкое основание с базальной выемкой, разделенной посередине септой, непосредственно переходит в более или менее длинные парные отростки. Эти отростки разделены эллиптической вырезкой и незначительно выгнуты наружу, а концы их сходятся, в некоторых случаях до смыкания. На концах отростков развиваются крупные, направленные вверх лопасти.

Говоря о бакулюмах индокитайских зверьков, можно сразу отметить, что у листоносов с севера и с юга Вьетнама половые косточки сильно различаются размерами и пропорциями и определенно не соответствуют тому, что у Китченера и Марианто изображено в качестве *H. grandis* и типичного *H. larvatus*. Бакулюмы экземпляров из залива Халонг по форме в целом сходны с изображенными Топалем: они вытянутые и сравнительно узкие, основание косточки несколько угловатое, самая широкая часть находится близко к проксимальному концу (рис. 4k–m). Базальная выемка неглубокая, с плохо выраженной септой; нижняя лопасть основания короткая. В отличие от бакулюма *H. larvatus larvatus* с Явы (Kitchener, Maryanto 1993), у северовьетнамских в самом широком месте нет сколь-либо заметных латеральных выступов. От экземпляров из материковой части Северного Вьетнама, которыми располагал Топаль, наши отличаются меньшими размерами (длина 1.28–1.52 мм против 1.86–2.10 у топалевских), угловатой формой отогнутых кверху лопастей на парных отростках и наличием заметного сужения у основания этих лопастей.

Бакулюмы у зверьков с юга Вьетнама, предположительно относимых к *H. grandis*, заметно короче, чем у северных, около 1.1–1.2 мм длиной при той же наибольшей ширине, 0.6–0.7 мм, и при взгляде сверху имеют скорее овальную или скругленно-ромбовидную форму (рис. 4a–j). Их основание, как правило, имеет более выраженную базальную выемку с хорошо заметной срединной септой и сильно вытянутую нижнюю лопасть, округлую или клиновидную, иногда с небольшой краевой вырезкой. Концы парных отростков могут сходиться или быть почти параллельны у разных экземпляров из одной популяции. Отогнутые кверху лопасти на концах отростков вытянуто-округлые или полулунные. Такая форма вовсе не напоминает бакулюм *H. cf. grandis*, как он изображен у Китченера и Марианто, а общими пропорциями и глубиной разделяющей отростки вырезки напоминает бакулюмы *H. madurae*, однако форма

выемки и верхней лопасти основания и угол наклона лопастей на парных отростках иные. Экземпляры с островов Кондао (рис. 4g–j) отличаются от материковых меньшими размерами (длина 1.08–1.14 мм против 1.14–1.34 мм) и обычно менее развитой верхней лопастью основания, но в целом определенно близки к ним по форме и пропорциям и совершенно не похожи на бакулумы *H. larvatus neglectus* (Zubaid, Davison 1987), к которому кондаосскую форму некогда относили.

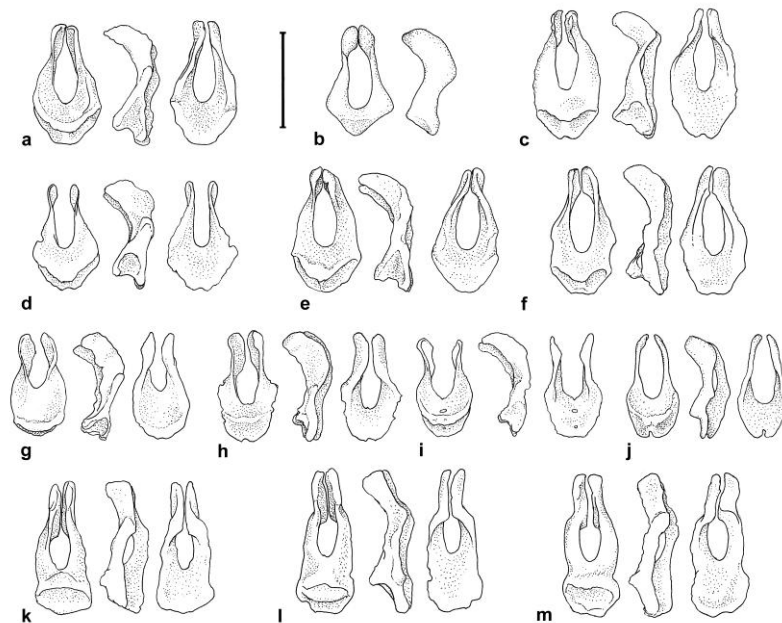


Рис. 4. Половые косточки (вид сверху, сбоку и снизу) индокитайских листоносов из группы "*larvatus*": a–c – провинция Ламдонг; d–f – провинция Донгнай; g–j – о-ва Кондао; k–m – залив Халонг. Масштабная линейка 1 мм

Fig. 4. Penial bones (upper, lateral and ventral views) of Indochinese leaf-nosed bats from the "*larvatus*" species group: a–c – Lam Dong province; d–f – Dong Nai province; g–j – Con Dao Islands; k–m – Gulf of Ha Long. Scale bar – 1 mm

Aselliscus stoliczkanus Dobson, 1871. У единственного изученного экземпляра из залива Халонг бакулум узкий и вытянутый, он имеет длину 1.38 мм и наибольшую ширину 0.26 мм. Наибольшая ширина приходится примерно на середину основания, составляющего менее трети общей длины косточки. Базальной выемки нет. Вентральная часть основания образует один базальный выступ и два латеральных, меньшего размера. На дорзальной стороне расположен крупный бульбовидный выступ, за счет которого высота основания почти вдвое превышает его ширину (рис. 3k). Тело кости постепенно сужается в направлении

переднего конца; при взгляде сбоку оно плавно изогнуто вниз. Его вентральная сторона шире дорзальной и уплощена, из-за чего поперечное сечение оказывается более или менее треугольным. Передний конец тупой, без каких-либо выростов и утолщений. Примечательно, что и форма, и размеры заметно отличаются от таковых бакулюма второго вида рода, *A. tricuspидatus*, описанного Топалем (Topal 1975), что позволяет усомниться в близком родстве этих видов.

В целом следует отметить, что у подковоносов форма бакулюма весьма консервативна и сходна даже у представителей разных видовых групп и филогенетических линий. Между тем можно выделить определенные морфологические признаки, объединяющие по крайней мере некоторые виды, вероятно родственные. Так, у всех рассмотренных представителей группы "*pusillus*" есть тенденция к изгибу тела кости вверх и образованию направленного вверх утолщения на её конце. Различия между бакулюмами родственных, но разобщенных форм могут иметь таксономическое значение; однако, как видно из примера *Rh. chaseni*, в каждом случае для окончательного вывода требуется иметь представление о размахе индивидуальной изменчивости.

Напротив, форма бакулюмов листоносов из рода *Hipposideros* весьма разнообразна и нередко позволяет различать как представителей удалённых филогенетических линий, так и близкородственные виды. Как видно на примере *H. larvatus* s. lato, у видов с достаточно сложной формой половой косточки она, несмотря на индивидуальную изменчивость, в определенной степени различна даже у изолированных популяций. Среди изученных нами листоносов строение бакулюма до некоторой степени соотносится с выделяемыми крупными филогенетическими линиями рода (Mungray et al. 2012): у видов групп "*bicolor*" и "*galeritus*" бакулюм узкий и длинный, с вытянутым телом и узким основанием с неразвитой базальной выемкой; у прочих он сравнительно широкий, с уплощенным (а иногда и сильно укороченным) телом, базальной выемкой, отчетливо разделяющей нижнюю и верхнюю лопасти основания и парой крупных хорошо развитых изогнутых отростков на переднем конце. Из описанных в литературе в эту схему не укладываются *H. rydlei* и *H. gilberti*, относимые к группе "*bicolor*", но имеющие бакулюмы, сходные с таковым *H. larvatus*, и *H. speoris*, бакулюм которого, напротив, обладает формой, типичной для группы "*bicolor*" (Topal 1975; Zubaid, Davison 1987). Это несоответствие позволяет предположить необходимость уточнения таксономического положения указанных видов и правильности идентификации описанных в литературе экземпляров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность содиректорам Российско-Вьетнамского Тропического Центра А.Н. Кузнецову и генералу Чинь Куок Кханю и российско-

му директору Южного отделения Тропического центра В.В. Трунову за организацию полевых работ во Вьетнаме, а также всем постоянным и временным сотрудникам Тропического центра, оказавшим автору помощь в сборе материала. Я искренне признателен бывшей сотруднице Зоологического института РАН Е.А. Цыцулиной, некогда обучившей меня методике препаровки бакулюмов рукокрылых.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 13-04-00439-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Abramov A.V., Krusko S.V., Schinov A.V. 2009. Small mammals of the Dalat Plateau, southern Vietnam. – *Russian J. Theriol.* **8(2)**: 61–73.
- Bates P.J.J., Harrison D.L. 1997. Bats of the Indian subcontinent. Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, 258 pp.
- Benda P., Vallo P. 2009. Taxonomic revision of the genus *Triaenops* (Chiroptera: Hipposideridae) with description of a new species from southern Arabia and definitions of a new genus and tribe. – *Folia Zoologica* **58(Monograph 1)**: 1–45.
- Benda P., Vallo P., Reiter, A. 2011. Taxonomic revision of the genus *Asellia* (Chiroptera: Hipposideridae) with a description of a new species from southern Arabia. – *Acta Chiropterologica* **13(2)**: 245–270.
- Csorba G., Ujhelyi P., Thomas N. 2003. Horseshoe bats of the World (Chiroptera: Rhinolophidae). Shropshire, Alana Books, 160 pp.
- Douangboubpha B., Bumrungsri S., Soisook P., Satasook C., Thomas N.M., Bates P.J.J. 2010a. A taxonomic review of the *Hipposideros bicolor* species complex and *H. pomona* (Chiroptera: Hipposideridae) in Thailand. – *Acta Chiropterologica* **12(2)**: 415–438.
- Douangboubpha B., Bumrungsri S., Soisook P., Murray S.W., Puechmaille S.J., Satasook C., S. S. H. BU, Harrison D.L., Bates P.J.J. 2010b. A taxonomic review of *Hipposideros halophyllus*, with additional information on *H. ater* and *H. cineraceus* (Chiroptera: Hipposideridae) from Thailand and Myanmar. – *Acta Chiropterologica* **12(1)**: 29–50.
- Douangboubpha B., Bumrungsri S., Satasook C., Soisook P., Si Si Hla Bu, Aul B., Harrison D.L., Pearch M., Thomas N.M., Bates P.J.J. 2011. A new species of small *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Myanmar and a reevaluation of the taxon *H. nicobarulae* Miller, 1902 from the Nicobar Islands. – *Acta Chiropterologica* **13(1)**: 61–78.
- Francis C.M., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Eger J.L., Lim B.K., Guillén-Servent A., Krusko S.V., Mackie I., Hebert P.D.N. 2010. The Role of DNA Barcodes in Understanding and Conservation of Mammal Diversity in Southeast Asia. – *PLoS ONE* **5(9)**: e12575. doi:10.1371/journal.pone.0012575
- Heller K.G., Volleth M. 1989. Fledermaus aus Malaysia. 1. Beobachtungen zur Biologie, Morphologie und Taxonomie (Mammalia: Chiroptera). – *Senckenbergiana biologica* **69(4/6)**: 243–276.
- Hill J.E., Harrison D.L. 1987. 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. – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series* **52(7)**: 225–305.

- Kearney T.C., Volleth M., Contrafatto G., Taylor P.J. 2002. 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* **4(1)**: 55–76.
- Kitchener D.J., Maryanto I. 1993. Taxonomic reappraisal of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in the Greater and Lesser Sunda Islands, Indonesia. – *Records of the Western Australian Museum* **16(2)**: 119–173.
- Kruskop S.V. 2011. New data on the bat fauna of Con Dao Islands. – *Russian J. Theriol.* **10(2)**: 37–46.
- Kruskop S.V. 2013. Bats of Vietnam. Checklist and an identification manual. 2nd edition, revised and supplemented. Biodiversity of Vietnam series (серия Биоразнообразие Вьетнама). М., Тов-во научных изданий КМК, 300 с.
- Murray S.W., Campbell P., Kingston T., Zubaid A., Francis C.M., Kunz T.H. 2012. Molecular phylogeny of hipposiderid bats from Southeast Asia and evidence of cryptic diversity. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62(2)**: 597–611.
- Strelkov P.P. 1989. New data on the structure of baculum in Palaearctic bats. I. The genera *Myotis*, *Plecotus* and *Barbastella*. – In: Hanak V., Horacek I., and Gaisler J. (eds.): *European Bat Research 1987*. Charles University Press, Praha: 87–94.
- Thong V.D., Puechmaille S.J., Denginger A., Bates P., Dietz C., Csorba G., Soisook P., Teeling E.C., Matsumura S., Furey N., Schnitzler H.-U. 2012a. Systematics of the *Hipposideros turpis* complex and a description of a new subspecies from Vietnam. – *Mammal Review* **42(2)**: 166–192.
- Thong V.D., Puechmaille S.J., Denginger A., Dietz C., Csorba G., Bates P., Teeling E.C., Schnitzler H.-U. 2012b. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam. – *Journal of Mammalogy* **93(1)**: 1–11.
- Tiunov M.P., Kruskop S.V., Feng J. 2011. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera, Vespertilionidae) from South China. – *Acta Chiropterologica* **13(2)**: 271–278.
- Topal G., 1975: Bacula of some Old World leaf-nosed bats (Rhinolophidae and Hipposideridae, Chiroptera: Mammalia). – *Vertebrata Hungarica* **16**: 21–53.
- White J. 1951. A practical method for mounting the bacula of small mammals. – *J. Mammal.* **32**: 125.
- Zubaid A., Davison G.W.H. 1987. A comparative study of the baculum in Peninsular Malaysian hipposiderines. – *Mammalia* **51(1)**: 139–144.

SUMMARY

Kruskop S.V. 2014. The bacula of some bat species from Indo-China: rhinolophoids (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae). – *Plecotus et al.* **17**: 3–17.

Morphology of the penial bone (*baculum*) is described for Vietnamese bats from genera *Rhinolophus*, *Hipposideros* and *Aselliscus*. The baculum was for the first time described in detail for *Rh. chaseni*. Also it was not previously described for Indo-chinese *Rh. pearsoni*, and we found that in this feature animals from north and south of Vietnam are not look alike each other and previously described Indian specimens. Vietnamese animals allocated to *Rh. pusillus* and *Rh. lepidus*, being very close genetically, possess different bacular shapes. For the first time penial bones were described for *H. scutinares* and *A. stoliczkanus*, and also for *H. galeritus* and *H. cf. grandis* from Southern Vietnam. On the whole penial bones of the horseshoe bats demonstrate com-

mon traits in morphology. However one can find some difference in baculum size and shape even between closely related species. Penial bones of different *Hipposideros* species are more diverse in shape and morphology; and their diversity in general corresponds to the known major phylogenetic lineages. Penial bones of members of genetically distant lineages of *H. pomona* nonetheless correspond to the baculum shape known for this particular species. Bacular morphology of the Vietnamese leaf-nosed bats from the "larvatus" species group definitely differ from that described either for *H. larvatus* sensu stricto, or for *H. grandis*. Penial bone of *A. stoliczkanus* possess valuable difference from that of its congeneric, *A. tricuspis*.

Key words: bats, Rhinolophidae, Hipposideridae, Tropical Asia, Vietnam, baculum, morphology